

**Cláudia Márcia Aparecida Carareto Camargo**

**Valor Adaptativo em *Drosophila* Prosaltans**



Cláudia Márcia Aparecida Carareto Camargo

Valor Adaptativo em Drosophila prosaltans.

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".



São José do Rio Preto

1987



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

Orientador: Prof. 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", com auxílio do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq).

A meus filhos queridos  
Tatiana  
e  
Rodrigo



A meus filhos queridos  
Tatiana  
e  
Rodrigo

"Vida devotada a atividade criada em ciência é vida feliz. Nenhum outro modo de vida é igual ou superior em felicidade. ... Eu creio que o trabalho científico, juntamente com outras formas de trabalho criador, é o principal propulsor da evolução do espírito humano. A evolução do espírito humano dá significado à evolução humana e à evolução universal".

Theodosius Dobzhansky (1970).

## ÍNDICE

|                                                                            |     |
|----------------------------------------------------------------------------|-----|
| I. INTRODUÇÃO.....                                                         | 1   |
| II. MATERIAL E MÉTODOS.....                                                | 12  |
| III. RESULTADOS.....                                                       | 15  |
| III.1. Atividade Sexual.....                                               | 21  |
| III.2. Produtividade e Viabilidade.....                                    | 28  |
| III.3. Tempos de Oviposição, de Pupação e de Emergên<br>cia de Imagos..... | 42  |
| III.4. Índices de Adaptação.....                                           | 58  |
| IV. DISCUSSÃO.....                                                         | 80  |
| V. RESUMO E CONCLUSÕES.....                                                | 91  |
| VI. SUMMARY AND CONCLUSIONS.....                                           | 93  |
| VII. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....                                       | 95  |
| VIII. APÊNDICE.....                                                        | 104 |
| IX. AGRADECIMENTOS.....                                                    | 109 |



## I. INTRODUÇÃO

"Voltei, e vi que sob o sol a corrida não é dos velozes, nem a batalha é dos fortes, nem o alimento é dos prudentes, nem mesmo a riqueza é dos entendidos, nem tampouco o privilégio é dos hábeis; tudo é questão do momento e das circunstâncias" - Eclesiastes.

Na sua essência, evolução é o que Darwin chamou, em "A Origem", de "descendência com modificação". Sendo a seleção natural a força orientadora da evolução, sua ação sobre a estrutura genética das populações faz-se pela perpetuação diferencial e não casual das variantes genéticas, de tal forma que os genótipos melhor adaptados às condições ambientais deixarão maior descendência, pelo que, sua frequência aumentará progressivamente com o transcurso das gerações.

O corolário da seleção natural é o valor adaptativo que, para Knight e Robertson (1957) é, para o indivíduo, simplesmente o número de descendentes na próxima geração, e para o genótipo, conforme Fisher (1930), a expectativa de descendência.

O conceito de valor adaptativo, também chamado de valor seletivo e aptidão darwiniana, pode ser considerado para genes isolados, grupos de genes, genótipos inteiros e mesmo para uma população. A sua medida é sempre relativa, genes, genótipos ou populações são comparados entre si, sendo o resultado dessas medidas válidos somente para determinada situação em determinado momento. Dobzhansky (1968), em "On some fundamental concepts of Darwinian biology", afirma que "um alto valor adaptativo em certa localidade ou região geográfica, em um dado tempo, pode tornar-se maior ou menor no futuro ou em uma localidade diferente". Assim, um valor adaptativo por si não tem



sentido, seu sentido aparece quando comparado com o comportamento reprodutivo dos demais representantes da população.

Estimativas do valor adaptativo são de suma importância, especialmente quando se quer definir o modo de ação da seleção natural. Segundo Seager e col. (1982), o propósito central da genética de populações é identificar o mecanismo de ação da seleção natural e medir sua intensidade.

Vários são os modelos para estimativas do valor adaptativo e, de acordo com Mettler e Gregg (1973), grande parte do conhecimento atual desenvolveu-se de modelos simples, baseados nas frequências alélicas a partir de um único loco gênico. Para um loco gênico com dois alelos, as frequências dos 3 genótipos em dois momentos diferentes permitem a obtenção de valores que podem ser considerados como medidas do valor adaptativo, designados por  $W_0$ ,  $W_1$  e  $W_2$ , representativas da adaptação dos 3 genótipos.

Segundo Falconer (1981), quando um gene está sujeito à pressão de seleção, sua frequência na progênie não é a mesma que nos pais, pois pais de diferentes genótipos passam seus genes desigualmente para a próxima geração. Desta maneira a seleção causa uma mudança nas frequências gênicas e, consequentemente, também nas frequências genotípicas, operando pela redução da viabilidade ou fertilidade, ou ambas.

A força da seleção é expressa como coeficiente de seleção,  $s$ , que é a redução proporcional na contribuição gamética de um genótipo particular, comparado com um genótipo padrão, usualmente o mais favorecido. A contribuição do genótipo mais favorecido é considerada como 1 e a do genótipo desfavorecido,  $1-s$ . Esta relação expressa o valor adaptativo de um genótipo em relação a outro, podendo assim ser chamada de valor adaptativo.





tivo relativo. Estas relações podem ser representadas da seguinte maneira:

| Genótipos                 | $a_1 a_1$             | $a_1 a_2$                 | $a_2 a_2$                 |
|---------------------------|-----------------------|---------------------------|---------------------------|
| Valor Adaptativo          | $W_0$                 | $W_1$                     | $W_2$                     |
| Valor Adaptativo Relativo | $\frac{W_0}{W_0} = 1$ | $\frac{W_1}{W_0} = 1-s_1$ | $\frac{W_2}{W_0} = 1-s_2$ |

Encontra-se, nos trabalhos de Prout (1965, 1969, 1971a,b), o desenvolvimento de uma teoria metodológica adequada para estimativas de valores adaptativos. No primeiro desses trabalhos o autor demonstrou que, ao se estimar valores adaptativos totais a partir de frequências genotípicas obtidas em um determinado período do ciclo biológico, podem ser obtidas estimativas falsamente dependentes da frequência, se o processo seletivo não estiver completado no momento da amostragem, mesmo que os valores adaptativos reais sejam constantes. Segundo Seager e col. (1982), tentativas de um entendimento geral do modo e da intensidade da seleção natural têm seguido 2 abordagens: uma indireta, baseada na distribuição das frequências alélicas em populações naturais de espécies vivas e outra direta, através do estudo da depressão por endocruzamento, caso em que são estudadas frações do genoma, em vez de genes específicos. Estes estudos demonstraram, em geral, uma relativa redução do valor adaptativo nos homozigotos, como citado por Lewontin (1974), sendo que essa redução, segundo Temin (1966), pode ser atribuída a poucos genes letais e estéreis, com grandes efeitos.

O estudo de populações, como feito por Sved e Ayala (1970) com Drosophila pseudoobscura e vários outros investigadores com diversos organismos, permite medidas do valor adaptativo de indivíduos homozigotos, com um todo. Os resultados mos-





traram que os níveis de seleção natural são muito maiores que aqueles demonstrados em estudos de componentes individuais do valor adaptativo.

Tracey e Ayala (1974) consideram que os valores adaptativos dos genótipos de um único loco são multiplicativos. Seager e col. (1982), em um grande experimento de cerca de 200 caixas de populações, mediram o valor adaptativo de D. melano-gaster homozigotas para os cromossomos II, III e ambos, mostrando uma interação sinérgica negativa, pois os resultados indicaram que o valor adaptativo de moscas homozigotas para ambos os cromossomos não é muito diferente do valor adaptativo de moscas homozigotas somente para um desses cromossomos. Gallo e Salceda (1978) obtiveram resultados semelhantes, com cromossomos de outras procedências geográficas.

Sobre a natureza da função do valor adaptativo existe uma variedade de modelos. Segundo Seager e col. (1982), os principais são os seguintes:

1- Modelo Multiplicativo (Sved e col. 1967), segundo o qual não há interação sinérgica entre os diferentes locos; o valor adaptativo de um genótipo, quando considerados muitos locos, é simplesmente o produto dos valores adaptativos de genótipos de cada um dos locos.

2- Modelo Limiar (King, 1967), segundo o qual, além de um certo grau de homozigocidade, aumentos posteriores de locos em homozigose, cada um com pequeno efeito no valor adaptativo, não impõe uma redução a mais no valor adaptativo.

3- Modelo Sinérgico (Sved e col., 1967), uma alternativa intermediária segundo a qual a função do valor adaptativo é contínua, mas ocorrem interações sinérgicas entre os locos, com pequenos efeitos no valor adaptativo, assim co





mo, com o aumento do número de locos em homozigose a taxa de redução do valor adaptativo decresce assintoticamente, até um valor mínimo.

Chaud-Netto e Kerr (1978), Corradi (1979) e Carvalho (1979) empregaram o modelo de efeitos multiplicativos na formulação de índices de medida do valor adaptativo, com base respectivamente em 3, 3 e 5 componentes do valor adaptativo. Os índices propostos mostraram-se eficientes para comparação de machos haplóides e diplóides de Apis mellifera, no primeiro caso, para quantificação da eficiência reprodutiva de fêmeas de Drosophila hydei de diferentes idades, no segundo caso e, finalmente, no terceiro caso, para expressar o grau de adaptação de 6 espécies de Drosophila a 6 tipos de alimentos.

Prout (1971a,b) observou que pode-se evitar estimativas espúrias do valor adaptativo com a decomposição da seleção total em componentes parciais que cubram praticamente todo o ciclo biológico. Como um método eficiente para definir o modo de ação da seleção natural, este autor propõe a decomposição da seleção total em componentes precoces e tardios, prévios e posteriores ao momento da amostragem, ou a utilização de frequências genotípicas em estados pré-selecionados, como amostras de zigotos.

Clark e col. (1981) recomendam que as estimativas experimentais do valor adaptativo deveriam ser fracionadas em componentes de viabilidade, seleção sexual e seleção gamética, devendo ser também parcelada a contribuição da epistasia.

Segundo Dobzhansky (1977), o desenvolvimento não é um acréscimo gradual de caracteres unitários; redes mais ou menos complexas de reações de desenvolvimento intervêm, entre os genes nas células sexuais e as características dos organismos



adultos. Os genes interagem, sendo os resultados dessas interações dificilmente previsíveis. As adaptações dos portadores de um dado genótipo são produtos emergentes das interações epistáticas dos genes que constituem seu genótipo.

Conforme Hiraizumi (1961), o valor adaptativo de um organismo é o resultado de muitos componentes e mesmo o caráter mais trivial pode contribuir para o valor adaptativo através de uma ou mais das muitas vias bioquímicas do desenvolvimento. Como este autor afirma, as interrelações entre estas vias são excessivamente complexas, de modo que os caracteres podem ser agrupados em categorias, mesmo se as interrelações entre os componentes de uma categoria não forem compreendidas.

Para Dobzhansky (1977) a seleção é, via de regra, dirigida no sentido da manutenção ou do realce do ajustamento darwiniano e este é uma função da viabilidade, da fecundidade, da rapidez do desenvolvimento, da eficiência sexual, entre outros fatores. Por consequência, uma resposta adaptativa a um dado ambiente pode ser conseguida por meios completamente diferentes.

Para predizer a dinâmica do processo evolutivo, é indispensável conhecer como a seleção atua ao longo de todo o ciclo biológico, isto é, a seleção total. Nesse sentido Bundgaard e Christiansen (1972), em estudo de um polimorfismo do cromossomo IV em populações de D. melanogaster, dividiram a seleção total que atua sobre um gene autossômico em 3 componentes seletivos parciais, a seleção sexual, a fecundidade e a viabilidade.

De acordo com Hiraizumi (1961), os principais componentes do valor adaptativo são a taxa de desenvolvimento e a fertilidade, nas fases pré-adulta e adulta, respectivamente.





Para Ehrman e Parsons (1977), quando estudados em relação a outros componentes do valor adaptativo envolvendo todo o ciclo vital, a velocidade de acasalamento é o componente mais importante nos drosofilídeos.

Há um número relativamente grande de trabalhos, principalmente com Drosophila melanogaster e D. pseudoobscura, com resultados nem sempre concordantes, abordando os componentes fertilidade, fecundidade e viabilidade.

A seleção sexual e a fecundidade são componentes do período adulto que condicionam a fertilidade e a capacidade de produzir descendentes. A viabilidade, ou probabilidade de sobrevivência até a fase adulta, é outro componente da seleção total que atua sobre a distribuição genotípica dos zigotos, que por sua vez determina a distribuição genotípica observada nos adultos.

Segundo Simmons e Crow (1977), tem sido muito discutido o efeito de mutações que afetam a viabilidade, tendo sentido supor que mutações que diminuam sua probabilidade de sobrevivência até o estágio adulto prejudiquem também a habilidade da mosca em encontrar um macho e reproduzir-se.

Temin (1966) não encontrou correlação significativa entre viabilidade e fertilidade, mas Polivanov e Anderson (1969) obtiveram evidências de que a viabilidade e a fertilidade estão igualmente sujeitas às pressões seletivas. Também Anderson e Watanabe (1974) concluíram que o efeito de determinados cariótipos na fertilidade é, ao menos, tão pronunciado quanto seu efeito na viabilidade. Watanabe e Oshima (1973) estudaram a viabilidade de homozigotos para cromossomos II de D. melanogaster em conjunção com a produtividade de machos e fêmeas separadamente, encontrando uma correlação positiva entre produtivi





dade e viabilidade, para machos mas não para fêmeas.

Diversos estudos indicam que a viabilidade não é o componente mais importante da seleção total e que, além do mais, não está correlacionada com outros componentes do valor adaptativo, como a fertilidade (Sved e Ayala, 1970; Sved, 1971; Seager e col., 1982).

Em seus estudos com Drosophila pseudoobscura, Sved e Ayala (1970) sugerem que a magnitude da viabilidade e da fertilidade são diferentes para cromossomos diferentes e que provavelmente ambas são importantes; todavia, diferenças na fertilidade, definida como sucesso de acasalamento dos machos e fecundidade das fêmeas, têm mostrado maiores efeitos no valor adaptativo do que diferenças na viabilidade. Esses resultados são consistentes com os trabalhos de Knight e Robertson (1957), Prout (1971) e Bundgaard e Christiansen (1972), todos com D. melanogaster, de Marinković e Ayala (1975a,b) com D. pseudoobscura e de Brittnacher (1981) com D. melanogaster e D. pseudoobscura.

Seager e col. (1982) estudaram o valor adaptativo de D. melanogaster em caixas de populações, nas quais a competição por recursos limitados de espaço vital e alimento pode contribuir para diferenças no valor adaptativo. Os autores consideraram a viabilidade como componente "precoce" e a fertilidade como componente "tardio" (cf. Prout, 1971) e mostraram que a fertilidade dos homozigotos foi menor que sua viabilidade na maioria das populações, confirmando que a fertilidade contribui consideravelmente, mais que a viabilidade, na variação do valor adaptativo.

Bundgaard e Christiansen (1972) trabalhando com populações de D. pseudoobscura demonstraram, pela comparação entre





a composição inicial da população e a da população adulta acasalada, que a fecundidade e a viabilidade são componentes relativamente triviais e que o componente seletivo responsável pela maior fração de mudanças nas frequências genotípicas por geração é o sucesso de acasalamento.

Simmons e Crow (1977), em uma revisão sobre este assunto, concluíram que a fertilidade tem um papel muito maior que a viabilidade na frequência de cromossomos portadores de mutações. Estes autores sugeriram que novas mutações com efeitos na viabilidade têm maiores efeitos também na fertilidade e, como consequência, sua taxa de eliminação é determinada essencialmente pela fertilidade. Mutações que afetam a viabilidade e a fertilidade ocorreriam independentemente, mas os mutantes de fertilidade teriam maior impacto. Concluíram ainda que os dados da literatura em geral suportam a hipótese de que outros componentes do valor adaptativo, particularmente a fertilidade e a competição pelo acasalamento, são mais importantes que a viabilidade pré-adulta.

Diversos estudos com diferentes espécies de Drosophila indicam que correlações entre viabilidade ovo-adulto e estimativas do valor adaptativo total não são significativamente diferentes de zero, como os realizados por Mourão e col. (1972) com 15 diferentes populações de D. willistoni cada uma homozigota para um cromossomo II selvagem, por Vartanian (1973) com populações experimentais de D. melanogaster e D. pseudoobscura, Tracey e Ayala (1974) com linhagens homozigotas para cromossomos selvagens de D. melanogaster, Sved (1971, 1975) efetuando estimativas da heterose e do valor adaptativo em D. melanogaster, e ainda por Seager e col. (1982), no experimento citado anteriormente, realizado com D. melanogaster. Esses resultados



mostram, conforme já ressaltado por Sved (1971), que deve-se ter considerável precaução na extrapolação dos resultados de medidas de viabilidade para estimativas do valor adaptativo total de Drosophila.

O assunto valor adaptativo e sua medida são complexos e as opiniões muitas vezes discordantes. A complexidade se amplia quando são considerados componentes do valor adaptativo. Na sua grande maioria os trabalhos são feitos com espécies de Drosophila, no entanto, encontra-se na literatura trabalhos realizados com outros organismos.

Spector (1956, cf. Wills, 1981) coletou da bibliografia 289 estimativas de herdabilidade de mais de 20 componentes do valor adaptativo de animais domésticos - galinhas e perus, bovinos e suínos. Wills (1981) listou esses componentes simplesmente no que lhe pareceu ser a ordem decrescente da importância para o valor adaptativo. O caso de bovinos pareceu mostrar uma tendência de aumento da herdabilidade com a diminuição da importância para o valor adaptativo. O exercício de Wills, representa uma tentativa, ao que parece a única, de classificar componentes do valor adaptativo quanto a sua importância. Seu mérito é, no mínimo, despertar a reflexão para o problema da importância relativa dos componentes do valor adaptativo para o valor adaptativo total.

A literatura é ampla e dela foi tomada uma amostra que caracteriza a questão da quantificação do valor adaptativo como um problema amplamente aberto. Os trabalhos variam com a espécie de Drosophila, os procedimentos experimentais e os componentes do valor adaptativo considerados. Consequentemente variam as conclusões, pois cada qual está associada ao experimento específico realizado. Assim, elas mais se completam que se





excluem, correspondendo, conforme Dobzhansky (1977), a respostas adaptativas diferentes a condições ambientais diferentes.

Para o presente trabalho foi idealizado um procedimento experimental de modo a permitir a medida de numerosos componentes do valor adaptativo de Drosophila relacionados com a atividade sexual, com a sobrevivência e com a reprodução das fêmeas e suas progênes, cobrindo praticamente todo o ciclo biológico.

Para este estudo escolheu-se Drosophila prosaltans. Segundo Dobzhansky e Spassky (1954), D. prosaltans ocupa posição talvez única entre as espécies de Drosophila. De ampla distribuição geográfica, da Costa Rica ao Sul do Brasil e Paraguai (cf. Bicudo, 1973), é no entanto, no todo, uma espécie rara, ocorrendo aparentemente restrita a alguns nichos ecológicos especializados.



## II. MATERIAL E MÉTODOS

No presente trabalho foram utilizadas 3 linhagens de Drosophila prosaltans, pertencentes ao estoque do Departamento de Biologia do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas de São José do Rio Preto. As linhagens, procedentes de Eldorado (RS, Brasil), Palmar (Costa Rica) e Sangre Grande (Trinidad Tobago), são designadas respectivamente por BR, CR e TR. As linhagens BR e TR são homozigotas para o arranjo padrão em todos os braços cromossômicos e a linhagem CR é homozigota para o arranjo determinado pela inversão PXL<sub>a</sub>, no cromossomo X e para o arranjo padrão nos demais cromossomos (Bicudo, 1967, 1973).

De cada linhagem foram utilizados 50 casais. Machos e fêmeas virgens foram mantidos separados até 9 dias de idade. Grupos de cinco casais foram postos em caixas de plástico transparente, medindo 9 cm de comprimento, 6 cm de largura e 3 cm de altura, e observados durante uma hora. Anotou-se para cada caixa o número de casais que copularam, o tempo até o início de cada cópula e a duração de cada cópula.

Após a hora de observação os machos foram descartados e as fêmeas foram postas individualmente em tubos. Diariamente cada fêmea foi transferida para um novo tubo, até morrer. Após a transferência da fêmea, eram contados os ovos depositados em cada tubo e acompanhado seu desenvolvimento; também diariamente, para cada tubo, eram anotados os números de pupas e de imagos. A não ocorrência de progênie (larvas) permitiu separar as fêmeas em inseminadas e não-inseminadas. Destas, também a cada dia, foram contados os ovos depositados. A partir de certo momento as fêmeas inseminadas depositaram ovos que não se desenvolveram, mas continuaram a ser contados até a morte das mos





cas.

Os procedimentos experimentais permitiram a obtenção dos seguintes dados:

A- para cada linhagem:

- 1- o tempo de pré-cópula, considerado como o tempo de corrido entre o início da observação e o início da cópula;
- 2- o tempo de cópula absoluto, considerado como o tempo em que cada macho permaneceu sobre a fêmea;
- 3- o tempo de cópula relativo, dado pelo tempo de cópula como percentual do tempo de pré-cópula somado ao tempo de cópula;
- 4- o tempo para a ocorrência da primeira cópula em cada caixa;
- 5- a frequência de acasalamentos;
- 6- a taxa de mortalidade, considerada como a frequência de mortes em cada semana.

B- para cada fêmea:

- 1- a longevidade, em dias;
- 2- a duração do tempo de oviposição absoluto, dado pelo intervalo, em dias, entre o início e o término da deposição de ovos;
- 3- o tempo de oviposição relativo, dado pelo tempo de oviposição absoluto como percentual da longevidade;
- 4- a produtividade total de ovos;
- 5- a produtividade de ovos por dia, dada pela razão entre a produtividade total de ovos e o tempo de oviposição absoluto.

C- para a progênie de cada fêmea:

- 1- os números de ovos, de pupas e de imagos;



2- as viabilidades ovo-pupa, pupa-imago e ovo-imago, dadas respectivamente pelas razões entre o número de pupas como percentual do número de ovos depositados no período em que houve produção de progênie, o número de imagos como percentual do número de pupas e o número de imagos como percentual do número de ovos;

3- a duração dos tempos de pupação e de emergência de imagos, dadas pelos intervalos, em dias, respectivamente, entre a formação da primeira e da última pupa, e a emergência do primeiro e do último imago.

Os acasalamentos foram observados em caixas já descritas, a oviposição e a progênie em tubos convencionais, a 25°C. O meio de cultura utilizado tinha a seguinte composição:

|                                      |         |
|--------------------------------------|---------|
| água.....                            | 1000 ml |
| banana.....                          | 800 g   |
| ágar-ágar.....                       | 18 g    |
| fermento Fleishmann.....             | 25 g    |
| xarope Karo.....                     | 25 ml   |
| solução alcoólica de Nipagin a 10%.. | 8 ml    |
| ácido propiônico.....                | 2 ml    |





## III. RESULTADOS

Os resultados desse trabalho correspondem à análise diária de 150 fêmeas de Drosophila prosaltans, 50 de cada uma de 3 linhagens de diferentes origens geográficas, medindo-se 23 componentes do valor adaptativo, relativos à sobrevivência e à reprodução, durante toda a vida de cada mosca. Nesse estudo diário foram utilizados mais de 8.000 tubos de cultura, tendo sido contados 12.341 ovos, 3.740 pupas e 3.328 imagos. As moscas das linhagens BR e CR foram estudadas quase simultaneamente, por um período correspondente a 79 e 88 dias, respectivamente, e as da linhagem TR durante 106 dias.

A tabela 1 contém os números relativos ao acasalamento, à inseminação e à produção de progênie. As frequências de acasalamentos foram de 40% para a linhagem BR, 64% para CR e 76% para TR. Esses percentuais são significativamente diferentes ( $\chi^2=14,00$ ;  $P < 0,01$ ). As frequências de inseminação evidenciam, para as 3 linhagens, um sucesso nos acasalamentos superior a 90%. Das 86 fêmeas inseminadas, apenas uma da linhagem BR não produziu progênie, tendo os ovos se desenvolvido, no máximo, até a fase de pupa.

As médias de longevidade das fêmeas não-inseminadas e inseminadas são apresentadas na tabela 2. Observa-se que a longevidade das fêmeas inseminadas foi maior que a das não-inseminadas para as linhagens BR e CR e menor para TR. Exceto para a linhagem BR ( $t_{17}=2,17$ ;  $P < 0,05$ ), os valores de t indicam que as diferenças entre fêmeas inseminadas e não-inseminadas não são significativas. Verifica-se ainda que o valor da longevidade média das 50 fêmeas foi menor para a linhagem BR, sendo aproximadamente iguais os de CR e TR. As variações entre as linha



gens são significativas para fêmeas não-inseminadas ( $F=5,31$ ;  $P < 0,01$ ) e para o total ( $F=6,44$ ;  $P < 0,01$ ), mas não para fêmeas inseminadas ( $F=0,68$ ;  $P > 0,05$ ).

À vista do valor de  $F$ , significativo para a longevidade das 50 fêmeas, as médias das 3 linhagens foram comparadas pela diferença honestamente significativa de Tukey. Com o valor de  $W$  obtido ( $W_{0,01}=13,2$ ), pode-se esquematizar os resultados do seguinte modo:

| BR   | CR          | TR          |
|------|-------------|-------------|
| 45,0 | <u>58,5</u> | <u>58,6</u> |

A longevidade da linhagem BR é significativamente diferente das de CR e TR mas as médias dessas 2 linhagens não diferem entre si.

As distribuições das frequências percentuais de fêmeas não-inseminadas e inseminadas, de acordo com a longevidade, medida em semanas, são apresentadas na figura 1. As figuras podem estar refletindo diferenças genéticas, mas também efeitos da inseminação ou da atividade reprodutiva na expressão da variabilidade interlinhagem. As fêmeas da linhagem BR sobreviveram até a 10ª semana, as de CR até a 12ª e as de TR até a 14ª semana (figura 2).



Tabela 1. Números de fêmeas em relação a acasalamento, inseminação e produção de progênie.

| linhagem | acasalamento |    | inseminação |    | progênie |    |
|----------|--------------|----|-------------|----|----------|----|
|          | -            | +  | -           | +  | -        | +  |
| BR       | 30           | 20 | 1           | 19 | 1        | 18 |
| CR       | 18           | 32 | 2           | 30 | 0        | 30 |
| TR       | 12           | 38 | 1           | 37 | 0        | 37 |

Tabela 2. Longevidade, em dias, de fêmeas não-inseminadas e inseminadas (F para homogeneidade das médias; t para diferença entre médias; \*:P < 0,05; \*\*:P < 0,01).

| linhagem | não-inseminadas |                           | inseminadas |                           | t     | total |                           |
|----------|-----------------|---------------------------|-------------|---------------------------|-------|-------|---------------------------|
|          | N               | $\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$ | N           | $\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$ |       | N     | $\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$ |
| BR       | 31              | 40,4 $\pm$ 3,8            | 19          | 52,4 $\pm$ 3,6            | 2,17* | 50    | 45,0 $\pm$ 2,8            |
| CR       | 20              | 56,6 $\pm$ 4,2            | 30          | 59,8 $\pm$ 3,6            | 0,58  | 50    | 58,5 $\pm$ 2,7            |
| TR       | 13              | 60,0 $\pm$ 7,6            | 37          | 58,1 $\pm$ 4,2            | 0,23  | 50    | 58,6 $\pm$ 3,7            |
| F        |                 | 5,31**                    |             | 0,68                      |       |       | 6,44**                    |



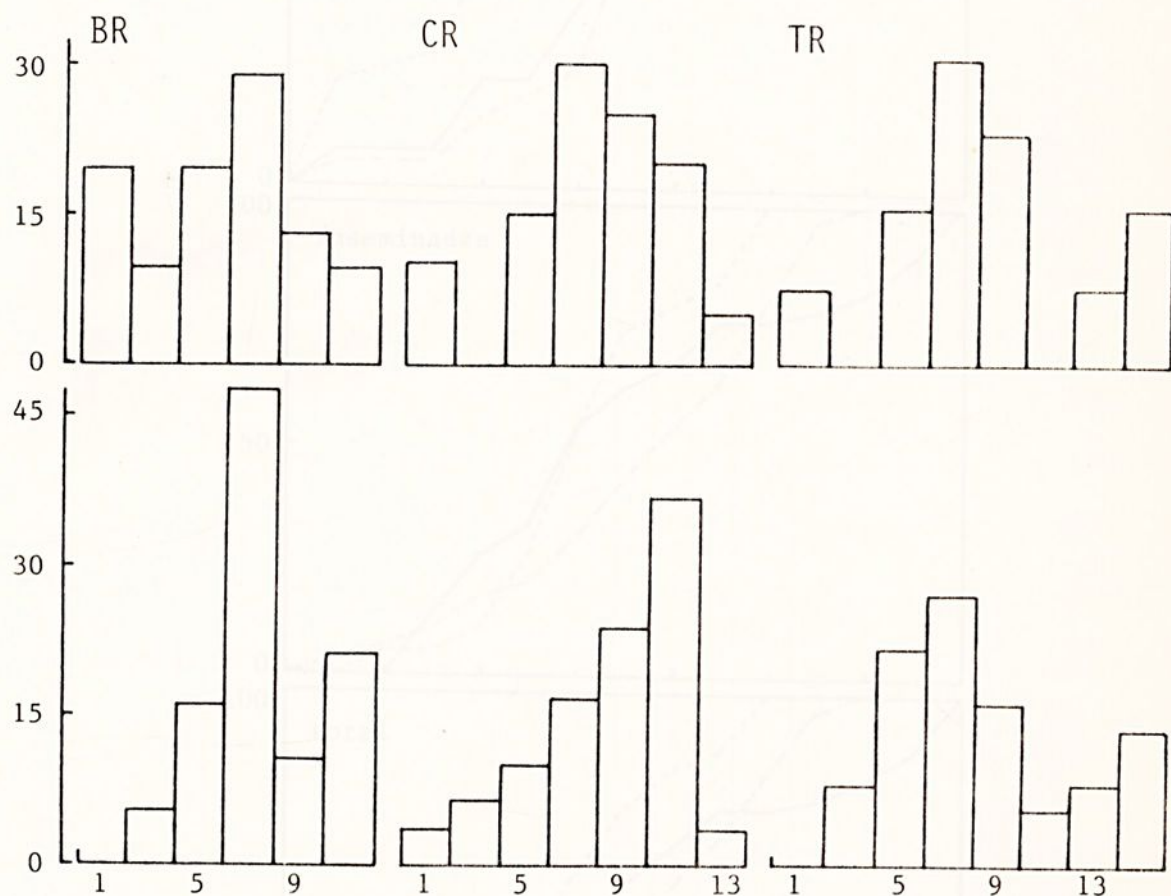


Figura 1. Frequências percentuais (ordenada) de fêmeas não-inseminadas (acima) e inseminadas (abaixo) das três linhagens, de acordo com a longevidade em semanas (abscissa).

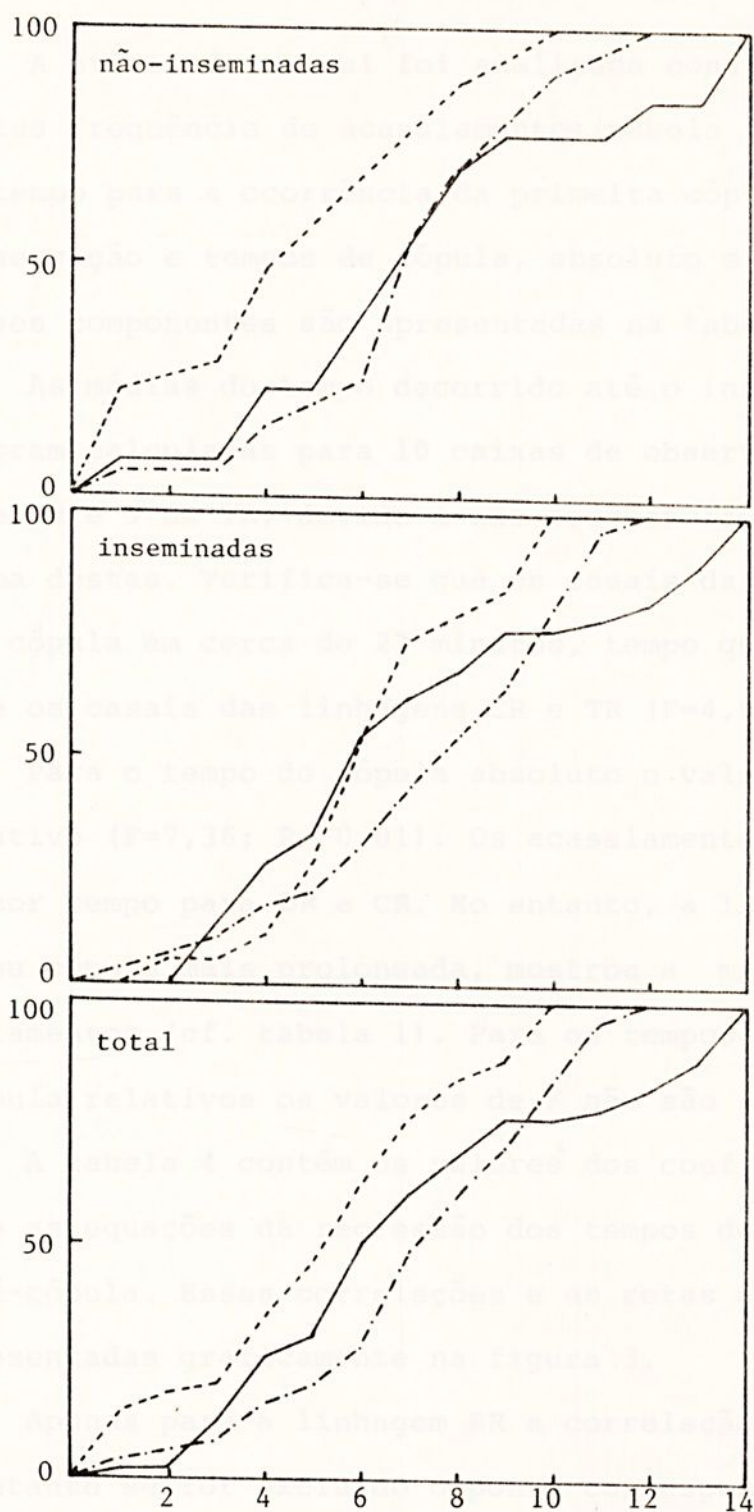


Figura 2. Ogivas dos percentuais de mortalidade (ordenada) semanal (abscissa) de fêmeas das linhagens BR<sup>1</sup> (----), CR (---.) e TR (——).



### III.1. Atividade sexual.

A atividade sexual foi analisada considerando-se seus componentes frequência de acasalamientos (tabela 1), tempo de pré-cópula, tempo para a ocorrência da primeira cópula em cada caixa de observação e tempos de cópula, absoluto e relativo. As médias desses componentes são apresentadas na tabela 3.

As médias do tempo decorrido até o início da primeira cópula foram calculadas para 10 caixas de observação das linhagens BR e CR e 9 de TR, devido a não ocorrência de acasalamientos em uma destas. Verifica-se que os casais da linhagem BR iniciaram a cópula em cerca de 23 minutos, tempo quase duas vezes maior que os casais das linhagens CR e TR ( $F=4,92$ ;  $P < 0,01$ ).

Para o tempo de cópula absoluto o valor de  $F$  também é significativo ( $F=7,36$ ;  $P < 0,01$ ). Os acasalamientos completaram-se em menor tempo para BR e CR. No entanto, a linhagem TR, que apresentou cópula mais prolongada, mostrou a maior frequência de acasalamientos (cf. tabela 1). Para os tempos de pré-cópula e os de cópula relativos os valores de  $F$  não são significativos.

A tabela 4 contém os valores dos coeficientes de correlação e as equações da regressão dos tempos de cópula sobre os de pré-cópula. Essas correlações e as retas de regressão estão representadas graficamente na figura 3.

Apenas para a linhagem BR a correlação é significativa; entretanto se for excluído o ponto correspondente ao segundo maior tempo de pré-cópula e maior tempo de cópula a correlação torna-se não significativa ( $r=0,378$ ;  $t_{17}=1,69$ ;  $P > 0,05$ ).

As análises das regressões mostram que a dependência do tempo de cópula absoluto em relação ao tempo de pré-cópula é significativa somente para BR ( $F=4,99$ ;  $P < 0,05$ ); no entanto, es





te resultado deve ser interpretado com cautela, pois, se tam bém for excluído o ponto citado para o cálculo da correlação, a equação da regressão é alterada ( $Y=15,634 + 0,078X$ ;  $F=2,84$ ;  $P > 0,05$ ). À vista desse resultado, os valores de  $F$  para a sig nificância das regressões foram não significativos para as três linhagens, demonstrando independência do tempo de cópula absoluto em relação ao tempo de pré-cópula. As três retas de regressão não diferem quanto à inclinação ( $F=2,86$ ;  $P > 0,05$ ), mas sim quanto à intersecção ( $F=7,74$ ;  $P < 0,01$ ).

Foram efetuadas análises de correlação a fim de se verificar associação entre o tempo de cópula relativo e o tem po gasto na atividade sexual (tempo de pré-cópula somado ao tempo de cópula absoluto). Os valores de  $r$  são negativos e sig nificativos para BR ( $r=-0,778$ ;  $t_{18}=5,26$ ;  $P < 0,01$ ) e para CR ( $r=-0,667$ ;  $t_{30}=4,83$ ;  $P < 0,01$ ). Esses resultados indicam que quanto maior o tempo em que os casais permanecem na caixa de acasala mento, supostamente em atividade sexual (corte ou cópula), me nor é o tempo de cópula relativo, com exceção da linhagem TR para a qual o valor de  $r$ , embora também negativo, não é signi cativo ( $r=-0,278$ ;  $t_{36}=1,73$ ;  $P > 0,05$ ).

Essas correlações estão representadas graficamente na figura 4. Verifica-se que as linhagens BR e CR apresentam pontos que se destacam do conjunto, como o maior tempo gasto nas atividades de pré-cópula somado ao tempo de cópula para BR, e o menor tempo de cópula relativo para CR. Se esses pontos fo rem excluídos, as correlações tornam-se mais fortes; para BR,  $r=-0,879$  ( $t_{17}=8,46$ ;  $P < 0,01$ ) e para CR,  $r=-0,745$  ( $t_{29}=6,01$ ;  $P < 0,01$ ). Esses resultados reforçam a hipótese de uma associação negativa entre as duas variáveis, nessas duas linhagens.

Uma possível explicação para esses resultados se





apoiaria na suposição de que, com um período maior de exposição dos casais para um possível contato, os estímulos desencadeados pela sequência de atitudes da corte atingiriam um determinado limiar que levaria os machos a liberarem o sêmen mais rapidamente, diminuindo assim o tempo de cópula relativo.

Tabela 1. Tempos ( $\bar{x} \pm s$ ) de pré-cópula e de cópula, absolutos e relativos, para machos e fêmeas, sob condições de laboratório.

| Sexo | n  | pré-cópula     | cópula         | cópula         |                |
|------|----|----------------|----------------|----------------|----------------|
|      |    |                |                | absoluto       | relativo       |
| MA   | 20 | 17,1 $\pm$ 2,8 | 12,7 $\pm$ 1,6 | 14,1 $\pm$ 0,9 | 43,4 $\pm$ 3,2 |
| FM   | 32 | 26,4 $\pm$ 2,4 | 12,3 $\pm$ 1,8 | 16,7 $\pm$ 0,8 | 43,6 $\pm$ 2,9 |
| MA   | 38 | 23,9 $\pm$ 2,3 | 14,0 $\pm$ 0,8 | 23,1 $\pm$ 1,5 | 46,8 $\pm$ 3,0 |
| T    |    | 0,10           | 4,82**         | 7,36**         | 0,34           |

Tabela 3. Tempos ( $\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$ ) de pré-cópula e de cópula, em minutos  
(F para homogeneidade das médias; \*\*:  $P < 0,01$ ).

| linhagem | N  | pré-cópula     | 1ª cópula      | cópula         |                |
|----------|----|----------------|----------------|----------------|----------------|
|          |    |                |                | absoluto       | relativo       |
| BR       | 20 | 27,2 $\pm$ 2,6 | 22,7 $\pm$ 3,6 | 18,4 $\pm$ 0,9 | 42,6 $\pm$ 2,2 |
| CR       | 32 | 26,4 $\pm$ 2,6 | 12,9 $\pm$ 1,8 | 16,9 $\pm$ 0,8 | 43,8 $\pm$ 2,9 |
| TR       | 38 | 27,9 $\pm$ 2,3 | 14,0 $\pm$ 0,8 | 23,1 $\pm$ 1,5 | 46,8 $\pm$ 3,0 |
| F        |    | 0,10           | 4,92**         | 7,36**         | 0,53           |



Tabela 4. Análises de correlação e de regressão entre tempos de pré-cópula em X e de cópula absoluto em Y (t para significância de r; F para significância de b; \*:  $P < 0,05$ ).

| linhagem | N  | correlação |       | regressão         |       |
|----------|----|------------|-------|-------------------|-------|
|          |    | r          | t     | equação           | F     |
| BR       | 20 | 0,466      | 2,23* | $Y=14,157+0,156X$ | 4,99* |
| CR       | 32 | -0,138     | 0,76  | $Y=17,975-0,042X$ | 0,58  |
| TR       | 38 | -0,302     | 1,90  | $Y=28,652-0,199X$ | 3,61  |

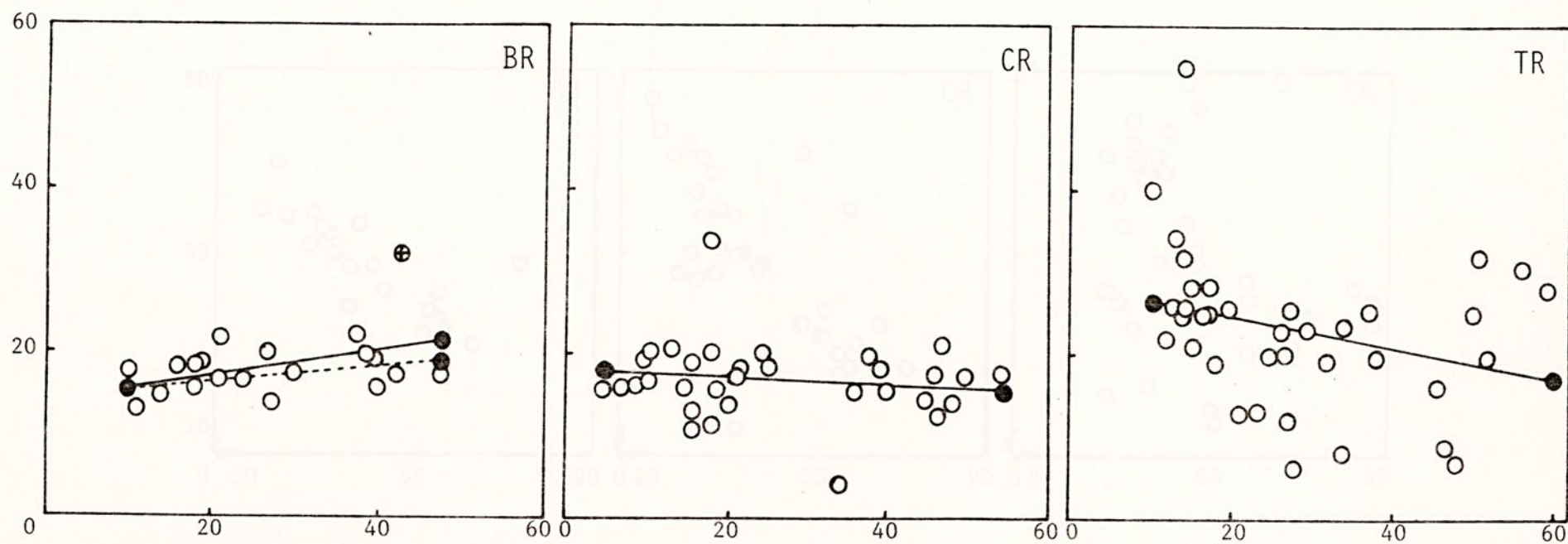


Figura 3. Retas de regressão para os tempos de pré-cópula, em abscissa e de cópula, em ordenada. (⊕: pontos teóricos; -----: sem ⊕).



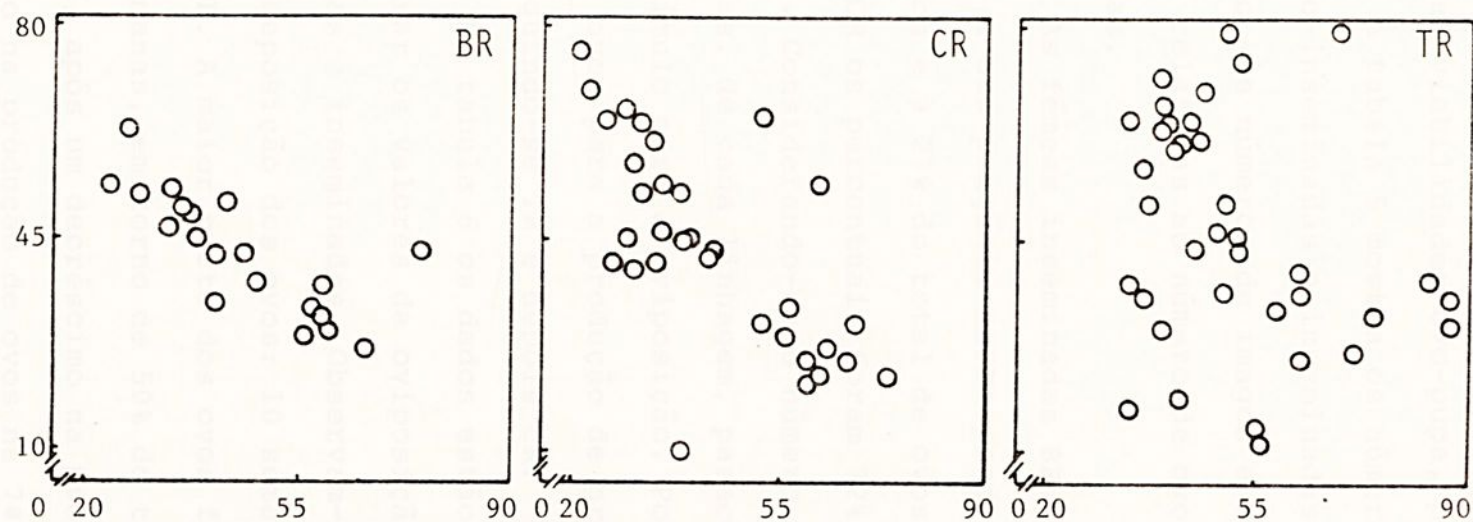


Figura 4. Correlações entre tempo de pré-côpula somado ao de cõpula (abscissa) e o de cõpula relativo (ordenada).

### III.2. Produtividade e viabilidade.

Os dados apresentados nesse capítulo referem-se a produtividade total e semanal de ovos, de pupas e de imagos e aos valores das viabilidades ovo-pupa, pupa-imago e ovo-imago.

A tabela 5 mostra os números de ovos produzidos pelas fêmeas não-inseminadas e inseminadas durante todo o período de oviposição, os números de imagos e as frequências percentuais de imagos relativas ao número de ovos produzidos pelas fêmeas inseminadas.

As fêmeas inseminadas BR produziram 53% dos ovos da linhagem, a sua progênie correspondeu a 52% dos ovos por elas depositados e a 27% do total de ovos da linhagem. Do mesmo modo, para CR os percentuais foram 72%, 29% e 21% e para TR, 78%, 44% e 34%. Considerando-se o número de fêmeas não-inseminadas e inseminadas, de cada linhagem, parece que a inseminação atua como um estímulo para a oviposição. Pode-se notar que o aproveitamento dos ovos para a produção de progênie, na linhagem BR foi maior, seguindo-se TR e depois CR.

Na tabela 6 os dados estão dispostos de modo a permitir comparar os valores da oviposição semanal das fêmeas não-inseminadas e inseminadas. Observam-se variações quanto ao período de deposição dos ovos: 10 semanas para BR, 11 para CR e 14 para TR. A maior parte dos ovos foi produzida nas duas primeiras semanas, em torno de 50% do total, nas 3 linhagens. A linhagem BR, após um decréscimo na produtividade, apresentou uma reativação na produção de ovos na 7ª semana, em torno de 15% do total, voltando a decrescer após esse período.

A tabela 7 contém os números de ovos, de pupas e de imagos produzidos em cada semana. Os números de ovos correspon





dem à soma dos ovos das semanas em que os ovos postos deram progênie. Por exemplo, se uma fêmea produziu ovos por 3 semanas, mas aqueles depositados no 10º dia não resultaram em progênie, estes não foram considerados. A tabela 7 refere-se, assim, ao período aqui denominado de produção de progênie, característica que também varia entre as linhagens, e em cada linhagem. A linhagem CR produziu progênie durante 3 semanas, BR durante 5 e TR durante 7 semanas.

A figura 5 mostra as distribuições das frequências dos valores apresentados nas tabelas 6 e 7, que evidenciam a variabilidade existente entre as linhagens. Para CR e TR, a produção de progênie concentrou-se na 1ª semana e para BR foi alta nas 2 semanas seguintes à inseminação. Verifica-se, ainda, que o padrão de oviposição semanal foi constante para as fêmeas de mesma linhagem, independente da inseminação, e diverso entre as linhagens.

As médias da fecundidade são apresentadas na tabela 8. As médias de ovos referem-se somente aos ovos produzidos no período com progênie. Os 6 valores de F, de homogeneidade de médias, são significativos, tanto os referentes às 3 médias de cada linhagem, como os referentes às 3 médias de ovos, de pupas e de imagos. Verifica-se que as fêmeas BR apresentaram maior fecundidade e que, embora a média de ovos produzidos pelas fêmeas CR seja maior que a de TR, a produção de pupas e de imagos foi semelhante. Esses resultados mostram que para a produtividade final essas 2 linhagens são equivalentes, no entanto em CR ocorre um grande desperdício de ovos, que pode ser o resultado de seleção na fase larval.

A tabela 9 contém os coeficientes de correlação entre número de ovos, de pupas e de imagos. Todos os valores de



r, da ordem de 0,8 ou mais, são significativos, indicando uma forte associação entre essas variáveis (figura 6).

As médias das viabilidades ovo-pupa, pupa-imago e ovo-imago são apresentadas na tabela 10. Os valores de F para a homogeneidade das 3 médias de cada linhagem são todos significativos.

Os resultados das viabilidades ovo-pupa e ovo-imago mostraram, para BR, maior eficiência no aproveitamento dos ovos para a produção de progênie e menor para CR, como já mostrado com os percentuais analisados na tabela 5.

Os valores de F para comparação dos 3 tipos de viabilidade entre as linhagens indicam diferenças significativas para as viabilidades ovo-pupa ( $F=15,67$ ;  $P < 0,01$ ) e ovo-imago ( $F=14,56$ ;  $P < 0,01$ ), mas não para a viabilidade pupa-imago ( $F=2,11$ ;  $P > 0,05$ ), que foi superior a 85% nas 3 linhagens. Parece pois que, durante o desenvolvimento, a pressão de seleção foi maior nos ovos e nas larvas. Este fato é bastante evidente na linhagem CR, na qual somente 44% dos ovos atingiram a fase de pupa e desses, 86% completaram o desenvolvimento.

Foram feitas análises de correlação entre os valores da viabilidade ovo-imago e os da produtividade de ovos, total e diária, e de imagos. Os valores de r, apresentados na tabela 11, são significativos somente para a correlação entre viabilidade ovo-imago e produtividade de imagos, indicando que a viabilidade cresceu com o aumento da produtividade de imagos, não estando este aumento, entretanto, associado com a produtividade de ovos.

As correlações significativas estão representadas graficamente na figura 7. Verifica-se, na linhagem CR, pontos que se destacaram do conjunto, correspondentes aos valores da menor





e maior viabilidades; excluídos estes pontos a correlação torna-se mais forte, com  $r=0,778$  ( $t_{26}=6,31$ ;  $P < 0,01$ ), reforçando a indicação de uma associação positiva entre essas variáveis.

Tabela 3. Produtividade total de ovos e de lagos, de fêmeas não-inseminadas (NI) e inseminadas (I), de paratubos, número de fêmeas.

| Paratubo | Fêmeas  | Ovos | Lagos | Lagos |   |
|----------|---------|------|-------|-------|---|
|          |         |      |       | NI    | I |
| BV       | NI (28) | 2237 | —     | —     | — |
|          | I (19)  | 2488 | 1337  | 52    | — |
| CB       | NI (16) | 1205 | —     | —     | — |
|          | I (30)  | 1068 | 892   | 29    | — |
| TB       | NI (14) | 720  | —     | —     | — |
|          | I (37)  | 2623 | 1143  | 44    | — |

Tabela 5. Produtividade total de ovos e de imagos, de fêmeas não-inseminadas (NI) e inseminadas (I). Em parênteses, números de fêmeas.

| linhagem | fêmeas  | ovos | imagos | imagos |      |
|----------|---------|------|--------|--------|------|
|          |         |      |        | 100    | ovos |
| BR       | NI (28) | 2237 | —      | —      |      |
|          | I (19)  | 2488 | 1293   | 52     |      |
| CR       | NI (16) | 1205 | —      | —      |      |
|          | I (30)  | 3068 | 892    | 29     |      |
| TR       | NI (12) | 720  | —      | —      |      |
|          | I (37)  | 2623 | 1143   | 44     |      |



2 fatores { semana  
                  inseminação  
3                   NI / I

Tabela 6. Produtividade semanal de ovos, de fêmeas não-inseminadas (NI) e inseminadas (I).

| semana | BR   |      | CR   |      | TR  |      |
|--------|------|------|------|------|-----|------|
|        | NI   | I    | NI   | I    | NI  | I    |
| 1      | 464  | 686  | 432  | 1365 | 307 | 1171 |
| 2      | 576  | 721  | 345  | 810  | 29  | 229  |
| 3      | 301  | 312  | 201  | 434  | 38  | 281  |
| 4      | 226  | 151  | 131  | 157  | 54  | 187  |
| 5      | 65   | 99   | 18   | 43   | 57  | 121  |
| 6      | 53   | 37   | 27   | 18   | 52  | 99   |
| 7      | 364  | 298  | 26   | 39   | 62  | 70   |
| 8      | 110  | 95   | 11   | 77   | 26  | 28   |
| 9      | 64   | 58   | 10   | 96   | 25  | 22   |
| 10     | 14   | 31   | 4    | 20   | 14  | 49   |
| 11     | -    | -    | -    | 9    | 28  | 68   |
| 12     | -    | -    | -    | -    | 28  | 185  |
| 13     | -    | -    | -    | -    | -   | 86   |
| 14     | -    | -    | -    | -    | -   | 27   |
| Total  | 2237 | 2488 | 1205 | 3068 | 720 | 2623 |

↓  
análise fatorial (6 x

3 - fontes de variação

Tabela 7. Produtividade semanal de ovos no período com progênie, de pupas e de imagos, das fêmeas inseminadas.

| semana | BR(N=19) |       |        | CR(N=30) |       |        | TR(N=37) |       |        |
|--------|----------|-------|--------|----------|-------|--------|----------|-------|--------|
|        | ovos     | pupas | imagos | ovos     | pupas | imagos | ovos     | pupas | imagos |
| 1      | 686      | 613   | 552    | 1365     | 688   | 608    | 1171     | 912   | 832    |
| 2      | 721      | 585   | 528    | 810      | 268   | 223    | 229      | 117   | 110    |
| 3      | 312      | 164   | 129    | 434      | 80    | 71     | 281      | 102   | 90     |
| 4      | 151      | 55    | 49     | -        | -     | -      | 187      | 73    | 68     |
| 5      | 99       | 35    | 35     | -        | -     | -      | 121      | 36    | 33     |
| 6      | -        | -     | -      | -        | -     | -      | 99       | 2     | 2      |
| 7      | -        | -     | -      | -        | -     | -      | 70       | 10    | 8      |
| Total  | 1969     | 1452  | 1293   | 2609     | 1036  | 892    | 2158     | 1252  | 1143   |

no } fatores 2 < temp  
sa }



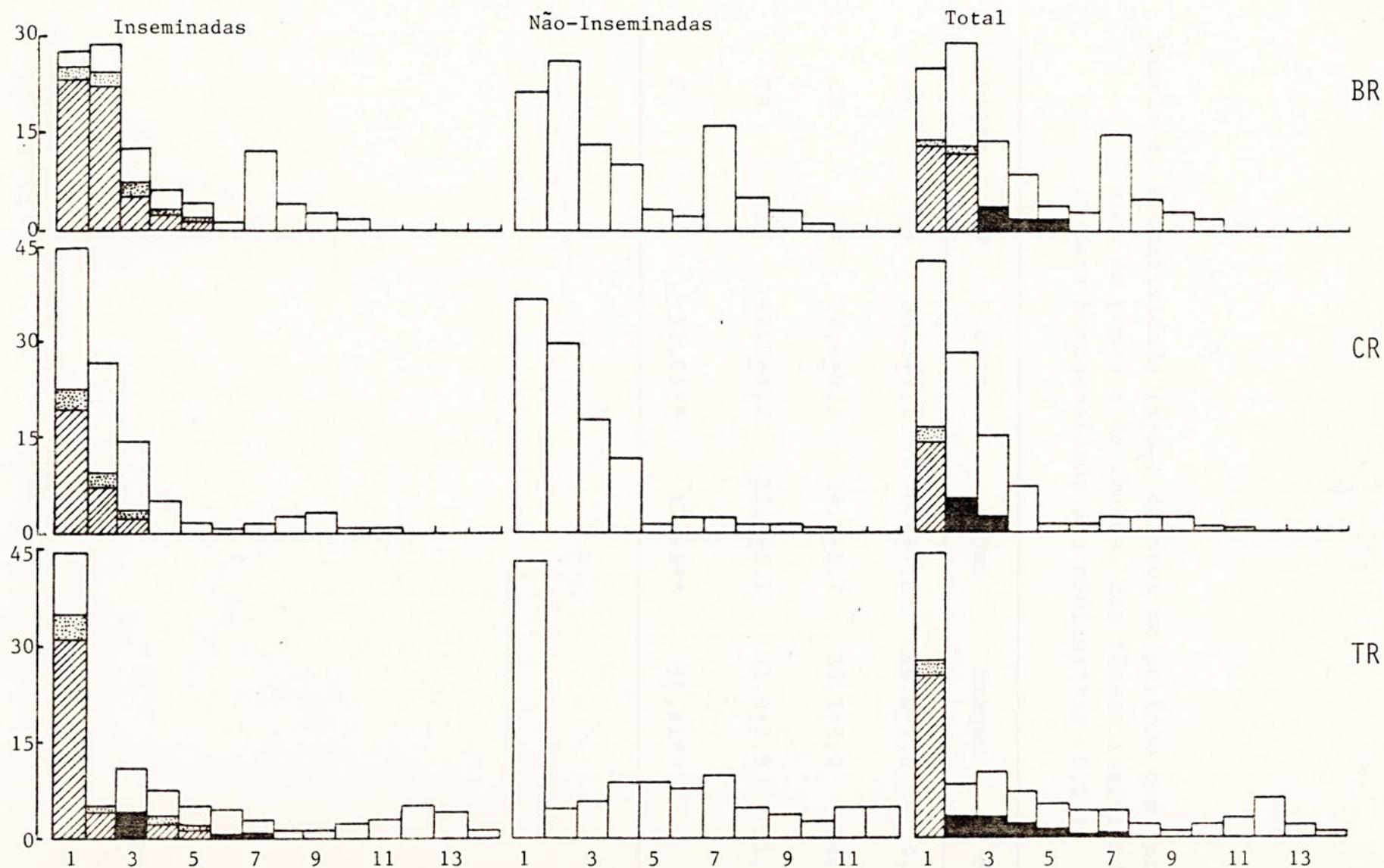


Figura 5. Frequências (ordenada) de ovos (branco), de pupas (pontilhado) e de imagos (hachurado) produzidos por semana (abscissa), como percentuais dos totais de ovos (preto corresponde a números iguais de ovos e de imagos).

Tabela 8. Produtividade ( $\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$ ) de ovos no período com progênie, de pupas e de imagos, das fêmeas inseminadas (F para homogeneidade das médias; \*\*:  $P < 0,01$ ).

| linhagem | N  | ovos           | pupas          | imagos         | F       |
|----------|----|----------------|----------------|----------------|---------|
| BR       | 19 | 98,5 $\pm$ 7,1 | 76,4 $\pm$ 7,6 | 68,0 $\pm$ 7,0 | 4,64**  |
| CR       | 30 | 74,6 $\pm$ 8,2 | 34,5 $\pm$ 5,7 | 30,1 $\pm$ 5,2 | 14,25** |
| TR       | 37 | 52,1 $\pm$ 4,2 | 33,8 $\pm$ 3,1 | 31,0 $\pm$ 2,9 | 11,17** |
| F        |    | 11,65**        | 17,93**        | 16,81**        |         |

fert

Tabela 9. Análises de correlação entre números de ovos, pupas e imagos (t para significância de r; \*\*:  $P < 0,01$ ).

| linhagem | N  | ovos x pupas |        | pupas x imagos |         | ovos x imagos |        |
|----------|----|--------------|--------|----------------|---------|---------------|--------|
|          |    | r            | t      | r              | t       | r             | t      |
| BR       | 19 | 0,838        | 6,25** | 0,983          | 21,84** | 0,790         | 5,34** |
| CR       | 30 | 0,842        | 8,43** | 0,995          | 49,75** | 0,828         | 7,89** |
| TR       | 37 | 0,788        | 6,68** | 0,988          | 30,88** | 0,795         | 7,57** |



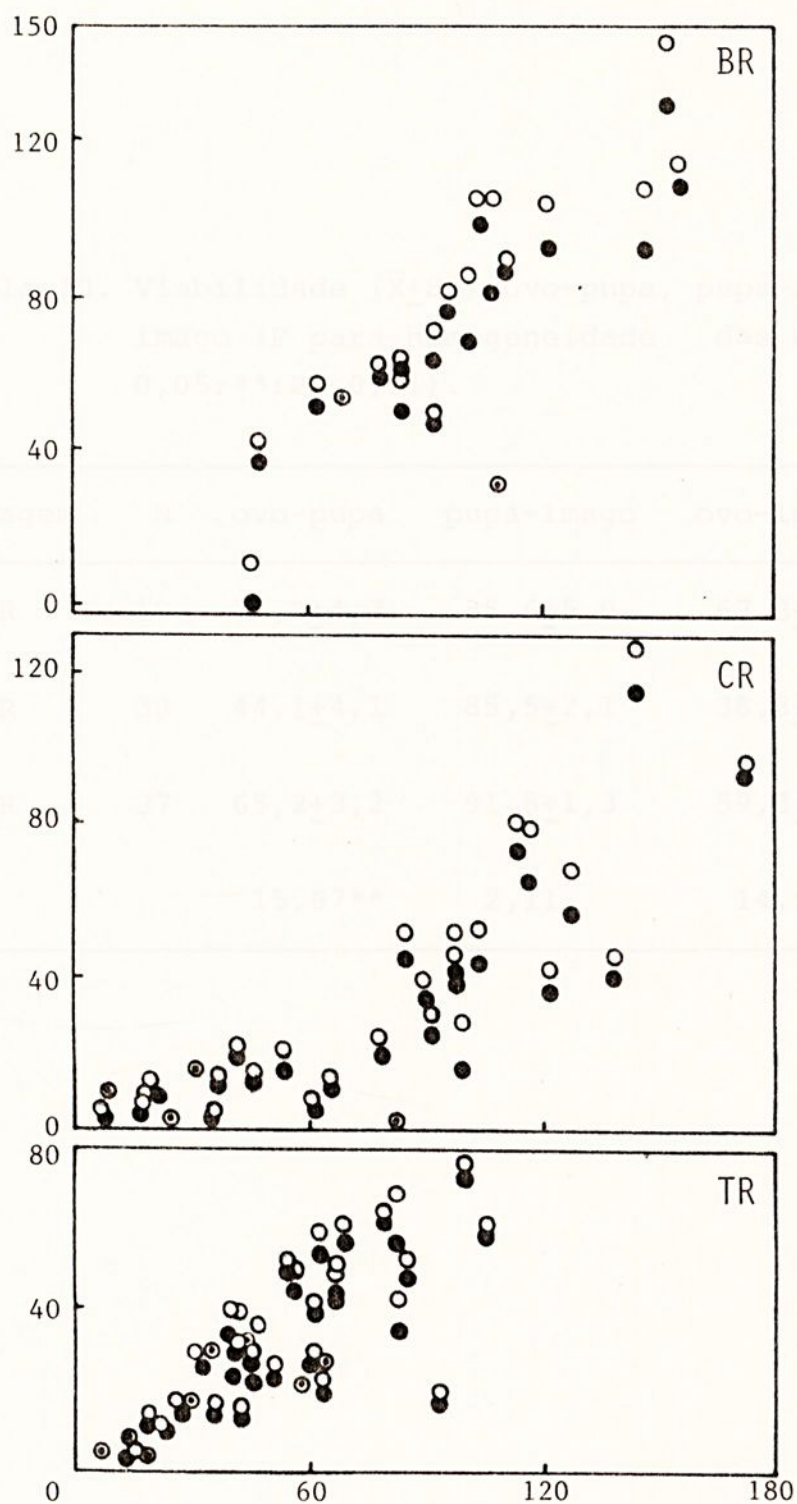


Figura 6. Correlações entre números de ovos em abscissa, e de pupas (círculos brancos) e de imagos (círculos pretos), em ordenada.

Tabela 10. Viabilidade ( $\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$ ) ovo-pupa, pupa-imago e ovo-imago (F para homogeneidade das médias; \*:  $P < 0,05$ ; \*\*:  $P < 0,01$ ).

| linhagem | N  | ovo-pupa       | pupa-imago     | ovo-imago      | F       |
|----------|----|----------------|----------------|----------------|---------|
| BR       | 19 | 76,0 $\pm$ 4,7 | 85,6 $\pm$ 5,0 | 67,3 $\pm$ 4,9 | 3,54*   |
| CR       | 30 | 44,1 $\pm$ 4,1 | 85,5 $\pm$ 2,1 | 38,3 $\pm$ 4,0 | 53,68** |
| TR       | 37 | 65,2 $\pm$ 3,2 | 91,5 $\pm$ 1,3 | 59,3 $\pm$ 2,9 | 43,07** |
| F        |    | 15,67**        | 2,11           | 14,56**        |         |

Tabela 11. Correlações entre viabilidade ovo-imago e produtividade de ovos, total e diária, e de imagos (t para significância de r; \*\*:  $P < 0,01$ ).

| linhagem | N  | ovos  |      |        |      | imagos |        |
|----------|----|-------|------|--------|------|--------|--------|
|          |    | total |      | diária |      | r      | t      |
|          |    | r     | t    | r      | t    |        |        |
| BR       | 19 | 0,199 | 0,84 | 0,061  | 0,25 | 0,696  | 4,00** |
| CR       | 30 | 0,061 | 0,32 | 0,168  | 0,90 | 0,519  | 3,21** |
| TR       | 37 | 0,059 | 0,35 | 0,110  | 0,66 | 0,528  | 3,68** |



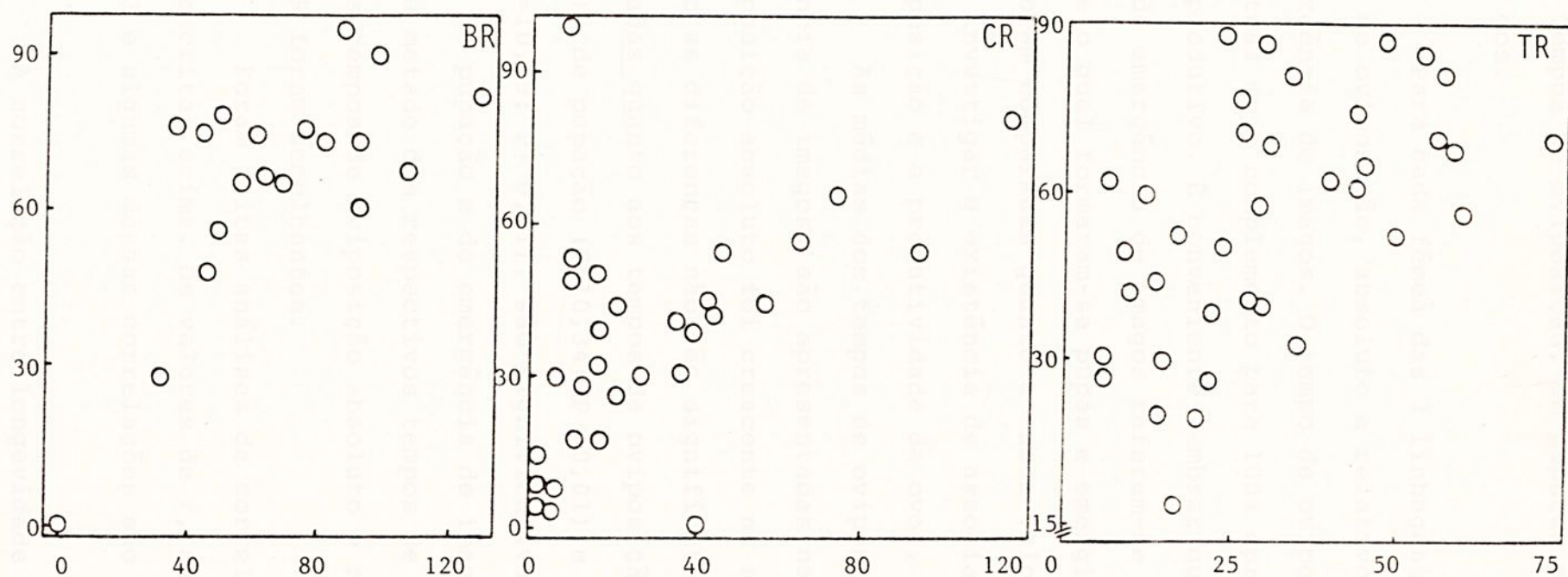


Figura 7. Correlações entre número de imagos (abscissa) e viabilidade ovo-imago (ordenada).

### III.3. Tempos de oviposição, de pupação e de emergência de imagos.

Para cada fêmea das 3 linhagens foram calculados os tempos de oviposição, absoluto e relativo, e os de pupação e de emergência de imagos. O tempo de oviposição relativo é um percentual cujo complemento para 100% corresponde ao período pós-reprodutivo. É conveniente lembrar que os tempos de pupação e de emergência de imagos referem-se ao intervalo de tempo durante o qual formaram-se pupas e emergiram imagos. As linhagens foram comparadas quanto a esses valores, procurando-se também investigar a existência de associação entre os tempos de oviposição e a produtividade de ovos, diária e total.

As médias dos tempos de oviposição, de pupação e de emergência de imagos, são apresentadas na tabela 12. O tempo de oviposição absoluto foi crescente na sequência BR, CR, TR, contudo as diferenças não são significativas. Já as variações observadas quanto aos tempos de oviposição relativo ( $F=5,41$ ;  $P < 0,01$ ), de pupação ( $F=10,34$ ;  $P < 0,01$ ) e de emergência de imagos ( $F=10,99$ ;  $P < 0,01$ ), são significativas. Verifica-se que os tempos de pupação e de emergência de imagos da linhagem CR foram quase a metade dos respectivos tempos de BR e TR; no entanto, para os tempos de oviposição absoluto e relativo os valores de BR e CR foram semelhantes.

Foram feitas análises de correlação entre as variáveis descritas acima. Os valores de  $r$ , são apresentados na tabela 13 e algumas dessas correlações são mostradas nas figuras 8 a 11.

A correlação entre longevidade e tempo de oviposição absoluto (figura 8) é positiva e significativa nas 3 linhagens,





como se poderia esperar, pois uma maior longevidade deve possibilitar maior tempo disponível para a oviposição. Entre longevidade e tempo de oviposição relativo a correlação é também positiva e significativa, mas somente para a linhagem TR (figura 9).

Os valores de  $r$  para o tempo de oviposição absoluto e o tempo de pupação são positivos e significativos para as linhagens BR e TR, mas não para CR. Quando se considera o tempo de oviposição absoluto e o tempo de emergência de imagos, a correlação é positiva, mas significativa apenas para TR. À vista dessas considerações, os resultados das análises de correlação tornam-se aparentemente inesperados ou discordantes, devendo por isso ser interpretados com cautela, quanto a estarem refletindo variabilidade entre as linhagens (figuras 10 e 11).

A correlação entre tempos de pupação e de emergência de imagos é positiva e quase perfeita nas 3 linhagens, com valores de  $r$  não inferiores a 0,9.

A tabela 14 contém os valores médios do tempo de oviposição absoluto e relativo e da produtividade de ovos, total e diária, das fêmeas não-inseminadas, inseminadas e do total de fêmeas de cada linhagem.

Os tempos de oviposição absoluto e relativo foram maiores para as fêmeas inseminadas do que para as não-inseminadas, mas quando comparadas por teste  $t$ , as diferenças entre as médias não são significativas.

Para o tempo de oviposição absoluto, das fêmeas inseminadas ou não, os valores de  $F$  não são significativos, demonstrando homogeneidade entre as linhagens. Quanto ao tempo de oviposição relativo o valor de  $F$  não é significativo para fêmeas não-inseminadas mas sim para as inseminadas ( $F=5,41$ ;  $P <$





0,01). Observa-se ainda, para as 50 fêmeas de cada linhagem, que os valores são crescentes na sequência BR, CR, TR para o tempo de oviposição absoluto ( $F=5,04$ ;  $P < 0,01$ ), e na sequência CR, BR, TR para o relativo ( $F=5,01$ ;  $P < 0,01$ ). Esses resultados podem suportar a hipótese de que a inseminação evidencia variações existentes entre as linhagens, que não são detectadas ou não se manifestam quando as fêmeas não são inseminadas.

A produtividade total de ovos das fêmeas inseminadas foi maior que a das não-inseminadas, nas 3 linhagens, especialmente em BR e CR; entretanto os 3 valores de  $t$  para as diferenças entre médias, ao contrário do que seria esperado, não são significativos. Isto decorre dos elevados valores das variâncias, que resultam em coeficientes de variação da ordem de 90% para fêmeas não-inseminadas e 40% para as inseminadas. Na linhagem BR, por exemplo, o número de ovos por fêmea variou de 0 a 240, entre as não-inseminadas.

A produtividade diária das fêmeas inseminadas foi maior que a das não-inseminadas. Os valores de  $t$  para as diferenças entre médias são significativos, com exceção ao da linhagem TR. As diferenças observadas entre as linhagens para a produtividade diária das fêmeas não-inseminadas ( $F=3,27$ ;  $P < 0,05$ ) e das inseminadas ( $F=7,46$ ;  $P < 0,01$ ) são significativas.

A produtividade de ovos das 50 fêmeas de cada linhagem, tanto a total como a diária, foram crescentes na sequência TR, CR, BR. Os valores de  $F$  para a homogeneidade dessas médias são significativos ( $F=4,17$ ;  $P < 0,05$  e  $F=5,84$ ;  $P < 0,01$ ).

À vista dos valores de  $F$ , todos significativos, as médias das 3 linhagens, para os tempos de oviposição e produtividade de 50 fêmeas, foram comparadas pela diferença honestamente significativa de Tukey:



|                                                  |            |            |            |
|--------------------------------------------------|------------|------------|------------|
| a- tempo de oviposição absoluto: $W_{0,05}=10,4$ | BR<br>30,5 | CR<br>34,3 | TR<br>44,3 |
| b- tempo de oviposição relativo: $W_{0,05}=11,4$ | CR<br>55,0 | BR<br>60,1 | TR<br>70,0 |
| c- produtividade total de ovos: $W_{0,05}=22,5$  | TR<br>57,6 | CR<br>76,3 | BR<br>84,1 |
| d- produtividade diária de ovos: $W_{0,05}=0,8$  | TR<br>1,5  | CR<br>2,5  | BR<br>2,6  |

Das 4 diferenças significativas 3 são entre as linhagens BR e TR e apenas uma entre CR e TR.

A tabela 15 contém os resultados das análises de correlação entre tempo de oviposição absoluto e produtividade de ovos, total e diária. Os valores de  $r$  para a correlação entre o tempo de oviposição absoluto e a produtividade diária das fêmeas não-inseminadas (figura 12) são positivos e significativos para as linhagens BR e CR.

Para as fêmeas inseminadas das 3 linhagens, a correlação entre essas duas variáveis é negativa e significativa (figura 13). Se, de cada linhagem, for excluído o ponto correspondente ao menor tempo de oviposição e a maior produtividade diária, as correlações tornam-se menores, com os seguintes valores: para BR,  $r=-0,442$  ( $t_{16}=1,97$ ;  $P > 0,05$ ), para CR,  $r=-0,559$  ( $t_{27}=3,54$ ;  $P < 0,01$ ) e para TR,  $r=-0,601$  ( $t_{34}=4,36$ ;  $P < 0,01$ ).

Esses resultados demonstram que a produtividade diária das fêmeas não-inseminadas, com exceção da linhagem TR, aumentou com a duração do período de oviposição. Em contraste, para as fêmeas inseminadas, essa produtividade decresceu com o aumento do tempo de oviposição.

Quando se considera a correlação entre tempo de oviposição absoluto e produtividade total (figura 14), os valores



de  $r$  são positivos e significativos para as fêmeas não-inseminadas das 3 linhagens, indicando que quanto maior o período de deposição de ovos, maior a produtividade total. Verifica-se também esta correlação nas fêmeas inseminadas da linhagem TR; no entanto, para as linhagens BR e CR os valores de  $r$  não são significativos. Também nesse caso há diferenças entre as linhagens, possivelmente em decorrência da inseminação.

| Linhagem | n  | Deposição |          | Correlação |
|----------|----|-----------|----------|------------|
|          |    | absoluta  | relativa |            |
| BR       | 19 | 34,5±2,4  | 63,7±2,7 | 21,4±3,6   |
| CR       | 10 | 37,1±3,6  | 60,1±3,6 | 12,1±4,2   |
| TR       | 17 | 45,1±4,4  | 71,0±4,3 | 21,9±1,9   |
| F        |    | 1,64      | 5,41**   | 10,34**    |



Tabela 12. Tempos ( $\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$ ) de oviposição, de pupação e de emergência de imagos, em dias, de N fêmeas (F para homogeneidade das médias; \*\*:  $P < 0,01$ ).

| linhagem | N  | oviposição     |                | pupação        | emergência<br>de<br>imagos |
|----------|----|----------------|----------------|----------------|----------------------------|
|          |    | absoluto       | relativo       |                |                            |
| BR       | 19 | 34,5 $\pm$ 2,8 | 65,7 $\pm$ 2,7 | 21,4 $\pm$ 1,6 | 20,5 $\pm$ 2,0             |
| CR       | 30 | 37,1 $\pm$ 3,6 | 60,1 $\pm$ 3,6 | 12,1 $\pm$ 1,2 | 11,2 $\pm$ 1,2             |
| TR       | 37 | 45,1 $\pm$ 4,4 | 73,0 $\pm$ 2,3 | 21,9 $\pm$ 1,9 | 21,8 $\pm$ 1,9             |
| F        |    | 1,84           | 5,41**         | 10,34**        | 10,99**                    |



Tabela 13. Análises de correlação entre longevidade e tempos de oviposição (absoluto e relativo), de pupação e de emergência de imagos (t para significância de r; \*:  $P < 0,05$ ; \*\*:  $P < 0,01$ ).

| variáveis                         | BR    |                 | CR    |                 | TR    |                 |
|-----------------------------------|-------|-----------------|-------|-----------------|-------|-----------------|
|                                   | r     | t <sub>17</sub> | r     | t <sub>28</sub> | r     | t <sub>35</sub> |
| longevidade x oviposição absoluto | 0,491 | 2,35*           | 0,762 | 6,24**          | 0,984 | 31,74**         |
| x oviposição relativo             | 0,012 | 0,05            | 0,078 | 0,42            | 0,630 | 4,85**          |
| oviposição absoluto x pupação     | 0,458 | 2,14*           | 0,006 | 0,03            | 0,409 | 2,71**          |
| x emergência                      | 0,448 | 2,06            | 0,097 | 0,52            | 0,393 | 2,55**          |
| pupação x emergência              | 0,896 | 8,14**          | 0,934 | 14,82**         | 0,998 | 99,80**         |

Figura 2. Correlações entre longevidade (absoluta) e tempo de oviposição absoluto log normal.



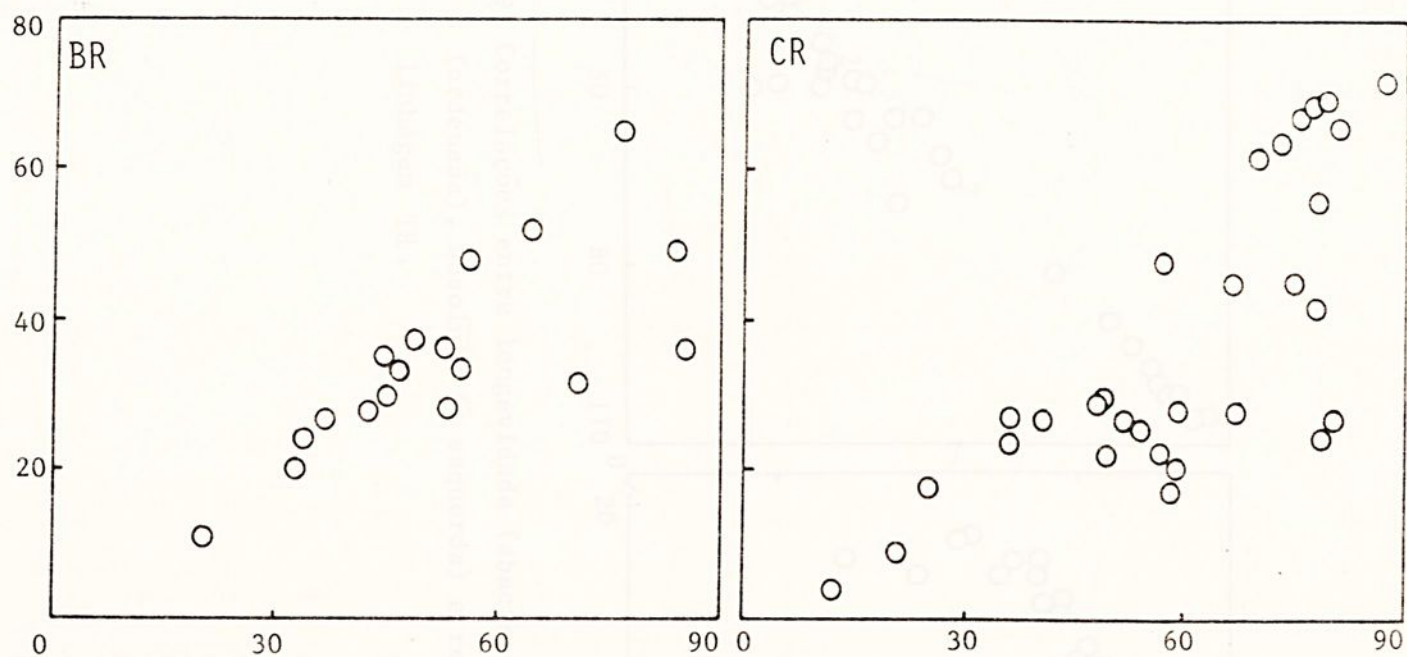


Figura 8. Correlações entre longevidade (abscissa) e tempo de oviposição absoluto (ordenada).



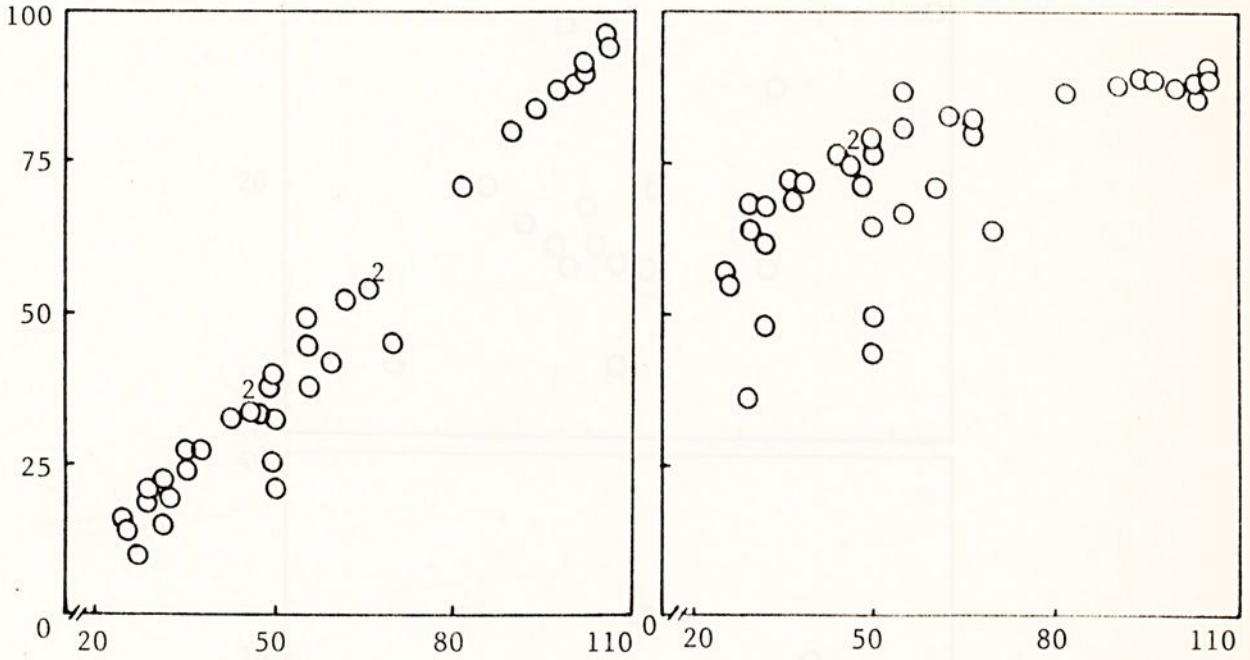


Figura 9. Correlações entre longevidade (abscissa) e tempo de oviposição (ordenada), absoluto (à esquerda) e relativo (à direita), da linhagem TR.

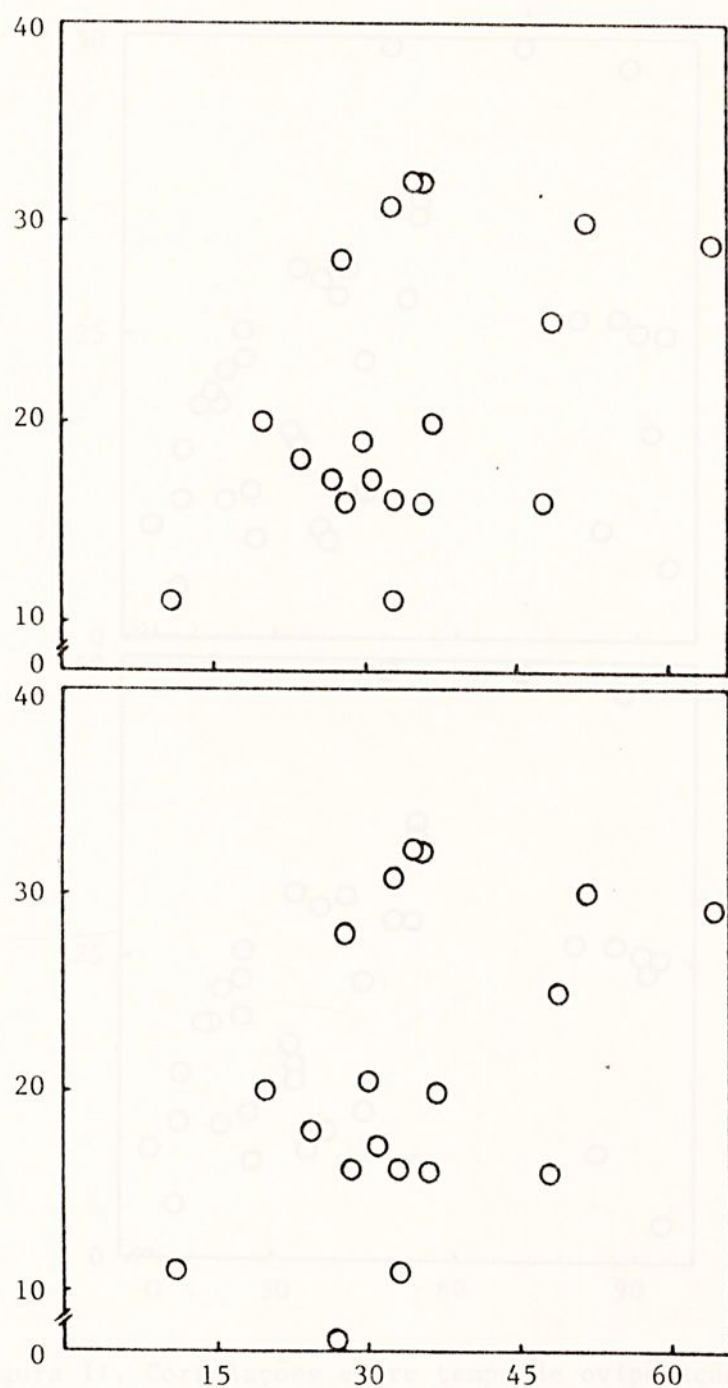


Figura 10. Correlações entre tempo de oviposição, em abs cissa e, em ordenada, tempo de pupação (acima) e de emergência de imagos (abaixo), da línha gem BR.

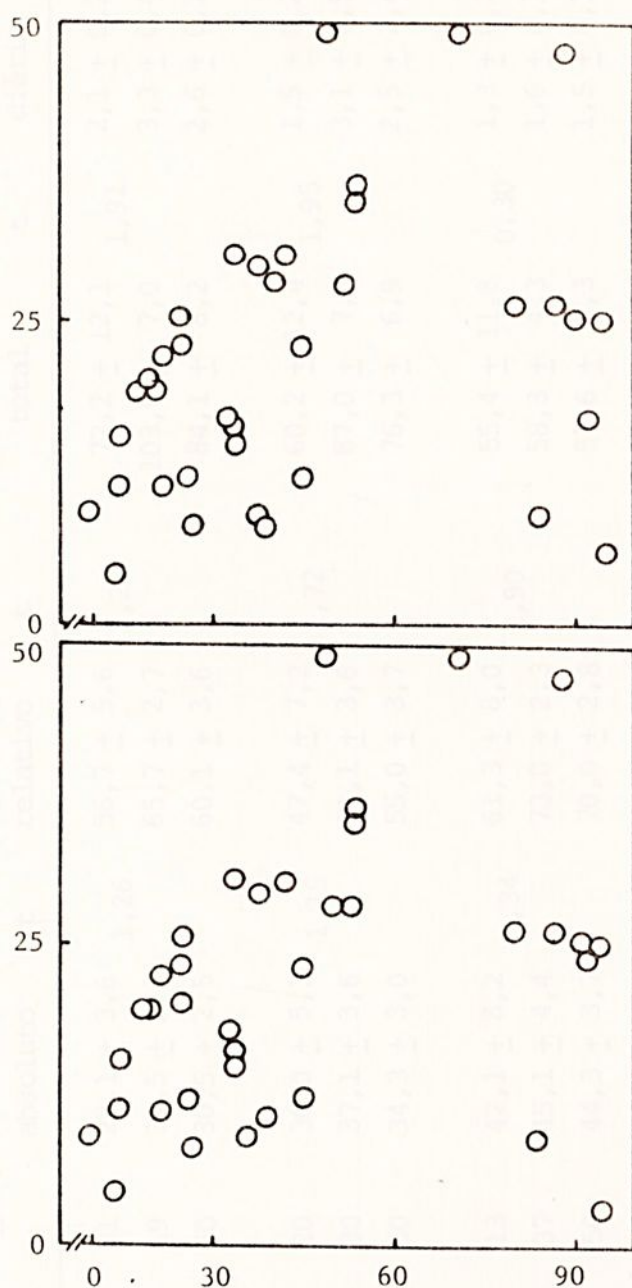


Figura 11. Correlações entre tempo de oviposição, em abscissa e, em ordenada, tempo de pupação (acima) e de emergência de imagos (abaixo), da linhagem TR.



Tabela 14. Números médios ( $\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$ ) do tempo de oviposição, em dias, e da produtividade de ovos, de fêmeas não-inseminadas (NI) e inseminadas (I) (t para diferença entre médias; F para homogeneidade das médias; \*:  $P < 0,05$ ; \*\*:  $P < 0,01$ ).

| linhagem |       | N  | tempo de oviposição |      |                |      | produtividade de ovos |      |               |        |
|----------|-------|----|---------------------|------|----------------|------|-----------------------|------|---------------|--------|
|          |       |    | absoluto            | t    | relativo       | t    | total                 | t    | diária        | t      |
| BR       | NI    | 31 | 28,1 $\pm$ 3,6      | 1,26 | 56,7 $\pm$ 5,6 | 1,21 | 72,2 $\pm$ 12,1       | 1,91 | 2,1 $\pm$ 0,2 | 2,93** |
|          | I     | 19 | 34,5 $\pm$ 2,8      |      | 65,7 $\pm$ 2,7 |      | 103,6 $\pm$ 7,0       |      | 3,3 $\pm$ 0,4 |        |
|          | Total | 50 | 30,5 $\pm$ 2,5      |      | 60,1 $\pm$ 3,6 |      | 84,1 $\pm$ 8,2        |      | 2,6 $\pm$ 0,2 |        |
| CR       | NI    | 20 | 30,0 $\pm$ 5,1      | 1,15 | 47,4 $\pm$ 7,2 | 1,72 | 60,2 $\pm$ 12,4       | 1,95 | 1,5 $\pm$ 0,2 | 2,50*  |
|          | I     | 30 | 37,1 $\pm$ 3,6      |      | 60,1 $\pm$ 3,6 |      | 87,0 $\pm$ 7,6        |      | 3,1 $\pm$ 0,5 |        |
|          | Total | 50 | 34,3 $\pm$ 3,0      |      | 55,0 $\pm$ 3,7 |      | 76,3 $\pm$ 6,9        |      | 2,5 $\pm$ 2,4 |        |
| TR       | NI    | 13 | 42,1 $\pm$ 8,2      | 0,34 | 61,3 $\pm$ 8,0 | 1,90 | 55,4 $\pm$ 11,8       | 0,30 | 1,3 $\pm$ 0,2 | 1,05   |
|          | I     | 37 | 45,1 $\pm$ 4,4      |      | 73,0 $\pm$ 2,3 |      | 58,3 $\pm$ 4,3        |      | 1,6 $\pm$ 0,1 |        |
|          | Total | 50 | 44,3 $\pm$ 3,7      |      | 70,0 $\pm$ 2,8 |      | 57,6 $\pm$ 4,3        |      | 1,5 $\pm$ 0,1 |        |
| F        | NI    |    | 1,73                |      | 0,91           |      | 0,46                  |      | 3,27*         |        |
|          | I     |    | 1,84                |      | 5,41**         |      | 13,38**               |      | 7,46**        |        |
|          | Total |    | 5,04**              |      | 5,01**         |      | 4,17**                |      | 5,84**        |        |

Tabela 15. Análises de correlação entre tempo de oviposição absoluto e produtividade de ovos, diária e total, das fêmeas não-inseminadas (NI) e inseminadas (I) (t para significância de r; \*\*:  $P < 0,01$ ).

| linhagem |    | N  | diária |        | total |         |
|----------|----|----|--------|--------|-------|---------|
|          |    |    | r      | t      | r     | t       |
| BR       | NI | 31 | 0,501  | 3,17** | 0,912 | 13,03** |
|          | I  | 19 | -0,592 | 3,05** | 0,368 | 1,65    |
| CR       | NI | 20 | 0,619  | 3,36** | 0,831 | 6,39**  |
|          | I  | 30 | -0,550 | 3,57** | 0,058 | 0,31    |
| TR       | NI | 13 | -0,209 | 0,71   | 0,814 | 4,71**  |
|          | I  | 37 | -0,606 | 4,52** | 0,517 | 3,67**  |

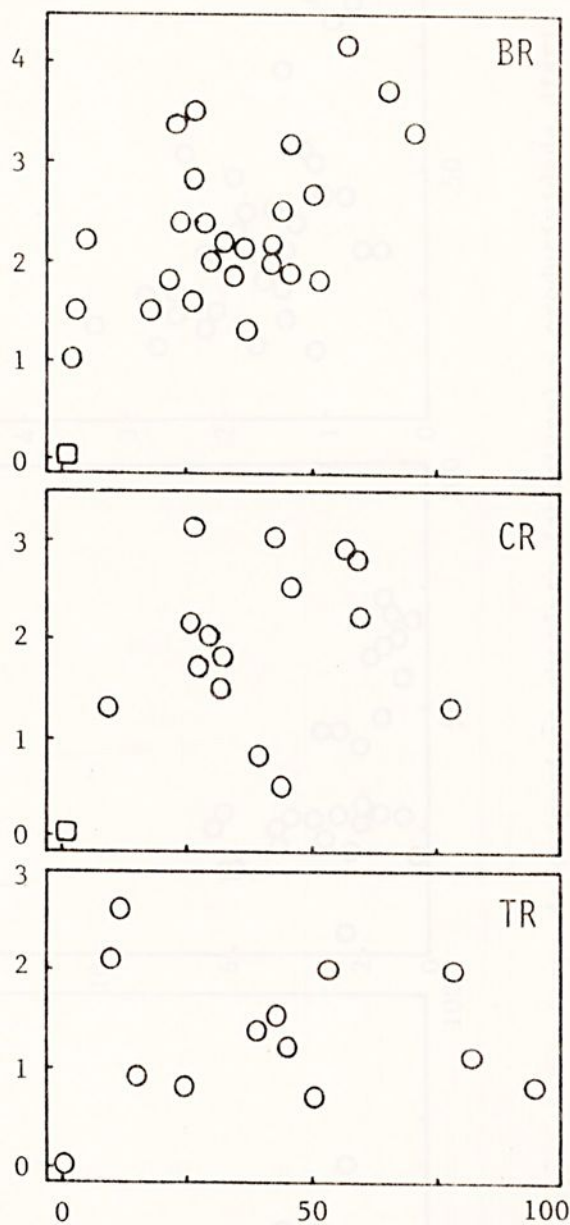


Figura 12. Correlações entre tempo de oviposição absoluto (abscissa) e produtividade diária de ovos (ordenada), das fêmeas não-inseminadas (□ : 5 pontos).



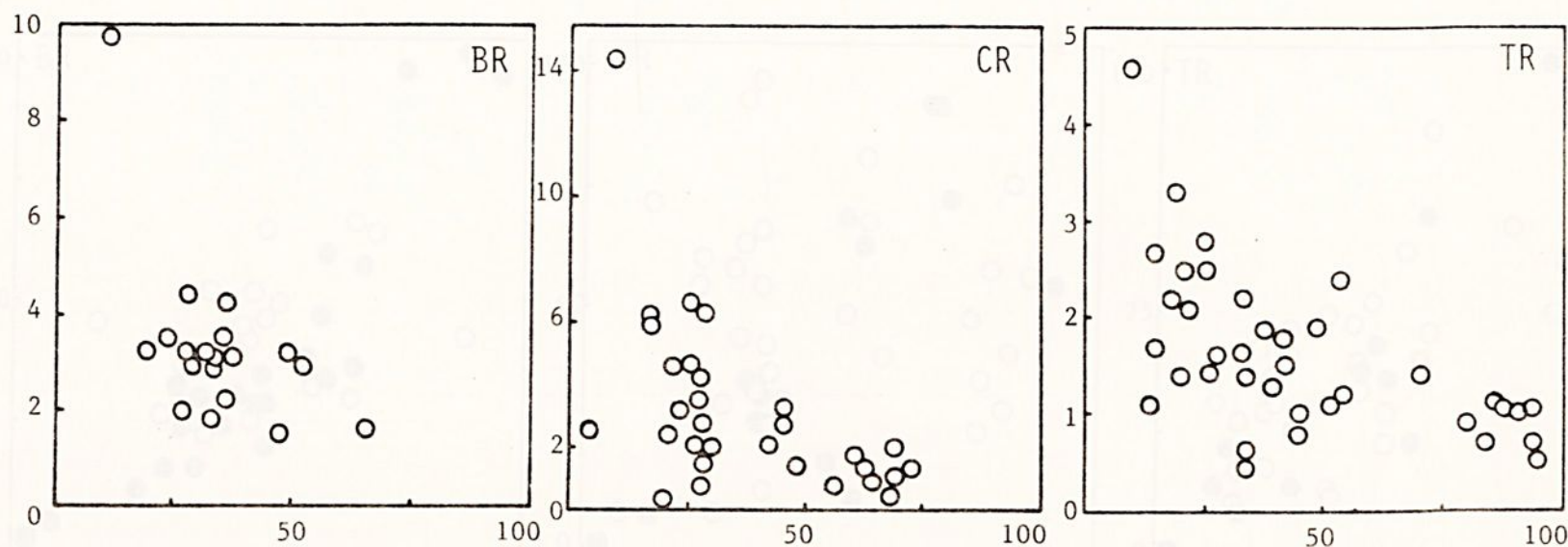


Figura 13. Correlações entre tempo de oviposição absoluto (abscissa) e produtividade diária de ovos (ordenada), das fêmeas inseminadas.



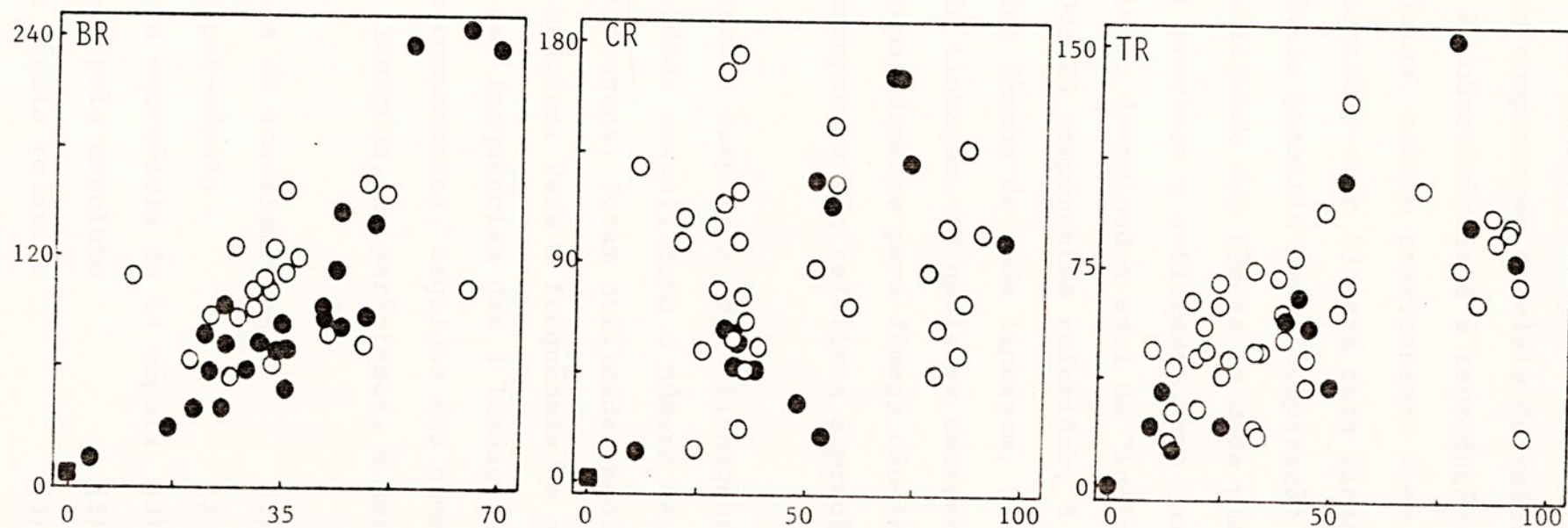


Figura 14. Correlações entre tempo de oviposição absoluto (abscissa) e produtividade total de ovos (ordenada), das fêmeas não-inseminadas (●) e inseminadas (○). 0 quadrado corresponde a 7 pontos em BR e a 5 pontos em CR.

### III.4. Índices de adaptação.

Os componentes parciais do valor adaptativo estudados, referentes à sobrevivência e à reprodução das fêmeas e às respectivas progênies, cobrem praticamente todo o ciclo biológico, podendo ser contados como 23 para cada linhagem. Esse número elevado de variáveis permitiu ampla comparação das 3 linhagens, com base na variabilidade das fêmeas de cada uma delas. Mostram-se como material precioso e suficiente para justificar a sua composição em índices, denominados aqui de "índices de adaptação".

Dos 23 componentes referidos, 5 correspondem à atividade sexual das fêmeas de cada linhagem, 5 a cada uma das 50 fêmeas de cada linhagem, os quais se desmembram em 10 ao serem considerados separadamente para fêmeas não-inseminadas e inseminadas, e 8 componentes são relativos à progênie de cada fêmea inseminada.

Para a comparação das linhagens, quanto aos componentes da atividade sexual, como o número de moscas não é o mesmo para as 3 linhagens, foram utilizadas médias ponderadas das médias das linhagens. Para a frequência de acasalamientos utilizou-se a média das frequências das 3 linhagens. Abaixo estão relacionados esses componentes, seguidos dos números das tabelas das médias das 3 linhagens, em parênteses, e dos valores das médias ponderadas:

|                                       |     |   |      |
|---------------------------------------|-----|---|------|
| 1- frequência de acasalamentos        | (1) | : | 60,0 |
| 2- tempo de pré-cópula                | (3) | : | 27,2 |
| 3- tempo para ocorrência da 1ª cópula | (3) | : | 15,5 |
| 4- tempo de cópula absoluto           | (3) | : | 19,8 |
| 5- tempo de cópula relativo           | (3) | : | 44,8 |

Para a comparação das linhagens, quanto aos componen





tes das fêmeas não-inseminadas e inseminadas, utilizou-se a média das médias das 50 fêmeas, inseminadas e não, das 3 linhagens, para cada componente. Como para a atividade sexual, estão relacionados esses componentes, seguidos dos números das tabelas das médias das 3 linhagens, em parênteses, e dos valores das médias das médias.

- 1- longevidade ( 2 ) : 54,0
- 2- tempo de oviposição absoluto (13) : 36,4
- 3- tempo de oviposição relativo (13) : 61,7
- 4- produtividade de ovos total (13) : 72,7
- 5- produtividade de ovos diária (13) : 2,2

Para a comparação das linhagens, em relação aos componentes considerados para a progênie de cada fêmea, foram também utilizadas médias ponderadas das médias de cada componente, de cada linhagem. Abaixo, como nos casos anteriores, estão relacionados os 8 componentes de progênies:

- 1- número de ovos com progênie ( 8 ) : 70,2
- 2- número de pupas ( 8 ) : 43,4
- 3- número de imagos ( 8 ) : 38,9
- 4- viabilidade ovo-pupa (10) : 60,2
- 5- viabilidade pupa-imago (10) : 88,1
- 6- viabilidade ovo-imago (10) : 53,7
- 7- tempo de pupação (11) : 18,4
- 8- tempo de emergência de imagos (11) : 17,8

Em relação aos valores das médias das linhagens foram obtidos percentuais de cada componente, para cada linhagem no caso da atividade sexual, ou para cada fêmea e respectiva progênie nos demais casos. Os percentuais de cada componente, para cada fêmea de cada linhagem e respectiva progênie, constam do Apênd



dice.

A tabela 16 contém, para cada linhagem, as médias dos percentuais de cada componente da atividade sexual. Verifica-se que a linhagem TR apresenta os valores mais elevados para 4 dos 5 componentes analisados: frequência de acasalamentos e tempos de pré-cópula e de cópula, absoluto e relativo. A linhagem CR apresenta os menores valores para os tempos de pré-cópula, de ocorrência da primeira cópula e o tempo de cópula absoluto, enquanto a linhagem BR apresenta os menores valores para frequência de acasalamentos e tempo de cópula relativo.

Dos resultados da análise de variância, constata-se que as variações entre as linhagens são significativas apenas quanto aos tempos para a ocorrência da primeira cópula ( $F=4,91$ ;  $P < 0,05$ ), e de cópula absoluto ( $F=7,37$ ;  $P < 0,01$ ).

A tabela 17 mostra as médias dos percentuais de cada componente analisado para fêmeas não-inseminadas e inseminadas. Como já observado em relação aos parâmetros absolutos, também em relação às médias dos percentuais, exceto no caso da longevidade das fêmeas TR, os valores das fêmeas inseminadas são maiores que os das não-inseminadas. Os valores de t, para as diferenças entre médias de fêmeas não-inseminadas e inseminadas, são significativos somente para a longevidade ( $t=2,17$ ;  $P < 0,05$ ) e produtividade diária de ovos ( $t=3,20$ ;  $P < 0,01$ ) na linhagem BR e produtividade diária de ovos ( $t=2,50$ ;  $P < 0,05$ ) na linhagem CR. A não significância das diferenças entre os valores de fêmeas não-inseminadas e inseminadas, que são grandes em alguns casos, deve ser atribuída aos valores altos das variâncias das distribuições de cada uma dessas variáveis, como observado anteriormente.

Verifica-se que os valores correspondentes a fêmeas





não-inseminadas e inseminadas são concordantes, isto é, as fêmeas da linhagem BR, inseminadas ou não, apresentam os maiores valores de produtividade e as da linhagem TR, os menores (tabela 17). Do mesmo modo, para o tempo de oviposição absoluto, os maiores valores são apresentados pelas fêmeas da linhagem TR e os menores pelas da linhagem BR; para o tempo de oviposição relativo os maiores valores são apresentados pelas fêmeas da linhagem TR e os menores pelas da linhagem CR.

Somente para os maiores valores da longevidade, parece não haver a mesma concordância. Enquanto o maior valor é encontrado nas fêmeas não-inseminadas da linhagem TR, para as inseminadas o maior valor ocorre na linhagem CR. Todavia esses valores são muitos próximos, entre 105 e 111. Quanto aos menores valores da longevidade há concordância, pois ocorrem ambos na linhagem BR.

Dos valores de F, apresentados na tabela 17, conclui-se que as diferenças observadas entre as linhagens são significativas, para as fêmeas não-inseminadas, somente quanto à variável longevidade ( $F=5,31$ ;  $P < 0,01$ ), e para as fêmeas inseminadas quanto às variáveis tempo de oviposição relativo ( $F=5,31$ ;  $P < 0,01$ ) e produtividade, tanto a total ( $F=13,35$ ;  $P < 0,01$ ) como a diária ( $F=7,46$ ;  $P < 0,01$ ).

Análoga às tabelas 16 e 17, a tabela 18 contém as médias de percentuais dos componentes considerados para as progênies. Dos 8 componentes estudados, a linhagem BR apresenta os maiores valores para 5 deles e a linhagem TR para os outros 3, viabilidade pupa-imago e tempos de pupação e de emergência de imagos. Contrariamente, à linhagem CR correspondem os menores valores em todos os 8 componentes, excluído o número de ovos com progênie. Exceto para a viabilidade pupa-imago, os demais





valores de F, de comparação das médias das 3 linhagens, são significativos ao nível de 1%.

A partir das médias dos percentuais obtidos para cada componente (tabelas 16, 17 e 18) foram calculados os "índices de adaptação", admitindo-se que:

1- Para a atividade sexual:

- a) quanto maior a frequência de acasalamentos, maior a eficácia da linhagem, no sentido de maior número de fêmeas ter chance de produzir progênie; e
- b) para os quatros componentes de tempo relacionados com a cópula, quanto menor o valor, maior a eficácia da linhagem por completar a cópula mais rapidamente.

2- Para as fêmeas, quanto maiores a longevidade, o tempo de oviposição (absoluto e relativo) e a produtividade de ovos (total e diária), maior a eficácia da linhagem, no sentido de maior permanência no ambiente e maior produção de descendência.

3- Para a progênie de cada fêmea, quanto maior a produtividade de ovos com progênie, de pupas e de imagos, e quanto maior a viabilidade (ovo-pupa, pupa-imago e ovo-imago), bem como os tempos de pupação e de emergência de imagos, maior a eficácia da linhagem pela maior produção de descendência.

Com base nas premissas acima foram calculados, admitindo-se ainda efeito multiplicativo dos diferentes componentes, quatro índices: de atividade sexual (AS'), de fêmeas não-inseminadas (NI') e inseminadas (I') e de progênies (P'), utilizando-se os valores das médias de percentuais das tabelas 16 a 18.

Assim, o índice AS' de cada linhagem foi obtido transformado-se inicialmente as frequências percentuais em decimais, as quais foram multiplicadas sucessivamente, utilizando-



se seus inversos, exceto para a frequência de acasalamentos. Para os índices  $NI'$ ,  $I'$  e  $P'$ , o procedimento consistiu na multiplicação sucessiva das médias de percentuais, transformadas em decimais.

Admitindo-se ainda o efeito multiplicativo dos componentes do valor adaptativo considerados, calculou-se para cada linhagem um índice de adaptação, com valor absoluto dado por  $W' = (AS')(NI')(I')(P')$ . Em seguida, tomou-se o maior valor como unidade e os demais como decimais desse, obtendo-se valores relativos de  $W'$ . Os resultados desse procedimento estão contidos na tabela 19.

Verifica-se, em relação à atividade sexual, que a linhagem CR apresenta o valor de  $AS'$  três vezes maior que o de BR e praticamente igual ao da linhagem TR, enquanto o índice  $AS'$  desta é cerca de duas vezes e meia maior que o de BR.

Enquanto os valores de  $NI'$  das 3 linhagens são muito próximos, os de  $I'$  das linhagens BR e CR são também aproximadamente iguais mas cerca de o dobro do valor apresentado pela linhagem TR.

Em relação aos valores de  $P'$ , as diferenças são as mais acentuadas: o valor de  $P'$  da linhagem BR é cerca de 70 vezes maior que o da linhagem CR e aproximadamente 11 vezes maior que o da linhagem TR, enquanto esta apresenta um  $P'$  da ordem de 6 vezes maior que o da linhagem CR.

Essas considerações podem ser resumidas como se segue:

$AS' : CR > TR > BR$

$NI' : TR > BR > CR$

$I' : BR > CR > TR$

$P' : BR > TR > CR$

Abaixo mostra-se a ordem de grandeza dos quatros índi





ces nas 3 linhagens:

BR :  $P' > I' > AS' > NI'$

CR :  $I' > AS' > NI' > P'$

TR :  $AS' > I' > P' > NI'$

A linhagem BR apresenta um valor de  $W'$  cerca de 30 vezes maior que o da linhagem CR e cerca de 8 vezes maior que o da linhagem TR, cujo  $W'$  é cerca de 4 vezes maior que o da linhagem CR.

Como deve estar claro, para cada fêmea, inseminada ou não, foram medidos 5 componentes do valor adaptativo e 8 para as progênies das inseminadas. Com esses valores foram calculadas as médias das tabelas 17 e 18. Dos mesmos valores, para cada fêmea não-inseminada, foi calculada uma média designada como o  $NI''$  de cada fêmea. Do mesmo modo, para cada fêmea inseminada e sua progênie foram calculados um  $I''$  e um  $P''$ . A tabela 20 contém, para cada linhagem, as médias dos  $NI''$ ,  $I''$  e  $P''$ . Contém ainda o valor de  $W''$  absoluto, dado por  $W'' = (NI'')(I'')(P'')$  e de  $W''$  relativo, tomado o maior valor como unidade como foi feito no caso de  $W'$ .

Os passos que levaram a obtenção do índice  $W'$  de cada linhagem permitiram compará-las em relação aos 23 componentes do valor adaptativo. Por outro lado, os passos que levaram à obtenção dos valores de  $W''$  permitiram descrever a variabilidade intralinhagem em relação aos valores de seus 3 componentes, isto é,  $NI''$ ,  $I''$  e  $P''$ . Os resultados da análise de variância indicam heterogeneidade dos valores de  $NI''$  e  $P''$ , mas não dos de  $I''$ . Constata-se também que as variações entre as linhagens são significativas apenas quanto aos valores de  $I''$  ( $F=3,19$ ;  $P < 0,05$ ) e  $P''$  ( $F=14,25$ ;  $P < 0,01$ ).

Quanto a  $NI''$ , observa-se o maior valor para a linha





gem TR, seguindo-se BR e depois CR. Para I" o maior valor corresponde à linhagem BR, seguindo-se CR e depois TR; para P" a sequência é BR, TR e CR. Essas observações podem ser resumidas do seguinte modo:

NI" : TR > BR > CR

I" : BR > CR > TR

P" : BR > TR > CR

Abaixo, mostra-se também, para cada linhagem, as relações entre os 3 índices:

BR : P" > I" > NI"

CR : I" > NI" > P"

TR : I" > P" > NI"

As distribuições das frequências dos valores de NI", I" e P" estão representadas na figura 15. Há diferenças acentuadas entre as linhagens, como também entre as 3 distribuições de cada linhagem.

Nas 3 linhagens, os valores de I" e P" estão positivamente correlacionados:  $r=0,661$  para BR ( $t_7=3,63$ ;  $P < 0,01$ ),  $r=0,533$  para CR ( $t_{28}=3,41$ ;  $P < 0,01$ ) e  $r=0,656$  para TR ( $t_{35}=5,21$ ;  $P < 0,01$ ). Essas correlações, embora altamente significativas estão longe de perfeitas; no entanto fica clara a tendência de a maiores valores de I" corresponderem maiores valores de P". A figura 16 representa essas correlações.

Os índices de adaptação W' (tabela 19) e W" (tabela 20) devem ser correspondentes. De fato, a correlação entre eles é altamente significativa,  $r=0,836$  ( $t_7=4,03$ ;  $P < 0,01$ ). Nota-se, na figura 17, que representa essa correlação, que o ponto correspondente às progênies da linhagem BR afasta-se da tendência dos demais; excluído esse ponto, a correlação torna-se virtualmente perfeita,  $r=0,980$  ( $t_6=12,06$ ;  $P < 0,01$ ). A similaridade dos dois



conjuntos de valores corrobora a propriedade dos procedimentos utilizados.

As linhagens foram comparadas ainda quanto à contribuição de cada um dos 23 componentes do valor adaptativo para o valor adaptativo total  $W'$ . A contribuição de cada componente foi considerada como a sua respectiva média de percentuais, calculada como percentual da soma das médias de todos os 23 compo-nentes.

A figura 18 contém as distribuições dos percentuais dos 23 componentes, em ordem crescente de seus valores para a linhagem BR e mantendo-se a mesma sequência para as linhagens CR e TR. Verifica-se que as linhagens diferem claramente quanto à contribuição de cada componente das diferentes frações.

Para comparar as linhagens quanto à contribuição considerada acima, foram feitas análises de correlação, sendo obti-dos os seguintes resultados: entre BR e CR  $r=-0,027$  ( $t_{21}=0,12$ ;  $P > 0,05$ ), entre BR e TR  $r=-0,536$  ( $t_{21}=2,91$ ;  $P < 0,01$ ) e entre CR e TR  $r=-0,119$  ( $t_{21}=0,55$ ;  $P > 0,05$ ). A correlação negativa das li-nhagens BR e TR mostra, para muitos componentes do valor adapta-tivo, valores opostos. É o caso, por exemplo, dos seis últimos percentuais, de valores máximos em BR e mínimos em TR. Na figu-ra 19, representação gráfica desta correlação, verifica-se que os pontos relativos a produtividade de ovos, total e diária, afastam-se da tendência dos demais. Se estes pontos forem excluídos, a correlação torna-se mais forte, com  $r=-0,756$  ( $t_{19}=5,03$ ;  $P < 0,01$ ), reforçando a indicação de efeitos opostos dos diferentes componentes nas 2 linhagens.

Do mesmo modo foram calculadas, a contribuição de cada componente para as frações atividade sexual, fêmeas não-inse-minadas e inseminadas e progênes, e a contribuição de cada uma





dessas frações para o valor adaptativo total, de novo  $W'$ .

As distribuições dos percentuais de cada componente para as frações atividade sexual, fêmeas não-inseminadas e inseminadas e progênies são apresentadas na figura 20. Verifica-se diferenças acentuadas entre as 3 linhagens. Também na figura 21, que apresenta os percentuais de cada fração para o valor adaptativo total, as diferenças entre as linhagens são marcantes. A ordem de grandeza dessas contribuições é concordante com aquela obtida para os índices de adaptação  $AS'$ ,  $NI'$ ,  $I'$  e  $P'$  (cf. página 64).

Esses resultados mostram que a contribuição de cada componente do valor adaptativo, bem como das frações que correspondem a diferentes momentos do ciclo biológico, para o valor adaptativo total é distinta entre as linhagens, evidenciando estratégias diferentes de adaptação aos seus ambientes.





Tabela 16. Percentuais ( $\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$ ) dos componentes da atividade sexual (F para homogeneidade das médias; \*:  $P < 0,05$ ; \*\*:  $P < 0,01$ ).

| Componente                                 | BR               | CR              | TR              | F      |
|--------------------------------------------|------------------|-----------------|-----------------|--------|
| frequência de acasalamentos                | 66,7             | 106,7           | 126,7           | -      |
| tempo de pré-côpula                        | 100,0 $\pm$ 9,7  | 97,0 $\pm$ 9,8  | 102,6 $\pm$ 8,6 | 0,10   |
| tempo para a ocorrência da primeira cópula | 146,4 $\pm$ 23,0 | 83,2 $\pm$ 12,0 | 90,3 $\pm$ 5,5  | 4,91*  |
| tempo de cópula absoluto                   | 92,9 $\pm$ 4,4   | 85,2 $\pm$ 4,0  | 116,7 $\pm$ 7,8 | 7,37** |
| tempo de cópula relativo                   | 95,4 $\pm$ 5,0   | 97,7 $\pm$ 6,5  | 104,4 $\pm$ 6,7 | 0,51   |

Tabela 17. Percentuais ( $\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$ ) dos componentes da sobrevivência e da produtividade de fêmeas, não inseminadas (NI) e inseminadas (I) (F para homogeneidade das médias; t para diferenças entre médias; \*:  $P < 0,05$ ; \*\*:  $P < 0,01$ ).

| Componente                   | BR               | CR               | TR               | F       |
|------------------------------|------------------|------------------|------------------|---------|
| longevidade                  |                  |                  |                  |         |
| NI                           | 74,7 $\pm$ 7,0   | 104,7 $\pm$ 7,7  | 111,2 $\pm$ 14,1 | 5,31**  |
| I                            | 97,1 $\pm$ 6,7   | 110,7 $\pm$ 6,7  | 107,6 $\pm$ 7,8  | 0,68    |
| t                            | 2,17*            | 0,53             | 0,23             |         |
| tempo de oviposição absoluto |                  |                  |                  |         |
| NI                           | 77,1 $\pm$ 10,0  | 82,5 $\pm$ 14,1  | 115,6 $\pm$ 22,5 | 1,73    |
| I                            | 94,8 $\pm$ 7,7   | 101,9 $\pm$ 10,0 | 123,8 $\pm$ 12,1 | 1,84    |
| t                            | 1,26             | 1,06             | 0,34             |         |
| tempo de oviposição relativo |                  |                  |                  |         |
| NI                           | 91,9 $\pm$ 9,0   | 76,9 $\pm$ 11,7  | 99,4 $\pm$ 13,0  | 0,91    |
| I                            | 106,5 $\pm$ 4,4  | 97,4 $\pm$ 5,9   | 118,3 $\pm$ 3,9  | 5,41**  |
| t                            | 1,21             | 1,72             | 1,90             |         |
| produtividade de ovos total  |                  |                  |                  |         |
| NI                           | 99,2 $\pm$ 16,7  | 82,9 $\pm$ 17,1  | 76,2 $\pm$ 16,2  | 0,46    |
| I                            | 142,5 $\pm$ 9,6  | 119,6 $\pm$ 10,4 | 80,2 $\pm$ 5,9   | 13,35** |
| t                            | 1,91             | 1,95             | 0,30             |         |
| produtividade de ovos diária |                  |                  |                  |         |
| NI                           | 89,7 $\pm$ 9,4   | 69,3 $\pm$ 10,8  | 59,8 $\pm$ 9,0   | 2,19    |
| I                            | 149,7 $\pm$ 18,4 | 142,7 $\pm$ 22,8 | 72,6 $\pm$ 6,5   | 7,46**  |
| t                            | 3,20**           | 2,50*            | 1,05             |         |

Tabela 18. Percentuais ( $\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$ ) dos componentes das progênies das fêmeas inseminadas (F para homogeneidade das médias; \*\*:  $P < 0,01$ ).

| Componente             | BR               | CR               | TR               | F        |
|------------------------|------------------|------------------|------------------|----------|
| ovos com progênie      | 140,3 $\pm$ 10,3 | 106,3 $\pm$ 11,7 | 74,2 $\pm$ 5,9   | 11,64 ** |
| pupas                  | 175,8 $\pm$ 17,5 | 76,1 $\pm$ 12,9  | 77,8 $\pm$ 7,1   | 18,84 ** |
| imagos                 | 174,9 $\pm$ 18,0 | 77,3 $\pm$ 13,3  | 79,4 $\pm$ 7,5   | 16,80 ** |
| viabilidade ovo-pupa   | 129,0 $\pm$ 8,3  | 73,2 $\pm$ 6,8   | 108,1 $\pm$ 5,3  | 16,42 ** |
| viabilidade pupa-imago | 97,2 $\pm$ 5,6   | 97,0 $\pm$ 2,4   | 103,8 $\pm$ 1,5  | 2,11     |
| viabilidade ovo-imago  | 125,2 $\pm$ 9,2  | 70,8 $\pm$ 7,4   | 110,4 $\pm$ 5,4  | 14,90 ** |
| tempo de pupação       | 116,2 $\pm$ 9,0  | 65,9 $\pm$ 6,6   | 119,0 $\pm$ 10,5 | 10,36 ** |
| tempo de emergência    | 115,0 $\pm$ 11,2 | 63,1 $\pm$ 6,9   | 122,2 $\pm$ 10,8 | 10,99 ** |



Tabela 19. Índices de adaptação da atividade sexual (AS'), de fêmeas não-inseminadas (NI') e inseminadas (I'), de progênies (P') e total (W').

| linhagem | AS'   | NI'   | I'    | P'    | W'       |          |
|----------|-------|-------|-------|-------|----------|----------|
|          |       |       |       |       | absoluto | relativo |
| BR       | 0,514 | 0,471 | 2,091 | 9,050 | 4,581    | 1,000    |
| CR       | 1,588 | 0,382 | 1,875 | 0,131 | 0,149    | 0,032    |
| TR       | 1,222 | 0,582 | 0,918 | 0,826 | 0,539    | 0,118    |

Tabela 20. Índices de adaptação ( $\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$ ) de fêmeas não-inseminadas (NI'') e inseminadas (I''), de progênies (P'') e total (W'') (F para homogeneidade das médias; \*:P < 0,05; \*\*:P < 0,01).

| linhagem | NI''                      |         | I''                       |      | P''                       |         | W''      |          |
|----------|---------------------------|---------|---------------------------|------|---------------------------|---------|----------|----------|
|          | $\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$ | F       | $\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$ | F    | $\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$ | F       | absoluto | relativo |
| BR       | 0,877 $\pm$ 0,09          | 11,03** | 1,182 $\pm$ 0,04          | 0,73 | 1,344 $\pm$ 0,09          | 12,15** | 1,393    | 1,000    |
| CR       | 0,833 $\pm$ 0,11          | 10,56** | 1,145 $\pm$ 0,06          | 1,02 | 0,791 $\pm$ 0,07          | 7,71**  | 0,754    | 0,541    |
| TR       | 0,924 $\pm$ 0,13          | 5,71**  | 1,005 $\pm$ 0,05          | 1,95 | 0,995 $\pm$ 0,05          | 4,50**  | 0,924    | 0,663    |
| F        | 0,13                      |         | 3,19*                     |      | 14,25**                   |         |          |          |



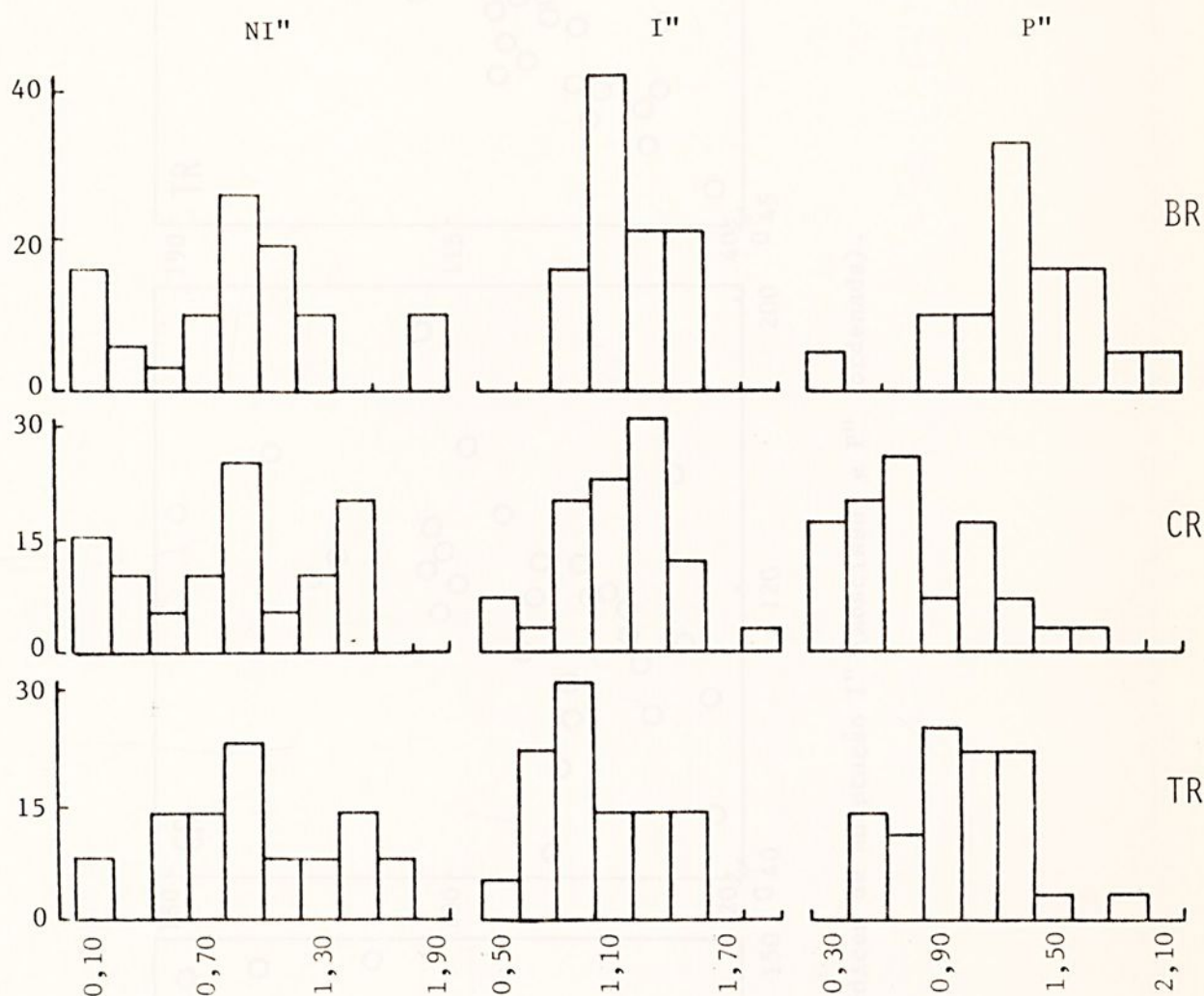


Figura 15. Frequências percentuais (ordenada) das médias das médias dos índices de adaptação N'', I'' e P'' (abscissa).



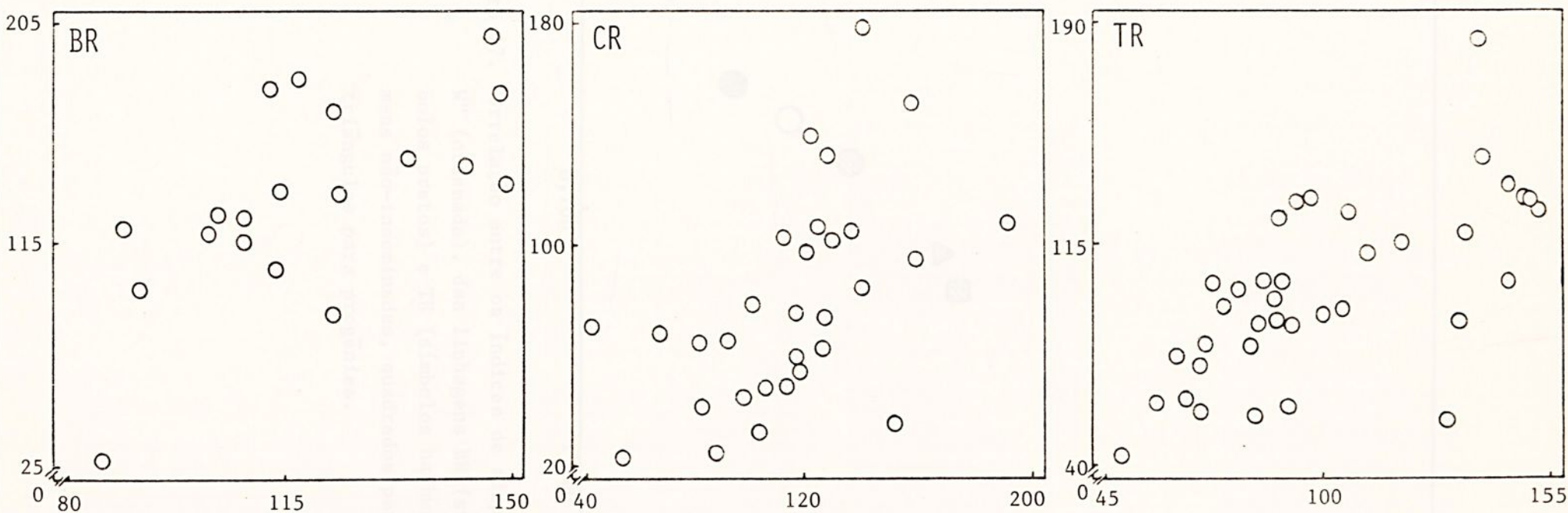


Figura 16. Correlações entre os índices de adaptação  $I''$  (abscissa) e  $P''$  (ordenada).

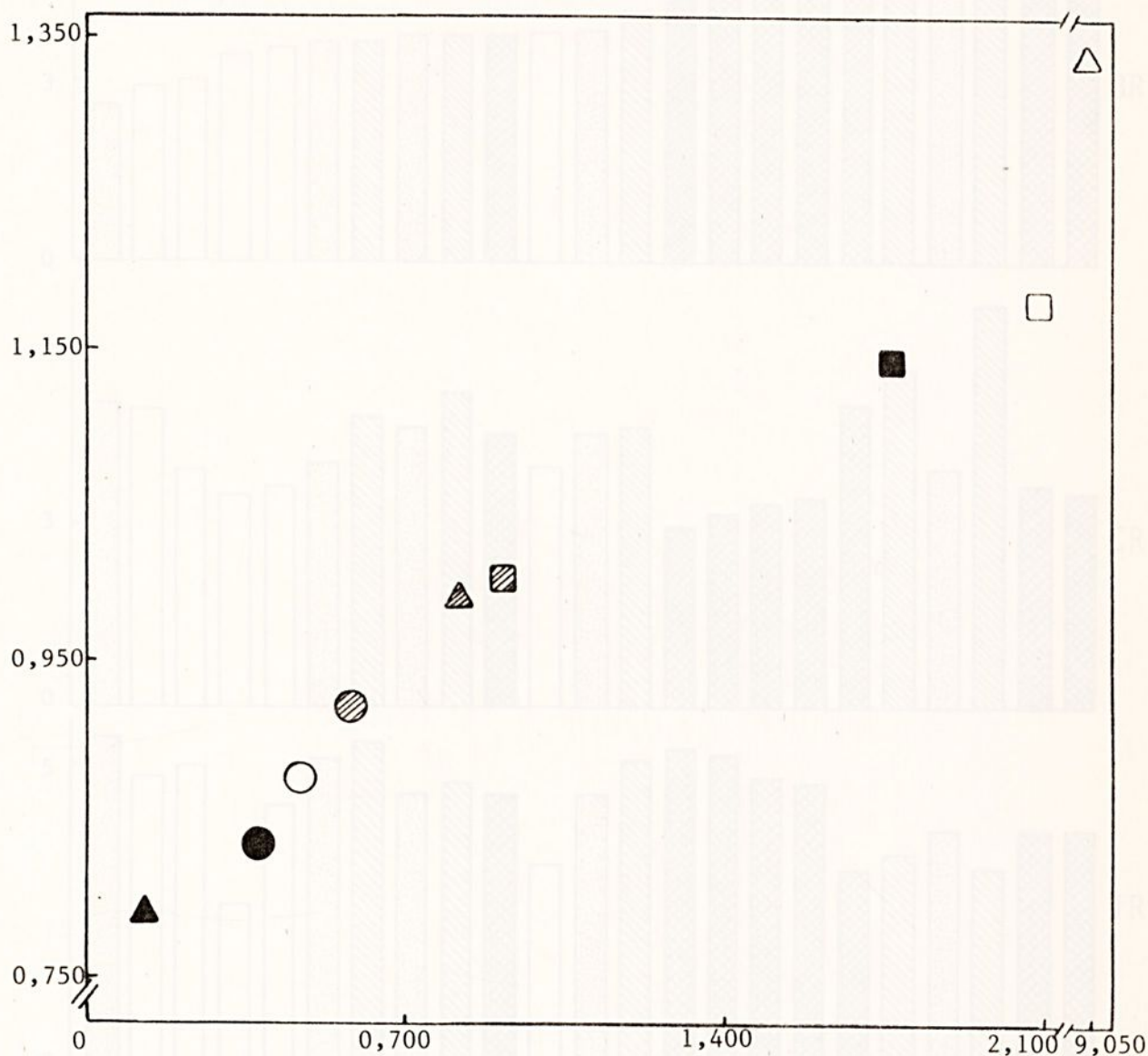


Figura 17. Correlação entre os índices de adaptação de  $W'$  (abscissa) e  $W''$  (ordenada), das linhagens BR (símbolos brancos), CR (símbolos pretos) e TR (símbolos hachurados). Círculos para fêmeas não-inseminadas, quadrados para fêmeas inseminadas e triângulos para progênes.



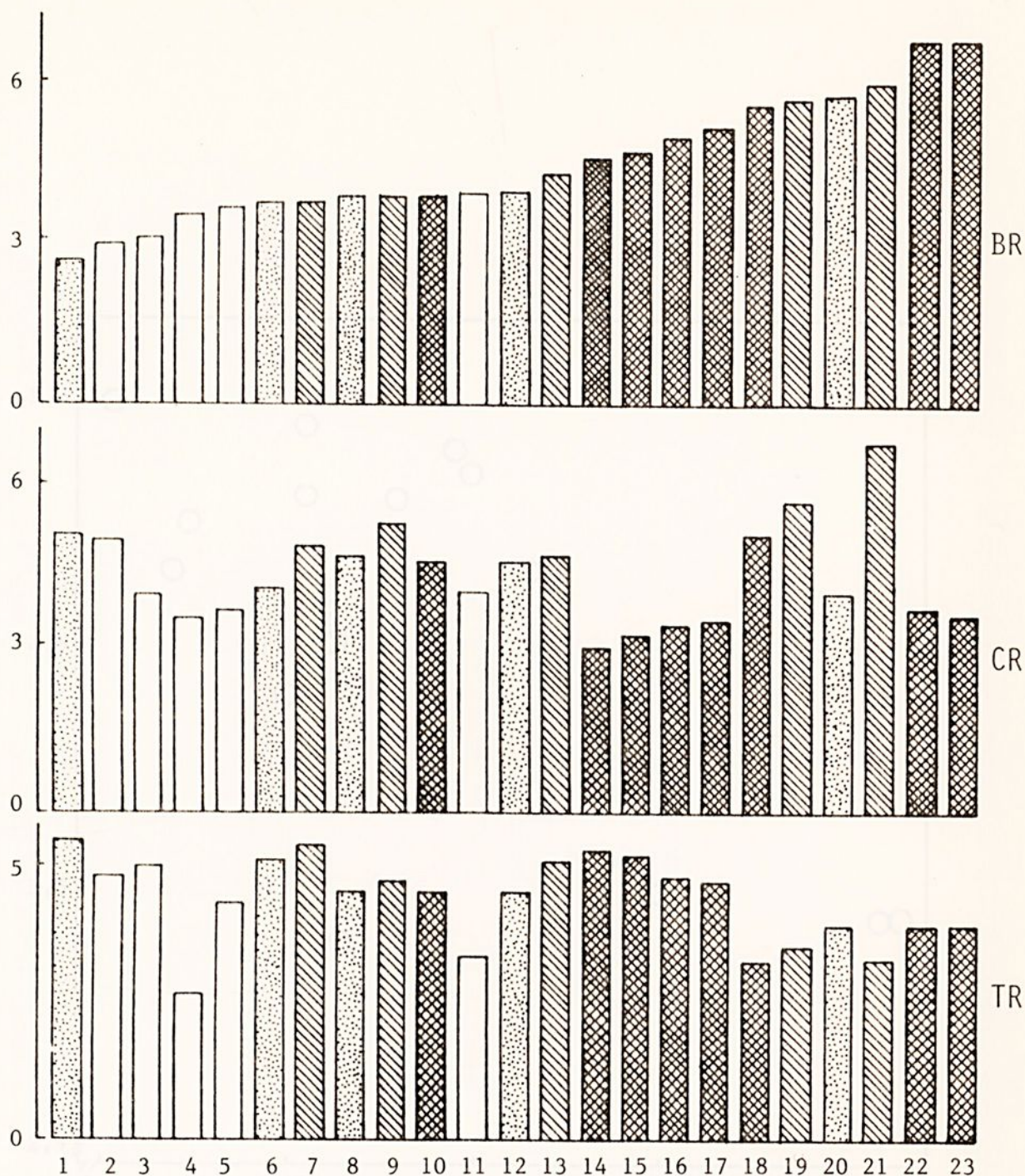


Figura 18. Percentuais (ordenada) da contribuição dos componentes do valor adaptativo das frações atividade sexual (▨), fêmeas não-inseminadas (□) e inseminadas (▩), e progênes (▧), para o valor adaptativo total.

- |                                 |                                          |
|---------------------------------|------------------------------------------|
| 1. frequência de acasalamentos  | 13. tempo de oviposição relativo         |
| 2. longevidade                  | 14. tempo de emergência de imagos        |
| 3. tempo de oviposição absoluto | 15. tempo de pupação                     |
| 4. produtividade de ovos diária | 16. viabilidade ovo-imago                |
| 5. tempo de oviposição relativo | 17. viabilidade ovo-pupa                 |
| 6. tempo de cópula absoluto     | 18. número de ovos com progênie          |
| 7. tempo de oviposição absoluto | 19. produtividade de ovos total          |
| 8. tempo de cópula relativo     | 20. tempo para a ocorrência da 1ª cópula |
| 9. longevidade                  | 21. produtividade de ovos diária         |
| 10. viabilidade pupa-imago      | 22. número de pupas                      |
| 11. produtividade de ovos total | 23. números de imagos                    |
| 12. tempo de pré-cópula         |                                          |



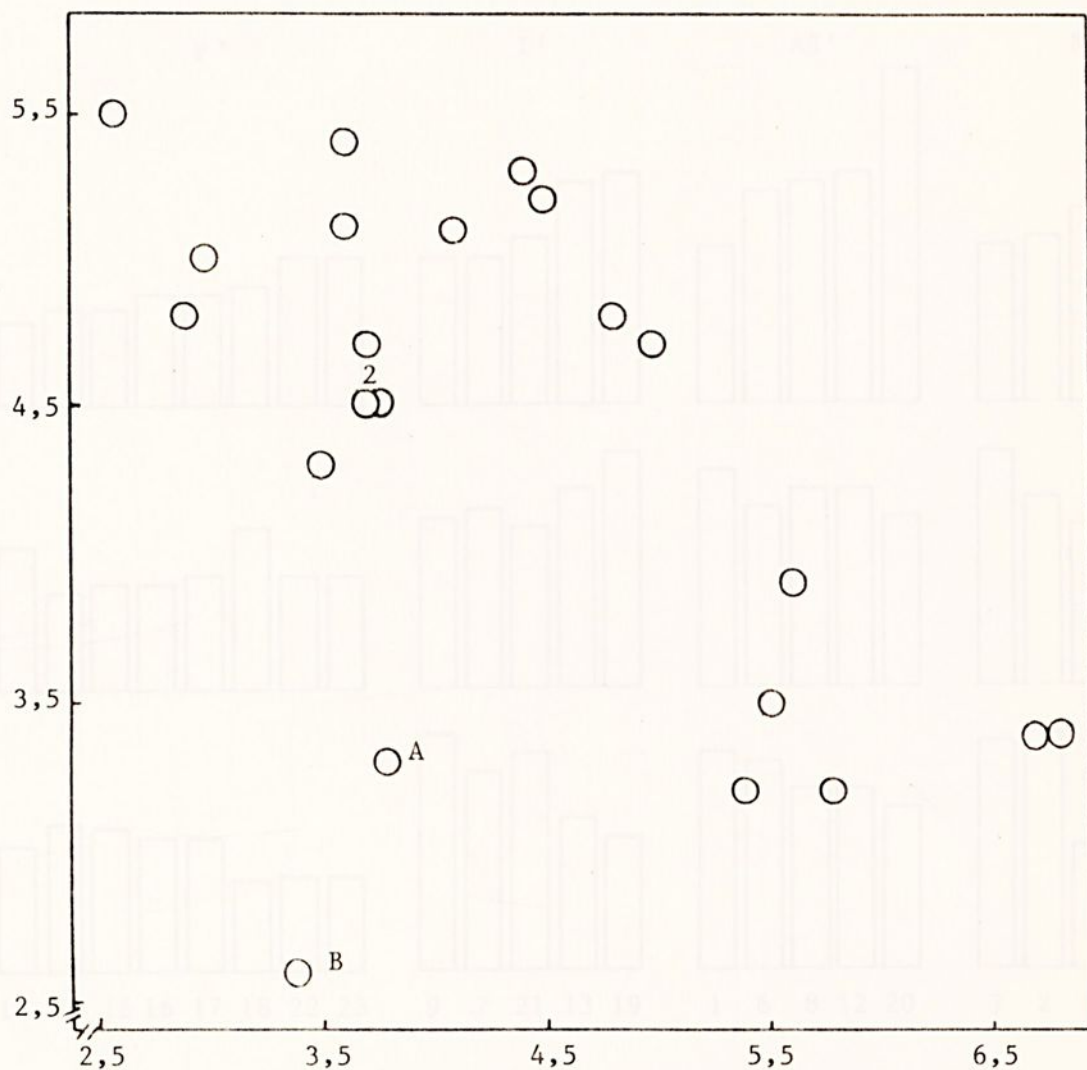


Figura 19. Correlação entre percentuais das contribuições dos componentes do valor adaptativo das linhagens BR (abscissa) e TR (ordenada), para o valor adaptativo total (produtividade de ovos, A: total, B: diária).

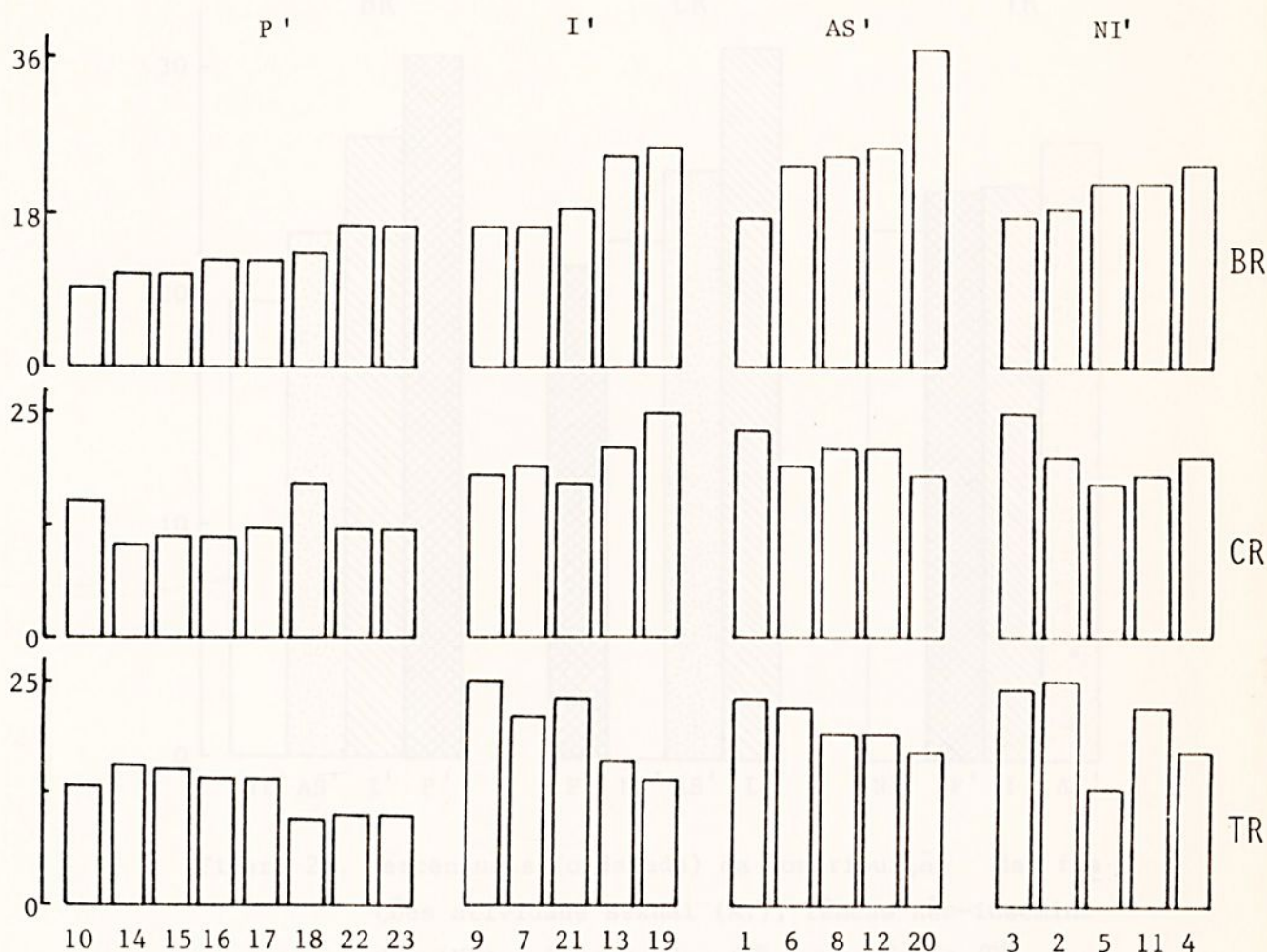


Figura 20. Percentuais (ordenada) da contribuição dos componentes do valor adaptativo para as frações progênes ( $P'$ ), fêmeas inseminadas ( $I'$ ), atividade sexual ( $AS'$ ) e fêmeas não-inseminadas ( $NI'$ ), do valor adaptativo (Números da abscissa como na figura 18).

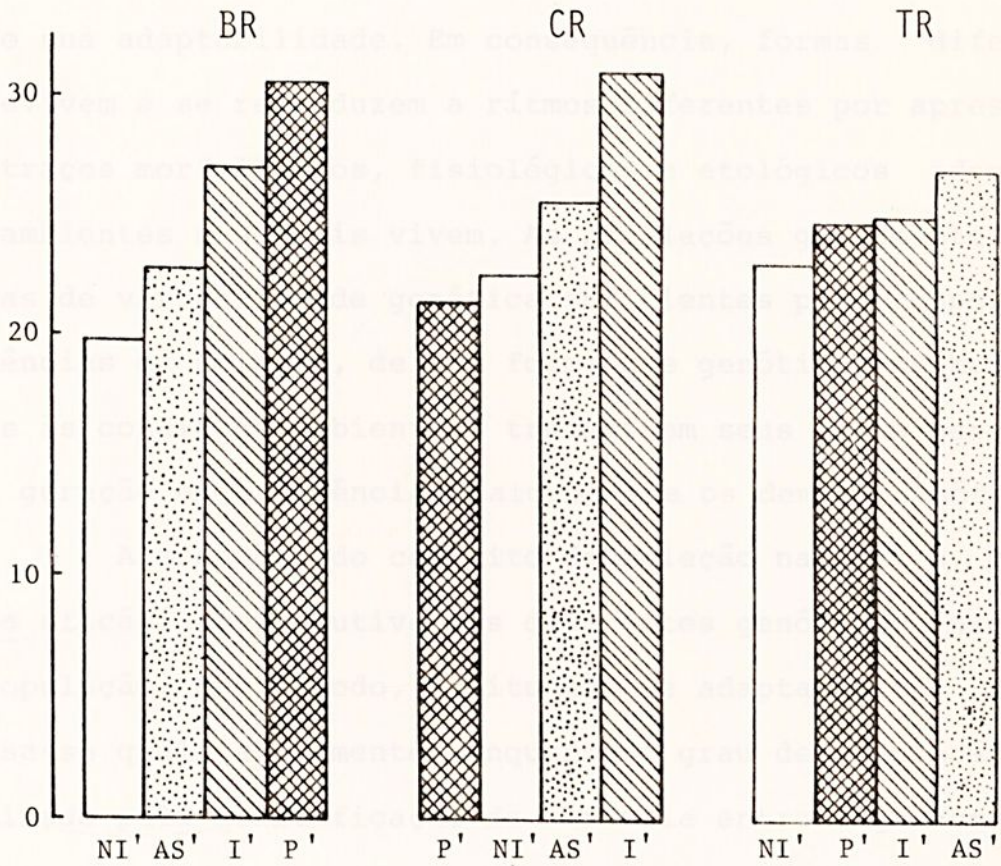


Figura 21. Percentuais (ordenada) da contribuição das frações atividade sexual (AS'), fêmeas não-inseminadas (NI') e inseminadas (I') e progênes (P'), para o valor adaptativo total  $W'$ .



## IV. DISCUSSÃO

A adaptação dos organismos a seus ambientes é a consequência fundamental do processo evolutivo. Qualquer ambiente exerce uma pressão seletiva contínua sobre os organismos, modelando sua adaptabilidade. Em consequência, formas diferentes sobrevivem e se reproduzem a rítmos diferentes por apresentarem traços morfológicos, fisiológicos e etológicos adequados aos ambientes nos quais vivem. As populações geralmente têm reservas de variabilidade genética suficientes para responder às exigências da seleção, de tal forma que genótipos melhor adaptados às condições ambientais transmitem seus genes para a próxima geração em frequências maiores que os demais genótipos.

A essência do conceito de seleção natural é, portanto, a eficácia reprodutiva dos diferentes genótipos presentes na população. Deste modo, a situação de adaptação ou não expressa-se qualitativamente, enquanto o grau de adaptação é determinado pela quantificação da harmonia entre organismos e ambientes.

A quantificação da adaptação pode ser feita por meio de 2 parâmetros que refletem a habilidade de uma população sobreviver e reproduzir-se em um dado ambiente. Um deles é o valor adaptativo, medida da eficiência reprodutiva dos portadores de um genótipo em relação aos portadores de outro tomado como referência; é portanto uma medida comparativa, um genótipo não tem baixa ou alta aptidão em abstrato, o valor adaptativo é função do ambiente e dos outros genótipos com os quais ele compete (Dobzhansky, 1973).

O segundo parâmetro é o estado-de-ser-adaptado, caracterizado pelos mesmos componentes do valor adaptativo; no





entanto, são medidas diferentes da adaptação das populações; enquanto as estimativas do valor adaptativo são relativas, as do estado-de-ser-adaptado são absolutas.

Medidas diretas do valor adaptativo são difíceis de serem obtidas, particularmente quando se considera o valor adaptativo de indivíduos, menos difíceis são as medidas de seus componentes separadamente. Feito isso, o valor adaptativo total pode ser estimado pela combinação dos valores de seus componentes.

A singularidade deste trabalho foi dissociar o valor adaptativo em um grande número de componentes, 23 ao todo, abrangendo praticamente todo o ciclo biológico, contra apenas alguns em outros trabalhos, também com espécies de Drosophila. Dentre esses, a maioria analisa apenas um componente, geralmente fecundidade, fertilidade ou viabilidade (Moree e King, 1961; Polivanov e Anderson, 1969; Bortolozzi, 1971; Anderson e Watanabe, 1974; Pyle, 1976; Mitchell, 1977; Mitchell e Simmons, 1977, Simmons e col., 1979 e Brittnacher, 1981), ou no máximo 2, frequentemente fertilidade ou fecundidade e viabilidade, encontrando-se ainda entre os pares de componentes analisados o tamanho populacional e a habilidade competitiva, a produtividade e a viabilidade, a longevidade e a fecundidade, a taxa de crescimento populacional e a capacidade de carga do meio e, ainda, a fertilidade e a taxa de desenvolvimento ou o comportamento sexual (Maynard Smith, 1956; Hiraizumi, 1961; Temin, 1966; Sved e Ayala, 1970; Rose e Charlesworth, 1980a e b; Mueller e Ayala, 1981; Turner e Anderson, 1982 e Rose, 1983).

Estudos de 3 a 5 componentes do valor adaptativo acrescentam, aos já indicados, a mortalidade, o número e a biomassa, o tamanho efetivo da população, a taxa intrínseca de



crescimento e a seleção sexual ou zigótica (Tantawy e Vetuhkiv, 1960; Bundgaard e Christiansen, 1972; Gallardo-Romero e col., 1974; Marinković e Ayala, 1975 a e b; Pyle e Gromko, 1977; Carvalho, 1979; Corradi, 1979; Petit e col., 1980; Giesel e Zettler, 1980; Tucić e col., 1981; Polivanov, 1981; Yamazaki, 1984 e Yamazaki e Hirose, 1984). Salceda e Gallo (1975) analisaram o maior número de componentes do valor adaptativo, 9 ao todo, dentre os relacionados acima.

Estimativas do valor adaptativo total, ainda de espécies de Drosophila, foram realizadas por poucos autores, dentre eles Sved e Ayala (1970), Sved (1971), Mourão e col. (1972), Vartanian (1973), Tracey e Ayala (1974), Sved (1975), Seager (1979, cf. Ayala, 1982), Wilton e Sved (1979), Polivanov (1981), Clark e col. (1981) e Seager e col. (1982).

Nesse trabalho, o pequeno número de organismos estudados, 50 fêmeas por linhagem, é compensado pelo elevado número de componentes analisados e a quase total abrangência do ciclo biológico. Este é mais um ensaio de enfoque da adaptação do que o estudo do material biológico em si, que poderia ter sido tanto outras espécies de Drosophila como outros organismos adequados às condições experimentais. Ao mesmo tempo, a diversificação geográfica do material biológico foi um elemento que mostrou uma heterogeneidade de respostas, reflexo da diversidade genética.

O confronto com resultados da literatura mostra concordâncias e discordâncias, como deveria ser esperado. No próprio material estudado, linhagens de uma mesma espécie, as discordâncias são numerosas.

O estudo da atividade sexual evidenciou marcante diversidade entre as linhagens quanto a componentes relevantes pa





ra o sucesso de cruzamento, como a frequência de acasalamentos, o tempo para a ocorrência da primeira cópula e o tempo de cópula absoluto (tabelas 1 e 3).

A frequência de acasalamentos em situações experimentais é determinada pelo número, tempo de exposição e idade dos casais (Spiess, 1968; Spiess e Spiess, 1969). Neste estudo os casais tinham 9 dias de idade, na qual as 3 linhagens apresentam alta frequência de acasalamentos (Buzini, 1973). Os percentuais obtidos (tabela 1), embora diferentes dos encontrados por Buzini (1973) em um estudo de velocidade de cruzamento e duração de cópula dessas mesmas linhagens, são equivalentes aos obtidos por essa autora, isto é, a linhagem TR apresenta maior frequência de acasalamentos que a CR e a desta é superior à da linhagem BR. São equivalentes também os resultados relativos a duração de cópula (tabela 1) e, sob este aspecto, a linhagem TR é a menos eficiente. Se a duração de cópula constitui uma vantagem para os indivíduos que a completam mais rapidamente (Kaul e Parsons, 1965 e Parsons e Kaul, 1966), a linhagem TR estaria em desvantagem em relação à outras. Entretanto, esta desvantagem seria compensada pela alta frequência de acasalamentos desta linhagem (tabela 1).

Outro aspecto da atividade sexual é a correlação negativa entre o tempo de cópula relativo e o tempo de exposição dos casais até a conclusão da cópula (figura 4). Ao permanecer maior tempo juntos, os estímulos desencadeados pela sequência de atitudes dos casais durante a corte atingiriam um limiar que levaria o macho a liberar mais eficientemente o sêmen, diminuindo o tempo de cópula relativo, pois como considerado por Mac Bean e Parsons (1967), a duração de cópula é determinada quase inteiramente pelo macho, devendo ser uma expressão da propor



ção de esperma transferido.

Diversidade entre as linhagens e também concordâncias e discordâncias com outros autores revelam-se ainda quanto às discutidas relações entre os componentes longevidade, inseminação e fecundidade.

Billewics (1953) e Maynard Smith (1958), ambos conforme Lamb (1978), verificaram maior sobrevivência de fêmeas virgens de D. melanogaster e D. subobscura, em relação às inseminadas. Malick e Kidwell (1966) obtiveram esses mesmos resultados para D. melanogaster, discordantes de seus resultados, nesta mesma espécie, em um trabalho posterior, no qual esta relação não foi encontrada (Kidwell e Malick, 1967). À vista disso, Lamb (1978) argumenta que as interrelações entre essas variáveis são complicadas e que as confirmações para esses dados não são suficientes.

Corradi (1979) verificou em D. hydei que fêmeas em atividade reprodutiva, mantidas juntas com machos, apresentam longevidade maior que fêmeas sem atividade reprodutiva. Verificou ainda que a ausência de atividade reprodutiva, além de diminuir a longevidade, diminui também a taxa de mortalidade das fêmeas.

Neste estudo, as fêmeas inseminadas da linhagem BR apresentaram longevidade maior que as não-inseminadas, mas para as outras 2 linhagens as diferenças não são significativas (tabela 2). As inconsistências entre estes resultados e os da literatura devem ser devidas aos procedimentos experimentais utilizados ou ainda à diversidade entre as espécies de Drosophila estudadas.

Fisher (1930) propôs os conceitos de valor reprodutivo e de esforço reprodutivo. Cada indivíduo tem um valor re





produtivo, ou seja, uma expectativa de descendência. A quantidade de energia que o organismo destina ao processo de reprodução caracteriza o seu esforço reprodutivo. Segundo este autor, é importante saber qual mecanismo fisiológico divide apropriadamente os nutrientes destinados às gônadas e ao resto do organismo, e também que circunstâncias ambientais e da história da vida poderia tornar mais proveitosa a destinação de recursos à reprodução.

Vários autores indicam que a fecundidade superior das fêmeas inseminadas está certamente relacionada à ação de alguma secreção das paragônias do macho, presente no ejaculado, que seria absorvida pela fêmea, conforme os resultados obtidos em D. melanogaster e D. funebris (Chen e Diem, 1961; Leavy, 1966; Chen e Bühler, 1970 e Baumann, 1974). Este aumento da fecundidade das fêmeas inseminadas foi também observado em D. prosaltans, principalmente para as linhagens BR e CR (tabela 14). A secreção das paragônias agiria como um fator estimulante para a produção de ovos ou provendo as fêmeas de recursos adicionais para o esforço reprodutivo decorrente da inseminação. Talvez seja este, também, o fator responsável ou de alguma maneira relacionado com a variabilidade genética intra e interlinhagens que se expressa somente em fêmeas inseminadas (figuras 1 e 14, tabelas 14 e 15).

Ficou claro também, para as 3 linhagens, a associação negativa entre longevidade e produtividade de ovos (tabelas 2 e 14). Esta associação foi também constatada por Lamb (1964) em D. melanogaster. Lints e Lints (1969, 1971), trabalhando com D. melanogaster, não confirmaram que fêmeas mais produtivas vivem menos, mas de acordo com Lamb (1978), as conclusões desses autores são devidas ao tipo de procedimento ex





perimental, principalmente pela manipulação do ambiente pré-adulto.

As diferenças na longevidade das fêmeas, observadas neste trabalho, devem ser consequência do esforço reprodutivo, como também poderia ser um mecanismo de ajustamento das linhagens, pois as menos produtivas manter-se-iam mais tempo no ambiente, regulando assim o tamanho populacional.

Lints e Lints (1969, 1971) mostraram que em D. melanogaster o aumento da duração da vida é acompanhado por aumento dos períodos de oviposição e pós-reprodutivo e retardamento da idade da produção máxima de ovos. Em D. prosaltans verificou-se nas 3 linhagens que longevidade e tempo de oviposição aumentam conjuntamente, mas não o período pós-reprodutivo (tabelas 2 e 14). Estes resultados sugerem que genes ou complexos gênicos determinantes da longevidade, também interagem com genes responsáveis por outros componentes do valor adaptativo.

A linhagem TR apresentou maior período fértil, mais que o dobro em relação à linhagem CR, maior frequência de acasalamentos, quase o dobro em relação à linhagem BR e, no entanto, juntamente com a linhagem CR, a menor fecundidade e produtividade de imagos. Também esta última, com maior velocidade de cruzamento (menor tempo de pré-cópula), menor tempo para iniciar a primeira cópula, frequência de acasalamentos superior à da linhagem BR, tem baixa fecundidade e a menor produtividade de imagos (tabelas 2 e 8). Estes resultados se contrapõem à observação de Fulker (1966) de que linhagens com menor velocidade de cruzamento gastam menor tempo para iniciar o primeiro cruzamento e consequentemente deixam maior número de descendentes, mas corroboram a afirmação de Dobzhansky (1977) de que a seleção pode promover o estabelecimento de variantes ge



néticas com algumas características desvantajosas que são com pensadas por vantagens em outras características. Assim, sendo o valor adaptativo uma composição, um produto de vantagens e desvantagens, as características vantajosas referentes à ativi dade sexual talvez sejam também outro mecanismo de ajustamento das linhagens CR e TR.

Das 17 análises de correlação entre os componentes do valor adaptativo, somente 6 foram discordantes entre as li nhagens (figura 4 e tabelas 13 e 15). Destas, 4 revelaram dife renças marcantes entre a linhagem TR e as linhagens BR e CR. Essas diferenças correspondem à diferentes estratégias de adap tação, pois uma resposta adaptativa pode ser conseguida por meios completamente diferentes (Dobzhansky, 1977).

Idealizado um procedimento experimental que possi bilitou medir 23 componentes do valor adaptativo, abrangendo praticamente todo o ciclo vital, o passo seguinte foi ideali zar uma forma de análise dos dados que permitisse compô-los em índices que pudessem ser medidas do valor adaptativo total. Op tou-se por um modelo de efeitos multiplicativos dos diferentes componentes, como fizeram Chaud-Netto e Kerr (1978), Corradi (1979) e Carvalho (1979).

Com manutenção em laboratório, em meio de cultura e temperatura constantes, por mais de 10 anos e admitindo como cerca de 3 semanas o tempo de geração, as 3 linhagens estive ram submetidas a pressões de seleção praticamente constantes e iguais por cerca de 200 gerações. Deste modo, as estimativas dos componentes do valor adaptativo e dos índices de adaptação devem ser uma boa medida da plasticidade evolutiva da espécie.

Os índices de adaptação  $W'$  (tabela 19) e  $W''$  (tabe la 20) revelam a linhagem BR como a mais eficaz. Embora as li





nhagens CR e TR tenham mostrado maior eficácia para os componentes das frações atividade sexual (tabela 16) e fêmeas não-inseminadas (tabela 17), os componentes das frações fêmeas inseminadas (tabela 17) e progênies (tabela 18) são responsáveis pelo índice de adaptação superior da linhagem BR. Como observado na apresentação dos resultados, esta linhagem é superior às outras 2 quanto a 5 componentes da fração progênies, todos eles relativos à produtividade e viabilidade, componentes importantes na transmissão de genes às futuras gerações.

Considerando que D. prosaltans é uma espécie rara e de ocorrência espacial irregular (Dobzhansky e Spassky, 1954), admite-se que as diferentes populações apresentem especializações que influenciam sua biologia reprodutiva e consequentemente sua estrutura genética. Assim, a diversidade genética, das linhagens (tabela 20) e entre as linhagens (tabela 20 e figura 15), está certamente relacionada com o grau de adaptação decorrente da variabilidade genética e da procedência geográfica das linhagens.

Wills (1981) atribuiu uma ordem de importância para os componentes do valor adaptativo, a partir de uma listagem de componentes feita por Spector (1956) para aves domésticas, bovinos e suínos. Neste trabalho, pela forma de análise dos dados, foi possível estabelecer uma ordem de importância dos componentes, que não foi a mesma para as 3 linhagens (figura 18). Considerando contribuição menor como os valores correspondentes aos 8 menores percentuais, intermediária os correspondentes aos 8 seguintes e maior como a contribuição dos 7 percentuais mais elevados de cada linhagem, verifica-se algumas concordâncias, dentre as muitas discordâncias, quanto a importância relativa dos componentes do valor adaptativo para o valor





adaptativo total.

Ressalta o fato de, entre os 7 componentes mais importantes, não haver um que coincida para as 3 linhagens. Um único componente, a produtividade diária de ovos das fêmeas não-inseminadas, tem importância similar nas 3 linhagens, sendo pequena a sua contribuição para o valor adaptativo total.

Alguns componentes têm contribuição concordante em 2 linhagens, como o número de ovos com progênie e a produtividade de ovos, total e diária, das fêmeas inseminadas das linhagens BR e CR e o tempo de oviposição absoluto e a frequência de acasalamentos das linhagens CR e TR. Esses componentes estão entre os mais importantes para o valor adaptativo total desses pares de linhagens. Com menor importância estão o tempo de oviposição relativo das fêmeas não-inseminadas em BR e CR e os números de pupas e de imagos das linhagens CR e TR.

Considerando-se cada linhagem e cada fração do valor adaptativo (figura 20) verifica-se que a grandeza da contribuição de cada componente, para cada fração, é algumas vezes concordante e outras contrastante entre as mesmas 2 linhagens. Para a fração atividade sexual, os componentes de maior e menor importância são concordantes nas linhagens CR e TR e notadamente contrastantes com a linhagem BR. Para a fração fêmeas inseminadas o componente com maior grau de importância é o mesmo nas linhagens BR e CR, sendo o de menor importância na linhagem TR.

Resume-se a seguir a contribuição relativa dos componentes extremos de cada linhagem, para cada fração do valor adaptativo total.



| Fração                 | Contribuição | BR                                          | CR                                   | TR                                   |
|------------------------|--------------|---------------------------------------------|--------------------------------------|--------------------------------------|
| Atividade sexual       | maior        | tempo para a ocorrência da 1ª cópula        | frequência de acasalamentos          | frequência de acasalamentos          |
|                        | menor        | frequência de acasalamentos                 | tempo para a ocorrência da 1ª cópula | tempo para a ocorrência da 1ª cópula |
| Fêmeas não-inseminadas | maior        | produtividade diária de ovos                | tempo de ovi posição absoluto        | longevidade                          |
|                        | menor        | tempo de ovipo posição absoluto             | tempo de ovi posição relativo        | tempo de ovi posição relativo        |
| Fêmeas inseminadas     | maior        | produtividade total de ovos                 | produtividade total de ovos          | longevidade                          |
|                        | menor        | tempo de ovi posição absoluto e longevidade | produtividade diária de ovos         | produtividade total de ovos          |
| Progênies              | maior        | número de pupas e de imagos                 | número de ovos com progênie          | tempo de emergência de imagos        |
|                        | menor        | viabilidade pupa-imago                      | tempo de emergência de imagos        | número de ovos com progênie          |

Independentemente da linhagem e da fração consideradas, destacaram-se como mais importantes, pelas variações de seus valores nas 3 linhagens, a frequência de acasalamentos e a produtividade de ovos diária, de pupas e de imagos.

As 3 linhagens mostraram estratégias adaptativas diversas, reflexo da variabilidade genética e da diversidade de ambientes e de oportunidades a que estiveram expostas.

O método de quantificação do valor adaptativo total, nos índices de adaptação  $W'$  e  $W''$ , mostrou-se adequado e eficaz. Os resultados obtidos possibilitam prever que o mesmo método aplicado a outras espécies, de Drosophila ou não, deverá mostrar situações as mais variadas.





## V. RESUMO E CONCLUSÕES

Este trabalho é uma avaliação do valor adaptativo total de 3 linhagens de Drosophila prosaltans, do Brasil (BR), da Costa Rica (CR) e de Trinidad Tobago (TR). De 50 fêmeas de cada linhagem, foram feitas observações da atividade sexual e, diariamente até a morte das moscas, da atividade de oviposição e desenvolvimento dos ovos.

Para cada linhagem, foram medidos 5 componentes da atividade sexual (frequência de acasalamentos, tempos de pré-cópula, para a ocorrência da primeira cópula e de cópula, absoluto e relativo), 5 relativos a fêmeas inseminadas, ou não (longevidade, tempo de oviposição, absoluto e relativo, e produtividade de ovos, total e diária), e 8 sobre suas progênies (número de ovos com progênie, de pupas e de imagos, viabilidade de ovo-pupa, pupa-imago e ovo-imago e tempo de pupação e de emergência de imagos), totalizando 23 componentes do valor adaptativo.

Foram observadas diferenças entre as linhagens quanto a 15 dos 23 componentes do valor adaptativo, porém, entre as fêmeas de cada linhagem foram encontradas diferenças para os 23 componentes estudados, consequência de variabilidade genética, intra e interpopulacional.

Nas 3 linhagens foram observadas correlações positivas, do tempo de oviposição com a longevidade e com a fecundidade, diária das fêmeas inseminadas e total das não-inseminadas, como também do número de imagos com o número de ovos e com a viabilidade ovo-imago. Por outro lado, verificou-se ausência de correlação do número de ovos com a viabilidade ovo-imago e do tempo de pré-cópula com o de cópula.

Com as medidas dos 23 componentes foram calculados



índices de adaptação, de efeitos multiplicativos, abrangendo as frações do valor adaptativo total, relativa à atividade sexual, às fêmeas inseminadas e não, e às progênies. Os valores obtidos para as linhagens BR, TR e CR foram 1,000, 0,118 e 0,032 respectivamente, quando incluída a atividade sexual. Excluída essa fração, os valores são, do mesmo modo, 1,000, 0,663 e 0,541. Os valores das 4 frações variaram entre as linhagens, significando que contribuem diferencialmente para o valor adaptativo total de cada linhagem. A importância dos diferentes componentes de cada fração também variou nas 3 linhagens. Assim, por exemplo, a contribuição da frequência de acasalamentos foi elevada em CR e TR e baixa em BR, observando-se o contrário quanto ao tempo para a ocorrência da primeira cópula. A contribuição da fecundidade foi grande para as linhagens BR e CR, e pequena para TR.

As 3 linhagens mostraram estratégias de adaptação diversas, reflexo da diversidade genética e da procedência geográfica. Embora os valores dos índices de adaptação tenham sido o maior e o menor para as linhagens continentais, estas foram mais semelhantes entre si que em relação à linhagem insular.

O método de quantificação do valor adaptativo total, nos índices de adaptação propostos, mostrou-se adequado e eficaz. Os resultados obtidos possibilitam prever que o mesmo método aplicado a outras espécies, de Drosophila ou não, deverá mostrar situações as mais variadas.





## VI. SUMMARY AND CONCLUSIONS

This work is an evaluation of the total fitness of three strains of Drosophila prosaltans, from Brazil (BR), Costa Rica (CR) and Trinidad and Tobago (TR). From each strain, 50 females were observed for sexual activity, and daily until the death of the flies, for oviposition and egg development.

For each strain, five components of sexual activity were measured (mating frequency, duration of the pre-copula, absolute and relative duration of the copula and the time before the first copula), five relative to females, inseminated or not (longevity, absolute and relative duration of the oviposition period, and the total and daily number of eggs), and eight relative to their progenies (number of eggs with progeny, of pupae and imagines, egg-pupa, pupa-imago and egg-imago viability, and duration of the pupation and imagines emergency period), for a total of 23 fitness components.

The differences between the strains for 15 fitness components and among females of each strain for the 23 fitness components are attributed to intra and interpopulational variability.

In all the three strains a positive correlation was observed between duration of the oviposition period and longevity or fecundity, daily for inseminated and total for non-inseminated females, as well as between number of imagines and number of eggs or egg-imago viability. On the other hand, the number of eggs and egg-imago viability as well as the duration of pre-copula and copula are not correlated.

The measures of the 23 fitness components were used for the calculation of adaptation indices with multiplicative



effects, including the four fractions of the total fitness: sexual activity, inseminated and non-inseminated females and their progenies. The index values were 1.000, 0.118 and 0.032, respectively, for the BR, TR and CR strains when the four fractions are computed and 1.000, 0.663 and 0.541 when the sexual activity fraction is excluded. The four fraction values varied among the strains, which means different contributions for the total fitness of each strains. The components values of each fraction also varied among the strains. The mating frequency, for instance, was high in the CR and TR strains but low in the BR, the reverse being observed for the time before the first copula. While the strains BR and CR have had a high fecundity, that for the TR strain was low.

The three strains have shown different adaptation strategies which should be due to their genetic diversity and geographic origin. Although the adaptation indices values were the highest and the lowest for the continental strains, they were more similar to each other than to the island strain.

The quantification of total fitness in the adaptation indices proposed have shown to be appropriate and efficient. The results here obtained allow the anticipation of a variety of outcomes for other species of Drosophila or other organisms.





## VII. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Anderson, W.W. & T.K. Watanabe (1974). Selection by fertility in Drosophila pseudoobscura. Genetics 77: 559-564.
- Ayala, F.J. (1982). The Genetic Structure of Species (in Perspectives on Evolution). Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts.
- Bauman, A.J. (1974). Biological effects of paragonial substances PS-1 and PS-2, in females of Drosophila funebris. J. Insect. Physiol. 20: 2347-2362.
- Bicudo, H.E.M.C. (1967). Variabilidade cromossômica e isolamento reprodutivo em quatro espécies do sub-grupo saltans (Drosophila). Tese de Doutorado. Instituto de Biociências, USP, São Paulo.
- Bicudo, H.E.M.C. (1973). Reproductive isolation in the saltans group of Drosophila. I. The saltans sub-group. Genetica 44: 313-329.
- Bortolozzi, J. (1971). Fecundidade em mutantes de Drosophila melanogaster. Ciência e Cultura 23: 31-39.
- Brittnacher, G.J. (1981). Genetic variation and genetic load due to the male reproductive component of fitness in Drosophila. Genetics 97: 719-730.
- Bundgaard, J. & F.B. Christiansen (1972). Dynamics of polymorphisms. I. Selection components in an experimental population of Drosophila melanogaster. Genetics 71: 319-480.
- Buzini, A. (1973). Estudo da velocidade de cruzamento e da duração de cópula em linhagens de Drosophila prosaltans. Dissertação de Mestrado. Instituto de Biociências, USP, São Paulo.



- Carvalho, S. (1979). Componentes do valor adaptativo de seis espécies do subgrupo saltans (grupo saltans, Drosophila) em seis espécies de levedura. Dissertação de Mestrado. Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto, USP, Ribeirão Preto.
- Chaud-Netto, J. & W.E. Kerr (1978). Estimation of the adaptative value of adult diploid drones of Apis mellifera L. (Hymenoptera, Apidae). Ciência e Cultura 30: 1457-1459.
- Chen, P.S. & R. Bühler (1970). Paragonial substance (sex peptide) and other free ninhydrin-positive components in male and female adults of Drosophila melanogaster. J. Insect Physiol. 16: 615-627.
- Chen, P.S. & C. Diem (1961). A sex-specific ninhydrin - positive substance found in the paragonia of adult male of Drosophila melanogaster. J. Insect Physiol. 7: 289-298.
- Clark, G.A., M.W. Feldman & F.B. Christiansen (1981). The estimation of epistasis in components of fitness in experimental population of Drosophila melanogaster. I. A two-stage maximum likelihood model. Heredity 46: 321-346.
- Corradi, M.A.S. (1979). Esforço reprodutivo e idade em populações experimentais de Drosophila hydei. Tese de Doutorado. Instituto de Biociências, USP, São Paulo.
- Dobzhansky, Th. (1968). On some fundamental concepts of Darwinian biology. Evolutionary Biology 4: 1-33.
- Dobzhansky, Th. (1973). Genética do Processo Evolutivo. Eds. USP e Polígono, São Paulo.
- Dobzhansky, Th. (1977). Acaso e criatividade na evolução. Ciência e Cultura 29: 1203-1224.





- Dobzhansky, Th. & B. Spassky (1954). Genetics of natural populations. XXII. A comparison of the concealed variability in Drosophila prosaltans with that in other species. Genetics 39: 472-487.
- Ehrman, L. & P.A. Parsons (1977). The Genetics of Behaviour. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts.
- Falconer, D.S. (1981). Introduction to Quantitative Genetics. Longman Group Limited, London & New York.
- Fisher, R. (1930). The Genetical Theory of Natural Selection. University Press Oxford, New York.
- Fulker, D.W. (1966). Mating speed in male Drosophila melanogaster: A psychogenetic analysis. Science 153: 203-205.
- Gallardo-Romero, C., V.M. Salceda & F. Marques-Sánchez (1974). Efecto de la consaguinidad sobre algunos componentes del valor adaptativo (fitness) en Drosophila melanogaster. Agrociência 16: 39-58.
- Gallo, J.A. & V.M. Salceda (1978). Efeito limitado ao sexo feminino de cromossomos X, II e III de Drosophila melanogaster. Ciência e Cultura 30: 1453-1457.
- Giesel, J.T. & E.E. Zettler (1980). Genetic correlations of life historical parameters and certain fitness indices in Drosophila melanogaster:  $r_m$ ,  $r_s$ , diet breadth. Oecologia 47: 299-302.
- Hiraizumi, Y. (1961). Negative correlation between rate of development and female fertility in Drosophila melanogaster. Genetics 46: 615-624.



- Kaul, D. & P.A. Parsons (1965). The genotypic control of mating speed and duration of copulation in Drosophila pseudoobscura. Heredity 20: 381-392.
- Kidwell, J.F. & L.E. Malick (1967). The effects of genotype, mating status, weight and egg production on longevity in Drosophila melanogaster. J. Heredity 58: 169-172.
- King, J.L. (1967). Continuously distributed factors affecting fitness. Genetics 55: 483-492.
- Knight, G.R. & A. Robertson (1957). Fitness as a measurable character in Drosophila. Genetics 42: 524-530.
- Lamb, M.J. (1964). The effects of radiation on the longevity of female Drosophila subobscura. J. Insect Physiol. 10: 487-497.
- Lamb, M.J. (1978). Ageing (in The Genetics and Biology of Drosophila, vol. 2C. Eds. M. Ashburner & T.R.F. Wright. Academic Press, London): 43-104.
- Leavy, M.G. (1966). Egg deposition in Drosophila melanogaster increased by transplant paragonia. D.I.S. 36: 86-87.
- Lewontin, R.C. (1974). The Genetics Basis of Evolutionary Change. Columbia University Press, New York.
- Lints, F.A. & C.V. Lints (1969). Influence of preimaginal environment on fecundity and ageing in Drosophila melanogaster hybrids. I. Preimaginal population density. Exp. Gerontol. 4: 231-244.
- Lints, F.A. & C.V. Lints (1971). Influence of preimaginal environment on fecundity and ageing in Drosophila melanogaster hybrids. II. Preimaginal temperature. Exp. Gerontol. 6: 417-426.





- Mac Bean, J.T. & P.A. Parsons (1967). Direcional selection for duration of copulation in Drosophila melanogaster. Genetics 56: 233-239.
- Malick, L.E. & J.F. Kidwell (1966). The effect of mating status, sex and genotype on longevity in Drosophila melanogaster. Genetics 54: 203-209.
- Marinković, D. & F.J. Ayala (1975a). Fitness of allozyme variants in Drosophila pseudoobscura. I. Selection at the Pgm-1 and Me-2 loci. Genetics 79: 85-95.
- Marinković, D. & F.J. Ayala (1975b). Fitness of allozyme variants in Drosophila pseudoobscura. II. Selection at the Est-5, Odh and Mdh-2 loci. Genet. Res. 24: 137-149.
- Maynard Smith, J. (1956). Fertility, mating behaviour and sexual selection in Drosophila subobscura. J. Genetics 54: 261-279.
- Mettler, L.E. & T.G. Gregg (1973). Genética de Populações e Evolução. Eds. USP e Polígono, São Paulo.
- Mitchell, J.A. (1977). Fitness effects of EMS-induced mutations on the X chromosome of Drosophila melanogaster. I. Viability effects and heterozygous fitness effects. Genetics 87: 763-774.
- Mitchell, J.A. & M.J. Simmons (1977). Fitness effects of EMS - induced mutations on the X chromosome of Drosophila melanogaster. II. Hemizygous fitness effects. Genetics 87: 775-783.
- Moree, R. & J.R. King (1961). Experimental studies on relative viability in Drosophila melanogaster. Genetics 46: 1735-1752.
- Mourão, C.A., F.J. Ayala & W.W. Anderson (1972). Darwinian



fitness and adaptedness in experimental populations of Drosophila willistoni. Genetica 43: 552-574.

Mueller, L.D. & F.J. Ayala (1981). Fitness and density-dependent population growth in Drosophila melanogaster. Genetics 97: 667-677.

Parsons, P.A. & D. Kaul (1966). Mating spread and duration of copulation in Drosophila pseudoobscura. Heredity 21: 219-225.

Petit, C., P. Bourgeron & H. Mercot (1980). Multiple matings, effective population size and sexual selection in Drosophila melanogaster. Heredity 45: 281-292.

Polivanov, S. (1981). Fitness and adaptedness of polymorphic and monomorphic populations of Drosophila melanogaster. Am. Nat. 118: 702-714.

Polivanov, S. & W.W. Anderson (1969). Selection in experimental populations: II. Componentes of selection and their fluctuations in two populations of Drosophila melanogaster. Genetics 63: 919-932.

Prout, T. (1965). The estimation of fitness from genotypic frequencies. Evolution 19: 546-551.

Prout, T. (1969). The estimation of fitness from population data. Genetics 63: 949-967.

Prout, T. (1971a). The relation between fitness components and population prediction in Drosophila. I. The estimation of fitness components. Genetics 68: 127-149.

Prout, T. (1971b). The relation between fitness components and population prediction in Drosophila. II. Population





- prediction. Genetics 68: 151-167.
- Pyle, D.W. (1976). Effects of artificial selection on reproductive fitness in Drosophila. Nature 263: 317-319.
- Pyle, D.W. & M.H. Gromko (1977). Repeated mating female Drosophila melanogaster: The adaptative importance. Experientia 34: 449-450.
- Rose, M.R. (1983). Artificial selection on a fitness component in Drosophila melanogaster. Evolution 38: 516-526.
- Rose, M.R. & B. Charlesworth (1980a). Genetics of life history in Drosophila melanogaster. I. Sib analysis of adult females. Genetics 97: 173-186.
- Rose, M.R. & B. Charlesworth (1980b). Genetics of life history in Drosophila melanogaster. II. Exploratory selection experiments. Genetics 97: 187-196.
- Salceda, V.M. & A.J. Gallo (1975). Algunos componentes de valor adaptativo en una población natural de Drosophila ananassae. Memorias de la II Reunión Nacional de la Sociedad Mexicana de Genética, Mazatlán, Sin. 3: 234-248.
- Seager, D.R., F.J. Ayala & R.W. Marks (1982). Chromosome interactions in Drosophila melanogaster. II. Total fitness. Genetics 102: 485-502.
- Simmons, M.J. & F.J. Crow (1977). Mutations affecting fitness in Drosophila populations. Ann. Rev. Genetics 11: 49-78.
- Simmons, M.J., C.R. Preston & W.R. Engels (1979). Pleiotropic effects on fitness of mutations affecting viability in Drosophila melanogaster. Genetics 94: 467-475.
- Spiess, E.B. (1968). Experimental population genetics. Ann. Rev.



Genet. 2: 165-208.

Spiess, L.D. & E.B. Spiess (1969). Mating propensity, chromosomal polymorphism and dependent conditions in Drosophila persimilis. II. Factors between larvae and between adults. Evolution 23: 225-236.

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. & F.J. Ayala (1970). A population cage test for heterosis in Drosophila pseudoobscura. Genetics 55: 469-481.

Sved, J.A., T.E. Reed & W.F. Bodmer (1967). The number of balanced polymorphisms that can be maintained in a natural population. Genetics 55: 469-481.

Tantawy, A.O. & M.O. Vetukhiv (1960). Effects of size on fecundity, longevity and viability in populations of Drosophila pseudoobscura. Am. Nat. 94: 395-403.

Temin, R.G. (1966). Homozygous viability and fertility loads in Drosophila melanogaster. Genetics 53: 27-46.

Tracey, M.L. & F.J. Ayala (1974). Genetic load in natural populations: Is it compatible with the hypothesis that many polymorphisms are maintained by natural selection? Genetics 77: 569-589.

Tucić, N., F.J. Ayala & D. Marinković (1981). Correlation between recombination frequency and fitness in Drosophila melanogaster. Genetica 56: 61-69.

Turner, M.E. & W.W. Anderson (1982). Multiple mating and female





fitness in Drosophila pseudoobscura. Evolution 37: 714-723.

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

Watanabe, T.K. & C. Oshima (1973). Fertility genes in natural populations of Drosophila melanogaster. II. Correlation between productivity and viability. Japan J. Genetics 48: 337-347.

Wills, C. (1981). Genetic Variability. Oxford University Press, New York.

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

Yamazaki, T. (1984). Measurement of fitness and its components in six laboratory strains of Drosophila melanogaster. Genetics 108: 201-211.

Yamazaki, T. & Y. Hirose (1984). Genetic analysis of natural populations of Drosophila melanogaster in Japan. II. The measurement of fitness and fitness components in homozygous lines. Genetics 108: 213-221.



## VIII. APÊNDICE

Os dados deste apêndice correspondem aos componentes do valor adaptativo, apresentados como os percentuais de médias mencionados na página 60, referentes à atividade sexual, fêmeas não-inseminadas e inseminadas, e progênies, das 3 linhagens estudadas.

## VIII.1. Atividade sexual.

- A: tempo de pré-cópula.
- B: tempo de cópula absoluto.
- C: tempo de cópula relativo.
- D: tempo para a ocorrência da primeira cópula.

## VIII.2 e VIII.3. Fêmeas não-inseminadas e inseminadas.

- A: longevidade
- B: tempo de oviposição absoluto.
- C: tempo de oviposição relativo.
- D: produtividade de ovos total.
- E: produtividade de ovos diária.

## VIII.4. Progênies.

- A: número de ovos com progênie.
- B: número de pupas.
- C: número de imagos.
- D: viabilidade ovo-pupa.
- E: viabilidade pupa-imago.
- F: viabilidade ovo-imago.
- G: tempo de pupação.
- H: tempo de emergência de imagos.





## VIII.1. Atividade sexual

|    | BR    |       |       |       | CR    |       |       |       | TR    |       |       |       |
|----|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
|    | A     | B     | C     | D     | A     | B     | C     | D     | A     | B     | C     | D     |
| 1  | 99,3  | 101,0 | 96,0  | 174,2 | 33,1  | 85,8  | 145,1 | 58,1  | 66,2  | 96,0  | 113,8 | 116,1 |
| 2  | 158,1 | 161,6 | 96,0  | 277,4 | 165,4 | 75,8  | 55,8  | 32,2  | 91,9  | 101,0 | 98,2  | 103,2 |
| 3  | 40,4  | 65,6  | 120,5 | 71,0  | 18,4  | 80,8  | 170,6 | 96,8  | 205,9 | 156,6 | 80,4  | 109,7 |
| 4  | 88,2  | 85,8  | 93,7  | 154,8 | 66,2  | 60,6  | 89,3  | 83,9  | 58,8  | 126,3 | 136,2 | 64,5  |
| 5  | 99,3  | 70,7  | 75,9  | 135,5 | 172,8 | 65,6  | 49,1  | 161,3 | 99,3  | 126,3 | 107,1 | 90,3  |
| 6  | 77,2  | 111,1 | 113,8 | 122,6 | 176,5 | 70,7  | 51,3  | 64,5  | 106,6 | 116,2 | 98,2  | 83,9  |
| 7  | 139,7 | 101,0 | 75,9  | 90,3  | 55,1  | 85,8  | 118,3 | 45,2  | 136,0 | 126,3 | 89,3  | 77,4  |
| 8  | 176,5 | 90,9  | 60,3  | 116,1 | 80,9  | 90,9  | 100,4 | 103,2 | 139,7 | 101,0 | 75,9  | 83,9  |
| 9  | 69,8  | 90,9  | 109,4 | 64,5  | 183,8 | 85,8  | 55,8  | 116,1 | 62,5  | 126,3 | 133,9 | 83,9  |
| 10 | 110,3 | 90,9  | 84,8  | 258,1 | 47,8  | 85,8  | 127,2 | 71,0  | 95,6  | 101,0 | 98,2  |       |
| 11 | 51,5  | 75,8  | 116,1 |       | 66,2  | 171,7 | 145,1 |       | 172,8 | 40,4  | 31,2  |       |
| 12 | 58,8  | 90,9  | 118,3 |       | 125,0 | 20,2  | 22,3  |       | 36,8  | 202,0 | 178,6 |       |
| 13 | 66,2  | 80,8  | 104,9 |       | 143,4 | 90,9  | 109,4 |       | 55,1  | 141,4 | 145,1 |       |
| 14 | 66,2  | 90,9  | 116,6 |       | 91,9  | 96,0  | 96,0  |       | 77,2  | 65,6  | 84,8  |       |
| 15 | 77,2  | 85,8  | 100,4 |       | 36,8  | 96,0  | 147,3 |       | 84,6  | 65,6  | 80,4  |       |
| 16 | 36,8  | 85,8  | 140,6 |       | 73,5  | 70,7  | 91,5  |       | 191,2 | 96,0  | 60,3  |       |
| 17 | 136,0 | 111,1 | 82,6  |       | 209,6 | 85,8  | 51,3  |       | 51,5  | 131,3 | 145,1 |       |
| 18 | 147,1 | 80,8  | 64,7  |       | 25,7  | 80,8  | 156,2 |       | 55,1  | 106,1 | 129,5 |       |
| 19 | 147,1 | 96,0  | 71,4  |       | 58,8  | 96,0  | 120,5 |       | 62,5  | 141,4 | 138,4 |       |
| 20 | 154,4 | 90,9  | 67,0  |       | 69,8  | 80,8  | 102,7 |       | 183,8 | 126,3 | 73,6  |       |
| 21 |       |       |       |       | 139,7 | 96,0  | 73,6  |       | 216,9 | 141,4 | 71,4  |       |
| 22 |       |       |       |       | 58,8  | 55,6  | 91,5  |       | 47,8  | 197,0 | 167,4 |       |
| 23 |       |       |       |       | 58,8  | 65,6  | 100,4 |       | 51,5  | 277,8 | 178,6 |       |
| 24 |       |       |       |       | 77,2  | 85,8  | 100,4 |       | 88,2  | 126,3 | 113,8 |       |
| 25 |       |       |       |       | 91,9  | 90,9  | 93,7  |       | 102,9 | 30,3  | 40,3  |       |
| 26 |       |       |       |       | 66,2  | 101,0 | 118,3 |       | 44,1  | 111,1 | 145,1 |       |
| 27 |       |       |       |       | 132,4 | 80,8  | 69,2  |       | 51,5  | 126,3 | 142,6 |       |
| 28 |       |       |       |       | 147,1 | 80,8  | 64,7  |       | 176,5 | 35,4  | 29,0  |       |
| 29 |       |       |       |       | 172,8 | 106,1 | 69,2  |       | 187,5 | 161,6 | 87,0  |       |
| 30 |       |       |       |       | 40,4  | 101,0 | 142,8 |       | 47,8  | 131,3 | 149,6 |       |
| 31 |       |       |       |       | 47,8  | 101,0 | 136,2 |       | 51,5  | 161,6 | 156,2 |       |
| 32 |       |       |       |       | 169,1 | 85,8  | 60,3  |       | 95,6  | 116,2 | 104,9 |       |
| 33 |       |       |       |       |       |       |       |       | 143,4 | 116,2 | 82,6  |       |
| 34 |       |       |       |       |       |       |       |       | 47,8  | 131,3 | 149,6 |       |
| 35 |       |       |       |       |       |       |       |       | 99,3  | 60,6  | 69,2  |       |
| 36 |       |       |       |       |       |       |       |       | 117,6 | 96,0  | 82,6  |       |
| 37 |       |       |       |       |       |       |       |       | 125,0 | 40,4  | 42,4  |       |
| 38 |       |       |       |       |       |       |       |       | 169,1 | 80,8  | 58,0  |       |



## VIII.2. Fêmeas não-inseminadas

| BR |       |       |       |       |       |
|----|-------|-------|-------|-------|-------|
|    | A     | B     | C     | D     | E     |
| 1  | 19,4  | 0     | 0     | 0     | 0     |
| 2  | 19,4  | 0     | 0     | 0     | 0     |
| 3  | 19,4  | 2,7   | 16,2  | 1,4   | 45,4  |
| 4  | 23,1  | 0     | 0     | 0     | 0     |
| 5  | 25,0  | 2,7   | 11,3  | 5,5   | 181,8 |
| 6  | 25,0  | 11,0  | 48,6  | 12,4  | 100,0 |
| 7  | 28,7  | 0     | 0     | 0     | 0     |
| 8  | 30,6  | 5,5   | 19,4  | 4,1   | 68,2  |
| 9  | 50,9  | 46,7  | 100,5 | 35,8  | 68,2  |
| 10 | 62,0  | 57,7  | 102,1 | 50,9  | 81,8  |
| 11 | 62,0  | 65,9  | 116,7 | 78,4  | 109,1 |
| 12 | 65,7  | 63,2  | 105,3 | 107,3 | 154,5 |
| 13 | 65,7  | 71,4  | 118,3 | 125,2 | 159,1 |
| 14 | 65,7  | 71,4  | 118,3 | 99,0  | 127,3 |
| 15 | 67,6  | 68,7  | 110,2 | 53,6  | 72,7  |
| 16 | 78,7  | 90,7  | 126,4 | 88,0  | 86,4  |
| 17 | 78,7  | 82,4  | 115,1 | 82,5  | 90,9  |
| 18 | 80,6  | 74,2  | 100,5 | 88,0  | 109,1 |
| 19 | 84,3  | 96,2  | 124,8 | 101,8 | 95,4  |
| 20 | 86,1  | 98,9  | 124,8 | 64,6  | 59,1  |
| 21 | 93,5  | 115,4 | 134,5 | 116,9 | 90,9  |
| 22 | 99,1  | 115,4 | 126,4 | 123,8 | 95,4  |
| 23 | 100,9 | 120,9 | 131,3 | 115,5 | 86,4  |
| 24 | 100,9 | 120,9 | 131,3 | 154,0 | 113,6 |
| 25 | 108,3 | 123,6 | 124,8 | 198,1 | 145,4 |
| 26 | 108,3 | 87,9  | 89,1  | 92,2  | 95,4  |
| 27 | 112,0 | 137,4 | 134,5 | 185,7 | 122,7 |
| 28 | 125,0 | 153,8 | 134,5 | 321,9 | 190,9 |
| 29 | 139,8 | 178,6 | 139,4 | 331,5 | 168,2 |
| 30 | 145,4 | 192,3 | 144,2 | 319,1 | 150,0 |
| 31 | 145,4 | 134,6 | 100,5 | 119,7 | 81,8  |

| CR    |       |       |       |       |
|-------|-------|-------|-------|-------|
| A     | B     | C     | D     | E     |
| 19,4  | 0     | 0     | 0     | 0     |
| 58,3  | 24,7  | 47,0  | 16,5  | 59,1  |
| 58,3  | 2,7   | 4,9   | 1,4   | 45,4  |
| 73,2  | 0     | 0     | 0     | 0     |
| 86,1  | 71,4  | 97,2  | 110,0 | 140,9 |
| 95,4  | 115,4 | 132,9 | 170,6 | 136,4 |
| 97,2  | 0     | 0     | 0     | 0     |
| 97,2  | 85,2  | 95,6  | 75,6  | 81,8  |
| 97,2  | 74,2  | 82,6  | 64,6  | 77,3  |
| 102,8 | 123,6 | 131,3 | 156,8 | 113,6 |
| 104,6 | 85,2  | 89,1  | 64,6  | 68,2  |
| 115,7 | 0     | 0     | 0     | 0     |
| 119,4 | 79,7  | 72,9  | 78,4  | 90,9  |
| 119,4 | 153,8 | 141,0 | 225,6 | 131,8 |
| 125,0 | 118,1 | 103,7 | 27,5  | 22,7  |
| 132,4 | 159,3 | 131,3 | 225,6 | 127,3 |
| 138,0 | 162,1 | 128,0 | 180,2 | 100,0 |
| 141,7 | 107,1 | 82,6  | 44,0  | 36,4  |
| 150,9 | 76,9  | 55,1  | 81,2  | 95,4  |
| 162,0 | 211,5 | 142,6 | 134,8 | 59,1  |

| TR    |       |       |       |       |
|-------|-------|-------|-------|-------|
| A     | B     | C     | D     | E     |
| 23,1  | 0     | 0     | 0     | 0     |
| 65,7  | 68,7  | 113,4 | 28,9  | 36,4  |
| 65,7  | 41,2  | 68,1  | 19,2  | 40,9  |
| 82,4  | 33,0  | 43,8  | 42,6  | 118,2 |
| 93,5  | 27,5  | 32,4  | 28,9  | 95,4  |
| 95,4  | 109,9 | 126,4 | 77,0  | 63,6  |
| 102,8 | 123,6 | 131,3 | 74,3  | 54,5  |
| 115,7 | 137,4 | 129,6 | 48,1  | 31,8  |
| 119,4 | 118,1 | 108,6 | 88,0  | 68,2  |
| 121,3 | 145,6 | 131,3 | 143,0 | 90,9  |
| 171,3 | 214,3 | 136,1 | 209,1 | 90,9  |
| 193,5 | 225,3 | 126,4 | 123,8 | 50,0  |
| 195,4 | 258,2 | 144,2 | 107,3 | 36,4  |



## VIII.3. Fêmeas inseminadas

BR

|    | A     | B     | C     | D     | E     |
|----|-------|-------|-------|-------|-------|
| 1  | 38,0  | 30,2  | 87,5  | 148,6 | 445,4 |
| 2  | 62,0  | 54,9  | 97,2  | 85,3  | 145,4 |
| 3  | 69,4  | 74,2  | 116,7 | 75,6  | 90,9  |
| 4  | 75,0  | 65,9  | 95,6  | 116,9 | 159,1 |
| 5  | 80,6  | 76,9  | 103,7 | 169,2 | 200,0 |
| 6  | 84,3  | 96,2  | 124,8 | 167,8 | 159,1 |
| 7  | 84,3  | 82,4  | 107,0 | 126,5 | 140,9 |
| 8  | 86,1  | 90,7  | 115,1 | 83,9  | 81,8  |
| 9  | 86,1  | 90,7  | 115,1 | 137,6 | 136,4 |
| 10 | 91,7  | 101,6 | 121,6 | 159,6 | 140,9 |
| 11 | 99,1  | 76,9  | 84,3  | 119,7 | 140,9 |
| 12 | 99,1  | 98,9  | 108,6 | 213,2 | 195,4 |
| 13 | 102,8 | 90,7  | 95,6  | 145,8 | 145,4 |
| 14 | 106,5 | 131,9 | 134,5 | 99,0  | 68,2  |
| 15 | 119,4 | 142,8 | 131,3 | 210,4 | 131,8 |
| 16 | 130,6 | 85,2  | 71,3  | 137,6 | 145,4 |
| 17 | 141,7 | 178,6 | 137,8 | 140,3 | 72,7  |
| 18 | 143,5 | 134,6 | 102,1 | 216,0 | 145,4 |
| 19 | 145,4 | 98,9  | 74,6  | 154,0 | 100,0 |
| 20 |       |       |       |       |       |
| 21 |       |       |       |       |       |
| 22 |       |       |       |       |       |
| 23 |       |       |       |       |       |
| 24 |       |       |       |       |       |
| 25 |       |       |       |       |       |
| 26 |       |       |       |       |       |
| 27 |       |       |       |       |       |
| 28 |       |       |       |       |       |
| 29 |       |       |       |       |       |
| 30 |       |       |       |       |       |
| 31 |       |       |       |       |       |
| 32 |       |       |       |       |       |
| 33 |       |       |       |       |       |
| 34 |       |       |       |       |       |
| 35 |       |       |       |       |       |
| 36 |       |       |       |       |       |
| 37 |       |       |       |       |       |

CR

|    | A     | B     | C     | D     | E     |
|----|-------|-------|-------|-------|-------|
| 1  | 23,1  | 11,0  | 51,9  | 13,8  | 113,6 |
| 2  | 39,8  | 24,7  | 63,1  | 177,4 | 650,0 |
| 3  | 47,2  | 46,7  | 108,6 | 136,2 | 263,6 |
| 4  | 67,6  | 65,9  | 107,0 | 108,7 | 150,0 |
| 5  | 67,6  | 74,2  | 119,9 | 238,0 | 290,9 |
| 6  | 75,0  | 74,2  | 108,6 | 134,8 | 163,6 |
| 7  | 89,8  | 79,7  | 97,2  | 63,3  | 72,7  |
| 8  | 91,7  | 79,7  | 95,6  | 89,4  | 100,0 |
| 9  | 91,7  | 60,4  | 71,3  | 143,0 | 213,6 |
| 10 | 95,4  | 74,2  | 84,3  | 81,2  | 100,0 |
| 11 | 99,1  | 68,7  | 76,2  | 156,8 | 209,1 |
| 12 | 104,6 | 57,7  | 60,0  | 72,9  | 113,6 |
| 13 | 106,5 | 131,9 | 136,1 | 90,8  | 63,6  |
| 14 | 108,3 | 49,4  | 50,2  | 148,6 | 272,7 |
| 15 | 110,2 | 54,9  | 55,1  | 17,9  | 27,3  |
| 16 | 110,2 | 76,9  | 76,2  | 103,2 | 122,7 |
| 17 | 123,2 | 123,6 | 110,2 | 199,4 | 145,4 |
| 18 | 125,0 | 76,9  | 68,1  | 28,9  | 36,4  |
| 19 | 130,6 | 170,3 | 142,6 | 116,9 | 63,6  |
| 20 | 136,1 | 175,8 | 141,0 | 86,6  | 45,4  |
| 21 | 139,8 | 123,6 | 97,2  | 167,8 | 122,7 |
| 22 | 143,5 | 186,8 | 142,6 | 71,5  | 36,4  |
| 23 | 145,4 | 189,6 | 142,6 | 187,1 | 90,9  |
| 24 | 145,4 | 153,8 | 115,1 | 60,5  | 36,4  |
| 25 | 147,2 | 139,7 | 141,0 | 101,8 | 50,0  |
| 26 | 147,2 | 115,4 | 85,9  | 119,7 | 95,4  |
| 27 | 147,2 | 68,9  | 50,2  | 228,3 | 300,0 |
| 28 | 149,1 | 74,2  | 55,1  | 160,9 | 195,4 |
| 29 | 150,9 | 181,3 | 131,3 | 143,0 | 72,7  |
| 30 | 162,0 | 197,8 | 132,9 | 140,3 | 63,6  |

TR

|    | A     | B     | C     | D     | E     |
|----|-------|-------|-------|-------|-------|
| 1  | 47,2  | 38,5  | 89,1  | 22,0  | 50,0  |
| 2  | 49,1  | 41,2  | 92,4  | 56,4  | 122,7 |
| 3  | 50,9  | 27,5  | 58,3  | 63,3  | 209,1 |
| 4  | 54,6  | 52,2  | 103,7 | 86,6  | 150,0 |
| 5  | 54,6  | 54,9  | 110,2 | 59,1  | 100,0 |
| 6  | 58,3  | 41,2  | 77,8  | 34,4  | 77,3  |
| 7  | 60,2  | 54,9  | 100,5 | 37,1  | 63,6  |
| 8  | 60,2  | 60,4  | 110,2 | 75,6  | 113,6 |
| 9  | 65,7  | 68,7  | 113,4 | 94,9  | 127,3 |
| 10 | 67,6  | 71,4  | 115,1 | 53,6  | 68,2  |
| 11 | 69,4  | 74,2  | 116,7 | 60,5  | 72,7  |
| 12 | 80,6  | 90,7  | 123,2 | 100,4 | 100,0 |
| 13 | 84,3  | 93,4  | 121,6 | 24,8  | 22,7  |
| 14 | 84,3  | 93,4  | 121,6 | 64,6  | 63,6  |
| 15 | 88,0  | 93,4  | 116,7 | 27,5  | 27,3  |
| 16 | 93,5  | 60,4  | 71,3  | 63,3  | 95,4  |
| 17 | 93,5  | 109,9 | 128,0 | 81,2  | 68,2  |
| 18 | 93,5  | 107,1 | 124,8 | 68,8  | 59,1  |
| 19 | 93,5  | 90,7  | 105,3 | 63,3  | 63,6  |
| 20 | 93,5  | 68,7  | 81,0  | 86,6  | 113,6 |
| 21 | 102,8 | 123,6 | 131,3 | 60,5  | 45,4  |
| 22 | 104,6 | 104,4 | 108,6 | 97,7  | 86,4  |
| 23 | 104,6 | 134,6 | 141,0 | 129,3 | 86,4  |
| 24 | 110,2 | 115,4 | 115,1 | 107,3 | 81,8  |
| 25 | 115,7 | 142,8 | 134,5 | 81,2  | 50,0  |
| 26 | 121,3 | 148,4 | 132,9 | 180,2 | 109,1 |
| 27 | 123,2 | 148,4 | 131,3 | 93,5  | 54,5  |
| 28 | 130,6 | 123,6 | 103,7 | 48,1  | 36,4  |
| 29 | 150,9 | 195,0 | 141,0 | 138,9 | 63,6  |
| 30 | 167,6 | 219,8 | 142,7 | 101,8 | 40,9  |
| 31 | 175,0 | 230,8 | 144,2 | 85,3  | 31,8  |
| 32 | 180,6 | 239,0 | 144,2 | 126,5 | 50,0  |
| 33 | 184,3 | 241,8 | 142,6 | 116,9 | 45,4  |
| 34 | 188,0 | 250,0 | 145,9 | 121,0 | 45,4  |
| 35 | 189,8 | 252,8 | 145,9 | 125,2 | 45,4  |
| 36 | 195,4 | 258,2 | 144,2 | 96,3  | 31,8  |
| 37 | 195,4 | 261,0 | 145,9 | 34,4  | 13,6  |



## VIII.4. Progenies

|    | BR    |       |       |       |       |       |       |       | CR    |       |       |       |       |       |       |       | TR    |       |       |       |       |       |       |       |
|----|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
|    | A     | B     | C     | D     | E     | F     | G     | H     | A     | B     | C     | D     | E     | F     | G     | H     | A     | B     | C     | D     | E     | F     | G     | H     |
| 1  | 153,9 | 243,8 | 210,7 | 162,8 | 87,4  | 141,5 | 59,8  | 61,8  | 14,2  | 23,0  | 25,7  | 166,1 | 113,5 | 186,2 | 16,3  | 16,8  | 22,8  | 13,8  | 15,4  | 63,1  | 113,5 | 70,8  | 21,7  | 22,5  |
| 2  | 89,8  | 133,4 | 131,1 | 152,8 | 99,9  | 150,8 | 108,7 | 112,4 | 183,8 | 158,7 | 146,5 | 88,0  | 94,2  | 81,9  | 48,9  | 50,6  | 58,4  | 89,7  | 87,4  | 157,8 | 98,8  | 154,6 | 81,5  | 84,3  |
| 3  | 65,6  | 25,3  | 0     | 40,0  | 0     | 0     | 92,4  | 0     | 141,1 | 105,8 | 100,2 | 76,4  | 96,5  | 72,6  | 92,4  | 95,5  | 65,6  | 69,0  | 74,5  | 108,0 | 110,1 | 117,3 | 48,9  | 50,6  |
| 4  | 119,7 | 149,5 | 146,5 | 128,0 | 100,0 | 126,6 | 97,8  | 101,1 | 112,6 | 57,5  | 54,0  | 53,2  | 95,3  | 48,4  | 108,7 | 101,1 | 89,8  | 135,7 | 138,8 | 156,1 | 104,2 | 160,1 | 103,3 | 106,7 |
| 5  | 155,3 | 73,6  | 82,2  | 48,2  | 113,5 | 54,0  | 87,0  | 89,9  | 246,5 | 223,1 | 241,6 | 93,0  | 110,1 | 100,6 | 92,4  | 95,5  | 61,3  | 73,6  | 79,7  | 122,9 | 110,1 | 134,1 | 108,7 | 112,4 |
| 6  | 173,8 | 241,5 | 239,0 | 142,8 | 100,0 | 141,5 | 173,9 | 179,8 | 139,6 | 119,6 | 110,5 | 88,0  | 94,2  | 81,9  | 92,4  | 95,5  | 28,5  | 25,3  | 25,7  | 91,4  | 103,3 | 93,1  | 59,8  | 61,8  |
| 7  | 112,6 | 144,9 | 156,8 | 132,9 | 110,1 | 143,4 | 103,3 | 106,7 | 45,6  | 36,8  | 41,1  | 83,0  | 113,5 | 93,1  | 48,9  | 50,6  | 38,5  | 39,1  | 36,0  | 104,6 | 93,1  | 96,8  | 103,3 | 106,7 |
| 8  | 67,0  | 96,9  | 95,1  | 147,8 | 100,0 | 147,1 | 59,8  | 61,8  | 92,6  | 29,9  | 28,3  | 33,2  | 96,5  | 31,6  | 103,3 | 106,7 | 72,7  | 62,1  | 61,7  | 88,0  | 101,1 | 87,5  | 119,6 | 123,6 |
| 9  | 132,5 | 115,0 | 120,8 | 89,7  | 106,7 | 93,1  | 89,0  | 89,9  | 131,1 | 73,6  | 69,4  | 58,1  | 95,3  | 54,0  | 59,8  | 61,8  | 98,3  | 140,3 | 146,5 | 146,2 | 105,6 | 154,6 | 125,0 | 129,2 |
| 10 | 132,5 | 165,6 | 164,5 | 127,9 | 101,1 | 128,5 | 108,7 | 112,4 | 35,6  | 4,6   | 5,1   | 13,3  | 113,5 | 14,9  | 5,4   | 5,6   | 40,4  | 69,0  | 77,1  | 146,2 | 113,5 | 163,9 | 65,2  | 67,4  |
| 11 | 121,1 | 138,0 | 128,5 | 116,3 | 94,2  | 110,0 | 152,2 | 157,3 | 162,4 | 186,3 | 190,2 | 117,9 | 103,3 | 121,0 | 114,1 | 118,0 | 59,8  | 73,6  | 61,7  | 126,2 | 85,1  | 106,1 | 43,5  | 44,9  |
| 12 | 209,5 | 250,7 | 239,0 | 122,9 | 96,5  | 117,3 | 87,0  | 89,9  | 24,2  | 18,4  | 15,4  | 78,1  | 85,1  | 65,2  | 21,7  | 22,5  | 85,5  | 96,3  | 102,8 | 116,3 | 107,8 | 124,8 | 92,4  | 95,5  |
| 13 | 151,0 | 243,8 | 254,0 | 166,1 | 105,6 | 173,2 | 179,3 | 185,4 | 52,7  | 34,5  | 36,0  | 66,4  | 105,6 | 52,1  | 21,7  | 22,5  | 21,4  | 16,1  | 15,4  | 78,1  | 97,6  | 74,5  | 81,5  | 84,3  |
| 14 | 98,3  | 124,2 | 138,8 | 129,6 | 113,5 | 145,2 | 87,0  | 89,9  | 142,5 | 66,7  | 43,7  | 48,2  | 67,0  | 31,6  | 59,8  | 44,9  | 67,0  | 82,8  | 56,5  | 128,0 | 69,2  | 87,5  | 163,0 | 168,5 |
| 15 | 218,0 | 335,8 | 334,1 | 157,8 | 101,1 | 158,3 | 163,0 | 168,5 | 10,0  | 4,6   | 2,6   | 46,5  | 56,8  | 25,1  | 32,6  | 5,6   | 24,2  | 29,9  | 28,3  | 126,2 | 96,5  | 121,0 | 87,0  | 89,9  |
| 16 | 138,2 | 188,6 | 197,9 | 139,5 | 106,7 | 147,1 | 92,4  | 95,5  | 86,9  | 13,8  | 12,9  | 16,6  | 94,2  | 14,9  | 59,8  | 61,8  | 52,7  | 36,8  | 38,6  | 71,4  | 106,7 | 74,5  | 59,8  | 61,8  |
| 17 | 145,4 | 197,8 | 177,3 | 139,5 | 90,8  | 126,6 | 157,6 | 162,9 | 206,6 | 294,4 | 298,1 | 146,2 | 103,3 | 149,0 | 114,1 | 118,0 | 79,8  | 115,0 | 125,9 | 147,8 | 111,2 | 163,9 | 152,2 | 157,3 |
| 18 | 222,3 | 264,5 | 280,1 | 122,9 | 107,8 | 130,4 | 135,9 | 140,4 | 29,9  | 29,9  | 25,7  | 103,0 | 87,4  | 89,3  | 87,0  | 89,9  | 12,8  | 13,8  | 15,4  | 111,3 | 113,5 | 124,8 | 43,5  | 44,9  |
| 19 | 159,6 | 207,0 | 226,2 | 132,9 | 112,2 | 145,2 | 173,9 | 179,8 | 121,1 | 119,6 | 118,2 | 101,3 | 100,1 | 100,6 | 92,4  | 95,5  | 61,3  | 34,5  | 36,0  | 58,1  | 105,7 | 59,6  | 48,9  | 50,6  |
| 20 |       |       |       |       |       |       |       |       | 77,0  | 48,3  | 43,7  | 64,8  | 91,9  | 57,7  | 38,0  | 28,1  | 89,8  | 64,4  | 72,0  | 73,1  | 113,5 | 81,9  | 135,9 | 140,4 |
| 21 |       |       |       |       |       |       |       |       | 173,8 | 98,9  | 95,1  | 58,1  | 97,6  | 55,9  | 114,1 | 118,0 | 41,3  | 39,1  | 43,7  | 98,0  | 113,5 | 110,0 | 125,0 | 129,2 |
| 22 |       |       |       |       |       |       |       |       | 62,7  | 41,4  | 43,7  | 68,1  | 106,7 | 72,6  | 38,0  | 39,3  | 91,2  | 52,9  | 51,4  | 60,0  | 98,8  | 57,7  | 157,6 | 162,9 |
| 23 |       |       |       |       |       |       |       |       | 118,3 | 6,9   | 7,7   | 6,6   | 113,5 | 7,4   | 10,9  | 11,2  | 134,0 | 43,7  | 43,7  | 33,2  | 102,2 | 33,5  | 266,3 | 275,3 |
| 24 |       |       |       |       |       |       |       |       | 52,7  | 6,9   | 5,1   | 13,3  | 76,0  | 9,3   | 48,9  | 50,6  | 95,5  | 112,7 | 118,2 | 121,3 | 106,7 | 128,5 | 163,0 | 168,5 |
| 25 |       |       |       |       |       |       |       |       | 59,8  | 50,6  | 54,0  | 86,4  | 107,8 | 93,1  | 97,8  | 33,7  | 84,1  | 50,6  | 56,5  | 61,5  | 113,5 | 68,9  | 152,2 | 157,3 |
| 26 |       |       |       |       |       |       |       |       | 27,1  | 25,3  | 25,7  | 96,3  | 103,3 | 98,7  | 16,3  | 16,8  | 151,0 | 142,6 | 154,2 | 96,3  | 110,1 | 106,1 | 195,6 | 202,2 |
| 27 |       |       |       |       |       |       |       |       | 196,6 | 105,8 | 105,4 | 54,8  | 101,1 | 55,9  | 70,6  | 73,0  | 86,9  | 69,0  | 74,5  | 81,4  | 110,1 | 89,4  | 190,2 | 196,6 |
| 28 |       |       |       |       |       |       |       |       | 166,7 | 184,0 | 167,0 | 113,0 | 91,9  | 104,3 | 114,1 | 118,0 | 47,0  | 69,0  | 66,8  | 151,2 | 98,8  | 147,1 | 65,2  | 67,4  |
| 29 |       |       |       |       |       |       |       |       | 148,2 | 121,9 | 113,1 | 84,7  | 94,2  | 78,2  | 103,3 | 89,9  | 143,9 | 177,1 | 190,2 | 126,2 | 109,0 | 135,9 | 266,3 | 275,3 |
| 30 |       |       |       |       |       |       |       |       | 128,2 | 92,0  | 92,5  | 73,1  | 102,2 | 74,5  | 54,3  | 56,2  | 95,5  | 115,0 | 113,1 | 124,6 | 100,0 | 122,9 | 141,3 | 146,1 |
| 31 |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       | 61,3  | 89,7  | 82,2  | 151,2 | 93,1  | 137,8 | 48,9  | 50,6  |
| 32 |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       | 118,3 | 147,2 | 143,9 | 127,9 | 100,0 | 126,6 | 141,3 | 146,1 |
| 33 |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       | 118,3 | 96,6  | 90,0  | 84,7  | 94,2  | 78,2  | 255,4 | 264,0 |
| 34 |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       | 115,4 | 138,0 | 149,1 | 122,9 | 110,1 | 134,1 | 135,9 | 140,4 |
| 35 |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       | 121,1 | 121,9 | 128,5 | 103,0 | 106,7 | 110,0 | 184,8 | 162,9 |
| 36 |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       | 81,2  | 112,7 | 113,1 | 142,8 | 102,2 | 143,4 | 135,9 | 140,4 |
| 37 |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       | 22,8  | 20,7  | 23,1  | 93,0  | 113,5 | 104,3 | 32,6  | 33,7  |



## IX. AGRADECIMENTOS

Ao término deste trabalho, queremos agradecer a todos que, de uma forma ou de outra, contribuíram para a sua concretização.

De forma especial, ao Prof. Dr. Celso Abbade Mourão, inconfundível figura de pesquisador e mestre incansável em seu entusiasmo de transmitir o tesouro de seus conhecimentos, que pela sua dedicação, confiança e reforço contínuo muito contribuiu para o meu enriquecimento profissional e pessoal.

À Profª. Drª. Adelina Buzini da Costa Silva, guia dos meus primeiros passos na vida científica, pela participação na elaboração do plano de pesquisa, criteriosa revisão do texto e por todas as valiosas sugestões.

Aos professores do Departamento de Biologia, Dr. Aluísio José Gallo, Drª. Hermione Elly Melara de Campos Bicudo, Dr. Grigor Vartanian, Drª. Marileila Varella Garcia, Dr. Wladimir João Tadei e Drª. Maria Astride Saad Corradi, pelos contínuos ensinamentos e estímulo ao trabalho científico.

Ao Prof. Dr. Victor Manuel Salceda, da Universidad Nacional de México, pelo interesse, criteriosa revisão do texto e valiosas sugestões.

Aos professores Drª. Marlene Kyoni Hosaki, Maria Terécília Vilela de Azeredo Oliveira, Sonia Maria Olini Vieira da Silva e Carlos Roberto Ceron, pela presença sempre amiga.

À Srª. Nair de Andrade Mourão, pela amizade e incentivo constante.

Aos amigos do Curso de Pós-Graduação, Agnes Cristina de Hitler Fett, Alberto Augusto Nagel, Ana Elisabete Silva, Eliana Morielli, Elza Maria Vetorazzi, Firmino Alvares Filho,



Haroldo Wilson Moreira, LÍlian Madi Ravazzi, Marina Terezinha Andreucci Coleman, Nívea Dulce Tedeschi Conforti Fróes, Satiko Nanya, Sirlei Branco, Wander Ferreira da Silva Júnior e Zélia Arpini Sampaio, pela amizade e agradável ambiente de estudo e pesquisa.

Aos funcionários do Departamento de Biologia, pela colaboração, especialmente à Sr<sup>a</sup>. Urbana Antonia da Silva Gonçalves e Sr. Paulo Antonio Maziero, pelo zelo na preparação do meio de cultura.

À Sr<sup>a</sup>. Yone Sass Dias pela paciência e dedicação nos trabalhos de datilografia e à Srt<sup>a</sup>. Neusa Helena de Oliveira, pelos serviços de desenho das figuras.

Ao Prof. Dr. James Robert Coleman, pela revisão do Summary and Conclusions.

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

Ao Ayrton, Tatiana e Rodrigo, pelo apoio indispensável para vencer esta nova etapa em nossas vidas.

Aos meus pais, Francisco e Deanira, e minha irmã Elisa, pelo carinho e estímulo constante que possibilitaram o desenvolvimento deste trabalho.

Ao Pai Celestial, obrigada pela minha existência e força de viver.





