

Cláudia Márcia Aparecida Carareto

**Valor Adaptativo em *Drosophila*
Sturtevantii**



CLAUDIA MARCIA APARECIDA CARARETO

Valor Adaptativo em *Drosophila sturtevantii*

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



T- 439/90

São José do Rio Preto

1989



Este trabalho foi realizado no Departamento de Biologia do
Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas de São João
del-Rei, Minas Gerais, sob a orientação do Prof. Dr. Celso Abbade Mourão,
da Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita
Filho", com auxílio da Fundação de Amparo à Pesquisa do
Estado de São Paulo (FAPESP, Processo 87/2083-4).

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 da Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (Bolsa de Doutorado, Processo 87/2083-4).



A meus pais
e aos meus amores,
Tatiana
e
Rodrigo



ÍNDICE

I. INTRODUÇÃO	1
II. O MÉTODO	17
III. O MÉTODO	22
IV. O MÉTODO	22
V. O MÉTODO	22
VI. O MÉTODO	22
VII. O MÉTODO	22
VIII. O MÉTODO	22
IX. O MÉTODO	22
X. O MÉTODO	22
XI. O MÉTODO	22
XII. O MÉTODO	22
XIII. O MÉTODO	22
XIV. O MÉTODO	22
XV. O MÉTODO	22
XVI. O MÉTODO	22
XVII. O MÉTODO	22
XVIII. O MÉTODO	22
XIX. O MÉTODO	22
XX. O MÉTODO	22
XXI. O MÉTODO	22
XXII. O MÉTODO	22
XXIII. O MÉTODO	22
XXIV. O MÉTODO	22
XXV. O MÉTODO	22
XXVI. O MÉTODO	22
XXVII. O MÉTODO	22
XXVIII. O MÉTODO	22
XXIX. O MÉTODO	22
XXX. O MÉTODO	22
XXXI. O MÉTODO	22
XXXII. O MÉTODO	22
XXXIII. O MÉTODO	22
XXXIV. O MÉTODO	22
XXXV. O MÉTODO	22
XXXVI. O MÉTODO	22
XXXVII. O MÉTODO	22
XXXVIII. O MÉTODO	22
XXXIX. O MÉTODO	22
XL. O MÉTODO	22
XLI. O MÉTODO	22
XLII. O MÉTODO	22
XLIII. O MÉTODO	22
XLIV. O MÉTODO	22
XLV. O MÉTODO	22
XLVI. O MÉTODO	22
XLVII. O MÉTODO	22
XLVIII. O MÉTODO	22
XLIX. O MÉTODO	22
L. O MÉTODO	22
LI. O MÉTODO	22
LII. O MÉTODO	22
LIII. O MÉTODO	22
LIV. O MÉTODO	22
LIV. O MÉTODO	22

"Vida devotada a atividade criadora 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	17
III. RESULTADOS	26
A. Estudo comparativo das constituições cromossômicas ...	26
1. Atividade sexual	26
2. Número de pupas e imagos	31
3. Biomassa	43
4. Tempo de desenvolvimento	47
5. Duração do período de emergência	56
6. Efeitos da hibridação	60
B. Os componentes do valor adaptativo	64
1. Variabilidade de expressão dos componentes	64
2. Heterogeneidade das constituições	64
C. Índices de adaptação	68
D. Correlações	80
IV. DISCUSSÃO	99
V. RESUMO	122
VI. ABSTRACT	125
VII. REFERÊNCIAS	128
VIII. APÊNDICE	142
IX. AGRADECIMENTOS	149

I. INTRODUÇÃO

O potencial evolutivo de uma espécie é função da quantidade de variabilidade genética existente em suas populações, o que determina sua plasticidade evolutiva. A quantidade de variabilidade genética depende de três classes de fatores (MAYR, 1970): as fontes de variação, os fatores que eliminam a variação e a proteção da variação de sua eliminação por seleção.

A herança devida a partículas assegura que a variabilidade de uma população grande, na qual os acasalamentos sejam casuais e os genes tenham o mesmo valor seletivo, permaneça a mesma de geração a geração. A ocorrência de fatores genéticos novos, matéria-prima para a seleção natural, pode surgir por mutação que é uma fonte contínua de variação genética, por fluxo gênico que modifica as frequências gênicas pela incorporação ou subtração de genótipos na população e por recombinação que, através do **crossing-over** e das migrações cromossômicas na meiose, gera ampla variabilidade genética por muitas gerações, ainda que não ocorra qualquer adição genética nova por mutação ou fluxo gênico.

O aumento contínuo da diversidade genética das populações é impedido pela seleção natural, que discrimina genes ou genótipos, indiretamente pelos fenótipos produzidos, e pelo acaso, que pode causar a exaustão da variação genética, pelos acidentes de amostragem.

A estocagem e proteção da variação genética nas populações naturais decorre de uma série de fatores intrínsecos e extrínsecos ao material genético, adquiridos no curso da evolução. São fatores intrínsecos, artifícios como a recessividade, a codominância, o efeito heterótico, as variações na penetrância e na expressividade dos genes, o **linkage** e a epistasia, que impedem a ação da seleção pela combinação dos efeitos de um gene com os de outros, de tal forma que diferentes genótipos, dos quais um gene pode participar, tenham valores seletivos desiguais. Fatores ecológicos, extrínsecos, frequentemente reduzem a efetividade da seleção, pelas variações do ambiente no espaço e no tempo, conduzindo à neutralização de forças seletivas opostas.

A teoria da seleção natural descreve o processo de evolução adaptativa em termos de variação entre indivíduos na sua capacidade de contribuir com progênie para as gerações futuras (HEDRICK & MURRAY, 1983). Segundo FALCONER (1981), quando um gene está sujeito à pressão da 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, conseqüentemente, também nas frequências genotípicas, pela alteração da fertilidade, da viabilidade, ou de ambas.

A essência do conceito de seleção natural é a eficácia reprodutiva dos diferentes genótipos presentes na população. A quantificação desta eficácia pode ser feita por meio de dois parâmetros que refletem a habilidade de uma população sobreviver e reproduzir-se em determinado ambiente: o valor adaptativo, também referido como aptidão Darwiniana, valor adaptativo Darwiniano ou valor seletivo e o estado-de-ser-adaptado. O valor adaptativo e o estado-de-ser-adaptado descrevem propriedades de indivíduos, de genótipos e de populações, não somente em um dado ambiente, porém, também em um dado momento (DOBZHANSKY, 1967). Apesar da afinidade entre os dois conceitos, pois ambos referem-se a sobrevivência e reprodução, eles não são idênticos.

De acordo com DOBZHANSKY (1973), valor adaptativo refere-se à taxa de transmissão de genes de geração a geração: é a eficiência reprodutiva de um genótipo, de um grupo de genes, de indivíduos ou mesmo de populações inteiras. Pode ser definido operacionalmente como a contribuição que os portadores de um genótipo, ou de uma classe de genótipos, fazem para o conjunto gênico da geração seguinte, relativa à contribuição de outros genótipos; é portanto uma medida relativa. O estado-de-ser-adaptado, ao contrário, é medido como um parâmetro absoluto, em geral com base no tamanho populacional e na taxa de crescimento da população.

As diferenças genotípicas que causam contribuição diferencial para a geração seguinte dependem não somente dos efeitos diretos dos genes destacados em cada estudo, mas também



dos efeitos dos outros genes do genoma e do ambiente no qual a espécie vive: um dado gene tem efeito imediato na produção de uma substância que, em conjunção com as dos outros genes, pode afetar, direta ou indiretamente, um grande número de traços fenotípicos. Esses traços, em combinação com as circunstâncias ambientais, afetam a habilidade do organismo para sobreviver e reproduzir-se; assim, "um dado valor adaptativo, em uma certa localidade ou região geográfica e em um dado momento, pode tornar-se maior ou menor no futuro ou em uma localidade diferente" (DOBZHANSKY, 1968).

O valor adaptativo de um indivíduo é o resultado final de todos os processos fisiológicos e do desenvolvimento. As diferenças entre indivíduos, quanto a esses processos, são observadas em relação às variações de atributos mensuráveis; as variações do valor adaptativo podem, assim, ser teoricamente divididas em relação às variações dos caracteres mensuráveis que o compõem (FALCONER, 1981). Deste modo, a condição necessária para que a seleção ocorra é que os traços sejam geneticamente variáveis; tais variações foram amplamente demonstradas em *Drosophila* e em outros organismos.

Pesquisas sobre esse assunto originaram uma abundância de trabalhos, particularmente com espécies de *Drosophila*, nos quais são examinadas as relações de genótipos particulares a componentes do valor adaptativo. Na maioria dos estudos os pesquisadores focalizam sua atenção em apenas um componente do ciclo biológico, geralmente a fecundidade, a fertilidade ou a viabilidade (e.g. MOREE & KING, 1961; POLIVANOV & ANDERSON, 1969; ANDERSON & WATANABE, 1974; PYLE, 1976; SIMMONS et al., 1980 e BRITTNACHER, 1981). Outras vezes são analisados dois componentes, frequentemente a fertilidade ou a fecundidade e a viabilidade, ou ainda a produtividade e a viabilidade, a longevidade e a fecundidade, a fertilidade e a velocidade de desenvolvimento ou a atividade sexual, tamanho populacional e a habilidade competitiva e ainda a taxa de crescimento populacional e a capacidade de carga do meio (e.g. MAYNARD SMITH, 1956; HIRAIZUMI, 1961; TEMIN, 1966; SVED & AYALA, 1970; BUZINI, 1973; ROSE & CHARLESWORTH, 1981a,b; MUELLER & AYALA, 1981; TURNER & ANDERSON, 1983 e ROSE, 1983a).

Estudos de três a cinco componentes acrescentam aos já indicados a mortalidade, o número e a biomassa dos indivíduos, o tamanho efetivo da população e a taxa intrínseca de crescimento (e.g. TANTAWY & VETUKHIV, 1960; BUNDGAARD & CHRISTIANSEN, 1972; MARINKOVIC & AYALA, 1975a,b; CARVALHO, 1979; CORRADI, 1979; GIESEL & ZETTLER, 1980; POLIVANOV, 1981; TUCIC et al., 1981; YAMAZAKI, 1984 e YAMAZAKI & HIROSE, 1984). SALCEDA & GALLO (1975) analisaram nove e CARARETO & MOURÃO (1988a) analisaram 23 componentes do valor adaptativo.

A ação da seleção natural faz-se pela perpetuação diferencial e não-casual das variantes genéticas em qualquer estágio do ciclo vital, com o objeto da seleção podendo diferir nestes estágios.

BUNDGAARD & CHRISTIANSEN (1972) e CHRISTIANSEN (1984), analisando a questão do valor adaptativo em espécies de *Drosophila*, consideram que a seleção total pode ser dividida em quatro componentes principais: a seleção zigótica, relacionada com a sobrevivência do indivíduo do zigoto até o adulto sexualmente maduro, resultando de viabilidade diferencial nos diversos estágios do ciclo vital e de diferentes velocidades de desenvolvimento; a seleção sexual, relacionada com a transição de adultos sexualmente maduros ao estado de pais, resultando de acasalamentos não-casuais, de vigor diferencial dos machos ou de receptividade diferencial das fêmeas; a seleção gamética, relacionada com a sobrevivência dos gametas até a fertilização, resultando de impulso meiótico, de união não-casual de gametas ou de deslocamento de esperma; e a seleção da fecundidade, relacionada com a produção de zigotos pelos casais, resultando de variabilidade no número de ovos postos pelas fêmeas e na produção de esperma pelos machos, e também da produção de ovos em relação à estrutura etária da população.

Segundo YAMAZAKI & HIROSE (1984), a maioria dos genes que afetam o valor adaptativo tem diferentes efeitos em cada um dos componentes: genes benéficos para um dos componentes do valor adaptativo, por exemplo a viabilidade, podem ser deletérios para a fertilidade, como mostram os estudos sobre efeitos pleiotrópicos de mutações que afetam a viabilidade, de SIMMONS et al. (1980). "Muitos traços, provavelmente todos, são



determinados por muitos genes e muitos genes, provavelmente todos, determinam muitos traços" (DOBZHANSKY, 1961). Genes pleiotrópicos afetam frequentemente caracteres de grande importância evolutiva, como a fertilidade, a fecundidade, o vigor sexual e a longevidade.

Os traços de um organismo podem ser agrupados em quatro categorias (ROFF & MOUSSEAU, 1987; MOUSSEAU & ROFF, 1987), nas quais se distribuem os morfológicos, os fisiológicos, os do comportamento e os da história da vida. Embora todos os traços façam parte da história da vida de um organismo, a denominação de "traço da história da vida" é usada para componentes relacionados de modo invariável e direto com o valor adaptativo, como a fecundidade, a viabilidade, a sobrevivência e a taxa de desenvolvimento.

Análises teóricas da genética quantitativa sugerem que os traços diretamente associados com o valor adaptativo têm baixa herdabilidade, como a viabilidade e a fecundidade (FISHER, 1930; LERNER, 1954; ROBERTSON, 1955).

Até recentemente a previsão da existência de pequena variação genética aditiva, para componentes do valor adaptativo, era largamente aceita, resultando principalmente de inferências de padrões de baixa herdabilidade de caracteres como o tamanho da ninhada e a viabilidade, em suínos, a fertilidade, a fecundidade, a viabilidade e a mortalidade total, em aves domésticas, e a fecundidade, em *Drosophila* (cf. WILLS, 1981 e FALCONER, 1981). Estudos subsequentes sugerem, entretanto, que a variação genética aditiva pode permanecer alta devido à covariância negativa entre traços (ROSE & CHARLESWORTH, 1981b; ROSE, 1982; BERVEN & GILL, 1983), à mutação (LANDE, 1976; TURELLI, 1984), à variação ambiental (GRANT & PRICE, 1981; ROSE, 1983a) ou à variação do nicho ocupado pelos organismos (VAN VALLEN, 1965).

ROSE (1983b) discute a validade das várias hipóteses sobre a evolução dos traços da história da vida, especialmente daquelas compatíveis com o paradigma sintético da evolução, a unitária, a particulada e a pleiotrópica, esta antagônica ou variável.

A hipótese "unitária", defendida por GEISEL (1979)



e GEISEL & ZETTLER (1980), baseia-se na idéia central de que "a reprodução e a sobrevivência são características geralmente inseparáveis", isto é, "todos os caracteres da história da vida devem ser vistos como componentes do valor adaptativo positivamente correlacionados, evoluindo como o valor adaptativo evolui". Segundo esta hipótese, os genes que favorecem um dos atributos da reprodução ou da sobrevivência tendem a favorecer todos os demais; os genes que afetam a história da vida devem afetar todos os caracteres da mesma maneira.

A hipótese "particulada", originada com HALDANE (1941), baseia-se no agrupamento de componentes específicos da idade do organismo, cada um evoluindo independentemente, como probabilidade de sobrevivência e fecundidade, específicas de cada idade. Dois são os corolários empíricos desta hipótese: o primeiro, que o balanço entre seleção e mutações deletérias recorrentes, com efeitos pleiotrópicos específicos da idade, pode mudar com a variação da idade e, o segundo, que os caracteres precoces e tardios podem manifestar pequena correlação genética.

A hipótese do "pleiotropismo antagônico ou variável", proposta inicialmente por LACK (1954) e WILLIAMS (1957), baseia-se em correlações negativas entre efeitos gênicos em diferentes caracteres da história da vida. Segundo esta hipótese devem existir interações entre caracteres, os quais não são completamente autônomos, nem associados de modo inextricável, uns aos outros. Para ROSE (1983b), os componentes exibem geralmente ação gênica pleiotrópica antagônica: o aumento do valor de um componente reduz o do outro. Este tipo de modelo pode ser generalizado para uma variedade de padrões de evolução dos traços da história da vida, desde que a escolha de parâmetros apropriados pode gerar correlação pleiotrópica positiva (hipótese unitária), ausência de pleiotropia (hipótese particulada) ou a combinação desses dois padrões.

Na maioria dos estudos de mensuração do valor adaptativo são feitas medidas de um ou de poucos componentes, na suposição de que estejam positivamente correlacionados com o valor adaptativo total. Existem evidências experimentais de correlação positiva entre muitos componentes do valor adaptati-

vo (e.g. GOWEN & JOHNSON, 1946; TEMIN, 1966; MUKAI & YAMAZAKI, 1971; MOURÃO et al., 1972; WATANABE & OSHIMA, 1973; GEISEL, 1979; GEISEL & ZETTLER, 1980; YAMAZAKI, 1984; YAMAZAKI & HIROSE, 1984; CARARETO & MOURÃO, 1988a), bem como de correlação negativa (e.g. HIRAIZUMI, 1961; SIMMONS et al., 1980; ROSE & CHARLESWORTH, 1981a,b; YAMAZAKI & HIROSE, 1984; CARARETO & MOURÃO, 1988a) ou de ausência de correlação (e.g. TEMIN, 1966; POLIVANOV & ANDERSON, 1969; MOURÃO et al., 1972; YAMAZAKI, 1984; YAMAZAKI & HIROSE, 1984; CARARETO & MOURÃO, 1988a). Há também evidências experimentais de correlação entre componentes e o valor adaptativo líquido, tanto positiva (SEAGER et al., 1982; YAMAZAKI & HIROSE, 1984) como negativa (YAMAZAKI & HIROSE, 1984), ou de ausência de correlação (MOURÃO et al., 1972; SEAGER et al., 1982; YAMAZAKI, 1984; YAMAZAKI & HIROSE, 1984). Há, portanto, caracteres cuja influência sobre o valor adaptativo é menos direta ou menos óbvia, mas que são correlacionados com outros componentes.

Medidas do valor adaptativo e de seus componentes, em *Drosophila*, permitem concluir que genes responsáveis pelo valor adaptativo não são necessariamente pleiotrópicos na mesma direção. Fica evidente que o valor adaptativo de indivíduos não pode ser estimado acuradamente a partir de medidas de um ou poucos componentes.

Segundo PROUT (1971a), estimativas de componentes do valor adaptativo em *Drosophila* e em outros organismos requerem procedimentos extremamente laboriosos que quase sempre são feitos sob condições diversas daquelas da população, sendo também frequentemente incompletas por não incluírem o estudo de alguns componentes potencialmente importantes. Para PROUT (op. cit.), essas dificuldades estão ligadas especialmente com o estudo da fase adulta do ciclo vital, precisamente a que pode gerar modos complexos de seleção devidos à fertilidade diferencial e ao comportamento de acasalamento.

Os trabalhos de PROUT (1965, 1969, 1971a,b) fornecem procedimentos para estimar vários componentes do valor adaptativo e simultaneamente o valor adaptativo líquido. O autor aponta problemas relativos a medidas do valor adaptativo quando componentes do estado larval e do adulto são confundidos

e apresenta uma solução para se evitar estimativas espúrias do valor adaptativo: a decomposição da seleção em componentes parciais que cubram praticamente todo o ciclo biológico.

Nos dois primeiros trabalhos o autor demonstrou que, ao se estimar valores adaptativos totais a partir de frequências genóticas obtidas em um determinado período do ciclo biológico, podem ser obtidas estimativas falsamente dependentes da frequência, se o processo de seleção estiver apenas parcialmente completado no estágio do desenvolvimento em que é feita a amostragem; nos dois últimos ressaltou a importância dos componentes da fase adulta, indicando serem os da virilidade os mais importantes, seguidos pelos da fecundidade, sendo triviais os efeitos da viabilidade. No terceiro, descreveu um sistema experimental relacionado principalmente com estimativas de componentes na fase adulta do ciclo vital. Outros autores demonstraram, em *Drosophila*, a importância de estudar componentes dos estágios pré-adulto e adulto para estimar o valor adaptativo líquido (POLIVANOV & ANDERSON, 1969; SVED & AYALA, 1970; SVED, 1971; TRACEY & AYALA, 1974).

Estudos utilizando essas técnicas, com populações experimentais de *D. melanogaster*, sugerem que, em graus variáveis, os componentes do estado larval são relativamente menos importantes que os do estado adulto e que o sucesso de acasalamento ou a fertilidade têm contribuição maior que os outros componentes (PROUT, 1971a e BUNDGAARD & CHRISTIANSEN, 1972). Também ANDERSON et al. (1979), estudando carga genética para o conjunto de cromossomos de *D. melanogaster*, e BRITTNACHER (1981), estudando inversões do cromossomo III de *D. pseudoobscura*, mostraram que o sucesso do macho no acasalamento é um dos componentes principais do valor adaptativo.

Segundo EHRMAN & PARSONS (1977), a conclusão de que a velocidade de acasalamento do macho ou sua virilidade seja o principal componente do valor adaptativo baseia-se em dados que mostram que a velocidade de acasalamento do macho possibilita seleção para velocidade de cópula, estando associada à fertilidade e ao número de progênie. No entanto, os resultados de BARNES & MERRELL (1985) contrastam com aqueles que atribuem maior importância aos componentes do estado adulto, pois seus



estudos com *D. melanogaster* mostraram que a importância relativa dos componentes dos estados larval e adulto depende do grau de adaptação ao ambiente usado para a avaliação.

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. Também CARARETO & MOURÃO (1988b) mostraram, em *D. prosaltans*, que a contribuição relativa dos componentes do estado adulto (frequência de acasalamentos, tempo de acasalamento, fecundidade e produtividade, entre outros) ou do estado larval (viabilidade ovo-pupa, pupa-imago e ovo-imago), para o valor adaptativo total, é variável em três linhagens geográficas, sugerindo diferentes estratégias adaptativas.

HEDRICK & MURRAY (1983) consideram três níveis básicos para o estudo da seleção intraespecífica em *Drosophila*: comparações do valor adaptativo relativo entre diferentes linhagens ou populações, estudos de diferenças seletivas entre inversões e diferenças seletivas de alelos em loci individuais. Esses autores afirmam que medir o valor adaptativo é uma tarefa difícil e, para isto, têm sido utilizados diversos métodos, cada qual com vantagens e desvantagens.

O primeiro método consiste em medir um componente particular. Sua vantagem está em se poder focalizar um único componente, mas com a desvantagem do risco de o componente considerado não ser importante e a deficiência de não se poder detectar interações entre componentes. O segundo baseia-se na competição entre linhagens, com a vantagem de comparar diversas linhagens com um padrão, mas com a desvantagem de geralmente medir apenas a viabilidade e a fecundidade e não esclarecer as bases genéticas das diferenças. O terceiro refere-se à medida completa ou suficiente do valor adaptativo, com as vantagens de estimar a seleção ao longo de todo o ciclo vital e de avaliar interações entre diferentes componentes, mas com uma única desvantagem, a de ser um método extremamente laborioso. Finalmente, o quarto método estima o valor adaptativo líquido, com as vantagens de este refletir todos os valores seletivos e de se poder estimar pequenas diferenças seletivas, mas com as desvantagens de também não detectar interações entre diferentes com-

ponentes, de ser necessário utilizar-se diversas gerações e conhecer-se o modelo de seleção atuante.

Pesando as vantagens e desvantagens dos quatro métodos, parece ser o terceiro o cientificamente mais adequado e conveniente. O fato de requerer experimentos laboriosos e complexos, que precisam ser planejados com muito detalhe e rigor, deve ser considerado como uma dificuldade relativa, mas nunca como uma desvantagem. A dificuldade é amplamente compensada por não existirem desvantagens do ponto de vista científico, como é o caso dos outros três métodos que, restritos a momentos específicos do ciclo vital ou englobando todo o ciclo vital em uma única medida, impossibilitam a análise de interações entre componentes.

Utilizando o quarto método, foram realizadas estimativas do valor adaptativo total, ainda em espécies de *Drosophila*, porém por poucos autores, dentre eles SVED & AYALA (1970), SVED (1971), MOURÃO et al. (1972), VARTANIAN (1973), TRACEY & AYALA (1974), SVED (1975), WILTON & SVED (1979), CLARK et al. (1981), POLIVANOV (1981) e SEAGER et al. (1982).

Utilizando o terceiro método, CARARETO & MOURÃO (1988a,b) estudaram 23 componentes do valor adaptativo em *D. prosaltans*, cobrindo praticamente todo o ciclo vital; com os valores obtidos foram compostos índices, propostos como medidas do valor adaptativo total, atingindo-se também os objetivos do quarto método.

A literatura é ampla, os trabalhos variam com as espécies de *Drosophila* estudadas, os procedimentos experimentais utilizados e os componentes do valor adaptativo considerados. Consequentemente variam as conclusões, ressaltando-se dessa variação que as populações têm reservas de variabilidade genética suficiente para responder de modos diversos às exigências da seleção.

De acordo com DA CUNHA (1960), dois tipos de variabilidade genética operam nas populações naturais, permitindo adaptação à diversidade ambiental do espaço e do tempo; a que é livre para recombinação e a organizada em complexos gênicos integrados e coadaptados, protegidos da recombinação por arranjos cromossômicos especiais. O equilíbrio entre adaptação e va-

riabilidade das populações origina-se do equilíbrio entre variabilidade livre e variabilidade confinada em complexos gênicos.

Os polimorfismos de inversões constituem uma fonte importante de variabilidade pois a superioridade dos heterozigotos mantém um suprimento extra de diversidade genética nas populações (STEBBINS, 1970).

Polimorfismos de inversões foram extensivamente estudados em *Drosophila*. Segundo DOBZHANSKY (1973), na maioria das espécies "domésticas", como *D. melanogaster*, *D. ananassae*, *D. immigrans*, *D. hydei* e *D. busckii*, o polimorfismo cromossômico é pouco diferenciado geograficamente, de modo que populações de habitats diferentes têm as mesmas variantes cromossômicas, muitas vezes em frequências semelhantes. Espécies "selvagens", isto é, não associadas ao homem, mostram uma variedade de condições, sendo muitas delas altamente polimórficas, como *D. pseudoobscura*, *D. willistoni*, *D. paulistorum*, *D. robusta*, *D. subobscura* e *D. sturtevantii*, nas quais o polimorfismo cromossômico é muito diferenciado geograficamente.

Os polimorfismos de inversões são comuns na natureza, apesar de os heterozigotos para inversões produzirem gametas recombinantes com deficiências ou duplicações cromossômicas. Como a permuta genética é suprimida em segmentos invertidos de heterozigotos, pois os gametas recombinantes não são funcionais, todos os genes incluídos na inversão são herdados como um grupo de ligação. DOBZHANSKY (1973) lembrou que os genes de um segmento invertido não são necessariamente relacionados em suas funções, mas são adaptativamente codependentes e, por isso, favorecidos ou não pela seleção como um grupo de genes que constitui uma unidade, devendo ser considerados como um supergene ou um único locus gigante.

Vários estudos mostraram que segmentos invertidos podem conter combinações de genes que conferem alto valor adaptativo aos seus portadores; deste modo, a supressão da recombinação é benéfica. A superioridade adaptativa dos heterozigotos para inversões foi demonstrada por WRIGHT & DOBZHANSKY (1946), DOBZHANSKY (1947 e 1948), WALLACE (1948), DOBZHANSKY & LEVENE (1951), DOBZHANSKY & PAVLOVSKY (1958) e LEVENE &



DOBZHANSKY (1958), em *D. pseudoobscura*. DUBININ & TINIYAKOV (1946a,b) demonstraram a natureza adaptativa de inversões em *D. funebris*, CARSON & STALKER (1947a,b) e PRAKASH (1965, 1967) em *D. robusta*, DA CUNHA *et al.* (1950) em *D. willistoni* e SPIESS (1950) em *D. persimilis*.

BRNCIC & KOREF-SANTIBANEZ (1964), SPIESS & LANGER (1964a,b), KAUL & PARSONS (1965), PARSONS & KAUL (1966), SINGH & CHATTERJEE (1986), SPIESS *et al.* (1966) e SPIESS & SPIESS (1967) demonstraram, em *D. pavani*, *D. persimilis*, *D. pseudoobscura* e *D. ananassae* que machos heterozigotos para diferentes cariótipos são uniformemente superiores aos respectivos homozigotos para a velocidade de cópula; entretanto, nas fêmeas, esta superioridade não é uniforme ou inexiste.

O efeito heterótico é decorrente da interação de complexos poligênicos protegidos de desintegração pelo **crossing-over**, pela heterozigose estrutural das inversões. O ajustamento mútuo ou coadaptação de complexos gênicos em populações de uma região geográfica é, de acordo com DOBZHANSKY (1950), clara consequência de desenvolvimento evolutivo controlado pela seleção natural.

Em populações experimentais de *D. pseudoobscura*, estudadas por WRIGHT & DOBZHANSKY (1946) e DOBZHANSKY (1947 e 1948), foi mostrado que cromossomos III heterozigotos para inversões com diferentes arranjos gênicos, derivados de uma mesma população, apresentaram valor adaptativo superior aos homozigotos correspondentes.

DOBZHANSKY (1950) comparou a viabilidade de *D. pseudoobscura* em populações de homo e heterozigotos para inversões de mesma origem geográfica com heterozigotos portadores de cromossomos de origens geográficas diferentes. Os de mesma origem mostraram viabilidade superior, e aqueles de origens geográficas diferentes mostraram sempre viabilidade inferior a pelo menos um dos homozigotos.

Desses experimentos conclui-se que a seleção natural deve ter produzido diferentes complexos poligênicos coadaptados, nas diferentes populações. Cromossomos de populações diferentes não podem estar coadaptados, a menos que essas populações hibridizem constantemente (DOBZHANSKY, 1950). Em popula-



ções experimentais, com heterozigotos para inversões de localidades diferentes, os cromossomos portadores dos mesmos arranjos mas com complexos gênicos diferentes, podem combinar-se livremente, rompendo os supergenes e diminuindo assim a heterose (DOBZHANSKY & PAVLOVSKY, 1958).

DOBZHANSKY (1950) distinguiu efeito heterótico ou euheterose de luxuriância dos heterozigotos - enquanto o primeiro termo refere-se a superioridade adaptativa dos heterozigotos em relação aos homozigotos, produto de mutação e seleção, o segundo refere-se a híbridos interespecíficos que exibem aumento de tamanho ou da velocidade de crescimento, um simples acidente evolutivo.

Efeito heterótico foi também verificado em híbridos de populações geograficamente isoladas, em *D. pseudoobscura*, *D. willistoni*, *D. paulistorum* e *D. melanogaster* (VETUKHIV, 1953, 1954, 1956 e 1957; WALLACE, 1955; BRNCIC, 1954; ANDERSON, 1968). Contudo, este efeito heterótico desaparece na segunda geração, como resultado da degeneração dos híbridos.

CARSON (1958, 1961) concluiu, de seus experimentos com *D. melanogaster*, que o efeito heterótico observado em cruzamentos interpopulacionais é devido ao simples vigor híbrido (luxuriância) e que a coadaptação de cromossomos não está envolvida. MAYR (1970) argumentou que, sendo os genes de um determinado conjunto produtos de uma longa história seletiva para uma interação ótima, dever-se-ia esperar sempre uma redução drástica da adaptabilidade em cruzamentos interpopulacionais e, como muitas vezes o que ocorre é o oposto, este autor admite que a seleção natural não pode ser considerada responsável por efeito heterótico interpopulacional.

SINGH (1972, 1974, 1981 e 1985) fez cruzamentos interpopulacionais com linhagens de *D. ananassae*, polimórficas para arranjos gênicos dos cromossomos II e III, procedentes de diferentes localidades da Índia. No primeiro trabalho o autor demonstrou que as populações híbridas continuaram polimórficas após 10 gerações e os heterozigotos eram heteróticos. Nos três últimos, mostrou a persistência do efeito heterótico na geração F₂, quanto à viabilidade relativa de homozigotos e heterozigotos. A persistência de efeito heterótico em cruzamentos

interraciais, em populações naturais de *D. ananassae*, segundo SINGH (op. cit.), sugere a ausência de coadaptação localizada, isto é, que a coadaptação possa não estar confinada a grupos locais nesta espécie. As questões relativas ao polimorfismo cromossômico e à capacidade de uma espécie adaptar-se continuam ainda um problema aberto.

Os traços que compõem a história da vida dos organismos são "coadaptados e planejados pela seleção natural para a solução de um problema ecológico particular" (STERNS, 1977). Há duas explicações alternativas para a adaptação: modelos determinísticos e modelos estocásticos. Pelos determinísticos, como seleção *r* e *K*, prediz-se que organismos expostos a altos níveis de mortalidade, independente da densidade, como amplas flutuações na densidade populacional ou episódios repetidos de colonização, evoluirão pela combinação de maturidade precoce, produtividade e esforço reprodutivo maiores e ciclo biológico menor, em comparação com organismos expostos a mortalidade dependente da densidade ou com densidade populacional estável. Pelos modelos estocásticos prediz-se a evolução dos mesmos traços, mas por razões diferentes: quando flutuações ambientais resultam em mortalidade juvenil altamente variável, pode evoluir a síndrome da maturidade retardada, menor esforço reprodutivo e maior longevidade (STERNS, op. cit.).

LEWONTIN (1978) também considerou a adaptação como um artifício de solução de problemas. Para ele, uma visão moderna de adaptação é que "o ambiente apresenta certos problemas que os organismos precisam solucionar, e a evolução por seleção natural é o mecanismo que cria tais soluções. Adaptação é, desse modo, o processo pelo qual o organismo procura soluções cada vez mais adequadas para o problema, sendo a adaptação o resultado final".

Cada espécie possui uma variação limitada de tolerância ambiental e de necessidades além das quais não pode sobreviver; mesmo dentro dos limites de tolerância, respostas ecológicas e fisiológicas podem variar com variações locais do ambiente (VALENTINE, 1977). Segundo LEVINS (1968), as adaptações empregadas para enfrentar a variabilidade ambiental são caracterizadas como estratégias adaptativas, as quais têm com-



ponentes que frequentemente são estudados separadamente.

O processo de adaptação deve resultar em elevação do estado-de-ser-adaptado, que também deve ser considerado nos níveis individual e populacional. No individual é o processo que dota indivíduos da população de capacidade intrínseca de ter maior descendência, que a de outros indivíduos da mesma população. A indivíduos mais e menos prolíficos correspondem constituições genéticas diferentes, produto da recombinação da variabilidade genética existente. O processo é o mecanismo que cria novas adaptações, ou melhora as já existentes, de alguns em relação a outros indivíduos. No nível populacional, o processo deve levar a um aumento da capacidade inata para crescer, pela frequência aumentada de indivíduos mais aptos a elevar o estado-de-ser-adaptado da população, pela produção de maior descendência em menor tempo. O principal agente desse processo é a seleção natural.

O caráter sobre o qual a seleção natural atua é o valor adaptativo; a estimativa do valor adaptativo é o primeiro passo para o entendimento da evolução de uma população.

Segundo CHRISTIANSEN (1984), de acordo com a visão Fisheriana da evolução Darwiniana, o processo de evolução de um caráter pode ser descrito, de modo suficiente, especificando-se o valor adaptativo de vários fenótipos e a fração herdável da variação do valor adaptativo atribuída a esse caráter. Desse modo, a descrição de um conjunto de fenótipos pode indicar o mais favorecido pela seleção natural, e conseqüentemente a "Estratégia Adaptativa Ótima" que poderia ser a meta da evolução. Entretanto, nenhum genótipo, seja ele homo ou heterozigoto, é apropriado para ser o protótipo da adaptabilidade. O estado-de-ser-adaptado das populações Mendelianas pode ser atingido se elas contiverem uma variedade de genótipos adequados a diferentes nichos e aos ambientes nos quais as populações habitam (DOBZHANSKY, 1955).

Não pode ser esquecido, como afirmou DOBZHANSKY (1956), que a seleção natural não opera com traços independentes - a seleção favorece genótipos cujos portadores passam seus genes mais eficientemente às futuras gerações, que os portadores de outros genótipos. Desta maneira, o sucesso reprodutivo

dos portadores de um genótipo é devido à totalidade dos traços que são produzidos em determinado ambiente; a desvantagem em alguns caracteres pode ser mais que compensada por vantagem em outras características. Finalmente, ainda de acordo com DOBZHANSKY (1977), uma resposta adaptativa coerente a um dado ambiente pode ser conseguida por meios completamente diferentes.

De acordo com MACKAY (1985), a seleção natural atua no valor adaptativo de modo que diversos caracteres são selecionados conjuntamente, com efeitos diferenciados em relação a cada um deles. A predição de respostas à seleção natural requer a identificação de todos os caracteres que, juntos, compõem o valor adaptativo, de seus pesos relativos e de suas variâncias, genética e fenotípica, bem como das covariâncias desses caracteres com o valor adaptativo e de cada caráter com os demais. Segundo o autor, a construção de um índice possibilitaria não somente a predição da resposta da população à seleção natural, nos diferentes ambientes nos quais os pesos relativos de seus componentes poderiam variar, como também a da evolução de componentes como uma resposta correlacionada.

No presente trabalho procurou-se essencialmente esse enfoque. Decompõe-se o valor adaptativo em numerosos componentes do ciclo vital, de modo que, em não se podendo medir diretamente o valor adaptativo por um único número, pode-se, com satisfatória exatidão, medir cada componente. Depois, o passo é procurar compor as medidas no número único.

Para isso procurou-se identificar diferenças seletivas em 16 constituições cromossômicas de *Drosophila sturtevantii*, produzidas por intra e intercruzamentos recíprocos de quatro linhagens, quanto a 28 componentes do valor adaptativo que abrangem praticamente todo o ciclo biológico da espécie.

Tomando-se as categorias de HEDRICK & MURRAY (1983), este trabalho classifica-se no terceiro método de estimativa do valor adaptativo, ao considerar numerosos componentes de praticamente todo o ciclo biológico, e no segundo nível de investigação de seleção intra-específica, por utilizar indivíduos com constituições cromossômicas diferentes, homo e heterozigotos para diferentes arranjos cromossômicos.

II. MATERIAL E MÉTODOS

Foram utilizadas quatro linhagens de *Drosophila sturtevantii* (subgênero *Sophophora*, grupo *saltans*) procedentes do Brasil (Mirassol, SP), da Colômbia (Vilavicêncio), da Costa Rica (Turrialba) e do México (Veracruz), as quais serão designadas respectivamente por BRA, COL, COS e MEX, pertencentes aos estoques do Departamento de Biologia do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas da UNESP, em São José do Rio Preto.

As linhagens são portadoras do arranjo cromossômico padrão e de inversões paracêntricas em homozigose nos diferentes braços cromossômicos. O quadro abaixo mostra o comprimento de cada cromossomo em número de secções, os números das secções que limitam cada inversão e o comprimento das mesmas dado pelo número de secções (HOSAKI, 1986). As quatro inversões correspondem a cerca de 22% do genoma.

Cromossomos			Inversões		
Símbolo	No.de Secções		Símbolo	Secções Limites	No.de Secções
XL	1	- 19	----	-----	----
XR	20	- 36	----	-----	----
IIL	37	- 56	IIL-C	49/50-53	3,5
IIR	57	- 75	IIR-A	60-72/73	12,5
III	76	- 100	III-B	91-93/94	2,5
			III-F	78-81/82	3,5

A linhagem BRA, portadora do arranjo cromossômico padrão em todos os braços cromossômicos, foi constituída a partir da mistura de 16 isolinhagens fundadas com a progênie de fêmeas fecundadas na natureza (TADEI, 1973). As linhagens COL, COS e MEX são portadoras do arranjo padrão no cromossomo X e das inversões A, B, C e F em homozigose. As linhagens COL e COS vieram do Departamento de Biologia do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, como provenientes da Universidade do Texas, em Austin, respectivamente denominadas "H 158.1" e "H 193.3", tendo sido coletadas no fim da década dos anos 50. A linhagem MEX foi constituída com os descendentes de 40 fêmeas fecundadas na natureza (GALLO & SALCEDA, 1974).

Com moscas destas quatro linhagens foi originado o material biológico deste trabalho. Para isso, de cada linhagem



foram utilizados 400 casais. Machos e fêmeas virgens foram mantidos separados até sete dias de idade, quando foram feitos intra e intercruzamentos recíprocos em massa (10 casais, 10 réplicas), os quais produziram indivíduos com 16 constituições cromossômicas diferentes, distribuídas em três classes: A - quatro homozigotas estruturais e quanto à origem dos cromossomos (Nos. 1 a 4), resultantes de intracruzamentos das linhagens originais; quando referida como A', esta classe compreende apenas as constituições 2, 3 e 4, portadoras de inversões; B - seis heterozigotas estruturais (Nos. 5 a 10), resultantes de intercruzamentos da linhagem BRA com as outras três; e C - seis homozigotas estruturais, mas heterozigotas quanto à origem geográfica dos cromossomos (Nos. 11 a 16), resultantes de intercruzamentos das linhagens COL, COS e MEX. As 16 constituições cromossômicas serão representadas conforme o quadro abaixo, no qual o símbolo à esquerda indica a origem do material cromossômico herdado por via paterna e o da direita sua origem por via materna.

Machos	Fêmeas			
	BRA	COL	COS	MEX
BRA	(1)BRABRA	(5)BRACOL	(7)BRACOS	(9)BRAMEX
COL	(6)COLBRA	(2)COLCOL	(11)COLCOS	(13)COLMEX
COS	(8)COSBRA	(12)COSCOL	(3)COSCOS	(15)COSMEX
MEX	(10)MEXBRA	(14)MEXCOL	(16)MEXCOS	(4)MEXMEX

As moscas das 16 constituições cromossômicas foram estudadas quanto à sua atividade sexual e respectivas progênies.

1. Estudo da Atividade Sexual

Foram utilizados 50 casais de cada constituição cromossômica. Machos e fêmeas virgens foram mantidos separados até atingirem sete dias de idade. Grupos de 10 casais de cada constituição foram postos em tubos convencionais e observados durante 90 minutos. Anotou-se para cada tubo o número de acasalamentos e os momentos do início e do término de cada cópula. Encerrado o período de observação, os casais de cada tubo foram transferidos para garrafas com meio de cultura, para produção das progênies.

2. Estudo das Progenies

Para cada constituição cromossômica foram feitos cruzamentos em massa com 10 casais, em 10 réplicas, cinco das quais com as moscas utilizadas no estudo da atividade sexual. As outras cinco réplicas também foram preparadas com fêmeas e machos virgens de sete dias de idade. Para cada cruzamento foram utilizadas três unidades de alimento, com tempo de oviposição de meia semana em cada uma. A cada transferência, as moscas mortas foram substituídas por outras, retiradas de garrafas de reserva preparadas nas mesmas condições das garrafas experimentais. Desse modo foi mantida a densidade de 10 casais, em todas as garrafas, no início de cada período de oviposição. Os casais, 1600 no total, foram descartados 1,5 semana após sua colocação na primeira garrafa.

Cada garrafa (30 para cada constituição cromossômica e 480 no total) foi examinada diariamente, anotando-se a data da primeira ocorrência de pupas.

Foram realizadas contagens por sexo a cada meia-semana, a partir da primeira ocorrência de imagos, sendo a última contagem até a cessação da emergência dos mesmos, ou no máximo até decorridos 35 dias da data do cruzamento. Após cada contagem, machos e fêmeas foram pesados separadamente.

Cessadas as contagens, as garrafas foram colocadas imediatamente em um "freezer", para posterior contagem das pupas. Para tanto, o meio de cultura de cada garrafa foi diluído e, por peneiramento, as pupas foram separadas e em seguida secas e contadas. Das pupas quebradas, contava-se apenas as partes com os espiráculos. Deste modo foi obtido o número total de pupas de cada garrafa.

O estudo da atividade sexual foi realizado à temperatura ambiente e os cruzamentos foram mantidos em câmara de temperatura constante de aproximadamente 25°C.

Como alimento foi utilizado meio de cultura com a seguinte composição: farinha de trigo (100 g), fubá (75 g), araruta (30 g), fermento Fleischmann (8 g), água (1000 ml), solução alcoólica de Nipagin a 8% (8 ml) e ácido propiônico (2 ml).

Nas garrafas foi colocada uma tira quádrupla de pa-



pel absorvente, formando um arco com as extremidades enterradas nos bordos do meio de cultura. Essas tiras de papel foram previamente embebidas em solução alcoólica de Nipagin a 2% e secas em estufa.

Os experimentos de atividade sexual e de análise das progênies possibilitaram medir 28 componentes do valor adaptativo, relativos a quatro etapas do ciclo vital, denominadas aqui de frações do valor adaptativo total: fração Atividade Sexual com quatro componentes, fração Progênie com 12 componentes relativos a número, biomassa e viabilidade, fração Tempo de Desenvolvimento com nove componentes e fração Duração do Período de Emergência com três componentes.

Os componentes relativos a cada fração e seus respectivos símbolos são os seguintes:

A - Atividade Sexual

- 1 - FA = frequência de acasalamentos
- 2 - TPC = tempo de duração da pré-cópula, considerado como o tempo, em minutos, decorrido entre o início da observação e o início da cópula
- 3 - TCA = tempo de duração da cópula absoluto, considerado como o tempo, em minutos, em que cada macho permaneceu sobre a fêmea
- 4 - TCR = tempo de duração de cópula relativo, dado pela expressão

$$TCR = 100 \text{ TCA/TPC} + \text{TCA} \quad (1)$$

B - Progênie

- 5 - NF = número de fêmeas
 - 6 - NM = número de machos
 - 7 - RS = razão de sexo, dada pela expressão
- $$RS = 100 \text{ NF/NM} \quad (2)$$
- 8 - NI = número de imagos
 - 9 - NI1a.CA = número de imagos da primeira contagem absoluto
 - 10 - NI1a.CR = número de imagos da primeira contagem relativo, dado pela expressão

$$NI1a.CR = 100 \text{ NI1a.CA/NI} \quad (3)$$

- 11 - NI/dia = número de imagos por dia, DPEI (componente 28) correspondendo à duração do período de emergência dos ima-

gos, dado pela expressão

$$NI/\text{dia} = NI/DPEI \quad (4)$$

12 - NP = número de pupas

13 - VPI = viabilidade pupa-imago, dada pela expressão

$$VPI = 100 NI/NP \quad (5)$$

14 - BF = biomassa individual de fêmeas (em mg)

15 - BM = biomassa individual de machos (em mg)

16 - RB = razão de biomassa dos sexos, dada pela expressão

$$RB = 100 BM/BF \quad (6)$$

C - Tempo de Desenvolvimento

Para estimativa dos tempos de desenvolvimento foram utilizados os seguintes intervalos de tempo: t e t' correspondentes ao número de dias decorridos entre a retirada das moscas parentais da garrafa e a primeira ocorrência de pupas (t) ou a primeira contagem de imagos (t'); t'' correspondente ao intervalo de tempo entre duas contagens sucessivas; e T correspondente ao tempo de manutenção das moscas parentais nas garrafas. São os seguintes os componentes dessa fração:

17 - TDAOP = tempo de desenvolvimento absoluto ovo-pupa, dado pela expressão

$$TDAOP = T/2 + t \quad (7)$$

18 - TDAOF = tempo de desenvolvimento absoluto ovo-fêmea

19 - TDAOM = tempo de desenvolvimento absoluto ovo-macho

20 - TDAOI = tempo de desenvolvimento absoluto ovo-imago

Os componentes de números 18 a 20 são dados, para cada sexo e independente do sexo, pela expressão

$$TDAOI = [t' + (t' + t'')]/2 + T/2 \quad (8)$$

Obtido o valor TDAOI na primeira contagem, para as contagens seguintes somam-se 3,5 dias. Desse modo têm-se uma distribuição de dados agrupados com valores X_1 (1a. contagem), X_2 (2a. contagem), ... com frequências para cada valor de X dadas pelo número de moscas em cada contagem.

21 - TDAPI = tempo de desenvolvimento absoluto pupa-imago, dado pela expressão

$$TDAPI = TDAOI - TDAOP \quad (9)$$

22 - TDPIR = tempo de desenvolvimento pupa-imago relativo, dado pela expressão

$$TDPIR = 100 TDAPI/TDAOI \quad (10)$$



- 23 - **TDAF1a.C** = tempo de desenvolvimento absoluto das fêmeas da primeira contagem
- 24 - **TDAM1a.C** = tempo de desenvolvimento absoluto dos machos da primeira contagem
- 25 - **TDAl1a.C** = tempo de desenvolvimento absoluto dos imagos da primeira contagem

Os componentes de números 23 a 25, considerando-se para os componentes 23 e 24 os sexos separados, são dados pela expressão

$$\text{TDIA1a.C} = T/2 + t' \quad (11)$$

D - Duração do Período de Emergência

- 26 - **DPEF** = duração do período de emergência das fêmeas
- 27 - **DPEM** = duração do período de emergência dos machos
- 28 - **DPEI** = duração do período de emergência dos imagos

Sendo t o número de dias decorridos entre a primeira e a última contagens e t'' correspondente ao intervalo de tempo entre duas contagens sucessivas, os componentes de números 26 a 28 são dados pela expressão

$$\text{DPEI} = t + (t''/2) \quad (12)$$

Foram desta maneira estudados 28 componentes do valor adaptativo de 16 constituições cromossômicas de **D. sturtevantii**. Os dados obtidos foram usados com quatro finalidades: A) estudo comparativo das constituições cromossômicas, B) estudo comparativo dos componentes do valor adaptativo, C) composição de índices de adaptação e D) análises de correlação.

A. Estudo comparativo das constituições cromossômicas

Para o estudo comparativo das constituições cromossômicas, os dados foram considerados de duas maneiras: independente da origem parental dos cromossomos e quanto à origem parental dos cromossomos, materna ou paterna.

1. Independente da origem parental dos cromossomos

Com os resultados dos 28 componentes do valor adaptativo foram feitas Análises de Variância para homogeneidade das médias dos seguintes conjuntos: as 16 constituições cromossômicas, as que compõem as classes **A** (1 a 4), **A'** (2 a 4), **B** (5 a 10) e **C** (11 a 16), e os híbridos recíprocos, considerados juntamente com as respectivas linhagens parentais.

No quadro abaixo indica-se os graus de liberdade para os valores de F.

No.	Conjunto	Atividade Sexual	Progenie
1.	1 a 16	F (15;617)	F (15;464)
2.	1 a 4	F (3;147)	F (3;116)
3.	2 a 4	F (2;123)	F (2;87)
4.	5 a 10	F (5;217)	F (5;174)
5.	11 a 16	F (5;253)	F (5;174)
6.	1-2- 5- 6	F (3;124)	F (3;116)
7.	1-3- 7- 8	F (3;136)	F (3;116)
8.	1-4- 9-10	F (3;152)	F (3;116)
9.	2-3-11-12	F (3;146)	F (3;116)
10.	2-4-13-14	F (3;171)	F (3;116)
11.	3-4-15-16	F (3;182)	F (3;116)

2. Quanto à origem parental dos cromossomos

Os resultados obtidos para os 28 componentes do valor adaptativo foram analisados, quanto à origem geográfica dos cromossomos, se transmitidos por via materna ou paterna. Assim, por exemplo, as constituições cromossômicas 1, 5, 7 e 9 têm material cromossômico BRA herdado por via paterna, as de números 2, 5, 12 e 14 têm material cromossômico COL herdado por via materna, e assim por diante (cf. quadro, página 18).

Foram realizadas comparações múltiplas, pelo teste de Dunnett (STEEL & TORRIE, 1960), entre cada constituição parental e seus híbridos com complementos cromossômicos herdados por via materna e paterna, como meio de avaliar o efeito da hibridação. Assim, por exemplo, as constituições 8, 12 e 15 (COS de origem paterna) e 7, 11 e 16 (COS de origem materna) são comparadas, cada grupo separadamente, com a constituição COSCOS (No. 3) (cf. quadro, página 18).

B. Os componentes do valor adaptativo

Com as médias dos componentes do valor adaptativo, relativas a cada constituição cromossômica, foram feitas comparações múltiplas pelo teste de Scheffé (ZAR, 1974) para os componentes 2 a 4 e, pela diferença honestamente significativa de Tukey (STEEL & TORRIE, 1960), para os de números 5 a 28.

Para cada componente, o número de diferenças significativas, entre as 120 possíveis (C 16;2), consideradas no nível de significância de 5%, foi tomado como indicador da respectiva variabilidade de expressão.

Também foi avaliada a heterogeneidade das constituições cromossômicas, para o conjunto dos 27 componentes e pa-

ra cada fração do valor adaptativo total, pelo número de diferenças significativas, de cada uma das constituições em relação às demais. Para os 27 componentes há 405 diferenças possíveis e 45, 180, 135 e 45 para as frações Atividade Sexual, Progenie, Tempo de Desenvolvimento e Duração do Período de Emergência, respectivamente.

C. Índices de adaptação

As médias de cada componente do valor adaptativo (excluídos os de Nos. 7 e 16) foram calculadas como percentuais da média das médias das 16 constituições cromossômicas. Esses valores, denominados percentuais A, permitiram comparar as constituições cromossômicas de duas maneiras:

a. compondo índices, aqui denominados de índices de adaptação, de efeitos multiplicativos, com os índices correspondentes a cada fração do valor adaptativo total.

Para a composição dos índices de adaptação, os percentuais de cada fração foram transformados em decimais e multiplicados sucessivamente, na sua razão direta ou inversa, admitindo-se:

a1. Para a fração Atividade Sexual: quanto maior a frequência de acasalamentos e o tempo de cópula relativo, maior a eficácia da constituição no sentido de maior número de fêmeas ter chance de produzir progênie e de maior tempo para a transferência de gametas; quanto menores os tempos de pré-cópula e de cópula, maior a eficácia da constituição, por completar a cópula mais rapidamente.

a2. Para a fração Progenie: quanto maiores os números de pupas e de imagos e a viabilidade, maior a eficácia da constituição pela maior produção de descendência e, quanto maior a biomassa maior a eficácia na transformação do alimento em matéria viva.

a3. Para a fração Tempo de Desenvolvimento: quanto menores os valores de seus componentes maior a eficácia da constituição por completar o ciclo vital mais rapidamente.

a4. Para a fração Duração do Período de Emergência: quanto menores os valores, maior a eficácia da constituição cromossômica pela produção da descendência em menor tempo.



Tendo em vista as premissas acima, os componentes de números 1 e de 4 a 15 foram computados na sua razão direta e os demais na sua razão inversa:

A seguir, apresenta-se a forma de obtenção dos índices de adaptação:

$$AS' = (FA)(1/TPC)(1/TCA)(TCR) \quad (13)$$

$$P' = (NF)(NM)(NI1a.CA)(NI1a.CR)(NI/dia)(NP)(NI)(VPI)(BM)(BF) \quad (14)$$

$$TD' = (1/TDAOP)(1/TDAPI)(1/TDAOF)(1/TDAOM)(1/TDAOI)(1/TDPIR)(1/TDAF1a.C)(1/TDAM1a.C)(1/TDAI1a.C) \quad (15)$$

$$DPE' = (1/DPEF)(1/DPEM)(1/DPEI) \quad (16)$$

$$W' = (AS')(P')(TD')(DPE') \quad (17)$$

b. quanto a contribuição relativa de cada componente para o valor adaptativo total (W'), calculando-se, de cada constituição cromossômica, a soma de seus percentuais A e, depois, cada um deles como percentual dessa soma. Cada percentual A foi considerado no seu valor direto ou inverso, de acordo com as premissas adotadas. Do mesmo modo, a contribuição relativa de cada fração (AS, P, TD e DPE) para o valor adaptativo total (W'): calculou-se, de cada constituição cromossômica, a média aritmética dos percentuais A de cada fração e, depois, cada uma destas como percentual da soma das médias das quatro frações (percentuais B).

D. Análises de correlação

Foram realizadas análises de correlação simples:

1. entre as médias das 16 constituições cromossômicas como meio de avaliar associações entre componentes do valor adaptativo.

2. entre pares de constituições cromossômicas, para o conjunto dos 26 percentuais B, como forma de compará-las quanto à contribuição de seus componentes para o valor adaptativo total (W').

III. RESULTADOS

Os resultados apresentados correspondem a dados obtidos do estudo da atividade sexual e da progênie de 16 constituições cromossômicas de *Drosophila sturtevantii*. O estudo da atividade sexual de 800 casais e o da progênie de 1600 casais abrangeu um período de seis meses, desde a ampliação dos estoques das quatro linhagens (BRA, COL, COS e MEX), para a realização dos intra e intercruzamentos, até a contagem das pupas de 480 garrafas de progênie, nas quais ocorreram 223190 pupas e 134711 imagos. A biomassa total das 134711 moscas foi de aproximadamente 11 gramas.

A. Estudo comparativo das constituições cromossômicas

O estudo comparativo das constituições cromossômicas foi analisado considerando-se: a) a origem geográfica dos complementos cromossômicos e b) a origem parental, materna e paterna, para cada procedência geográfica.

A1. Atividade sexual

A atividade sexual de 50 casais de cada uma das 16 constituições cromossômicas foi analisada considerando-se a frequência de acasalamentos, o tempo de pré-cópula e os tempos de cópula, absoluto e relativo.

A Tabela 1 contém os números de acasalamentos ocorridos durante os 90 minutos de observação e no primeiro quarto de hora, as médias do tempo de pré-cópula e dos tempos de cópula. As médias do tempo de pré-cópula variaram de 11,0 (COLBRA e MEXCOS) a 37,8 minutos (COLCOL) e as do de cópula absoluto de 8,8 (COLCOL) a 16,7 minutos (BRAMEX). Para o tempo de cópula relativo os valores variaram de 22,9% (COLCOL) a 64,6% (MEXCOS).

Verificam-se variações do número de acasalamentos, com extremos nas constituições cromossômicas BRABRA e MEXMEX, estas com frequências de 50% e 110% respectivamente. A frequência da constituição MEXMEX foi superior a 100% devido à ocorrência de acasalamentos múltiplos, em três tubos de observação, em um tempo inferior a 60 minutos.

A ocorrência de maior número de acasalamentos no primeiro quarto de hora (50% dos 663 casais) mostra ser este



período o mais significativo para o sucesso da atividade sexual, para a maioria das constituições cromossômicas. Entretanto, para a constituição COLCOL, a maior incidência de acasalamientos foi após esse período. Esta característica da linhagem COL manifestou-se também nos seus híbridos, quando o complemento cromossômico COL tem origem materna.

Os valores de $F(15;617)$ apontam heterogeneidade das médias das 16 constituições cromossômicas, das classes A ($F3;147$) e A' ($F2;123$), B ($F5;217$) e C ($F6;253$), para os três componentes, exceto na classe C para o tempo de cópula absoluto.

As variações das médias dos híbridos recíprocos, considerados juntamente com as respectivas formas parentais são significativas nos grupos BRAVSCOL, BRAVSCOS, COLVSCOS e COSVSMEX, para o tempo de pré-cópula e, para o tempo de cópula absoluto, nos grupos BRAVSCOL, BRAVSMEX, COLVSCOS e COLVSMEX. Para o tempo de cópula relativo as variações são significativas em todos os grupos, excluindo-se BRAVSMEX.

Considerando-se o tempo de pré-cópula e a frequência de acasalamientos no primeiro quarto de hora de observação, verifica-se que a receptividade das fêmeas ou o vigor dos machos, ou ambos, variaram quanto à origem dos cromossomos, geográfica ou parental.

Os valores de frequências e tempos de acasalamento da Tabela 2 referem-se a moscas das quais um lote cromossômico é sempre da mesma origem geográfica, nas duas vias parentais, materna ou paterna. Para os tempos de acasalamento, os valores de F indicam heterogeneidade das médias, exceto quando o complemento cromossômico herdado por via materna é procedente do Brasil para os três componentes, ou da Colômbia, para o tempo de pré-cópula; se herdado por via paterna, somente não são significativas as variações das médias das constituições com cromossomos da Costa Rica ou do México, quanto ao tempo de cópula absoluto.

Os valores de t de Student, para as diferenças entre médias das duas origens parentais, das quatro procedências geográficas, são significativos para os tempos de pré-cópula ($t = 4,41$; $P < 0,01$; 271 GL) e cópula relativo ($t = 2,94$; $P < 0,05$;

271 GL) do material cromossômico do Brasil e, para os três tempos, da Colômbia (pré-cópula: $t = 4,76$; $P < 0,01$; 300 GL, cópula absoluto: $t = 3,34$; $P < 0,01$; 300 GL, e relativo: $t = 5,81$; $P < 0,01$; 300 GL).

Consideradas as quatro procedências geográficas, todas as quatro maternas ou as quatro paternas, os seis valores de F significativos indicam heterogeneidade das médias dos três tempos da atividade sexual estudados, menos para tempo de cópula relativo referente à origem paterna dos lotes cromossômicos.

Aos materiais cromossômicos procedentes do México e do Brasil correspondem respectivamente a maior e a menor frequência de acasalamentos, sejam eles de origem materna ou paterna, sugerindo que a origem parental dos cromossomos não afeta a frequência de acasalamentos.

Para o tempo de pré-cópula a maior e a menor médias correspondem respectivamente aos materiais cromossômicos COL e BRA de origem materna, enquanto que para a origem paterna a maior média corresponde ao complemento cromossômico BRA. A constituição cromossômica COLCOL e os híbridos com complemento cromossômico COL herdado por via materna apresentaram os maiores valores para o tempo de pré-cópula, sugerindo efeito do complemento cromossômico COL, quando de origem materna, na receptividade das fêmeas ou no vigor dos machos, ou ambos. Efeito semelhante foi observado com o material cromossômico BRA, porém quando de origem paterna; entretanto, quando de origem materna, este complemento cromossômico tem efeito oposto, reduzindo o tempo de pré-cópula.

Ao complemento cromossômico do México correspondem a maior e a menor médias do tempo de cópula absoluto, respectivamente para as origens materna e paterna dos cromossomos. Quanto ao tempo de cópula relativo o complemento cromossômico da Costa Rica apresentou as maiores médias nas duas origens parentais.



Tabela 1. Números de acasamentos (0-90 e 0-15 minutos) e respectivas médias e erros padrões dos tempos de pré-cópula e de cópula, absoluto e relativo (%), de 50 casais das 16 constituições cromossômicas (F para homogeneidade de médias; *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$).

Constituição Cromossômica	Acasamentos		Pré-Cópula	Cópula	
	0-90	0-15		Absoluto	Relativo
BRABRA	25	13	19,0 ± 3,3	12,5 ± 0,6	49,4 ± 4,7
COLCOL	34	4	37,8 ± 3,2	8,8 ± 0,3	22,9 ± 2,1
COSCOS	37	23	15,6 ± 2,3	10,5 ± 0,7	49,8 ± 4,3
MEXMEX	55	25	24,6 ± 2,9	11,5 ± 0,6	43,6 ± 3,7
F(3;147)			9,53**	5,76**	9,48**
F(2;123)			12,57**	5,29**	12,48**
BRACOL	31	6	35,1 ± 4,3	11,4 ± 0,4	33,0 ± 4,0
COLBRA	38	29	11,0 ± 4,3	13,8 ± 0,6	60,6 ± 3,0
F(3;124)			18,39**	18,52**	26,66**
BRACOS	40	13	27,1 ± 3,4	11,3 ± 0,7	38,6 ± 3,7
COSBRA	38	25	15,1 ± 2,5	12,5 ± 0,6	54,0 ± 3,6
F(3;136)			3,99**	2,11	2,96*
BRAMEX	39	19	22,4 ± 3,9	16,7 ± 1,0	56,2 ± 4,8
MEXBRA	37	19	19,2 ± 2,8	11,4 ± 0,7	47,5 ± 4,3
F(3;152)			0,68	10,20**	1,66
F(5;217)			6,97**	8,43**	7,06**
COLCOS	40	27	12,2 ± 2,4	13,0 ± 0,6	62,7 ± 4,0
COSCOL	39	13	31,7 ± 4,0	11,7 ± 0,4	36,7 ± 3,3
F(3;146)			15,97**	12,05**	22,49**
COLMEX	47	19	26,0 ± 3,4	12,7 ± 0,7	46,4 ± 4,3
MEXCOL	39	14	30,4 ± 4,0	11,2 ± 0,7	37,1 ± 3,8
F(3;171)			2,48	5,96**	6,85**
COSMEX	45	32	13,2 ± 2,6	12,1 ± 0,4	59,2 ± 3,4
MEXCOS	49	38	11,0 ± 2,1	12,7 ± 0,5	64,6 ± 3,2
F(3;182)			6,14**	2,42	7,20**
F(5;253)			9,48**	1,45	11,47**
F(15;617)			7,68**	6,57**	9,30**

Tabela 2. Frequências (%) e tempos de acasalamentos, nas duas origens parentais dos complementos cromossômicos das quatro procedências geográficas (F para homogeneidade de médias; *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$).

Compo- nente	Proce- dência	Materna		Paterna	
		$\bar{X} \pm S\bar{X}$	F	$\bar{X} \pm S\bar{X}$	F
FA	BRA	69,0		67,0	
	COL	71,5		79,5	
	COS	83,0		79,5	
	MEX	93,0		90,0	
TPC	BRA	15,8 $\pm$ 1,3	2,46	26,1 $\pm$ 2,0	2,91*
	COL	33,5 $\pm$ 2,0	0,73	21,5 $\pm$ 1,6	11,35**
	COS	16,2 $\pm$ 1,4	8,01**	18,8 $\pm$ 1,6	8,64**
	MEX	21,7 $\pm$ 1,6	3,28*	21,0 $\pm$ 1,6	7,73**
	F	25,09**		3,10*	
TCA	BRA	12,6 $\pm$ 0,3	2,37	13,1 $\pm$ 0,4	11,35**
	COL	10,8 $\pm$ 0,3	6,51**	12,2 $\pm$ 0,3	13,14**
	COS	11,9 $\pm$ 0,3	3,69*	11,8 $\pm$ 0,3	2,43
	MEX	13,0 $\pm$ 0,4	10,00**	11,7 $\pm$ 0,3	1,17
	F	8,44**		3,23*	
TCR	BRA	53,2 $\pm$ 2,0	2,37	44,2 $\pm$ 2,3	5,99**
	COL	32,7 $\pm$ 1,7	3,77*	48,9 $\pm$ 2,2	23,01**
	COS	54,6 $\pm$ 2,0	10,61**	50,2 $\pm$ 1,9	7,14**
	MEX	50,7 $\pm$ 2,0	3,58*	48,7 $\pm$ 2,0	10,11**
	F	24,46**		1,31	

A2. Número de pupas e imagos

As médias da produtividade, em número de fêmeas e de machos, e da razão de sexo são apresentadas na Tabela 3. Os valores variaram de 137 (BRABRA e COLCOL) a 192 (BRACOL) fêmeas e de 115 (BRABRA) a 177 (COSBRA) machos. As razões de sexo variaram de 78% (MEXCOS) a 111% (BRAMEX).

Os valores de F , para a homogeneidade das médias das 16 constituições ($F_{15;464}$), são significativos para os três componentes. As médias dos dois sexos foram comparadas pelo teste t de Student. São significativas as diferenças entre as das constituições BRABRA e BRACOL, com menor número de machos, e as de COSMEX e MEXCOS, com menor número de fêmeas.

As quatro linhagens parentais são heterogêneas apenas para as médias de machos, entretanto o valor de F para as das fêmeas ($F_{3;116} = 2,67$; $P(0,05)$ está muito próximo do de $F = 2,68$ ($P = 0,05$; 3;125 GL); excluída a linhagem do Brasil, as médias das outras três são heterogêneas para os dois sexos, mas não para a razão de sexo ($F_{2;87}$).

Os valores de $F(5;174)$, para as médias das três variáveis dos heterozigotos estruturais, têm probabilidade inferior a 0,01. O mesmo acontece com os homozigotos estruturais da classe C, neste caso menos para as médias de machos ($F_{5;174}$).

Quando são considerados os híbridos e as respectivas formas parentais da classe B, os valores de $F(3;116)$ indicam heterogeneidade dos números de fêmeas e de machos dos grupos BRAVSCOL e BRAVSCOS, e para a razão de sexo somente do grupo BRAVSCOS. A mesma comparação, para os heterozigotos da classe C, mostra variações significativas do número de fêmeas do grupo COSVSMEX e, do número de machos e a razão de sexo, dos grupos COLVSCOS e COSVSMEX.

As médias de fêmeas e as de machos dos heterozigotos mostram uma diversidade de situações, de modo a não ser possível visualizar qualquer padrão. Os heterozigotos de BRAVSCOL produziram maior número de fêmeas e de machos que suas respectivas linhagens parentais. Nos grupos BRAVSCOS e COLVSCOS, os heterozigotos produziram maior número de machos, mas suas médias não diferem significativamente da média da constituição parental mais produtiva (COSCOS). Nos outros grupos os valores

dos heterozigotos foram superiores aos de ambas as linhagens parentais, ou a uma apenas, mas as diferenças não são significativas. Os heterozigotos COSvsMEX, ao contrário, produziram menor número de fêmeas, embora a diferença seja significativa apenas em relação à linhagem COSCOS, a mais produtiva (veja Apêndice 1, para valores de w de Tukey).

Para as médias da razão de sexo, dos híbridos recíprocos considerados com as respectivas linhagens parentais, os valores de $F(3;116)$ são significativos nos grupos BRAvsCOS, COLvsCOS e COSvsMEX.

A razão de sexo da linhagem da Costa Rica foi menor do que 100%, ao contrário das outras três constituições parentais. Embora as variações das linhagens parentais não sejam significativas ($F 3;116$), esta característica da constituição COSCOS manifestou-se também nos seus híbridos das classes B e C, com complemento cromossômico herdado por via materna ou paterna.

As médias de fêmeas e de machos e da razão de sexo das quatro constituições cromossômicas com material de mesma procedência geográfica, herdado por via materna ou paterna, são apresentadas na Tabela 4. Os valores de $F(3;116)$, das comparações das constituições com complemento cromossômico de mesma procedência geográfica, apontam variações significativas dos números de fêmeas para as quatro procedências, seja ele herdado por via materna ou paterna. São significativas as variações do número de machos apenas para as constituições com cromossomos BRA ou COL, herdados por qualquer das vias parentais e, para a razão de sexo, exceto para as constituições com complemento cromossômico BRA ou COS, herdado por via apenas materna.

Os valores de t (238 GL), para as diferenças entre as médias das duas origens parentais das quatro procedências geográficas, não são significativos para as 12 comparações. Entretanto, quando consideradas as médias das quatro procedências geográficas, nas duas origens parentais, os seis valores de $F(3;476)$ têm probabilidade inferior a 0,01. Ao material cromossômico do México correspondem as menores médias de números de fêmeas e machos, ao da Costa Rica as maiores de machos, sendo as maiores médias de fêmeas correspondentes aos materiais cro-

mossômicos do Brasil e da Colômbia. Para a razão de sexo, a maior e a menor médias referem-se, respectivamente, aos complementos cromossômicos do Brasil e da Costa Rica, nas duas origens parentais.

Na Tabela 5 encontram-se as médias do número de imagens da primeira contagem, absoluto e relativo, e do número de imagens/dia. O número de imagens variou de 6,8 (COSMEX) a 63,9 (COLCOL); considerados em relação ao total, os valores variaram de 2,8% (COSMEX) a 36,2% (COLCOL). Para as duas primeiras variáveis, os valores de F indicam variações significativas das médias em todos os grupos: as 16 constituições, as classes A e A', B e C; também assim para os híbridos recíprocos considerados juntamente com suas linhagens parentais, porém excluídas as médias de BRAvsMEX do número absoluto. Para o número de imagens/dia, as variações também foram significativas em todos os grupos, exceto BRAvsCOL e COLvsCOS.

As médias de imagens da primeira contagem mostram, para os heterozigotos considerados juntamente com as respectivas linhagens parentais, uma diversidade de situações. Os valores dos heterozigotos dos grupos BRAvsCOL e MEXvsCOL foram intermediários aos de ambas as linhagens parentais, mas não diferem dos da linhagem parental menos produtiva; os dos grupos COLvsCOS e COSvsMEX apresentaram valores inferiores aos das linhagens parentais mais produtivas (COLCOL e COSCOS, respectivamente); para o grupo COSvsBRA, o valor de COSBRA foi inferior ao da linhagem COS (mais produtiva) e, o de BRACOS, inferior ao de BRA (menos produtiva). Para o número de imagens/dia, os valores dos heterozigotos foram inferiores somente em relação à linhagem parental mais produtiva, excluídos os heterozigotos do grupo MEXvsCOL, com valores intermediários (veja Apêndice 1, para valores de w de Tukey).

Consideradas as origens parentais dos complementos cromossômicos (Tabela 6), os valores de $F(3;116)$ são significativos, exceto para o número de imagens/dia do material cromossômico procedente do México nas duas vias parentais. É significativa a diferença entre as médias das duas origens parentais apenas para o complemento cromossômico COS ($t = 2,47$; $P < 0,05$; 238 GL) quanto ao número absoluto de imagens.



Comparadas as médias das quatro procedências geográficas, nas duas origens parentais, os valores de $F(3;116)$ são todos significativos. Ao material cromossômico COL correspondem as maiores médias, dos números absoluto e relativo nas duas origens e, aos materiais cromossômicos BRA e COS, as menores, respectivamente se herdados por via materna ou paterna. Quanto ao número de imagos/dia, as menores médias correspondem ao material cromossômico do México e as maiores ao do Brasil, nas duas origens parentais.

A Tabela 7 contém as médias do número de pupas e de imagos e da viabilidade pupa-imago. As variações dessas médias foram de 272 (BRABRA) a 580 (COSBRA) pupas e de 227 (COLCOL) a 348 (COSBRA) imagos. A viabilidade variou de 53% (COSMEX) a 88% (BRABRA).

Os valores de t para as diferenças entre médias de pupas e de imagos todos significativos, exceto para as linhagens do Brasil e da Colômbia, sugerem seleção na fase de pupa.

Os valores de $F(15;464)$ apontam heterogeneidade das médias das 16 constituições cromossômicas para as três variáveis, como também para as quatro linhagens parentais ($F3;116$). Para as três constituições parentais, portadoras de inversões (A' ; $F2;87$), só não apresentam variações significativas as médias de viabilidade.

Enquanto na classe B, dos heterozigotos estruturais, os valores de $F(5;174)$ das três variáveis têm probabilidade menor que 0,01, na classe C, dos homozigotos estruturais, mas heterozigotos quanto à origem geográfica dos cromossomos, essa probabilidade é maior que 0,05 para os três componentes ($F5;174$).

Verifica-se que todas as médias de pupas das constituições das classes B e C foram superiores às da classe A. A heterogeneidade das médias dos seis grupos de heterozigotos poderia sugerir efeito heterótico; comparando-se essas médias (veja Apêndice 1, para valores de w de Tukey) verifica-se que os heterozigotos COLBRA, COSBRA e COSMEX foram significativamente mais produtivos que as respectivas linhagens parentais, enquanto que os demais produziram maior número de pupas, mas suas médias não diferem das da linhagem parental mais produti-

va.

Para as médias de imagos dos heterozigotos das classes B e C, considerados juntamente com as respectivas constituições parentais, a probabilidade de $F(3;116)$ é menor que 0,05, exceto nos grupos BRAvsMEX e COLvsMEX. Como para o número de pupas, há constituições heterozigotas mais produtivas que ambas as parentais (COLBRA e BRACOL) ou semelhantes à parental mais produtiva (BRAvsCOS e COLvsCOS). Outras, ainda, apresentaram valores superiores (BRAvsMEX e COLvsMEX) ou intermediários (COSvsMEX) em relação às formas parentais, mas as diferenças não são significativas.

As médias da viabilidade pupa-imago dos heterozigotos foram inferiores às das respectivas linhagens parentais, exceto para as constituições COLMEX e MEXCOL que, como a linhagem do México, apresentaram viabilidade baixa.

As médias de pupas e de imagos e da viabilidade pupa-imago, consideradas as duas origens parentais dos cromossomos, encontram-se na Tabela 8. Quando considerada a origem materna, os valores de $F(3;116)$ são significativos exceto para as médias das constituições com complemento cromossômico COS, para o número de pupas e de imagos e, das constituições com um lote cromossômico MEX, para o número de pupas e viabilidade. Para a origem paterna todos os valores de $F(3;116)$ são significativos, exceto para as médias das constituições com material MEX, quanto ao número de imagos e viabilidade. Os valores de $t(238 \text{ GL})$, para diferenças entre as médias das duas origens parentais, não são significativos para todas as 12 comparações.

Consideradas as médias das quatro procedências geográficas, nas duas origens parentais, verifica-se heterogeneidade dos seis grupos ($F(3;476)$), exceto das médias de pupas para a origem materna. Ao material cromossômico procedente do Brasil e da Costa Rica correspondem respectivamente as menores e as maiores médias de pupas e aos do México e da Costa Rica, respectivamente, as menores e as maiores médias de imagos, nas duas origens parentais, sugerindo que o número de pupas e de imagos independe da origem parental dos cromossomos. Para a viabilidade pupa-imago as maiores médias correspondem aos materiais cromossômicos BRA e COL, nas duas origens parentais e, as



menores, aos materiais cromossômicos MEX e COS, por via materna e paterna, respectivamente.

Tabela 3. Médias e erros padrões de número de cromossomos e de braços e de braços de cada cromossomo em células somáticas de tecido conjuntivo de rato (Rattus norvegicus) e de células de tecido conjuntivo de rato (Rattus norvegicus) e de células de tecido conjuntivo de rato (Rattus norvegicus).

Classificação	Fórmula	Médias	Erros	Erros	Erros
Cromossômica					
BRABRA	137 ± 3	113 ± 7	2,53a	108 ± 3	
COLCOL	137 ± 13	117 ± 13	1,88	103 ± 3	
COSCOS	138 ± 9	148 ± 8	8,11	92 ± 3	
MEXMEX	137 ± 9	123 ± 12	8,23	103 ± 3	
F(3;1;16)	2,32	3,75a		1,32	
F(2;1;7)	1,34a	4,87a		1,03	
BRACOL	122 ± 6	143 ± 10	2,48a	106 ± 3	
COLBRA	130 ± 8	107 ± 10	2,48	101 ± 4	
F(3;1;16)	2,71a	4,38a		1,23	
BRACOS	142 ± 9	135 ± 8	1,77	94 ± 4	
COSBRA	134 ± 10	177 ± 10	4,33	92 ± 4	
F(3;1;16)	2,86a	10,23a		2,41a	
BR-MEX	143 ± 8	139 ± 9	8,32	111 ± 3	
MEXBRA	134 ± 13	127 ± 10	8,85	109 ± 4	
F(3;1;16)	1,32	6,33		6,30	
F(2;1;7)	2,17a	4,28a		3,07a	
COLCOS	143 ± 6	146 ± 3	1,07	89 ± 4	
COLCOL	147 ± 8	142 ± 13	3,47	89 ± 3	
F(3;1;16)	2,83	4,28a		3,27a	
COL-MEX	143 ± 7	136 ± 12	8,31	101 ± 4	
MEXCOL	139 ± 7	133 ± 11	8,19	96 ± 3	
F(3;1;16)	1,47	4,81		8,14	
COS-MEX	138 ± 9	139 ± 10	2,89a	89 ± 3	
MEXCOS	131 ± 4	132 ± 7	2,82a	78 ± 5	
F(3;1;16)	12,27a	3,14a		3,35a	
F(2;1;7)	9,48a	1,21		4,28a	
F(13;46a)	7,95a	3,90a		3,97a	

Tabela 3. Médias e erros padrões do número de fêmeas e de machos e da razão de sexo (%), em 30 garrafas de 16 constituições cromossômicas (F para homogeneidade de médias; t para diferença entre médias; *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$).

Constituição Cromossômica	Fêmeas	Machos	t (58)	Razão de Sexo
BRABRA	137 ± 5	115 ± 7	2,56*	108 ± 5
COLCOL	137 ± 15	117 ± 15	1,00	102 ± 5
COSCOS	158 ± 9	160 ± 8	0,17	93 ± 3
MEXMEX	119 ± 9	123 ± 12	0,28	103 ± 8
F(3;116)	2,67	3,95**		1,22
F(2;87)	3,20*	4,07**		1,83
BRACOL	192 ± 6	165 ± 10	2,40*	106 ± 3
COLBRA	180 ± 8	159 ± 10	1,64	106 ± 4
F(3;116)	9,71**	6,32**		0,25
BRACOS	142 ± 9	165 ± 9	1,77	84 ± 4
COSBRA	169 ± 10	177 ± 10	0,55	98 ± 3
F(3;116)	2,86*	10,23**		7,43**
BRAMEX	142 ± 8	132 ± 9	0,82	111 ± 6
MEXBRA	130 ± 12	127 ± 10	0,85	109 ± 4
F(3;116)	1,32	0,53		0,30
F(5;174)	7,17**	4,28**		5,87**
COLCOS	146 ± 6	166 ± 8	1,89	88 ± 4
COSCOL	142 ± 8	162 ± 12	1,47	84 ± 3
F(3;116)	0,83	4,42**		3,77**
COLMEX	140 ± 9	132 ± 12	0,51	101 ± 6
MEXCOL	150 ± 9	153 ± 11	0,19	90 ± 3
F(3;116)	1,57	1,71		1,14
COSMEX	98 ± 9	139 ± 10	3,09**	80 ± 3
MEXCOS	101 ± 4	152 ± 7	6,07**	78 ± 5
F(3;116)	12,27**	3,14*		5,35**
F(5;174)	9,40**	1,71		4,22**
F(15,464)	7,96**	3,90**		5,97**

Tabela 4. Números de fêmeas e de machos e razão de sexo (%), nas duas origens parentais dos complementos cromossômicos das quatro procedências geográficas (F para homogeneidade de médias; *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$).

Compo- nente	Proce- dência	Materna		Paterna	
		$\bar{X} \pm S\bar{X}$	F(3;116)	$\bar{X} \pm S\bar{X}$	F(3;116)
NF	BRA	154 $\pm$ 4	6,79**	154 $\pm$ 4	12,66**
	COL	156 $\pm$ 5	6,54**	151 $\pm$ 5	3,89*
	COS	137 $\pm$ 4	11,00**	142 $\pm$ 5	11,81**
	MEX	125 $\pm$ 5	5,66**	125 $\pm$ 5	5,46**
	F(3;476)	9,50**		7,11**	
NM	BRA	145 $\pm$ 5	9,36**	144 $\pm$ 5	7,99**
	COL	149 $\pm$ 6	3,52*	144 $\pm$ 6	4,18**
	COS	161 $\pm$ 4	0,66	160 $\pm$ 5	2,51
	MEX	132 $\pm$ 5	0,38	139 $\pm$ 5	2,48
	F(3;476)	5,46**		3,02*	
RS	BRA	105 $\pm$ 2	1,46	102 $\pm$ 2	7,56**
	COL	95 $\pm$ 2	6,51**	100 $\pm$ 2	2,76*
	COS	86 $\pm$ 2	2,53	89 $\pm$ 2	7,83**
	MEX	99 $\pm$ 3	5,22**	95 $\pm$ 3	6,26**
	F(3;476)	11,83**		6,20**	

Tabela 5. Médias e erros padrões do número de imagens, absoluto e relativo (%), da primeira contagem e por dia, em 30 garrafas de 16 constituições cromossômicas (F para homogeneidade de médias; *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$).

Constituição Cromossômica	Absoluto	Relativo	Por dia
BRABRA	12,0 ± 4,6	4,6 ± 1,4	31,0 ± 1,6
COLCOL	63,9 ± 9,8	36,2 ± 5,1	26,0 ± 4,7
COSCOS	33,3 ± 4,6	11,9 ± 1,8	26,6 ± 1,4
MEXMEX	24,7 ± 5,9	14,7 ± 4,0	18,1 ± 1,9
F(3;116)	11,32**	15,76**	8,82**
F(2;87)	8,32**	11,76**	6,45**
BRACOL	27,0 ± 4,2	8,3 ± 1,2	30,6 ± 1,8
COLBRA	32,0 ± 7,8	10,2 ± 2,0	26,7 ± 1,7
F(3;116)	9,76**	24,94**	1,97
BRACOS	30,6 ± 6,2	11,0 ± 2,4	24,5 ± 1,4
COSBRA	10,9 ± 2,2	3,1 ± 0,6	23,9 ± 1,4
F(3;116)	6,56**	6,91**	4,95**
BRAMEX	12,0 ± 2,1	5,5 ± 1,2	19,4 ± 1,6
MEXBRA	12,4 ± 3,6	5,4 ± 1,5	21,4 ± 2,4
F(3;116)	2,11	4,24**	9,54**
F(5;174)	4,36**	3,68*	5,16**
COLCOS	30,7 ± 4,6	10,5 ± 1,5	25,2 ± 1,6
COSCOL	24,0 ± 3,0	10,8 ± 1,9	23,8 ± 1,7
F(3;116)	8,47**	18,06**	0,50
COLMEX	41,6 ± 6,7	19,3 ± 3,1	20,0 ± 1,6
MEXCOL	30,6 ± 7,0	13,4 ± 3,2	20,7 ± 1,4
F(3;116)	5,13**	7,17**	3,45*
COSMEX	6,8 ± 1,8	2,8 ± 0,7	18,3 ± 1,9
MEXCOS	10,4 ± 1,9	4,0 ± 0,7	18,6 ± 1,5
F(3;116)	9,67**	6,82**	6,12**
F(5;174)	8,09**	8,49**	3,00*
F(15;464)	7,81**	12,14**	5,85**

Tabela 6. Números de imagens da primeira contagem, nas duas origens parentais dos complementos cromossômicos das quatro procedências geográficas (F para homogeneidade de médias; *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$).

Compo- nente	Proce- dência	Materna		Paterna	
		$\bar{X} \pm S\bar{X}$	F(3;116)	$\bar{X} \pm S\bar{X}$	F(3;116)
NI1a.CA	BRA	16,8 $\pm$ 2,6	4,13**	20,4 $\pm$ 2,4	4,72**
	COL	36,4 $\pm$ 3,5	8,03**	42,0 $\pm$ 3,9	4,22**
	COS	26,2 $\pm$ 2,4	5,32**	18,8 $\pm$ 1,8	15,34**
	MEX	22,8 $\pm$ 2,8	10,35**	19,5 $\pm$ 2,6	3,80*
	F(3;476)	8,81**		16,55**	
NI1a.CR	BRA	5,8 $\pm$ 0,8	4,28**	7,3 $\pm$ 0,8	3,20*
	COL	17,2 $\pm$ 1,9	16,02**	19,0 $\pm$ 1,9	14,35**
	COS	9,3 $\pm$ 0,9	4,32**	7,1 $\pm$ 0,8	12,48**
	MEX	10,6 $\pm$ 1,4	8,90**	9,4 $\pm$ 1,4	4,08**
	F(3;476)	12,95**		18,88**	
NI/dia	BRA	25,7 $\pm$ 1,0	5,20**	26,4 $\pm$ 0,9	11,72**
	COL	25,3 $\pm$ 1,0	5,21**	24,5 $\pm$ 0,9	2,86*
	COS	23,7 $\pm$ 0,8	5,78**	23,2 $\pm$ 0,8	4,72**
	MEX	19,0 $\pm$ 0,9	0,27	19,7 $\pm$ 0,9	0,74
	F(3;476)	6,12**		3,45*	

Tabela 7. Médias e erros padrões do número de pupas e de imagos e da viabilidade pupa-imago (%), em 30 garrafas de 16 constituições cromossômicas (F para homogeneidade de médias; t para diferenças entre médias; *: $P(0,05)$; **: $P(0,01)$).

Constituição Cromossômica	Pupas	Imagos	t(58)	Viabilidade Pupa-imago
BRABRA	272 ± 14	237 ± 13	1,89	88 ± 2
COLCOL	316 ± 43	227 ± 28	1,73	78 ± 4
COSCOS	437 ± 27	308 ± 16	4,09**	75 ± 3
MEXMEX	395 ± 32	234 ± 20	4,24**	69 ± 5
F(3;116)	5,73**	3,61*		4,19**
F(2;87)	3,05*	4,23**		1,27
BRACOL	430 ± 27	334 ± 19	2,90**	81 ± 2
COLBRA	452 ± 32	324 ± 18	3,55**	77 ± 3
F(3;116)	7,97**	7,94**		2,74*
BRACOS	477 ± 31	302 ± 15	5,01**	69 ± 4
COSBRA	580 ± 24	348 ± 18	7,83**	63 ± 4
F(3;116)	26,43**	8,66**		9,62**
BRAMEX	468 ± 29	267 ± 16	6,13**	64 ± 5
MEXBRA	479 ± 28	260 ± 21	6,25**	63 ± 6
F(3;116)	12,65**	0,90		5,93**
F(5;164)	3,29**	4,09**		3,37**
COLCOS	533 ± 38	304 ± 13	5,71**	64 ± 4
COSCOL	537 ± 44	290 ± 20	5,09**	62 ± 4
F(3;116)	7,20**	3,57*		4,64**
COLMEX	458 ± 43	256 ± 20	4,22**	66 ± 5
MEXCOL	501 ± 45	287 ± 19	4,38**	69 ± 5
F(3;116)	3,77**	1,52		1,34
COSMEX	563 ± 33	248 ± 19	7,29**	53 ± 6
MEXCOS	540 ± 34	265 ± 11	7,79**	56 ± 5
F(3;116)	6,46**	3,90*		4,63**
F(5;174)	0,87	1,68		1,66
F(15;464)	6,20**	4,21**		4,63**

Tabela 8. Números de pupas e de imagos e da viabilidade pupa-imago (%) nas duas origens parentais dos complementos cromossômicos das quatro procedências geográficas (F para homogeneidade de médias; *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$).

Compo- nente	Proce- dência	Materna		Paterna	
		$\bar{X} \pm S\bar{X}$	F(3;316)	$\bar{X} \pm S\bar{X}$	F(3;316)
NP	BRA	446 $\pm$ 16	25,79**	412 $\pm$ 15	13,24**
	COL	446 $\pm$ 22	5,74**	440 $\pm$ 21	5,26**
	COS	497 $\pm$ 17	2,23	529 $\pm$ 17	3,80*
	MEX	471 $\pm$ 18	3,94*	479 $\pm$ 18	2,79*
	F(3;476)	1,76		8,14**	
NI	BRA	292 $\pm$ 10	8,95**	285 $\pm$ 8	7,04**
	COL	284 $\pm$ 11	4,09**	278 $\pm$ 11	4,77**
	COS	295 $\pm$ 7	2,04	298 $\pm$ 9	5,37**
	MEX	251 $\pm$ 9	0,60	262 $\pm$ 9	1,49
	F(3;476)	4,58**		2,66*	
VPI	BRA	73 $\pm$ 2	9,22**	75 $\pm$ 2	9,20**
	COL	72 $\pm$ 2	4,90**	71 $\pm$ 2	3,56*
	COS	66 $\pm$ 2	3,90*	63 $\pm$ 2	4,51**
	MEX	63 $\pm$ 3	1,91	64 $\pm$ 2	1,30
	F(3;476)	4,56**		6,88**	

A3. Biomassa

A Tabela 9 apresenta as médias da biomassa individual dos dois sexos e da razão de biomassa dos sexos. As médias variaram de 1,24 mg (BRACOL e BRACOS) a 1,40 mg (MEXCOS) para fêmeas, e de 0,88 mg (BRACOL) a 1,11 mg (MEXCOS) para machos. As amplitudes de variação são de 0,16 mg e 0,23 mg, que correspondem a 12% e 23% das médias aritméticas dos extremos de fêmeas e machos, respectivamente. A variação da razão de biomassa dos sexos foi de 70,8% (BRABRA) a 80,6% (COSCOS).

Há heterogeneidade das 16 constituições cromossômicas para as três variáveis (F15;464). De modo geral, a biomassa dos machos mostrou-se mais variável que a das fêmeas. Os valores de t , todos significativos, para as diferenças entre as médias dos dois sexos, indicam que os machos de todas as constituições são mais leves que as respectivas fêmeas.

As quatro linhagens parentais são heterogêneas (F3;116), exceto quanto às médias de fêmeas; excluída a linhagem do Brasil, para as demais há homogeneidade das médias das três variáveis (F2;87).

Os valores de F(5;174), de homogeneidade das médias dos heterozigotos estruturais (classe B) têm probabilidade menor que 0,01, exceto o da biomassa de fêmeas ($P > 0,05$), enquanto para os homozigotos da classe C as médias são heterogêneas, com exceção da relativa à razão de biomassa.

As variações das médias dos heterozigotos da classe B, consideradas juntamente com as respectivas constituições parentais, são todas significativas, excluindo-se as que se referem à biomassa de fêmeas. Do mesmo modo, na classe C, as variações são significativas somente para o grupo COSvsMEX, em relação à média dos dois sexos.

Na Tabela 10 são apresentadas as médias da biomassa e da razão de biomassa dos sexos, consideradas as origens parentais. Os valores de F(3;116) indicam diferenças significativas, com as seguintes exceções: da biomassa de fêmeas com material cromossômico MEX, da biomassa de fêmeas e da razão de biomassa, respectivamente para os materiais cromossômicos COL e COS, herdados por via materna, e apenas da biomassa de fêmeas para BRA e COS herdados por via paterna. Os 12 valores de t

(238 GL), para diferenças entre médias das duas origens parentais, não são significativos. Entretanto, quando consideradas as médias das quatro procedências geográficas nas duas origens parentais, os seis valores de $F(3;476)$ têm probabilidade inferior a 0,05.

Para a biomassa dos dois sexos, aos complementos cromossômicos procedentes do Brasil e do México correspondem respectivamente as menores e as maiores médias, quaisquer que sejam as origens parentais. Para a razão de biomassa, as menores médias, nas duas origens parentais, correspondem também ao complemento cromossômico BRA, e as maiores ao complemento COS, também nas duas origens parentais.



Tabela 9. Médias e erros padrões da biomassa de fêmeas e de machos e da razão de biomassa (%) dos sexos, em 30 garrafas de 16 constituições cromossômicas (F para homogeneidade de médias; t para diferença entre médias; *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$).

Constituição Cromossômica	Fêmeas	Machos	t (58)	Razão de Biomassa
BRABRA	1,31 ± 0,02	0,93 ± 0,01	2,56*	70,8 ± 0,6
COLCOL	1,34 ± 0,04	1,03 ± 0,03	5,59**	77,6 ± 1,4
COSCOS	1,26 ± 0,02	1,01 ± 0,02	8,27**	80,6 ± 0,8
MEXMEX	1,34 ± 0,03	1,08 ± 0,02	7,29**	80,5 ± 1,0
F(3;116)	1,44	8,06**		21,63**
F(2;87)	1,83	1,82		2,48
BRACOL	1,24 ± 0,04	0,88 ± 0,02	8,56**	72,2 ± 1,1
COLBRA	1,25 ± 0,02	0,89 ± 0,02	13,51**	71,7 ± 0,6
F(3;116)	2,29	10,60**		9,52**
BRACOS	1,24 ± 0,02	0,99 ± 0,02	7,21**	80,0 ± 1,1
COSBRA	1,26 ± 0,01	0,96 ± 0,01	16,61**	76,1 ± 0,8
F(3;116)	1,80	5,09**		28,09**
BRAMEX	1,30 ± 0,02	0,98 ± 0,02	10,65**	75,6 ± 0,8
MEXBRA	1,32 ± 0,02	0,97 ± 0,02	14,12**	75,2 ± 1,0
F(3;116)	0,56	12,35**		20,48**
F(5;174)	2,09	7,05**		10,25**
COLCOS	1,25 ± 0,02	0,97 ± 0,01	10,85**	77,6 ± 0,7
COSCOL	1,26 ± 0,04	0,99 ± 0,02	6,01**	79,4 ± 0,6
F(3;116)	1,52	1,55		2,18
COLMEX	1,35 ± 0,03	1,04 ± 0,02	8,82**	77,0 ± 0,8
MEXCOL	1,29 ± 0,03	1,00 ± 0,02	7,79**	78,3 ± 1,0
F(3;116)	0,73	1,61		2,02
COSMEX	1,33 ± 0,02	1,06 ± 0,02	11,59**	79,3 ± 0,6
MEXCOS	1,40 ± 0,02	1,11 ± 0,01	13,17**	79,4 ± 1,1
F(3;116)	6,52**	5,54**		0,55
F(5;174)	4,87**	8,19**		1,40
F(15;464)	3,22**	10,57**		11,56**

Tabela 10. Biomassa e razão de biomassa (%) dos sexos, nas duas origens parentais dos complementos cromossômicos das quatro procedências geográficas (F para homogeneidade de médias; *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$).

Compo- nente	Proce- dência	Materna		Paterna	
		$\bar{X} \pm S\bar{X}$	F(3;116)	$\bar{X} \pm S\bar{X}$	F(3;116)
BF	BRA	1,28 $\pm$ 0,01	3,78*	1,27 $\pm$ 0,01	1,98
	COL	1,28 $\pm$ 0,02	1,39	1,30 $\pm$ 0,02	3,31*
	COS	1,29 $\pm$ 0,01	11,47**	1,28 $\pm$ 0,01	1,94
	MEX	1,33 $\pm$ 0,01	0,72	1,34 $\pm$ 0,01	4,00**
	F(3;476)	2,84*		19,57**	
BM	BRA	0,94 $\pm$ 0,01	6,01**	0,95 $\pm$ 0,01	7,36**
	COL	0,98 $\pm$ 0,01	7,54**	0,98 $\pm$ 0,01	9,53**
	COS	1,02 $\pm$ 0,01	12,44**	1,00 $\pm$ 0,01	6,03**
	MEX	1,04 $\pm$ 0,01	4,34**	1,04 $\pm$ 0,01	11,98**
	F(3;476)	19,57**		14,31**	
RB	BRA	73,4 $\pm$ 0,4	11,32**	74,6 $\pm$ 0,6	18,44**
	COL	76,9 $\pm$ 0,6	7,87**	76,0 $\pm$ 0,5	9,74**
	COS	79,4 $\pm$ 0,5	1,85	78,8 $\pm$ 0,4	5,81**
	MEX	78,1 $\pm$ 0,4	7,22**	78,3 $\pm$ 0,5	5,03**
	F(3;476)	26,76**		14,97**	

A4. Tempo de desenvolvimento

As médias dos tempos de desenvolvimento absoluto ovo-pupa e pupa-imago são apresentadas na Tabela 11. As variações foram de 8,4 (COLCOL) a 11,2 dias (BRABRA) para o tempo ovo-pupa, e de 8,5 (BRABRA) a 15,4 dias (COSMEX e MEXCOS) para o pupa-imago. Destaca-se a linhagem do Brasil, que apresentou o maior tempo de desenvolvimento ovo-pupa e o menor pupa-imago, tanto o absoluto como o relativo. O tempo de desenvolvimento pupa-imago relativo variou de 43% (BRABRA) a 62% (MEXCOS).

Os valores de t indicam que os tempos de desenvolvimento pupa-imago de todas as constituições, exceto para a linhagem do Brasil, foram significativamente superiores aos respectivos tempos ovo-pupa, devendo ser esta uma combinação vantajosa pois quanto menor o tempo de desenvolvimento ovo-pupa, menor deve ser a dependência de disponibilidade de alimento no ambiente.

Os valores de $F(15;464)$ das 16 constituições, como também para as linhagens parentais ($F3;116$), considerada ou excluída ($F2;87$) a constituição BRABRA, apontam diferenças significativas para as três variáveis.

Os valores de $F(5;174)$ para as médias dos heterozigotos da classe B, tanto das seis constituições, como dos três pares de recíprocos considerados com as respectivas linhagens parentais ($F3;116$), têm probabilidade menor que 0,01 para as três variáveis. O mesmo acontece para as constituições da classe C, excluídas as médias do tempo ovo-pupa das seis constituições e do grupo COSvsMEX.

O tempo de desenvolvimento ovo-pupa dos heterozigotos estruturais (classe B) foi significativamente inferior ao da constituição parental BRABRA; dois de seus híbridos (BRACOS e BRAMEX), apresentaram também tempos inferiores aos das constituições parentais portadoras de inversões (COSCOS e MEXMEX); na classe C, as médias dos heterozigotos mostram uma diversidade de situações: valores intermediários (COLvsCOS e COLvsMEX), ou semelhantes aos das linhagens parentais (COSMEX e MEXCOS). Entretanto, o tempo pupa-imago dos heterozigotos das duas classes foi acentuadamente maior que os das duas linhagens parentais (BRAvsCOL e BRAvsCOS), ou de uma delas. O grupo COLvsMEX

apresentou valores intermediários (veja Apêndice 1, para valores de w de Tukey).

Os tempos de desenvolvimento pupa-imago relativos foram todos superiores à 50%, exceto o da constituição BRABRA. Os percentuais dos heterozigotos, significativamente superiores aos de ambas as linhagens parentais (BRAVSCOS), ou à uma delas (BRAVSCOL, BRAVMEX, COLVSCOS e COSVMEX), sugerem um efeito negativo da hibridação nesta etapa do desenvolvimento.

A Tabela 12 contém as médias do tempo de desenvolvimento ovo-imago. A amplitude de variação foi de 18,9 (BRABRA) a 24,1 dias (COSMEX) para fêmeas, de 18,4 (COLCOL) a 25,6 dias (MEXCOS), para machos e, de 17,7 (COLCOL) a 24,9 dias (COSMEX), para imagos. Os tempos de desenvolvimento ovo-macho foram maiores que os das respectivas fêmeas nas 16 constituições, porém as diferenças não são significativas em seis constituições. Há heterogeneidade das médias para todas as comparações efetuadas.

As comparações, à vista dos números, mostram um maior tempo de desenvolvimento ovo-imago, e para cada sexo, dos heterozigotos das classes B e C, excetuando-se as constituições COLMEX e MEXCOL, que apresentaram valores intermediários; este fato é uma decorrência do maior tempo na fase de pupa. As diferenças são significativas em relação às duas linhagens parentais (BRAVSCOS), ou a apenas uma delas (BRAVSCOL, BRAVMEX, COLVSCOS e COSVMEX) (veja Apêndice 1, para valores de w de Tukey).

A Tabela 13 contém as médias dos tempos de desenvolvimento, consideradas as origens parentais. Os valores de F (3;116) apontam variações significativas das médias exceto para as duas origens parentais do material cromossômico do México: há homogeneidade das médias dos tempos de desenvolvimento ovo-pupa e pupa-imago relativo, das constituições com complemento MEX de origem materna e de todos os tempos de desenvolvimento, exceto o ovo-pupa, por via paterna. Os valores de t são significativos apenas para o material cromossômico do Brasil, para os tempos ovo-pupa ($t = 2,66$; $P < 0,01$; 238 GL) e ovo-fêmea ($t = 2,79$; $P < 0,01$; 238 GL) e, da Costa Rica, para o ovo-pupa ($t = 3,77$; $P < 0,01$; 238 GL). Há heterogeneidade das médias das quatro procedências geográficas nas duas origens parentais para todos

os componentes do tempo de desenvolvimento (F3;476).

Verifica-se uma concordância no efeito da origem parental, em todos os componentes. Ao complemento cromossômico COL correspondem as menores médias para os cinco componentes do tempo de desenvolvimento absoluto e ao MEX, os mesmos cinco, exceto do tempo ovo-pupa, com maior média referente ao complemento cromossômico BRA, nas duas origens parentais. Para o tempo de desenvolvimento relativo as maiores médias correspondem também ao material cromossômico do México, e às menores corresponde o material cromossômico do Brasil.

As médias do tempo de desenvolvimento dos imagos da primeira contagem, para cada sexo e independente do sexo, são apresentadas na Tabela 14. O tempo de desenvolvimento das fêmeas variou de 14,0 (COSCOS, BRACOL, BRAMEX e COLCOS) a 15,6 dias (MEXBRA), o dos machos de 14,4 (COLCOL e COLBRA) a 16,8 dias (COSMEX) e o dos imagos, de 14,0 (COSCOS e BRACOL) a 15,5 dias (MEXBRA). Os valores de t , significativos para nove constituições cromossômicas, mostram que também as fêmeas da primeira contagem, desenvolveram-se mais rapidamente que os machos.

Os valores de F indicam heterogeneidade das médias, das três variáveis, das 16 constituições cromossômicas (F15;464) e das quatro linhagens parentais (F3;116); excluída a linhagem do Brasil, as demais são heterogêneas somente para o tempo de desenvolvimento dos machos (F2;87).

Há também heterogeneidade das médias dos heterozigotos das classes B e C (F5;174); quando considerados os híbridos recíprocos e as respectivas formas parentais, os valores de $F(3;116)$ têm probabilidade inferior a 0,01, para os três componentes, exceto para o grupo BRAvsMEX ($P > 0,05$). A mesma análise, para os heterozigotos da classe C, indica heterogeneidade somente para o tempo de desenvolvimento dos machos nos grupo COLvsMEX e para as três variáveis no grupo COSvsMEX.

Verifica-se que as linhagens do Brasil e do México apresentaram, entre os homozigotos estruturais, os maiores tempos, sendo estatisticamente significativas as diferenças entre a média de BRABRA e as das constituições COLCOL e COSCOS. Esta característica da constituição BRABRA, à vista dos números, ex-

pressou-se por maior tempo de desenvolvimento dos imagos da primeira contagem nas linhagens que foram com ela intercruzadas; para a constituição MEXMEX, que apresentou o segundo maior tempo, seus heterozigotos da classe C tiveram o tempo de desenvolvimento dos imagos da primeira contagem maior, somente quando em combinação com cromossomos COS.

As médias do tempo de desenvolvimento na primeira contagem, consideradas as origens parentais, são apresentadas na Tabela 15. Para a origem materna, os valores de $F(3;116)$ são todos significativos, exceto se o material cromossômico é procedente da Costa Rica ou do México, para o tempo de desenvolvimento de imagos; para a paterna há homogeneidade das médias das constituições com complemento cromossômico COL e MEX, para os três componentes. Os valores de t , para diferenças entre médias das duas origens parentais, são todos não-significativos, exceto para o material cromossômico da Colômbia quanto ao tempo de desenvolvimento dos machos ($t = 2,87$; $P < 0,01$; 238 GL). Há heterogeneidade das médias das quatro procedências geográficas ($F3;476$), nas duas origens parentais, para os três componentes, exceto das médias do tempo de desenvolvimento dos imagos, por via paterna.

Ao material cromossômico COL correspondem as menores médias, nas duas origens parentais e nos três componentes. As maiores médias correspondem aos complementos cromossômicos BRA e MEX, variando entre os componentes quanto à origem parental, materna ou paterna.



Tabela 11. Médias e erros padrões dos tempos de desenvolvimento absoluto ovo-pupa e pupa-imago e pupa-imago relativo (%), em 30 garrafas de 16 constituições cromossômicas (F para homogeneidade de médias; t para diferenças entre médias; *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$).

Constituição	Ovo-Pupa	Pupa-Imago	t(58)	Pupa-Imago
Cromossômica	Absoluto	Absoluto		Relativo
BRABRA	11,2 ± 0,2	8,5 ± 0,2	9,50**	43 ± 1,0
COLCOL	8,4 ± 0,2	9,3 ± 0,3	2,57*	52 ± 1,1
COSCOS	9,4 ± 0,1	10,6 ± 0,3	3,41**	53 ± 0,9
MEXMEX	9,4 ± 0,1	13,8 ± 0,9	4,88**	58 ± 1,8
F(3;116)	62,99**	20,15**		23,56**
F(2;87)	20,48**	15,25**		5,59**
BRACOL	9,3 ± 0,1	10,9 ± 0,3	4,20**	54 ± 1,1
COLBRA	9,5 ± 0,1	11,2 ± 0,4	4,33**	54 ± 0,9
F(3;116)	58,99**	16,21**		25,38**
BRACOS	8,8 ± 0,2	12,7 ± 0,6	6,65**	58 ± 1,1
COSBRA	9,7 ± 0,1	13,6 ± 0,3	11,61**	58 ± 0,6
F(3;116)	53,22**	36,35**		60,22**
BRAMEX	9,2 ± 0,1	14,4 ± 0,6	7,91**	60 ± 1,3
MEXBRA	9,6 ± 0,1	13,8 ± 0,6	6,63**	58 ± 1,2
F(3;116)	37,60**	18,99**		33,76**
F(5;174)	7,23**	8,42**		6,25**
COLCOS	8,9 ± 0,1	12,5 ± 0,6	6,37**	56 ± 1,3
COSCOL	9,0 ± 0,1	12,1 ± 0,5	5,64**	56 ± 1,4
F(3;116)	10,04**	10,40**		5,71**
COLMEX	9,0 ± 0,2	12,3 ± 0,7	4,77**	58 ± 1,4
MEXCOL	9,0 ± 0,1	13,4 ± 0,7	5,90**	58 ± 1,5
F(3;116)	8,54**	8,48**		3,80**
COSMEX	9,5 ± 0,1	15,4 ± 0,6	8,93**	61 ± 1,3
MEXCOS	9,1 ± 0,2	15,4 ± 0,6	10,13**	62 ± 1,2
F(3;116)	1,22	12,16**		10,18**
F(5;174)	2,09	5,99**		3,20**
F(15;464)	19,24**	13,14**		13,90**

Tabela 12. Médias e erros padrões do tempo de desenvolvimento absoluto ovo-fêmea, ovo-macho e ovo-imago, em 30 garrafas de 16 constituições cromossômicas (F para homogeneidade de médias, t para diferenças entre médias; *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$).

Constituição Cromossômica	Ovo-Fêmea	Ovo-Macho	t(58)	Ovo-Imago
BRABRA	18,9 ± 0,2	20,3 ± 0,2	5,21**	19,6 ± 0,2
COLCOL	17,0 ± 0,3	18,4 ± 0,3	2,90**	17,7 ± 0,3
COSCOS	19,2 ± 0,3	20,8 ± 0,3	3,56**	20,0 ± 0,3
MEXMEX	22,0 ± 0,8	24,1 ± 0,9	1,57	23,1 ± 0,9
F(3;116)	19,01**	8,06**		20,27**
F(2;87)	21,81**	23,47**		23,09**
BRACOL	19,5 ± 0,3	21,0 ± 0,3	3,86**	20,2 ± 0,3
COLBRA	20,3 ± 0,4	21,1 ± 0,3	1,53	20,7 ± 0,4
F(3;116)	21,69**	16,98**		19,82**
BRACOS	20,3 ± 0,5	22,4 ± 0,5	2,72**	21,5 ± 0,5
COSBRA	23,0 ± 0,4	23,7 ± 0,3	1,72	23,3 ± 0,3
F(3;116)	24,69**	20,15**		21,59**
BRAMEX	22,4 ± 0,6	25,0 ± 0,7	2,91**	23,7 ± 0,6
MEXBRA	22,9 ± 0,6	23,8 ± 0,6	2,70**	23,4 ± 0,6
F(3;116)	9,19**	9,76**		9,30**
F(5;174)	10,47**	11,05**		10,03**
COLCOS	20,6 ± 0,5	22,0 ± 0,5	1,90	21,4 ± 0,5
COSCOL	20,2 ± 0,5	21,9 ± 0,4	2,70**	21,1 ± 0,4
F(3;116)	14,28**	18,08**		16,77**
COLMEX	20,5 ± 0,7	21,9 ± 0,7	1,49	21,3 ± 0,7
MEXCOL	21,3 ± 0,7	23,3 ± 0,7	2,11*	22,4 ± 0,7
F(3;116)	11,69**	13,30**		12,59**
COSMEX	24,1 ± 0,6	25,5 ± 0,6	1,65	24,9 ± 0,6
MEXCOS	23,1 ± 0,6	25,6 ± 0,6	2,94**	24,6 ± 0,6
F(3;116)	12,07**	12,66**		12,73**
F(5;174)	7,12**	9,09**		8,09**
F(15;464)	12,68**	14,29**		13,49**

Tabela 13. Tempos de desenvolvimento, absoluto e relativo das duas origens parentais dos complementos cromossômicos das quatro procedências geográficas (F para homogeneidade de médias; *: $P(0,05)$; **: $P(0,01)$).

Compo- nente	Proce- dência	Materna		Paterna	
		$\bar{X} \pm S\bar{X}$	F(3;116)	$\bar{X} \pm S\bar{X}$	F(3;116)
TDAOP	BRA	10,0 $\pm$ 0,1	31,89**	9,6 $\pm$ 0,1	47,91**
	COL	8,9 $\pm$ 0,1	8,10**	8,9 $\pm$ 0,1	11,78**
	COS	9,0 $\pm$ 0,1	3,98**	9,4 $\pm$ 0,1	5,90**
	MEX	9,3 $\pm$ 0,1	2,28	9,3 $\pm$ 0,1	4,02**
	F(3;476)	39,49**		11,99**	
TDAPI	BRA	11,8 $\pm$ 0,3	37,74**	11,6 $\pm$ 0,3	28,85**
	COL	11,4 $\pm$ 0,3	11,37**	11,3 $\pm$ 0,3	8,27**
	COS	12,8 $\pm$ 0,3	14,38**	12,9 $\pm$ 0,3	18,51**
	MEX	14,0 $\pm$ 0,4	3,29*	14,1 $\pm$ 0,4	1,59
	F(3;476)	13,40**		16,82**	
TDAOF	BRA	21,3 $\pm$ 0,2	22,25**	20,3 $\pm$ 0,3	13,40**
	COL	19,5 $\pm$ 0,3	15,69**	19,6 $\pm$ 0,3	11,69**
	COS	20,8 $\pm$ 0,3	10,72**	21,6 $\pm$ 0,3	25,27**
	MEX	22,3 $\pm$ 0,4	4,72**	22,3 $\pm$ 0,3	1,62
	F(3;476)	15,40**		17,91**	
TDAOM	BRA	22,2 $\pm$ 0,2	20,27**	22,2 $\pm$ 0,3	20,00**
	COL	21,2 $\pm$ 0,3	18,74**	20,8 $\pm$ 0,3	12,62**
	COS	22,7 $\pm$ 0,3	18,59**	23,0 $\pm$ 0,3	24,81**
	MEX	24,1 $\pm$ 0,4	4,74**	24,2 $\pm$ 0,4	1,76
	F(3;476)	16,46**		22,53**	
TDAOI	BRA	21,8 $\pm$ 0,2	21,91**	21,2 $\pm$ 0,3	16,39**
	COL	20,4 $\pm$ 0,3	17,69**	20,3 $\pm$ 0,3	12,35**
	COS	21,8 $\pm$ 0,3	14,93**	22,3 $\pm$ 0,3	25,09**
	MEX	23,2 $\pm$ 0,4	4,53**	23,4 $\pm$ 0,4	1,62
	F(3;476)	15,35**		20,67**	
TDPIR	BRA	53 $\pm$ 1	57,59**	54 $\pm$ 1	46,88**
	COL	55 $\pm$ 1	5,09**	55 $\pm$ 1	4,51**
	COS	58 $\pm$ 1	12,13**	57 $\pm$ 1	10,23**
	MEX	59 $\pm$ 1	2,14	59 $\pm$ 1	2,01
	F(3;476)	12,78**		11,24**	

Tabela 14. Médias e erros padrões do tempo de desenvolvimento absoluto das fêmeas, dos machos e dos imagos da primeira contagem, em 30 garrafas de 16 constituições cromossômicas (F para homogeneidade de médias; t para diferenças entre médias; *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$).

Constituição Cromossômica	Fêmeas	Machos	t(58)	Imagos
BRABRA	15,4 ± 0,3	16,6 ± 0,3	2,72**	15,4 ± 0,3
COLCOL	14,1 ± 0,3	14,4 ± 0,2	0,71	14,4 ± 0,3
COSCOS	14,0 ± 0,0	15,0 ± 0,3	3,51**	14,0 ± 0,0
MEXMEX	14,6 ± 0,2	15,6 ± 0,4	2,24*	14,6 ± 0,2
F(3;116)	7,98**	8,83**		6,23**
F(2;87)	2,82	3,92*		2,05
BRACOL	14,0 ± 0,2	15,2 ± 0,3	3,34**	14,0 ± 0,2
COLBRA	14,4 ± 0,2	14,4 ± 0,2	-	14,4 ± 0,2
F(3;116)	7,80**	15,58**		6,29**
BRACOS	14,6 ± 0,2	14,9 ± 0,3	0,93	14,6 ± 0,2
COSBRA	14,9 ± 0,3	15,6 ± 0,3	1,62	15,3 ± 0,3
F(3;116)	5,71**	6,20**		6,58**
BRANEX	15,0 ± 0,3	16,1 ± 0,4	2,47*	15,0 ± 0,3
MEXBRA	15,6 ± 0,4	16,2 ± 0,4	1,09	15,5 ± 0,4
F(3;116)	2,27	1,11		1,91
F(5;174)	4,49**	5,20**		4,49**
COLCOS	14,0 ± 0,0	14,6 ± 0,2	2,39*	14,6 ± 0,2
COSCOL	14,1 ± 0,1	14,7 ± 0,3	2,05*	14,1 ± 0,2
F(3;116)	0,31	1,21		1,92
COLMEX	14,4 ± 0,2	14,5 ± 0,2	0,69	14,5 ± 0,2
MEXCOL	14,9 ± 0,3	15,8 ± 0,4	1,76	14,9 ± 0,3
F(3;116)	2,20	5,40**		0,99
COSMEX	15,4 ± 0,3	16,8 ± 0,4	2,95**	15,4 ± 0,3
MEXCOS	14,8 ± 0,3	16,3 ± 0,4	3,01**	14,8 ± 0,3
F(3;116)	5,67**	4,30**		5,67**
F(5;174)	5,59**	9,76**		3,04**
F(15;464)	4,97**	6,76**		3,84**

Tabela 15. Tempo de desenvolvimento, absoluto das fêmeas, dos machos e dos imagos da primeira contagem, das duas origens parentais dos complementos cromossômicos das quatro procedências geográficas (F para homogeneidade de médias; *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$).

Compo- nente	Proce- dência	Materna		Paterna	
		$\bar{X} \pm S\bar{X}$	F(3;116)	$\bar{X} \pm S\bar{X}$	F(3;116)
TDAF1a.C	BRA	15,1 $\pm$ 0,2	3,61*	14,7 $\pm$ 0,1	5,08**
	COL	14,3 $\pm$ 0,1	4,48**	14,2 $\pm$ 0,1	1,02
	COS	14,4 $\pm$ 0,1	5,09**	14,6 $\pm$ 0,1	9,04**
	MEX	14,8 $\pm$ 0,1	2,94*	15,0 $\pm$ 0,2	2,33
	F(3;476)	9,12**		6,73**	
TDAM1a.C	BRA	15,7 $\pm$ 0,2	9,98**	15,7 $\pm$ 0,2	6,15**
	COL	15,0 $\pm$ 0,2	4,07**	14,4 $\pm$ 0,1	0,24
	COS	15,2 $\pm$ 0,2	5,73**	15,6 $\pm$ 0,2	8,80**
	MEX	15,8 $\pm$ 0,2	8,29**	16,0 $\pm$ 0,2	0,75
	F(3;476)	4,68**		16,91**	
TDAI1a.C	BRA	15,1 $\pm$ 0,2	3,08*	14,7 $\pm$ 0,1	5,08**
	COL	14,4 $\pm$ 0,1	3,62*	14,4 $\pm$ 0,1	0,24
	COS	14,5 $\pm$ 0,1	2,49	14,7 $\pm$ 0,1	10,36**
	MEX	14,8 $\pm$ 0,1	2,39	15,0 $\pm$ 0,5	1,81
	F(3;476)	7,34**		2,61	

A5. Duração do período de emergência

A Tabela 16 contém as médias da duração do período de emergência. Para as fêmeas a variação foi de 7,5 (BRABRA) a 15,7 dias (MEXCOS) e para os machos a duração do período de emergência variou de 6,8 (BRABRA) a 14,9 dias (BRAMEX e MEXCOS). Independente do sexo, as médias variaram de 7,9 (BRABRA) a 15,9 dias (COSMEX). Ao contrário dos outros componentes do valor adaptativo analisados, todas as diferenças entre as médias da duração do tempo de emergência de fêmeas e machos não são significativas.

Os valores de F apontam heterogeneidade das médias das três variáveis, para todas as comparações efetuadas, exceto para duração do período de emergência dos machos, na classe C.

A duração do período de emergência das linhagens do Brasil e da Colômbia foi quase a metade da das linhagens da Costa Rica e do México; mas os heterozigotos resultantes dos intercruzamentos com as duas primeiras linhagens tiveram o seu período de emergência dos imagos maior a ponto de exceder os valores das duas formas parentais, exceto para a constituição COLMEX, com valor intermediário. Todos os heterozigotos, das classes B e C, considerados juntamente com as respectivas linhagens parentais, tiveram o período de emergência dos imagos maior (exceto COLMEX); entretanto, somente são significativas as diferenças em relação à linhagem parental, com menor tempo, com exceção das constituições COLBRA e COSBRA, que têm tempos superiores às duas formas parentais (veja Apêndice 1, para valores de w de Tukey).

Na Tabela 17 são apresentadas as médias da duração do período de emergência, consideradas as duas origens parentais. De acordo com os valores de $F(3;116)$, há variações significativas, exceto com cromossomos procedentes do México. Os valores de t (238 GL) mostram inexistência de diferenças significativas entre as médias das duas origens parentais.

Os valores de $F(3;476)$, de homogeneidade das médias das quatro procedências geográficas e nas duas origens parentais, têm todos probabilidade inferior a 0,01. Ao material cromossômico do México correspondem as maiores médias dos três componentes, nas duas origens parentais. As menores correspon-



dem, na origem materna ao material cromossômico da Colômbia e, na paterna, aos da Colômbia e do Brasil.

Tabela 1A. Medidas e erros pad. das 14 medidas do período de desenvolvimento das 14 medidas. As medidas e os erros pad. são as médias e os erros pad. das 14 medidas de 14 populações cromossômicas. As medidas e os erros pad. são as médias e os erros pad. das 14 medidas de 14 populações cromossômicas. As medidas e os erros pad. são as médias e os erros pad. das 14 medidas de 14 populações cromossômicas.

Constituição	Medida	Medida	Medida	Medida
Erros pad. da	Medida	Medida	Medida	Medida
BRASBR	7,5 ± 0,4	7,5 ± 0,4	7,5 ± 0,4	7,5 ± 0,4
COLCOL	7,5 ± 0,4	7,5 ± 0,4	7,5 ± 0,4	7,5 ± 0,4
COLOCO	11,9 ± 0,3	11,9 ± 0,3	11,9 ± 0,3	11,9 ± 0,3
MEXMEX	14,8 ± 1,0	14,8 ± 1,0	14,8 ± 1,0	14,8 ± 1,0
F13:11:14	17,33mm	17,33mm	17,33mm	17,33mm
F13:17:41	17,33mm	17,33mm	17,33mm	17,33mm
BRACOL	10,7 ± 0,7	10,7 ± 0,7	10,7 ± 0,7	10,7 ± 0,7
COLMEX	11,7 ± 0,7	11,7 ± 0,7	11,7 ± 0,7	11,7 ± 0,7
F13:11:14	11,33mm	11,33mm	11,33mm	11,33mm
BRACOL	12,1 ± 0,8	12,1 ± 0,8	12,1 ± 0,8	12,1 ± 0,8
COLMEX	14,4 ± 0,8	14,4 ± 0,8	14,4 ± 0,8	14,4 ± 0,8
F13:11:14	14,33mm	14,33mm	14,33mm	14,33mm
BRACOL	14,7 ± 0,8	14,7 ± 0,8	14,7 ± 0,8	14,7 ± 0,8
MEXMEX	14,8 ± 1,0	14,8 ± 1,0	14,8 ± 1,0	14,8 ± 1,0
F13:11:14	17,33mm	17,33mm	17,33mm	17,33mm
F13:17:41	17,33mm	17,33mm	17,33mm	17,33mm
COLMEX	12,9 ± 0,8	12,9 ± 0,8	12,9 ± 0,8	12,9 ± 0,8
COLCOL	11,7 ± 0,7	11,7 ± 0,7	11,7 ± 0,7	11,7 ± 0,7
F13:11:14	9,17mm	9,17mm	9,17mm	9,17mm
COLMEX	12,8 ± 1,0	12,8 ± 1,0	12,8 ± 1,0	12,8 ± 1,0
MEXCOL	13,4 ± 0,8	13,4 ± 0,8	13,4 ± 0,8	13,4 ± 0,8
F13:11:14	9,17mm	9,17mm	9,17mm	9,17mm
COLMEX	15,4 ± 0,8	15,4 ± 0,8	15,4 ± 0,8	15,4 ± 0,8
MEXCOL	15,7 ± 0,8	15,7 ± 0,8	15,7 ± 0,8	15,7 ± 0,8
F13:11:14	9,17mm	9,17mm	9,17mm	9,17mm
F13:17:41	9,17mm	9,17mm	9,17mm	9,17mm
F13:11:14	9,17mm	9,17mm	9,17mm	9,17mm

Tabela 16. Médias e erros padrões da duração do período de emergência das fêmeas, dos machos e dos imagos, em 30 garrafas de 16 constituições cromossômicas (F para homogeneidade de médias; t para diferenças entre médias; *: $P<0,05$; **: $P<0,01$).

Constituição Cromossômica	Fêmeas	Machos	t(58)	Imagos
BRABRA	7,5 ± 0,4	6,8 ± 0,3	1,31	7,9 ± 0,4
COLCOL	7,6 ± 0,7	8,1 ± 0,8	0,46	8,9 ± 0,8
COSCOS	11,0 ± 0,5	10,9 ± 0,7	0,20	12,0 ± 0,6
MEXMEX	14,0 ± 1,0	14,0 ± 0,9	--	14,5 ± 1,0
F(3;116)	19,52**	19,27**		17,76**
F(2;87)	17,02**	13,01**		12,57**
BRACOL	10,7 ± 0,7	10,7 ± 0,7	--	11,4 ± 0,7
COLBRA	11,7 ± 0,7	12,8 ± 0,8	1,00	12,9 ± 0,7
F(3;116)	11,35**	16,54**		11,65**
BRACOS	12,4 ± 0,8	12,9 ± 0,8	0,42	13,2 ± 0,8
COSBRA	14,6 ± 0,6	14,3 ± 0,6	0,40	15,0 ± 0,6
F(3;116)	24,92**	26,02**		26,49**
BRAMEX	14,3 ± 0,8	14,9 ± 1,0	0,44	15,6 ± 0,9
MEXBRA	14,2 ± 1,0	14,1 ± 1,0	0,09	14,5 ± 0,9
F(3;116)	15,38**	19,36**		17,69**
F(5;174)	4,40**	3,47**		4,04**
COLCOS	12,0 ± 0,8	12,4 ± 0,8	0,44	13,0 ± 0,7
COSCOL	11,7 ± 0,7	12,4 ± 0,8	0,67	12,7 ± 0,6
F(3;116)	9,17**	7,28**		6,71**
COLMEX	12,8 ± 1,0	13,5 ± 1,0	0,51	13,7 ± 0,9
MEXCOL	13,4 ± 0,8	14,1 ± 0,9	0,53	14,6 ± 0,8
F(3;116)	9,91**	10,35**		9,36**
COSMEX	15,4 ± 0,8	14,5 ± 0,8	0,71	15,6 ± 0,8
MEXCOS	15,7 ± 0,8	14,9 ± 0,9	0,70	15,9 ± 0,8
F(3;116)	7,00**	4,82**		5,33**
F(5;174)	4,07**	1,51		2,79*
F(15;464)	9,55**	8,66**		8,90**

Tabela 17. Duração do período de emergência das fêmeas, dos machos e dos imagos da primeira contagem, das duas origens parentais dos complementos cromossômicos das quatro procedências geográficas (F para homogeneidade de médias; *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$).

Compo- nente	Proce- dência	Materna		Paterna	
		$\bar{X} \pm S\bar{X}$	F(3;116)	$\bar{X} \pm S\bar{X}$	F(3;116)
DPEF	BRA	12,0 $\pm$ 0,4	20,95**	11,3 $\pm$ 0,4	17,28**
	COL	10,9 $\pm$ 0,4	10,17**	11,0 $\pm$ 0,4	8,36**
	COS	12,8 $\pm$ 0,4	8,22**	13,2 $\pm$ 0,4	9,95**
	MEX	14,1 $\pm$ 0,5	1,31	14,3 $\pm$ 0,5	1,14
	F(3;476)	10,17**		13,85**	
DPEM	BRA	12,0 $\pm$ 0,4	25,61**	11,3 $\pm$ 0,5	21,16**
	COL	11,3 $\pm$ 0,4	10,53**	11,7 $\pm$ 0,4	8,97**
	COS	12,8 $\pm$ 0,4	4,34**	13,0 $\pm$ 0,4	5,66**
	MEX	14,2 $\pm$ 0,5	0,47	14,2 $\pm$ 0,4	0,22
	F(3;476)	8,04**		9,19**	
DPEI	BRA	12,6 $\pm$ 0,4	22,22**	12,0 $\pm$ 0,4	20,76**
	COL	11,9 $\pm$ 0,4	9,51**	12,1 $\pm$ 0,4	7,38**
	COS	13,5 $\pm$ 0,4	5,65**	13,8 $\pm$ 0,4	6,80**
	MEX	14,9 $\pm$ 0,4	1,04	14,9 $\pm$ 0,4	0,59
	F(3;476)	9,29**		10,94**	

A6. Efeitos da hibridação

Os efeitos da hibridação dos complementos cromossômicos das quatro procedências geográficas, nas duas origens parentais, foi analisado por meio de comparações múltiplas feitas com o teste de Dunnett, para cada componente. Inicialmente contou-se o número de médias dos híbridos com valor significativamente inferior, igual ou superior ($P > 0,05$) ao da respectiva linhagem parental. Os efeitos da hibridação, classificados em normal, depressivo ou heterótico, para cada componente do valor adaptativo, foi assim considerado de acordo com as premissas vistas em Material e Métodos. Desse modo, para os componentes de números 4, 5, 6 e de 8 a 15, se as médias dos três híbridos foram significativamente superiores à da respectiva forma parental, o efeito da hibridação foi considerado como heterótico, se inferiores, como depressivo; para os demais componentes (números 2 e 3 e 17 a 28), também de acordo com as premissas adotadas, se inferiores ou superiores, como heterótico ou depressivo, respectivamente.

Na Tabela 18 são apresentados os números de ocorrências de efeito depressivo, normal ou heterótico, agrupadas para cada fração do valor adaptativo (Apêndices 2 e 3). Verifica-se diferenças entre as frações, para a mesma procedência geográfica e entre as procedências para a mesma fração do valor adaptativo. Assim, por exemplo, a hibridação dos materiais cromossômicos do Brasil, da Colômbia e da Costa Rica foi desvantajosa, principalmente quanto à expressão dos componentes das frações Tempo de Desenvolvimento e, dos dois primeiros, para os relativos à Duração do Período de Emergência; o mesmo não ocorreu para o material procedente do México. Para os componentes da fração Progenie, do material cromossômico do Brasil, contudo, verifica-se numerosa ocorrência de efeito heterótico.

A Tabela 19 contém os números totais de ocorrências com os três efeitos da hibridação. A homogeneidade das distribuições das frequências desses efeitos, nas duas vias de origem parental do complemento cromossômico hibridizado, foi analisada por qui-quadrado. Os quatro valores obtidos, todos menores que 5,99 ($P = 0,05$; 3 GL), indicam igualdade das duas distribuições, nas quatro procedências geográficas. Todavia, quando os



quatro complementos cromossômicos são comparados, tanto para a origem materna como a paterna, ou ambas, os valores do qui-quadrado são altamente significativos.

As relações entre as quatro procedências geográficas, podem ser resumidas do seguinte modo:

origem materna - efeito depressivo: COL > BRA > COS > MEX

efeito normal: MEX > COS > BRA > COL

efeito heterótico: BRA > COL > COS > MEX

origem paterna - efeito depressivo: COL > COS > BRA > MEX

efeito normal: MEX > COS > BRA > COL

efeito heterótico: BRA > COL > COS $\approx$ MEX

Observa-se acima que aos materiais cromossômicos do Brasil e da Colômbia estão associadas as maiores frequências de efeitos da hibridação, tanto os depressivos (31,3% e 45,3%), quanto os heteróticos (16,7% e 25,3%).

Ao material cromossômico do México correspondem as frequências mais baixas de efeito depressivo (9,3%) e heterótico (6%); conseqüentemente, a incidência mais alta de ausência desses efeitos (84,7%). Quanto ao da Costa Rica, a incidência de efeito depressivo é alta (30,7%) mas a de heterótico é baixa (9,3%).

Tabela 18. Números de ocorrências (NTD = total) de efeito depressivo (D), normal (N) e heterótico (H) da hibridação dos complementos cromossômicos BRA, COL, COS e MEX, nas duas origens parentais (OP; M = materna, P = paterna), para as frações do valor adaptativo.

Frações	NTD	OP	BRA			COL			COS			MEX		
			D	N	H	D	N	H	D	N	H	D	N	H
AS	9	M	0	9	0	3	3	3	4	2	3	2	4	3
	9	P	5	4	0	3	0	6	3	6	0	2	4	3
P	30	M	4	15	11	8	16	6	5	23	2	4	25	1
	30	P	4	16	10	7	15	8	7	21	2	4	24	2
TD	27	M	9	11	7	16	10	1	8	15	4	2	25	0
	27	P	7	10	10	15	11	1	13	11	3	0	27	0
DPE	9	M	9	0	0	7	2	0	2	7	0	0	9	0
	9	P	9	0	0	9	0	0	4	5	0	0	9	0

Tabela 19. Frequências de ocorrências de efeito depressivo, normal e heterótico da hibridação dos complementos cromossômicos BRA, COL, COS e MEX, nas duas origens parentais (χ^2 de heterogeneidade; *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$).

Origem	Procedência	Depressivo		Normal		Heterótico	
		No.	%	No.	%	No.	%
materna	BRA	22	29,3	35	46,7	18	24,0
	COL	34	45,4	31	41,3	10	13,3
	COS	19	25,3	47	62,7	9	12,0
	MEX	8	10,7	63	84,0	4	5,3
	$\chi^2(6)$			40,45**			
paterna	BRA	25	33,3	30	40,0	20	26,7
	COL	34	45,3	26	34,7	15	20,0
	COS	27	36,0	43	57,3	5	6,7
	MEX	6	8,0	64	85,3	5	6,0
	$\chi^2(6)$			55,13**			
materna + paterna	BRA	47	31,3	65	43,4	38	25,3
	COL	68	45,3	57	38,0	25	16,7
	COS	46	30,7	90	60,0	14	9,3
	MEX	14	9,3	127	84,7	9	6,0
	$\chi^2(6)$			92,02**			

B. Os componentes do valor adaptativo

Foram feitas comparações múltiplas entre as médias das 16 constituições cromossômicas pelos testes de Scheffé ($S\alpha = 5,03$; $P = 0,05$) e de Tukey (Apêndice 1) para ser avaliada a variabilidade de expressão dos componentes do valor adaptativo (números 2 a 28) e a heterogeneidade das constituições quanto à expressão dos mesmos.

B1. Variabilidade de expressão dos componentes

Na Figura 1 são apresentadas as frequências de diferenças significativas dos componentes, como percentuais das 120 diferenças possíveis para cada um. Assim, os componentes TPC e TDAOM foram responsáveis, respectivamente, pelo menor e pelo maior número de diferenças significativas entre as médias das 16 constituições cromossômicas. Em outras palavras, mas do mesmo modo, mínima e máxima variabilidade de expressão.

Os componentes foram agrupados como tendo variabilidade de expressão baixa (até 12% de diferenças significativas), intermediária (de 12% a 24%) e alta (acima de 24%). Verifica-se baixa variabilidade de expressão dos componentes número de machos e de imagos, biomassa de fêmeas, tempo de desenvolvimento dos imagos da primeira contagem e dos três tempos de acasalamento; entre os componentes com alta variabilidade de expressão encontram-se a razão de biomassa dos sexos, o número de imagos da primeira contagem, os tempos de desenvolvimento absoluto ovo-fêmea, ovo-macho, ovo-imago e pupa-imago e a duração do período de emergência das fêmeas, dos machos e dos imagos.

B2. Heterogeneidade das constituições

Na Figura 2 são apresentadas as frequências de diferenças significativas de cada constituição cromossômica, em relação às demais, como percentuais das 405 diferenças possíveis, para os 27 componentes. A constituição MEXCOL foi a que apresentou o menor número de diferenças significativas, quando comparada com as outras 15. As constituições foram reunidas em três grupos, quanto às respectivas frequências de diferenças significativas. O primeiro, de baixa frequência de diferenças significativas (até 12%), compreende as constituições cromossômicas BRACOS, COLCOS e MEXCOL; o segundo, de frequência inter-



mediária (de 12% a 24%), com as constituições COSCOS, MEXMEX, BRACOL e COLBRA, COSBRA, BRAMEX e MEXBRA, COSCOL e COLMEX; e no terceiro grupo, de frequência alta (acima de 24%), as constituições BRABRA, COLCOL e COSMEX e MEXCOS.

A heterogeneidade das constituições foi avaliada também para as frações do valor adaptativo. A Figura 3 mostra as frequências de diferenças de cada constituição em relação às demais, calculadas como percentuais dos respectivos números de diferenças possíveis para cada fração. Os limites de variação das quatro frações foram: da Atividade Sexual zero a 26,7%, da Progenie 7,8% a 32,8%, do Tempo de Desenvolvimento 8,9% a 57,8% e da Duração do Período de Emergência 11,1% a 86,7%.

Figura 1: frequências percentuais (ordenada) de diferenças significativas, entre constituições cromossômicas, determinadas por 27 componentes do valor adaptativo.



Figura 2: Frequências percentuais (ordenada) de diferenças significativas de cada constituição cromossômica, em relação às demais, determinadas por 27 componentes do valor adaptativo.

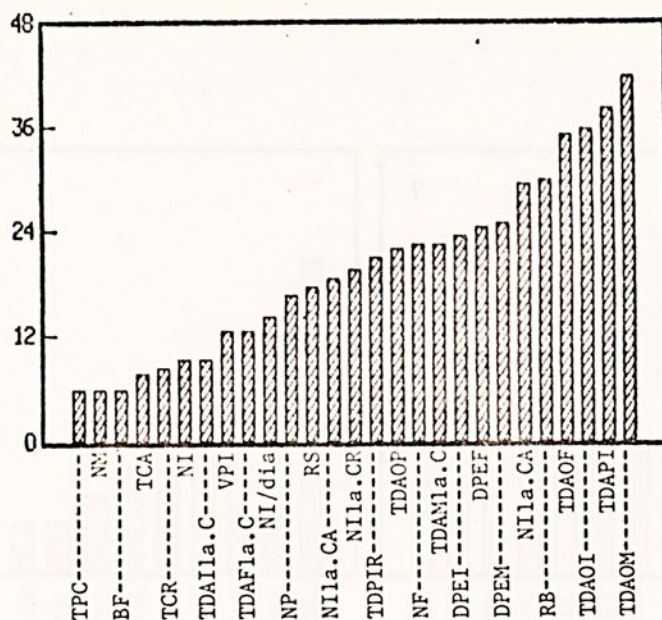


Figura 1. Frequências percentuais (ordenada) de diferenças significativas, entre constituições cromossômicas, determinadas por 27 componentes do valor adaptativo.

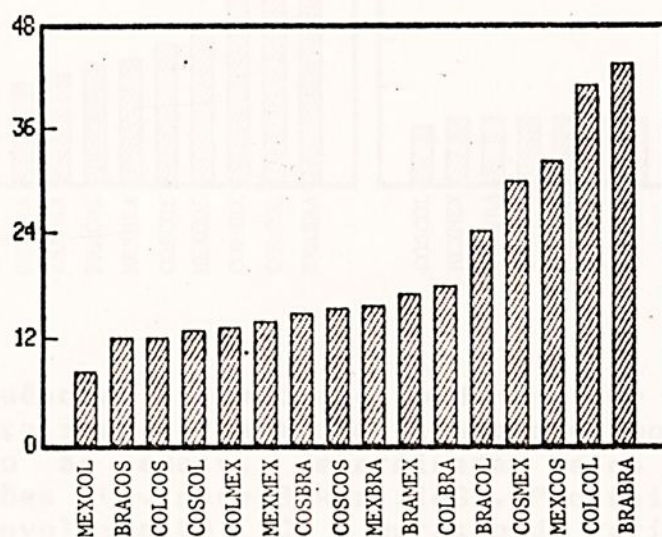


Figura 2. Frequências percentuais (ordenada) de diferenças significativas de cada constituição cromossômica, em relação às demais, determinadas por 27 componentes do valor adaptativo.

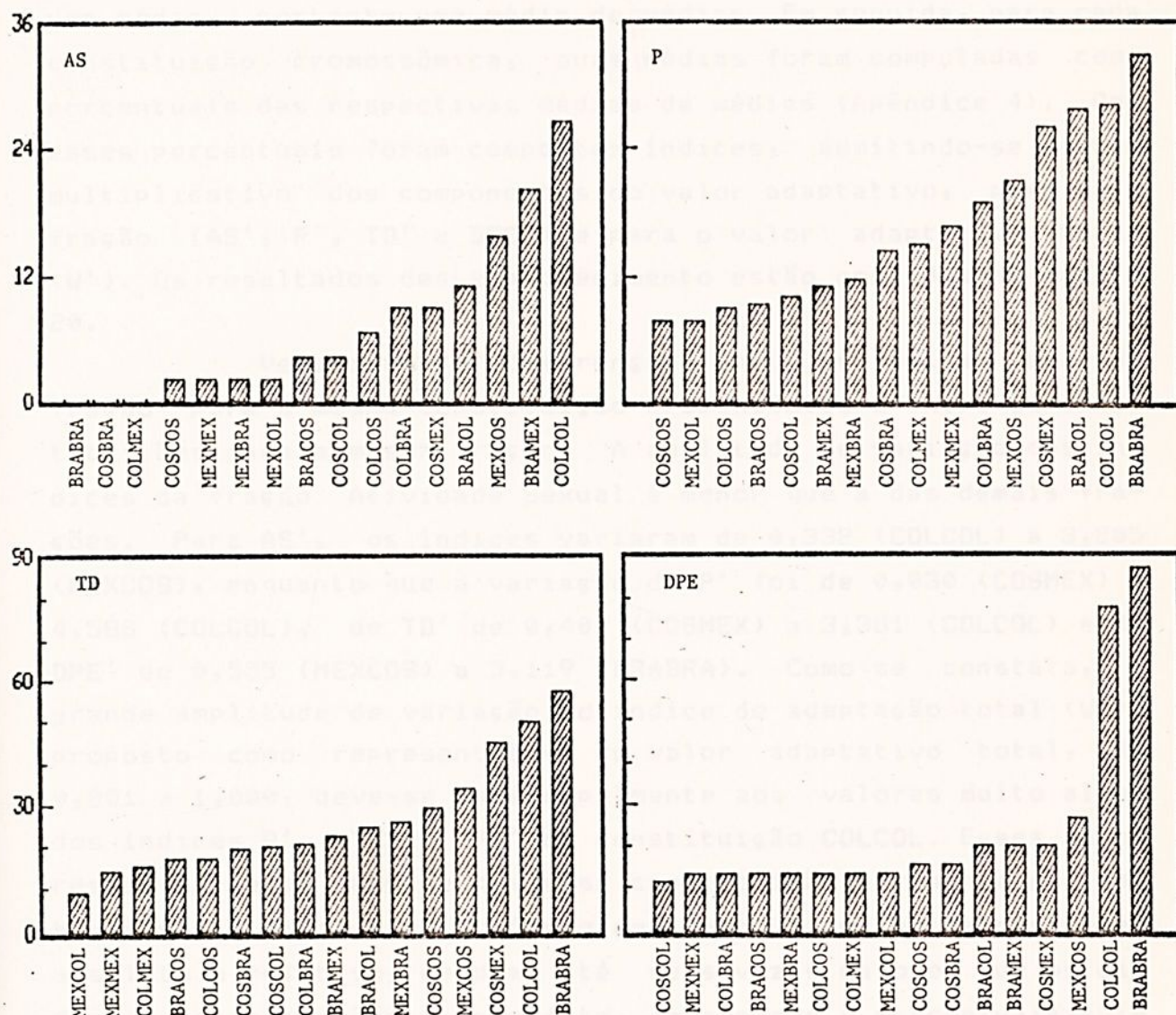


Figura 3. Frequências percentuais (ordenada) de diferenças significativas de cada constituição cromossômica, em relação às demais, determinadas pelos componentes das frações Atividade Sexual (AS), Progenie (P), Tempo de Desenvolvimento (TD) e Duração do Período de Emergência (DPE), do valor adaptativo.

C. Índices de Adaptação

Inicialmente calculou-se, para cada um de 26 componentes estudados (Tabelas 1, 3, 5, 7, 9, 11, 12, 13, 14 e 16), uma média, portanto uma média de médias. Em seguida, para cada constituição cromossômica, suas médias foram computadas como percentuais das respectivas médias de médias (Apêndice 4). Com esses percentuais foram compostos índices, admitindo-se efeito multiplicativo dos componentes do valor adaptativo, para cada fração (AS', P', TD' e DPE') e para o valor adaptativo total (W'). Os resultados desse procedimento estão contidos na Tabela 20.

Verificam-se diferenças entre os índices de cada fração para a mesma constituição cromossômica e entre as constituições para a mesma fração. A amplitude de variação dos índices da fração Atividade Sexual é menor que a das demais frações. Para AS', os índices variaram de 0,332 (COLCOL) a 3,205 (MEXCOS), enquanto que a variação de P' foi de 0,030 (COSMEX) a 4,588 (COLCOL), de TD' de 0,409 (COSMEX) a 3,381 (COLCOL) e de DPE' de 0,555 (MEXCOS) a 5,119 (BRABRA). Como se constata, a grande amplitude de variação do índice de adaptação total (W'), proposto como representativo do valor adaptativo total, de 0,001 a 1,000, deve-se principalmente aos valores muito altos dos índices P', TD' e DPE' da constituição COLCOL. Esses valores devem-se ao fato de que essa constituição apresenta percentuais muito altos para o número de imagens da primeira contagem, absoluto e relativo, de duas até seis vezes maiores que os das demais constituições. Este fato, associado à percentuais muito baixos dos componentes da fração Duração do Período de Emergência e, em geral, aos menores para os componentes da fração Tempo de Desenvolvimento, mostra a constituição COLCOL como muito diferenciada em relação às demais. Observa-se também que, de maneira geral, aos híbridos de COLCOL correspondem também os maiores índices P', TD' e DPE'; ao contrário, à constituição MEXMEX correspondem os menores e também a seus híbridos, exceto quando estão associados os complementos cromossômicos MEX e COL.

Quanto aos índices AS', às constituições COSCOS e MEXMEX correspondem os maiores valores entre as constituições



parentais, o mesmo ocorrendo com seus híbridos recíprocos, com índices cerca de o dobro dos das formas parentais. Se hibridizadas com BRA e COL, os valores dos índices são muito variados.

As médias das quatro frações não diferem significativamente ($F_{3;60} = 0,08$; $P > 0,05$). Isto se deve às grandes amplitudes de variação, já mencionadas, refletidas nos valores dos coeficientes de variação compreendidos entre 62% (fração TD) e 99% (fração P).

A ordem de grandeza dos índices W' pode ser resumida do seguinte modo, para as três classes de constituições cromossômicas:

classe A: COLCOL > COSCOS > BRABRA > MEXMEX

classe B: COLBRA > BRACOL > BRACOS > COSBRA $\approx$ MEXBRA $\approx$ BRAMEX

classe C: COLCOS > COLMEX > MEXCOL > COSCOL > MEXCOS > COSMEX

Portanto, os maiores índices de adaptação estão associados aos complementos cromossômicos COL e COS, e os menores aos cromossomos MEX, associados a BRA ou COS.

Calcular, de cada constituição cromossômica, cada percentual A como percentual da soma de todos eles, foi o meio de avaliar a contribuição relativa de cada componente para o valor adaptativo total (W').

As distribuições desses valores, chamados percentuais B (Apêndice 5), são apresentadas nas Figuras 4 a 6, em ordem crescente de seus valores para a constituição BRABRA, portadora do arranjo cromossômico padrão, mantendo-se a mesma sequência para as demais. Observam-se variações entre as 16 constituições e, dos 26 componentes, em cada uma delas. Assim, por exemplo, as contribuições devidas ao número de imagens da primeira contagem, absoluto e relativo, foram as menores de BRABRA, COSBRA, BRAMEX, MEXBRA, COSMEX e MEXCOS, e as maiores de COLCOL, MEXMEX, COLMEX e MEXCOL. Por outro lado, há constituições com distribuições muito semelhantes, como é o caso dos híbridos recíprocos COSMEX-MEXCOS e BRAMEX-MEXBRA. Há ainda constituições com valores muito semelhantes dos 26 componentes, como BRACOS e COSCOL.

A Tabela 21 contém as médias, erros padrões e coeficientes de variação dos percentuais B de cada componente. Pelos valores desses coeficientes, os componentes foram compara-



dos, quanto à variabilidade de sua importância relativa para o valor adaptativo total, nas 16 constituições cromossômicas. Verifica-se o menor grau de variação entre os componentes da fração Tempo de Desenvolvimento: 3,66%, dos tempos de desenvolvimento de machos e de imagos, a 12,63%, do tempo de desenvolvimento absoluto pupa-imago.

Para os componentes agrupados na fração Progenie, os menores coeficientes de variação são os relativos à biomassa (9,47% e 11,23%), intermediários os do número de imagos (14,21%) e de pupas (22,40%), enquanto os maiores, dessa fração e também do conjunto dos 26 componentes, são os do número de imagos da primeira contagem, absoluto (58,04%) e relativo (66,94%).

Para a fração Duração do Período de Emergência os coeficientes variaram de 17,39% (imagos) a 21,72% (machos) e, para a Atividade Sexual, de 10,91% (tempo de cópula absoluto) a 46,67% (tempo de pré-cópula).

Os coeficientes de variação de cada constituição mostram também variação da contribuição de seus componentes para o valor adaptativo total. Três constituições apresentaram coeficientes de variação baixos, entre 7,01% e 9,35% (COSCOS = 8,83%, BRACOS = 7,01% e COSCOL = 9,35%), e quatro constituições os mais altos, entre 31,13% e 47,53% (BRABRA = 34,02%, COLCOL = 47,53%, COSMEX = 31,13% e MEXCOS = 31,69%); os das demais estão compreendidos entre 14,80% e 25,97% (MEXMEX = 14,80%, BRACOL = 16,62%, COLBRA = 19,22%, COSBRA = 23,90%, BRAMEX = 16,62%, MEXBRA = 15,32%, COLCOS = 15,84%, COLMEX = 19,22% e MEXCOL = 25,97%).

A contribuição relativa das frações para o valor adaptativo total mostra variações da importância de cada uma para o conjunto das 16 constituições e também das quatro frações em cada constituição (Figuras 7 a 9). A ordem de grandeza dos índices AS', P', TD' e DPE' pode ser resumida do seguinte modo, para as três classes de constituições cromossômicas:

classe A - BRABRA: $DPE' > TD' > AS' \cong P'$
 COLCOL: $DPE' > P' > TD' > AS'$
 COSCOS: $AS' \cong DPE' > P' > TD'$
 MEXMEX: $AS' \cong DPE' \cong TD' \cong P'$

classe B - BRACOL: $DPE' > P' \cong TD' > AS'$
 COLBRA: $AS' > P' > TD' \cong DPE'$
 BRACOS: $P' \cong TD' \cong DPE' \cong AS'$
 COSBRA: $AS' > TD' \cong P' > DPE'$
 BRAMEX: $AS' \cong TD' > P' \cong DPE'$
 MEXBRA: $AS' > TD' \cong DPE' > P'$
 classe C - COLCOS: $AS' > P' \cong DPE' \cong TD'$
 COSCOL: $DPE' \cong TD' \cong P' \cong AS'$
 COLMEX: $P' > TD' \cong AS' \cong DPE'$
 MEXCOL: $P' > TD' \cong DPE' \cong AS'$
 COSMEX: $AS' > TD' > DPE' > AS'$
 MEXCOS: $AS' > TD' > P' \cong DPE'$

Verifica-se que a fração Atividade Sexual apresentou a maior contribuição relativa para o valor adaptativo total em seis constituições cromossômicas (COLBRA = 28,91%, COSBRA = 28,99%, MEXBRA = 27,84%, COLCOS = 29,11%, COSMEX = 33,21% e MEXCOS = 34,86%) e a Progenie em duas (COLMEX = 27,07% e MEXCOL = 29,37%), enquanto a fração Duração do Período de Emergência, em três (BRABRA = 37,35%, COLCOL = 32,3% e BRACOL = 28,55%).

Tabela 20. Índices de adaptação das frações Atividade Sexual (AS'), Progenies (P'), Tempo de Desenvolvimento (TD') e Duração de Emergência (DPE') e Total (W') para as 16 constituições cromossômicas.

Constituição Cromossômica	AS'	P'	TD'	DPE'	W'	
					Absoluto	Relativo
BRABRA	0,736	0,108	1,836	5,119	0,747	0,038
COLCOL	0,332	4,588	3,381	3,764	19,384	1,000
COSCOS	1,493	2,065	1,831	1,434	8,095	0,418
MEXMEX	1,200	0,540	0,726	0,726	0,341	0,018
BRACOL	0,362	1,654	1,650	1,579	1,560	0,080
COLBRA	2,148	1,904	1,461	1,067	6,376	0,329
BRACOS	0,714	1,435	1,106	0,977	1,107	0,057
COSBRA	1,539	0,224	0,643	0,659	0,146	0,008
BRAMEX	0,830	0,150	0,586	0,621	0,045	0,007
MEXBRA	1,137	0,146	0,581	0,663	0,064	0,008
COLCOS	2,242	1,503	1,192	1,066	4,282	0,221
COSCOL	0,546	1,056	1,338	1,119	0,863	0,044
COLMEX	0,935	1,959	1,241	0,872	1,982	0,102
MEXCOL	0,601	3,001	0,815	0,698	1,026	0,053
COSMEX	2,362	0,030	0,409	0,592	0,017	0,001
MEXCOS	3,205	0,090	0,494	0,555	0,079	0,004
$\bar{X}$	1,220	1,278	1,201	1,374		
$S\bar{X}$	0,216	0,318	0,375	0,315		
CV	0,708	0,994	0,622	0,917		

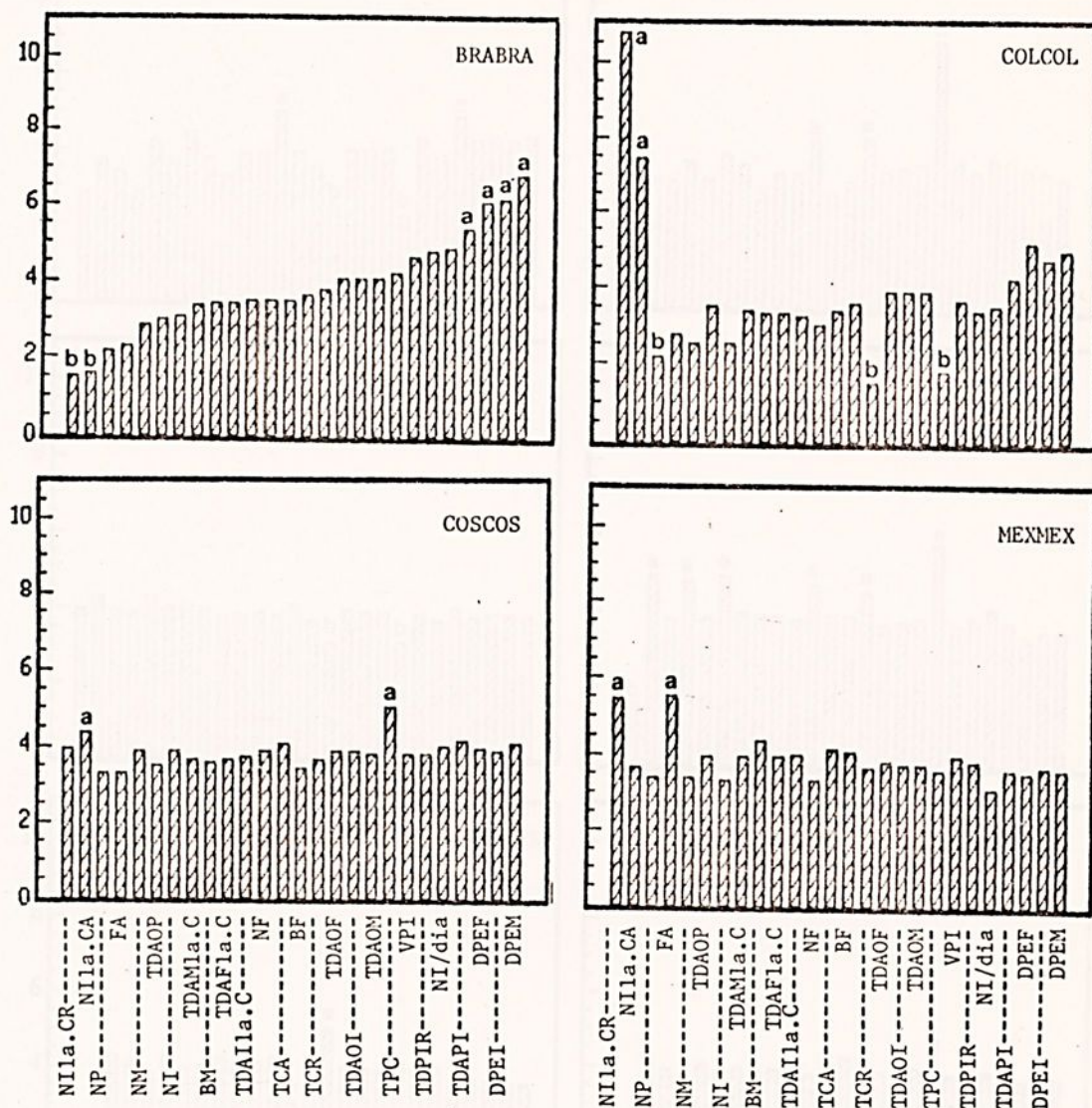


Figura 4. Contribuições relativas, em ordenada (percentagem), de 26 componentes para o valor adaptativo total, das constituições cromossômicas da classe A (a e b destacam contribuições altas e baixas, respectivamente).

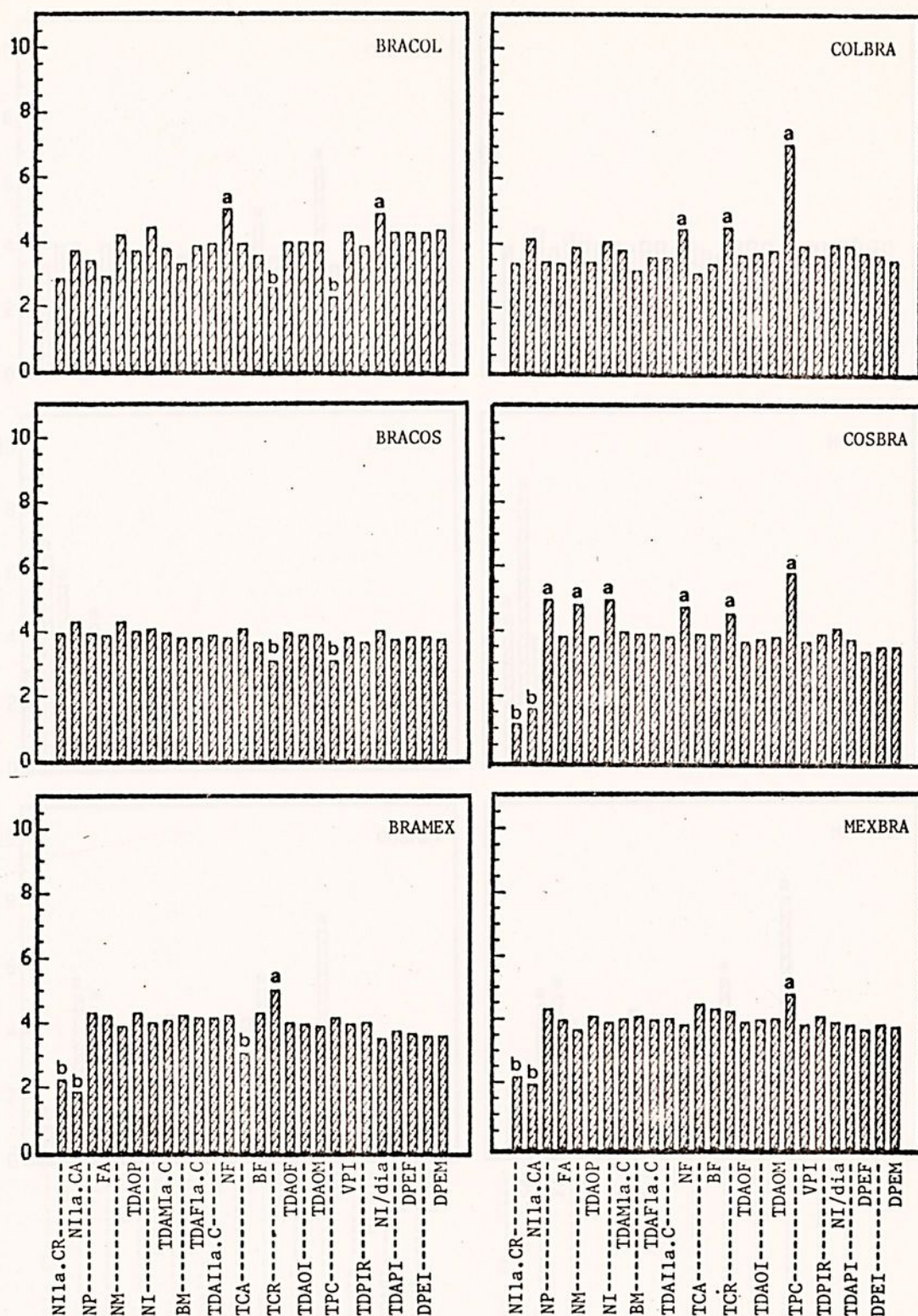


Figura 5. Contribuições relativas, em ordenada (porcentagem), de 26 componentes para o valor adaptativo total, das constituições cromossômicas da classe B (a e b destacam contribuições altas e baixas, respectivamente).

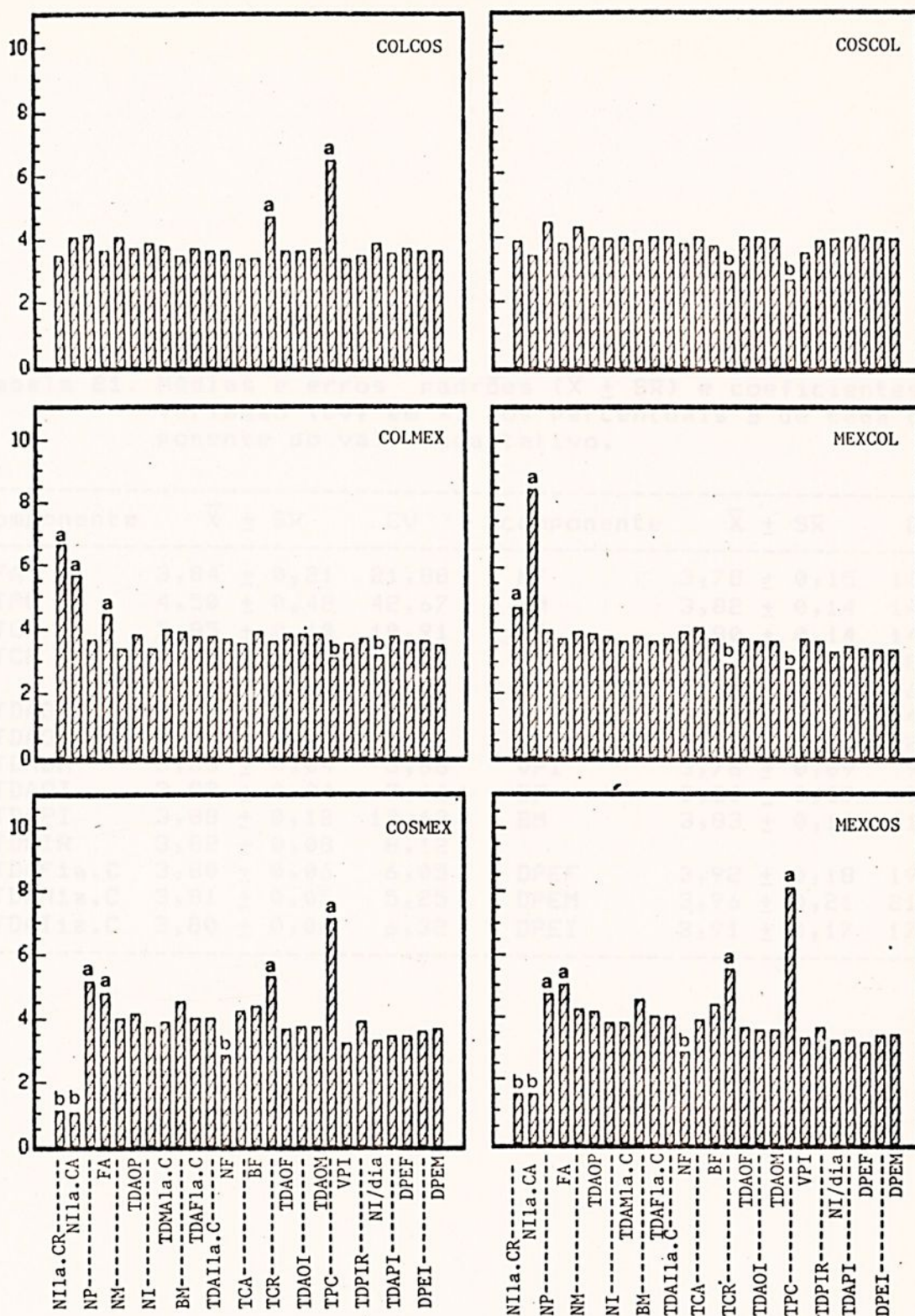


Figura 6. Contribuições relativas, em ordenada (percentagem), de 26 componentes para o valor adaptativo total, das constituições cromossômicas da classe C (a e b destacam contribuições altas e baixas, respectivamente).

Tabela 21. Médias e erros padrões ($\bar{X} \pm S\bar{X}$) e coeficientes de variação (CV, em %) dos percentuais B de cada componente do valor adaptativo.

componente	$\bar{X} \pm S\bar{X}$	CV	componente	$\bar{X} \pm S\bar{X}$	CV
FA	3,84 $\pm$ 0,21	21,88	NF	3,78 $\pm$ 0,15	16,14
TPC	4,50 $\pm$ 0,48	42,67	NM	3,82 $\pm$ 0,14	14,92
TCA	3,85 $\pm$ 0,10	10,91	NI	3,80 $\pm$ 0,14	14,21
TCR	3,85 $\pm$ 0,27	27,79	NI1a.CA	3,67 $\pm$ 0,53	58,04
			NI1a.CR	3,66 $\pm$ 0,61	66,94
TDAOP	3,90 $\pm$ 0,11	11,54	NI/dia	3,78 $\pm$ 0,14	14,28
TDAOF	3,83 $\pm$ 0,04	3,92	NP	3,84 $\pm$ 0,22	22,40
TDAOM	3,83 $\pm$ 0,04	3,66	VPI	3,76 $\pm$ 0,09	9,84
TDAOI	3,82 $\pm$ 0,04	3,66	BF	3,80 $\pm$ 0,09	9,47
TDAPI	3,88 $\pm$ 0,12	12,63	BM	3,83 $\pm$ 0,11	11,23
TDPIR	3,82 $\pm$ 0,08	8,12			
TDAF1a.C	3,80 $\pm$ 0,06	6,05	DPEF	3,92 $\pm$ 0,18	19,11
TDAM1a.C	3,81 $\pm$ 0,05	5,25	DPEM	3,96 $\pm$ 0,21	21,72
TDAl1a.C	3,80 $\pm$ 0,06	6,32	DPEI	3,91 $\pm$ 0,17	17,39

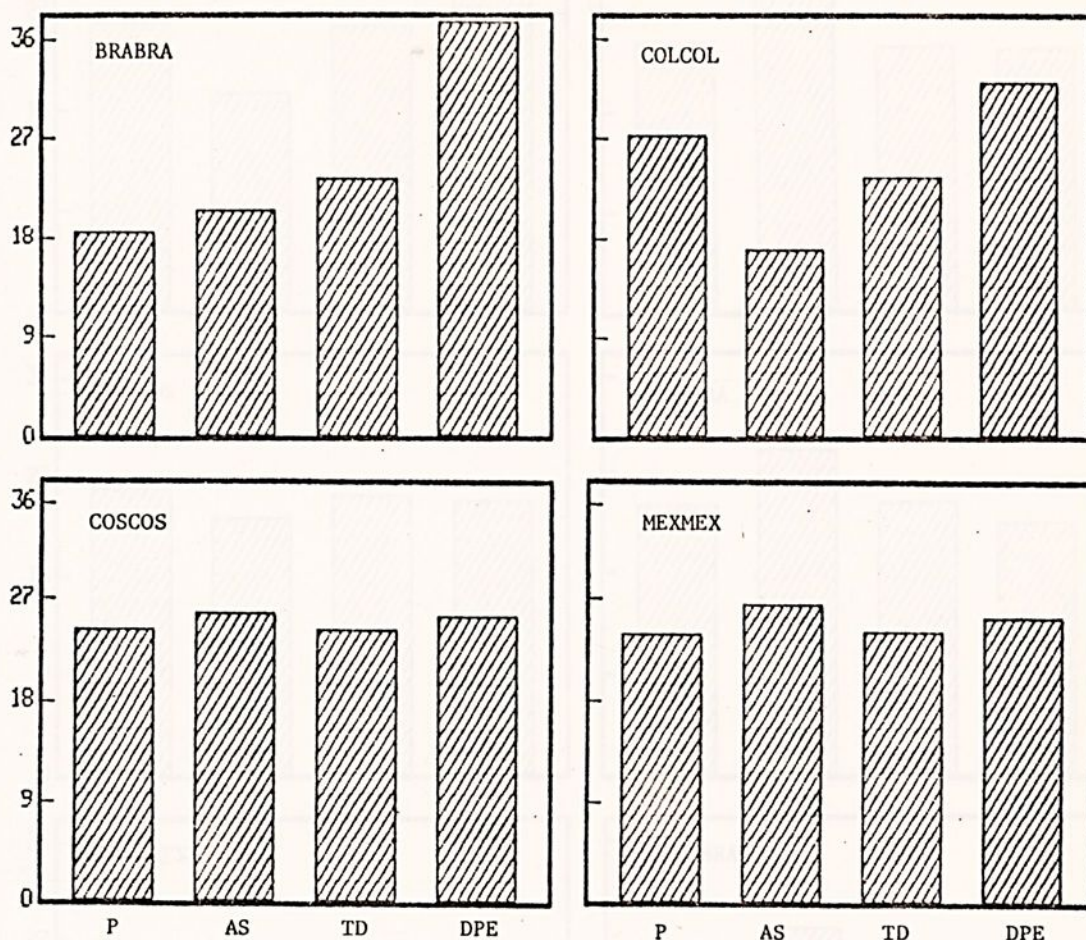


Figura 7. Contribuições relativas, em ordenada (percentagem), determinadas por 26 componentes agrupados nas respectivas frações do valor adaptativo total, das constituições cromossômicas da classe A.

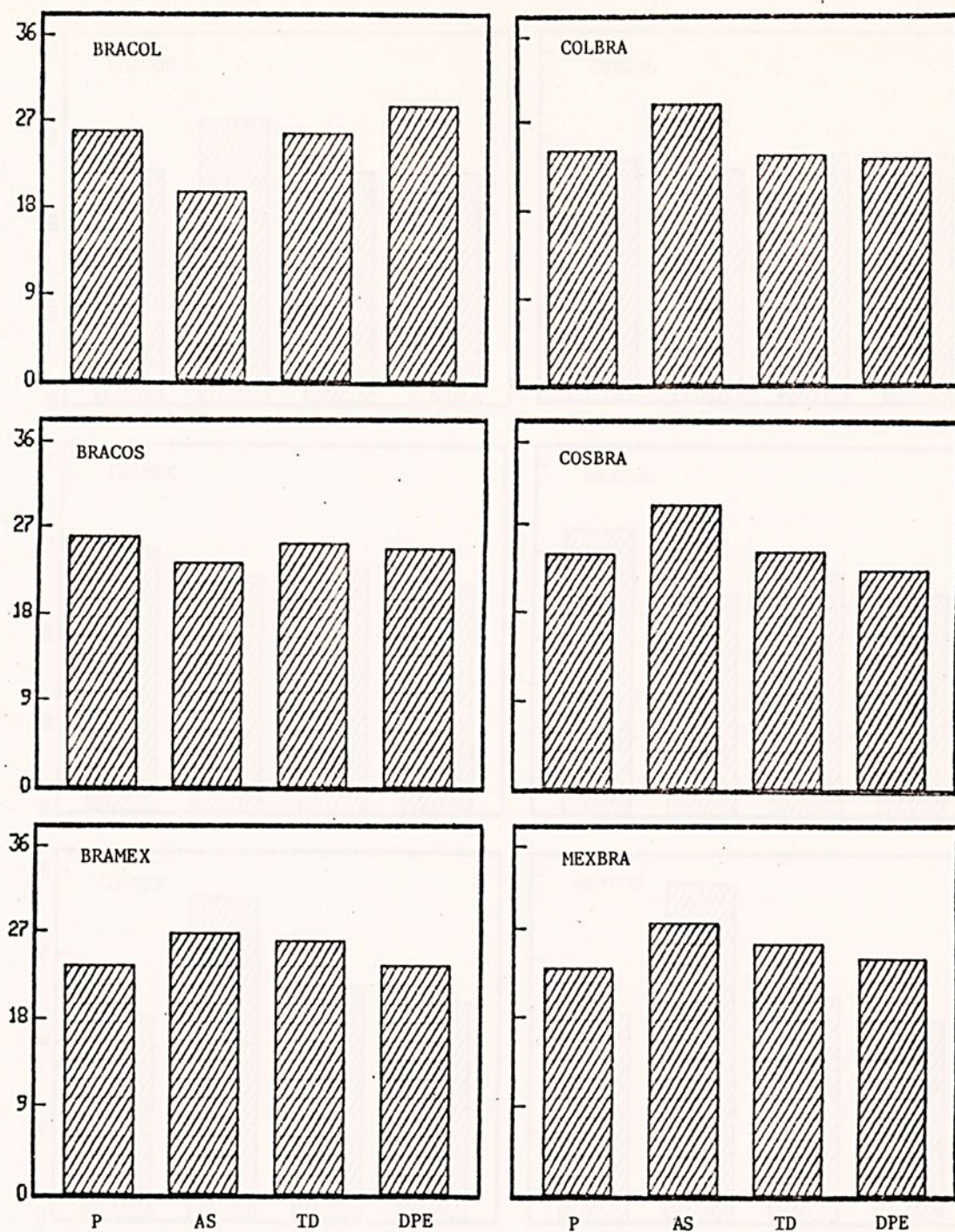


Figura 8. Contribuições relativas, em ordenada (porcentagem), determinadas por 26 componentes agrupados nas respectivas frações do valor adaptativo total, das constituições cromossômicas da classe B.

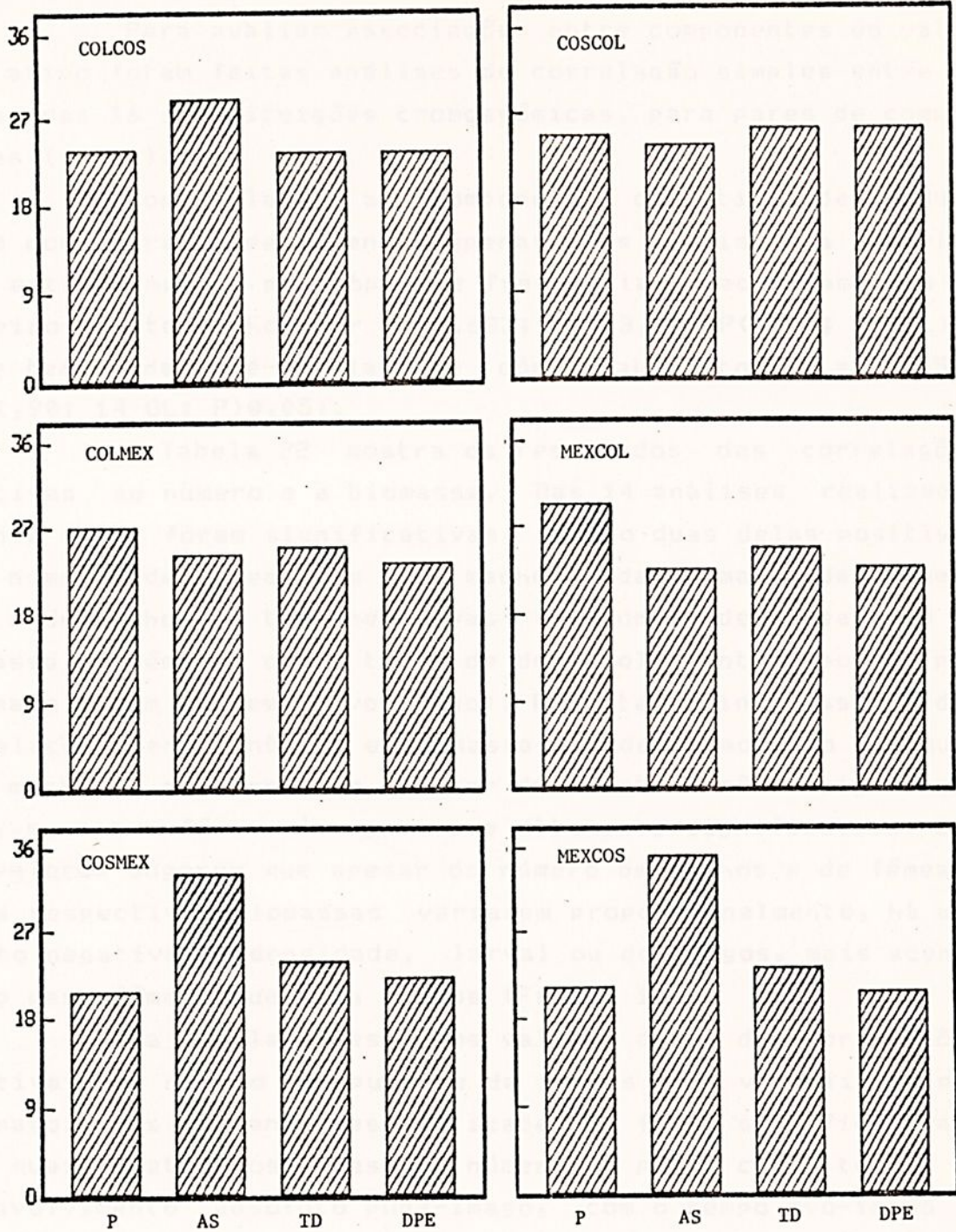


Figura 9. Contribuições relativas, em ordenada (percentagem), determinadas por 26 componentes agrupados nas respectivas frações do valor adaptativo total, das constituições cromossômicas da classe C.

D. Correlações

Para avaliar associações entre componentes do valor adaptativo foram feitas análises de correlação simples entre as médias das 16 constituições cromossômicas, para pares de componentes (14 GL).

Com relação aos componentes da atividade sexual foram consideradas pertinentes apenas duas análises da correlação: entre tempo de pré-cópula e frequência de acasalamentos no primeiro quarto de hora ($r = -0,683$; $t = 3,50$; $P < 0,01$; 14 GL) e entre tempos de pré-cópula e de cópula absoluto ($r = -0,452$; $t = 1,90$; 14 GL; $P > 0,05$).

A Tabela 22 mostra os resultados das correlações relativas ao número e à biomassa. Das 14 análises realizadas somente cinco foram significativas, sendo duas delas positivas (do número de fêmeas com o de machos e da biomassa de fêmeas com a de machos) e três negativas (do número de fêmeas com a biomassa de fêmeas, com o tempo de desenvolvimento absoluto pupa-imago e com o tempo ovo-imago). Resultado interessante das correlações entre número e biomassa prende-se ao fato de que, para machos, o valor de r , apesar de negativo não é significativo, mas para fêmeas é negativo e altamente significativo. Estes valores sugerem que apesar do número de machos e de fêmeas e das respectivas biomassas variarem proporcionalmente, há um efeito negativo da densidade, larval ou de imagos, mais acentuado para fêmeas que para machos (Figura 10).

Na Tabela 23 estão os valores de r , das correlações relativas aos número de pupas e de imagos e da viabilidade pupa-imago. Das 29 análises realizadas 12 foram significativas, das quais quatro positivas (do número de pupas com o tempo de desenvolvimento absoluto pupa-imago, com o tempo ovo-imago e com a duração do período de emergência de imagos; e da viabilidade pupa-imago com o número de imagos/dia) e oito negativas (do número de pupas com a viabilidade pupa-imago e com o número de imagos/dia; do número de imagos da primeira contagem absoluto com o tempo de desenvolvimento de imagos da primeira contagem; do número de imagos/dia com o tempo de desenvolvimento pupa-imago absoluto e com o tempo de desenvolvimento ovo-imago; e da viabilidade pupa-imago com os tempos de desenvolvimento

pupa-imago, absoluto e relativo e com o ovo-imago).

Das correlações entre número de pupas e viabilidade, tempo de desenvolvimento pupa-imago, duração do período de emergência evidencia-se o efeito da densidade larval na expressão desses componentes (Figura 11). A rara ocorrência de apenas algumas larvas, quando as pupas foram contadas, indica correspondência quase perfeita entre número de larvas e pupas.

A Tabela 24 contém os valores de r das correlações dos tempos de desenvolvimento e da duração do período de emergência. Das 19 análises realizadas, 15 foram significativas, das quais apenas duas negativas (do tempo de desenvolvimento absoluto ovo-pupa com o tempo de desenvolvimento de imagos da primeira contagem e do tempo de desenvolvimento pupa-imago relativo com o número de imagos/dia), 12 positivas do tempo de desenvolvimento (do absoluto pupa-imago com o ovo-imago e com a duração do período de emergência dos imagos; do absoluto ovo-fêmea com o respectivo ovo-macho, com o das fêmeas da primeira contagem e com a duração do período de emergência das fêmeas; do absoluto ovo-macho com o dos machos da primeira contagem e com a duração do período de emergência dos machos; do absoluto ovo-imago com o pupa-imago relativo, com o dos imagos da primeira contagem e com a duração do período de emergência dos imagos; do pupa-imago relativo com a duração do período de emergência dos imagos; e do absoluto das fêmeas da primeira contagem com o respectivo dos machos) e uma, também positiva, da duração do período de emergência, de fêmeas com a de machos (Figuras 12 e 13).

Como meio de comparar as contribuições dos componentes (percentuais B) nas constituições, foram feitas análises de correlação entre todos os pares de constituições cromossômicas (Apêndice 6).

Admitiu-se a ausência de correlação como indicativa de expressões diferentes do conjunto dos 26 componentes nas duas constituições cromossômicas correlacionadas, a existência de correlação positiva como correspondência e, negativa, como correspondência inversa da contribuição dos componentes.

A Tabela 25 mostra as frequências de valores de r superiores a 0,388 ($P = 0,05$) ou a 0,495 ($P = 0,01$). Estes úl-

timos, em número de 53, foram tomados como indicando correlação forte, quando superiores a 0,7. Destes, 13 foram positivos e 10 negativos (Tabela 26).

Nos 13 pares de constituições cromossômicas positivamente associadas estão presentes cromossomos procedentes do Brasil, da Costa Rica e do México, enquanto os da Colômbia em apenas quatro. Por outro lado, cromossomos da Colômbia estão presentes nos 10 pares de constituições associadas negativamente. Estes resultados sugerem correspondência dos complementos cromossômicos **BRA**, **COS** e **MEX** na expressão do grau de contribuição de cada componente para o valor adaptativo total, os quais diferenciam-se como um grupo em relação ao complemento cromossômico **COL** (Figuras 14 a 23).

Tabela 22. Correlações entre médias das 16 constituições cromossômicas para componentes do número e biomassa da progênie (t para significância de r; *: $P<0,05$; **: $P<0,01$).

Componentes			r	t(14)
NF	vs	NM	0,509	2,21*
	vs	BF	-0,744	4,58**
	vs	TDAPI	-0,505	2,19*
	vs	TDAOF	-0,445	1,86
	vs	TDAOI	-0,512	2,23*
	vs	TDAF1a.C	-0,479	2,04
NM	vs	BM	-0,305	1,20
	vs	TDAPI	0,167	0,63
	vs	TDAOM	0,078	0,29
	vs	TDAOI	0,102	0,38
	vs	TDAM1a.C	-0,329	1,30
BF	vs	BM	0,755	4,31**
	vs	TDAOF	0,285	1,11
BM	vs	TDAOM	0,454	1,91

Figura 10. Correlações entre médias de componentes do valor adaptativo das 16 constituições cromossômicas.

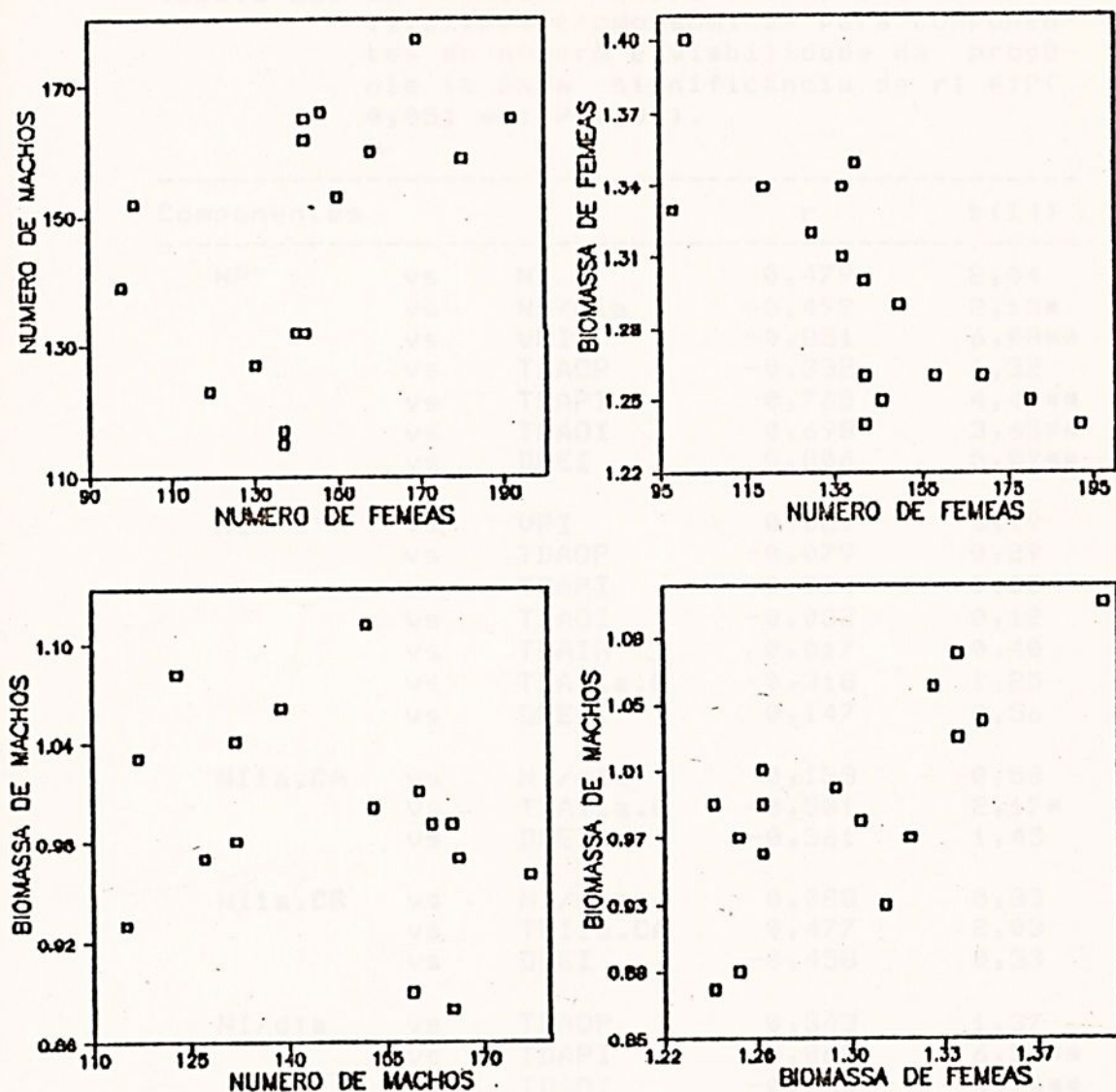


Figura 10. Correlações entre médias de componentes do valor adaptativo, das 16 constituições cromossômicas.

Tabela 23. Correlações entre médias das 16 constituições cromossômicas para componentes do número e viabilidade da progênie (t para significância de r; *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$).

Componentes			r	t(14)
NP	vs	NI	0,479	2,04
	vs	NI/dia	-0,499	2,15*
	vs	VPI	-0,851	6,08**
	vs	TDAOP	-0,332	1,32
	vs	TDAPI	0,768	4,49**
	vs	TDAOI	0,698	3,65**
	vs	DPEI	0,806	5,09**
NI	vs	VPI	0,029	0,19
	vs	TDAOP	-0,079	0,29
	vs	TDAPI	-0,014	0,05
	vs	TDAOI	-0,032	0,12
	vs	TDAIR	0,017	0,40
	vs	TDAl1a.C	-0,318	1,25
	vs	DPEI	0,147	0,56
NI1a.CA	vs	NI/dia	0,153	0,58
	vs	TDAl1a.C	-0,501	2,17*
	vs	DPEI	-0,361	1,45
NI1a.CR	vs	NI/dia	0,088	0,33
	vs	TDI1a.CA	0,477	2,03
	vs	DPEI	-0,458	0,33
NI/dia	vs	TDAOP	0,343	1,37
	vs	TDAPI	-0,863	6,39**
	vs	TDAOI	-0,784	4,70**
	vs	TDAl1a.C	-0,328	1,30
VPI	vs	NI/dia	0,815	5,26**
	vs	TDAOP	0,356	1,42
	vs	TDAPI	-0,913	8,38**
	vs	TDAOI	-0,838	5,74**
	vs	TDPIR	-0,893	7,44**

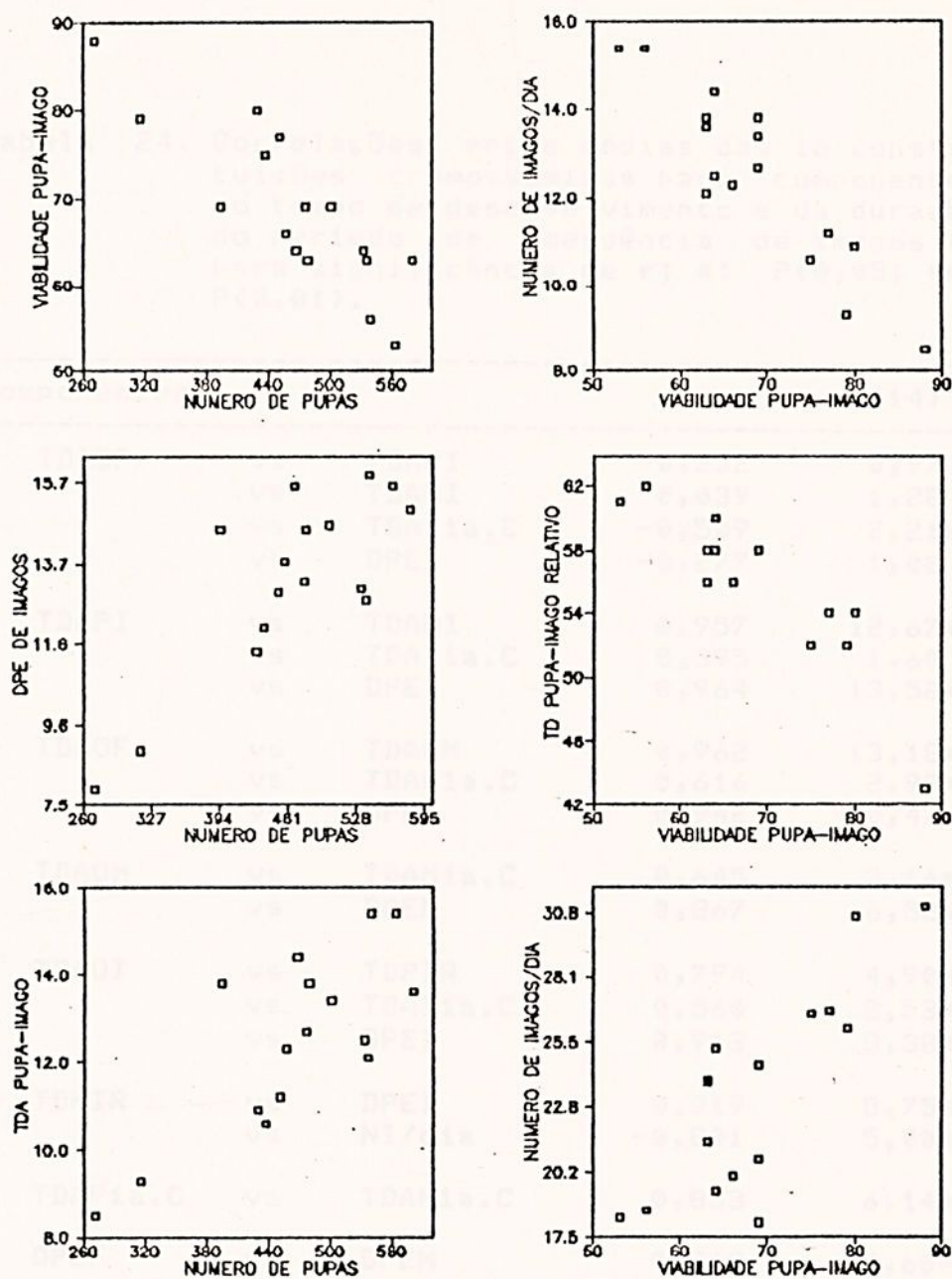


Figura 11. Correlações entre médias de componentes do valor adaptativo, das 16 constituições cromossômicas.

Tabela 24. Correlações entre médias das 16 constituições cromossômicas para componentes do tempo de desenvolvimento e da duração do período de emergência de imagos (t para significância de r ; *: $P(0,05$; **: $P(0,01)$).

Componentes			r	$t(14)$
TDAOP	vs	TDAPI	-0,252	0,97
	vs	TDAOI	0,039	1,22
	vs	TDAI1a.C	-0,509	2,21*
	vs	DPEI	-0,277	1,08
TDAPI	vs	TDAOI	0,957	12,67**
	vs	TDAI1a.C	0,395	1,60
	vs	DPEI	0,964	13,58**
TDAOF	vs	TDAOM	0,962	13,18**
	vs	TDAF1a.C	0,616	2,93*
	vs	DPEF	0,942	10,47**
TDAOM	vs	TDAM1a.C	0,645	3,16*
	vs	DPEM	0,867	6,52**
TDAOI	vs	TDPIR	0,794	4,90**
	vs	TDAI1a.C	0,560	2,53*
	vs	DPEI	0,913	8,38**
TDPIR	vs	DPEI	0,919	8,75**
	vs	NI/dia	-0,801	5,00**
TDAF1a.C	vs	TDAM1a.C	0,853	6,14**
DPEF	vs	DPEM	0,969	14,68**

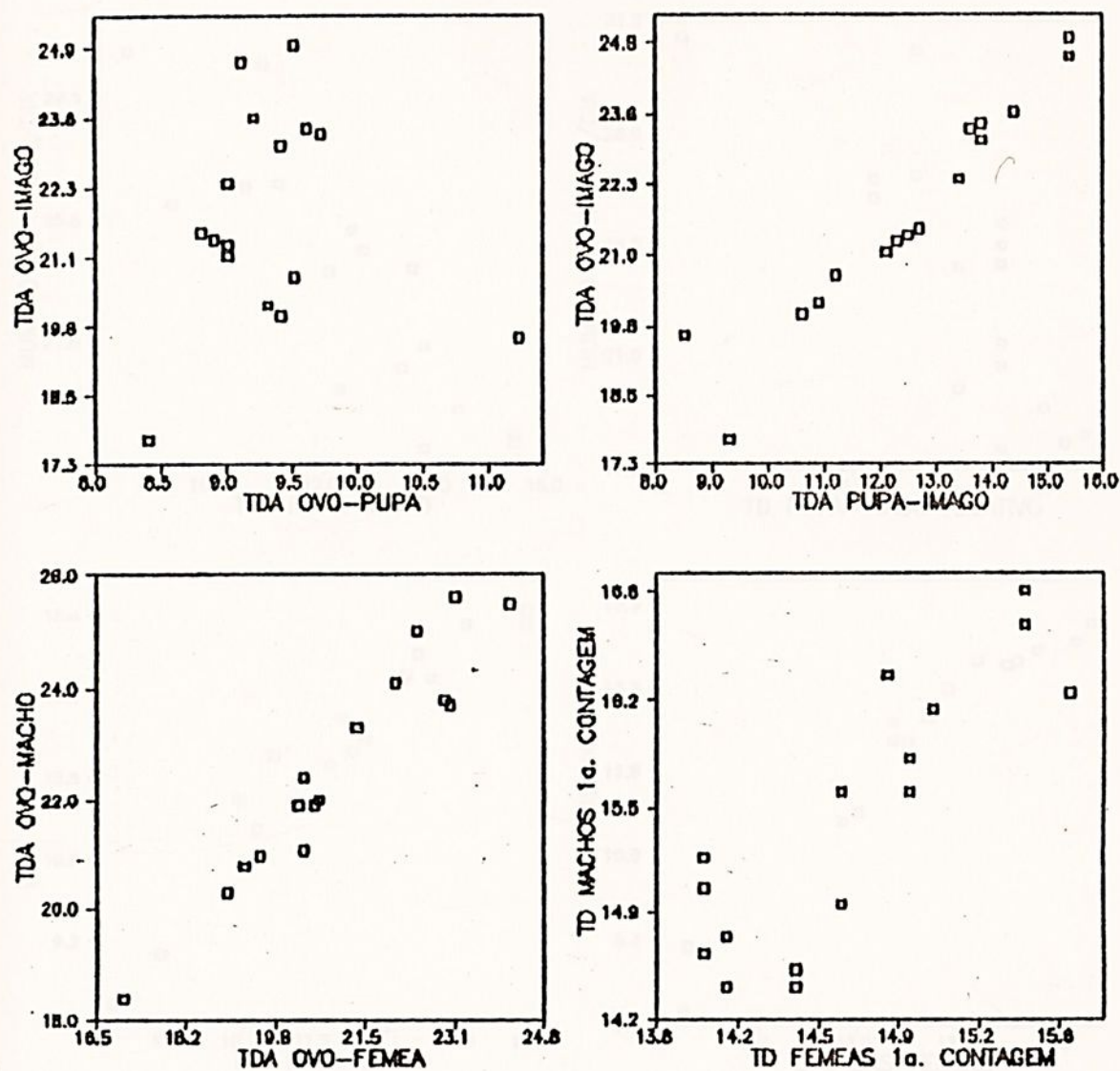


Figura 12. Correlações entre médias de componentes do valor adaptativo, das 16 constituições cromossômicas.

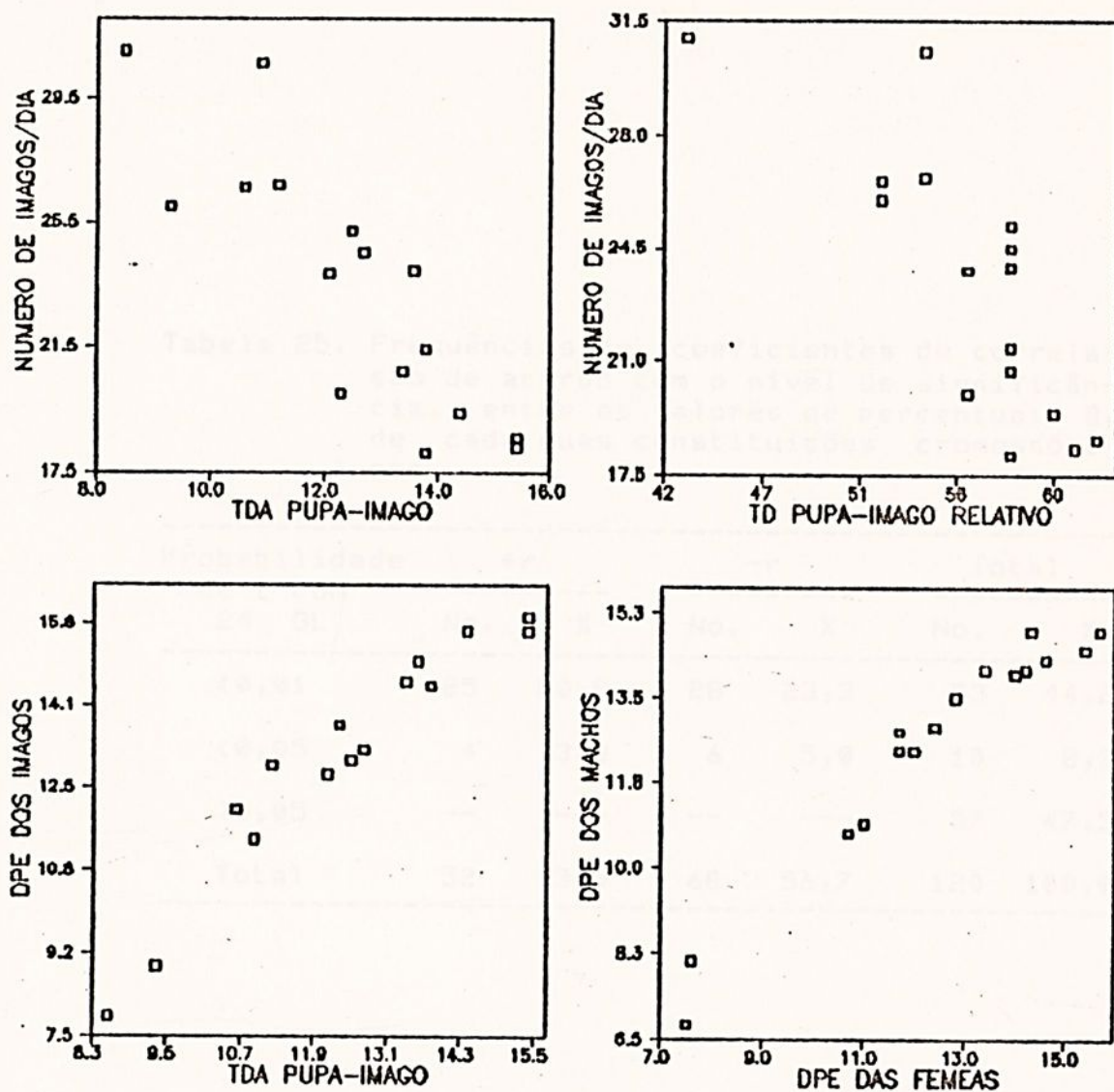


Figura 13. Correlações entre médias de componentes do valor adaptativo, das 16 constituições cromossômicas.

Tabela 25. Frequências de coeficientes de correlação de acordo com o nível de significância, entre os valores de percentuais B, de cada duas constituições cromossômicas.

Probabilidade de t com 24 GL	+r		-r		Total	
	No.	%	No.	%	No.	%
<0,01	25	20,8	28	23,3	53	44,2
<0,05	4	3,3	6	5,0	10	8,3
>0,05	--	---	--	---	57	47,5
Total	52	43,3	68	56,7	120	100,0

Tabela 26. Pares de constituições cromossômicas com coeficientes de correlação superiores a 0,7, entre os respectivos valores dos percentuais B.

correlações	$r > 0,7$	$r > 0,8$	$r > 0,9$
positivas	BRAMEXvsCOSBRA BRAMEXvsCOSMEX COLBRAvsCOSCOS COLCOSvsMEXCOS COSBRAvsMEXCOS MEXBRAvsMEXCOS	BRAMEXvsMEXBRA COLCOLvsCOLMEX COSBRAvsCOSMEX COSBRAvsMEXBRA COSMEXvsMEXBRA	COLBRAvsCOLCOS COSMEXvsMEXCOS
negativas	BRAMEXvsMEXCOL COLBRAvsCOSCOT COLCOLvsMEXCOS MEXBRAvsMEXCOL	BRAMEXvsCOLCOL COLCOLvsCOSMEX COLCOLvsMEXBRA COLMEXvsCOSBRA COLMEXvsMEXBRA	COLCOLvsCOSBRA

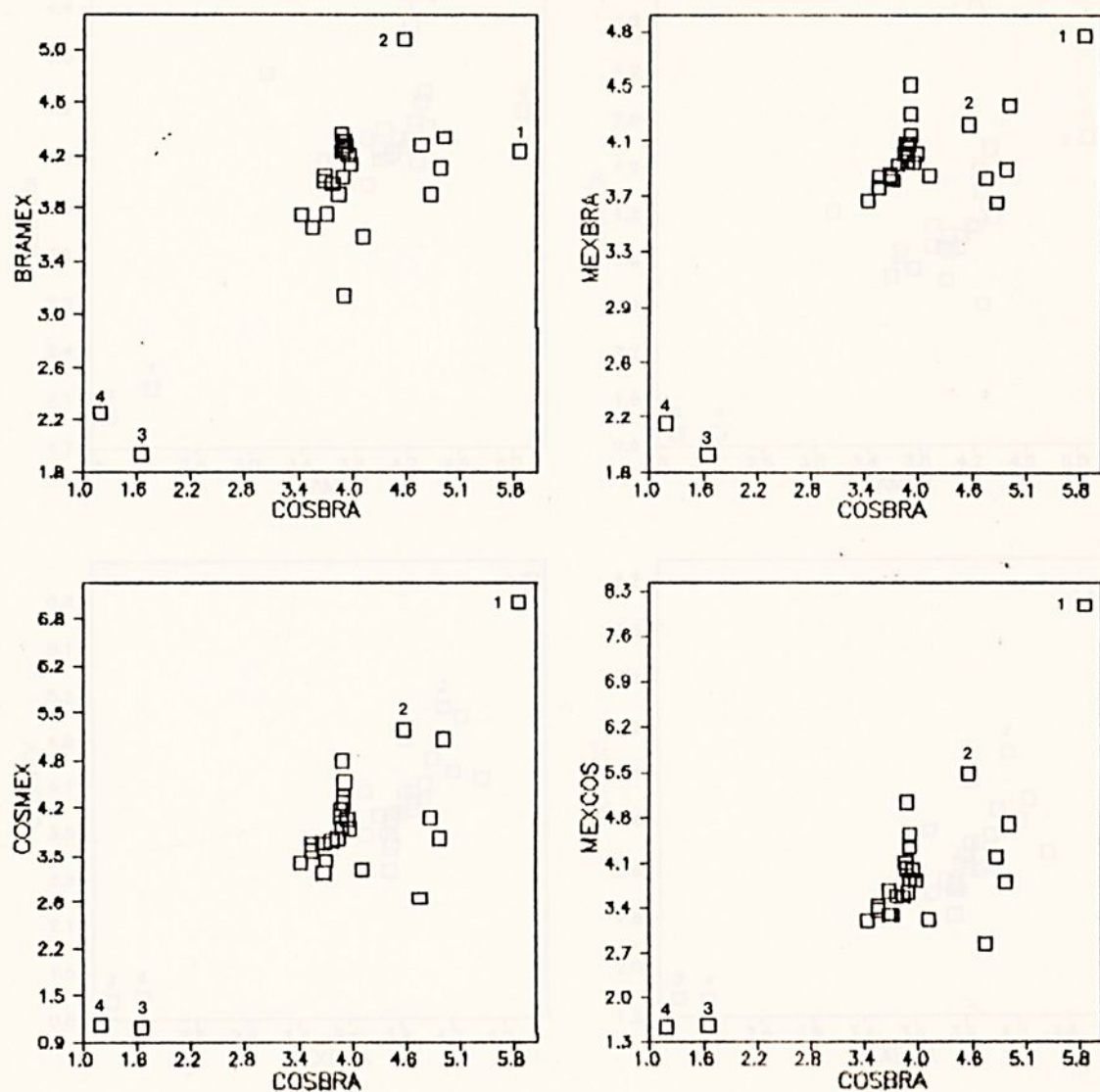


Figura 14. Correlações entre percentuais B de 26 componentes do valor adaptativo de constituições cromossômicas (1: TPC, 2: TCR, 3: NI1a.CA, 4: NI1a.CR).

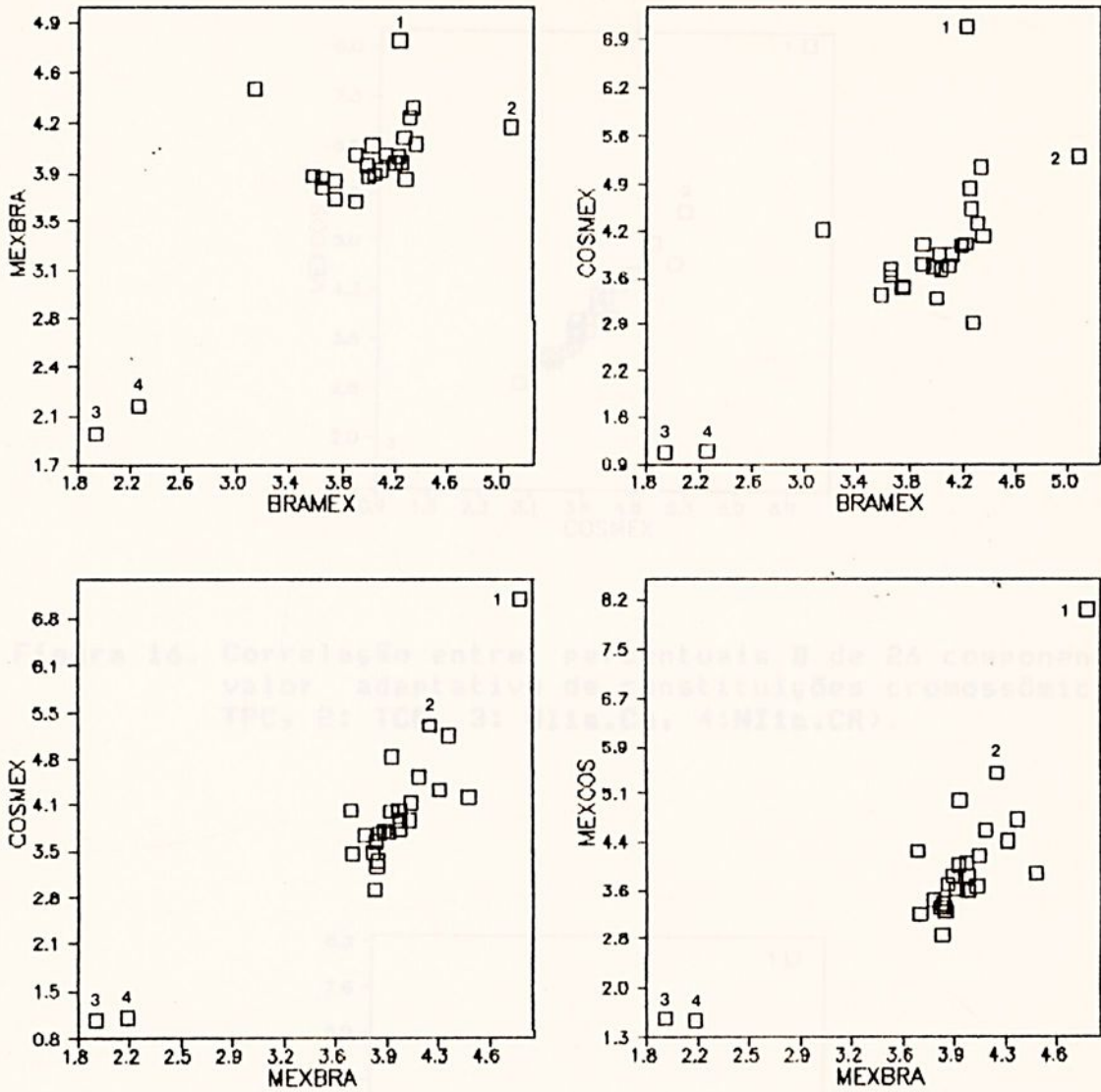


Figura 15. Correlações entre percentuais B de 26 componentes do valor adaptativo de constituições cromossômicas (1: TPC, 2: TCR, 3: NI1a.CA, 4: NI1a.CR).

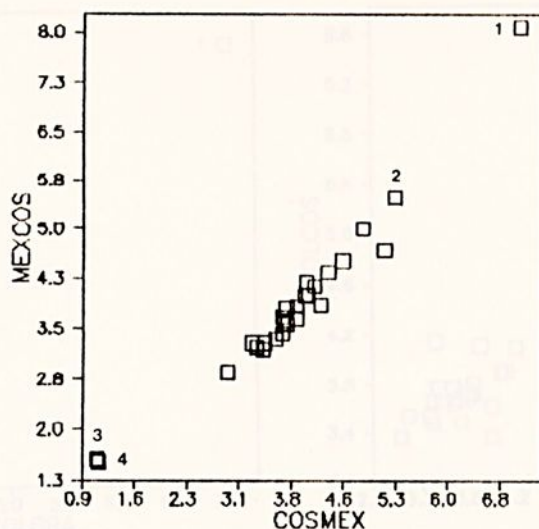


Figura 16. Correlação entre percentuais B de 26 componentes do valor adaptativo de constituições cromossômicas (1: TPC, 2: TCR, 3: NI1a.CA, 4: NI1a.CR).

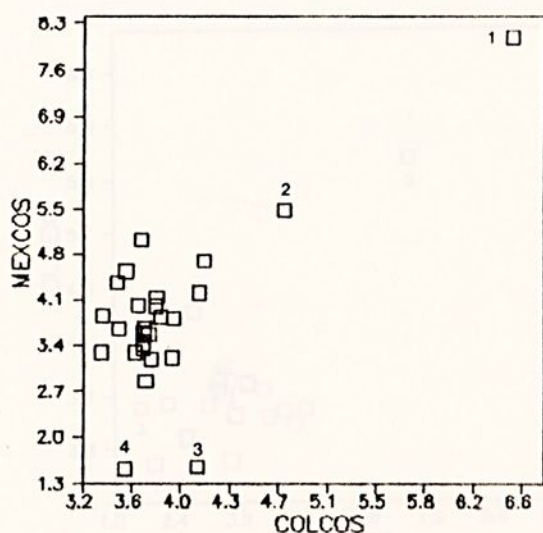


Figura 17. Correlação entre percentuais B de 26 componentes do valor adaptativo de constituições cromossômicas (1: TPC, 2: TCR, 3: NI1a.CA, 4: NI1a.CR).

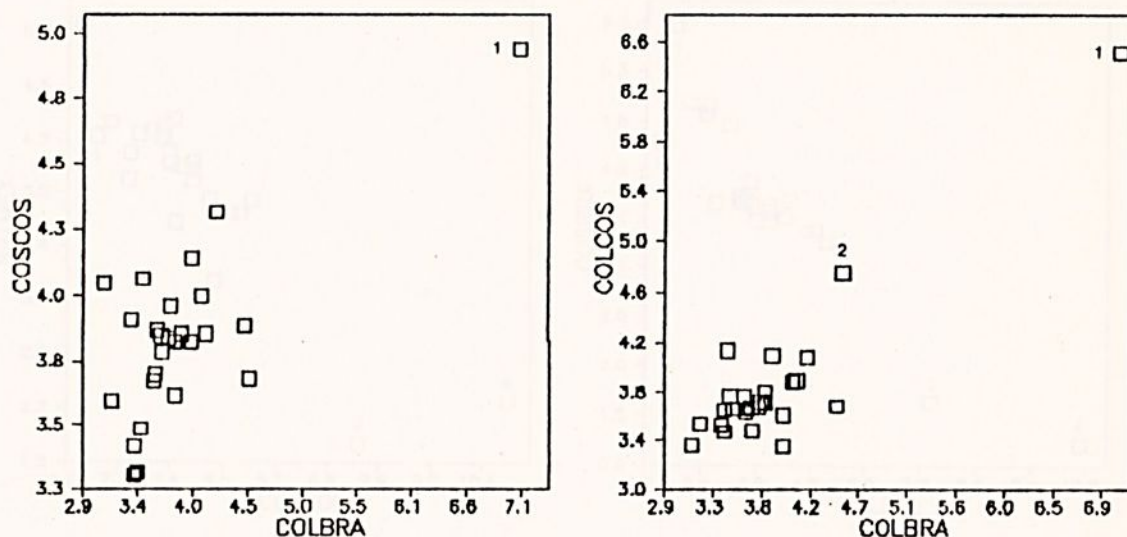


Figura 18. Correlações entre percentuais B de 26 componentes do valor adaptativo de constituições cromossômicas (1: TPC, 2: TCR).

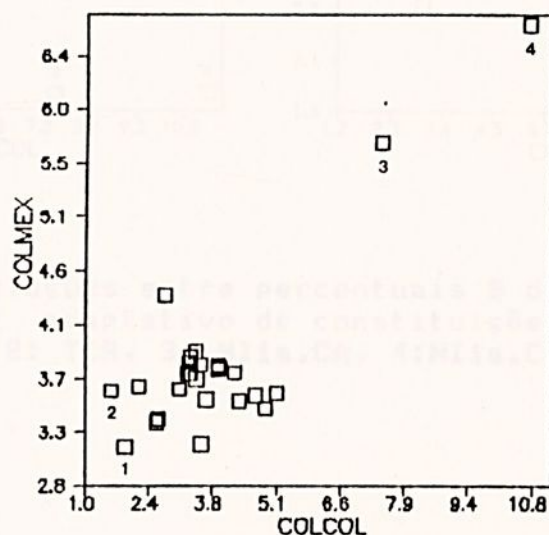


Figura 19. Correlação entre percentuais B de 26 componentes do valor adaptativo de constituições cromossômicas (1: TPC, 2: TCR, 3: NI1a.CA, 4: NI1a.CR).

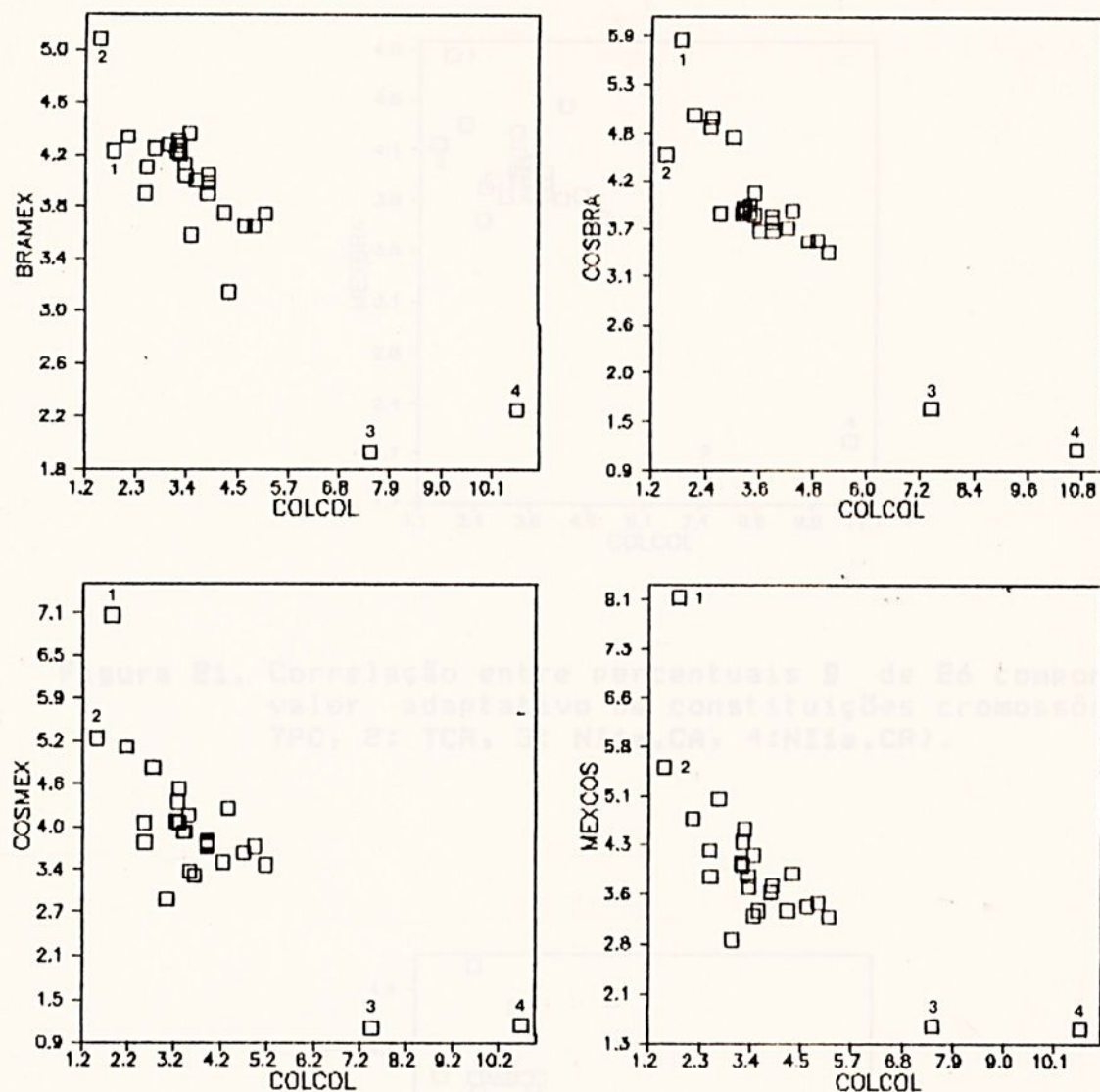


Figura 20. Correlações entre percentuais B de 26 componentes do valor adaptativo de constituições cromossômicas (1: TPC, 2: TCR, 3: NI1a.CA, 4: NI1a.CR).

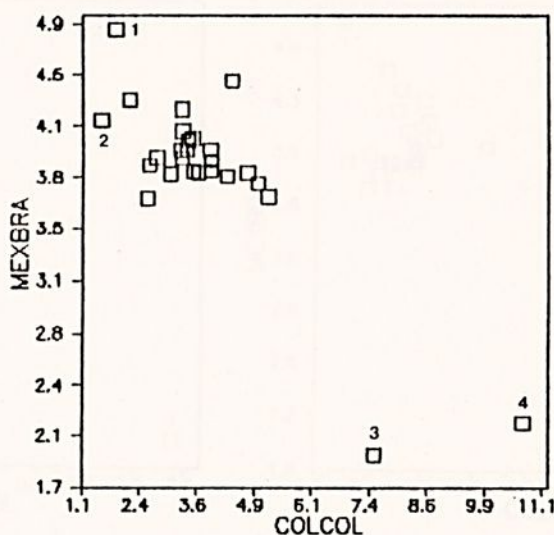


Figura 21. Correlação entre percentuais B de 26 componentes do valor adaptativo de constituições cromossômicas (1: TPC, 2: TCR, 3: NI1a.CA, 4: NI1a.CR).

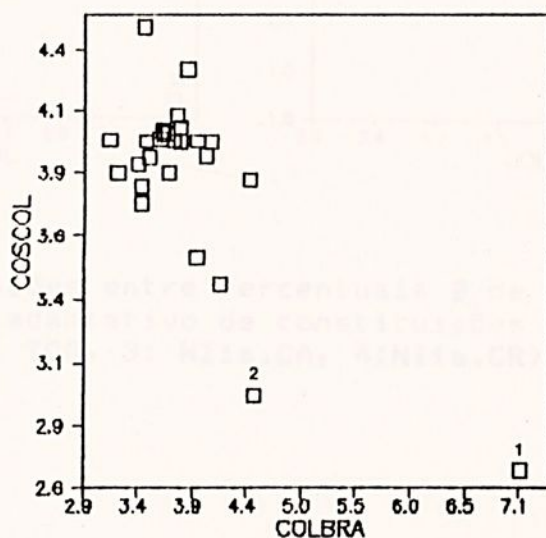


Figura 22. Correlação entre percentuais B de 26 componentes do valor adaptativo de constituições cromossômicas (1: TPC, 2: TCR).

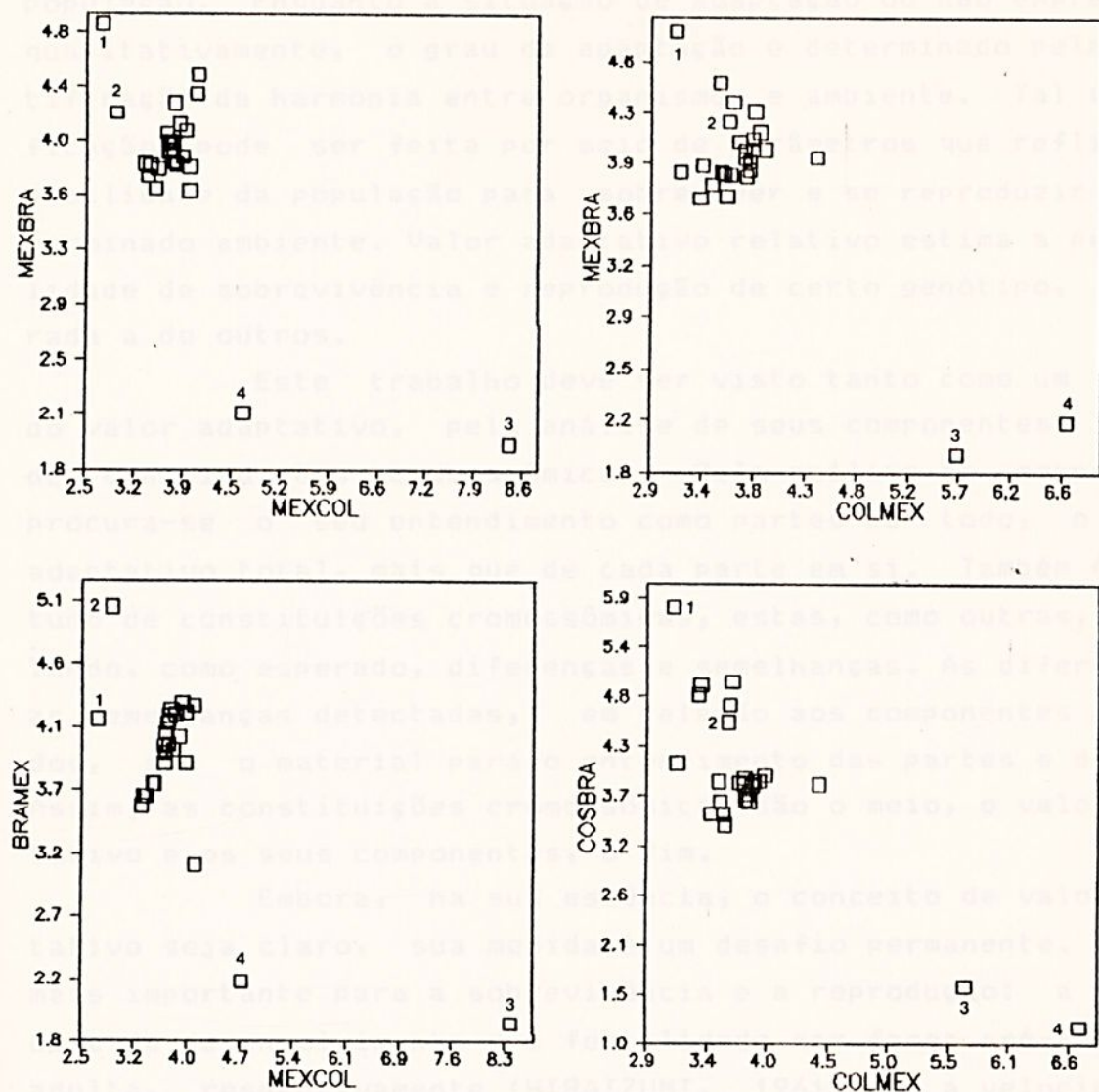


Figura 23. Correlações entre percentuais B de 26 componentes do valor adaptativo de constituições cromossômicas (1: TPC, 2: TCR, 3: NI1a.CA, 4: NI1a.CR).

IV. DISCUSSÃO

A essência do conceito de seleção natural é a eficiência reprodutiva diferencial dos genótipos presentes em uma população. Enquanto a situação de adaptação ou não expressa-se qualitativamente, o grau de adaptação é determinado pela quantificação da harmonia entre organismos e ambiente. Tal quantificação pode ser feita por meio de parâmetros que reflitam a habilidade da população para sobreviver e se reproduzir em determinado ambiente. Valor adaptativo relativo estima a probabilidade de sobrevivência e reprodução de certo genótipo, comparada a de outros.

Este trabalho deve ser visto tanto como um estudo do valor adaptativo, pela análise de seus componentes, como o de constituições cromossômicas. Pela análise de componentes procura-se o seu entendimento como partes do todo, o valor adaptativo total, mais que de cada parte em si. Também é o estudo de constituições cromossômicas, estas, como outras, desvelando, como esperado, diferenças e semelhanças. As diferenças e as semelhanças detectadas, em relação aos componentes estudados, são o material para o entendimento das partes e do todo. Assim, as constituições cromossômicas são o meio, o valor adaptativo e os seus componentes, o fim.

Embora, na sua essência, o conceito de valor adaptativo seja claro, sua medida é um desafio permanente. O que é mais importante para a sobrevivência e a reprodução: a velocidade de desenvolvimento e a fertilidade nas fases pré-adulta e adulta, respectivamente (HIRAIZUMI, 1961), ou a velocidade de acasalamento (EHRMAN & PARSONS, 1977), os componentes do estado pré-adulto ou do adulto?

Uma primeira resposta a essas perguntas é simples: depende do ambiente em que uma constelação genética se encontre, tanto quanto da constelação genética, nesse ambiente.

Todavia, a resposta é difícil, que até hoje não existe. Não há a pretensão de oferecer a resposta, mas apenas uma resposta. Para isso este trabalho teve sua parte experimental planejada em função da seguinte idéia: quanto maior o número de genótipos usados, para deles se medir a expressão do



maior número de componentes do valor adaptativo, guardadas as limitações determinadas pela exequibilidade da parte experimental, maior a probabilidade de, expondo-se a expressão de componentes, exporem-se padrões que identifiquem componentes de modo a estabelecer-se a importância relativa de cada um.

Muitos estudos têm examinado relações de genótipos a vários componentes do valor adaptativo, nos quais, geralmente, apenas um aspecto do ciclo vital é posto em foco.

Estudos que consideram pequeno número de componentes podem negligenciar outros que sejam básicos para o entendimento das diferenças entre genótipos, quanto ao valor adaptativo total. De acordo com HEDRICK & MURRAY (1983), não há garantia de que, se determinado genótipo é favorecido quanto a um componente do valor adaptativo, será relacionado do mesmo modo a outro componente.

Na literatura são encontradas apenas três referências sobre avaliação do grau de importância da contribuição de componentes para o valor adaptativo total. As duas primeiras são tentativas de avaliação do grau de importância de alguns componentes, baseadas em um sentimento estritamente pessoal que, deve-se entender, esteja apoiado na vivência dos pesquisadores que as propõem.

WILLS (1981), a partir de 289 estimativas de herdabilidade de pouco mais de 20 componentes do valor adaptativo, de aves domésticas, gado e suínos, reunidas por SPECTOR (1956, cf. WILLS, 1981), listou esses componentes no que lhe "pareceu ser a ordem decrescente de importância para o valor adaptativo", ao procurar relacionar maior herdabilidade com menor importância do componente, para o valor adaptativo total. FALCONER (1981) julgou, "do ponto de vista biológico", a importância relativa de componentes do valor adaptativo ao analisar relações entre a magnitude da herdabilidade e a natureza de um caráter.

A terceira referência é uma proposta de avaliação matemática do grau da contribuição de cada componente para o valor adaptativo total, apresentada por CARARETO & MOURÃO (1988a,b). A singularidade desta avaliação consistiu em dissociar o valor adaptativo total de três linhagens de *Drosophila*

prosaltans em numerosos componentes, cobrindo praticamente todo o ciclo biológico da espécie e, com as medidas desses componentes, compor índices representativos do valor adaptativo total. Os procedimentos experimentais tornaram possível avaliar, por aritmética simples, o grau de importância da contribuição de 23 componentes em três constelações de genes. Os resultados mostraram que diferentes componentes contribuem em distintos graus de importância nas três linhagens estudadas. As contribuições diferenciais foram consideradas como "estratégias de adaptação diversas, reflexo da diversidade genética e da procedência geográfica das linhagens".

Este trabalho é um estudo de 28 componentes do valor adaptativo, em 16 constelações de genes. O ideal seria fazer este estudo com número maior de genótipos diferentes, como o caminho da busca de um padrão - esse deve ser o caminho da busca de padrões, se padrões existem. Desse ponto de vista constrói-se a presente discussão do conceito alicerce do processo evolutivo, o conceito de adaptação biológica. A quantidade de dados obtidos é muito grande e as possibilidades de análise e de informações a serem extraídas dos mesmos são amplas.

Os acasalamentos são o elo de conexão entre as frequências genotípicas de uma geração com as da geração seguinte. Genótipos que controlam o comportamento de acasalamento devem ter função essencial no ajustamento dos sexos para a eficiência reprodutiva.

Em diferentes espécies de *Drosophila* o polimorfismo cromossômico tem considerável influência no comportamento e na velocidade dos acasalamentos (SPIESS & LANGER, 1961, 1964a,b; BRNCIC & KOREF-SANTIBANEZ, 1964; KAUL & PARSONS, 1965; PRAKASH, 1965, 1967; PARSONS & KAUL, 1966; SPIESS et al., 1966; SPIESS & SPIESS, 1967; SANTOS et al., 1986 e SINGH & CHATTERJEE, 1986). O controle genético do comportamento de acasalamento pode contribuir substancialmente para o valor adaptativo de populações de *Drosophila* (SPIESS & LANGER, 1964a).

O estudo da atividade sexual evidenciou diferenças marcantes entre as 16 constituições cromossômicas (Tabela 1). Embora marcantes as diferenças, pode-se visualizar efeitos consistentes de materiais genéticos.



As frequências de acasalamentos foram muito variáveis, com acasalamentos múltiplos apenas na linhagem procedente do México. As constituições híbridas, dos intercruzamentos com a linhagem do México, embora com valores intermediários entre as duas linhagens parentais, apresentaram frequências de acasalamentos superiores às das linhagens BRA, COL e COS.

Acasalamentos múltiplos são comuns em *Drosophila* (RICHMOND & EHRMAN, 1974; PYLE & GROMKO, 1978; PETIT et al., 1980 e TURNER & ANDERSON, 1983), mas não em um período inferior a uma hora, como observado na constituição MEXMEX. Embora comuns, ainda não é claro seu significado adaptativo. Para TURNER & ANDERSON (1983), acasalamentos repetidos para machos são uma forma de seleção sexual envolvendo competição entre machos e devem ser de pequena importância para o valor adaptativo ou para o estado-de-ser-adaptado da população como um todo; entretanto, para fêmeas, levam a maior produtividade e devem ser uma característica adaptativa para a população em que ocorrem.

Estudos que procuram um significado adaptativo para os acasalamentos múltiplos em *D. melanogaster* são conflitantes. LEFREVE & JONSSON (1962) e PROUT & BUNDGAARD (1977) não encontraram diferenças na produtividade de fêmeas com acasalamentos múltiplos ou únicos, mas PYLE & GROMKO (1978) verificaram maior produtividade, fecundidade e fertilidade de fêmeas que se acasalam repetidamente.

Não existem ainda dados concretos sobre possíveis diferenças genéticas relacionadas com acasalamentos múltiplos; entretanto, efeitos genéticos para tal característica não são de todo inesperados. PYLE & GROMKO (1981) obtiveram sucesso em experimentos de seleção para decréscimo do tempo para acasalamentos múltiplos de fêmeas de *D. melanogaster*.

Os acasalamentos múltiplos na linhagem do México, associados com a ocorrência quase geral de maior frequência de acasalamentos entre seus híbridos, podem ser dados sugestivos de condicionamento genético deste comportamento.

Dos trabalhos da literatura, sobre velocidade e tempos de acasalamento, este mais se aproxima, pela sua estrutura, dos estudos realizados com diferentes arranjos gênicos de *D. pseudoobscura* (SPIESS & LANGER, 1964b; KAUL & PARSONS,

1965; PARSONS & KAUL, 1966 e SPIESS et al., 1966), de *D. persimilis* (SPIESS & LANGER, 1964a e SPIESS & SPIESS, 1967), de *D. pavani* (BRNCIC & KOREF-SANTIBANEZ, 1964) e de *D. ananassae* (SINGH & CHATTERJEE, 1986). Os resultados desses trabalhos mostraram que, frequentemente, embora nem sempre, heterocariótipos para arranjos gênicos de mesma localidade apresentam maior velocidade de acasalamento ou menor tempo de cópula, que os respectivos homocariótipos.

SINGH & CHATTERJEE (1986) forneceram evidências de variabilidade interpopulacional com respeito à atividade de acasalamento de homo e heterocariótipos de três populações de *D. ananassae*. Para uma das populações, a velocidade de acasalamento dos heterocariótipos foi superior à dos homocariótipos, mas a eficiência para o acasalamento foi aproximadamente a mesma, para homo e heterocariótipos, nas outras duas.

A velocidade de acasalamento, neste trabalho, pode ser avaliada em relação a duas medidas: a frequência de acasalamentos no primeiro quarto de hora e o tempo de pré-cópula. As duas medidas são concordantes, tanto que a correlação entre elas é negativa ($r = -0,683$; $P < 0,01$).

A importância da velocidade de acasalamento do macho foi demonstrada por FULKER (1966) em *D. melanogaster* e por PRAKASH (1967) em *D. robusta*: machos que se acasalam mais velozmente não apenas apresentam menor período de latência como acasalam-se mais frequentemente e produzem maior número de descendentes. De acordo com SHERWIN (1975), quanto mais cedo a fêmea se acasala, mais cedo ela produz ovos e maior será a probabilidade de um segundo acasalamento. Este componente deve, segundo esses autores, ter alto valor adaptativo.

Os resultados da velocidade de acasalamento quanto à superioridade dos heterozigotos mostram, em relação aos dados da literatura, concordâncias e discordâncias, as quais também são referidas na própria literatura. Foi observada uma redução marcante do tempo de pré-cópula evidenciando maior velocidade de acasalamento para algumas constituições heterozigotas (COLBRA, COLCOS, COSMEX e MEXCOS).

Entretanto, pode ser visualizado, também para este componente, um efeito consistente do material genético da Co-



lômbia e do Brasil (Tabelas 1 e 2): a menor e a maior velocidades de acasalamento corresponderam respectivamente aos materiais cromossômicos COL e BRA, quando de origem materna.

A constituição cromossômica COLCOL, e os híbridos com complemento cromossômico COL, herdado por via materna, apresentaram os maiores tempos de pré-cópula, sugerindo efeito de dominância do complemento cromossômico COL, quando de origem materna, na velocidade de acasalamento, de um, ou de ambos os sexos. Nos experimentos de atividade sexual chamou a atenção a relativa imobilidade dos casais COLCOL.

MANNING (1961, 1963) forneceu a indicação da base poligênica para a velocidade de acasalamento e SPIESS (1970, cf. SINGH & CHATTERJEE, 1986) sugeriu que o conjunto de polígenes necessários para acasalamento eficiente de um sexo é diferente do conjunto do outro sexo. Dos resultados deste trabalho parece clara uma relação entre a atividade sexual, dada pela velocidade dos acasalamentos, e a origem dos complementos cromossômicos dos casais, materna ou paterna.

SPIESS & LANGER (1964a) e SPIESS & SPIESS (1967) estudaram a velocidade de acasalamentos de homo e heterocariótipos produzidos por intra e intercruzamentos de homozigotos para os arranjos gênicos WT e KL em *D. persimilis*; o mesmo estudo foi feito com as nove combinações possíveis dos cariótipos STST, STCH e CHCH, em *D. pseudoobscura* (SPIESS & LANGER, 1964b, KAUL & PARSONS, 1965, PARSONS & KAUL, 1966 e SPIESS et al. 1966).

Os resultados desses trabalhos mostraram-se opostos quanto à espécie considerada, como também evidenciaram discordâncias quanto a um mesmo material cromossômico. Os estudos com *D. persimilis* permitiram concluir que o controle da velocidade de acasalamento está relacionado com o cariótipo da fêmea mas, para *D. pseudoobscura*, está principalmente sob controle do cariótipo do macho (SPIESS & LANGER, 1964b; KAUL & PARSONS, 1965 e SPIESS et al., 1966). Em um segundo estudo (PARSONS & KAUL, 1966), com os mesmos cariótipos de *D. pseudoobscura*, o controle mostrou-se estar sob o cariótipo da fêmea. Dessa discordância os autores concluíram que, se o acasalamento é considerado como uma interação entre tendência para cópula, dos machos, e para

receptividade, das fêmeas, pode-se esperar, de acordo com a intensidade dessas forças, que machos possam ser mais importantes em certas combinações genotípicas e fêmeas, em outras.

Para EHRMAN & PARSONS (1977), os acasalamentos rápidos tendem a ser controlados pelo genótipo do macho, enquanto o da fêmea pode assumir importância nos lentos. Isto pode ser uma explicação para o fato dos híbridos de complemento cromossômico COL de origem materna apresentarem, também, como a linhagem parental, os maiores tempos de pré-cópula.

Efeito consistente na velocidade de acasalamento, quanto à origem parental do material cromossômico, foi também observado para a linhagem do Brasil, porém, surpreendentemente, oposto ao verificado para o material cromossômico COL: quando herdado por via materna, este complemento cromossômico reduz o tempo de pré-cópula.

A duração da cópula, de acordo com KAUL & PARSONS (1965) e MAC BEAN & PARSONS (1967), é determinada quase inteiramente pelo genótipo do macho. Os resultados aqui obtidos não permitiram relacionar tempo de cópula e origem parental do complemento cromossômico. Evidencia-se dos resultados dos tempos de acasalamento uma possível estratégia adaptativa da linhagem parental COL e seus híbridos: os casais com complemento cromossômico COL, tanto a linhagem parental como seus híbridos, com este complemento cromossômico herdado por via materna, gastam maior tempo para iniciar a cópula, mas a concluem mais rapidamente (Tabela 1).

O confronto com os resultados da literatura, quanto à atividade sexual, são os que se poderia esperar: concordâncias e discordâncias, como a sustentar a indicação do caminho para maior esclarecimento das complexas interações herança-sexo, por efeito do cariótipo paterno ou materno na atividade sexual (KAUL & PARSONS, 1965 e PARSONS & KAUL, 1966) e, mais ainda, das interações herança-sexo-espécie (SPIESS & LANGER, 1964a,b; KAUL & PARSONS, 1965; PARSONS & KAUL, 1966; SPIESS et al., 1966 e SPIESS & SPIESS, 1967).

Frente à grande soma de detalhes e flagrantes discordâncias, entre as manifestações dos diferentes materiais genéticos estudados, "o assunto pode tornar-se obscurecido em

uma massa de detalhes, enquanto princípios unificadores perdem-se entre particularidades aparentemente contraditórias" (HUXLEY, 1957).

Cromossomos invertidos mantêm blocos de genes segregando como uma unidade. Alguns genes das secções invertidas são deletérios no estado homozigoto. EPLING et al. (1961) e CRUMPACKER & SALCEDA (1969) mostraram que certos arranjos gênicos raros em *D. pseudoobscura* manifestam alta carga genética.

Os fatores sex-ratio em *D. pseudoobscura* (STURTEVANTI & DOBZHANSKY, 1936, cf. WALLACE, 1948) e da distorção da segregação em *D. melanogaster* (SANDLER et al., 1959) estão associados a inversões específicas e são mantidos na natureza mesmo que os valores adaptativos dos homozigotos sejam baixos. A distorção da razão de sexo observada na linhagem COSCOS (Tabela 3), embora a diferença não tenha sido significativa em relação às demais linhagens parentais, torna-se significativa para os heterozigotos das classes B e C, com complemento cromossômico COS, sugerindo a existência de fatores que alteram a segregação neste complemento cromossômico.

As viabilidades dos homozigotos para inversões (COLCOL, COSCOS e MEXMEX) foram menores que a do homozigoto para o arranjo padrão BRABRA (Tabela 5). Este fato também foi verificado para viabilidade de homozigotos para o arranjo padrão e para duas inversões associadas em *D. melanogaster* (WATANABE & WATANABE, 1973). Parece que cromossomos invertidos podem conter mais genes deletérios que cromossomos portadores do arranjo padrão, mas o caso presente pode ser também efeito da densidade.

Observou-se (Tabela 7) que todas as constituições heterozigotas, tanto as da classe B como as da classe C, produziram maior número de pupas que os respectivos homozigotos, embora nem todas as diferenças tenham sido significativas. Estes resultados sugerem efeito heterótico, mesmo para complexos gênicos provenientes de diferentes localidades.

Segundo DOBZHANSKY & PAVLOVSKY (1958), em populações experimentais de origem geográfica uniforme, o efeito heterótico é mantido, desde que os complexos gênicos coadaptados continuem a ser protegidos de degeneração pela heterozigose das

inversões. Em populações de origens geográficas diferentes, havendo dois tipos de cromossomos com arranjos gênicos idênticos, mas com genes diferentes, o crossing-over produz novas combinações que não devem ter existido na natureza, devido ao isolamento geográfico. Vários experimentos mostraram que a recombinação enfraquece o efeito heterótico condicionado por complexos gênicos coadaptados, em populações geograficamente uniformes.

Os dados obtidos permitem analisar questões relativas à coadaptação e efeito da densidade larval em componentes do valor adaptativo.

VETUKHIV (1953, 1954, 1956, 1957) realizou uma série de experimentos para determinar a extensão da coadaptação em populações naturais de *D. pseudoobscura*. Cruzando moscas de diferentes populações, comparou os híbridos das gerações F1 e F2 quanto à longevidade, à viabilidade e à fecundidade. Os híbridos F1 frequentemente foram superiores aos respectivos homozigotos parentais, entretanto a progênie desses híbridos foi inferior para os três caracteres, não somente em relação aos seus pais F1, mas mesmo em relação à população parental. O genótipo de cada população local de reprodução sexuada é um sistema integrado que pode degenerar como resultado da recombinação gênica no híbrido (VETUKHIV, 1953).

Há também evidências de que nem todos os recombinantes são inferiores em valor adaptativo. DOBZHANSKY & LEVENE (1951) e DOBZHANSKY & PAVLOVSKY (1953) mostraram que, entre os produtos de recombinação de cruzamentos interpopulacionais dos arranjos gênicos ST e CH, em *D. pseudoobscura*, podem ocorrer ocasionalmente combinações gênicas adaptativamente superiores, que podem ser multiplicadas e estabelecidas pela seleção natural.

Há diversas indicações, na literatura, a respeito de sobrevivência diferencial, em termos de espaço e alimento, para indivíduos portadores de diferentes arranjos gênicos. A habilidade para um organismo sobreviver e se reproduzir sob condições de alta densidade deve representar um importante caráter adaptativo.

BIRCH (1955) mostrou que, em condições de alta



densidade, o arranjo gênico CH de *D. pseudoobscura* é favorecido em relação ao arranjo ST mas o contrário acontece em baixa densidade. Em *D. persimilis*, certas combinações cromossômicas determinam maior sobrevivência que outras, também dependendo da densidade (SPIESS, 1958).

Heterozigotos estruturais para o cromossomo IV, em *D. pavani*, apresentaram maior viabilidade que os respectivos homozigotos, em condições de alta densidade (BUDNIK et al., 1971). Os autores consideram que, nos heterozigotos, as relações entre os arranjos conferem aptidão superior.

Este estudo pode contribuir para o entendimento de algumas questões sobre estes assuntos.

D. sturtevantii apresenta um comportamento interessante, já observado por MACHADO (1976). Nas garrafas, experimentais e de estoques, verifica-se uma espessa camada de pupas, submersas no meio de cultura, das quais não emergem imagos. Considerou-se importante medir a viabilidade pupa-imago, o que foi conseguido com a determinação do número de pupas em cada garrafa de progênie.

Os resultados mostraram que, embora mais produtivos em número de pupas, os heterozigotos apresentaram, consistentemente, viabilidades inferiores às dos homozigotos parentais (Tabela 7). Este dado, associado à observação de raras larvas por ocasião da contagem das pupas, parece indicar que em *D. sturtevantii*, em condições de alta densidade, situação das garrafas dos heterozigotos, ocorre forte seleção na fase de pupa.

Esta conclusão encontra fundamento na literatura. MOYA & BOTELLA (1985), em um estudo da dinâmica da mortalidade larva-adulto e pupa-adulto, em populações apinhadas de *D. melanogaster*, verificaram que mais de 80% das larvas semeadas atingem a fase de pupa. Também PARK (1938) e SANG (1949) apresentaram evidências, respectivamente em *Tribolium* e *Drosophila*, de que a mortalidade pupal é um processo dependente da densidade.

A viabilidade larval, em *D. melanogaster*, diminui gradualmente com o aumento da densidade. Contudo, OHBA (1961) mostrou que a viabilidade larval permanece constante (cerca de



95%), desde que estejam associadas alta densidade e abundância de alimento, enquanto pode ser extremamente baixa (próxima a 0%) em qualquer densidade, mas com alimento insuficiente.

O possível significado da mortalidade adiada para a última fase da metamorfose, em culturas com densidade alta, pode ser entendido juntamente com o conhecimento do fenômeno da "pausa larval".

MENSUA & MOYA (1983) mostraram que em culturas apinhadas de *D. melanogaster* ocorre uma pausa do desenvolvimento no terceiro estágio larval, as larvas completam a metamorfose com o decréscimo do apinhamento. Conforme GILL (1978), este fenômeno pode ser considerado como uma estratégia adaptativa para sobrevivência em culturas densas. Dessa forma, a pausa larval habilita a população a responder às condições ambientais desfavoráveis pelo atraso no desenvolvimento, de modo que a mortalidade larval é diminuída e adiada para a fase seguinte (MOYA & BOTELLA, 1985).

BOTELLA et al. (1983, 1985) e MOYA & BOTELLA (op. cit.) relatam também que o atraso no desenvolvimento em culturas densas é decorrente da ação de produtos nocivos do catabolismo larval, como o ácido úrico e a uréia, os quais atuam também nas pupas, acarretando alta mortalidade.

As diferenças significativas entre números de pupas e de imagos e a menor viabilidade pupa-imago dos heterozigotos, associada a alta produtividade e densidade larval e, também, à ausência quase total de larvas que não completaram o desenvolvimento, permite supor que em culturas densas de *D. sturtevantii* a mortalidade é também adiada para a fase de pupa.

NAGEL (1989), também em *D. sturtevantii*, concluiu exatamente o oposto: em estudo de ação dos mutantes *orange*, *white* e *yellow*, isolados e combinados, no mesmo background genético selvagem, a fase mais susceptível às pressões seletivas foi a de larva. Entretanto, nesse trabalho foram semeados 100 ovos por garrafa, o que pode não ser condição de alta densidade.

A partir de resultados diferentes, para diferentes condições ambientais e diferentes constelações genéticas de uma mesma espécie, podemos compreender que a ação da seleção pode

ser mais rígida ou mais flexível, em diferentes fases do desenvolvimento, decorrente da interação entre os ambientes genético e externo.

A velocidade de desenvolvimento pode ser um componente do valor adaptativo importante, especialmente para organismos que sobrepõem gerações, como é o caso das espécies de *Drosophila*. Variação poligênica para este caráter foi demonstrada em *D. pseudoobscura* (DOBZHANSKY et al. 1942).

O efeito da densidade, levando a um atraso do desenvolvimento (OHBA, 1961; BAKKER & PODGER, 1970 e ROBERTSON, 1963), foi também estudado para arranjos gênicos de *Drosophila*, mostrando que heterozigotos estruturais, para arranjos gênicos de mesma localidade, desenvolvem-se mais rapidamente que os correspondentes homozigotos (DOBZHANSKY & SPASSKY, 1944; BRNCIC et al., 1969 e BUDNIK et al., 1971).

A velocidade de desenvolvimento dos heterozigotos das duas classes, os estruturais (classe B) e os genéticos (classe C), tomada com a duração do tempo de desenvolvimento ovo-imago (Tabela 12), foi reduzida em relação a dos correspondentes homozigotos, como possível efeito negativo da hibridação nesta fase do ciclo biológico. As constituições heterozigotas, em geral, consideradas juntamente com as respectivas linhagens parentais, tiveram também período de emergência dos imagos prolongado (Tabela 16).

Os resultados relativos ao tempo de desenvolvimento e à duração do período de emergência concorrem para a compreensão do efeito heterótico na produtividade de pupas. Mesmo com diferentes origens geográficas, sem oportunidade de seleção para coadaptação, arranjos gênicos interagem, positivamente ou não, dependendo de seus conteúdos gênicos. Conforme PAVLOVSKY & DOBZHANSKY (1966), o valor adaptativo não é uma propriedade intrínseca do arranjo gênico no cromossomo, depende também do complexo poligênico que o cromossomo transporta.

A interação entre os conteúdos gênicos nos heterozigotos, tanto os da classe B, protegidos em parte da recombinação pela heterozigose estrutural, como os da classe C, que puderam ter todo o complexo gênico recombinado, mostrou-se positiva quanto à produção de pupas. Por outro lado, na fase de



pupa, sob seleção mais intensa decorrente da alta densidade, revela-se a desarmonia entre a maior parte dos complexos gênicos não-coadaptados, dos heterozigotos da classe **B**. A ausência de coadaptação manifestou-se pela redução da viabilidade e da velocidade de desenvolvimento, como também pela maior duração do período de emergência dos imagos.

Para os materiais cromossômicos **BRAVSCOL** a interação foi positiva e efetiva, superando os efeitos da seleção rígida, dependente da densidade, pela produção de maior número de imagos (Tabela 7) pelos híbridos **BRACOL** e **COLBRA**. Os resultados deste trabalho, quando considerados unicamente em relação ao número de pupas e aos heterozigotos **BRAVSCOL**, parecem corroborar a proposição de SINGH (1972, 1974, 1981 e 1985), de que a coadaptação possa não estar confinada geograficamente e que a heterozigose para genes e complexos gênicos pode produzir alto valor adaptativo sem coadaptação prévia.

A inexistência de coadaptação, dos heterozigotos **BRAVSCOS** e **BRAVMEX**, revela-se assim em dois componentes que parecem ter base genética semelhante: tempo de desenvolvimento e viabilidade. BONNIER & JONSSON (1957) obtiveram uma correlação negativa, em linhagens de *D. melanogaster*, entre tempo de desenvolvimento ovo-adulto e viabilidade. MUKAI & YAMAZAKI (1971) e YOSHIMARU & MUKAI (1985), que encontraram para cromossomos II de *D. melanogaster* uma correlação positiva alta entre velocidade de desenvolvimento e viabilidade, concluíram que uma alteração na velocidade de desenvolvimento é um efeito pleiotrópico dos poligenes da viabilidade e que a natureza genética dos dois traços é semelhante.

Os heterozigotos para as mesmas inversões, de localidades diferentes (**COL**, **COS** e **MEX**), puderam ter seus supergenes rompidos pela recombinação. Entretanto o efeito negativo da recombinação parece ter se manifestado somente na fase do desenvolvimento sob seleção mais rígida, dependente da densidade.

Os efeitos da hibridação, considerados em números de ocorrências depressivas, normais ou heteróticas (Tabelas 18 e 19), foram, para os materiais da Colômbia e da Costa Rica, principalmente desvantajosos quanto às frações Tempo de Desen-

volvimento e Duração do Período de Emergência. Ao contrário, ao material cromossômico do Brasil há uma correspondência entre as ocorrências depressivas e heteróticas para a Fração Tempo de Desenvolvimento e numerosa ocorrência de efeito heterótico para a fração Progenie. Para o conjunto de todos os componentes, a manifestação de efeito depressivo foi alta para os materiais cromossômicos do Brasil, da Colômbia e da Costa Rica (31% a 41%), mas a de efeito heterótico foi consistentemente mais frequente (38%) para o material cromossômico do Brasil combinado com os outros três (COL, COS e MEX); esses híbridos têm cerca de um quarto do genoma protegido da recombinação. Contudo, o material cromossômico do México apresentou-se como o mais homeostático em relação aos efeitos da hibridação, tanto os depressivos como os heteróticos foram baixos (6% a 9%).

Dois possíveis mecanismos da origem do efeito heterótico nas populações mendelianas foram discutidos por DOBZHANSKY (1955). O primeiro propõe que o alto valor adaptativo de um heterozigoto pode surgir da coadaptação de alelos em um dado locus, ou de complexos gênicos alternativos em um dado cromossomo, através do processo da seleção natural. O segundo mecanismo propõe que a heterozigose, per se, significando a existência de diferentes alelos em um ou mais loci, pode ser responsável por um estímulo fisiológico, resultando em valor adaptativo superior.

Os dados deste trabalho, de híbridos interpopulacionais, não permitem discriminar conclusivamente entre esses dois mecanismos. Entretanto, a maior ocorrência de efeito heterótico entre os heterozigotos estruturais sugere a manutenção desse efeito na segunda geração de híbridos.

Também em relação ao efeito heterótico e à coadaptação, os resultados mostram que o objeto da seleção pode diferir entre os componentes do valor adaptativo, como ressaltado por BUNDGAARD & CHRISTIANSEN (1972) e CHRISTIANSEN (1984). "De um lado a unidade do processo, do outro, seus aspectos particulares ou únicos" (HUXLEY, 1957).

As análises de correlação entre as médias dos componentes das 16 constituições cromossômicas (Tabelas 22 a 24) mostraram dois grupos de efeitos pleiotrópicos entre os mesmos.



Esses grupos compreendem correlações altamente significativas (de $r = 0,698$ a $r = 0,970$), oito negativas no primeiro (**NFvsBF**, **NPvsVPI**, **NI/diavsTDAPI**, **NI/diavsTDAOI**, **VPIvsTDAPI**, **VPIvsTDAOI**, **VPIvsTDPIR**, **TDPIRvsNI/dia**) e 15 positivas no segundo (**BFvsBM**, **NPvsTDAPI**, **NPvsTDAOI**, **NPvsDPEI**, **VPIvsNI/dia**, **TDAPIvsTDAOI**, **TDAPIvsDPEI**, **TDAOFvsTDAOM**, **TDAOFvsDPEF**, **TDAOMvsDPEM**, **TDAOIvsTDPIR**, **TDAOIvsDPEI**, **TDPIRvsDPEI**, **TDAF1a.CvsTDAM1a.C** e **DPEFvsDPEM**). Essas correlações refletem especialmente efeitos da densidade larval sobre a viabilidade, o tempo de desenvolvimento e a duração do período de emergência.

Há um terceiro grupo com correlações que variaram de fraca, $r = 0,616$ e $r = 0,645$ (**TDAOFvsTDAF1a.C** e **TDAOMvsTDAM1a.C**), ou com valores de r muito próximos do nível de significância de 5% (de $r = 0,499$ a $r = 0,560$), sendo cinco negativos (**NFvsTDAPI**, **NFvsTDAOI**, **NPvsNI/dia**, **NI1a.CAvsTDAI1a.C** e **TDAOPvsTDAI1a.C**) e dois positivos (**NFvsNM** e **TDAOIvsTDAI1a.C**), a ausência de correlação em número de 31 casos.

Esses resultados são concordantes com a hipótese do "pleiotropismo antagônico ou variável" (LACK, 1954; WILLIAMS, 1957 e ROSE, 1983b) e com a afirmação de YAMAZAKI & HIROSE (1984) de que a maioria dos genes responsáveis pelo valor adaptativo não são pleiotrópicos na mesma direção. Torna-se claro que, em função dos parâmetros, a pleiotropia pode ser positiva, negativa ou ausente.

Os componentes do valor adaptativo foram reunidos em quatro frações: Atividade Sexual, Progenie, Tempo de Desenvolvimento e Duração do Período de Emergência dos Imagos.

Para a composição dos índices de adaptação admitiu-se efeito multiplicativo dos componentes, como também foi feito para **Apis** (CHAUD-NETTO & KERR, 1978) e **Drosophila** (CARVALHO, 1979; CORRADI, 1979, SEAGER & AYALA, 1982; SEAGER et al., 1982 e CARARETO & MOURÃO, 1988b).

Os índices de adaptação W' revelaram a constituição cromossômica parental **COLCOL** como a mais eficaz, seguida pelas constituições **COSCOS**, **COLBRA** e **COLCOS**. As constituições **COSMEX** e **MEXCOS**, seguidas por **BRAMEX**, **MEXBRA** e **COSBRA**, mostraram-se como as menos eficientes na transmissão de seus genes para a próxima geração (Tabela 20).

Embora as constituições **COSMEX** e **MEXCOS** tenham mostrado maior eficácia na Atividade Sexual, a constituição **COLCOL** na Progenie e **BRABRA** no Tempo de Desenvolvimento e na Duração do Período de Emergência, os componentes dessas três últimas frações, com valores muito altos, são responsáveis pelo elevado valor adaptativo da constituição cromossômica **COLCOL**, a menos eficaz na Atividade Sexual.

Os valores adaptativos altos das constituições **COSCOS**, **COLBRA** e **COLCOS** são devidos a um relativo equilíbrio de valores altos nas quatro frações. Entretanto, pode ser notado que, para as constituições **COLBRA** e **COLCOS**, os índices da fração Atividade Sexual foram cerca de o dobro dos índices das demais frações. Ao contrário, para a constituição **COSCOS** o índice da fração Progenie foi duas vezes maior que os das demais frações. Esta situação repetiu-se outras vezes, com diferentes constituições apresentando maiores valores para frações diferentes do valor adaptativo.

Esses resultados contribuem para o entendimento da questão seguinte: são os componentes do estágio pré-adulto ou do adulto (PROUT, 1965, 1969, 1971a,b; EHRMAN & PARSONS, 1977) os mais importantes na determinação do valor adaptativo total, ou ambos (HIRAIZUMI, 1961; POLIVANOV & ANDERSON, 1969; SVED & AYALA, 1970; SVED, 1971; TRACEY & AYALA, 1974 e BARNES & MERRELL, 1985)?

Considerando que a fração Atividade Sexual compreende somente componentes do estado adulto, as frações Tempo de Desenvolvimento e Duração do Período de Emergência compreendem exclusivamente componentes do estado larval e a Progenie, tanto do larval como do adulto, verifica-se, nos resultados obtidos, que um mesmo valor adaptativo total, alto, pode ser devido a valores altos de componentes tanto do estado larval como do adulto, dependendo da constelação genética considerada. Embora para somente três constelações genéticas, o mesmo já havia sido demonstrado por CARARETO & MOURÃO (1988b).

Como as 16 constituições cromossômicas resultaram da reunião de quatro constelações genéticas, em todas as combinações possíveis, três delas portadoras dos mesmos arranjos gênicos, conclui-se que esses arranjos e a constituição genéti-

ca padrão, sem inversões, mostram-se diferenciados quanto a seus conteúdos gênicos e respectivas expressões na composição do valor adaptativo total. Os resultados mostram ainda que, interagindo, esses conteúdos gênicos expressam-se diferentemente, resultando em valores adaptativos muito diversificados.

Verificam-se efeitos constantes desses materiais genéticos: os maiores índices de adaptação corresponderam sempre aos complementos cromossômicos **COL** e **COS**, e os menores ao **MEX**, quando associado aos cromossomos **BRA** ou **COS**.

Foi também avaliado o grau da contribuição dos componentes para o valor adaptativo total, isolados (Figuras 4 a 6) ou reunidos (Figuras 7 a 9) em frações.

Verifica-se que a fração Atividade Sexual correspondeu a contribuição marcadamente maior em seis constituições cromossômicas (**COLBRA**, **COSBRA**, **MEXBRA**, **COLCOS**, **COSMEX** e **MEXCOS**), porém a menor em somente duas (**COLCOL** e **BRACOL**). Por outro lado, a fração Progenie contribuiu no maior grau de importância em uma única constituição (**MEXCOL**) e no menor em três (**BRABRA**, **MEXBRA**, e **COSMEX**).

A contribuição da fração Duração do Período de Emergência foi a maior em duas constituições (**BRABRA** e **COLCOL**), tendo valores próximos nas demais. A fração Tempo de Desenvolvimento contribuiu de modo aproximadamente igual para o valor adaptativo de todas as constituições cromossômicas.

Associados aos maiores graus de contribuição relativa da fração Atividade Sexual encontram-se sempre os materiais cromossômicos do Brasil e da Costa Rica. Também ao material cromossômico do Brasil e ao do México encontram-se associadas as menores contribuições relativas da fração Progenie.

Para MUELLER & AYALA (1981) "é razoável supor que todos os processos biológicos são importantes na determinação do sucesso reprodutivo dos organismos; entretanto, não é claro quais suas importâncias relativas na determinação do valor adaptativo líquido ou se um ou alguns componentes têm importância fundamental". FALCONER (1981) e WILLS (1981) atribuíram maior grau de importância a determinados componentes do valor adaptativo, sob um critério estritamente pessoal.

A análise dos percentuais **B** pode contribuir para o



entendimento das questões relacionadas com o grau de importância de cada componente. Foi possível quantificar o grau de importância relativa dos componentes que, em conjunto, revelaram-se em uma diversidade de situações (Figuras 4 a 6). Entretanto, dessa diversidade afloram, da inspeção dos gráficos, cinco possíveis padrões.

Para nove constituições a expressão do conjunto dos 26 componentes é muito homogênea, com apenas alguns destacando-se como de maior ou menor importância (COSCOS, MEXMEX, BRACOS, BRAMEX e MEXBRA, COLCOS e COSCOL, e COLMEX e MEXCOL), os quais não foram sempre os mesmos nas diferentes constituições.

Para sete constituições, vários componentes, mas também não sempre os mesmos, apresentaram expressão bastante diversificada, com grau de importância maior ou menor (BRABRA, COLCOL, BRACOL, COLBRA, COSBRA, COSMEX e MEXCOS).

Há ainda a condição em que o conjunto dos componentes expressou-se nos híbridos recíprocos de forma muito semelhante, como particularmente no par COSMEX-MEXCOS (Figura 6), mas também nos pares BRAMEX-MEXBRA (Figura 5) e COLMEX-MEXCOL (Figura 6).

Entre os componentes que variaram quanto à sua contribuição para o valor adaptativo de cada constituição, como das maiores e das menores, destacaram-se sete. O tempo de pré-cópula teve alta contribuição em sete constituições e baixa em seis e o tempo de cópula relativo em seis e cinco, do mesmo modo; os números de imagos da primeira contagem, absoluto e relativo, tiveram ambos contribuição alta em quatro constituições e baixa em seis. Destacaram-se também, com contribuições respectivamente grande e pequena, o número de fêmeas em três e duas constituições e o número de pupas em três e uma. Em apenas uma constituição, para mais, e em outra, para menos, destacou-se o número de imagos/dia. Essas 55 situações, consideradas de magnitude alta e baixa por inspeção dos gráficos, estão assinaladas nas Figuras 4 a 6 com letras a e b, respectivamente.

Constatam-se, finalmente, sete componentes com contribuição destacada nas diferentes constituições, mas sempre alta: a frequência de acasalamentos em quatro (MEXMEX, COLMEX, COSMEX e MEXCOS) e, em apenas uma, os números de machos



(**COSBRA**) e de imagos (**COSBRA**), o tempo de desenvolvimento pupa-imago (absoluto) e a duração do período de emergência das fêmeas, dos machos e dos imagos, estes quatro últimos em **BRABRA**. O tempo de cópula absoluto teve contribuição baixa na constituição **BRAMEX**.

As expressões dos componentes acima, consideradas destacadas pela sua contribuição para o valor adaptativo, correspondem a 16% (66) das expressões dos 26 componentes nas 16 constituições cromossômicas. Destas 66, 67% (44) referem-se aos tempos de pré-cópula e de cópula relativo e ao número de imagos da primeira contagem (absoluto e relativo); essas mesmas 44 expressões correspondem a 69% do total das 64 expressões nas 16 constituições cromossômicas. As restantes 22 (33%) referem-se aos outros 11 componentes. Embora, dada a sua natureza, esses números possam ser considerados elevados, estão longe de poder caracterizar distribuições de variáveis.

Independente da constituição cromossômica, pode-se considerar como mais importantes na composição do valor adaptativo total, pelas variações de seus valores, primariamente os tempos de pré-cópula e de cópula relativo, e o número de imagos da primeira contagem (absoluto e relativo) e, secundariamente, a frequência de acasalamentos, o tempo de cópula absoluto, os números de pupas e de imagos (total e por dia), os números de fêmeas e de machos, o tempo de desenvolvimento absoluto pupa-imago e a duração do período de emergência (das fêmeas, dos machos e dos imagos).

A variabilidade de expressão dos componentes reflete a variabilidade genética dos conjuntos gênicos estudados. Essas expressões compreendem efeitos positivos e negativos extremos na composição do valor adaptativo. Embora as linhagens utilizadas estivessem sendo mantidas em laboratório, em aproximadamente as mesmas condições, por cerca de 200 (**BRABRA** e **HEXMEX**) a mais de 400 (**COLCOL** e **COSCOS**) gerações, a variabilidade genética original foi preservada, pelo menos em parte, e em quantidade suficiente para que respostas diferentes ocorressem nas condições experimentais às quais foram subitamente expostas.

Dentre os componentes analisados neste trabalho,



seis também haviam sido estudados em três linhagens de *D. prosaltans* (CARARETO & MOURÃO, 1988a,b), apresentando também importância em graus alto ou baixo: os tempos de pré-cópula e de cópula relativo, os números de pupas e de imagos, a viabilidade pupa-imago e a duração do período de emergência dos imagos. A grandeza da contribuição desses componentes foi algumas vezes concordante e outras contrastante, entre as constituições genéticas, nas duas espécies consideradas.

As análises de correlação, utilizadas para comparar as contribuições dos 26 componentes entre todos os pares de constituições cromossômicas, 120 no total, revelaram-se como um meio que foi considerado eficaz para expor possíveis padrões de estratégias adaptativas (Figuras 14 a 23).

As figuras de correlação mostram que os componentes aparentemente mais relacionados com a significância dos valores de r ($P < 0,01$) são, consistentemente, o número de imagos da primeira contagem e os tempos de acasalamento, de pré-cópula e de cópula relativo. Observa-se que os demais componentes, com valores intermediários e próximos entre si, parecem completar a composição de um padrão, ao formar uma nuvem de pontos.

Pode-se admitir serem esses componentes importantes para a antecipação da geração seguinte: quanto maior a velocidade de acasalamento, pelo menor tempo de pré-cópula e de cópula relativo, machos e fêmeas transmitem seus genes mais rapidamente para a geração seguinte (FULKER, 1966; PRAKASH, 1967 e SHERWIN, 1975). A precocidade da emergência, expressa pelo maior número de imagos na primeira contagem, deve estar refletindo maior velocidade de desenvolvimento, o que possibilita constituir-se mais rapidamente a nova geração adulta, pronta para as atividades de acasalamento.

Parece lógico admitir que, associados, esses componentes maximizam a eficiência de transmissão do material genético para as gerações seguintes, e a consequência pode ser a redução do tempo de geração que, acumulando-se em gerações sucessivas, significa a vantagem evolutiva de maior número de gerações em menor tempo. Esta associação, com a de outros componentes que reduzem o tempo de geração, poderia ser o "protótipo de adaptabilidade"?



Aos cromossomos procedentes do Brasil, da Costa Rica e do México, quando não-associados ao complemento cromossômico da Colômbia, correspondem sempre os componentes que refletem maior velocidade de acasalamento, com contribuições maiores para o valor adaptativo total e, os componentes que refletem maior velocidade de desenvolvimento, com as menores. Parece existir, associada a esses complementos cromossômicos, uma estratégia adaptativa: menor velocidade de desenvolvimento, compensada por maior velocidade dos acasalamentos (Figuras 14 a 17).

Uma correspondência perfeita quanto a essa estratégia são os dois híbridos **COSMEX** e **MEXCOS** (Figura 16), sem efeito da origem parental do complemento cromossômico, na expressão da importância do conjunto de componentes, para o valor adaptativo total ($r = 0,970$; $P < 0,01$).

A mesma estratégia, envolvendo o complemento cromossômico **COL**, porém somente de origem paterna, foi verificada em uma comparação (Figura 17). Também em relação ao complemento cromossômico **COL**, de origem paterna, associa-se a maior importância do componente responsável pela maior velocidade dos acasalamentos (Figura 18).

Admitindo-se as situações desses 13 pares formados por oito constituições cromossômicas (**BRAMEX**, **MEXBRA**, **COLBRA**, **COSBRA**, **COSCOS**, **COSMEX**, **MEXCOS** e **COLCOS**) como expressão de uma estratégia adaptativa, expressa-se a diversidade de manifestação dessa estratégia com a condição mais perfeita correspondente a **COSMEX-MEXCOS** e as demais diferindo quanto à posição e à densidade das nuvens formadas pelos pontos relativos aos demais componentes (Figuras 14 a 18).

Por outro lado, foi característica uma situação oposta, ligada ao complemento cromossômico **COL**, associando maior velocidade de desenvolvimento a menor velocidade de acasalamento (Figuras 19 a 23).

Esta outra situação, referente a 10 pares formados por 10 constituições cromossômicas (**COLCOL**, **COLBRA**, **COLMEX**, **COSCOL**, **MEXCOL**, **BRAMEX**, **MEXBRA**, **COSBRA**, **COSMEX** e **MEXCOS**), tem como característica comum o caráter negativo da correlação, além da origem materna do complemento cromossômico **COL** em oito



pares. Os pontos, nos gráficos de dispersão, distribuem-se de modo semelhante ao das correlações positivas: em geral quatro pontos extremos, dois superiores e dois inferiores, distribuindo-se os restantes em uma nuvem intermediária, com posição e densidade variáveis. Essas figuras (19 a 23) ilustram uma segunda estratégia adaptativa.

Em resumo, essas duas estratégias adaptativas parecem claramente associadas ao material cromossômico, a primeira aos do Brasil, Costa Rica e México e a segunda ao da Colômbia. Como estruturalmente os cromossomos **COL**, **COS** e **MEX** são iguais, porque portadores das mesmas inversões, os resultados constituem evidência de diversidade genética contida nas inversões e seu **background**, maior dos cromossomos da linhagem da Colômbia em relação aos das outras duas, que destas entre si.

Como enfatizado no início desta discussão, este foi um estudo do complexo problema da estimativa dos diversos componentes do valor adaptativo e de sua importância relativa para o valor adaptativo total. Não se propôs a resolver as questões polêmicas da importância relativa de cada componente, mas o estudo foi estruturado de forma a contribuir para o seu entendimento.

Foram satisfeitas condições consideradas na literatura como indispensáveis para o estudo do valor adaptativo: estimar a seleção ao longo de todo o ciclo biológico, não confundindo os componentes do estado larval com os do adulto (PROUT, 1965, 1969, 1971a,b); detectar interações entre diferentes componentes; refletir todos os valores seletivos (HEDRICK & MURRAY, 1983) e permitir a reunião de componentes do valor adaptativo em um índice; permitir ainda a avaliação dos pesos relativos dos componentes e de respostas correlacionadas à seleção (MACKAY, 1985).

Como estudo de constituições cromossômicas, foram evidenciadas situações de efeito heterótico, da recombinação de complexos gênicos contidos em inversões e de efeitos da origem parental dos cromossomos (materna ou paterna).

Como estudo do valor adaptativo, pela análise de seus componentes, os resultados contribuíram para o entendimento do problema evidenciando padrões de variação da expressão



de componentes, mostrando combinações de valores de componentes propostas como estratégias adaptativas e avaliando a importância relativa dos componentes estudados para o valor adaptativo total.

Como estudo de componentes de constituições cromossômicas, foi possível estabelecer relações específicas entre materiais genéticos e padrões de variação da expressão de componentes e estratégias adaptativas. Foi possível ainda, para diferentes constituições cromossômicas ordenar componentes pela sua importância relativa para o valor adaptativo total. Situações nas quais não se diferenciaram componentes, por grau de importância, podem indicar outra estratégia adaptativa ou sensibilidade insuficiente dos procedimentos experimentais para detectar pequenas diferenças.

A documentação do tipo de seleção natural e sua extensão em cada caso é um problema experimental difícil mas desafiante. Atualmente a focalização da atenção na estimativa de todos os componentes da seleção tem refinado seu estudo e chamado a atenção para a importância das diferentes formas de seleção. Além do mais, considerações dos efeitos do background genético e da influência da seleção dependente da frequência e da densidade tornam mais complexo e real o estudo do valor adaptativo. O esclarecimento desses problemas e tentativas de incorporar novas metodologias resultam em progresso significativo do entendimento do processo da seleção natural. Estudos utilizando *Drosophila* desempenharam e certamente continuarão a desempenhar papel importante no entendimento dos tipos e da extensão da seleção natural (HEDRICK & MURRAY, 1983).



V. RESUMO

Este é um estudo do valor adaptativo de constituições cromossômicas de *Drosophila sturtevantii* originadas de quatro linhagens, uma com o arranjo padrão em todos os braços cromossômicos (BRA, do Brasil) e as outras três (COL, da Colômbia; COS, da Costa Rica e MEX, do México) com o arranjo padrão no cromossomo X e as mesmas quatro inversões em homozigose nos demais cromossomos, correspondendo a cerca de 22% do genoma. Intra e intercruzamentos produziram indivíduos com 16 constituições cromossômicas diferentes: A. quatro homozigotas estruturais e quanto à origem geográfica dos cromossomos; B. seis heterozigotas estruturais; e C. seis homozigotas estruturais, mas heterozigotas quanto à origem geográfica dos cromossomos.

De cada constituição foram estudados 28 componentes de quatro frações do valor adaptativo: a fração Atividade Sexual foi decomposta em quatro componentes, a fração Progenie em 12, o Tempo de Desenvolvimento em nove e a Duração do Período de Emergência em três componentes.

Os dados foram analisados para verificar os efeitos da hibridação, a variabilidade de expressão e padrões de variação dos componentes, e a heterogeneidade das constituições; foram ainda utilizados para compor índices de adaptação, propostos como representativos do valor adaptativo total, e para avaliar o grau de importância da contribuição de cada componente para o valor adaptativo total.

Dos efeitos da hibridação, quanto à origem geográfica dos cromossomos, destacaram-se as seguintes associações entre cromossomos e componentes: 1. BRA às menores frequências de acasalamentos e, MEX, às maiores; 2. COS e MEX a número elevado de pupas e baixa viabilidade pupa-imago e, BRA e COL, o oposto; 3. COL a elevado número de imagos na primeira contagem, correspondendo a quase 20% do total, em geral o dobro dos percentuais de BRA, COS e MEX; 4. MEX à maior biomassa; 5. MEX aos maiores valores de cinco e COL aos menores de sete componentes do tempo de desenvolvimento; 6. MEX e COL, respectivamente, à maior e à menor duração do período de emergência.



Quanto à origem parental dos cromossomos, a hibridação afetou componentes das quatro frações. Por exemplo, cromossomos **COL**, herdados por via materna, aumentam o tempo de pré-cópula, com possível efeito de dominância na receptividade das fêmeas; cromossomos **BRA**, de origem paterna, têm o mesmo efeito, mas, surpreendentemente, o efeito oposto quando de origem materna.

Em consequência ainda da hibridação, manifestou-se claro efeito heterótico em relação ao número de pupas nos 12 heterozigotos; entretanto, tal efeito não se refletiu no número de imagos em decorrência de alta densidade larval que ocasionou aumento do tempo de desenvolvimento e redução da viabilidade pupa-imago. Sob este aspecto os híbridos entre **BRA** e **COL** constituíram-se em uma exceção pois o efeito heterótico manifestou-se também no número de imagos. Nos híbridos de **BRA**, mais que nos de **COL**, **COS** e **MEX**, ocorreram efeitos heteróticos nas frações *Progenie e Tempo de Desenvolvimento*, indicando sua manutenção na segunda geração.

Efeitos depressivos, o dobro dos heteróticos, ocorreram em frequências decrescentes na ordem **COL**, **COS**, **BRA** e **MEX**. Os efeitos depressivos são resultado de pressões seletivas diferentes nos quatro conjuntos gênicos que, contudo, não excluíram genes ou complexos gênicos capazes de interagir positivamente, com efeito heterótico nas fases do ciclo biológico.

Distinguiram-se, como muito variáveis na sua expressão, três componentes da fração *Progenie*, quatro do *Tempo de Desenvolvimento* e três da *Duração do Período de Emergência* e, como pouco variáveis, três da *Atividade Sexual*, três da *Progenie* e um do *Tempo de Desenvolvimento*.

Análises de correlação simples entre as médias das 16 constituições cromossômicas permitiram identificar padrões de variação de pares de componentes, de mesma fração e de frações diferentes, como reflexo de efeitos pleiotrópicos, positivos e negativos.

O índice de adaptação (W') proposto variou de 0,001 (**COSMEX**) a 1,000 (**COLCOL**). Valores semelhantes de W' podem ser devidos a diferentes combinações de valores altos e baixos de diferentes frações. Por exemplo, os índices de **COSCOS** (0,418) e



de COLBRA (0,329) decorrem de valores altos das frações Progenie e Atividade Sexual, respectivamente. Os valores dos índices de adaptação, muito diversificados, mostram que as inversões e a constituição padrão, sendo diferenciadas quanto a seus conteúdos gênicos, expressam-se diferentemente na composição do valor adaptativo.

Destacaram-se, como mais importantes para o valor adaptativo total, primariamente os tempos de pré-cópula e de cópula e o número de imagos da primeira contagem e, secundariamente, a frequência de acasalamientos e o tempo de cópula absoluto, os números de pupas e de imagos (total e por dia), os números de fêmeas e de machos, o tempo de desenvolvimento pupa-imago e a duração do período de emergência de imagos.

Ficaram evidentes duas possíveis estratégias adaptativas. A primeira, relacionada aos cromossomos BRA, COS e MEX, associando menor tempo de pré-cópula a menor número de imagos na primeira contagem, isto é, menor velocidade de desenvolvimento compensada por maior velocidade dos acasalamientos. A segunda, característica do complemento COL de origem materna, foi oposta, associando maior tempo de pré-cópula a maior número de imagos na primeira contagem, isto é, maior velocidade de desenvolvimento compensando menor velocidade dos acasalamientos. Como os cromossomos COL, COS e MEX são estruturalmente iguais, os resultados constituem outra evidência da diversidade genética das inversões e seu background, maior dos cromossomos COL em relação aos outros dois, que destes entre si.

Este trabalho emprega uma metodologia nova para o estudo do complexo problema da estimativa do valor adaptativo e da importância relativa de seus componentes. Os procedimentos satisfazem condições indispensáveis para o estudo do valor adaptativo total, estimando a seleção ao longo de todo o ciclo biológico, não confundindo os componentes do estado pré-adulto com os do adulto, detectando interações entre componentes, refletindo todos os valores seletivos em um índice e, ainda, avaliando os pesos relativos dos componentes e respostas correlacionadas à seleção.

VI. ABSTRACT

This is a study of Darwinian fitness of chromosomal constitutions of *Drosophila sturtevantii* originated from four strains: one with standard arrangement in all chromosomes (BRA, from Brazil) and the other three (COL, COS and MEX, respectively from Colombia, Costa Rica and Mexico) with the standard X chromosome arrangement and the same four inversions (about 22% of the genome) in homozygosis in chromosomes II and III. The strains were intra and intercrossed to produce 16 different constitutions: A. four structural homozygotes, with chromosomes of the same geographic origin; B. six structural heterozygotes; and C. six structural homozygotes but heterozygotes for the geographic origin of the chromosomes.

Of each constitution 28 fitness components of four fractions of Darwinian fitness were studied: Sexual Activity was broken down into four components, Progeny into 12, Time of Development into nine and Duration of Emergence Period into three.

Data were analysed for effects of hybridization, variability of expression and patterns of variation of the fitness components, and the heterogeneity of the chromosomal constitutions. The data were used also to compose adaptation indices, proposed as representative of total Darwinian fitness, and to estimate the grade of importance of each component for the total fitness.

Concerning the geographic origin, the following chromosome-component associations stood out as hybridization effects: 1. BRA the lowest mating frequencies, MEX the highest; 2. COS and MEX the large number of pupae but low pupa-imago viability, the opposite for BRA and COL; 3. COL the large number of imagos in the first counting, about 20% of the total number, usually twice the percentual of BRA, COS and MEX; 4. MEX the largest biomass; 5. MEX the largest values of five and COL the smallest of seven time of development components; 6. MEX and COL, respectively, the longest and the shortest duration of the emergence period.



Concerning the parental origin of the chromosomes, hybridization had effects in the four fractions. For instance, **COL** chromosomes of female origin increased the duration of pre-copula with a possible dominant effect on female receptivity; **BRA** chromosomes of male origin had the same effect but, surprisingly, copula was delayed when from female origin.

All the 12 heterozygotes exhibited a clear heterotic effect on the number of pupae but not on the imagos, due to the high larval density increasing time of development and decreasing pupa-imago viability. In this respect, the hybrids between **BRA** and **COL** were an exception since the number of imagos also showed heterotic effect. In the **BRA** hybrids, more than in those of **COL**, **COS** and **MEX**, heterotic effects occurred in Progeny and Time of development fractions, indicating that they remained in the second generation.

Depressive effects, twice the number of the heterotic, occurred in decreasing frequency in the order **COL**, **COS**, **BRA** and **MEX** hybrids. Depressive effects are results of different selective pressures on the four gene pools. However, genes and genic complexes able of positive interaction with heterotic effect in phases of the biological cycle were not eliminated.

The expression of three Progeny fraction components, four of the Time of Development and three of Duration of Emergence Period were very variable. That of three Sexual Activity components, three of Progeny and one of Time of Development showed little variation.

Simple correlation analysis allowed the identification of patterns of variation of pairs of fitness components, of the same and of different fractions, reflecting positive and negative pleiotropic effects.

The adaptation index (W') proposed varied from 0.001 (**COSMEX**) to 1.000 (**COLCOL**). Similar values of W' can be due to high and low values of different fractions. For instance, the **COSCOS** (0.418) and **COLBRA** (0.329) indices resulted of from high values of respectively Progeny and Sexual Activity fractions. The diversity of the adaptation index values showed that the inversions and the pattern, with



different genes, had different expressions in the composition of Darwinian fitness.

It was possible to distinguish as the more important for the total fitness, primarily time of pre-copula and copula (relative), number of imagos in the first counting, and secondarily mating frequency, time of copula (absolute), number of pupae, males, females and imagos (total and daily emerged), pupa-imago time of development and duration of imago emergence period.

Two possible adaptive strategies became evident. The first, of BRA, COS and MEX, associates short pre-copula time to small number of imagos in the first counting, that is, low development speed balanced by high mating speed. The second, related to COL chromosomes, when from female origin, associates long pre-copula time to large number of imagos in the first counting, that is, high development speed balancing low mating speed. Since the chromosomes COL, COS and MEX are structurally equal, this result is another evidence of genetic differences in the inversions and the genetic background, larger between COL and the other two, than among MEX and COS chromosomes.

This work uses a new method to study the complex problem of estimating Darwinian fitness and the relative importance of its components. The procedures satisfied the necessary conditions for studying total fitness: selection was estimated in the whole biological cycle, pre-adult and adult fitness components were not mixed, interactions between components were detected, all selective values were joined in an index, the relative importance of components and correlated responses to selection were evaluated.



V. REFERÊNCIAS

- ANDERSON, W.W. (1968). Further evidence for coadaptation in crosses between geographic populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Genet. Res.* 12: 317-330.
- ANDERSON, W.W. & WATANABE, T.K. (1974). Selection by fertility in *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* 77: 559-564.
- ANDERSON, W.W., LEVINE, L., OLIVEIRA, O., POWELL, J.R., de La ROSA, M.E., SALCEDA, V.M., GASO, M.J. & GUZMAN, J. (1979). Evidence for selection by male mating success in natural populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 76: 1519-1523.
- BAKKER, J.S.F. & PODGER, R.N. (1970). Interspecific competition between *Drosophila melanogaster* and *Drosophila simulans*: effects of larval density on viability, developmental period and adult body size. *Ecology* 51: 170-189.
- BARNES, P.R. & MERREL, D.J. (1985). Mating preference and its relevance to adaptation in *Drosophila melanogaster*: inversion polymorphism and DDT resistance. *Evolution* 39: 1100-1109.
- BERVEN, K.A. & GILL, D.E. (1983). Interpreting geographic variation in life-history traits. *Amer. Zool.* 23: 85-97.
- BIRCH, L.C. (1955). Selection in *Drosophila pseudoobscura* in relation to crowding. *Evolution* 9: 389-399.
- BONNIER, G. & JONSSON, U.B. (1957). Rate of development of viability mutants in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 71: 439-460.
- BOTELLA, L.M., MOYA, A. & MENSUA, J.L. (1983). Effects of urea on viability and mean developmental time in *D. melanogaster* larvae. *D.I.S.* 59: 23-24.
- BOTELLA, L.M., MOYA, A., GONSALEZ, C. & MENSUA, J.L. (1985). Larval stop, delayed developmental and survival in overcrowded cultures of *Drosophila melanogaster*: effect of urea and uric acid. *Jr. Insect Physiol.* 31: 179-185.
- BRITTNACHER, G.L. (1981). Genetic variation and genetic load due to the male reproductive componente of fitness in *Drosophila*. *Genetics* 97: 719-730.



- BRNCIC, D. (1954). Heterosis and integration of genotypes in geographic populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* 39: 77-88.
- BRNCIC, D. & KOREF-SANTIBANEZ, S. (1964). Mating activity of homo- and heterokaryotypes in *Drosophila pavani*. *Genetics* 49: 585-591.
- BRNCIC, D., KOREF-SANTIBANEZ, S., BUDNIK, M. & LAMBOROT, M. (1969). Rate of development and inversion polymorphism in *Drosophila pavani*. *Genetics* 61: 471-478.
- BUDNIK, M.D., BRNCIC, D. & KOREF-SANTIBANEZ, S. (1971). The effects of crowding on chromosomal polymorphism of *Drosophila pavani*. *Evolution* 29: 777-780.
- BUNDGAARD, J. & CHRISTIANSEN, F.B. (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, SP.
- CARARETO, C.M.A. & MOURÃO, C.A. (1988a). Darwinian fitness in *Drosophila prosaltans*. I. Analysis of fitness components. *Genetica* (submetido).
- CARARETO, C.M.A. & MOURÃO, C.A. (1988b). Darwinian fitness in *Drosophila prosaltans*. II. Quantification of total fitness. *Genetica* (submetido).
- CARSON, H.L. (1958). Increase in fitness in experimental populations resulting from heterosis. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 44: 1136-1141.
- CARSON, H.L. (1961). Heterosis and fitness in experimental populations of *Drosophila melanogaster*. *Evolution* 15: 496-509.
- CARSON, H.L. & STALKER, H.D. (1947a). A seasonal study of gene arrangement frequencies and morphology in *Drosophila robusta*. *Genetics* 32: 81.
- CARSON, H.L. & STALKER, H.D. (1947b). Gene arrangements in natural populations of *Drosophila robusta* Sturtevant. *Evolution* 1: 113-133.



- 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, SP.
- CHAUD-NETTO, J. & KERR, W.E. (1978). Estimation of adaptative value of adult diploid drones of *Apis mellifera* L. (Hymenoptera, Apidae). *Ciência e Cultura* 30: 1457-1459.
- CHRISTIANSEN, F.B. (1984). The definition and measurement of fitness. In: *Evolutionary Ecology*. Edited by Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 65-79.
- CLARK, A.G., FELDMAN, M.W. & CHRISTIANSEN, F.B. (1981). The estimation of epistasis in components of fitness in experimental populations of *Drosophila melanogaster*. I. A two-stage maximum likelihood model. *Heredity* 46: 321-324.
- CORRADI, M.A.S. (1979). Esforço reprodutivo e idade em populações experimentais de *Drosophila hydei*. Tese de Doutorado, Instituto de Biociências, USP, São Paulo, SP.
- CRUMPACKER, D.W. & SALCEDA, V.M. (1969). Chromosomal polymorphism and genetic load in *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* 61: 859-873.
- DA CUNHA, A.B. (1960). Chromosomal variation and adaptation in insects. *Ann. Rev. Entom.* 5: 85-110.
- DA CUNHA, A.B., BURLA, H. & DOBZHANSKY, TH. (1950). Adaptive chromosomal polymorphism in *Drosophila willistoni*. *Evolution* 4: 212-235.
- DOBZHANSKY, TH. (1947). Genetics of natural populations. XIV. A response of certain gene arrangements in the third chromosome of *Drosophila pseudoobscura* to natural selection. *Genetics* 32: 142-160.
- DOBZHANSKY, TH. (1948). Genetics of natural populations. XVIII. Experiments on chromosomes of *Drosophila pseudoobscura* from different geographic regions. *Genetics* 33: 588-602.
- DOBZHANSKY, TH. (1950). Genetics of natural populations. XIX. Origin of heterosis through natural selection in populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* 35: 288-302.



- DOBZHANSKY, TH. (1955). A review of some fundamental concepts and problems of population genetics. Cold Spr. Harb. Symp. Quant. Biol. 20: 1-15.
- DOBZHANSKY, TH. (1956). What is an adaptive trait? Amer. Nat. 90: 337-347.
- DOBZHANSKY, TH. (1961). Adaptation in man and animals: a synthesis. Ann. New York Acad. Sci. 91: 634-636.
- DOBZHANSKY, TH. (1967). Considerações sobre a biologia Cartesiana e Darwiniana. Ciência e Cultura 19: 3-13.
- DOBZHANSKY, TH. (1968). On some fundamental concepts of Darwinian biology. Evolutionary Biology 4: 1-34.
- DOBZHANSKY, TH. (1973). Genética do Processo Evolutivo. Editora Universidade de São Paulo, Editora Polígono, São Paulo.
- DOBZHANSKY, TH. (1977). Acaso e criatividade na evolução. Ciência e Cultura 29: 1203-1224.
- DOBZHANSKY, TH., HOLZ, A.M. & SPASSKY, B. (1942). Genetics of natural populations. VIII. Concealed variability in the second and fourth chromosomes of *Drosophila pseudoobscura* and its bearing on the problem of heterosis. Genetics 27: 463-490.
- DOBZHANSKY, TH. & LEVENE, H. (1951). Development of heterosis through natural selection in experimental populations of *Drosophila pseudoobscura*. Amer. Nat. 85: 247-264.
- DOBZHANSKY, TH. & PAVLOVSKY, O. (1953). Indeterminate outcome of certain experiments on *Drosophila* population. Evolution 7: 198-210.
- DOBZHANSKY, TH. & PAVLOVSKY, O. (1958). Interracial hybridization and breakdown of coadapted gene complexes in *Drosophila paulistorum* and *Drosophila willistoni*. Proc. Natl. Acad. Sci. 44: 662-629.
- DOBZHANSKY, TH. & SPASSKY, B. (1944). Genetics of natural populations. XI. Manifestation of genetic variants in *Drosophila pseudoobscura* in different environments. Genetics 29: 270-290.
- DUBININ, N.P. & TINIAKOV, G.G. (1946a). Natural selection and chromosomal variability in populations of *Drosophila funebris*. Jr. Heredity 37: 39-44.



- DUBININ, N.P. & TINIAKOV, G.G. (1946b). Inversion gradients and natural selection in ecological races of *Drosophila funebris*. *Genetics* 31: 537-545.
- EHRMAN, L. & PARSONS, P.A. (1977). *The Genetics of Behaviour*. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts.
- EPLING, C., TINDERHOLT, V.E. & MATTONI, R.H.T. (1961). Frequencies and allelism of lethal factors within and between gene arrangements. I. San Jacinto Mountains. *Evolution* 15: 447-454.
- FALCONER, D.S. (1981). *Introduction to Quantitative Genetics*. Longman, New York.
- FISHER, R.A. (1930). *Genetic Theory of Natural Selection*. Clarendon Press, Oxford.
- FULKER, D.W. (1966). Mating speed in male *Drosophila melanogaster*: A psychogenetic analysis. *Science* 153: 203-205.
- GALLO, A.J. & SALCEDA, V.M. (1974). *Drosophila* collection from four states of Mexico. *D.I.S.* 51: 48.
- GEISEL, J.T. (1979). Genetic co-variation of survivorship and other fitness indices in *Drosophila melanogaster*. *Exp. Geront.* 14: 323-328.
- GEISEL, J.T. & ZETTLER, E.E. (1980). Genetic correlation of life historical parameters and certain fitness indices in *Drosophila melanogaster*: r_m , r_s , diet breadth. *Oecologia* 47: 299-302.
- GILL, D.E. (1978). On selection at high population density. *Ecology* 59: 1289-1291.
- GOWEN, J.W. & JOHNSON, L.E. (1946). Metabolic capacity of different races of *Drosophila melanogaster* for egg production. *Amer. Nat.* 80: 149-179.
- GRANT, P.R. & PRICE, T.D. (1981). Population variation in continuously varying traits as an ecological genetics problem. *Amer. Zool.* 21: 795-811.
- HALDANE, J.B.S. (1941). *New Paths in Genetics*. George Allen & Unwin, Ltd., London.



- HEDRICK, P.W. & MURRAY, E. (1983). Selection and measures of fitness. In: *The Genetics and Biology of Drosophila*, vol. 3d. M. Ashburner, H.L. Carson & J.N. Thompson, Jr. Eds. Academic Press, Inc., London, New York, pp. 61-104.
- HIRAIZUMI, Y. (1961). Negative correlation between rate of development and female fertility in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 46: 615-624.
- HOSAKY, M.K. (1986). Polimorfismo cromossômico em populações naturais de *Drosophila sturtevantii* Duda. Tese de Doutorado, Instituto de Biociências, USP, São Paulo, SP.
- HUXLEY, J. (1957). *Evolution in action*. The New American Library, New York.
- KAUL, D. & PARSONS, P.A. (1965). The genotypic control of mating speed and duration of copulation in *Drosophila pseudoobscura*. *Heredity* 20: 381-392.
- LACK, D. (1954). The evolution of reproductive rates. In: *Evolution as a Process*. J.S. Huxley, A.C. Hardy & E.B. Ford, Eds., Allen and Unwin, London, pp. 143-156.
- LANDE, R. (1976). The maintenance of genetic variability by mutation in a polygenic character with linked loci. *Genet. Res.* 26: 221-235.
- LEFREVE, G. & JONSSON, U.B. (1962). Sperm transfer, storage, displacement and utilization in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 47: 1719-1736.
- LERNER, I.M. (1954). *Genetic Homeostasis*. Oliver and Boyd, Edinburgh.
- LEVENE, H. & DOBZHANSKY, TH. (1958). New evidence of heterosis in naturally occurring inversion heterozygotes in *Drosophila pseudoobscura*. *Heredity* 12: 37-49.
- LEVINS, R. (1968). *Evolution in Changing Environments. Some Theoretical Explorations*. Edited by Robert H. MacArthur, Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- LEWONTIN, R.C. (1955). The effects of population density and composition on viability in *Drosophila melanogaster*. *Evolution* 9: 27-41.
- LEWONTIN, R.C. (1978). La adaptación. *Scient. Amer.* 26: 139-149.



- MAC BEAN, J.T. & PARSONS, P.A. (1967). Directional selection for duration of copulation in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 54: 203-209.
- MACHADO, J. (1976). Estrutura etária na dinâmica de oscilações cíclicas de populações experimentais de *Drosophila sturtevantii*. Dissertação de Mestrado, Instituto de Biociências, USP, São Paulo, SP.
- MACKAY, T.F.C. (1985). A quantitative genetic analysis of fitness and its components in *Drosophila melanogaster*. *Genet. Res.* 47: 59-70.
- MANNING, A. (1961). The effects of artificial selection for mating speed in *Drosophila melanogaster*. *Anim. Behav.* 9: 82-92.
- MANNING, A. (1963). Selection for mating speed in *Drosophila melanogaster* based on the behaviour of one sex. *Anim. Behav.* 11: 116-120.
- MARINKOVIC, D. & AYALA, F.J. (1975a). Fitness of allozyme variants in *Drosophila pseudoobscura*. I. Selection at the PGM-1 and Mz-2 loci. *Genetics* 79: 85-95.
- MARINKOVIC, D. & AYALA, F.J. (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.
- MAYR, E. (1970). *Populações, Espécies e Evolução*. Companhia Editora Nacional, Editora Universidade de São Paulo, São Paulo.
- MENSUA, J.L. & MOYA, A. (1983). Stopped development in crowded cultures of *Drosophila melanogaster*. *Heredity* 51: 347-352.
- MOREE, R. & KING, J.R. (1961). Experimental studies on relative viability in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 46: 1735-1752.
- MOURÃO, C.A., AYALA, F.J. & ANDERSON, W.W. (1972). Darwinian fitness and adaptedness in experimental populations of *Drosophila willistoni*. *Genetica* 43: 552-574.



- MOYA, A. & BOTELLA, L.M. (1985). Larva-to-adult and pupa-to-adult mortality dynamics in crowded cultures of *Drosophila melanogaster*. *Genetica* 67: 201-207.
- MOUSSEAU, T.A. & ROFF, D.A. (1987). Natural selection and the heritability of fitness components. *Heredity* 59: 181-197.
- MUELLER, L.D. & AYALA, F.J. (1981). Fitness and density-dependent population growth in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 97: 667-677.
- MUKAI, T. & YAMAZAKI, T. (1971). The genetic structure of natural populations of *Drosophila melanogaster*. X. Developmental time and viability. *Genetics* 69: 385-398.
- NAGEL, A.A. (1989). Componentes do valor adaptativo de mutantes de *Drosophila sturtevantii*. Dissertação de Mestrado, IBILCE-UNESP, São José do Rio Preto, SP.
- OHBA, S. (1961). Analytical studies on the experimental population of *Drosophila*. I. The effect of larval population density upon the pre-adult growth in *D. melanogaster* and *D. virilis*, with special reference to their nutritional conditions. *Biol. Jr. Okayama Univ.* 7: 87-125.
- PARK, T. (1938). Studies in population physiology. VIII. The effect of larval population density on the post embryonic development of the flour beetle, *Tribolium confusum* DUVAL. *Jr. Exp. Zool.* 79: 11-70.
- PARSONS, P.A. & KAUL, D. (1966). Mating speed and duration of copulation in *Drosophila pseudoobscura*. *Heredity* 21: 219-225.
- PAVLOVSKY, O. & DOBZHANSKY, TH. (1966). Genetics of natural populations. XXXVII. The coadapted system of chromosomal variants in a population of *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* 53: 843-854.
- PETIT, C., BOURGERON, P. & MERCOT, H. (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*. *Amer. Nat.* 118: 702-714.



- POLIVANOV, S. & ANDERSON, W.W. (1969). Selection in experimental populations. II. Components of selection and their fluctuations in two populations of *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 63: 919-932.
- PRAKASH, S. (1965). Mating speed of homokaryotypes and heterokaryotypes in *Drosophila robusta*. *Genetics* 52: 468.
- PRAKASH, S. (1967). Chromosome interactions in *Drosophila robusta*. *Genetics* 57: 385-400.
- 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 in *Drosophila*. II. Population prediction. *Genetics* 58: 151-167.
- PROUT, T. & BUNDGAARD, J. (1977). The population genetics of sperm displacement. *Genetics* 85: 95-124.
- PYLE, D.W. (1976). Effects of artificial selection on reproductive fitness in *Drosophila*. *Nature* 263: 317-319.
- PYLE, D.W. & GROMKO, M.D. (1978). Repeated mating by female *Drosophila melanogaster*: the adaptive importance. *Experientia* 34: 449-450.
- PYLE, D.W. & GROMKO, M.H. (1981). Genetics basis for repeated mating in *Drosophila melanogaster*. *Amer. Natur.* 117: 133-146.
- RICHMOND, R.C. & EHRMAN, L. (1974). The incidence of repeating mating in the super-species *Drosophila paulistorum*. *Experientia* 30: 489-490.
- ROBERTSON, F.W. (1955). Selection response, and the properties of genetic variation. *Cold Spr. Harb. Symp. Quant. Biol.* XX: 166-177.
- ROBERTSON, F.W. (1963). The ecological genetics of growth in *Drosophila melanogaster*. *Jr. Genet.* 50: 416-448.
- ROFF, D.A. & MOUSSEAU, T.A. (1987). Quantitative genetics and fitness: lessons from *Drosophila*. *Heredity* 58: 103-118.



- ROSE, M.R. (1982). Antagonistic pleiotropy, dominance and genetic variation. *Heredity* 48: 63-78.
- ROSE, M.R. (1983a). Artificial selection on a fitness component in *Drosophila melanogaster*. *Evolution* 38: 516-526.
- ROSE, M.R. (1983b). Theories of life-history evolution. *Amer. Zool.* 23: 15-23.
- ROSE, M.R. & CHARLESWORTH, B. (1981a). Genetics of life history in *Drosophila melanogaster*. I. Sib analysis of adult females. *Genetics* 97: 173-186.
- ROSE, M.R. & CHARLESWORTH, B. (1981b). Genetics of life history in *Drosophila melanogaster*. II. Exploratory selection experiments. *Genetics* 97: 188-196.
- SALCEDA, V.M. & GALLO, A.J. (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.
- SANDLER, L., HIRAIZUMI, Y. & SANDLER, I. (1959). Meiotic drive in natural populations of *Drosophila melanogaster*. I. Cytogenetic basis of segregation-distortion. *Genetics* 44: 233-250.
- SANG, J.H. (1949). The ecological determinant of population growth in *Drosophila* cultures. III. Larval and pupal survival. *Physiol. Zool.* 22: 183-202.
- SANTOS, M., TARRIO, R., ZAPATA, C. & ALVAREZ, G. (1986). Sexual selection on chromosomal polymorphism in *Drosophila subobscura*. *Heredity* 57: 161-169.
- SEAGER, R.D. & AYALA, F.J. (1982). Chromosome interactions in *Drosophila melanogaster*. I. Viability studies. *Genetics* 102: 467-483.
- SEAGER, R.D., AYALA, F.J. & MARKS, W. (1982). Chromosome interactions in *Drosophila melanogaster*. II. Total fitness. *Genetics* 102: 485-502.
- SHERWIN, R.N. (1975). Selection for mating activity in two chromosomal arrangements of *Drosophila pseudoobscura*. *Evolution* 29: 519-530.
- SIMMONS, M.J., PRESTON, C.R. & ENGELS, W.R. (1980). Pleiotropic effects on fitness of mutations affecting viability in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 94: 467-475.



- SINGH, B.N. (1972). The lack of evidence for coadaptation in geographic populations of *Drosophila ananassae*. *Genetica* 43: 582-588.
- SINGH, B.N. (1974). Persistence of heterosis in crosses between geographical races of *Drosophila ananassae* Doleschall. *Indian J. Exp. Biol.* 12: 376-377.
- SINGH, B.N. (1981). Interracial hybridization in *Drosophila ananassae*. *Genetica* 57: 139-142.
- SINGH, B.N. (1985). Heterosis without selectional coadaptation in *Drosophila ananassae*. *Theor. Appl. Genet.* 69: 437-441.
- SINGH, B.N. & CHATTERJEE, S. (1986). Mating hability of homo- and heterokaryotypes of *Drosophila ananassae* from natural populations. *Heredity* 57: 75-78.
- SPIESS, E.B. (1950). Experimental populations of *Drosophila persimilis* from an altitudinal transect of Sierra Nevada. *Evolution* 4: 14-33.
- SPIESS, E.B. (1958). Chromosomal adaptive polymorphism in *Drosophila persimilis*. II. Effects of population cage conditions of life cycle components. *Evolution* 12: 234-245.
- SPIESS, E.B. & LANGER, B. (1961). Chromosomal adaptive polymorphism in *Drosophila persimilis*. III. Mating propensity of homokaryotypes. *Evolution* 15: 535-544.
- SPIESS, E.B. & LANGER, B. (1964a). Mating speed control by gene arrangement carriers in *Drosophila persimilis*. *Evolution* 18: 430-444.
- SPIESS, E.B. & LANGER, B. (1964b). Mating speed control by gene arrangements in *Drosophila pseudoobscura* homokariotypes. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 51: 1015-1019.
- SPIESS, E.B. & SPIESS, L.D. (1967). Mating propensity, chromosomal polymorphism, and dependent conditions in *Drosophila persimilis*. *Evolution* 21: 672-678.
- SPIESS, E.B., LANGER, B. & SPIESS, L.D. (1966). Mating control by gene arrangements in *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* 54: 1139-1149.
- STEBBINS, L.G. (1970). *Processos de Evolução Orgânica*. Ed. Polígono, São Paulo.
- STEEL, R.G.D. & TORRIE, J.H. (1960). *Principles and Procedures of Statistics*. Mc Graw-Hill Book Company, Inc., New York.



- STERNS, S.C. (1977). The evolution of life history traits: A critique of the theory and a review of the data. *An. Rev. Ecol. Syst.* 8: 145-171.
- SVED, J.A. (1971). An estimate of heterosis in *Drosophila melanogaster*. *Genet. Res.* 18: 97-105.
- SVED, J.A. (1975). Fitness of third chromosome homozygotes in *Drosophila melanogaster*. *Genet. Res.* 25: 197-200.
- SVED, J.A. & AYALA, F.J. (1970). A population cage test for heterosis in *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* 66: 97-113.
- TADEI, W.J. (1973). Aptidão competitiva e coexistência em populações experimentais de *Drosophila*. Dissertação de Mestrado, Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto, USP, Ribeirão Preto, SP.
- TANTAWY, A.O. & VETUKHIV, M.O. (1960). Effects of size on fecundity populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Amer. Natur.* 94: 395-403.
- TEMIN, R.G. (1966). Homozygous viability and fertility loads in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 53: 27-46.
- TRACEY, M.L. & AYALA, F.J. (1974). Genetic load in natural populations: Is it compatible with the hypothesis that many polymorphisms are maintained by natural selection? *Genetics* 77: 569-589.
- TUCIC, N., AYALA, F.J. & MARINKOVIC, D. (1981). Correlation between recombination frequency and fitness in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 56: 61-69.
- TURELLI, M. (1984). Heritable genetic variation via mutation-selection balance: Lerch's zeta meets the abdominal bristle. *Theor. Pop. Biol.* 25: 138-193.
- TURNER, M.E. & ANDERSON, W.W. (1983). Multiple mating and female fitness in *Drosophila pseudoobscura*. *Evolution* 37: 714-723.
- VALENTINE, J.W. (1977). Genetic strategies of adaptations. In: *Molecular Evolution*. Edited by F.J. Ayala, Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts.
- VAN VALLEN, L. (1965). Morphological variation and width of ecological niche. *Amer. Nat.* 99: 377-389.



- VARTANIAN, G. (1973). Variabilidade genética de populações naturais de *Drosophila melanogaster*. Tese de Doutorado, F.F.C.L., São José do Rio Preto, SP.
- VETUKHIV, M. (1953). Viability of hybrids between local populations of *Drosophila pseudoobscura*. Proc. Natl. Acad. Sci. 39: 30-34.
- VETUKHIV, M. (1954). Integration of genotype in local populations of three species of *Drosophila*. Evolution 8: 241-251.
- VETUKHIV, M. (1956). Fecundity of hybrids between geographic populations of *Drosophila pseudoobscura*. Evolution 10: 139-146.
- VETUKHIV, M. (1957). Longevity of hybrids between geographic populations of *Drosophila pseudoobscura*. Evolution 11: 348-360.
- YAMAZAKI, T. (1984). Measurement of fitness and its components in six laboratory strains of *Drosophila melanogaster*. Genetics 108: 201-211.
- YAMAZAKI, T. & HIROSE, Y. (1984). Genetic analysis of natural populations of *Drosophila melanogaster* in Japan. II. The measurement of fitness components in homozygous lines. Genetics 108: 213-221.
- YOSHIMARU, H. & MUKAY, T. (1985). Relationships between the polygenes affecting the rate of development and viability in *Drosophila melanogaster*. Jpn. Jr. Genet. 60: 307-334.
- WALLACE, B. (1948). Studies on "sex-ratio" in *Drosophila pseudoobscura*. Evolution 2: 189-217.
- WALLACE, B. (1955). Inter-population hybrids in *Drosophila melanogaster*. Evolution 9: 302-316.
- WATANABE, T.K. & OSHIMA, C. (1973). Fertility genes in natural populations of *Drosophila melanogaster*. II. Correlation between productivity and viability. Japan. J. Genetics 48: 337-347.
- WATANABE, T.K. & WATANABE, T. (1973). Fertility genes in natural populations of *Drosophila melanogaster*. III. Superiority of inversion heterozygotes. Evolution 27: 468-475.



- WILLIAMS, G.C. (1957). Pleiotropy, natural selection, and the evolution of senescence. *Evolution* 11: 398-411.
- WILLS, C. (1981). *Genetic Variability*. Clarendon Press, Oxford.
- WILTON, A.N. & SVED, J.A. (1979). X-chromosomal heterosis in *Drosophila melanogaster*. *Genet. Res.* 34: 303-315.
- WRIGHT, S. & DOBZHANSKY, TH. (1946). Genetics of natural populations. XII. Experimental reproduction of some of the changes caused by natural selection of *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* 31: 125-156.
- ZAR, J.H. (1974). *Bioestatistical Analysis*. Prentice Hall, Inc., New Jersey.



VIII. APENDICE

1. Valores de w de Tukey ($P = 0,05$) para comparações múltiplas de médias dos conjuntos de constituições cromossômicas de números 1 e 6 a 11, em relação aos componentes do valor adaptativo.
2. Valores de d de Dunnett ($P = 0,05$) para comparações múltiplas de médias de cada constituição parental com seus híbridos, com complementos cromossômicos herdados por via materna (M) ou paterna (P), para componentes com números iguais de observações (30 garrafas de progênie).
3. Valores de d de Dunnett ($P = 0,05$) para comparações múltiplas de médias de cada constituição parental com seus híbridos, com complementos cromossômicos herdados por via materna (M) ou paterna (P), para componentes com números desiguais de observações.
4. Médias dos componentes das 16 constituições cromossômicas calculadas como percentuais (A) da média das médias das 16 constituições cromossômicas.
5. Percentuais B: percentuais A, de cada constituição cromossômica, computados em relação à soma dos percentuais de 26 componentes da respectiva constituição.
6. Coeficientes de correlação, para percentuais B, entre pares de constituições cromossômicas.



Apêndice 1

componente	1	6	7	8	9	10	11
NF	43	34	32	---	---	---	29
NM	49	39	31	---	41	---	34
RS	22	---	22	---	16,6	---	19
NI	87	73	58	---	73,2	81	60
NI1a.CA	25,5	25,7	17,1	22,4	27,6	14,7	24,3
NI1a.CR	11,4	10,7	6,3	8,6	10,9	14,4	8,3
NI/dia	8,3	---	5,3	7,0	6,2	6,2	6,4
NP	164	114	92	98	143	152	142
VPI	21	11	12	18	14	---	15
BF	0,13	---	---	---	---	---	---
BM	0,09	0,08	0,6	0,07	---	---	0,06
RB	4	3,6	3,1	3,2	---	---	---
TDAOP	0,7	0,6	0,5	0,5	0,5	0,5	---
TDAOF	2,6	1,1	1,4	2,2	1,6	2,4	2,2
TDAOM	2,6	1,1	1,3	2,4	1,4	2,6	2,3
TDAOI	2,6	1,1	1,3	2,3	1,5	2,5	2,3
TDAPI	2,7	1,2	1,4	2,4	1,7	2,5	2,4
TDPIR	6	4	3	5	4	6	5
TDAF1a.C	1,2	0,8	0,9	---	---	---	0,9
TDAM1a.C	1,5	1,0	1,1	---	---	1,2	1,4
TDAl1a.C	1,2	0,9	0,9	---	---	---	0,9
DPEF	3,8	2,3	2,2	3,1	2,4	3,4	3,0
DPEM	5,8	2,4	2,4	3,2	2,8	3,3	3,1
DPEI	3,8	2,5	2,2	3,1	2,7	3,3	3,9

Apêndice 2

componente	BRA		COL		COS		MEX	
	M	P	M	P	M	P	M	P
NF	31	25	34	34	25	25	29	30
NM	31	30	40	38	---	---	---	---
RS	---	15	14	16	---	10	20	19
NI	59	54	74	69	---	60	---	---
NI1a.CA	16,9	15,3	22,2	25,4	15,7	10,5	15,9	17,0
NI1a.CR	5,1	5,6	10,9	11,0	5,9	4,7	8,1	8,8
NI/dia	6,1	5,5	5,4	6,2	6,2	5,0	---	5,9
NP	86	89	138	134	---	112	118	120
VPI	14	12	13	13	13	14	---	---
BF	0,06	---	---	0,10	0,08	---	---	0,08
BM	0,05	0,06	0,08	0,07	0,06	0,06	0,07	0,06
RB	2,6	3,2	3,8	3,1	---	2,7	2,8	3,5
TDAOP	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,4	---	0,5
TDAOF	1,4	1,4	1,5	1,7	1,7	1,6	2,3	---
TDAOM	1,4	2,8	1,6	1,6	1,6	1,4	2,4	---
TDAOI	1,4	1,5	1,6	1,7	1,7	1,5	2,4	---
TDAPI	1,4	1,6	1,7	1,7	1,8	1,6	2,4	2,4
TDPIR	3,2	4,0	4,0	4,0	4,0	4,0	5	---
TDAF1a.C	1,0	0,9	0,7	0,6	0,6	0,8	0,9	---
TDAM1a.C	1,0	1,1	1,0	---	1,1	1,0	1,2	---
TDAI1a.C	1,0	1,0	0,7	---	---	0,8	---	---
DPEF	2,4	2,4	2,6	2,7	2,4	2,3	---	---
DPEM	2,4	2,6	2,7	2,8	2,7	2,5	---	---
DPEI	2,4	2,4	2,6	2,7	2,4	2,3	---	---

Apêndice 3

compo- nente	BRA		COL		COS		MEX	
	P		M	P	M	P	M	P
TPC	COL 7,1	BRA ---	5,0	BRA 4,6	5,1	BRA 5,4	5,0	
	COS 6,6	COS ---	4,9	COL 4,6	5,1	COL 5,1	4,9	
	MEX 6,9	MEX ---	4,7	MEX 4,3	4,9	COS 5,2	4,7	
TCA	COL 1,5	BRA 0,9	1,0	BRA 1,0	---	BRA 1,2	---	
	COS 1,4	COS 0,9	1,0	COL 1,0	---	COL 1,1	---	
	MEX 1,4	MEX 0,9	1,0	MEX 1,0	---	COS 1,1	---	
TCR	COL 8,1	BRA 6,0	6,5	BRA 6,6	6,3	BRA 6,8	6,3	
	COS 7,5	COS 5,7	6,4	COL 6,6	6,3	COL 6,5	6,2	
	MEX 7,6	MEX 5,7	6,1	MEX 6,2	6,1	COS 6,6	5,9	

Apêndice 4

componente	BRABRA	COLCOL	COSCOS	MEXMEX	BRACOL	COLBRA	BRACOS	COSBRA	BRANEX	MEXBRA	COLCOS	COSCOL	COLNEX	MEXCOS	COSMEX	MEXCOS
FA	63,3	86,1	93,7	139,2	78,5	96,2	101,3	96,2	98,7	93,7	101,3	98,7	119,0	98,7	113,9	124,0
TPC	86,4	171,8	70,9	111,8	159,5	50,0	123,2	68,6	101,8	87,3	55,4	144,1	118,2	138,2	60,0	50,0
TCA	103,3	72,7	86,8	95,0	94,2	114,0	93,4	103,3	138,0	94,2	107,4	96,7	105,0	92,6	100,0	105,0
TCR	103,8	48,1	104,6	91,6	69,3	127,3	81,1	113,4	118,1	99,8	131,7	77,1	97,5	77,9	124,4	135,7
NF	95,8	95,8	110,5	83,2	134,3	125,9	99,3	118,2	99,3	90,9	102,1	99,3	97,9	104,9	68,5	70,6
MM	78,7	80,1	109,6	84,2	113,0	108,9	113,0	121,2	90,4	87,0	113,7	110,9	90,4	104,8	95,2	104,1
HI	84,3	80,8	109,6	83,3	118,9	115,3	107,5	123,8	95,0	92,5	108,2	103,2	91,1	102,1	88,3	94,3
HI1a.CA	44,3	235,8	122,9	91,1	99,6	118,1	112,9	40,2	44,3	45,8	113,3	88,6	153,5	223,6	25,1	38,4
HI1a.CR	40,9	338,3	111,1	137,4	77,4	95,3	102,8	28,7	51,8	50,8	97,8	100,9	180,4	125,2	25,7	37,5
NI/dia	132,5	111,1	113,7	77,4	130,8	114,1	104,7	102,2	82,9	91,4	107,7	101,7	85,5	88,5	78,2	79,5
NP	58,5	68,0	94,0	84,9	92,5	97,2	102,6	124,7	100,6	103,0	114,6	115,5	98,5	107,7	121,1	116,1
VPI	127,5	114,5	108,7	100,0	115,9	111,6	100,0	91,3	92,7	91,3	92,8	91,3	95,6	100,0	76,8	81,2
EF	100,8	103,1	96,9	103,1	95,4	96,2	95,4	96,9	100,0	101,5	96,2	96,9	103,8	99,2	102,3	107,7
EM	93,9	104,0	102,0	109,1	88,9	89,9	100,0	97,0	99,0	98,0	98,0	100,0	105,0	101,0	107,1	112,1
TBMOP	120,4	90,3	101,41	101,1	100,0	102,2	94,6	104,3	98,9	103,2	95,7	96,8	96,8	96,8	102,2	97,8
TDAOF	90,0	81,0	91,4	104,8	92,9	96,7	96,7	109,5	106,7	109,0	98,1	96,2	97,6	101,4	114,8	110,0
TBACH	89,8	81,4	92,0	106,6	92,9	93,4	99,1	104,9	110,6	105,3	97,3	96,9	96,9	103,1	112,8	113,3
TDAOI	89,9	81,2	91,7	106,0	92,7	95,0	98,6	106,9	108,3	107,3	98,2	96,8	97,7	102,8	114,2	112,8
TDAPI	68,0	54,7	84,8	110,4	87,2	89,6	101,6	108,8	115,2	110,4	100,0	96,8	98,4	107,2	123,2	123,2
TDPPIR	76,8	92,9	92,9	103,6	96,4	96,4	103,6	103,6	107,1	103,6	103,6	100,0	100,0	103,6	108,9	110,7
TDAF1a.C	105,5	96,9	95,9	100,0	95,9	98,6	100,0	102,1	102,7	106,8	95,9	96,6	98,6	102,1	105,5	101,4
TDAH1a.C	107,8	93,5	97,4	101,3	98,7	93,5	96,8	101,3	104,5	105,2	94,8	95,4	94,2	102,6	109,1	105,8
TDAI1a.C	104,8	98,0	95,2	99,3	95,2	98,0	99,3	104,1	102,0	105,4	99,3	95,9	98,6	101,4	104,8	100,7
BPEF	60,5	61,3	88,7	112,9	86,3	94,4	100,0	117,7	115,3	114,5	96,8	94,4	103,2	108,1	124,2	126,6
BPEH	54,0	64,3	86,5	111,1	84,9	101,6	102,4	113,5	118,2	119,9	98,4	98,4	107,1	111,9	115,1	118,2
BPEI	59,8	67,4	90,9	109,8	86,4	97,7	100,0	113,6	118,2	109,8	98,5	96,2	103,8	110,6	118,2	120,5

Apêndice 5

Componente	BRABRA	COLCOL	COSCOS	HEXHEX	BRACOL	COLBRA	BRACOS	COSBRA	BRANEX	HEXBRA	COLCOS	COSCOL	COLHEX	HEXCOL	COSHEX	HEXCOS
FA	2,32	2,72	3,30	5,53	2,92	3,40	3,87	3,82	4,20	3,93	3,65	3,80	4,40	3,70	4,82	5,01
TPC	4,24	1,84	4,97	3,55	2,34	7,07	3,10	5,80	4,18	4,81	6,50	2,67	3,12	2,71	7,06	8,07
TCA	3,54	4,35	4,06	4,18	3,96	3,10	4,09	3,85	3,09	4,46	3,35	3,98	3,52	4,05	4,23	3,84
TCR	3,80	1,52	3,69	3,64	2,58	4,50	3,10	4,51	5,03	4,19	4,74	2,97	3,60	2,92	5,27	5,48
KF	3,51	3,03	3,90	3,30	5,00	4,45	3,79	4,70	4,23	3,82	3,68	3,82	3,62	3,93	2,90	2,85
WM	2,88	2,53	3,86	3,34	4,21	3,85	4,32	4,82	3,85	3,65	4,10	4,27	3,34	3,93	4,03	4,20
NI	3,09	2,55	3,86	3,31	4,43	4,07	4,11	4,92	4,04	3,88	3,90	3,97	3,37	3,83	3,74	3,81
NI1a.CA	1,62	7,45	4,33	3,62	3,71	4,17	4,31	1,60	1,89	1,92	4,08	3,41	5,67	8,39	1,06	1,55
NI1a.CR	1,50	10,69	3,92	5,46	2,88	3,37	3,93	1,14	2,20	2,13	3,52	3,88	6,66	4,70	1,09	1,51
NI/dia	4,85	3,51	4,01	3,07	4,87	4,03	4,00	4,06	3,53	3,84	3,88	3,91	3,16	3,32	3,31	3,20
NP	2,14	2,15	3,31	3,37	3,44	3,43	3,92	4,96	4,28	4,32	4,13	4,44	3,64	4,04	5,13	4,69
VPI	4,67	3,62	3,83	3,97	4,32	3,94	3,82	3,63	3,95	3,83	3,34	3,51	3,53	3,75	3,25	3,28
BF	3,69	3,26	3,42	4,09	3,55	3,40	3,64	3,85	4,26	4,26	3,47	3,73	3,84	3,72	4,33	4,35
BH	3,44	3,29	3,60	4,33	3,31	3,18	3,82	3,86	4,22	4,11	3,53	3,85	3,88	3,79	4,53	4,52
TEAOP	3,04	3,50	3,49	3,93	3,72	3,46	4,04	3,81	4,30	4,07	3,76	4,00	3,82	3,87	4,14	4,12
TEAOF	4,07	3,90	3,86	3,79	4,01	3,65	3,95	3,63	3,99	3,85	3,67	4,00	3,79	3,70	3,69	3,67
TEAOH	4,08	3,88	3,83	3,72	4,01	3,78	3,86	3,79	3,85	3,99	3,70	3,97	3,81	3,64	3,76	3,56
TEAOI	4,07	3,89	3,85	3,74	4,02	3,72	3,87	3,72	3,93	3,91	3,67	3,98	3,78	3,65	3,71	3,58
TEAPI	5,38	4,25	4,16	3,60	4,27	3,94	3,76	3,65	3,70	3,80	3,60	3,98	3,75	3,50	3,44	3,28
TEPIR	4,77	3,40	3,79	3,83	3,86	3,66	3,69	3,84	3,98	4,05	3,48	3,85	3,69	3,62	3,89	3,64
TEAFia.C	3,47	3,27	3,68	3,97	3,88	3,58	3,82	3,89	4,15	3,93	3,76	3,98	3,75	3,67	4,01	3,98
TEAHia.C	3,40	3,38	3,62	3,92	3,77	3,78	3,95	3,92	4,08	3,99	3,80	4,03	3,92	3,66	3,88	3,82
TEAIIa.C	3,49	3,22	3,70	4,00	3,91	3,60	3,85	3,82	4,17	3,98	3,63	4,01	3,75	3,70	4,04	4,01
IPEF	6,05	5,16	3,97	3,52	4,32	3,74	3,82	3,38	3,69	3,66	3,72	4,08	3,58	3,47	3,41	3,19
BPEH	6,78	4,92	4,08	3,57	4,39	3,48	3,73	3,50	3,60	3,75	3,66	3,92	3,45	3,35	3,68	3,42
IPEI	6,12	4,69	3,88	3,62	4,31	3,62	3,82	3,50	3,60	3,82	3,66	4,00	3,56	3,39	3,58	3,35

APENDICE 6

BRABRA COLCOL COSCOS HEXHEX BRACOL COLBRA BRACOS COSBRA BRANEX HEXBRA COLDOS COSCOL COLNEX NEXCOL COSHEX

COLCOL	-0,149
COSCOS	0,282 0,210
MEXMEX	-0,420 0,413 -0,327
BRA COL	0,436 0,010 -0,005 -0,535
COLBRA	0,085 -0,284 0,727 -0,348 -0,300
BRA COS	-0,344 0,351 -0,213 0,009 0,512 -0,564
COS BRA	0,165 -0,917 0,015 -0,490 0,004 0,461 -0,372
BRA MEX	0,198 -0,876 -0,413 -0,204 -0,113 0,148 -0,524 0,776
MEXBRA	0,343 -0,845 -0,134 -0,248 -0,073 0,208 -0,481 0,843 0,808
COLCOS	-0,055 -0,331 0,582 -0,274 -0,537 0,906 -0,563 0,495 0,201 0,262
COSCOL	-0,013 0,112 -0,533 -0,029 0,548 -0,751 0,690 -0,116 -0,079 -0,065 -0,686
COLMEX	-0,579 0,834 -0,034 0,637 -0,350 -0,235 0,267 -0,840 -0,694 -0,839 -0,202 -0,032
MEXCOL	-0,533 0,115 0,115 0,092 0,014 -0,152 0,569 -0,627 -0,730 -0,777 -0,158 -0,001 0,670
COSMEX	0,153 -0,20 -0,020 -0,131 -0,436 0,418 -0,600 0,828 0,758 0,887 0,581 -0,296 -0,669 -0,662
MEXCOS	0,053 0,108 0,108 -0,074 -0,556 0,571 -0,640 0,778 0,677 0,777 0,723 -0,462 -0,549 -0,572 0,970

IX. AGRADECIMENTOS

Ao término deste trabalho expressei meu agradecimento a todos que colaboraram para sua concretização.

De forma especial ao Prof. Dr. Celso Abbade Mourão, a quem devo o melhor dos meus conhecimentos, pela confiança, pelo apoio e pela presença amiga em todas as etapas vencidas.

Aos professores do Departamento de Biologia pelo acolhimento e incentivo e, em especial aos meus professores de Pós-Graduação, Dra. Adelina Buzini da Costa Silva, Dr. Aluísio José Gallo, Dra. Eloísa Helena Tajara da Silva, Dr. Grigor Vartanian, Dra. Maria Astride Saad Corradi, Dra. Marileila Varella Garcia, Dr. Victor Manoel Salceda e Dr. Wladimir João Tadei, por me proporcionarem crescimento e amadurecimento científico.

Aos professores Dr. José Antonio Cordeiro e Marcelo Andres Fossey, por me introduzirem no processamento de dados.

Ao Prof. Dr. James Robert Coleman pela revisão do Abstract.

Aos amigos do Curso de Pós-Graduação pelo ambiente agradável e solidário e, em especial, às pós-graduandas Ana Maria Alves de Oliveira, Fátua Rosana Coelho Rits, Silma Regina Pereira Martins e Sirlei Branco pela valiosa colaboração em fases de acúmulo de trabalho.

Aos funcionários do Departamento de Biologia pela atenção, especialmente a Sra. Yone Sass Dias e a Srta. Simone Rufino Carvalho pela gentileza na execução de serviços datilográficos, e aos Srs. Paulo Antônio Maziero e Sebastião Dias Barbosa pelo zelo na preparação do meio de cultura.

Ao acadêmico Marcelo Ferreira Lourenço pelo carinho e disponibilidade na execução dos serviços de edição do texto.

Aos funcionários da Biblioteca pela presteza no serviço de comutação bibliográfica, e do Laboratório de Computação, pela atenção.

A Direção do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas - UNESP, pela disposição das condições materiais.



A meus pais Francisco e Deanira e a minha irmã Maria Elisa, pelo carinho e incentivo constantes.

A Tatiana e ao Rodrigo, pela compreensão encantadora que me permitiu conciliar os cuidados maternos com o trabalho científico.

"Tens contigo os companheiros certos que te auxiliam no aperfeiçoamento a que aspiras."

EMMANUEL

(FRANCISCO CÂNDIDO XAVIER)



