

Antonio José Manzato

**Estrutura Etária em Populações
Experimentais de *Megaselia scalaris*
Loew (Diptera, Phoridae)**



Antonio José Manzato

**ESTRUTURA ETÁRIA EM POPULAÇÕES EXPERIMENTAIS DE
Megaselia scalaris LOEW (DIPTERA, PHORIDAE)**



943/00

Tese apresentada para obtenção
do Grau de Doutor em Ciências
Biológicas-Genética.

São José do Rio Preto - SP

1999



Orientador: Prof. Dr. Wladimir João Tadei

Co-orientador: Prof. Dr. José Antonio Cordeiro



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



À Vera, companheira que sempre me deu forças,
apoiando, incentivando, e participando a todo
momento deste trabalho.

Aos meus filhos, Carolina e Jairo, pelo carinho,
amizade e alegrias que me proporcionam.

ÍNDICE

I. INTRODUÇÃO.....	01
II. MATERIAIS E MÉTODOS	19
II.1. Materiais	19
II.2. Técnicas	20
II.2.1. Transferência seriada para manutenção de populações	20
II.2.2. Marcação de insetos de Tadei e Mourão	21
II.3. Método de Levene	22
II.4. Plano dos experimentos	25
II.4.1. Populações experimentais	25
II.4.2. Estabelecimento da estrutura etária das populações	25
II.4.3. Fertilidade de fêmeas por classe etária	26
II.4.4. Longevidade das moscas, em populações e em tubos	26
II.5. Metodologia estatística	27
II.5.1. Simulação "bootstrap"	27
II.5.2. Análise estatística dos dados	30
III. RESULTADOS	31
III.1. Tamanho e produtividade das populações experimentais	31
III.2. Estrutura etária das populações	52
III.3. Mortalidade global e por faixa etária	80
III.4. Produtividade nos três censos semanais	116
III.5. Fêmeas reprodutivas por classe etária	123
III.6. Longevidade das moscas, em populações e em tubos	127
IV. DISCUSSÃO	146
V. RESUMO E CONCLUSÕES	162
VI. SUMMARY AND CONCLUSIONS	165
VII AGRADECIMENTOS	168
VIII. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	169

I. INTRODUÇÃO

A genética de populações nas suas considerações teóricas ocupa-se com a construção de modelos, que é uma tentativa de separar da natureza algum aspecto significativo de uma situação verdadeira. Um modelo é uma versão simplificada de algum problema ou situação da vida real, destinado a ilustrar certas características do problema, sem levar em conta todos os detalhes. Os modelos são sempre incompletos, pois de alguma forma, referem-se apenas a parte dos problemas. Inevitavelmente não refletem toda a complexidade das situações reais, mas também é verdade que quanto mais se ajustam à natureza, menos manejáveis se tornam do ponto de vista matemático (Crow e Kimura, 1970; Stevenson, 1981). Modelos ajustados às populações experimentais têm sido muito úteis para o entendimento das populações naturais e, com o advento dos microcomputadores, seu uso tem sido cada vez mais freqüente, pois podem ser testados mais facilmente através de processos de simulação.

O termo população pode ser definido como um conjunto de indivíduos, objetos ou elementos com pelo menos uma característica comum observável. Em Mettler e Gregg (1973), o termo população refere-se a um conjunto qualquer de elementos; no entanto, os biólogos utilizam-no para descrever especificamente os grupos de indivíduos adaptados de forma semelhante. Os estudiosos da genética de populações limitam este termo mais ainda, utilizando-o para descrever grupos de indivíduos sexuais que se associam por razões ecológicas e reprodutivas. Uma população genética vem a ser um grupo de indivíduos da mesma espécie, que se inter cruzam e que por isso têm propriedades tanto em termos de espaço como de tempo. Toda população genética mantém uma continuidade no tempo porque, na sua existência, as sucessivas gerações são interligadas por elos de reprodução. Possui também uma unidade no espaço devido ao inter cruzamento dos indivíduos que a compõem. Uma população pode aumentar ou diminuir de tamanho devido à imigração ou emigração de indivíduos, ou por alterações nas taxas de natalidade e mortalidade.

Apesar de algumas das perguntas a seguir estarem parcialmente respondidas, ainda persistem dúvidas. Essas unidades são discretas? Se não, indivíduos que se inter cruzam em uma delas pertencem a ambas? Se os

cruzamentos não são casuais, de modo que apenas uma fração do grupo se reproduz, a população é constituída pelo grupo todo ou apenas pelos indivíduos que se reproduzem? Nesse caso com que frequência deve o indivíduo se reproduzir para ser considerado parte da população? Do ponto de vista evolutivo quem está sendo selecionado no processo de seleção natural? Em relação a esta questão, para Mayr (1997) a dificuldade começa com a exata descrição do processo de seleção. O conceito de população foi abordado também por outros autores como por exemplo, Steel e Torrie (1960), Hoel (1961), Andrewartha (1973), Emlen (1973), Cochran (1977), Scheffler (1979), Dantas e Rodrigues (1980), Cervo e Bervian (1983), Dalenius (1985), Runyon (1985), Bussab e Morettin (1985), Vieira (1985), Futuyma (1992), Ridley (1993), Beiguelmam (1994), Sokal e Rohlf (1995).

Verifica-se, portanto, que população não é fácil de conceituar como também não é fácil o conceito de tamanho populacional. O tamanho de uma população em determinado instante pode ser o conjunto dos indivíduos adultos vivos naquele momento. A determinação desse tamanho pode ser feita em populações experimentais através de censos precisos e em populações naturais por meio de métodos estatísticos de amostragem com captura, marcação e recaptura dos indivíduos. Para o geneticista de populações interessa conhecer não só o tamanho populacional, isto é, o número de indivíduos adultos em determinado instante de tempo t , mas também, desse conjunto, quais são os reais progenitores da geração seguinte. Este é o conceito de tamanho efetivo da população (N_e) proposto por Wright (1940), cujo valor numérico em teoria deverá ser menor ou igual ao tamanho populacional. Segundo Dobzhansky (1973), as relações entre o número de indivíduos obtidos por censo e os de tamanho efetivo são extremamente complexas, sendo determinadas por variáveis ecológicas e pela biologia da reprodução das espécies. Para MacArthur e Connell (1966) o que determina o tamanho de uma população são diferentes causas sob diferentes circunstâncias. Os estudos de tamanho efetivo de populações estão na dependência de modelos matemáticos (e.g. Wright, 1940; Crow e Morton, 1955; Kimura e Crow, 1963; Crow e Kimura, 1970), o que nem sempre é possível. Em populações naturais as dificuldades em se estimar este parâmetro são imensas, pois ele depende de inúmeras informações, tais como distância de dispersão, proporção sexual efetiva, frequência de acasalamentos através de gerações, variância do sucesso reprodutivo, por exemplo.

Crow e Kimura (1970) observaram que mesmo que alguns poucos desses fatores sejam avaliados, tal como a variância do sucesso reprodutivo, é comum encontrar em populações humanas, e de *Drosophila* em laboratório, um tamanho efetivo menor que 75% do número real de indivíduos. Em populações naturais, recorrendo ao método estatístico de amostragem com captura, marcação e recaptura dos indivíduos, foram feitas algumas tentativas para se estimar o tamanho efetivo da população, como Dobzhansky e Wright (1943) com *Drosophila pseudoobscura*, Howard (1949) com o camundongo *Peromyscus maniculatus*, Kerster (1964) com o lagarto *Sceloporus olivaceus*, Barrowclough (1980) com corruiras e tentilhões, e Greenwood e Harvey (1982) com aves migratórias.

Parâmetros populacionais como produtividade, longevidade, mortalidade e estrutura etária, são componentes que estão diretamente relacionados com a determinação do tamanho populacional, e são fortemente influenciados pelas interações genéticas e ambientais a que as populações estão submetidas. As interrelações entre as variáveis genéticas e ambientais são complexas, e às vezes, mesmo nas condições controladas de laboratório, não é simples manipular separadamente seus efeitos, de forma que possam ser determinados os fatores reguladores do tamanho populacional. Os estudos dessas variáveis e suas eventuais interrelações podem ser feitos com acuidade, desde que se disponha de procedimentos experimentais adequados e métodos de análise robustos.

A necessidade de se conhecer os mecanismos reguladores do tamanho populacional demandou o desenvolvimento de técnicas de laboratório. Por razões práticas bastante conhecidas, espécies de *Drosophila* foram utilizadas para estudo de muitos aspectos da genética e da dinâmica de populações, sendo estabelecidas duas técnicas básicas, as caixas de população de L'Héritier e Teissier (1933) e a da transferência seriada de Buzzatti-Traverso (1955).

Um modelo de população de laboratório, para ser eficiente deve, segundo Park (1962), permitir contar a população por meio de censos precisos, reconstituí-la após cada censo sem dano significativo aos indivíduos e ainda possibilitar o controle dos fatores ambientais de vários modos. As duas técnicas citadas atendem estes requisitos.

Para o entendimento da dinâmica populacional, é importante que se conheça a estrutura etária e um modelo teórico seja desenvolvido. A solução deste problema



não é fácil, e via de regra, na grande maioria das situações reais os modelos não se ajustam.

Segundo Emlen (1973) e Pianka (1978), em uma população os grupos de indivíduos de idades diferentes têm capacidade reprodutiva e taxa de mortalidade diferentes. A distribuição dos indivíduos por idade pode ser descrita pelas proporções do total, pertencentes a cada faixa etária. Os grupos de idade devem ter taxas de natalidade e mortalidade específicas, as quais podem se modificar com mudanças ambientais. Quando as taxas de natalidade e de mortalidade forem constantes para cada idade, também serão constantes as proporções de indivíduos de cada classe etária, estabelecendo-se uma distribuição estável de idades na população.

Lotka (1922) foi o primeiro a apresentar um modelo matemático, provando o fato de que uma distribuição de idades se estabelece e se mantém estável em uma população em que as taxas de natalidade e mortalidade sejam constantes.

Para abordagem da estrutura etária populacional são usados fundamentalmente dois modelos: as Tabelas de vida e a técnica da matriz de Leslie (1945, 1948). Tabelas de vida foram utilizadas para o estabelecimento de relações entre idade e tamanho de populações por MacArthur e Connell (1966) e Emlen (1973). As restrições ao uso das Tabelas de vida residem no fato da pré-suposição de uma distribuição estável de idades e não possibilitarem os cálculos das modificações temporais da estrutura etária.

Leslie (1945, 1948) sugere o uso de um modelo de matriz para projetar no tempo o tamanho esperado de uma população, por classes etárias. Esse modelo de matrizes é discutido em artigos, como o de Mendelssohn (1976), e apresentado em livros texto, como por exemplo os de Searle (1966), Crow e Kimura (1970), Batschelet (1972), Emlen (1973) e Pianka (1978). Para uma escolha apropriada da unidade de tempo, dependendo da espécie tratada, a distribuição etária da população no momento t pode ser representada por um vetor n_t :

$$n'_t = [v_{0,t}, v_{1,t}, v_{2,t}, \dots, v_{i,t}, \dots, v_{k,t}]$$

onde o componente $v_{i,t}$ é o número de indivíduos de idade i no momento t . Por idade i no momento t entende-se um intervalo de idade maior ou igual a

i unidades, porém menor que $i + 1$. Pode-se então se referir a n_t como o vetor da distribuição etária da população no instante t .

Uma questão de interesse imediato é encontrar o valor do vetor da distribuição etária n_{t+1} , para o instante $t + 1$, e investigar sua relação com n_t . Com o objetivo de simplificar o desenvolvimento considere o estudo para fêmeas.

Experimentalmente a aplicabilidade deste modelo na prática depende de dois parâmetros: o número de filhas vivas f_i no instante $t + 1$, nascidas no intervalo de tempo t a $t + 1$, de uma fêmea de idade i no instante t , e o outro parâmetro é a probabilidade p_i de uma fêmea de idade i no momento t , sobreviver ao momento $t + 1$, isto é, a taxa de sobrevivência em um intervalo de tempo.

Seguindo a notação anterior para o vetor n_{t+1} tem-se:

$$n'_{t+1} = [v_{0,t+1}, v_{1,t+1}, v_{2,t+1}, \dots, v_{i,t+1}, \dots, v_{k,t+1}],$$

$v_{0,t+1}$ corresponde ao número de fêmeas de idade 0 a 1 no momento $t + 1$. Em outras palavras, corresponde ao número de fêmeas nascidas no intervalo de tempo t a $t + 1$ e vivas no momento $t + 1$. Através da definição de $f_0, f_1, f_2, \dots, f_k$, tem-se a relação com $v_{0,t+1}$ dada por:

$$v_{0,t+1} = f_0 v_{0,t} + f_1 v_{1,t} + \dots + f_k v_{k,t}.$$

Analogamente, o componente $v_{1,t+1}$ é dado pelo número de fêmeas vivas de idade 1 a 2 no momento $t + 1$, ou seja, número de fêmeas sobreviventes daquelas que tinham idade 0 a 1 no momento t . Recorrendo à definição da probabilidade p_i , para $i = 0, 1, 2, \dots, k$, tem-se o número esperado de indivíduos vivos no momento $t + 1$ para cada idade i , dado como segue:

$$v_{1,t+1} = p_0 v_{0,t}, v_{2,t+1} = p_1 v_{1,t}, \dots, v_{k,t+1} = p_{k-1} v_{k-1,t}.$$

Com isso estabelece-se a equação de recorrência $v_{i,t+1} = p_{i-1} v_{i-1,t}$, para $i = 1, 2, \dots, k$.

Usando notação matricial, os resultados acima apresentados podem ser escritos da forma seguinte:

$$n_{t+1} = \begin{bmatrix} v_{0,t+1} \\ v_{1,t+1} \\ v_{2,t+1} \\ \vdots \\ \vdots \\ \vdots \\ v_{k,t+1} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} f_0 & f_1 & f_2 & \cdot & \cdot & \cdot & f_k \\ p_0 & 0 & 0 & \cdot & \cdot & \cdot & 0 \\ 0 & p_1 & 0 & \cdot & \cdot & \cdot & 0 \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ 0 & 0 & 0 & \cdot & \cdot & p_{k-1} & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} v_{0,t} \\ v_{1,t} \\ v_{2,t} \\ \cdot \\ \cdot \\ \cdot \\ v_{k,t} \end{bmatrix} = Mn_t$$

onde M é uma matriz de dimensões $(k+1) \times (k+1)$ cujos elementos não nulos são os valores de $f_i, p_i, i = 0, 1, 2, \dots, k$. A matriz M é conhecida como matriz de Leslie, e a relação entre n_{t+1} e n_t é dado pela transformação linear

$$n_{t+1} = Mn_t.$$

Embora o método de Leslie seja instigante e extremamente interessante do ponto de vista teórico, deve-se observar que do ponto de vista experimental, com populações de insetos, especialmente *Drosophila* e *Megaselia*, é impraticável pois é impossível obter-se o valor do parâmetro f_i .

Pianka (1978) chama a atenção para o fato de que duas populações com programas idênticos de sobrevivência e fecundidade, mas com diferentes distribuições de idade, podem comportar-se diferentemente, e mais do que isso, crescer em taxas diferentes, se uma população tiver proporção de membros reprodutivos maior que a outra. Esta afirmativa mostra a importância do conhecimento da estrutura etária de uma população, e talvez mais importante ainda que a proporção dos indivíduos reprodutivos, as suas idades.

O conhecimento da estrutura etária associado à parcela reprodutiva da população, está ligado aos aspectos da atividade reprodutiva e seus efeitos sobre a longevidade. Quanto à longevidade, não há uma concordância razoável entre os autores no que se refere aos critérios adotados para medi-la, nos mais variados

organismos. Um dos principais motivos desta controvérsia reside na duração variável do desenvolvimento ou tempo de maturação das diversas espécies, recomendando-se que seja definido mais claramente o que se entende por longevidade. Embora na literatura gerontológica comumente se designe como longevidade o tempo compreendido entre o nascimento e a morte, muitas espécies possuem um desenvolvimento caracteristicamente prolongado. Insetos da família dos Cicadídeos, da ordem dos homópteros à qual pertencem as cigarras, podem viver no interior de tubos feitos de terra de 13 a 17 anos e, no estágio adulto, vivem um mês ou pouco mais. Outros exemplos de existência prolongada como organismos imaturos, são espécies de bambu que crescem por décadas antes da maturação e apresentam senescência rápida.

Finch (1990) propõe o uso do termo longevidade em referência à duração total da vida de um organismo, desde sua mais primária fase de desenvolvimento, seja este organismo derivado de um ovo ou de um clone de propagação vegetativa, até a sua morte na fase adulta que comumente encerra seu ciclo de vida.

Entretanto apesar de controvertido, o termo longevidade tem sido usado pela maioria dos pesquisadores, principalmente para designar a longevidade do adulto, ou seja, o período entre o nascimento, ou a emergência da pupa, e a morte do indivíduo. Assim foi usado em *Drosophila*, por exemplo, por Tadei (1975), Machado (1976), Corradi (1979), Yonemura *et al.* (1991), Buck *et al.* (1993a,b), Nagel e Tadei (1994) e Cunha (1995), e em *Megaselia scalaris* por Vetorazzi (1993) e Manzato, Tadei e Cordeiro (1998a, b).

Maynard Smith (1959) mostrou em *Drosophila subobscura*, que a longevidade das moscas diminui com o aumento da temperatura. Cohet (1975), Cohet e David (1976), verificaram em *Drosophila* que a atividade reprodutiva sempre resulta em redução da longevidade das fêmeas, mas a intensidade varia de acordo com a temperatura. Partridge e Farquhar (1981), Tadei e Mourão (1981), Partridge e Andrews (1985), Partridge (1986, 1988) e Nagel (1989), verificaram que a atividade reprodutiva nos insetos reduz a longevidade de machos e fêmeas. Curtsinger *et al.* (1992), Fukui *et al.* (1993), em trabalhos com *Drosophila*, verificaram que há desaceleração da taxa de mortalidade com o avanço da idade das moscas. Curtsinger (1995a, b) verificou o mesmo resultado com a mosca *Ceratitis capitata*. Com roedores, experimentos têm sido reproduzidos com facilidade, mostrando que



a restrição calórica produz aumento da longevidade (Rose, 1991, Yu *et al.*, 1985, Yu, 1987). Segundo Cunha (1995) vale a pena ser mencionado neste contexto que em *Drosophila*, é sabido que a restrição alimentar reduz a fecundidade (Robertson e Sang, 1944), uma observação que sugere a possibilidade de que a fecundidade reduzida pode ser parte do mecanismo fisiológico suporte para o aumento da longevidade. Se a atividade reprodutiva reduz a longevidade porque aumenta o risco de morte, por exemplo devido a mudanças metabólicas, ou por acelerar o envelhecimento pelo desvio de recursos importantes para reparo e manutenção corpórea, deve ser melhor estudada. Outros trabalhos relacionando efeitos de temperatura variável sobre a longevidade são, por exemplo, os de Strehler (1961, 1977), Hollingsworth (1966, 1968, 1969), Lamb (1968), Cohet (1975), Cohet e David (1976), Miquel *et al.* (1976), Parsons (1978), Arking *et al.* (1988) e Yonemura *et al.* (1990). Yonemura *et al.* (1990), em estudos de variações ambientais com *Drosophila*, demonstraram que a longevidade aumenta quando ocorre decréscimo de temperatura, sendo o prolongamento da vida atribuído à ação de genes autossômicos.

Masoro (1991, cf. Cunha, 1995) estudando ratos resume as contribuições das restrições calóricas para aumento da longevidade em modulação da produção de radicais livres e da atividade de enzimas de detoxificação dos produtos de dano oxidativo, retardo das doenças degenerativas como nefropatias e cardiomiopatias, e ação sobre processos primários de envelhecimento, estendendo a duração máxima de vida em diversas linhagens de ratos e camundongos.

Buck *et al.* (1993a) estudando populações de *Drosophila melanogaster* selecionadas para longevidade superior, observaram que a regulação da longevidade do adulto acontece principalmente durante o terceiro estágio larval, sendo o fenótipo para longevidade superior expresso somente em condições de alta densidade larval. Nagel e Tadei (1994) estudando longevidade e conteúdo protéico em quatro espécies de *Drosophila*, não obtiveram a diminuição esperada no conteúdo protéico ao longo do tempo de vida, o que sugere que a plasticidade deste fenótipo pode variar consideravelmente. Cruz *et al.* (1995) analisando o efeito da seleção para tempo de desenvolvimento na longevidade de populações de *Drosophila melanogaster* Oregon-R, selecionadas durante 29 anos para extremos de velocidade de desenvolvimento, obtiveram evidências significativas em favor da

hipótese de que diferentes regimes de seleção tinham produzido correspondentes diferenças na longevidade dos indivíduos. Outro achado importante dos autores é que o caráter longevidade apresenta influência de um fator materno. Utilizando teste de resistência ao herbicida paraquat, um indutor de radicais livres, Cunha (1995) observou co-adaptação entre herança citoplasmática e nuclear em linhagens de *Drosophila melanogaster* Oregon-R selecionadas para extremos de tempo de desenvolvimento e longevidade superior e inferior. Parsons (1996) estudando genes para resistência ao "stress" em *Drosophila*, observou que maior longevidade depende da eficiência metabólica destes genes, pois os organismos estão constantemente sob "stress" abiótico e, conseqüentemente, sob seus efeitos.

Charlesworth (1980, 1993) considera que para uma espécie cuja reprodução abrange toda a duração da vida, a força de seleção natural em uma idade, pode ser expressa como uma fração da expectativa média de vida, se o tamanho populacional é constante e a estrutura etária estável. Esta fração alcança o seu máximo até a idade da primeira reprodução, após a qual declina irreversivelmente até se tornar zero. Para Partridge e Barton (1993) a reprodução na fase juvenil pode prejudicar a sobrevivência ou futura fertilidade pelo consumo de recursos, causando dano somático ou expondo o organismo a agressões ambientais, ou seja, há um custo reprodutivo.

O estudo da estrutura etária e da regulação do tamanho populacional pode ser realizado pela combinação das técnicas da transferência seriada para manutenção de populações experimentais de Buzzatti-Traverso (1955) e a de marcação de insetos de Tadei e Mourão (1976). Os trabalhos de Machado (1976), Corradi (1976), Corradi e Mourão (1979, 1980), com populações de *Drosophila*, constituem-se na primeira evidência em laboratório dos tratamentos teóricos de Lotka (1922), Leslie (1945, 1948), Medawar (1957) e Crow e Kimura (1970).

Pela técnica da transferência seriada as populações são recenseadas periodicamente, em intervalos de tempo regulares. Em cada censo as moscas recém-emergidas são marcadas com cor diferente, que devidamente anotada permite o reconhecimento da idade de cada mosca nos censos subseqüentes. Os experimentos realizados por Corradi (1976), Corradi e Mourão (1979, 1980), mostraram uma distribuição estável de idades em populações de oito espécies de *Drosophila*, cujas classes etárias usualmente apresentaram freqüências

decrecendo com o aumento da idade das moscas, permitindo também o estudo da taxa de mortalidade por idade, obtendo-se assim, experimentalmente um dos parâmetros da matriz de Leslie.

Associada à distribuição etária, reside a preocupação em relação à parcela que realmente contribui para as próximas gerações, ou seja o tamanho efetivo, proposto por Wright (1940). Por tamanho efetivo entende-se o número de indivíduos de uma dada geração, na área efetiva de reprodução, reais progenitores da geração seguinte. A atividade reprodutiva está associada predominantemente a determinadas faixas de idade, envolvendo então os conceitos de valor reprodutivo e esforço reprodutivo formulados por Fisher (1930), onde esforço reprodutivo é a quantidade de energia que o organismo destina ao processo de reprodução e valor reprodutivo é a expectativa de descendência futura dos indivíduos de cada idade.

Williams (1966, cf. Fagen, 1972) conjectura que o esforço reprodutivo deve aumentar com a idade em uma estratégia de história de vida ótima. Já para Gadgil e Bossert (1970), o esforço reprodutivo pode diminuir com o envelhecimento dos indivíduos. Para Emlen (1970), um genótipo que induz seus portadores a consumir uma quantidade máxima de tempo e energia para a própria sobrevivência não possibilita alta fecundidade. Do mesmo modo um indivíduo que concentra ao máximo a energia na produção de progênie, dispõe de pouco tempo e energia para defender-se.

Os trabalhos teóricos envolvendo os conceitos de valor reprodutivo, esforço reprodutivo e tamanho efetivo, têm colocado dificuldades na elaboração de modelos, cujas premissas para a adequação dos mesmos, fogem muito das condições da natureza.

Um procedimento que permitiu analisar experimentalmente tamanho efetivo da população, foi sugerido por Tadei e Mourão (1976), que consiste em colocar individualmente em tubos, com meio de cultura, as fêmeas da população, marcadas com cores diferentes, que identificam sua idade, e verificar as que produzem progênie, quantificando assim as fêmeas reprodutivas.

Na proposição de um trabalho de pesquisa, uma gama enorme de problemas poderão ser abordados, mas em genética de populações dois caminhos iniciais deverão ser reconhecidos como opções principais: estudar um problema novo em

organismos conhecidos em outros aspectos ou, estudar problemas conhecidos em alguns aspectos, em organismos ainda pouco estudados.

Com opção pela segunda abordagem, neste trabalho a espécie escolhida foi *Megaselia scalaris*, díptero forídeo, por ter sua biologia pouco estudada e, por desenvolver-se bem nas condições experimentais comumente usadas para *Drosophila*, para as quais o Laboratório de Genética de Populações e Mutagênese Química do departamento de Biologia do IBILCE - UNESP - SJRP, encontra-se adequadamente equipado.

A família Phoridae é constituída de 220 gêneros, sendo que cerca de 1200 espécies pertencem ao gênero *Megaselia*. Este é muito abundante, ocupando uma variedade enorme de habitats (Robinson, 1971). *Megaselia scalaris*, possui distribuição cosmopolita, com exceção das regiões áridas, ocorre em regiões tropicais e subtropicais, principalmente em ambientes modificados pelo homem. É um díptero com aparência corcunda, corpo amarelado com manchas marrom escuras e olhos pretos. Grandi (1914), Patton (1922), e Semenza (1953), descreveram as características morfológicas externas de ovos, larvas, pupas e adultos. O ovo é branco com a face superior coberta por pequenos espinhos e a inferior com manchas hexagonais; seu diâmetro longitudinal é de 0,6 mm e o transversal, de 0,2 mm, em média. A larva possui coloração bege clara, é rica em gordura, o que impede a observação dos órgãos internos por transparência. O tamanho máximo das larvas que originam machos é de 5,0 mm e das que originam fêmeas é de 7,0 mm; as pupas são um pouco menores que as larvas, muito resistentes, não apresentando características especiais, sendo inicialmente bege-claras e escurecendo com o desenvolvimento. Esta espécie apresenta um acentuado dimorfismo sexual, sendo que a fêmea (4 mm) pode chegar ao dobro do tamanho do macho (2 mm), existindo entretanto uma grande variação nos dois sexos. Vettorazzi (1987), observou que a biomassa das fêmeas geralmente excede 30% a 40% a biomassa dos machos. Zanon (1988), também observou uma variação acentuada no tamanho de pupas dos dois sexos. Silva (1991), mostrou que as pupas de machos são 18% menores e 23% mais estreitas do que as de fêmeas. A morfologia dos aparelhos genitais foi descrita por Patton (1922), Semenza (1953), Haider (1956), Benner e Curtis (1988). A fêmea apresenta dois ovários, ligados à câmara genital por um oviduto central, que é formado a partir de dois ovidutos



laterais. O macho apresenta na extremidade do abdômen, uma estrutura denominada fórceps, homóloga ao clássper, que auxilia no momento da cópula. Internamente, há um par de testículos de tamanhos variados, um par de vesículas seminais e duas grossas paragônias.

Megaselia scalaris desloca-se de forma incomum, com movimentos rápidos e em saltos, o que representa um padrão único entre insetos. De acordo com Miller (1979), as moscas se deslocam por movimentos breves e rápidos, regularmente interrompidos por pequenas paradas, onde ficam em completa imobilidade. As fases de deslocamento e parada têm aproximadamente a mesma duração, ocorrendo de cinco a oito vezes por segundo. Durante o deslocamento, a velocidade máxima é cerca de 80 a 112 vezes o comprimento do inseto por segundo, sendo uma das mais altas apresentadas neste taxon. O autor explica que, provavelmente, o padrão de deslocamento poderia servir como estratégia para confundir os predadores, e nas paradas, o inseto recuperaria o desgaste e poderia analisar melhor o ambiente. Assim o padrão de deslocamento dos forídeos teria função visual e quimiossensorial, produzindo a orientação para o movimento.

Esta espécie é caracterizada por seus hábitos polífagos, desenvolvendo-se sobre materiais em decomposição, de origem animal ou vegetal, ou ainda sobre fezes humanas ou de animais. Na verdade, os hábitos das espécies desse gênero são muito diversificados, sendo que uma mesma espécie pode ser zoófaga, saprófaga ou ainda endoparasita no estágio larval.

Existem na literatura vários trabalhos sobre *Megaselia halterata*, por ser esta espécie conhecida como a pior praga da cultura de cogumelos (Richardson *et al.*, 1977; Richardson e Hesling, 1977, 1978; Richardson e Chanter, 1979, 1981; Binns *et al.*, 1979; White, 1981a). As larvas se alimentam do micélio, diminuindo a produtividade, quando a densidade excede 100 larvas por 30g de micélio. Além disso, os adultos espalham doenças que atacam os cogumelos, por exemplo esporos de *Verticillium fungicola*, (White, 1981b).

O parasitismo causado por larvas de *Megaselia scalaris* pode provocar vários tipos de miíases no homem e nos animais, promovendo o interesse médico nos estudos sobre esta espécie. Patton (1922), em trabalho realizado na Índia, registrou vários casos de miíases no homem e em animais envolvendo *M. scalaris*, sozinha ou associada com *Megaselia rufipes* ou *Chrysomya bezziana*. Os casos observados

pelo autor incluem miíases cutânea, oftálmica e intestinal. Singh e Rana (1989), apresentaram um caso de miíase urogenital em uma paciente com mielite transversa provocada por larvas de *M. scalaris*. Priyanond *et al.* (1973, cf. Tumrasvin, Sucharit e Vutikes, 1977) relataram um caso de obstrução uretral em uma mulher, provocada por larvas de *M. scalaris* e *M. rufipes*. Ocasionalmente larvas da família *Phoridae* podem causar miíase intestinal humana, devido a ingestão de alimentos ou água contaminados com ovos ou larvas das duas espécies anteriormente citadas (James, 1947; Smith *et al.*, 1973; Zumpt, 1965, cf. Komori *et al.*, 1978). Komori *et al.* (1978) relataram um caso de miíase pulmonar por *M. spiracularis*, que foi inicialmente diagnosticado, devido ao histórico familiar, como tuberculose, e que após cirurgia verificou-se que os nódulos pulmonares na realidade eram massas de larvas de terceiro estágio desse forídeo. Estes autores também citam os trabalhos de Ogama *et al.* (1959) e Kano *et al.* (1962) que descreveram casos de miíase intestinal provocada também por larvas dessa espécie.

Tumrasvin *et al.* (1977) realizaram em ratos infestações experimentais de três modos, expondo as larvas de *M. scalaris*, oralmente, na genitália e intraperitonalmente através de injeção. Nenhum caso de miíase artificial foi obtido pelos autores, os quais sugeriram que, os casos de miíases humanas provocadas por este forídeo devem ser acidentais. De acordo com Pessoa (1951), as miíases externas humanas são semiespecíficas porque as larvas confinam suas atividades ao tecido necrosado. No entanto podem disseminar a infecção, acentuando a necrose do tecido sobre o qual vivem. Relatos de casos de miíases em serpentes são fatos raros, o primeiro caso, em 1998, descrito na literatura em *Crotalus durissus terrificus* ocorreu no Brasil e foi registrado por Silva *et al.*, (1998). Neste caso a infestação por larvas de *M. scalaris* ocorreu a partir de um ferimento encontrado no terço anterior do corpo da serpente.

Megaselia scalaris possui ainda importância para a saúde pública pois, por desenvolver-se também em fezes pode ser vetor de vários tipos de afecções intestinais, tendo sido considerada nas Filipinas como transmissora do *Vibrio comma*, agente etiológico da cólera (Bohart e Gressit, 1948, cf. El-Miniawi, 1965).

Existe também interesse econômico no estudo de *Megaselia scalaris*. Esta espécie tornou-se praga para a lavoura de milho no Texas, Estados Unidos, pois



suas larvas parasitam espigas verdes, provocando prejuízos (Walter e Wene, 1951). A ocorrência desta espécie em brotos de abacaxi foi registrada por Robinson (1971), e larvas deste forídeo foram observadas por Pickel (1928), em colméias de *Melipona ruficus* e *Apis mellifera*. As invasões ocorreram em colméias pequenas e, segundo o autor, provavelmente as moscas foram atraídas pelo cheiro do pólen fermentado. Macieira *et al.* (1983) citam em seu trabalho a observação de Leal (comunicação pessoal) sobre o ataque de larvas de *M. scalaris* a colméias de *Meliponini*. As larvas do forídeo destruíam os tecidos e órgãos internos da abelha hospedeira. Zanon (1991) estudou invasões espontâneas e experimentais de *M. scalaris* em colônias de *Apis mellifera*, nas quais suas larvas atacam larvas vivas de *A. mellifera*, e observou que os adultos deste forídeo alimentam-se de mel e pólen, provocando o abandono da colméia pelas abelhas.

Dentre as espécies de forídeos, *Megaselia scalaris* é provavelmente a mais conhecida pelos entomologistas. Moscas adultas e larvas deste forídeo invadem freqüentemente colônias de insetos de laboratório, alimentando-se de insetos mortos dentro da colônia ou detritos que se acumulam nos recipientes de manutenção e criação. Robinson (1975) descreveu a infestação de *M. scalaris* em colônias experimentais de baratas, especialmente quando há superpopulação e excesso de resíduos, como insetos mortos e fezes. O autor sugere que estas infestações podem ser controladas sem o uso de inseticidas, mantendo as colônias em locais limpos e arejados.

Garris (1983) observou larvas de *M. scalaris* infestando colônias de laboratório de duas espécies de carrapatos, *Amblyomma variegatum* e *Anocentor nitens*. As larvas eram encontradas alimentando-se do conteúdo interno de fêmeas mortas e de ovos, que por isso deixaram de eclodir, e também de fungos que se acumularam nas caixas de manutenção das colônias. O autor ressaltou a surpreendente invasão de uma caixa utilizada em experimentos para testes de susceptibilidade a acaricidas tais como permetrina e amitraz. Rocha *et al.* (1984), relataram invasões por *M. scalaris*, em condições de campo e em experimentos de laboratório, mostrando que fêmeas, vivas ou mortas, de *Boophilus microplus* atraíam as moscas. Observaram que a umidade influencia o ciclo biológico das duas espécies, sendo a infestação de populações de carrapatos por larvas de *M. scalaris* mais grave quando a umidade relativa do ar ultrapassava 30%.



Os trabalhos versando sobre a biologia e ecologia de *M. scalaris* tratam de vários aspectos do ciclo de vida deste inseto (El-Miniawi e Moustafa, 1965; Prawirodisastro e Benjamim, 1979; Trumble e Pienkowski, 1979; Benner e Ostermeyer, 1980; Zanon, 1982; Macieira *et al.*, 1983), entretanto os resultados mostram-se controversos, ressaltando a necessidade de novos estudos.

Em trabalhos mais recentes Vitorazzi (1987, 1993), Manzato e Tadei (1995), encontraram em populações experimentais com um censo semanal, razão sexual de 1:1, entre os recém-nascidos com pequeno desvio para machos. Zanon (1991), Tadei e Olivio (1994) e Rits (1997) apresentam resultados concordantes com Semenza (1953), Benner e Ostermeyer (1980), e de outros autores, onde o tempo de desenvolvimento do macho é menor que o da fêmea. Arakawa e Tadei (comunicação pessoal), observaram que os machos atingem maturidade sexual com 1 dia de idade, enquanto que as fêmeas o fazem com 3 ou 4 dias de idade. Manzato e Tadei (não publicado) observaram que a longevidade dos machos é de 1/3 a 1/5 da longevidade das fêmeas. Tadei e Olivio (1995) realizaram experimentos com o objetivo de detectar os efeitos da densidade e da atividade sexual sobre a longevidade de moscas adultas, e concluíram que a longevidade dos machos é mais influenciada pela atividade sexual, enquanto que a longevidade das fêmeas é mais afetada pela densidade. Manzato, Tadei e Cordeiro (1998a) verificaram que a taxa de natalidade para machos é 2 vezes maior que a das fêmeas, em populações experimentais com três censos semanais.

Vitorazzi (1993) apresentou um quadro comparativo dos resultados obtidos por vários autores, para a duração das fases do ciclo biológico e para a longevidade dos imagos. Conforme revisão feita pela autora, a temperatura é um importante fator na diferenciação da duração de cada fase, mas não é o único a influenciar o tempo de desenvolvimento, devendo-se considerar também os efeitos da umidade.

Nos estudos com populações experimentais e principalmente naquelas com maior número de censos semanais é gerada uma grande quantidade de dados, muitas vezes necessitando de técnicas especiais de análise. Devido a questões operacionais em laboratório, o número de réplicas é reduzido para efeito de algumas análises. Atualmente a maioria das áreas das ciências têm usado técnicas estatísticas como método analítico de dados. A teoria estatística tenta responder a três questões básicas: (1) Como coletar os dados? (2) Como analisar e resumir os



dados coletados? (3) Qual a confiabilidade creditada aos resultados do resumo de dados? Estas três questões constituem parte do processo estatístico conhecido como Inferência Estatística. As idéias estatísticas de verossimilhança, suficiência, poder, risco, confiança, etc., intensamente estudadas por Pearson, Fisher, Neyman, Wald e outros célebres da Inferência Estatística continuam a dominar o pensamento estatístico nos últimos cinquenta anos, mas o que tem mudado atualmente, é como estas idéias são implementadas. Com o advento da computação eletrônica moderna a exploração das idéias da Inferência Estatística, via processos computacionais, que fogem às complicadas demonstrações matemáticas, têm aumentado muito na prática. O "bootstrap" proposto por Efron (1979) é uma de tais metodologias, cujo objetivo é conseguir fazer cálculos estatísticos de erro padrão, viés, intervalo de confiança, etc., puramente através de computação.

O bootstrap pode ser usado não-parametricamente ou parametricamente. No modo não-paramétrico evita-se restrições e às vezes afirmações perigosas a respeito da forma da distribuição base das populações. No modo paramétrico, pode-se obter estimativas mais confiáveis do erro do que aquelas baseadas nos métodos tradicionais. As aproximações para valores bootstrap usualmente envolvem algum tipo de simulação, ou uma amostragem com reposição através de dados ou amostragem através de um modelo paramétrico. Uma amostra bootstrap $\mathbf{x}^* = (x_1^*, x_2^*, \dots, x_n^*)$, é obtida por amostragem aleatória n vezes, com reposição, dos dados originais $(x_1, x_2, \dots, x_n)$. Por exemplo podemos obter $\mathbf{x}^* = (x_5, x_7, x_5, x_4, x_7, x_3, x_1)$, se $n=7$. Desenvolvimento detalhado e aprofundamento dos conceitos das estimativas bootstrap do erro padrão, intervalo de confiança, etc., encontram-se em Efron (1981, 1985, 1986), Efron e Tibshirani (1986, 1993).

São várias as aplicações do método bootstrap em pesquisas na área biológica, tanto no modo paramétrico como no não-paramétrico. Em estudos populacionais, este método pode ser de grande importância para a validação de conclusões. Em animais peilotérmicos há evidências sugerindo que a longevidade pode ser afetada por fatores ambientais (Lamb, 1977; Confort, 1979, entre outros). O conhecimento da longevidade dos indivíduos passa a ser de fundamental importância para o entendimento da dinâmica populacional, pois dependente da idade são os membros que efetivamente contribuem para a geração seguinte, e conseqüentemente para a manutenção do tamanho populacional. A partir da

estrutura etária populacional é possível obter-se a longevidade real dos indivíduos na população, e a validação de modelos teóricos para estimativa da longevidade, ser corroborada ou não, tal como no estudo com populações de *Megaselia scalaris* realizado por Manzato, Tadei e Cordeiro (1998b). Para se fazer comparações dos perfis da estrutura etária das populações de diferentes linhagens em diferentes temperaturas, precisam ser feitas suposições sobre processos estocásticos sofisticados ao longo do tempo, e testes de hipóteses neste sentido necessitam ser desenvolvidos estatisticamente. Uma solução para o problema é replicar as populações originais através do processo de simulação bootstrap, e em seguida fazer as comparações dos perfis médios utilizando técnicas estatísticas de análise de variância multivariada. Para tomadas de decisões, este processo de simulação dia a dia vem crescendo nas aplicações das pesquisas biológicas, especialmente onde o tamanho de amostra é pequeno. Como exemplos podem ser citados os trabalhos de Manzato, Tadei e Cordeiro (1996a, b, c, d) com dados de populações experimentais de *Megaselia scalaris*, sendo necessárias simulações para a determinação do número mínimo de réplicas, para comparações entre perfis médios de linhagens geográficas.

As referências sobre a biologia e a genética de *Megaselia scalaris* são escassas, verificando-se entre os autores concordâncias e discordâncias em relação à parâmetros de interesse, tais como, tempo de desenvolvimento, fecundidade, viabilidade, fertilidade, longevidade, etc. Também quando se consideram fatores extrínsecos, como temperatura por exemplo, os parâmetros acima mencionados variam para um mesmo sexo e também entre sexos (Semenza, 1953; Mainx, 1964; El-Miniawi e Moustafa, 1965; Tumrasvin *et al.*, 1977; Trumble e Pienkowsky, 1979; Prawirodisastro e Benjamin, 1979 e Zanon, 1982, 1991).

A proporção sexual comumente encontrada na progênie é de 1:1 (Prawirodisastro e Benjamin, 1979; Macieira *et al.*, 1983). Contudo, excesso de machos foi relatado por Semenza (1953) e Benner e Ostermeyer (1980), e excesso de fêmeas foi observado por El-Miniawi e Moustafa (1965).

Em estudos de populações experimentais de *Drosophila sturtevantii*, Tadei (1975) e Tadei e Mourão (1981) encontraram entre a parcela adulta da população um maior número de fêmeas, sendo o número de machos cerca de dois terços do número total de fêmeas. Contudo a proporção sexual entre os jovens recém-

emergidos nestas populações era de 1:1. Proporção sexual de 1:1 entre os jovens recém-emergidos também foi observada por Vetorazzi (1987, 1993) em populações experimentais de *M. scalaris*, mas entre a parcela adulta da população, quando da realização dos censos semanais, os machos eram praticamente inexistentes. Em relação à longevidade média, a estimativa obtida para fêmeas nas populações foi de 16,2 dias, enquanto que a longevidade média dos machos, obtida por observação da mortalidade diária em tubos, foi de 6,8 dias.

Diferenças tão marcantes na longevidade de machos e fêmeas em populações não é usual e, também devido a grande plasticidade adaptativa de *Megaselia scalaris*, o estudo da estrutura etária de populações deste forídeo contribuiu para o entendimento das diferenças na proporção sexual e seu papel na adaptação a diferentes ambientes.

O efeito da constituição genética foi testado pelo uso de quatro linhagens geográficas de *Megaselia scalaris* submetidas a diferentes condições ambientais, temperaturas de 25°C e 20°C.

Para um melhor entendimento dos mecanismos reguladores do tamanho populacional, foi importante o estabelecimento da estrutura etária das populações, visando a determinação das taxas de natalidade e mortalidade específicas de cada faixa etária.

O conhecimento da longevidade real dos indivíduos nas populações possibilitou a validação de modelos teóricos para estudo da longevidade e estrutura etária. A comparação da longevidade em populações, onde as pressões seletivas devido à competição intra-específica são fortes nas diferentes fases do ciclo biológico, com a longevidade dos indivíduos das mesmas linhagens, mantidas em condições ótimas nas mesmas temperaturas, sob pressões seletivas fracas, permitiu avaliar a força da seleção.

Os dados gerados possibilitaram a utilização do método de simulação bootstrap para estimação e comparação dos perfis médios populacionais das quatro linhagens nas duas temperaturas.



II. MATERIAIS E MÉTODOS

II.1. Materiais

No presente trabalho foram utilizadas quatro linhagens do díptero forídeo *Megaselia scalaris* Loew, 1866, provenientes de estoques do Departamento de Biologia do IBILCE-UNESP de São José do Rio Preto. A procedência e símbolos usados para representar estas linhagens são os seguintes:

Procedência	Símbolos
Campinas (SP)	CP
São José do Rio Preto (SP)	R4
Barra do Guaratiba (RJ)	BG
Seropédica (RJ)	SR

O meio de cultura utilizado para a manutenção dos estoques nos experimentos foi o meio à base de fubá-trigo-araruta (Mourão, 1987), com a seguinte composição:

Água	1000	ml
Fubá	100	g
Farinha de trigo	100	g
Araruta	30	g
Fermento Fleischmann	8	g
Melado (Xarope de água e açúcar)	25	ml
Solução alcoólica de Nipagin a 7%	8	ml
Acido propiônico	2	ml

Tanto para a manutenção dos estoques como na realização dos experimentos foram utilizadas garrafas de ¼ de litro com uma camada de meio de cultura de cerca de 2,0 cm, e para aumentar a superfície de pouso das moscas, foram colocadas tiras quádruplas de guardanapo de papel absorvente com a forma

da letra W, com as bases pressionadas nos bordos do meio de cultura. Para inibir o desenvolvimento de fungos, estas tiras de papel foram previamente embebidas em uma solução alcoólica de nipagin a 2% e secas em estufa. No experimento para determinação da longevidade das moscas também foram utilizados tubos de excursão com uma camada de meio de cultura de cerca de 1,5 cm.

Como eterizadores foram usadas garrafas de 250 ml e o tempo de eterização (80 segundos) foi rigorosamente controlado.

Os experimentos foram realizados em câmaras de temperatura constante ($25 \pm 1,0^\circ\text{C}$ e $20 \pm 1,0^\circ\text{C}$) com umidade relativa de aproximadamente 80% e fotoperíodos de doze horas.

II.2. Técnicas

II.2.1. Transferência seriada para manutenção das populações

A técnica da transferência seriada para manutenção de populações experimentais foi proposta por Buzzatti-Traverso (1955), modificada por Dobzhansky e Pavlovsky (1961) e, conforme descrita em Tadei (1975), consiste no seguinte: As moscas fundadoras são introduzidas em uma garrafa de $\frac{1}{4}$ de litro com meio de cultura novo (2^a feira) para depositar ovos por dois dias. A seguir elas são transferidas (4^a feira) sem eterização, para outra garrafa com meio novo por mais dois dias e depois deste período elas são transferidas novamente (6^a feira), sem eterização, para uma nova garrafa onde permanecem por três dias. Quando começam a emergir das pupas, as moscas jovens são coletadas três vezes por semana, nos mesmos dias em que a população adulta é transferida para a garrafa nova. Estas moscas jovens são eterizadas, contadas e marcadas com tinta, para identificação e estudo da estrutura etária e, em seguida adicionadas à parcela adulta da população. Assim as moscas adultas são mantidas em uma única garrafa com alimento novo, enquanto que as outras garrafas contêm ovos, larvas, pupas e moscas recém-emergidas. Toda 2^a feira, antes da adição das moscas jovens, a parcela adulta é eterizada, contada por sexo e por cor, e em seguida transferida para a garrafa nova. As populações da câmara de temperatura constante $25 \pm 1,0^\circ\text{C}$



foram mantidas com quinze garrafas, enquanto as populações da câmara de $20 \pm 1.0^{\circ}\text{C}$ foram mantidas com dezoito garrafas. Portanto para a temperatura de 25°C cada garrafa permaneceu na população por cinco semanas e para a de 20°C , por seis semanas.

II.2.2. Marcação de insetos de Tadei e Mourão

Para a marcação das moscas foi utilizada a técnica de marcação de insetos desenvolvida por Tadei e Mourão (1976), que consiste em dispor as moscas eterizadas sobre uma folha de papel e em seguida com auxílio de um "spray", aspergir sobre elas uma névoa de tinta com a seguinte composição: água 58%, base coralmur 36% e pasta pigmento coralcor 6%. Foram aqui desenvolvidas adaptações, onde ao invés de um "spray", utilizou-se um dispositivo de pintura adaptado a um compressor de ar de baixa pressão, marca Jetmaster II - 2,3 PCM. A fabricação do dispositivo obedeceu ao princípio físico do tubo de Venture, e esteve a cargo do engenheiro Celso H. Rodrigues da Silva. A tinta é constituída por dois produtos da marca "Coral", solúveis em água: coralmur, uma base latex branca, e 14 pigmentos coralcor, usados individualmente, que seguem um código de fábrica.

As moscas jovens eram eterizadas, contadas por sexo e marcadas com cores diferentes em cada censo, e adicionadas à parcela adulta da população, também recenseada por sexo e por idade determinada pelas cores das moscas marcadas em censos anteriores. Desta forma conseguiu-se identificar moscas com 3, 5, 7, 10, 12, 14, 17, 19, 21, . . . dias de idade, tanto para machos como para fêmeas. Assim por exemplo, as moscas introduzidas na população em uma 2^a feira, na 2^a feira seguinte (dia de censo da parcela adulta) completam 7 dias de idade na população. As moscas introduzidas na 4^a feira, na 2^a feira seguinte completam 5 dias de idade na população, e as introduzidas na 6^a feira, na 2^a feira seguinte completam 3 dias de idade na população, e assim sucessivamente. Desta forma os nascimentos das moscas, nesta técnica, são considerados discretos, pois só ocorrem às 2^{as}, 4^{as} e 6^{as} feiras.

Para o estabelecimento da proporção de diluição água e tinta, e a existência ou não do efeito da tinta na marcação das moscas, um projeto piloto foi



desenvolvido com as linhagens geográficas SR e R4 de *Megaselia scalaris*, Manzato e Tadei (1995). Foram fundadas doze populações experimentais, sendo três réplicas de cada linhagem para os grupos controle (sem marcação com tinta) e tratado (marcados com tinta), que foram mantidas pela técnica da transferência seriada em câmara de temperatura constante $25 \pm 1,0^\circ\text{C}$. As populações foram recenseadas semanalmente e mantidas por aproximadamente trinta semanas, considerando-se as variáveis tamanho populacional e produtividade. A melhor diluição encontrada foi na proporção de duas partes de água para uma de tinta (base latex + pigmentos), verificando-se nesta proporção, a não existência do efeito tinta sobre as populações experimentais tratadas quando comparadas com as populações experimentais controle.

II.3. Método de Levene

Em apêndice (cf. Dobzhansky e Pavlovsky, 1961), Levene apresenta um método para determinar a estimativa da longevidade média, para uma espécie arbitrária qualquer, onde os processos de nascimento e morte são considerados processos estocásticos estacionários contínuos. Neste caso a longevidade média bruta α é dada pelo número de indivíduos sobreviventes (vivos) N , dividido pelo número médio de indivíduos nascidos num intervalo de tempo unitário B .

A espécie utilizada foi *Drosophila pseudoobscura*, mantida em populações, pela técnica da transferência seriada, sendo o processo de morte aproximadamente contínuo, pois os indivíduos morrem um por vez, em tempos aleatórios. O processo de nascimento é essencialmente discreto, pois o nascimento não é o tempo biológico do nascimento, mas o tempo em que os indivíduos entram na população. As moscas nascidas e sobreviventes entram na população em lotes, alternadamente em períodos de 3 e 4 dias. Para os objetivos matemáticos, as moscas nascem quando são adicionadas à população, e as mortes só começam naquele tempo, mas a mortalidade também é um processo discreto, pois as mortes são computadas no momento do recenseamento da população adulta.

Se a longevidade média for muito maior que o intervalo de tempo entre nascimentos, ela pode ser calculada pelo valor α descrito acima, mas neste estudo



a longevidade média das moscas é apenas cerca de 3 vezes o intervalo entre nascimentos, requerendo a introdução de um fator de correção.

O fator de correção depende da distribuição do tempo de morte, e o modelo adotado foi o da distribuição exponencial, de forma que a probabilidade de que um

indivíduo nascido no tempo zero, morra no tempo t é $1 - e^{-\frac{t}{m}}$, sendo m a

longevidade média corrigida expressa na mesma unidade de t . Esta distribuição considera que a probabilidade de uma mosca viver um tempo t , e morrer entre t e $t + \Delta t$ é $\Delta t / m$, independentemente da idade da mosca.

As moscas sendo adicionadas em intervalos uniformes de tempo c , o número esperado de moscas presentes no começo do intervalo, que morrem no decorrer do

mesmo, é $(N + B)(1 - e^{-\frac{c}{m}})$, e a proporção viva restante é $N = (N + B)e^{-\frac{c}{m}}$,

onde $N + B$ é o número de moscas vivas no início do período. Quando um tamanho estável de população é alcançado, o número de indivíduos nascidos no

início de cada período deve ser $B = (N + B)(1 - e^{-\frac{c}{m}})$, e determinando para o próximo período o número de moscas

$$N + B = (N + B)e^{-\frac{c}{m}} + (N + B)(1 - e^{-\frac{c}{m}}).$$

A relação entre a longevidade média bruta a e a longevidade média corrigida m , no intervalo de tempo unitário c , é dada por:

$$\frac{a}{c} = \frac{N}{B} = \frac{Ne^{-\frac{c}{m}}}{Be^{-\frac{c}{m}}} = \frac{Ne^{-\frac{c}{m}}}{N(1 - e^{-\frac{c}{m}})} = \frac{e^{-\frac{c}{m}}}{(1 - e^{-\frac{c}{m}})} \neq \frac{m}{c}$$

Vê-se que a relação entre a e m é não linear, e a proximidade entre ambos depende da razão $r = \frac{m}{c}$, sendo o erro $m - a$ tanto menor, quanto maior for a longevidade média em relação ao intervalo de tempo c .

Com duas transferências semanais, respectivamente com intervalos de c e d dias, considerando que o número médio de nascimentos diários seja de b moscas, têm-se cb o número de nascimentos em c dias e db o número de nascimentos em d dias. Neste caso a relação de equilíbrio é dada por:

$$N = [(N + cb)e^{-\frac{c}{m}} + db]e^{-\frac{c}{m}}$$

Sendo a longevidade média bruta a em dias dada por $a = \frac{N}{b}$, tem-se $N = ab$.

Fazendo a substituição para o valor de N na expressão acima estabelece-se a relação entre a e m , que é dada por:

$$a = \frac{ce^{-\frac{c+d}{m}} + de^{-\frac{c}{m}}}{1 - e^{-\frac{c+d}{m}}}$$

Para o presente trabalho, onde foram realizadas transferências semanais com 2, 2 e 3 dias, propusemos uma extensão da formulação de Levene considerando 3 intervalos. Genericamente para 3 transferências semanais, respectivamente com intervalos de c , d e r dias, a relação entre a longevidade média bruta a e longevidade média corrigida m é dada por:

$$a = \frac{ce^{-\frac{c+d+r}{m}} + de^{-\frac{c+r}{m}} + re^{-\frac{c}{m}}}{1 - e^{-\frac{c+d+r}{m}}}$$

Pelo fato de não se ter uma relação linear entre a e m , neste trabalho recorreu-se então a uma investigação do fator de correção a ser aplicado, através de simulações de valores que m poderia assumir, e calculou-se os respectivos valores de a .

Para a verificação das estimativas e validação do método de Levene, utilizamos a longevidade média real ($\bar{x}$) das moscas determinada experimentalmente nas populações pelo método de Tadei e Mourão (1981), calculando-se os erros absolutos $|\bar{x} - m|$ e $|\bar{x} - a|$.

II.4. Plano dos experimentos

II.4.1. Populações experimentais

As populações experimentais foram fundadas com 150 machos e 150 fêmeas de cada uma das quatro linhagens, sendo três réplicas de cada linhagem para cada temperatura (4 linhagens X 3 réplicas X 2 temperaturas = 24 populações). As populações foram mantidas pela técnica da transferência seriada, sendo que as linhagens SR e R4 nas temperaturas $25\pm 1,0^{\circ}\text{C}$ e $20\pm 1,0^{\circ}\text{C}$, por um período de 41 semanas, enquanto que as populações fundadoras com as linhagens CP e BG, na temperatura $25\pm 1,0^{\circ}\text{C}$ foram mantidas por 48 semanas, e na temperatura de $20\pm 1,0^{\circ}\text{C}$ por 46 semanas.

A cada dia de censo, 2^a feira, na garrafa contendo a parcela adulta da população, estão as moscas marcadas com as diferentes cores em censos anteriores. Registra-se então neste dia, o número de machos, o número de fêmeas, e a soma de machos mais fêmeas de cada idade, determinadas pelas cores que foram usadas na marcação. A soma total dessas moscas, tanto para machos, para fêmeas, como para machos mais fêmeas, caracteriza a variável tamanho populacional. À parcela jovem da população, oriunda das outras garrafas, caracteriza a variável produtividade. Na 2^a, 4^a e 6^a feira são registrados os números de machos, fêmeas, e o total de machos mais fêmeas, que depois de serem recenseadas são marcadas com cores diferentes e adicionadas à parcela adulta da população, caracterizando a variável produtividade.

II.4.2 Estabelecimento da estrutura etária das populações

A determinação da estrutura etária populacional se dá através das moscas marcadas com diferentes cores, pertencentes à garrafa que contém a parcela adulta da população. Conforme descrito em II.2.1., as moscas jovens são recenseadas, separadas por sexo, marcadas com cores diferentes a cada censo e adicionadas à parcela adulta da população, três vezes por semana (2^a, 4^a, e 6^a feira). Assim por exemplo, se as moscas jovens adicionadas à parcela adulta foram marcadas com as seguintes cores: 2^a feira cor azul, 4^a feira cor vermelho e 6^a feira cor branco, então na 2^a feira seguinte, dia de censo dos adultos, estas moscas foram



registradas respectivamente tendo as idades de 7 dias (azul), 5 dias (vermelho) e 3 dias (branco). Na próxima 2^a feira, estando na população moscas de cor azul, vermelho e branco, serão registradas tendo então respectivamente as idades de 14 dias (azul), 12 dias (vermelho) e 10 dias (branco). Na 2^a feira seguinte, estando na população, estas moscas serão registradas respectivamente nas faixas etárias de 21 dias (azul), 19 dias (vermelho) e 17 dias (branco), e assim sucessivamente. Com isso utilizando-se de um conjunto variável de cores, com censo da parcela adulta realizado às 2^{as} feiras, e da parcela jovem às 2^{as}, 4^{as} e 6^{as} feiras, obedecendo aos critérios de contagem e marcação anteriormente estabelecidos, foi possível através da parcela adulta, ao longo do período de manutenção das populações, estabelecer a estrutura etária populacional.

II.4.3. Fertilidade das fêmeas por classe etária

Com o objetivo de obter informações sobre a fertilidade das fêmeas, por classe etária, foram observadas as populações das linhagens CP e BG nas temperaturas $25 \pm 1,0^\circ\text{C}$ e $20 \pm 1,0^\circ\text{C}$. No final do experimento, no momento do descarte das populações, tomou-se as garrafas que continham as moscas adultas marcadas, e se fez a distribuição das fêmeas em tubos de excursão, sendo uma fêmea por tubo. Registrou-se para cada idade, determinada pela cor do pigmento, a quantidade de tubos onde ocorreu a produção de progênie. No caso das fêmeas que compreendem a idade de zero dias, para cada linhagem e respectiva temperatura, devido ao grande número de moscas jovens, tomou-se uma amostra de 150 fêmeas, e procedeu-se à distribuição das mesmas por tubos de forma análoga a anteriormente citada.

II.4.4. Longevidade das moscas, em populações e em tubos

A longevidade média das moscas nas populações experimentais, foi determinada neste trabalho seguindo o método de Tadei e Mourão (1981), que leva em conta a estrutura etária de cada uma das populações, obtendo-se a média ponderada das idades x_i , pelas frequências relativas fr_i das faixas de idade, de modo que:



$$\bar{x} = \sum_{i=1}^k x_i \times fr_i.$$

Com o objetivo de obter dados sobre a longevidade de machos e fêmeas em condições de seleção natural relaxada, para comparações com a longevidade nas populações onde há fortes pressões seletivas, principalmente neste caso onde há três transferências semanais, foram realizados experimentos em tubos de excursão. Para cada uma das quatro linhagens, nas duas temperaturas ($25 \pm 1,0^\circ\text{C}$ e $20 \pm 1,0^\circ\text{C}$), tomou-se 50 machos, 50 fêmeas e 50 casais, conforme esquema a seguir:

1 macho / tubo	50 tubos
1 fêmea / tubo	50 tubos
1 casal / tubo	50 tubos

Os 1200 tubos ($150 \times 4 \times 2 = 1200$) foram observados diariamente, aproximadamente no mesmo horário, para verificação da mortalidade. As moscas foram transferidas duas vezes por semana para tubos com meio de cultura novo e o experimento foi encerrado com a morte da última mosca.

II.5. Metodologia estatística

II.5.1. Simulação bootstrap

Quando se trabalham dados experimentais e testes estatísticos são necessários, pode ocorrer que suas distribuições não sejam conhecidas ou sejam de difícil cálculo. Elas podem ser estimadas através de métodos de simulação por computação intensiva, dentre os quais se destaca o bootstrap.

Este método foi criado por Efron (1979, 1981), no início dos anos 80 e consiste em replicar a amostra experimental, por amostragem da mesma, um número grande de vezes, e em cada reamostragem, calcular a estatística de teste. Com isto consegue-se construir a distribuição empírica bootstrap, a partir da qual toma-se a decisão estatística.

O bootstrap é uma técnica de simulação para certos tipos de inferência estatística, e podemos dizer que é recente, pois só foi possível seu desenvolvimento com a chegada dos computadores modernos, que possibilitam intrincados cálculos da teoria estatística tradicional. Uma amostra bootstrap $\mathbf{x}^*=(x^*_1, x^*_2, \dots, x^*_n)$, é obtida por amostragem aleatória n vezes, com reposição, dos dados originais $(x_1, x_2, \dots, x_n)$. Por exemplo podemos obter $\mathbf{x}^*=(x_5, x_7, x_5, x_4, x_7, x_3, x_1)$, se $n=7$.

As simulações bootstrap foram realizadas a partir de programas montados dentro do próprio Minitab, e foram utilizadas desde o projeto piloto, até as comparações finais de estrutura etária das populações experimentais.

Para se fazer comparações dos perfis da estrutura etária das populações de diferentes linhagens em diferentes temperaturas, precisam ser feitas suposições sobre processos estocásticos sofisticados ao longo do tempo, e testes de hipóteses neste sentido, necessitam ser desenvolvidos estatisticamente. A solução proposta para o problema, foi replicar as populações originais através do processo de simulação bootstrap, e em seguida fazer as comparações dos perfis médios utilizando técnicas estatísticas de análise de variância multivariada.

Para mostrar que os perfis etários são diferentes, não é necessário se tomar todas as semanas sob observação, basta que se considere algumas delas, e para isso foram selecionados 4 intervalos uniformes abrangendo todo o período de manutenção, o que resultou na seleção das semanas 10, 20, 30 e 40.

No dia de censo geral, 2^a feira, quem fornece informações sobre a estrutura etária da população é a garrafa de adultos, que contém o conjunto de moscas marcadas, e que portanto constitui a unidade amostral para efeito das simulações. Para cada linhagem e respectiva temperatura, têm-se 3 unidades amostrais, provenientes das três réplicas experimentais, e que foram ampliadas para cinquenta réplicas via processo de simulação bootstrap. O número cinquenta de replicações não é casual, mas resulta de estudos anteriores de Manzato, Tadei e Cordeiro (1996a, b), que através de simulações bootstrap, produziram 10, 20, 30, 50, 150, 200, 300, 400 replicações dos perfis populacionais, calculando em seguida os respectivos perfis médios. O número 50 de replicações foi o melhor tamanho de amostra, de modo que qualquer tamanho acima deste valor não produz nenhum ganho significativo na estimativa do perfil médio populacional. Recorrendo novamente a simulações bootstrap agora com tamanho fixado de amostra (50 perfis

simulados), mostrou-se que o erro padrão da média, estimado pelos dados simulados, foi excelente quando comparado com a estimativa dada pelo estimador do erro padrão da média amostral ($\bar{X}$), que é conhecido estatisticamente por

$$S_{\bar{x}} = \frac{S}{\sqrt{n}}.$$

O processo de simulação foi aplicado a todas as linhagens e respectivas temperaturas, para a 10^a, 20^a, 30^a e 40^a semana, nas condições acima estabelecidas. Para a realização dos testes multivariados, determinadas condições matemáticas devem estar satisfeitas, como por exemplo uma estrutura, cujos vetores que compõem as matrizes de dados, sejam linearmente independentes. Analisando os dados das populações experimentais, e as restrições impostas pelos modelos estatísticos, a decisão foi considerar as faixas de idade até 17 dias.

Para realização dos testes estatísticos, foi adotado o modelo linear de análise de variância multivariada "two-way", de efeitos fixos com interação (Johnson e Wichern, 1992), dado por:

$$X_{lkr} = \mu + \tau_l + \beta_k + \gamma_{lk} + \varepsilon_{lkr}$$

μ : é a média geral comum a todas as observações,

τ_l : é o efeito da temperatura ,

β_k : é o efeito da linhagem ,

γ_{lk} : é o efeito da interação temperatura versus linhagem ,

ε_{lkr} : é o erro casual não observável.

As comparações múltiplas duas a duas para localizar os efeitos de temperatura e linhagem, obedeceram o princípio dos intervalos de confiança de Bonferroni (Johnson e Wichern, 1992). No caso das comparações para o efeito temperatura, os intervalos de $(1-\alpha)\%$ de confiança são dados por:

$$(\bar{x}_{l.i} - \bar{x}_{m.i}) \pm t_v \frac{\alpha}{pg(g-1)} \sqrt{\frac{2E_{ii}}{vbn}}$$

com $\nu = bg(n-1)$; E_{ii} : elemento da diagonal principal da matriz de soma de quadrados e produtos cruzados residuais; e $(\bar{x}_{l.i} - \bar{x}_{m.i})$ o i -ésimo componente do vetor diferença de médias $(\bar{x}_{l.} - \bar{x}_{m.})$.

II .5.2. Análise estatística dos dados

Através do “software” estatístico, Minitab for Windows, “release 11”, 1996, adquirido pelo professor Dr. Wladimir João Tadei, com os procedimentos de Análise Exploratória de Dados obteve-se as estatísticas elementares média e erro padrão para machos, fêmeas e total de moscas das variáveis: Tamanho Populacional, Produtividade, Mortalidade e Longevidade das linhagens geográficas envolvidas, sem considerar a estrutura etária, e também considerando a estrutura etária. Ainda com procedimentos de Análise Exploratória de Dados, através de processos de alisamento robusto, método 4253H, Welleman (1980) e Welleman e Hoaglin (1981), os perfis populacionais das linhagens geográficas SR, R4, CP e BG, e os respectivos perfis de estrutura etária foram alisados, com o intuito de estabelecer padrões, que foram determinantes no reconhecimento da estrutura etária populacional.

Procedimentos de Análise de Variância Univariada, com adoção de modelo linear aditivo, foram utilizados para comparação das linhagens geográficas SR, R4, CP e BG (efeito da constituição genética), e também da temperatura (efeito ambiental), quando são consideradas as variáveis: tamanho populacional, produtividade, mortalidade e longevidade, tanto por sexo, como para o total (machos+fêmeas).

Procedimentos de Análise de Variância Multivariada, com ajuste de um modelo linear “two-way” de efeitos fixos, e os desdobramentos das comparações múltiplas via intervalos de Bonferroni, foram utilizados respectivamente para análise da produtividade de machos e fêmeas com 3, 5 e 7 dias de idade, e após replicação das unidades amostrais via simulação bootstrap, na comparação das populações experimentais quanto à suas estruturas etárias, na presença dos fatores temperatura e linhagem.

III. RESULTADOS

III.1. Tamanho e produtividade das populações experimentais

Nas Figuras 1 e 2 estão representados graficamente, para tamanho populacional, os perfís das três réplicas das populações experimentais de cada uma das linhagens SR, R4, CP e BG, respectivamente nas temperaturas de 25°C e 20°C, obtidos por contagem do número de moscas presentes na garrafa que continha a parcela adulta da população nos dias de censo. Nas Figuras 3 e 4 estão representados do mesmo modo, os perfís para produtividade, obtidos pela contagem dos imagos nas garrafas que continham a parcela jovem da população.

As populações das linhagens SR e R4, foram mantidas em ambas as temperaturas por 43 semanas, enquanto que as populações correspondentes às linhagens CP e BG foram mantidas por 48 semanas. Observa-se através dos gráficos, que em cada uma das linhagens consideradas, as réplicas mantiveram ao longo do tempo de manutenção, o mesmo padrão de variação, o que do ponto de vista experimental foi considerado excelente.

Para se fazer a análise estatística dos dados e estudo da estrutura etária, foram desconsideradas as primeiras semanas, após a fundação das populações o que corresponde aproximadamente a três gerações. A razão disto, reside no fato de que as populações demandam algum tempo para se adaptar a ambientes novos, no caso o ambiente experimental. Na temperatura de 25°C foram consideradas para as linhagens SR e R4 as 36 últimas semanas, enquanto que para as linhagens CP e BG as 43 últimas semanas. Na temperatura de 20°C foram consideradas para as linhagens SR e R4 as 35 últimas semanas, para a linhagem CP as 40 últimas semanas e para a linhagem BG as 39 últimas semanas.

Nas Tabelas 1, 2 e 3 são apresentados, respectivamente para machos, fêmeas e total, os valores médios e os erros padrões das variáveis tamanho populacional e produtividade, à temperatura de 25°C, e nas Tabelas 4, 5 e 6 são apresentados as mesmas estatísticas e parâmetros, para a temperatura de 20°C.

Observa-se das Tabelas 1 e 4, que para tamanho populacional, o número de machos à temperatura de 20°C é aproximadamente 5 vezes maior que o número de



machos a 25°C. Através das Tabelas 2 e 5 observa-se que o número de fêmeas é maior a 25°C do que a 20°C. Das Tabelas 3 e 6, observa-se que há um equilíbrio para tamanho populacional total, parecendo haver ligeira superioridade à temperatura de 20°C para as linhagens R4 e CP. Para verificar esta afirmativa recorreu-se à técnica de análise de variância, cujos resultados encontram-se descritos na Tabela 7.

Quanto à variável produtividade observa-se das Tabelas 1 e 4 que a produção média de machos à temperatura de 25°C, é de 1,5 a 2,6 vezes maior do que a 20°C. Para fêmeas, através das Tabelas 2 e 5, observa-se que a produtividade a 25°C é de 2 a 2,5 vezes maior do que a 20°C. Nas Tabelas 3 e 6, para produtividade total, observa-se que a 25°C a produtividade é de 1,7 a 2,6 vezes maior do que a 20°C.

Nas Tabelas 7 e 8 estão descritas as análises de variância, onde o interesse é testar a existência dos efeitos temperatura e linhagem, respectivamente para as variáveis tamanho populacional e produtividade. Foram considerados isoladamente em cada caso, as análises para machos, fêmeas e total. O que se observa, é que a nível de 5% de significância, em todas as análises de variância, houve efeito significativo de temperatura, de linhagem, e da interação temperatura versus linhagem. Os desdobramentos dessas análises, encontram-se descritos nas Tabelas 9, 10, 11, e 12.

Para tamanho populacional, através das comparações múltiplas de Duncan (Tabela 9), observa-se que à temperatura de 25°C, para machos não houve diferenças significativas entre as 4 linhagens. Para fêmeas, as 4 linhagens apresentam tamanhos populacionais médios diferentes, e obedecem a ordem $SR > BG > R4 > CP$. Para tamanho populacional total verifica-se que há diferenças significativas, e que $SR > BG = R4 > CP$. À temperatura de 20°C, observa-se que os tamanhos populacionais médios de machos são significativamente diferentes, constituindo 3 grupos, $SR = CP$, $CP = R4$ e BG , e ambos maiores que BG . Para fêmeas, os tamanhos populacionais médios também são significativamente diferentes, e a ordem é $SR = R4 > BG > CP$. Para tamanho populacional total, as comparações resultam em $SR = R4 > BG = CP$. Na Tabela 10 encontram-se as comparações múltiplas de Duncan, para a variável produtividade. À temperatura de 25°C tem-se que, para machos a linhagem CP apresenta produtividade média

diferente das demais e obedece a ordem $CP > BG = SR = R4$. Para fêmeas, SR é que apresenta produtividade diferente das demais, e resulta em $CP = BG = R4 > SR$. Para produtividade total média as comparações são significativamente diferentes, constituindo-se 3 grupos, $CP = BG$, $BG = R4$, $R4 = SR$. À temperatura de 20°C, para machos a produtividade das linhagens são significativamente diferentes e resulta em $SR = R4 = CP > BG$. Para fêmeas não há diferenças significativas entre as 4 linhagens, e para a produtividade total, tem-se que $SR = R4 = CP > BG$.

Na Tabela 11, estão as comparações múltiplas de Tukey, para verificar a significância do efeito temperatura em cada uma das linhagens, para a variável tamanho populacional. Para machos observa-se que à temperatura de 20°C, o tamanho populacional é significativamente maior que a 25°C, para todas as linhagens. Para fêmeas as diferenças foram significativas nas linhagens SR e BG, sendo o tamanho populacional à temperatura de 25°C maior que a 20°C em ambos os casos. Para tamanho populacional total, a única diferença significativa ocorreu com a linhagem R4, sendo maior à temperatura de 20°C do que a 25°C. Na Tabela 12, estão as comparações múltiplas de Tukey para a variável produtividade. Observa-se para machos, fêmeas e total, diferenças significativas em todos os casos, mostrando que à temperatura de 25°C a produtividade é maior do que a 20°C, para as quatro linhagens.

As Figuras 5 e 6, ilustram de forma sintetizada os efeitos de temperatura, linhagem, e as interações temperatura versus linhagem, discutidas anteriormente. Na Figura 5 tem-se o gráfico dos valores médios encontrados para o tamanho populacional, em número de moscas, das 4 linhagens, nas temperaturas de 25°C e 20°C, para machos, fêmeas e total. Nestes gráficos vê-se mais claramente os efeitos anteriormente descritos. De maneira análoga, na Figura 6 encontram-se representados os valores médios para a variável produtividade das populações das 4 linhagens, onde se observa claramente o efeito marcante da temperatura, com maior produção à temperatura de 25°C.



Tabela 1: Tamanho populacional e produtividade médios ($\bar{X} \pm S_x$), para machos das populações mantidas a 25°C.

Populações	N	Tamanho Populacional			Produtividade		
		$\bar{X}$	$\pm$	S_x	$\bar{X}$	$\pm$	S_x
SR1	36	39,9	$\pm$	6,5	827,4	$\pm$	37,1
SR2	36	26,8	$\pm$	5,9	842,4	$\pm$	32,9
SR3	36	23,2	$\pm$	4,4	895,1	$\pm$	37,0
Média SR		29,9	$\pm$	3,3	855,0	$\pm$	20,6
R41	36	21,2	$\pm$	5,4	841,9	$\pm$	34,9
R42	36	22,6	$\pm$	5,0	839,3	$\pm$	34,2
R43	36	21,1	$\pm$	3,6	829,4	$\pm$	42,3
Média R4		21,6	$\pm$	2,7	836,9	$\pm$	21,3
CP1	43	39,6	$\pm$	9,0	1022,1	$\pm$	50,6
CP2	43	24,3	$\pm$	6,8	979,5	$\pm$	46,5
CP3	43	27,3	$\pm$	10,0	983,8	$\pm$	50,1
Média CP		30,4	$\pm$	5,0	961,8	$\pm$	28,6
BG1	43	17,5	$\pm$	6,1	890,4	$\pm$	50,9
BG2	43	21,3	$\pm$	6,7	912,3	$\pm$	51,6
BG3	43	22,7	$\pm$	7,4	824,7	$\pm$	48,7
Média BG		20,5	$\pm$	3,9	875,8	$\pm$	29,1

Tabela 2: Tamanho populacional e produtividade médios ($\bar{X} \pm S_x$), para fêmeas das populações mantidas a 25°C.

Populações	N	Tamanho Populacional			Produtividade		
		$\bar{X}$	$\pm$	S_x	$\bar{X}$	$\pm$	S_x
SR1	36	442,3	$\pm$	22,3	458,4	$\pm$	26,5
SR2	36	451,8	$\pm$	21,6	474,5	$\pm$	27,2
SR3	36	414,2	$\pm$	24,4	491,9	$\pm$	24,9
Média SR		424,1	$\pm$	13,1	475,0	$\pm$	15,1
R41	36	335,1	$\pm$	14,8	551,8	$\pm$	25,8
R42	36	325,2	$\pm$	12,7	546,2	$\pm$	22,4
R43	36	281,9	$\pm$	16,7	538,0	$\pm$	26,3
Média R4		314,0	$\pm$	8,7	545,3	$\pm$	14,2
CP1	43	280,9	$\pm$	15,7	614,4	$\pm$	30,3
CP2	43	258,3	$\pm$	11,8	585,1	$\pm$	27,6
CP3	43	240,2	$\pm$	13,2	529,3	$\pm$	29,1
Média CP		259,8	$\pm$	7,9	576,3	$\pm$	16,9
BG1	43	369,9	$\pm$	15,4	583,7	$\pm$	31,1
BG2	43	353,9	$\pm$	17,7	580,5	$\pm$	29,8
BG3	43	346,8	$\pm$	16,0	535,8	$\pm$	30,5
Média BG		356,9	$\pm$	9,4	566,7	$\pm$	17,6

Tabela 3: Tamanho populacional e produtividade médios ($\bar{X} \pm S_x$), para total (machos+fêmeas) das populações mantidas a 25°C.

Populações	N	Tamanho Populacional			Produtividade		
		$\bar{X}$	$\pm$	S_x	$\bar{X}$	$\pm$	S_x
SR1	36	483,3	$\pm$	22,9	1285,8	$\pm$	59,8
SR2	36	442,6	$\pm$	22,1	1317,2	$\pm$	56,6
SR3	36	437,5	$\pm$	24,4	1370,7	$\pm$	58,6
Média SR		454,5	$\pm$	13,4	1324,6	$\pm$	33,5
R41	36	356,3	$\pm$	16,3	1393,5	$\pm$	58,2
R42	36	347,8	$\pm$	15,1	1385,6	$\pm$	54,0
R43	36	305,2	$\pm$	17,0	1367,5	$\pm$	65,9
Média R4		336,4	$\pm$	9,5	1382,2	$\pm$	34,1
CP1	43	320,5	$\pm$	18,9	1636,4	$\pm$	79,0
CP2	43	282,6	$\pm$	14,4	1564,6	$\pm$	70,8
CP3	43	267,5	$\pm$	18,9	1413,2	$\pm$	76,4
Média CP		290,2	$\pm$	10,2	1538,1	$\pm$	44,0
BG1	43	396,2	$\pm$	19,0	1474,1	$\pm$	80,6
BG2	43	375,2	$\pm$	20,6	1492,7	$\pm$	79,7
BG3	43	369,5	$\pm$	20,1	1360,6	$\pm$	77,4
Média BG		380,3	$\pm$	11,5	1442,5	$\pm$	45,7

Tabela 4: Tamanho populacional e produtividade médios ($\bar{X} \pm S_x$), para machos das populações mantidas a 20°C.

Populações	N	Tamanho Populacional			Produtividade		
		$\bar{X}$	$\pm$	S_x	$\bar{X}$	$\pm$	S_x
SR4	35	162,3	$\pm$	14,1	612,3	$\pm$	38,1
SR5	35	150,1	$\pm$	15,6	563,2	$\pm$	38,8
SR6	35	140,3	$\pm$	12,6	536,2	$\pm$	35,8
Média SR		150,9	$\pm$	8,1	570,5	$\pm$	21,7
R44	35	136,2	$\pm$	11,6	533,7	$\pm$	31,9
R45	35	133,2	$\pm$	10,9	551,4	$\pm$	33,5
R46	35	131,1	$\pm$	12,0	497,9	$\pm$	29,0
Média R4		133,5	$\pm$	6,6	527,7	$\pm$	18,2
CP4	40	155,6	$\pm$	14,1	527,2	$\pm$	34,0
CP5	40	138,7	$\pm$	13,7	509,5	$\pm$	36,8
CP6	40	133,9	$\pm$	12,1	471,4	$\pm$	33,9
Média CP		142,7	$\pm$	7,7	502,7	$\pm$	20,1
BG4	39	95,7	$\pm$	8,3	342,3	$\pm$	25,8
BG5	39	104,1	$\pm$	9,2	356,6	$\pm$	27,1
BG6	39	85,5	$\pm$	7,6	296,5	$\pm$	23,8
Média BG		95,1	$\pm$	4,8	331,8	$\pm$	14,9

Tabela 5: Tamanho populacional e produtividade médios ($\bar{X} \pm S_x$), para fêmeas das populações mantidas a 20°C.

Populações	N	Tamanho Populacional			Produtividade		
		$\bar{X}$	$\pm$	S_x	$\bar{X}$	$\pm$	S_x
SR4	35	323,1	$\pm$	25,6	248,3	$\pm$	30,7
SR5	35	275,8	$\pm$	23,0	220,2	$\pm$	27,1
SR6	35	270,6	$\pm$	26,7	209,5	$\pm$	26,0
Média SR		289,8	$\pm$	14,6	226,0	$\pm$	16,1
R44	35	287,9	$\pm$	16,9	228,1	$\pm$	22,0
R45	35	287,8	$\pm$	18,0	236,1	$\pm$	24,8
R46	35	291,5	$\pm$	17,7	229,1	$\pm$	22,4
Média R4		289,1	$\pm$	10,1	231,1	$\pm$	13,7
CP4	40	226,6	$\pm$	16,4	251,4	$\pm$	21,4
CP5	40	200,6	$\pm$	13,7	249,1	$\pm$	19,8
CP6	40	181,8	$\pm$	13,2	252,5	$\pm$	23,2
Média CP		206,4	$\pm$	8,4	251,0	$\pm$	12,3
BG4	39	263,2	$\pm$	14,1	234,3	$\pm$	18,1
BG5	39	289,4	$\pm$	18,6	238,5	$\pm$	19,5
BG6	39	228,7	$\pm$	14,4	192,6	$\pm$	19,4
Média BG		260,4	$\pm$	9,3	221,8	$\pm$	11,0

Tabela 6: Tamanho populacional e produtividade médios ($\bar{X} \pm S_x$), para total (machos+fêmeas) das populações mantidas a 20°C.

Populações	N	Tamanho Populacional			Produtividade		
		$\bar{X}$	$\pm$	S_x	$\bar{X}$	$\pm$	S_x
SR4	35	485,4	$\pm$	24,2	860,6	$\pm$	66,1
SR5	35	427,5	$\pm$	20,2	783,4	$\pm$	63,0
SR6	35	410,9	$\pm$	23,2	745,6	$\pm$	58,6
Média SR		441,3	$\pm$	13,3	796,5	$\pm$	36,1
R44	35	423,9	$\pm$	16,9	761,9	$\pm$	50,3
R45	35	421,0	$\pm$	19,5	787,5	$\pm$	55,4
R46	35	423,1	$\pm$	16,7	727,0	$\pm$	47,5
Média R4		422,7	$\pm$	10,7	758,8	$\pm$	30,9
CP4	40	382,3	$\pm$	22,0	777,9	$\pm$	51,3
CP5	40	339,3	$\pm$	19,5	758,6	$\pm$	52,5
CP6	40	328,2	$\pm$	15,9	711,5	$\pm$	50,1
Média CP		349,9	$\pm$	11,3	749,3	$\pm$	29,5
BG4	39	361,5	$\pm$	16,3	570,7	$\pm$	42,5
BG5	39	393,5	$\pm$	21,7	593,4	$\pm$	46,0
BG6	39	314,2	$\pm$	16,8	490,3	$\pm$	42,1
Média BG		356,4	$\pm$	11,0	551,5	$\pm$	25,3

Tabela 7: ANOVA para tamanho populacional, considerando-se machos, fêmeas e total (machos+fêmeas) das populações experimentais.

Fonte de variação	GL	Soma de quadrados	Quadrado médio	Estatística F	Valor P
Machos					
Temperatura	1	66066	66066,00	1066,61	0,000
Linhagem	3	3817	1272,33	20,54	0,000
Interação (Temp x Linh)	3	1918	639,33	10,32	0,001
Resíduo	16	991	61,94		
Total	23	72793			
Fêmeas					
Temperatura	1	39488	39488,00	78,72	0,000
Linhagem	3	52457	17485,66	34,86	0,000
Interação (Temp x Linh)	3	12329	4109,66	8,19	0,002
Resíduo	16	8026	501,62		
Total	23	112299			
Machos + Fêmeas					
Temperatura	1	4444,50	4444,50	5,68	0,030
Linhagem	3	49976,80	16658,93	21,28	0,000
Interação (Temp x Linh)	3	13180,10	4393,36	5,61	0,008
Resíduo	16	12526,20	782,89		
Total	23	80127,60			

Tabela 8: ANOVA para produtividade de machos, fêmeas e total (machos+fêmeas) das populações experimentais.

Fonte de variação	GL	Soma de quadrados	Quadrado médio	Estatística F	Valor P
Machos					
Temperatura	1	956044	956044,00	615,17	0,000
Linhagem	3	57508	19169,33	12,33	0,000
Interação (Temp x Linh)	3	68751	22917,00	14,74	0,000
Resíduo	16	24866	1554,12		
Total	23	1107169			
Fêmeas					
Temperatura	1	570386	570386,00	1145,79	0,000
Linhagem	3	12584	4194,66	8,43	0,001
Interação (Temp x Linh)	3	7777	2592,33	5,21	0,011
Resíduo	16	7965	497,81		
Total	23	598711			
Machos + Fêmeas					
Temperatura	1	3005814	3005814,00	841,51	0,000
Linhagem	3	65028	21676,00	6,07	0,006
Interação (Temp x Linh)	3	119328	39776,00	11,13	0,000
Resíduo	16	57151	3571,94		
Total	23	3247321			

Tabela 9: Resultados das comparações múltiplas de Duncan para a variável tamanho populacional.

Valores médios das linhagens				
TEMPERATURA 25° C				
Machos	BG	R4	SR	CP
	20,5	21,6	29,9	30,4
Fêmeas	CP	R4	BG	SR
	259,8	314,0	356,9	424,1
Machos+Fêmeas	CP	R4	BG	SR
	290,2	336,4	380,3	454,5
TEMPERATURA 20° C				
Machos	BG	R4	CP	SR
	95,1	133,5	142,7	150,9
Fêmeas	CP	BG	R4	SR
	206,4	260,4	289,1	289,8
Machos+Fêmeas	CP	BG	R4	SR
	349,9	356,4	422,7	441,3

Tabela 10: Resultados das comparações múltiplas de Duncan para a variável produtividade das populações experimentais .

Valores médios das linhagens

TEMPERATURA 25° C

Machos	R4	SR	BG	CP
	836,9	855,0	875,8	961,8
Fêmeas	SR	R4	BG	CP
	475,0	545,3	566,7	576,3
Machos+Fêmeas	SR	R4	BG	CP
	1324,6	1382,2	1442,5	1538,1

TEMPERATURA 20° C

Machos	BG	CP	R4	SR
	331,8	502,7	527,7	570,5
Fêmeas	BG	SR	R4	CP
	206,4	260,4	289,1	289,8
Machos+Fêmeas	BG	CP	R4	SR
	551,5	749,3	758,8	796,5

Tabela 11: Comparações múltiplas de Tukey duas a duas para verificação do efeito temperatura em machos, fêmeas e total, para a variável tamanho populacional, (* = $P < 0,05$).

Comparações	Linhagem	Estimativa	DMS	Significância
Machos				
25°C - 20°C				
	SR	121,0	22,3	*
	R4	111,9	22,3	*
	CP	112,3	22,3	*
	BG	74,6	22,3	*
Fêmeas				
25°C - 20°C				
	SR	134,3	63,4	*
	R4	24,9	63,4	
	CP	53,4	63,4	
	BG	96,5	63,4	*
Machos + Fêmeas				
25°C - 20°C				
	SR	13,2	79,2	
	R4	86,3	79,2	*
	CP	59,7	79,2	
	BG	23,9	79,2	

Tabela 12: Comparações múltiplas de Tukey duas a duas para verificação do efeito temperatura, para a variável produtividade em populações experimentais, (* = $P < 0,05$).

Comparações	Linhagem	Estimativa	DMS	Significância
Machos				
25°C - 20°C				
	SR	284,5	111,6	*
	R4	309,2	111,6	*
	CP	459,1	111,6	*
	BG	544,0	111,6	*
Fêmeas				
25°C - 20°C				
	SR	249,0	63,15	*
	R4	306,9	63,15	*
	CP	325,3	63,15	*
	BG	344,9	63,15	*
Machos + Fêmeas				
25°C - 20°C				
	SR	438,1	169,14	*
	R4	623,4	169,14	*
	CP	788,8	169,14	*
	BG	891,0	169,14	*

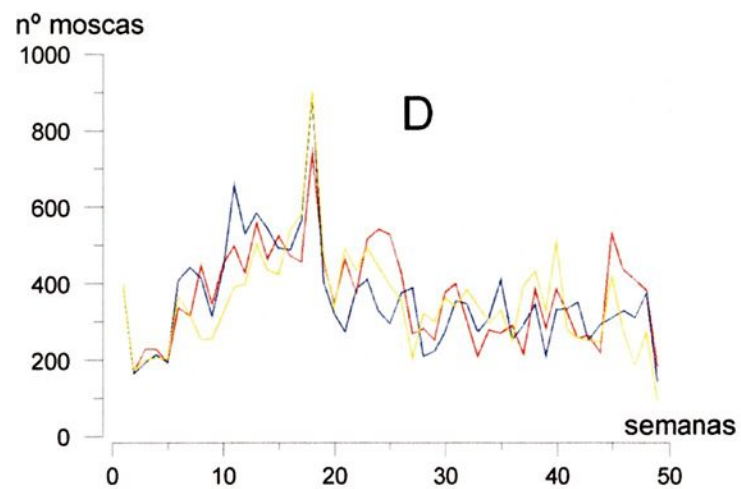
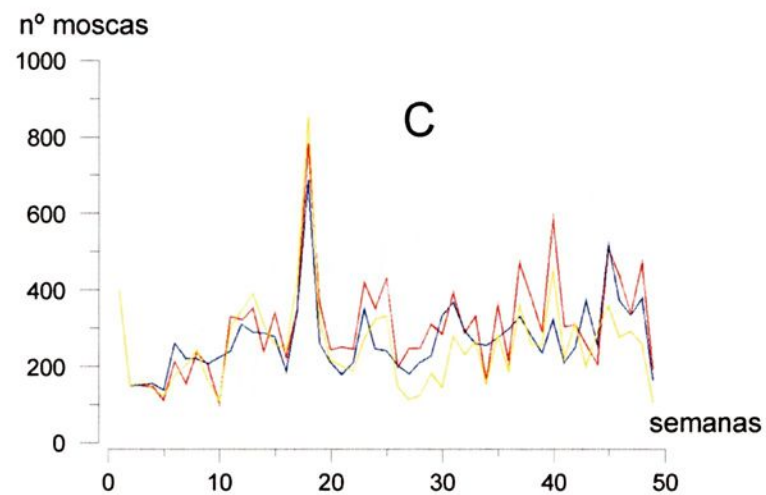
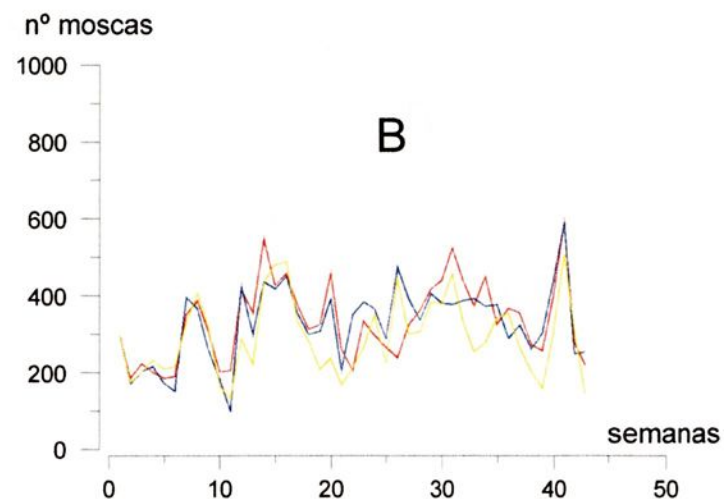
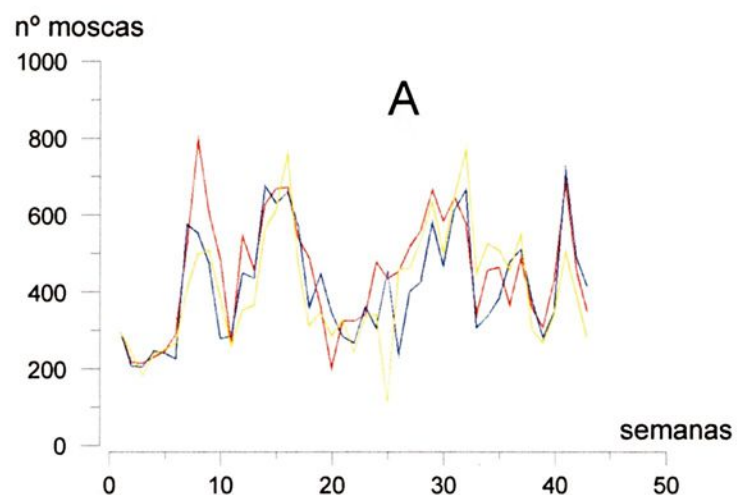


Figura 1: Tamanho populacional em número de moscas (ordenada) para as réplicas 1(vermelho), 2(azul), 3(amarelo), das linhagens SR(A), R4(B), CP(C) E BG(D) à temperatura de 25°C. Abscissa: semanas de manutenção.

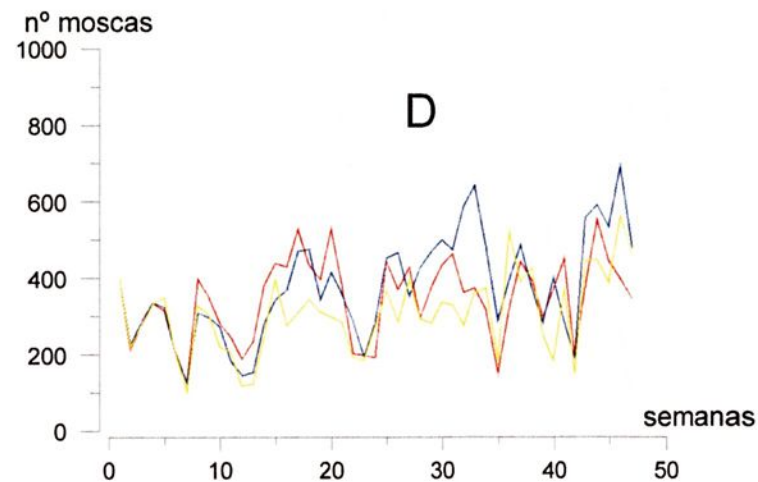
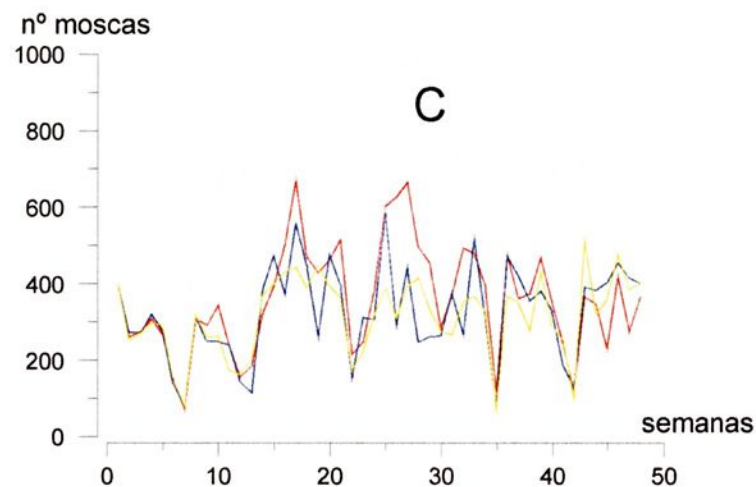
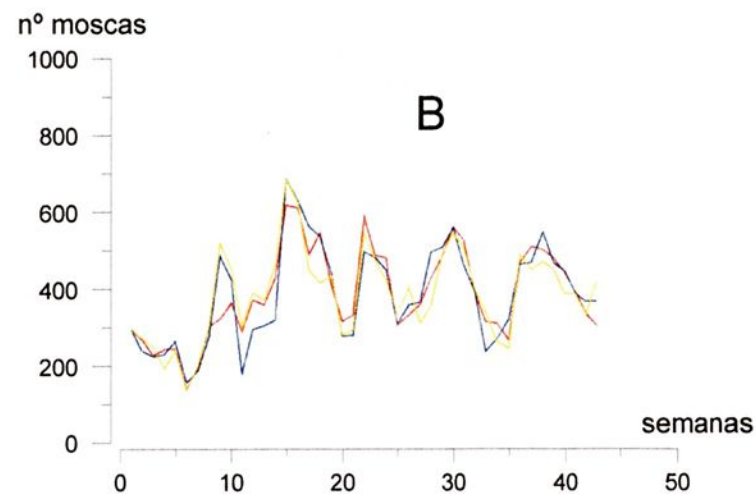
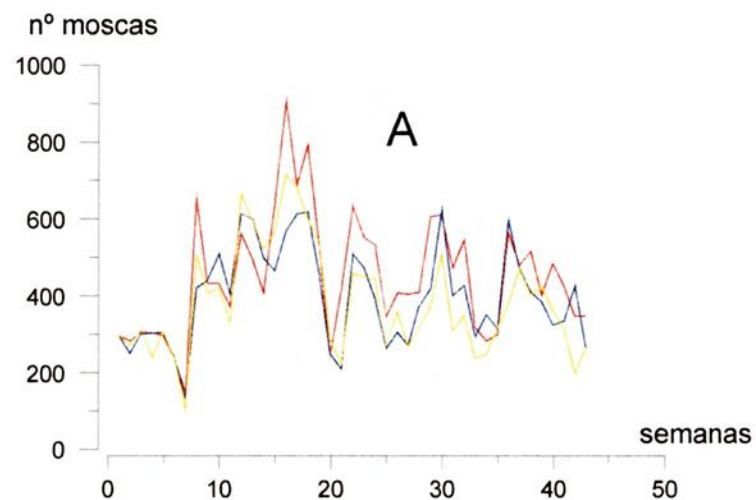


Figura 2: Tamanho populacional em número de moscas (ordenada) para as réplicas 1(vermelho), 2(azul), 3(amarelo), das linhagens SR(A), R4(B), CP(C) e BG(D) à temperatura de 20°C. Abscissa: semanas de manutenção.

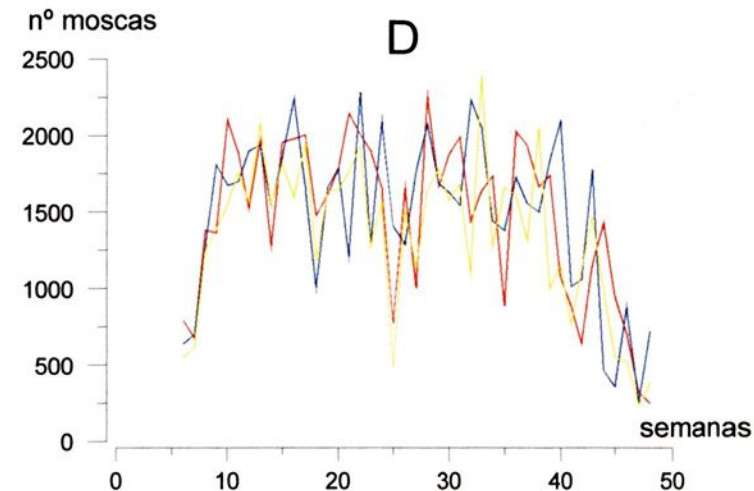
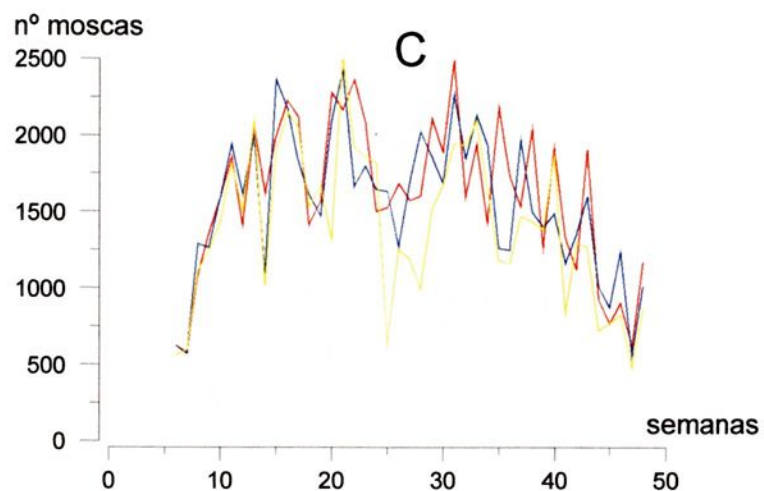
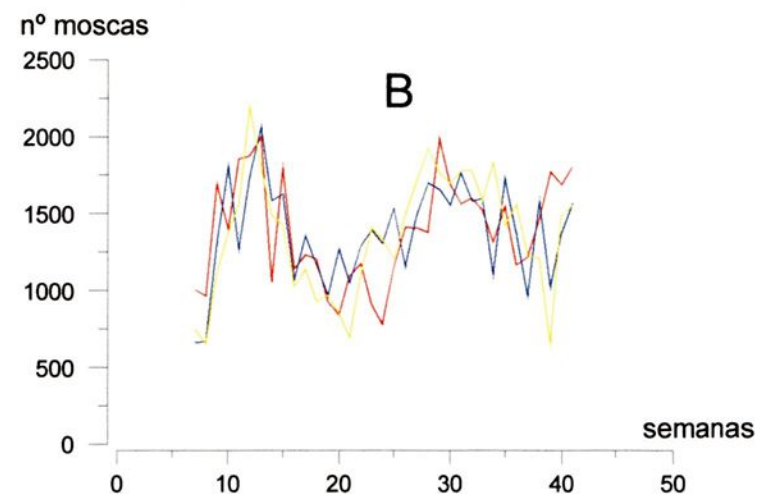
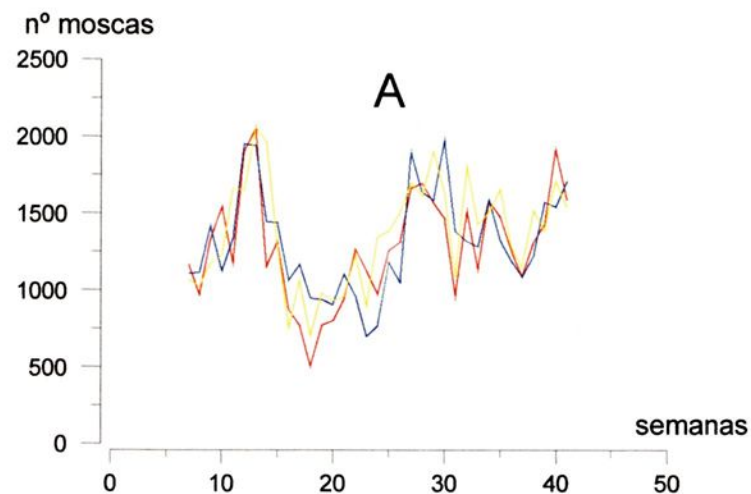


Figura 3: Produtividade em número de moscas (ordenada) para as réplicas 1(vermelho), 2(azul), 3(amarelo), das linhagens SR(A), R4(B), CP(C) e BG(D) à temperatura de 25°C. Abscissa: semanas de manutenção.

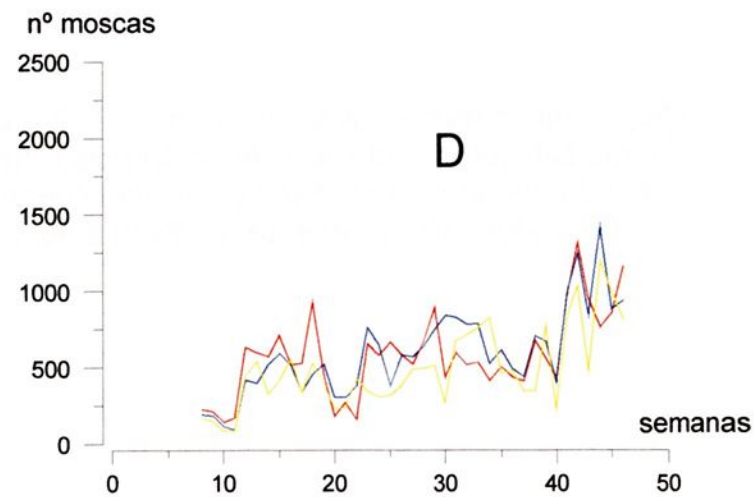
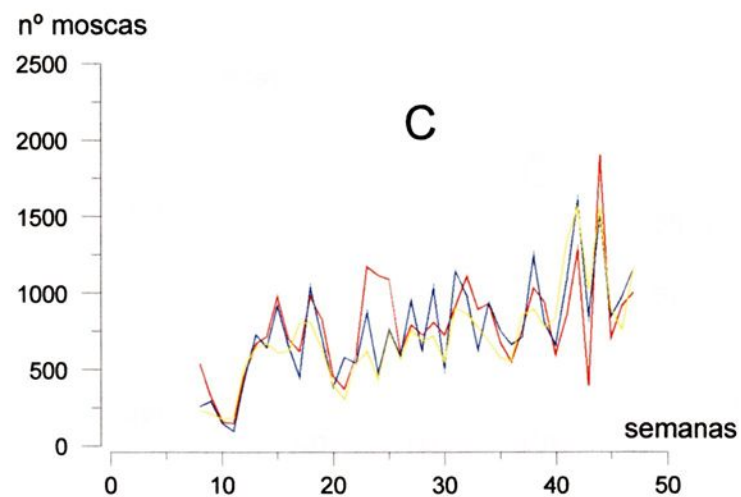
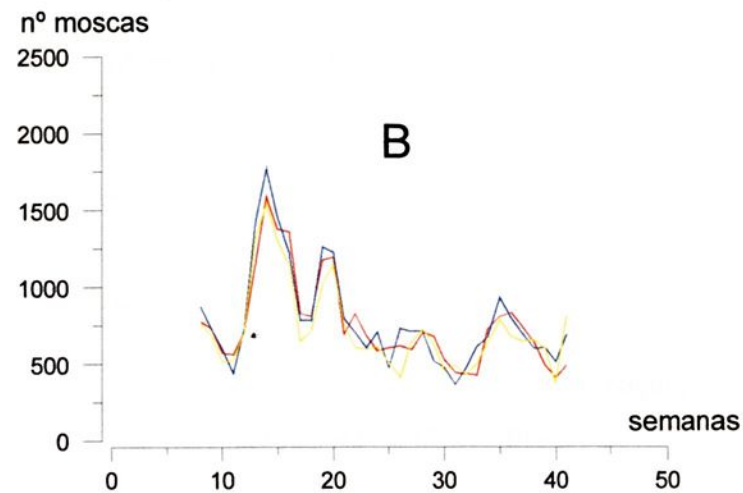
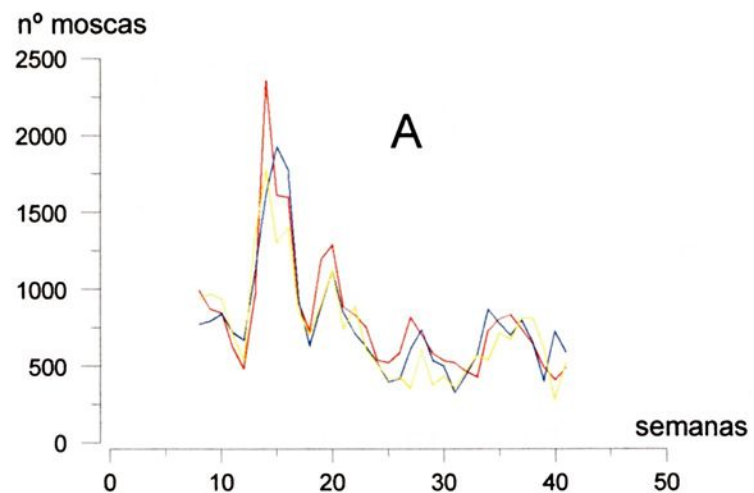


Figura 4: Produtividade em número de moscas (ordenada) para as réplicas 1(vermelho), 2(azul), 3(amarelo), das linhagens SR(A), R4(B), CP(C) e BG(D) à temperatura de 20°C. Abscissa: semanas de manutenção.

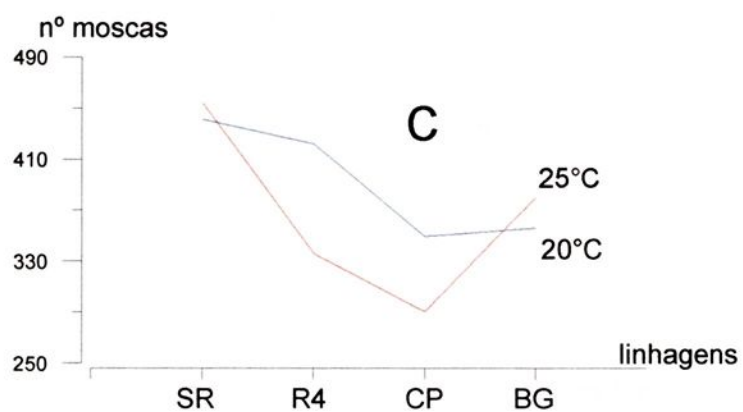
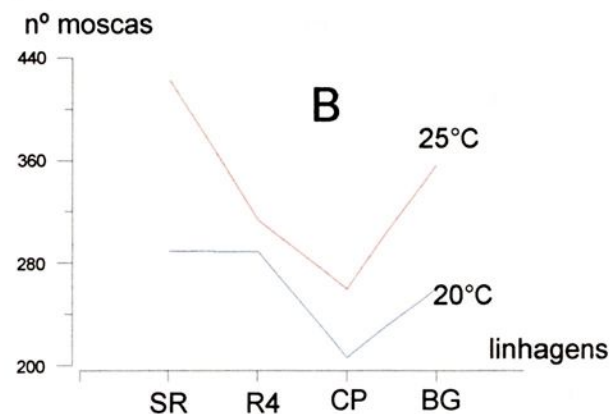
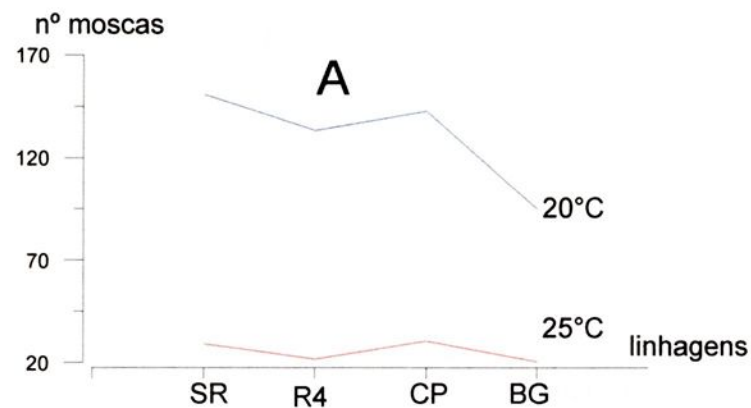


Figura 5: Tamanho populacional médio, em número de moscas (ordenada), das populações das quatro linhagens (abscissa) nas temperaturas de 25°C e 20°C, para machos (A), fêmeas (B) e total (C).

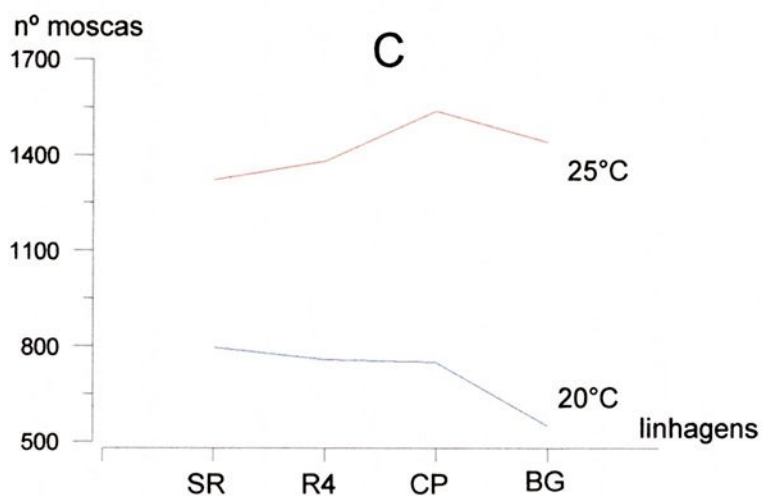
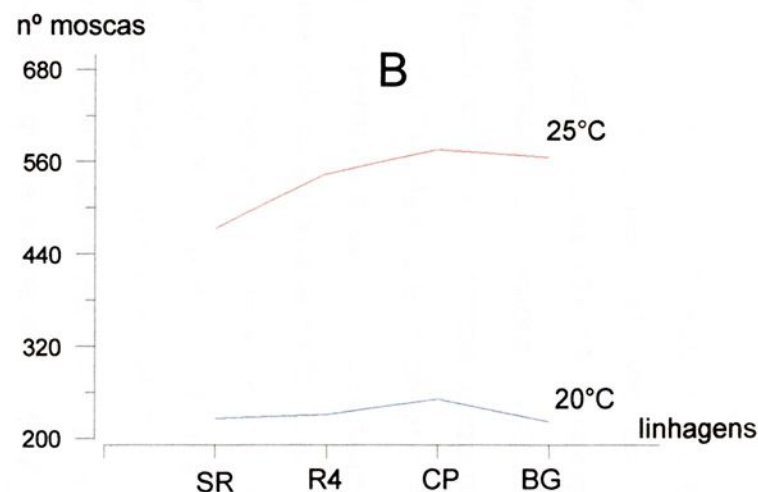
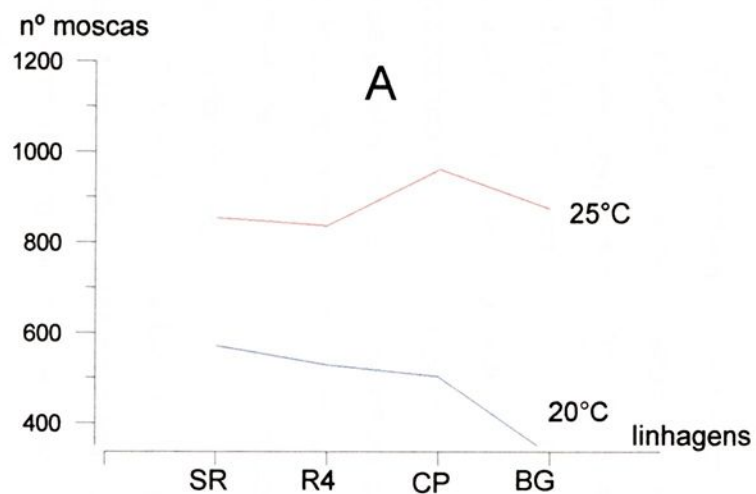


Figura 6: Produtividade média, em número de moscas (ordenada), das populações das quatro linhagens (abscissa), nas temperaturas de 25°C e 20°C, para machos (A), fêmeas (B) e total (C).

III.2. Estrutura etária das populações

Para estudo da estrutura etária foram considerados os dados de tamanho populacional correspondentes aos censos das semanas estudados no item III.1.

Nas Tabelas 13 e 15, para machos, e nas Tabelas 14 e 16, para fêmeas, são apresentados os valores médios e os erros padrões por faixa etária, respectivamente nas temperaturas de 25°C e 20°C.

Na Tabelas 13 e 15 observa-se claramente, para todas as linhagens, o efeito da temperatura sobre a longevidade dos machos, onde à temperatura de 25°C, eles deixam de existir acima da faixa de 5 dias de idade, ao passo que à temperatura de 20°C, o mesmo acontece com as faixas etárias iguais ou superiores a 14 dias, sendo que até a faixa de 10 dias de idade tem-se pelo menos 98% do total de machos. À temperatura de 25°C, na faixa de idade de 3 dias, as linhagens SR e CP apresentam valores médios 1,5 vezes superiores aos das linhagens R4 e BG, enquanto que à temperatura de 20°C, para as faixas etárias de 3 a 5 dias, as linhagens SR, R4 e CP apresentam valores médios aproximadamente iguais e 1,5 vezes maiores que BG. Para a faixa de 7 dias, a linhagem CP apresenta o maior valor médio, SR e BG aproximadamente iguais e maiores que R4, e na faixa de 10 dias todas as linhagens apresentam valores médios semelhantes.

Os dados de fêmeas à temperatura de 25°C (Tabela 14), mostram que até a faixa etária de 14 dias, estão concentrados aproximadamente 98% das moscas, e para a temperatura de 20°C (Tabela 16), o mesmo nível ocorre até a faixa de idade de 21 dias. A soma dos valores médios até a faixa etária de 14 dias, à temperatura de 25°C, estabelece a ordem $SR > BG > R4 > CP$, e até a faixa de 21 dias para a temperatura de 20°C, a ordem é $SR = R4 > BG > CP$. Chama a atenção a linhagem CP, cujas populações em ambas as temperaturas, apresentam número de machos maior ou igual ao número de machos das outras linhagens, ocorrendo o inverso para fêmeas, isto é, dentre as 4 linhagens as populações CP apresentam o menor número de fêmeas.

Estas quatro tabelas apresentam estatísticas resumidoras da estrutura etária das 24 populações, mas para melhor visualização do processo como um todo, são representadas graficamente, nas figuras a seguir, as estruturas etárias das populações ao longo do período de manutenção. Nas Figuras de 7 a 10 estão

representadas as estruturas etárias para machos, das réplicas 1, 2, e 3, respectivamente para as linhagens SR, R4, CP e BG, à temperatura de 25°C, e analogamente nas Figuras de 15 a 18, à temperatura de 20°C. Observa-se que a 25°C, há predominância total da faixa etária 3 dias, praticamente não existindo as outras faixas de idade; ao passo que à temperatura de 20°C, embora haja predominância da faixa etária 3 dias, as faixas de 5 e 7 dias também aparecem, o que torna claro o efeito da temperatura sobre a longevidade de machos.

Nas Figuras de 11 a 14, estão representadas as estruturas etárias para fêmeas das réplicas 1, 2 e 3, respectivamente para as linhagens SR, R4, CP e BG, à 25°C, e nas Figuras de 19 a 22 à temperatura de 20°C. Observa-se à temperatura de 25°C, um comportamento padrão, característico de predominância das faixas de idade 3, 5 e 7 dias, em relação às demais faixas etárias, em todas as linhagens. À 20°C, observa-se que as faixas etárias de 10, 12 até 14 dias, contribuem mais para a manutenção do tamanho populacional, diferindo do padrão observado à temperatura de 25°C, exceto para a linhagem CP. Observa-se através das figuras a existência de uma estrutura estável de idades ao longo do tempo, permitindo assim de alguma forma a comparação entre linhagens.

A seguir são apresentados os valores médios das proporções de idade para fêmeas e os resultados dos testes de análise de variância multivariada, utilizados nas comparações das estruturas etárias de fêmeas, quando as mesmas foram ampliadas por simulação, via processo de reamostragem bootstrap, cujos dados originais selecionados foram os provenientes das semanas 10, 20, 30 e 40.

Na Tabela 17, encontram-se descritos os valores médios da proporção que cada faixa etária representa, até a faixa etária de 17 dias, para as 50 réplicas obtidas por simulação bootstrap, para as 4 semanas selecionadas, nas 4 linhagens e nas 2 temperaturas.

A justificativa de não se ter tomado faixas de idade superiores a 17 dias, reside no fato de que as proporções vão se tornando cada vez menores, aproximando-se de zero, produzindo uma estrutura de dados linearmente dependentes, não permitindo a realização dos testes estatísticos, por razões meramente matemáticas.

Na Tabela 18, são apresentados os resultados dos testes de análise de variância multivariada, para comparação dos vetores de estruturas etárias, das

diferentes linhagens nas duas temperaturas. Observa-se pelos resultados, os efeitos significativos de temperatura, linhagem e interação temperatura versus linhagem, para todas as semanas selecionadas, independentemente do critério estatístico escolhido. As comparações múltiplas de médias duas a duas, para detectar os efeitos significativos, foram realizados via intervalos de Bonferroni (materiais e métodos item II.5.1.), onde para o caso do efeito temperatura, os intervalos de $(1-\alpha)\%$ de confiança são dados por :

$$(\bar{x}_{l.i} - \bar{x}_{m.i}) \pm t_v \frac{\alpha}{pg(g-1)} \sqrt{\frac{2E_{ii}}{vbn}}$$

No caso em estudo tem-se: $g = 2$ (níveis de temperatura), $p = 7$ (número de faixas etárias), $n = 50$ (número de replicações bootstrap), $b = 4$ (número de linhagens). Com a substituição dos valores tem-se: $v = gb(n-1) = 392$, $pg(g-1) = 14$ e $vbn = 78400$. Para $\alpha = 0,05$, tem-se $t_v = 1,96$ e para os valores

$$DMS = t_v \frac{\alpha}{pg(g-1)} \sqrt{\frac{2E_{ii}}{vbn}}, \quad \text{tem-se} \quad DMS = 3,5 \times 10^{-5} \times \sqrt{E_{ii}} \quad (\text{diferença mínima significativa}).$$

Analogamente para os casos das comparações entre as linhagens, os intervalos de Bonferroni de $(1-\alpha)\%$ de confiança são dados por:

$$(\bar{x}_{.ki} - \bar{x}_{.qi}) \pm t_v \frac{\alpha}{pb(b-1)} \sqrt{\frac{2E_{ii}}{vgn}}$$

Para $\alpha = 0,05$, $t_v = 1,96$, e com a devida substituição dos valores, encontrou-se o valor de $DMS = 8,3 \times 10^{-5} \times \sqrt{E_{ii}}$.

As diferenças entre médias, tanto para o efeito temperatura, como para o efeito linhagem, são todas de ordem inferior a 10^{-3} , e os valores de DMS , com substituição dos respectivos valores de E_{ii} , são todos da ordem de 10^{-5} , o que mostra que os perfis médios de idades das linhagens, são diferentes, nas diferentes temperaturas e diferentes linhagens.

Tabela 13: Número médio de machos ($\bar{X} \pm S_x$) por faixa etária (em dias), das populações mantidas a 25°C.

DIAS		3	5	7	10	12	14
LINHAGEM	N	$\bar{X} \pm S_x$	$\bar{X} \pm S_x$	$\bar{X} \pm S_x$	$\bar{X} \pm S_x$	$\bar{X} \pm S_x$	$\bar{X} \pm S_x$
SR1	36	38,7 $\pm$ 6,4	1,2 $\pm$ 0,3	0,1 $\pm$ 0,1	-----	-----	-----
SR2	36	25,9 $\pm$ 5,8	0,9 $\pm$ 0,3	-----	-----	-----	-----
SR3	36	22,6 $\pm$ 4,4	0,6 $\pm$ 0,2	0,1 $\pm$ 0,1	-----	-----	-----
Média SR		29,1 $\pm$ 3,2	0,9 $\pm$ 0,1	0,1 $\pm$ 0,1	-----	-----	-----
R41	36	21,2 $\pm$ 5,4	1,2 $\pm$ 1,1	0,1 $\pm$ 0,1	-----	-----	-----
R42	36	22,3 $\pm$ 5,0	0,3 $\pm$ 0,1	-----	-----	-----	-----
R43	36	22,6 $\pm$ 3,9	2,8 $\pm$ 2,7	-----	-----	-----	-----
Média R4		22,0 $\pm$ 2,8	1,4 $\pm$ 0,9	-----	-----	-----	-----
CP1	43	38,8 $\pm$ 9,0	0,6 $\pm$ 0,5	0,1 $\pm$ 0,1	-----	-----	-----
CP2	43	24,1 $\pm$ 6,8	0,2 $\pm$ 0,1	-----	-----	-----	-----
CP3	43	27,0 $\pm$ 9,9	0,2 $\pm$ 0,1	-----	-----	-----	-----
Média CP		30,0 $\pm$ 5,0	0,3 $\pm$ 0,2	-----	-----	-----	-----
BG1	43	17,2 $\pm$ 6,1	0,2 $\pm$ 0,2	-----	-----	-----	-----
BG2	43	19,7 $\pm$ 6,4	0,8 $\pm$ 0,4	0,8 $\pm$ 0,7	-----	-----	-----
BG3	43	22,3 $\pm$ 7,4	0,4 $\pm$ 0,3	-----	-----	-----	-----
Média BG		19,7 $\pm$ 3,8	0,5 $\pm$ 0,2	-----	-----	-----	-----

Tabela 14: Número médio de fêmeas ($\bar{X} \pm S_x$) por faixa etária (em dias), das populações mantidas a 25°C.

DIAS		3	5	7	10	12	14
LINHAGEM	N	$\bar{X} \pm S_x$	$\bar{X} \pm S_x$	$\bar{X} \pm S_x$	$\bar{X} \pm S_x$	$\bar{X} \pm S_x$	$\bar{X} \pm S_x$
SR1	36	124,1 $\pm$ 9,9	88,3 $\pm$ 7,9	114,9 $\pm$ 9,9	41,5 $\pm$ 5,9	24,1 $\pm$ 4,1	20,9 $\pm$ 3,8
SR2	36	121,3 $\pm$ 9,9	94,3 $\pm$ 6,5	108,1 $\pm$ 9,9	38,3 $\pm$ 5,8	23,2 $\pm$ 3,4	18,5 $\pm$ 4,6
SR3	36	120,1 $\pm$ 9,9	85,7 $\pm$ 6,4	116,9 $\pm$ 9,9	37,1 $\pm$ 6,0	18,9 $\pm$ 2,6	19,5 $\pm$ 4,5
Média SR		121,8 $\pm$ 5,7	89,4 $\pm$ 4,0	113,3 $\pm$ 6,0	38,9 $\pm$ 3,4	22,0 $\pm$ 2,0	19,6 $\pm$ 2,5
R41	36	126,0 $\pm$ 7,3	71,4 $\pm$ 6,2	87,5 $\pm$ 8,3	29,8 $\pm$ 5,0	14,4 $\pm$ 3,0	6,0 $\pm$ 1,5
R42	36	121,3 $\pm$ 7,8	77,1 $\pm$ 5,8	83,5 $\pm$ 6,7	24,5 $\pm$ 4,8	9,2 $\pm$ 2,1	6,8 $\pm$ 2,2
R43	36	103,8 $\pm$ 8,0	68,2 $\pm$ 6,8	68,4 $\pm$ 8,4	22,9 $\pm$ 5,1	7,0 $\pm$ 1,5	5,0 $\pm$ 1,7
Média R4		117,0 $\pm$ 4,5	72,2 $\pm$ 3,6	79,8 $\pm$ 4,5	25,7 $\pm$ 2,9	10,2 $\pm$ 1,3	5,9 $\pm$ 1,0
CP1	43	103,8 $\pm$ 7,2	73,4 $\pm$ 7,2	82,8 $\pm$ 8,0	7,9 $\pm$ 1,6	4,7 $\pm$ 1,2	5,7 $\pm$ 1,9
CP2	43	100,1 $\pm$ 7,5	61,3 $\pm$ 6,2	75,4 $\pm$ 7,0	10,9 $\pm$ 3,1	4,1 $\pm$ 1,0	3,8 $\pm$ 1,2
CP3	43	101,2 $\pm$ 8,4	53,1 $\pm$ 5,1	65,1 $\pm$ 5,6	10,1 $\pm$ 2,0	4,1 $\pm$ 1,1	3,5 $\pm$ 1,4
Média CP		101,7 $\pm$ 4,5	62,6 $\pm$ 3,6	74,4 $\pm$ 4,0	9,6 $\pm$ 1,3	4,6 $\pm$ 0,6	4,3 $\pm$ 0,9
BG1	43	119,8 $\pm$ 8,0	89,9 $\pm$ 7,5	101,5 $\pm$ 8,1	20,9 $\pm$ 2,7	14,3 $\pm$ 3,3	12,9 $\pm$ 3,2
BG2	43	114,1 $\pm$ 6,7	77,3 $\pm$ 5,4	104,5 $\pm$ 9,8	21,1 $\pm$ 3,4	12,2 $\pm$ 2,9	12,7 $\pm$ 2,5
BG3	43	119,1 $\pm$ 9,5	75,8 $\pm$ 6,2	101,1 $\pm$ 6,5	24,5 $\pm$ 3,6	10,8 $\pm$ 2,3	8,9 $\pm$ 1,9
Média BG		117,6 $\pm$ 4,7	81,0 $\pm$ 3,7	102,3 $\pm$ 4,7	22,1 $\pm$ 1,6	12,4 $\pm$ 1,7	11,5 $\pm$ 1,5



Continuação da tabela 14.

DIAS		17	19	21	24	26	28
LINHAGEM	N	$\bar{X} \pm s_x$	$\bar{X} \pm s_x$	$\bar{X} \pm s_x$	$\bar{X} \pm s_x$	$\bar{X} \pm s_x$	$\bar{X} \pm s_x$
SR1	36	9,2 $\pm$ 2,1	3,7 $\pm$ 1,4	1,2 $\pm$ 0,4	0,4 $\pm$ 0,1	0,3 $\pm$ 0,2	0,1 $\pm$ 0,1
SR2	36	3,6 $\pm$ 1,0	1,7 $\pm$ 0,7	0,7 $\pm$ 0,4	0,3 $\pm$ 0,2	-----	-----
SR3	36	6,0 $\pm$ 1,9	0,9 $\pm$ 0,4	0,9 $\pm$ 0,4	0,2 $\pm$ 0,1	-----	-----
Média SR		6,2 $\pm$ 1,0	2,1 $\pm$ 0,5	0,9 $\pm$ 0,2	0,3 $\pm$ 0,1		
R41	36	0,3 $\pm$ 0,7	0,1 $\pm$ 0,2	-----	-----	-----	-----
R42	36	1,3 $\pm$ 0,6	0,2 $\pm$ 0,2	0,2 $\pm$,01	-----	-----	-----
R43	36	1,8 $\pm$ 1,0	0,2 $\pm$ 0,2	-----	0,1 $\pm$ 0,1	-----	-----
Média R4		1,1 $\pm$ 0,5	0,1 $\pm$ 0,1				
CP1	43	0,4 $\pm$ 0,2	0,4 $\pm$ 0,2	0,5 $\pm$ 0,3	-----	0,5 $\pm$ 0,4	-----
CP2	43	0,6 $\pm$ 0,3	-----	0,3 $\pm$ 0,2	0,2 $\pm$ 0,1	-----	-----
CP3	43	0,8 $\pm$ 0,4	0,1 $\pm$ 0,1	0,3 $\pm$ 0,2	-----	-----	-----
Média CP		0,6 $\pm$ 0,2	0,2 $\pm$ 0,1	0,5 $\pm$ 0,2			
BG1	43	3,2 $\pm$ 1,3	0,8 $\pm$ 0,3	1,3 $\pm$ 1,0	0,4 $\pm$ 0,4	0,3 $\pm$ 0,3	-----
BG2	43	4,3 $\pm$ 1,7	0,8 $\pm$ 0,4	0,9 $\pm$ 0,4	0,3 $\pm$ 0,2	0,2 $\pm$ 0,2	-----
BG3	43	3,3 $\pm$ 1,3	0,7 $\pm$ 0,4	0,8 $\pm$ 0,4	0,4 $\pm$ 0,2	0,1 $\pm$ 0,1	-----
Média BG		3,6 $\pm$ 0,8	0,8 $\pm$ 0,2	1,0 $\pm$ 0,4	0,4 $\pm$ 0,2	0,2 $\pm$ 0,1	



Tabela 15: Número médio de machos ($\bar{X} \pm S_x$) por faixa etária (em dias), das populações mantidas a 20° C.

DIAS		3	5	7	10	12	14
LINHAGEM	N	$\bar{X} \pm S_x$	$\bar{X} \pm S_x$	$\bar{X} \pm S_x$	$\bar{X} \pm S_x$	$\bar{X} \pm S_x$	$\bar{X} \pm S_x$
SR4	35	95,7 $\pm$ 6,9	40,8 $\pm$ 5,5	21,3 $\pm$ 5,0	3,4 $\pm$ 1,2	0,2 $\pm$ 0,1	-----
SR5	35	81,7 $\pm$ 6,7	39,2 $\pm$ 6,1	25,1 $\pm$ 5,5	4,8 $\pm$ 1,9	0,6 $\pm$ 0,3	0,1 $\pm$ 0,1
SR6	35	77,5 $\pm$ 7,7	34,1 $\pm$ 4,9	21,2 $\pm$ 4,4	5,2 $\pm$ 1,5	2,2 $\pm$ 0,8	3,0 $\pm$ 1,4
Média SR		85,0 $\pm$ 4,1	38,0 $\pm$ 3,2	22,5 $\pm$ 2,9	4,5 $\pm$ 0,9	1,0 $\pm$ 0,3	1,5 $\pm$ 0,7
R44	35	83,4 $\pm$ 5,7	31,5 $\pm$ 4,6	15,6 $\pm$ 3,6	3,1 $\pm$ 1,7	1,6 $\pm$ 1,0	0,5 $\pm$ 0,5
R45	35	84,3 $\pm$ 7,3	32,3 $\pm$ 4,0	17,5 $\pm$ 3,4	1,8 $\pm$ 0,6	1,3 $\pm$ 1,0	0,8 $\pm$ 0,8
R46	35	79,8 $\pm$ 6,7	32,5 $\pm$ 4,0	16,2 $\pm$ 3,9	2,3 $\pm$ 0,9	0,2 $\pm$ 0,1	-----
Média R4		82,4 $\pm$ 3,8	32,1 $\pm$ 2,4	16,4 $\pm$ 2,1	2,4 $\pm$ 0,7	1,0 $\pm$ 0,5	0,4 $\pm$ 0,5
CP4	40	84,0 $\pm$ 9,3	41,0 $\pm$ 5,5	27,9 $\pm$ 4,6	3,5 $\pm$ 1,4	0,4 $\pm$ 0,2	1,6 $\pm$ 0,9
CP5	40	75,2 $\pm$ 7,9	34,9 $\pm$ 5,2	25,5 $\pm$ 4,3	2,5 $\pm$ 0,8	0,5 $\pm$ 0,4	-----
CP6	40	72,3 $\pm$ 7,4	30,4 $\pm$ 3,7	27,9 $\pm$ 4,5	2,9 $\pm$ 0,9	0,3 $\pm$ 0,2	0,5 $\pm$ 0,4
Média CP		77,2 $\pm$ 4,7	35,4 $\pm$ 2,8	27,1 $\pm$ 2,6	3,0 $\pm$ 0,6	0,4 $\pm$ 0,2	1,0 $\pm$ 0,5
BG4	39	52,9 $\pm$ 5,3	24,3 $\pm$ 2,8	16,2 $\pm$ 2,5	1,8 $\pm$ 0,7	0,2 $\pm$ 0,1	0,1 $\pm$ 0,1
BG5	39	55,5 $\pm$ 6,0	26,4 $\pm$ 3,2	18,8 $\pm$ 2,9	4,0 $\pm$ 1,6	0,6 $\pm$ 0,2	1,7 $\pm$ 0,8
BG6	39	45,2 $\pm$ 4,6	22,0 $\pm$ 2,7	22,4 $\pm$ 5,3	4,7 $\pm$ 2,0	0,5 $\pm$ 0,3	1,9 $\pm$ 1,4
Média BG		51,2 $\pm$ 3,1	24,2 $\pm$ 1,7	19,1 $\pm$ 2,2	3,5 $\pm$ 0,9	0,4 $\pm$ 0,1	1,2 $\pm$ 0,5

Tabela 16: Número médio de fêmeas ($\bar{X} \pm S_x$) por faixa etária (em dias), das populações mantidas a 20° C.

DIAS		3	5	7	10	12	14
LINHAGEM	N	$\bar{X} \pm S_x$	$\bar{X} \pm S_x$	$\bar{X} \pm S_x$	$\bar{X} \pm S_x$	$\bar{X} \pm S_x$	$\bar{X} \pm S_x$
SR4	35	72,5 $\pm$ 8,2	56,5 $\pm$ 8,0	73,9 $\pm$ 7,2	29,4 $\pm$ 3,9	22,6 $\pm$ 3,4	32,4 $\pm$ 5,0
SR5	35	57,6 $\pm$ 5,6	47,0 $\pm$ 4,8	68,6 $\pm$ 9,8	27,5 $\pm$ 3,4	18,5 $\pm$ 2,9	27,3 $\pm$ 5,9
SR6	35	57,0 $\pm$ 7,0	49,1 $\pm$ 6,0	58,5 $\pm$ 9,1	24,7 $\pm$ 5,4	16,7 $\pm$ 3,4	25,6 $\pm$ 5,6
Média SR		62,3 $\pm$ 4,1	50,8 $\pm$ 3,7	67,0 $\pm$ 5,1	27,2 $\pm$ 2,5	19,2 $\pm$ 1,9	28,4 $\pm$ 3,2
R44	35	58,8 $\pm$ 5,7	50,7 $\pm$ 5,1	74,9 $\pm$ 6,9	27,6 $\pm$ 3,6	20,1 $\pm$ 3,2	25,5 $\pm$ 3,1
R45	35	56,6 $\pm$ 5,2	53,2 $\pm$ 5,5	76,3 $\pm$ 8,2	25,0 $\pm$ 3,1	18,8 $\pm$ 2,5	30,8 $\pm$ 3,9
R46	35	55,9 $\pm$ 5,3	54,1 $\pm$ 5,4	76,6 $\pm$ 6,9	31,5 $\pm$ 3,5	21,8 $\pm$ 3,6	25,9 $\pm$ 3,5
Média R4		57,1 $\pm$ 3,1	52,6 $\pm$ 3,1	75,9 $\pm$ 4,2	28,0 $\pm$ 2,0	20,2 $\pm$ 1,8	27,4 $\pm$ 2,0
CP4	40	56,7 $\pm$ 4,9	53,0 $\pm$ 5,6	66,5 $\pm$ 7,1	17,5 $\pm$ 2,8	10,5 $\pm$ 1,8	11,7 $\pm$ 2,0
CP5	40	58,6 $\pm$ 5,3	44,4 $\pm$ 4,6	59,5 $\pm$ 6,0	13,5 $\pm$ 2,0	7,4 $\pm$ 1,2	11,5 $\pm$ 2,7
CP6	40	53,4 $\pm$ 4,9	45,0 $\pm$ 4,1	58,5 $\pm$ 7,4	14,2 $\pm$ 1,6	7,9 $\pm$ 1,3	10,1 $\pm$ 2,5
Média CP		56,2 $\pm$ 2,9	47,4 $\pm$ 2,8	61,5 $\pm$ 4,0	15,0 $\pm$ 1,3	8,6 $\pm$ 0,8	11,1 $\pm$ 1,4
BG4	39	56,8 $\pm$ 4,8	52,5 $\pm$ 4,5	77,3 $\pm$ 6,7	23,5 $\pm$ 2,9	13,1 $\pm$ 1,8	22,1 $\pm$ 2,3
BG5	39	65,2 $\pm$ 7,4	53,5 $\pm$ 5,9	77,0 $\pm$ 7,6	27,6 $\pm$ 3,6	16,0 $\pm$ 2,3	24,4 $\pm$ 3,4
BG6	39	43,8 $\pm$ 4,1	40,0 $\pm$ 4,0	63,0 $\pm$ 8,7	17,4 $\pm$ 1,9	9,0 $\pm$ 1,3	22,3 $\pm$ 3,7
Média BG		55,2 $\pm$ 3,3	48,6 $\pm$ 2,8	72,4 $\pm$ 4,4	22,8 $\pm$ 1,6	12,7 $\pm$ 1,1	22,9 $\pm$ 1,8



Continuação da tabela 16.

DIAS		17	19	21	24	26	28
LINHAGEM	N	$\bar{X} \pm s_x$	$\bar{X} \pm s_x$	$\bar{X} \pm s_x$	$\bar{X} \pm s_x$	$\bar{X} \pm s_x$	$\bar{X} \pm s_x$
SR4	35	10,2 $\pm$ 2,2	7,4 $\pm$ 2,4	8,6 $\pm$ 1,9	3,1 $\pm$ 1,2	2,8 $\pm$ 1,5	1,2 $\pm$ 0,9
SR5	35	9,6 $\pm$ 1,9	6,6 $\pm$ 1,9	7,3 $\pm$ 2,2	3,4 $\pm$ 1,1	1,9 $\pm$ 1,0	0,7 $\pm$ 0,4
SR6	35	8,5 $\pm$ 2,0	5,7 $\pm$ 1,9	7,5 $\pm$ 3,2	2,9 $\pm$ 1,0	1,1 $\pm$ 0,7	1,0 $\pm$ 0,8
Média SR		9,4 $\pm$ 1,2	6,5 $\pm$ 1,2	7,8 $\pm$ 1,5	3,1 $\pm$ 0,7	1,9 $\pm$ 0,7	0,9 $\pm$ 0,4
R44	35	5,6 $\pm$ 2,3	5,5 $\pm$ 1,2	4,2 $\pm$ 1,0	1,0 $\pm$ 1,5	0,2 $\pm$ 0,6	-----
R45	35	7,5 $\pm$ 1,5	4,9 $\pm$ 1,5	7,4 $\pm$ 1,9	2,2 $\pm$ 0,7	1,3 $\pm$ 0,6	-----
R46	35	4,1 $\pm$ 2,8	4,2 $\pm$ 0,8	1,5 $\pm$ 1,3	0,2 $\pm$ 1,3	-----	-----
Média R4		5,7 $\pm$ 1,3	4,8 $\pm$ 0,8	4,3 $\pm$ 0,8	1,1 $\pm$ 0,7	0,7 $\pm$ 0,4	
CP4	40	2,7 $\pm$ 1,1	1,1 $\pm$ 0,3	0,9 $\pm$ 0,3	0,8 $\pm$ 0,5	0,5 $\pm$ 0,4	-----
CP5	40	2,7 $\pm$ 1,0	0,6 $\pm$ 0,2	1,1 $\pm$ 0,4	1,3 $\pm$ 0,7	-----	-----
CP6	40	2,2 $\pm$ 0,7	0,6 $\pm$ 0,2	1,0 $\pm$ 0,4	0,5 $\pm$ 0,3	0,2 $\pm$ 0,2	-----
Média CP		2,5 $\pm$ 0,5	0,7 $\pm$ 0,1	1,0 $\pm$ 0,2	0,8 $\pm$ 0,3	0,3 $\pm$ 0,2	
BG4	39	6,4 $\pm$ 1,6	2,9 $\pm$ 0,8	4,5 $\pm$ 0,9	1,6 $\pm$ 0,8	1,0 $\pm$ 0,9	0,4 $\pm$ 0,4
BG5	39	6,7 $\pm$ 1,4	2,9 $\pm$ 0,6	4,4 $\pm$ 1,2	2,1 $\pm$ 1,3	1,1 $\pm$ 0,9	-----
BG6	39	5,8 $\pm$ 1,4	2,3 $\pm$ 0,7	6,5 $\pm$ 1,5	2,5 $\pm$ 0,9	1,2 $\pm$ 0,8	0,4 $\pm$ 0,4
Média BG		6,3 $\pm$ 0,9	2,7 $\pm$ 0,4	5,1 $\pm$ 0,7	2,0 $\pm$ 0,6	1,1 $\pm$ 0,5	0,4 $\pm$ 0,2



Tabela 17: Valores médios das proporções de cada faixa etária (em dias), das 50 réplicas obtidas por simulação "bootstrap", das quatro linhagens, nas temperaturas de 25°C e 20°C.

Linhagen	SR	R4	CP	BG	SR	R4	CP	BG
Temperatura 25°C					Temperatura 20°C			
Idade	10ª semana							
3	0,27	0,30	0,38	0,19	0,22	0,18	0,16	0,12
5	0,06	0,10	0,33	0,35	0,18	0,11	0,28	0,25
7	0,25	0,24	0,24	0,28	0,24	0,39	0,28	0,18
10	0,13	0,04	0,01	0,03	0,05	0,03	0,04	0,07
12	0,08	0,07	0,00	0,01	0,10	0,09	0,03	0,05
14	0,20	0,22	0,02	0,09	0,11	0,14	0,14	0,19
17	0,00	0,00	0,02	0,04	0,04	0,00	0,06	0,09
20ª semana								
3	0,36	0,36	0,40	0,32	0,39	0,39	0,38	0,38
5	0,14	0,19	0,13	0,27	0,14	0,17	0,27	0,21
7	0,16	0,27	0,39	0,20	0,22	0,23	0,21	0,16
10	0,16	0,16	0,03	0,10	0,14	0,08	0,05	0,05
12	0,01	0,00	0,04	0,16	0,01	0,02	0,04	0,06
14	0,14	0,01	0,00	0,00	0,06	0,07	0,00	0,00
17	0,02	0,00	0,00	0,00	0,02	0,02	0,01	0,02
30ª semana								
3	0,24	0,33	0,52	0,13	0,33	0,38	0,52	0,42
5	0,19	0,23	0,14	0,26	0,23	0,19	0,21	0,11
7	0,34	0,26	0,33	0,00	0,25	0,16	0,17	0,33
10	0,08	0,03	0,00	0,00	0,04	0,06	0,05	0,07
12	0,04	0,04	0,00	0,00	0,04	0,06	0,02	0,01
14	0,07	0,05	0,00	0,00	0,05	0,07	0,01	0,01
17	0,02	0,03	0,00	0,00	0,03	0,04	0,00	0,00
40ª semana								
3	0,69	0,82	0,35	0,41	0,48	0,44	0,39	0,29
5	0,19	0,09	0,35	0,33	0,18	0,18	0,22	0,19
7	0,14	0,04	0,20	0,17	0,14	0,13	0,29	0,32
10	0,05	0,04	0,06	0,07	0,15	0,13	0,08	0,11
12	0,01	0,00	0,00	0,00	0,02	0,03	0,01	0,01
14	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,04	0,00	0,03
17	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,01

Tabela 18: ANOVA, para dados das simulações "bootstrap".

Fonte de Variação	Critério	Teste	Distribuição F	GL	Nível Descritivo P
10ª semana					
Temperatura	Wilk's	0,17	274,14	(7;386)	0,000
	Lawley-Hotelling	4,97	274,14	(7;386)	0,000
	Pillai's	0,83	274,14	(7;386)	0,000
	Roy's	4,97			
Linhagem	Wilk's	0,01	209,38	(21;1108)	0,000
	Lawley-Hotelling	22,68	415,46	(21;1154)	0,000
	Pillai's	1,99	110,63	(21;1164)	0,000
	Roy's	20,19			
Interação (Temp. x Linh.)	Wilk's	0,04	108,37	(21;1108)	0,000
	Lawley-Hotelling	7,17	131,44	(21;1154)	0,000
	Pillai's	1,76	78,34	(21;1164)	0,000
	Roy's	4,19			
20ª semana					
Temperatura	Wilk's	0,28	139,03	(7;386)	0,000
	Lawley-Hotelling	2,52	139,03	(7;386)	0,000
	Pillai's	0,71	139,03	(7;386)	0,000
	Roy's	2,52			
Linhagem	Wilk's	0,01	248,21	(21;1108)	0,000
	Lawley-Hotelling	20,88	382,48	(21;1154)	0,000
	Pillai's	2,18	146,91	(21;1164)	0,000
	Roy's	16,36			
Interação (Temp. x Linh.)	Wilk's	0,01	212,90	(21;1108)	0,000
	Lawley-Hotelling	13,99	256,33	(21;1154)	0,000
	Pillai's	2,23	161,34	(21;1164)	0,000
	Roy's	9,21			

Continuação da tabela 18.

Fonte de Variação	Critério	Teste	Distribuição F	GL	Nível Descritivo P
30ª semana					
Temperatura	Wilk's	0,23	186,72	(7;386)	0,000
	Lawley-Hotelling	3,38	186,72	(7;386)	0,000
	Pillai's	0,77	186,72	(7;386)	0,000
	Roy's	3,38			
Linhagem	Wilk's	0,01	187,82	(21;1108)	0,000
	Lawley-Hotelling	22,45	411,18	(21;1154)	0,000
	Pillai's	1,85	90,04	(21;1164)	0,000
	Roy's	20,47			
Interação (Temp. x Linh.)	Wilk's	0,10	64,43	(21;1108)	0,000
	Lawley-Hotelling	4,30	78,82	(21;1154)	0,000
	Pillai's	1,44	51,62	(21;1164)	0,000
	Roy's	3,22			
40ª semana					
Temperatura	Wilk's	0,11	427,34	(7;386)	0,000
	Lawley-Hotelling	7,75	427,34	(7;386)	0,000
	Pillai's	0,88	427,34	(7;386)	0,000
	Roy's	7,75			
Linhagem	Wilk's	0,03	133,03	(21;1108)	0,000
	Lawley-Hotelling	17,40	318,79	(21;1154)	0,000
	Pillai's	1,55	59,72	(21;1164)	0,000
	Roy's	16,46			
Interação (Temp. x Linh.)	Wilk's	0,02	146,42	(21;1108)	0,000
	Lawley-Hotelling	10,26	187,99	(21;1154)	0,000
	Pillai's	1,89	95,12	(21;1164)	0,000
	Roy's	6,16			

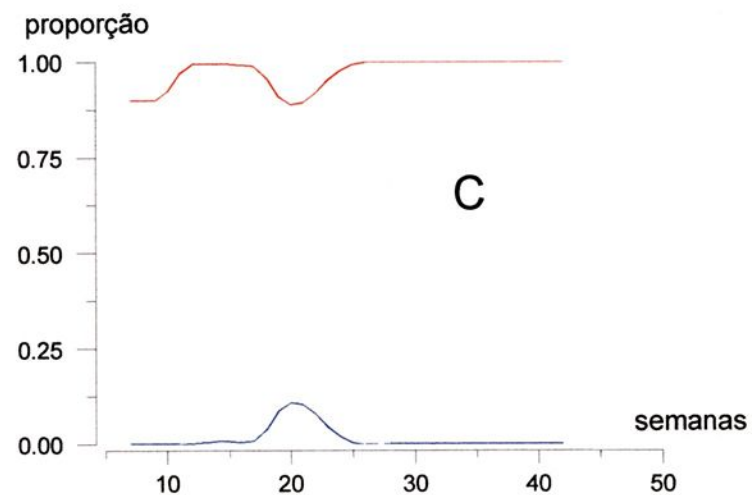
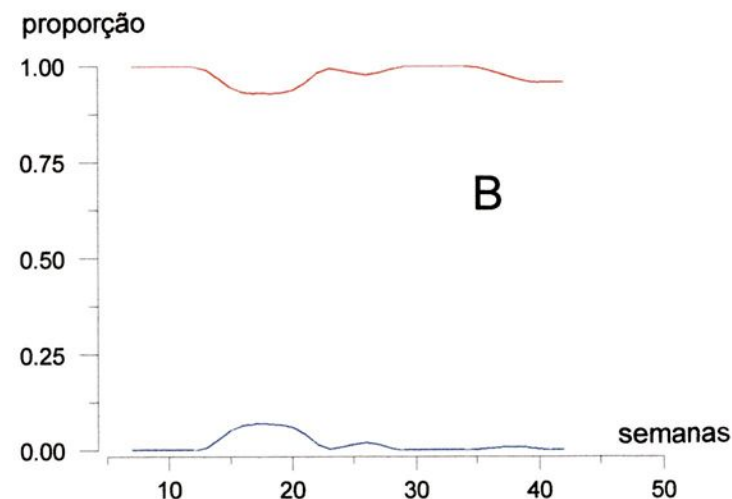
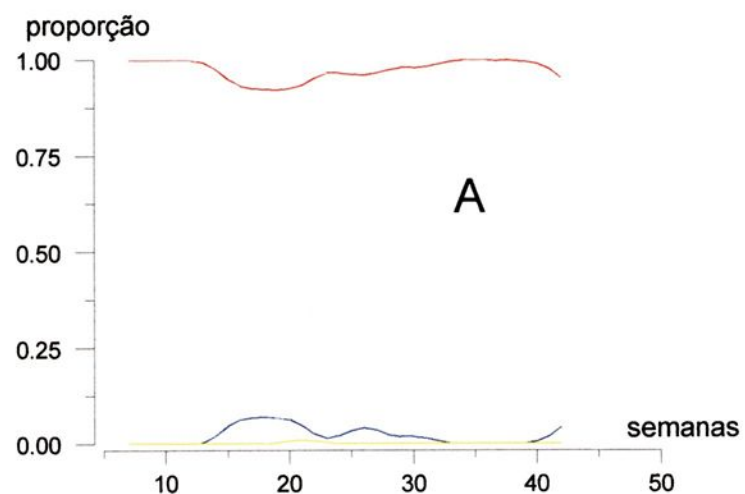


Figura 7: Estrutura etária de machos com dados alisados, em proporção (ordenada), ao longo das semanas (abscissa), da linhagem SR a 25°C. Réplicas SR1(A), SR2(B), SR3(C), 3 dias (vermelho), 5(azul) e 7(amarelo).

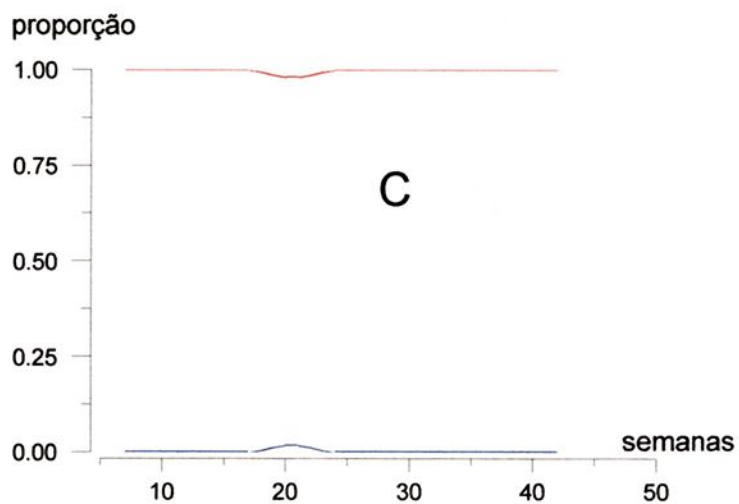
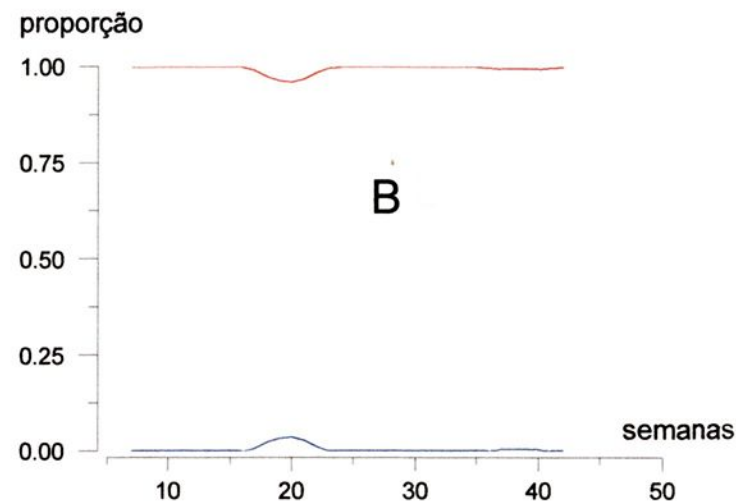
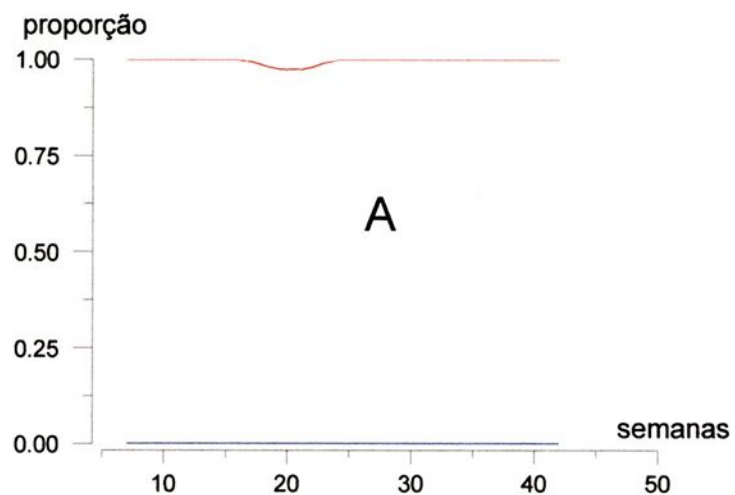


Figura 8: Estrutura etária de machos com dados alisados, em proporção (ordenada), ao longo das semanas (abscissa), da linhagem R4 a 25°C. Réplicas R41(A), R42(B), R43(C), 3 dias (vermelho), 5(azul).

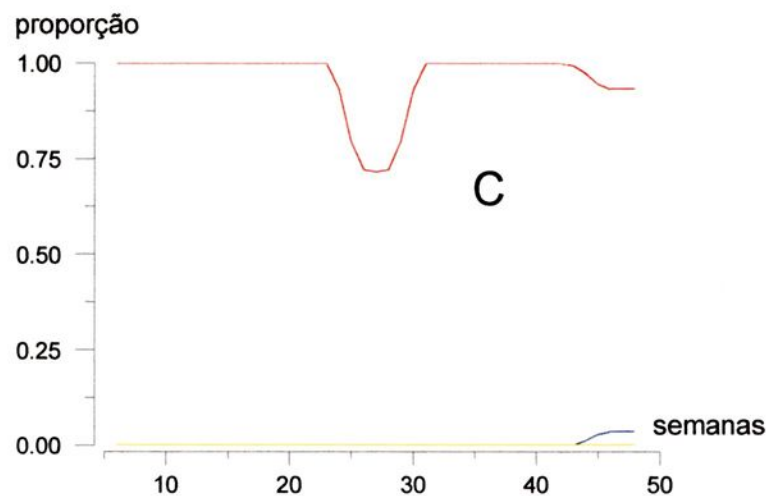
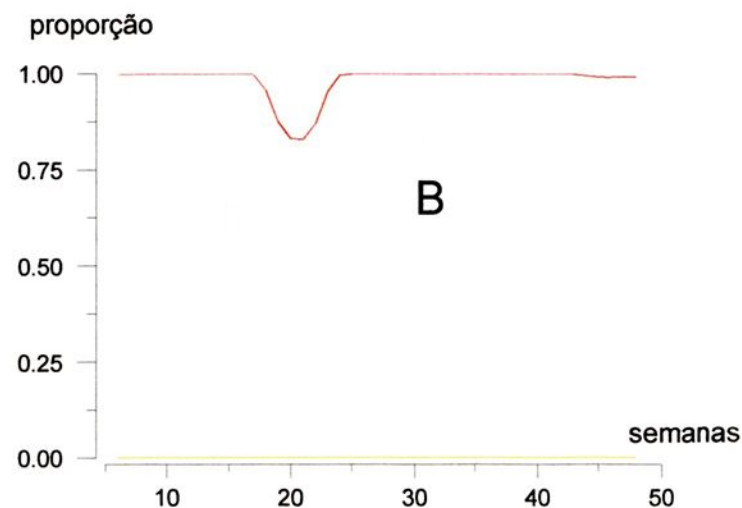
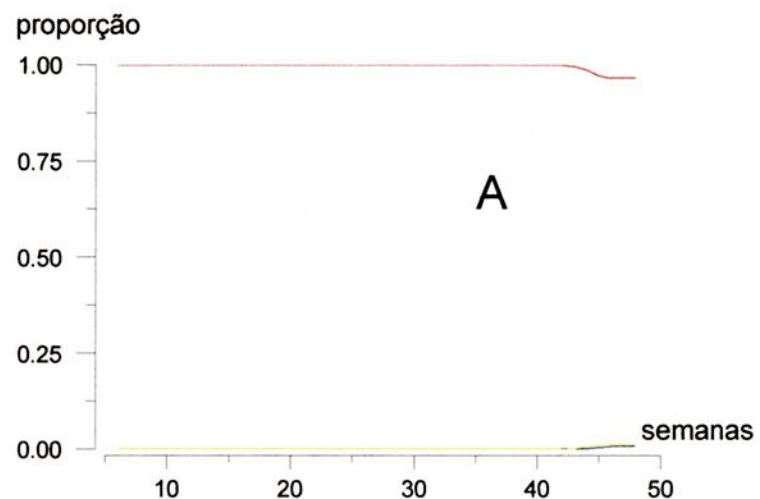


Figura 9: Estrutura etária de machos com dados alisados, em proporção (ordenada), ao longo das semanas (abscissa), da linhagem CP a 25°C. Réplicas CP1(A), CP2(B), CP3(C), 3 dias (vermelho), 5(azul) e 7(amarelo).

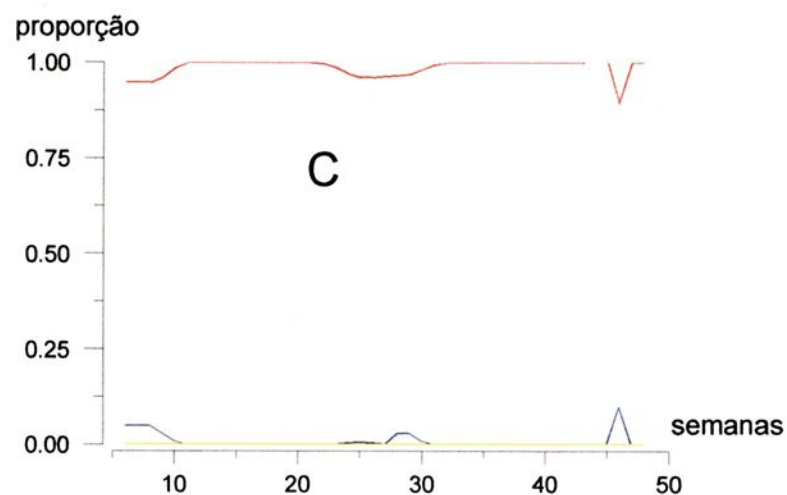
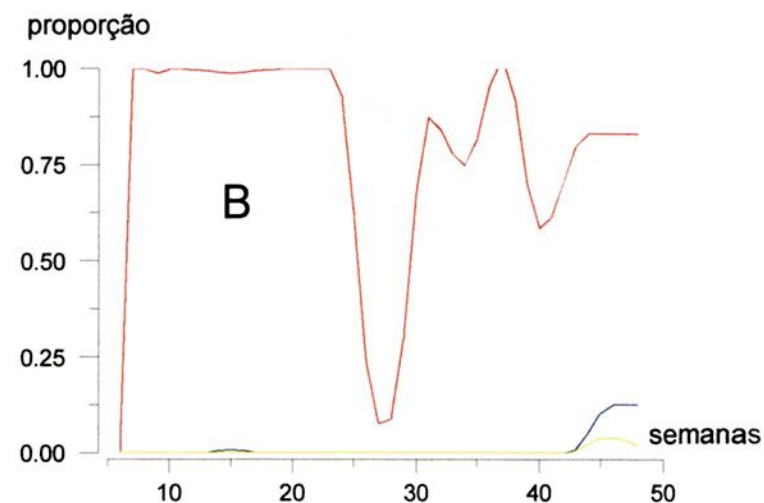
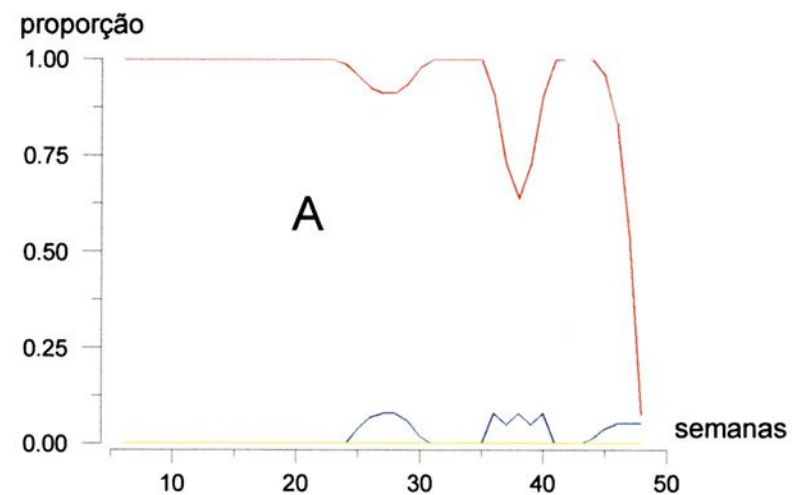


Figura 10: Estrutura etária de machos com dados alisados, em proporção (ordenada), ao longo das semanas (abscissa), da linhagem BG a 25°C. Réplicas BG1(A), BG2(B), BG3(C), 3 dias (vermelho), 5(azul) e 7(amarelo).

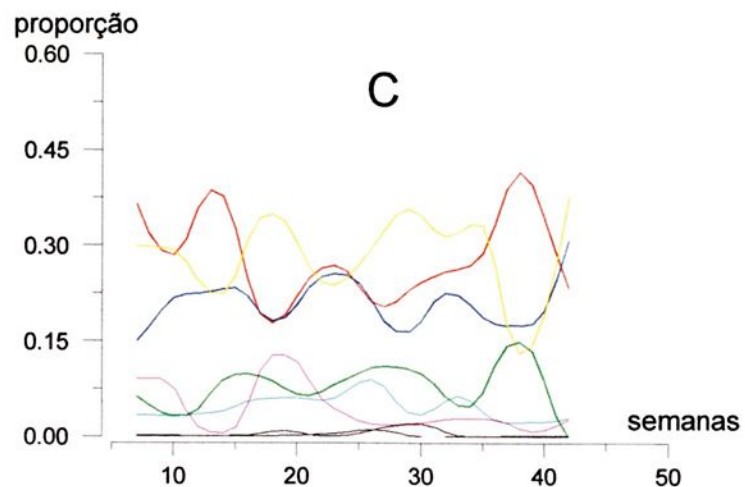
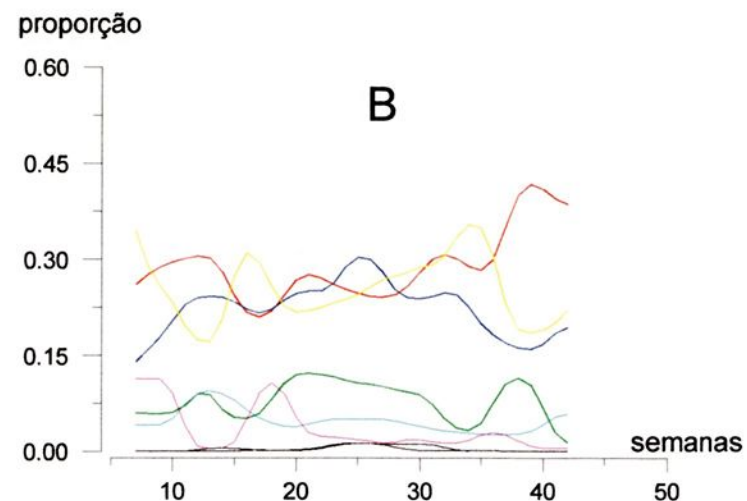
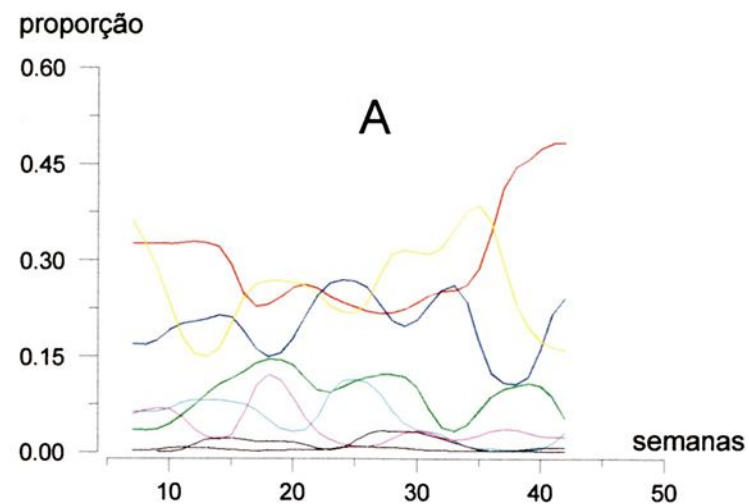


Figura 11: Estrutura etária de fêmeas com dados alisados, em proporção (ordenada), ao longo das semanas (abscissa), da linhagem SR a 25°C. Réplicas SR1(A), SR2(B), SR3(C), 3 dias (vermelho), 5(azul), 7(amarelo), 10(verde), 12(azul ciano) e 14(lilás).

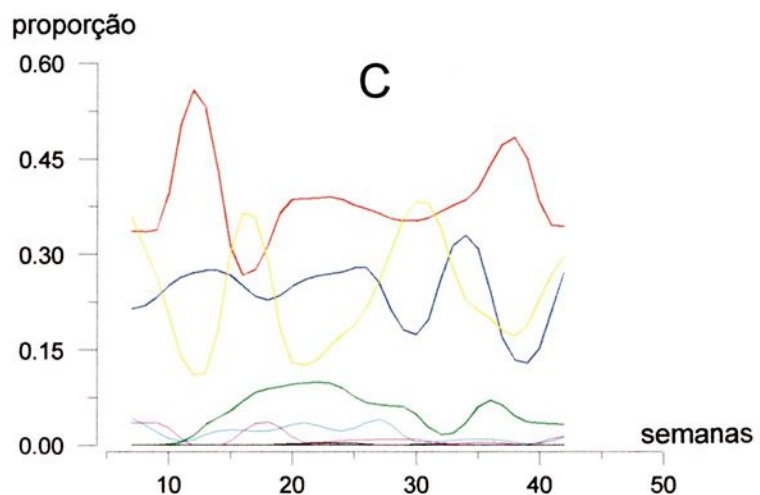
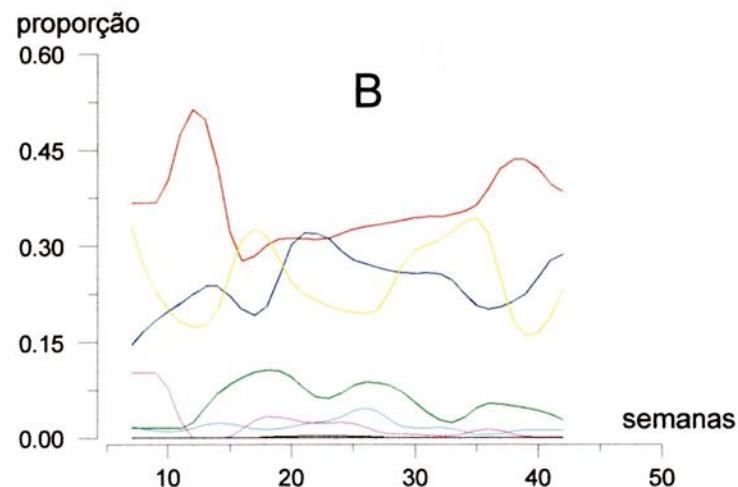
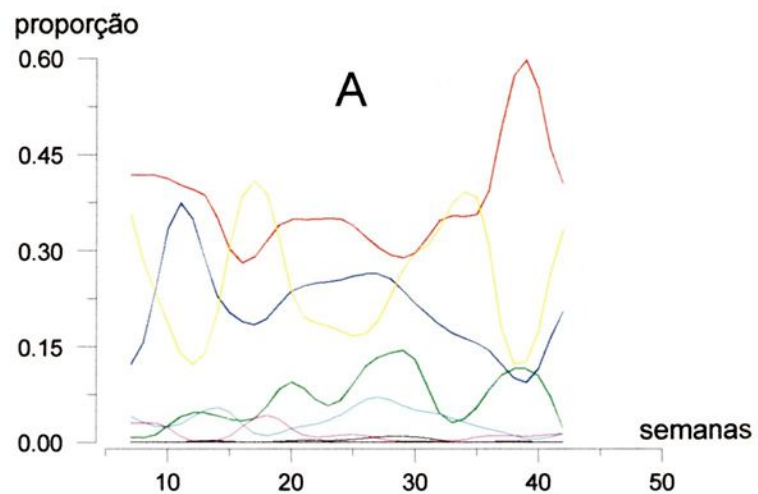


Figura 12: Estrutura etária de fêmeas com dados alisados, em proporção (ordenada), ao longo das semanas (abscissa), da linhagem R4 a 25°C. Réplicas R41(A), R42(B), R43(C), 3dias (vermelho), 5(azul), 7(amarelo), 10(verde), 12(azul cian), 14(lilás) e demais em preto.

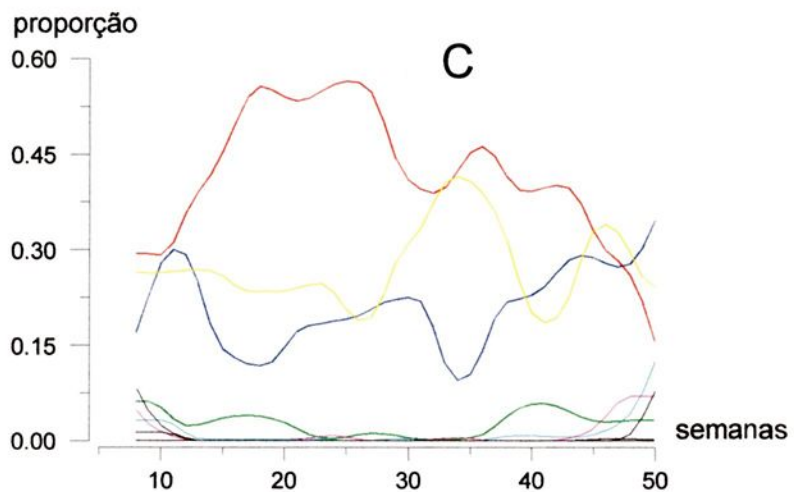
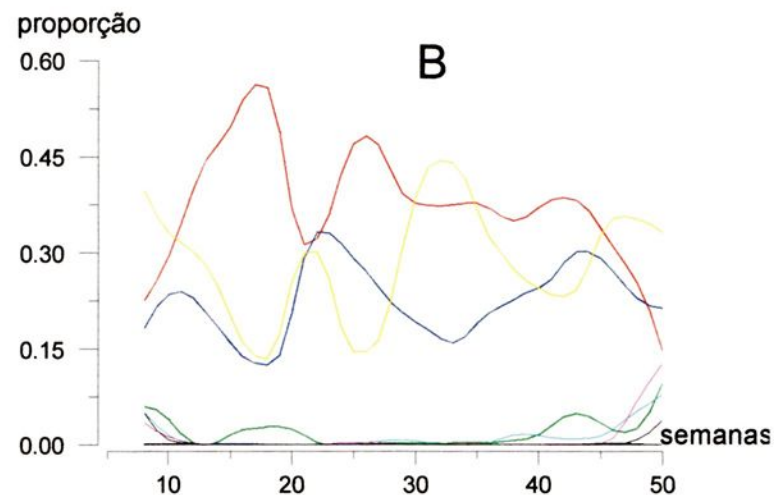
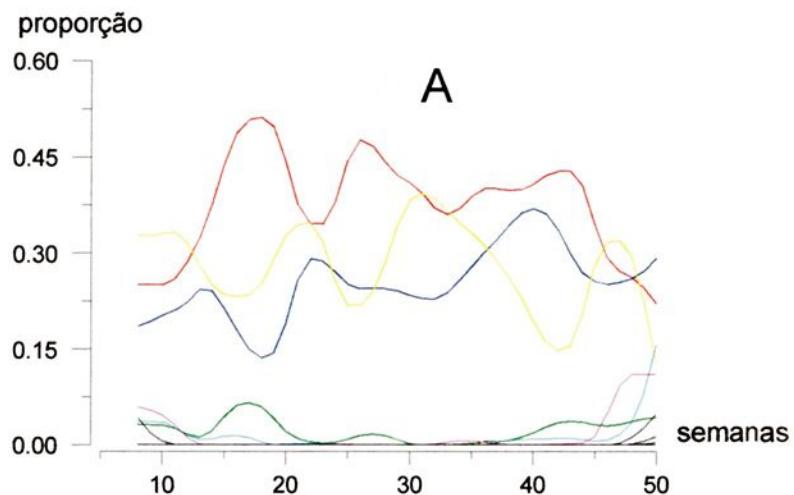


Figura 13: Estrutura etária de fêmeas com dados alisados, em proporção (ordenada), ao longo das semanas (abscissa), da linhagem CP a 25°C. Réplicas CP1(A), CP2(B), CP3(C), 3 dias (vermelho), 5(azul), 7(amarelo), 10(verde), 12(azul cian), 14(lilás).

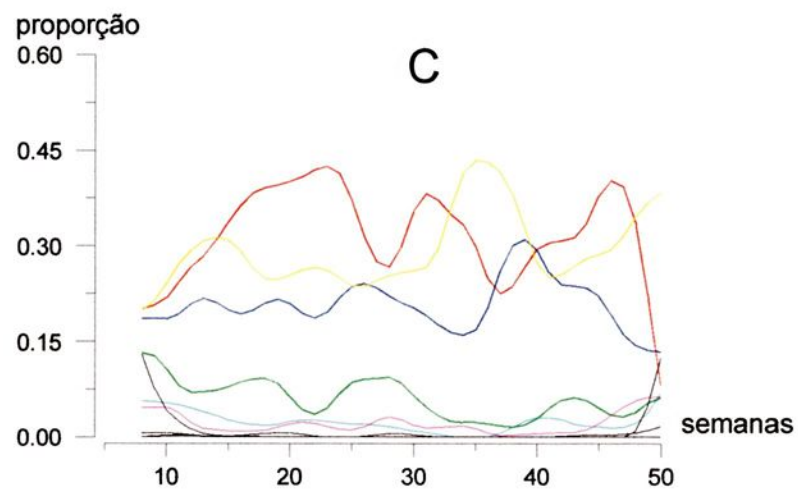
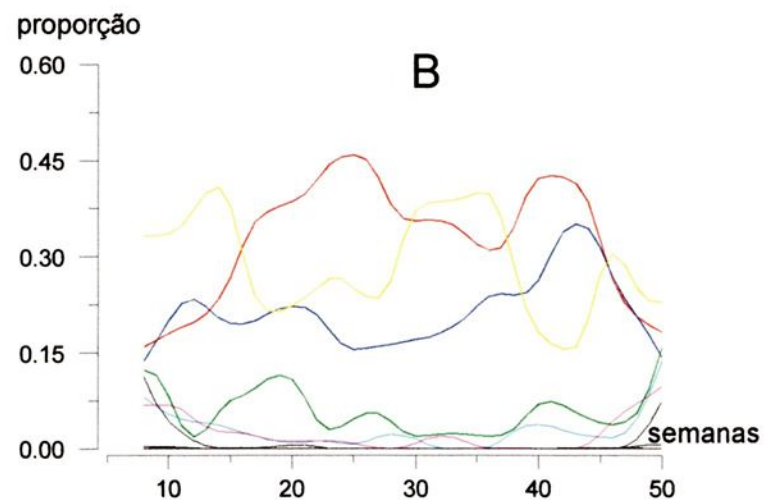
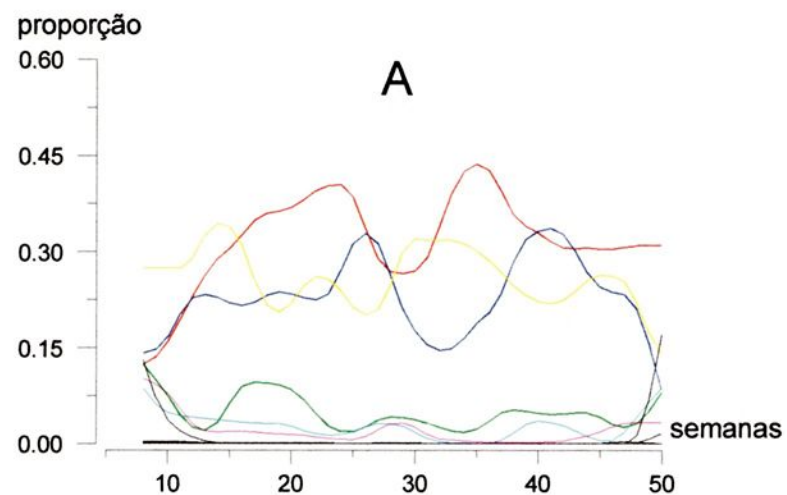


Figura 14: Estrutura etária de fêmeas com dados alisados, em proporção (ordenada), ao longo das semanas (abscissa), da linhagem BG a 25°C. Réplicas BG1(A), BG2(B), BG3(C), 3 dias (vermelho), 5(azul), 7(amarelo), 10(verde), 12(azul cian), 14(lilás).

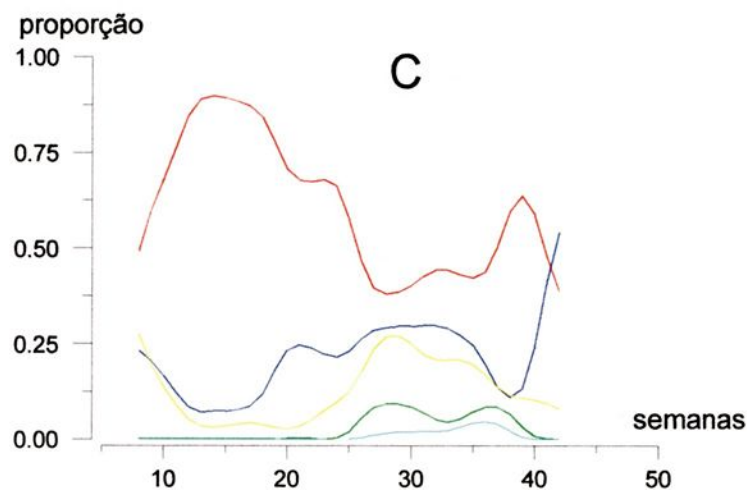
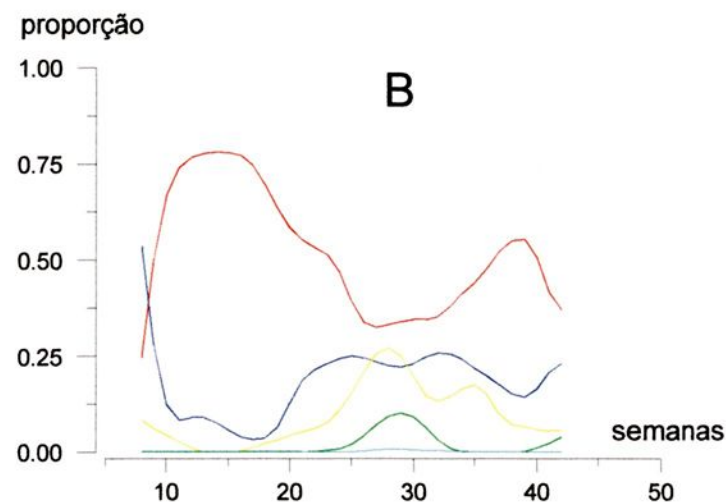
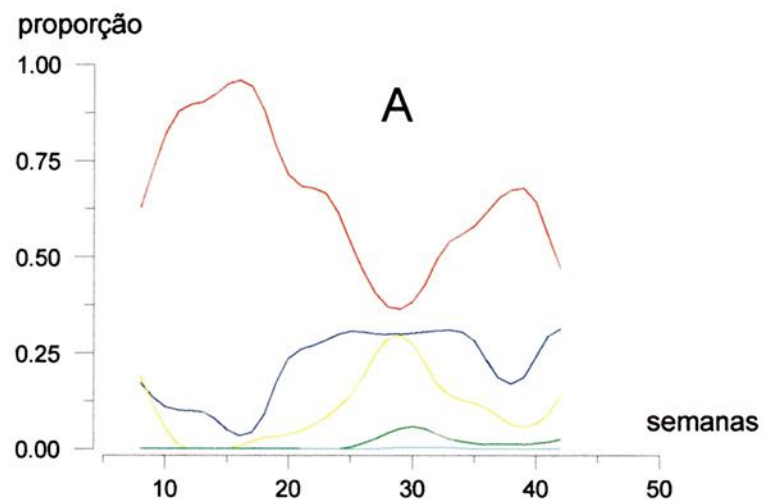


Figura 15: Estrutura etária de machos com dados alisados, em proporção (ordenada), ao longo das semanas (abscissa), da linhagem SR a 20°C. Réplicas SR4(A), SR5(B), SR6(C), 3 dias (vermelho), 5(azul), 7(amarelo), 10(verde), 12(azul ciano).

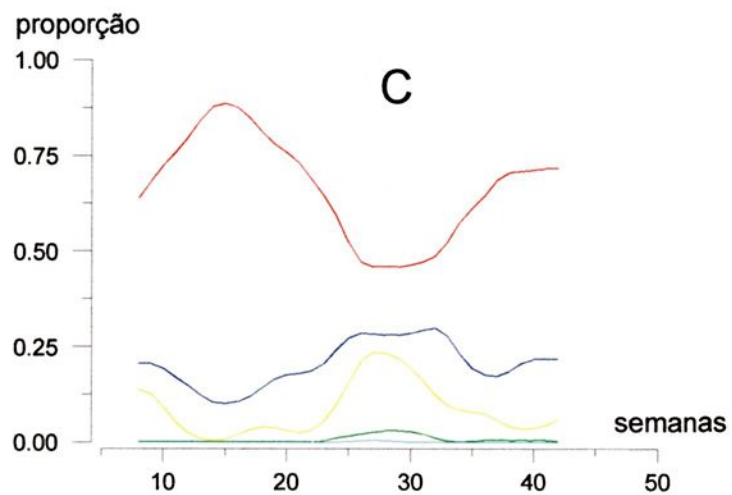
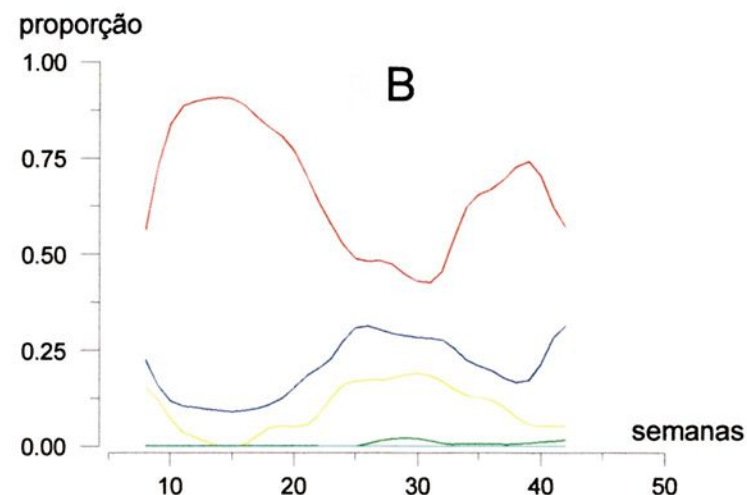
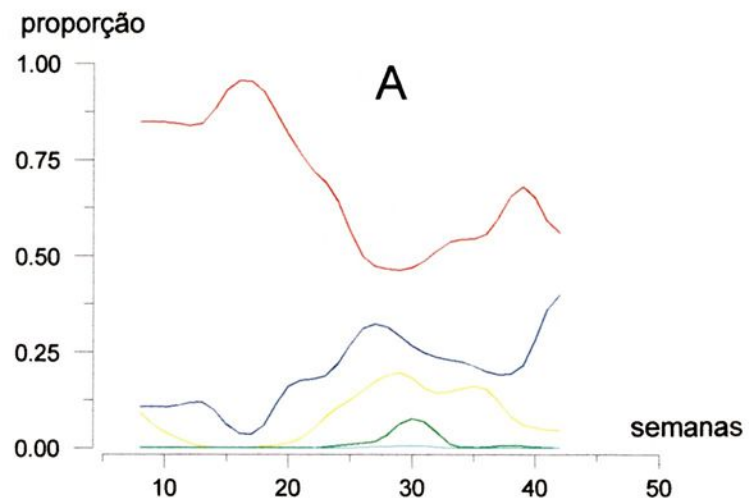


Figura 16: Estrutura etária de machos com dados alisados, em proporção (ordenada), ao longo das semanas (abscissa), da linhagem R4 a 20°C. Réplicas R44(A), R45(B), R46(C), 3 dias (vermelho), 5(azul), 7(amarelo), 10(verde), 12(azul cian).

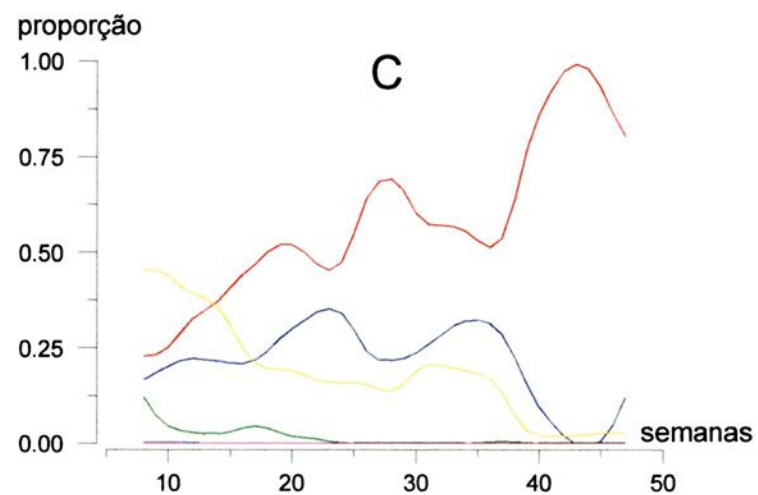
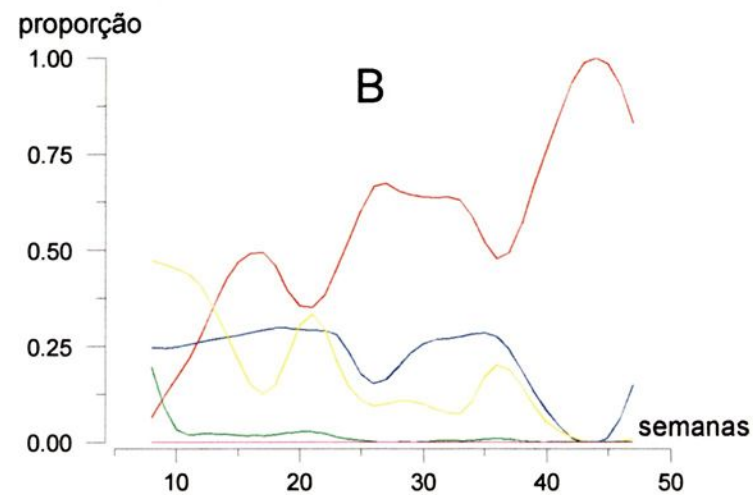
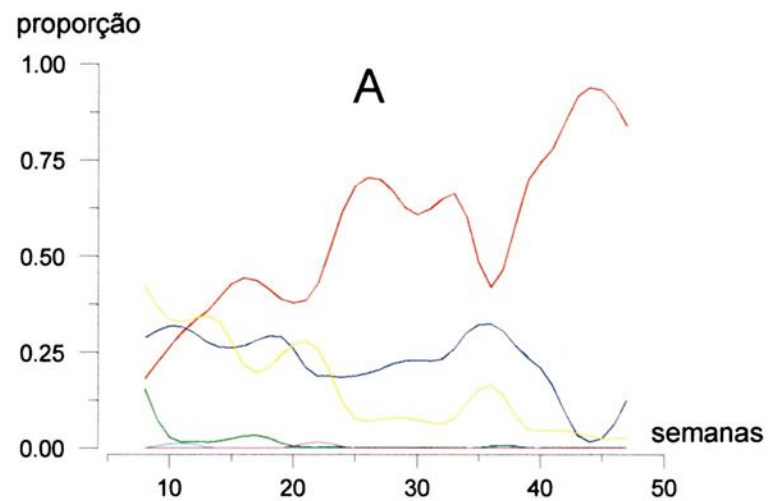


Figura 17: Estrutura etária de machos com dados alisados, em proporção (ordenada), ao longo das semanas (abscissa), da linhagem CP a 20°C. Réplicas CP4(A), CP5(B), CP6(C), 3 dias (vermelho), 5(azul), 7(amarelo), 10(verde), 12(azul cian), e 14(lilás).

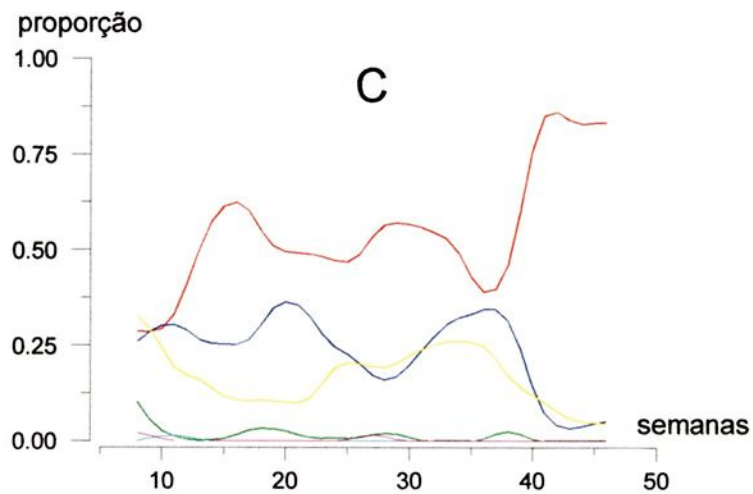
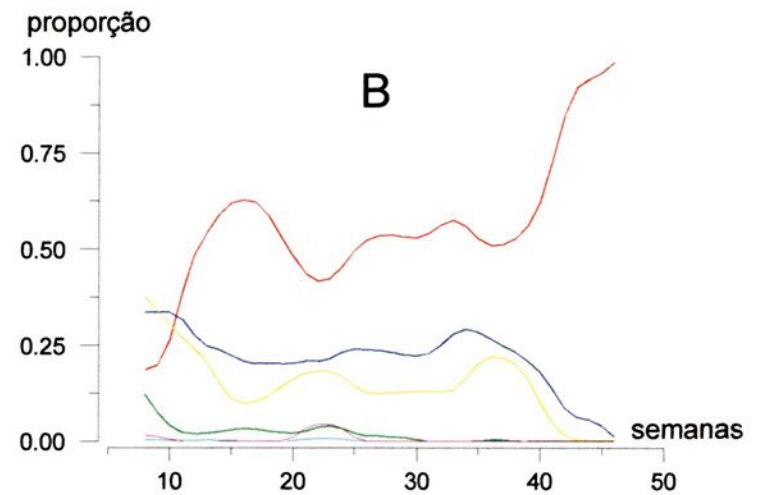
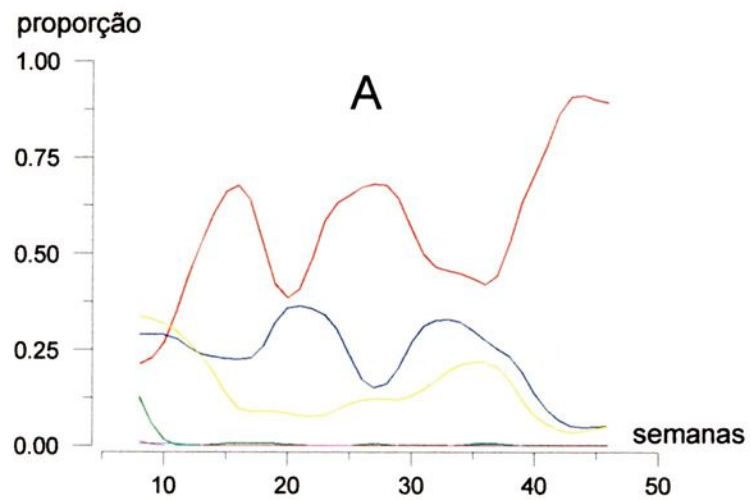


Figura 18: Estrutura etária de machos com dados alisados, em proporção (ordenada), ao longo das semanas (abscissa), da linhagem BG a 20°C. Réplicas BG4(A), BG5(B), BG6(C), 3 dias (vermelho), 5(azul), 7(amarelo), 10(verde), 12(azul ciano) e 14(lilás).

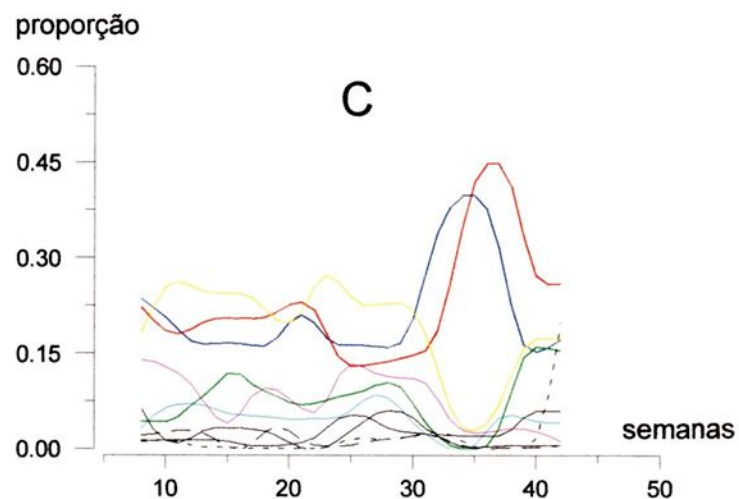
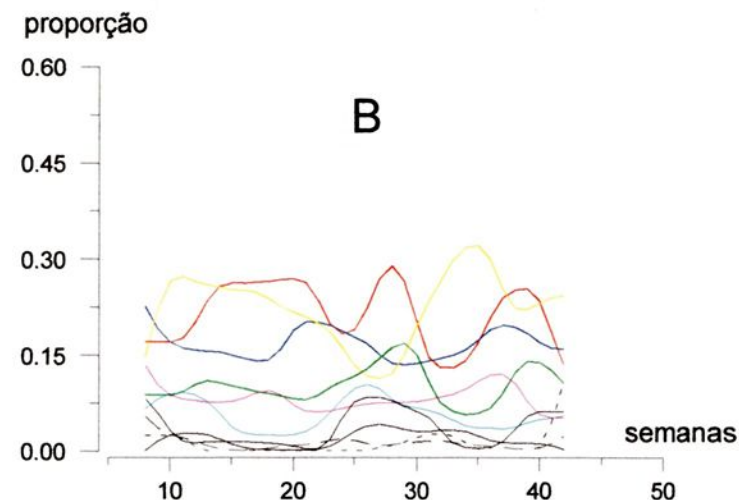
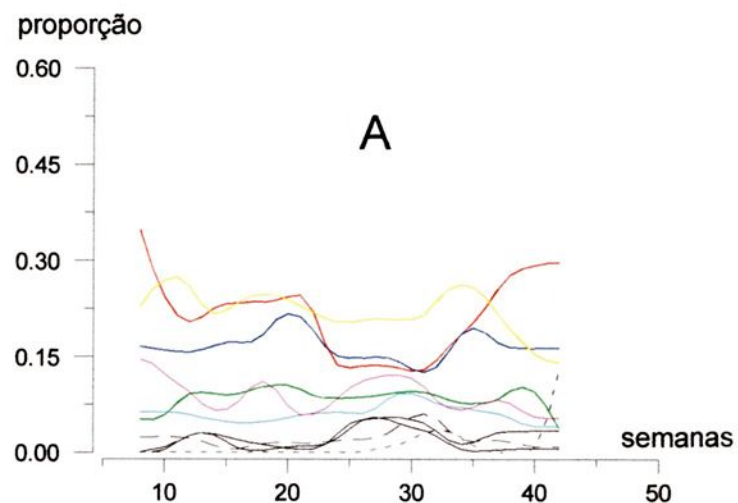


Figura 19: Estrutura etária de fêmeas com dados alisados, em proporção (ordenada), ao longo das semanas (abscissa), da linhagem SR a 20°C. Réplicas SR4(A), SR5(B), SR6(C), 3 dias (vermelho), 5(azul), 7(amarelo), 10(verde), 12(azul cian), 14(lilás) e demais em preto.

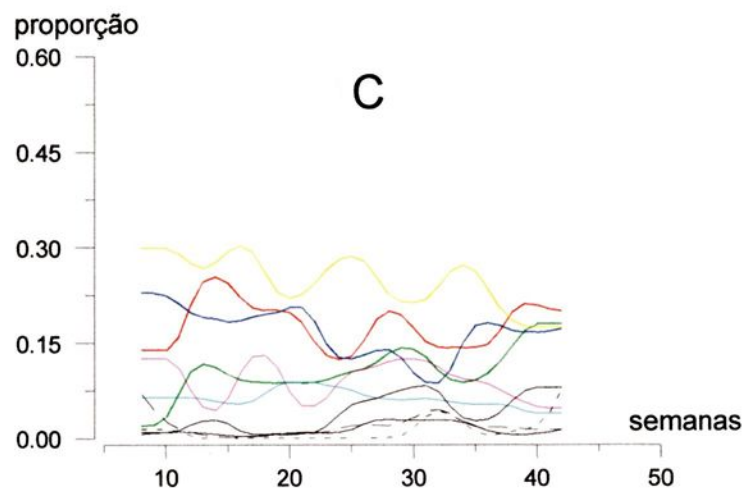
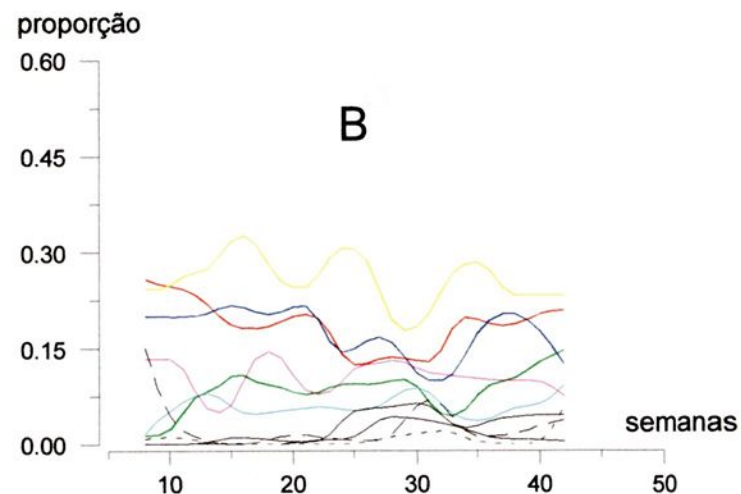
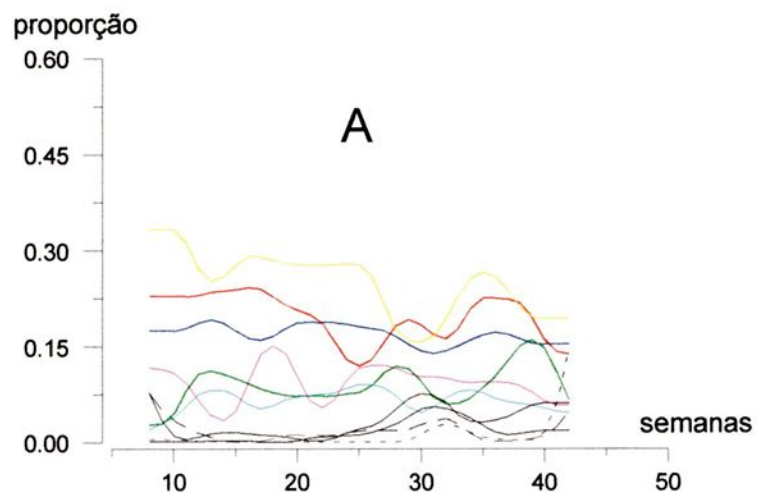


Figura 20: Estrutura etária de fêmeas com dados alisados, em proporção (ordenada), ao longo das semanas (abscissa), da linhagem R4 a 20°C. Réplicas R44(A), R45(B), R46(C), 3 dias (vermelho), 5(azul), 7(amarelo), 10(verde), 12(azul cian), 14(lilás), demais dias em preto.

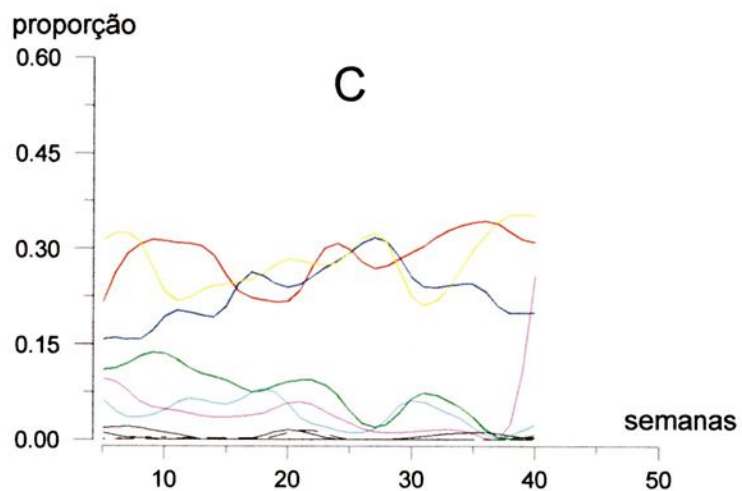
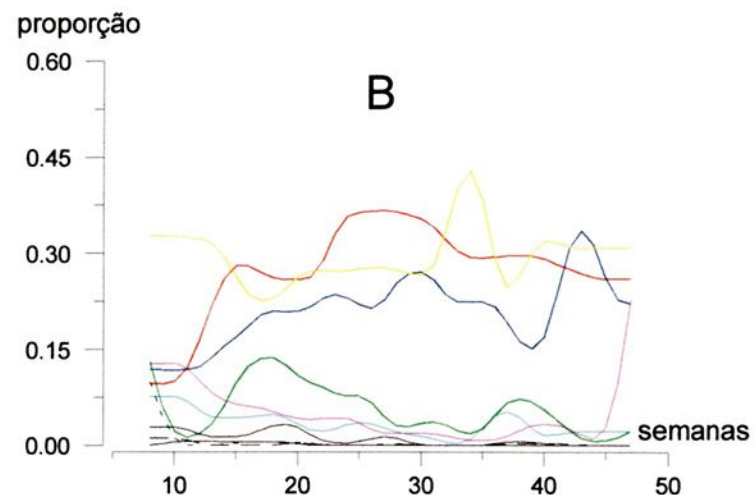
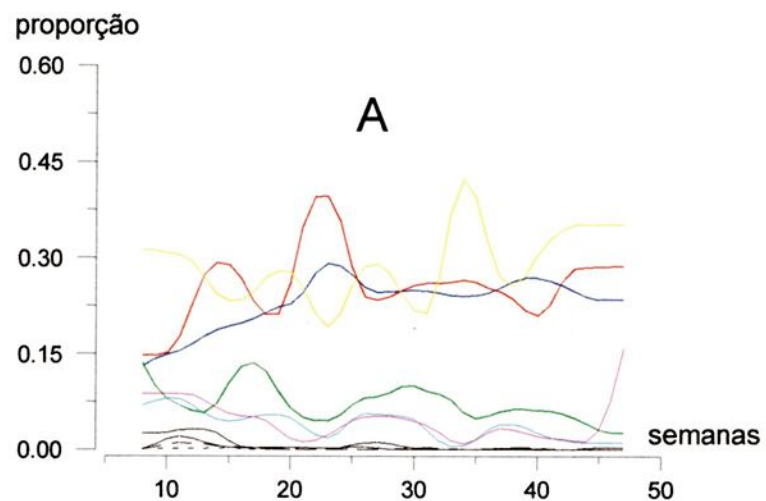


Figura 21: Estrutura etária de fêmeas com dados alisados, em proporção (ordenada), ao longo das semanas (abscissa), da linhagem CP a 20°C. Réplicas CP4(A), CP5(B), CP6(C), 3 dias (vermelho), 5(azul), 7(amarelo), 10(verde), 12(azul cian), 14(lilás), demais dias preto.

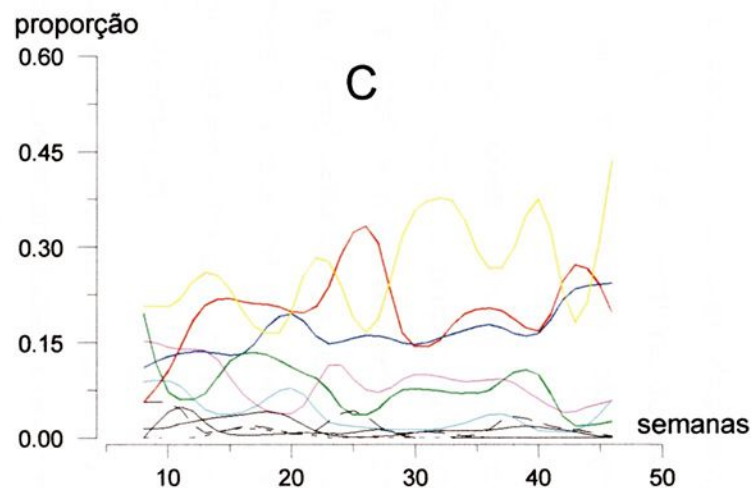
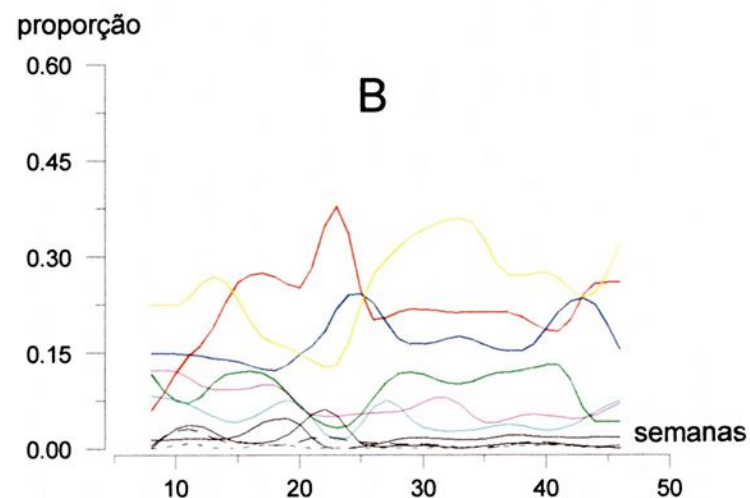
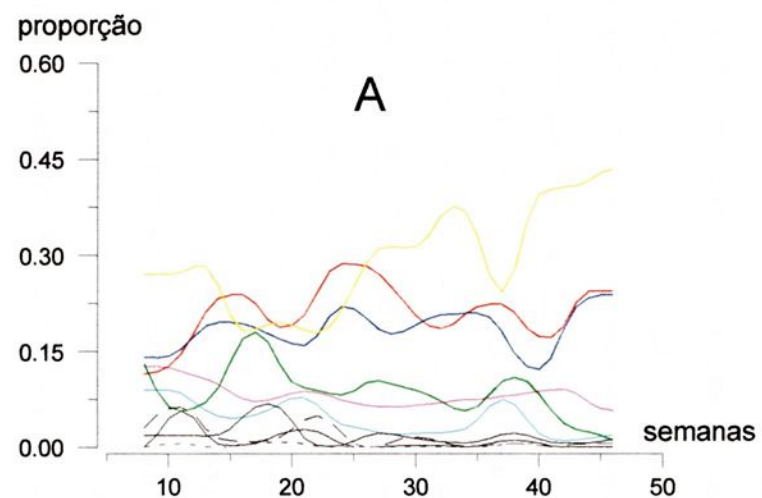


Figura 22: Estrutura etária de fêmeas com dados alisados, em proporção (ordenada), ao longo das semanas (abscissa), da linhagem BG a 20°C. Réplicas BG4(A), BG5(B), BG6(C), 3 dias (vermelho), 5(azul), 7(amarelo), 10(verde), 12(azul cian), 14(lilás) e demais dias em preto.

III.3. Mortalidade global e por faixa etária

Nas Figuras 23 e 24 estão representados graficamente, para mortalidade de machos, os perfis das três réplicas das populações experimentais de cada uma das linhagens SR, R4, CP e BG, respectivamente nas temperaturas de 25°C e 20°C. Nas Figuras 25 e 26 estão representados, do mesmo modo, os perfis para mortalidade de fêmeas.

Nas Tabelas 19 e 20 são apresentados para machos, fêmeas e total, os valores médios e os erros padrões da variável mortalidade, nas populações mantidas a 25°C e 20°C, respectivamente. Observa-se através dos dados que a mortalidade média é maior à temperatura de 25°C do que a 20°C. Para machos a mortalidade média nas linhagens SR e R4 é 1,5 vezes maior a 25°C, para CP 1,9 vezes maior, e para BG 2,7 vezes maior. Para fêmeas a mortalidade média de SR é 2 vezes maior, R4 e CP 2,3 vezes maior e BG 2,7 vezes maior na temperatura de 25°C. Para o total a característica se mantém, sendo a 25°C 1,6 vezes maior para a linhagem SR, 1,8 vezes maior para R4, 2,1 vezes maior para CP e 2,7 vezes maior para BG.

Na Tabela 21 estão descritas as análises de variância para machos, fêmeas e total, cujo interesse é testar a existência dos efeitos temperatura, linhagem e da interação temperatura versus linhagem. Verifica-se através das análises, que existem em todos os casos o efeito significativo da temperatura, de linhagem e da interação. Os desdobramentos através das comparações múltiplas encontram-se descritos nas Tabelas 22 e 23.

Na Tabela 22, estão descritas as comparações múltiplas de Duncan, para o efeito linhagem, onde a 25°C, para machos, tem-se 2 grupos que obedecem a ordem $CP > BG = SR = R4$. Para fêmeas e total tem-se também 2 grupos que obedecem, respectivamente, as ordens $CP = BG = R4 > SR$ e $CP = BG > R4 = SR$. À temperatura de 20°C, para machos têm-se 3 grupos $SR = R4$, $R4 = CP$ e BG, com $SR > CP > BG$, não havendo diferenças significativas entre as linhagens para fêmeas, e para o total têm-se 2 grupos, sendo $SR = R4 = CP > BG$.

Na Tabela 23, verifica-se a presença do efeito temperatura onde as comparações múltiplas de Tukey duas a duas foram todas significativas para machos, fêmeas e total, nas quatro linhagens. A Figura 27, ilustra de forma

sinetizada os efeitos de temperatura, linhagem e as interações temperatura versus linhagem, onde se visualiza o efeito marcante da temperatura em todas as linhagens.

O processo de mortalidade, por faixa etária, ao longo do tempo de manutenção das populações, com o número de moscas transformado em proporção para cada faixa etária em relação à mortalidade observada em cada censo, é apresentado graficamente para dados alisados nas Figuras de 28 a 43.

Nas Figuras de 28 a 31 está representada a mortalidade de machos, por faixa etária, das réplicas 1, 2 e 3, respectivamente para as linhagens SR, R4, CP e BG, à temperatura de 25°C, e analogamente nas Figuras de 36 a 39, à temperatura de 20°C. Nas Figuras de 32 a 35 está representada a mortalidade de fêmeas, por faixa etária, das réplicas 1, 2 e 3 respectivamente para as linhagens SR, R4, CP e BG, à 25°C, e analogamente nas Figuras de 40 a 43, à temperatura de 20°C.

Nas Tabelas 24 e 25, para a variável mortalidade, estão descritos os valores médios e os erros padrões por faixa etária, respectivamente para machos e fêmeas à temperatura de 25°C, e nas Tabelas 26 e 27, analogamente, à temperatura de 20°C. Para efeito de comparação estão representados na Tabela 28 as taxas médias de mortalidade, quociente obtido pela divisão dos valores médios de mortalidade por faixa etária (Tabelas 24 a 27), pelos respectivos valores médios de tamanho populacional por faixa etária (Tabelas 13 a 16).

Das Tabelas 13, 24 e 28, verifica-se que a 25°C, em todas as linhagens, os machos não sobrevivem nas populações por mais que 7 dias. Observa-se também que com idade até 3 dias, tem-se pelo menos 97% dos dados, e a relação da mortalidade absoluta entre as linhagens é dada por: $CP=SR>R4=BG$, mas quando se considera a mortalidade relativa a relação passa a ser $SR=R4=CP=BG$.

Das Tabelas 14, 25 e 28, verifica-se que a 25°C, para todas as linhagens, até a idade de 14 dias, concentram-se pelo menos 97% dos dados de fêmeas, e a relação entre linhagens, dada a mortalidade absoluta é $SR>BG>R4>CP$. Contudo quando se comparam os extremos pela mortalidade relativizada (Tabela 28), verifica-se que até 10 dias de idade, a mortalidade relativa é maior para CP e menor para SR, e que de 12 dias de idade em diante a situação se inverte.

Das Tabelas 15, 26 e 28, verifica-se que a 20°C, para todas as linhagens, até a idade de 10 dias, concentram-se pelo menos 98% dos dados de machos, e a

relação entre linhagens, para a mortalidade absoluta é dada por: $SR=CP>R4>BG$, mas a mortalidade relativa mostra que o índice é aproximadamente o mesmo entre as linhagens, para todas as faixas de idade, exceto para 10 dias.

Das Tabelas 16, 27 e 28, verifica-se que a 20°C, para todas as linhagens, até 21 dias de idade, concentram-se pelo menos 97% dos dados de fêmeas, e a relação entre linhagens para a mortalidade absoluta é dada por: $SR=R4>BG>CP$. Na Tabela 28 verifica-se que até 12 dias de idade, analogamente ao verificado na temperatura de 25°C, a mortalidade relativa é maior para CP e menor para a linhagem SR.



Tabela 19: Mortalidade média ($\bar{X} \pm S_x$) para machos, fêmeas e total (machos+fêmeas) das populações mantidas a 25°C.

Populações	N	Machos			Fêmeas			Machos+Fêmeas		
		$\bar{X}$	$\pm$	S_x	$\bar{X}$	$\pm$	S_x	$\bar{X}$	$\pm$	S_x
SR1	36	828,2	$\pm$	37,6	467,1	$\pm$	27,4	1295,0	$\pm$	57,0
SR2	36	830,2	$\pm$	33,7	473,3	$\pm$	33,5	1308,0	$\pm$	55,8
SR3	36	879,5	$\pm$	37,5	484,3	$\pm$	25,8	1368,7	$\pm$	52,3
Média SR		846,0	$\pm$	20,9	474,9	$\pm$	16,8	1323,9	$\pm$	31,8
R41	36	830,7	$\pm$	36,9	549,1	$\pm$	26,9	1379,8	$\pm$	59,7
R42	36	833,7	$\pm$	34,3	550,2	$\pm$	23,2	1383,8	$\pm$	51,1
R43	36	816,8	$\pm$	43,6	541,8	$\pm$	30,7	1338,8	$\pm$	66,0
Média R4		827,1	$\pm$	19,7	547,0	$\pm$	14,1	1367,5	$\pm$	34,0
CP1	43	1011,7	$\pm$	53,9	608,6	$\pm$	32,5	1620,3	$\pm$	78,3
CP2	43	972,9	$\pm$	48,8	585,2	$\pm$	25,3	1558,2	$\pm$	69,4
CP3	43	878,3	$\pm$	52,7	528,8	$\pm$	30,0	1407,0	$\pm$	78,3
Média CP		954,3	$\pm$	29,9	574,2	$\pm$	17,0	1528,5	$\pm$	43,6
BG1	43	932,8	$\pm$	65,1	588,4	$\pm$	31,3	1477,5	$\pm$	76,0
BG2	43	916,9	$\pm$	53,5	581,9	$\pm$	29,4	1498,6	$\pm$	76,8
BG3	43	826,6	$\pm$	50,1	540,1	$\pm$	26,0	1366,7	$\pm$	72,3
Média BG		892,1	$\pm$	32,7	570,1	$\pm$	16,7	1447,6	$\pm$	43,3

Tabela 20: Mortalidade média ($\bar{X} \pm S_x$) para machos, fêmeas e total (machos+fêmeas) das populações mantidas a 20°C.

Populações	N	Machos			Fêmeas			Machos+Fêmeas		
		$\bar{X}$	$\pm$	S_x	$\bar{X}$	$\pm$	S_x	$\bar{X}$	$\pm$	S_x
SR4	35	615,9	$\pm$	39,8	255,8	$\pm$	25,3	871,4	$\pm$	60,0
SR5	35	567,9	$\pm$	38,5	222,8	$\pm$	24,7	789,1	$\pm$	59,6
SR6	35	531,5	$\pm$	38,2	214,5	$\pm$	23,1	745,9	$\pm$	56,9
Média SR		571,8	$\pm$	22,2	231,0	$\pm$	15,6	802,1	$\pm$	34,2
R44	35	530,1	$\pm$	32,1	226,9	$\pm$	20,9	757,1	$\pm$	47,8
R45	35	548,6	$\pm$	33,5	248,6	$\pm$	30,4	785,3	$\pm$	52,4
R46	35	497,6	$\pm$	30,7	231,1	$\pm$	22,4	728,7	$\pm$	47,1
Média R4		525,4	$\pm$	18,5	235,5	$\pm$	14,4	757,0	$\pm$	28,4
CP4	40	514,2	$\pm$	39,1	240,6	$\pm$	18,6	757,0	$\pm$	50,9
CP5	40	495,5	$\pm$	38,4	236,2	$\pm$	18,8	729,9	$\pm$	51,1
CP6	40	458,0	$\pm$	35,7	229,1	$\pm$	21,4	687,7	$\pm$	51,6
Média CP		489,2	$\pm$	21,8	235,3	$\pm$	11,3	724,9	$\pm$	29,5
BG4	39	335,2	$\pm$	24,6	223,7	$\pm$	17,9	556,3	$\pm$	37,2
BG5	39	347,7	$\pm$	29,4	220,2	$\pm$	18,3	367,8	$\pm$	44,7
BG6	39	290,7	$\pm$	24,6	176,7	$\pm$	15,4	469,9	$\pm$	37,5
Média BG		324,5	$\pm$	15,2	206,9	$\pm$	9,9	531,3	$\pm$	23,1

Tabela 21: Anova para mortalidade considerando-se machos, fêmeas e total (machos+fêmeas) das populações experimentais.

Fonte de variação	GL	Soma de quadrados	Quadrado médio	Estatística F	Valor P
Machos					
Temperatura	1	970187	970187,00	592,93	0,000
Linhagem	3	46347	15449,00	9,44	0,001
Interação (Temp x Linh)	3	86694	28898,00	17,66	0,000
Resíduo	16	26180	1636,25		
Total	23	1129408			
Fêmeas					
Temperatura	1	593021	593021,00	1249,96	0,000
Linhagem	3	8798	2932,66	6,18	0,005
Interação (Temp x Linh)	3	11957	3985,66	8,40	0,001
Resíduo	16	7591	474,43		
Total	23	621368			
Machos+Fêmeas					
Temperatura	1	3050428	3050428,00	866,21	0,000
Linhagem	3	56612	18870,66	5,36	0,010
Interação (Temp x Linh)	3	144933	48311,00	13,72	0,000
Resíduo	16	56345	3521,56		
Total	23	3308318			

Tabela 22: Resultados das comparações múltiplas de Duncan para a variável mortalidade.

valores médios das linhagens				
TEMPERATURA 25° C				
Machos	R4	SR	BG	CP
	827,1	846,0	892,1	954,3
Fêmeas	SR	R4	BG	CP
	474,9	547,0	570,1	574,2
Machos+Fêmeas	SR	R4	BG	CP
	1323,9	1367,5	1447,6	1528,5
TEMPERATURA 20° C				
Machos	BG	CP	R4	SR
	324,5	489,2	525,4	571,8
Fêmeas	BG	SR	CP	R4
	206,9	231,0	235,3	235,5
Machos+fêmeas	BG	CP	R4	SR
	531,3	724,9	757,0	802,1

Tabela 23: Comparações múltiplas duas a duas de Tukey para verificação do efeito temperatura em machos, fêmeas e total, para a variável mortalidade, (* = $P<0,05$).

Comparações	Linhagem	Estimativa	DMS	Significância
Machos				
25°C - 20°C	SR	274,2	114,5	*
	R4	301,7	114,5	*
	CP	465,1	114,5	*
	BG	567,6	114,5	*
Fêmeas				
25°C - 20°C	SR	243,9	61,6	*
	R4	311,5	61,6	*
	CP	338,9	61,6	*
	BG	363,2	61,6	*
Machos+Fêmeas				
25°C - 20°C	SR	521,8	167,9	*
	R4	610,5	167,9	*
	CP	803,6	167,9	*
	BG	916,3	167,9	*

Tabela 24: Mortalidade média de machos ($\bar{X} \pm S_x$) por faixa etária (em dias) das populações mantidas a 25°C.

DIAS		3	5	7	10	12	14
LINHAGEM	N	$\bar{X} \pm S_x$	$\bar{X} \pm S_x$	$\bar{X} \pm S_x$	$\bar{X} \pm S_x$	$\bar{X} \pm S_x$	$\bar{X} \pm S_x$
SR1	36	39,3 $\pm$ 6,6	1,2 $\pm$ 0,3	0,1 $\pm$ 0,1	-----	-----	-----
SR2	36	26,4 $\pm$ 5,9	0,8 $\pm$ 0,3	-----	-----	-----	-----
SR3	36	23,0 $\pm$ 4,5	0,6 $\pm$ 0,2	0,1 $\pm$ 0,1	-----	-----	-----
Média SR		29,5 $\pm$ 3,3	0,9 $\pm$ 0,2	0,1 $\pm$ 0,1			
R41	36	21,7 $\pm$ 5,5	0,1 $\pm$ 0,1	0,2 $\pm$ 1,0	-----	-----	-----
R42	36	22,7 $\pm$ 5,2	0,3 $\pm$ 0,1	-----	-----	-----	-----
R43	36	21,3 $\pm$ 3,7	0,1 $\pm$ 0,1	-----	-----	-----	-----
Média R4		21,9 $\pm$ 2,8	0,2 $\pm$,05				
CP1	43	39,5 $\pm$ 9,2	0,6 $\pm$ 0,6	0,1 $\pm$ 0,4	-----	-----	-----
CP2	43	24,3 $\pm$ 7,0	0,2 $\pm$ 0,1	-----	-----	-----	-----
CP3	43	27,6 $\pm$ 9,9	0,2 $\pm$ 0,1	-----	-----	-----	-----
Média CP		30,4 $\pm$ 5,2	0,3 $\pm$ 0,2				
BG1	43	17,6 $\pm$ 6,3	0,2 $\pm$ 0,2	-----	-----	-----	-----
BG2	43	20,1 $\pm$ 6,5	0,8 $\pm$ 0,4	1,0 $\pm$ 0,8	-----	-----	-----
BG3	43	22,8 $\pm$ 7,6	0,4 $\pm$ 0,3	0,1 $\pm$ 0,1	-----	-----	-----
Média BG		20,1 $\pm$ 3,9	0,4 $\pm$ 0,2	0,4 $\pm$ 0,3			

Tabela 25: Mortalidade média de fêmeas ($\bar{X} \pm S_x$) por faixa etária (em dias) das populações mantidas a 25° C.

DIAS		3	5	7	10	12	14
LINHAGEM	N	$\bar{X} \pm S_x$	$\bar{X} \pm S_x$	$\bar{X} \pm S_x$	$\bar{X} \pm S_x$	$\bar{X} \pm S_x$	$\bar{X} \pm S_x$
SR1	36	80,0 $\pm$ 9,0	67,6 $\pm$ 5,7	99,1 $\pm$ 8,6	37,5 $\pm$ 4,9	21,9 $\pm$ 3,9	20,4 $\pm$ 3,7
SR2	36	81,8 $\pm$ 9,9	72,6 $\pm$ 6,0	88,9 $\pm$ 8,1	35,6 $\pm$ 5,4	21,2 $\pm$ 3,3	18,4 $\pm$ 4,7
SR3	36	84,4 $\pm$ 9,6	65,1 $\pm$ 5,9	100,5 $\pm$ 9,4	33,6 $\pm$ 4,9	20,6 $\pm$ 2,8	19,7 $\pm$ 4,5
Média SR		82,0 $\pm$ 5,7	68,4 $\pm$ 3,4	96,1 $\pm$ 5,1	35,6 $\pm$ 2,9	21,2 $\pm$ 1,9	19,3 $\pm$ 2,5
R41	36	96,3 $\pm$ 7,4	59,0 $\pm$ 5,2	83,6 $\pm$ 7,6	29,4 $\pm$ 4,8	13,9 $\pm$ 3,0	6,2 $\pm$ 1,5
R42	36	96,8 $\pm$ 6,7	68,0 $\pm$ 5,2	76,9 $\pm$ 6,7	24,6 $\pm$ 4,6	9,2 $\pm$ 2,1	7,2 $\pm$ 2,3
R43	36	84,0 $\pm$ 5,9	65,1 $\pm$ 6,1	68,3 $\pm$ 8,1	22,4 $\pm$ 4,7	6,5 $\pm$ 1,4	5,2 $\pm$ 1,7
Média R4		92,3 $\pm$ 3,9	64,0 $\pm$ 3,2	76,2 $\pm$ 4,3	25,4 $\pm$ 2,7	9,8 $\pm$ 1,3	6,2 $\pm$ 1,1
CP1	43	97,4 $\pm$ 7,0	69,2 $\pm$ 6,8	78,5 $\pm$ 7,5	7,7 $\pm$ 1,6	3,9 $\pm$ 1,0	5,0 $\pm$ 1,7
CP2	43	91,2 $\pm$ 6,4	58,0 $\pm$ 5,9	72,3 $\pm$ 6,5	10,4 $\pm$ 3,2	3,8 $\pm$ 1,0	3,0 $\pm$ 1,1
CP3	43	93,2 $\pm$ 7,9	48,4 $\pm$ 4,7	62,8 $\pm$ 5,5	9,9 $\pm$ 2,1	3,6 $\pm$ 1,1	3,0 $\pm$ 1,2
Média CP		93,9 $\pm$ 4,1	58,8 $\pm$ 3,4	71,2 $\pm$ 3,8	9,3 $\pm$ 1,4	3,7 $\pm$ 0,6	3,6 $\pm$ 0,8
BG1	43	100,7 $\pm$ 7,3	77,8 $\pm$ 6,6	90,8 $\pm$ 7,2	18,9 $\pm$ 3,4	13,1 $\pm$ 3,4	11,3 $\pm$ 2,5
BG2	43	96,0 $\pm$ 5,8	67,0 $\pm$ 4,7	94,1 $\pm$ 9,1	17,7 $\pm$ 2,7	10,6 $\pm$ 2,9	12,0 $\pm$ 2,5
BG3	43	97,6 $\pm$ 8,6	66,6 $\pm$ 5,0	92,7 $\pm$ 6,1	22,6 $\pm$ 3,4	10,0 $\pm$ 2,2	9,2 $\pm$ 1,8
Média BG		98,1 $\pm$ 4,2	70,4 $\pm$ 3,2	92,5 $\pm$ 4,4	19,7 $\pm$ 1,7	11,2 $\pm$ 1,6	10,8 $\pm$ 1,3

Continuação da tabela 25:

DIAS		17	19	21	24	26	28
LINHAGEM	N	$\bar{X} \pm s_x$	$\bar{X} \pm s_x$	$\bar{X} \pm s_x$	$\bar{X} \pm s_x$	$\bar{X} \pm s_x$	$\bar{X} \pm s_x$
SR1	36	9,5 $\pm$ 2,2	3,8 $\pm$ 1,4	1,3 $\pm$ 0,4	0,4 $\pm$ 0,2	0,3 $\pm$ 0,2	0,1 $\pm$ 0,1
SR2	36	4,0 $\pm$ 1,1	1,8 $\pm$ 0,7	0,8 $\pm$ 0,4	0,3 $\pm$ 0,2	-----	-----
SR3	36	6,3 $\pm$ 2,0	1,2 $\pm$ 0,5	1,0 $\pm$ 0,4	0,2 $\pm$ 0,1	-----	-----
Média SR		6,6 $\pm$ 1,0	2,2 $\pm$ 0,5	1,0 $\pm$ 0,2	0,3 $\pm$ 0,1		
R41	36	2,3 $\pm$ 0,8	0,6 $\pm$ 0,3	-----	-----	-----	-----
R42	36	1,4 $\pm$ 0,6	0,2 $\pm$ 0,2	-----	-----	-----	-----
R43	36	1,7 $\pm$ 1,0	0,3 $\pm$ 0,2	-----	-----	-----	-----
Média R4		1,8 $\pm$ 0,5	0,3 $\pm$ 0,1				
CP1	43	0,3 $\pm$ 0,1	0,2 $\pm$ 0,1	0,3 $\pm$ 0,3	-----	-----	-----
CP2	43	0,3 $\pm$ 0,1	-----	-----	-----	-----	-----
CP3	43	0,3 $\pm$ 0,2	0,2 $\pm$ 0,1	0,3 $\pm$ 0,2	-----	-----	-----
Média CP		0,3 $\pm$ 0,1	0,2 $\pm$ 0,1	0,3 $\pm$ 0,1			
BG1	43	1,9 $\pm$ 0,6	0,7 $\pm$ 0,3	0,4 $\pm$ 0,1	-----	-----	-----
BG2	43	2,7 $\pm$ 0,9	0,8 $\pm$ 0,4	0,7 $\pm$ 0,3	0,2 $\pm$ 0,1	-----	-----
BG3	43	1,9 $\pm$ 0,5	0,8 $\pm$ 0,4	0,4 $\pm$ 0,1	0,2 $\pm$ 0,1	-----	-----
Média BG		2,1 $\pm$ 0,4	0,7 $\pm$ 0,2	0,5 $\pm$ 0,1	0,2 $\pm$ 0,1		

Tabela 26: Mortalidade média de machos ($\bar{X} \pm S_x$) por faixa etária (em dias) das populações mantidas a 20° C.

DIAS		3	5	7	10	12	14
LINHAGEM	N	$\bar{X} \pm S_x$	$\bar{X} \pm S_x$	$\bar{X} \pm S_x$	$\bar{X} \pm S_x$	$\bar{X} \pm S_x$	$\bar{X} \pm S_x$
SR4	35	93,0 $\pm$ 7,0	40,4 $\pm$ 5,6	21,0 $\pm$ 5,2	3,5 $\pm$ 1,2	0,2 $\pm$ 0,1	-----
SR5	35	77,6 $\pm$ 6,6	38,8 $\pm$ 6,2	25,5 $\pm$ 5,6	4,9 $\pm$ 1,9	0,6 $\pm$ 0,3	0,1 $\pm$ 0,1
SR6	35	72,7 $\pm$ 7,7	30,4 $\pm$ 4,6	18,5 $\pm$ 4,4	5,3 $\pm$ 1,5	2,3 $\pm$ 0,8	3,1 $\pm$ 1,4
Média SR		81,1 $\pm$ 4,1	36,5 $\pm$ 3,2	21,6 $\pm$ 2,9	4,5 $\pm$ 0,9	1,0 $\pm$ 0,3	1,1 $\pm$ 0,5
R44	35	80,3 $\pm$ 5,4	29,5 $\pm$ 4,5	15,4 $\pm$ 3,7	3,2 $\pm$ 1,7	1,6 $\pm$ 1,1	0,5 $\pm$ 0,5
R45	35	80,3 $\pm$ 7,4	30,4 $\pm$ 4,0	17,5 $\pm$ 3,5	1,9 $\pm$ 0,6	1,3 $\pm$ 1,0	0,9 $\pm$ 0,9
R46	35	76,7 $\pm$ 6,6	32,5 $\pm$ 4,1	16,3 $\pm$ 4,0	2,4 $\pm$ 0,9	0,2 $\pm$ 0,1	-----
Média R4		79,1 $\pm$ 2,8	30,8 $\pm$ 2,4	16,4 $\pm$ 2,2	2,5 $\pm$ 0,7	1,0 $\pm$ 0,5	0,7 $\pm$ 0,5
CP4	40	81,1 $\pm$ 9,2	41,2 $\pm$ 5,6	27,0 $\pm$ 4,4	2,7 $\pm$ 1,1	0,4 $\pm$ 0,2	1,6 $\pm$ 0,9
CP5	40	74,5 $\pm$ 8,0	34,9 $\pm$ 5,3	26,1 $\pm$ 4,4	1,7 $\pm$ 0,5	0,5 $\pm$ 0,4	0,1 $\pm$ 0,1
CP6	40	70,1 $\pm$ 7,4	30,5 $\pm$ 3,8	28,1 $\pm$ 4,4	2,4 $\pm$ 0,8	0,3 $\pm$ 0,2	0,5 $\pm$ 0,4
Média CP		75,2 $\pm$ 4,8	35,5 $\pm$ 2,9	27,0 $\pm$ 2,5	2,2 $\pm$ 0,4	0,4 $\pm$ 0,2	0,7 $\pm$ 0,3
BG4	39	52,5 $\pm$ 5,2	24,7 $\pm$ 2,8	16,5 $\pm$ 2,5	1,2 $\pm$ 0,4	0,2 $\pm$ 0,1	-----
BG5	39	52,6 $\pm$ 6,1	26,5 $\pm$ 3,2	19,3 $\pm$ 2,9	3,6 $\pm$ 1,6	0,6 $\pm$ 0,3	1,6 $\pm$ 0,8
BG6	39	42,3 $\pm$ 4,1	22,0 $\pm$ 2,8	23,0 $\pm$ 5,4	4,6 $\pm$ 2,1	0,5 $\pm$ 0,3	1,9 $\pm$ 1,5
Média BG		49,1 $\pm$ 3,0	24,4 $\pm$ 1,7	19,6 $\pm$ 2,2	3,1 $\pm$ 0,9	0,4 $\pm$ 0,1	1,2 $\pm$ 0,6

Tabela 27: Mortalidade média de fêmeas ($\bar{X} \pm S_x$) por faixa etária (em dias) das populações mantidas a 20° C.

DIAS		3	5	7	10	12	14
LINHAGEM	N	$\bar{X} \pm S_x$	$\bar{X} \pm S_x$	$\bar{X} \pm S_x$	$\bar{X} \pm S_x$	$\bar{X} \pm S_x$	$\bar{X} \pm S_x$
SR4	35	42,9 $\pm$ 7,1	34,4 $\pm$ 7,0	43,9 $\pm$ 5,5	21,0 $\pm$ 3,4	16,6 $\pm$ 2,3	24,3 $\pm$ 3,8
SR5	35	31,7 $\pm$ 4,9	28,8 $\pm$ 3,6	43,1 $\pm$ 5,5	19,0 $\pm$ 3,0	12,3 $\pm$ 1,9	19,9 $\pm$ 4,3
SR6	35	33,1 $\pm$ 4,6	32,5 $\pm$ 4,4	37,0 $\pm$ 6,0	17,9 $\pm$ 4,1	13,4 $\pm$ 2,1	18,2 $\pm$ 3,2
Média SR		35,9 $\pm$ 3,3	31,9 $\pm$ 3,0	41,3 $\pm$ 3,3	19,3 $\pm$ 2,0	14,1 $\pm$ 1,2	20,8 $\pm$ 2,2
R44	35	32,5 $\pm$ 4,9	30,6 $\pm$ 4,1	52,0 $\pm$ 5,4	19,7 $\pm$ 2,8	16,0 $\pm$ 2,1	21,5 $\pm$ 2,7
R45	35	32,5 $\pm$ 4,4	34,7 $\pm$ 5,0	47,2 $\pm$ 6,7	18,0 $\pm$ 2,7	15,3 $\pm$ 1,9	25,9 $\pm$ 3,6
R46	35	27,0 $\pm$ 4,3	32,0 $\pm$ 4,2	50,8 $\pm$ 6,2	21,7 $\pm$ 3,0	18,4 $\pm$ 3,5	21,2 $\pm$ 2,9
Média R4		30,6 $\pm$ 2,6	32,4 $\pm$ 2,6	50,0 $\pm$ 3,2	19,8 $\pm$ 1,6	16,5 $\pm$ 1,5	22,8 $\pm$ 1,8
CP4	40	38,8 $\pm$ 3,6	42,0 $\pm$ 4,8	55,7 $\pm$ 7,0	15,5 $\pm$ 2,5	9,7 $\pm$ 1,7	9,9 $\pm$ 1,7
CP5	40	44,9 $\pm$ 5,0	36,4 $\pm$ 4,4	48,1 $\pm$ 4,8	11,2 $\pm$ 1,7	6,8 $\pm$ 1,2	8,0 $\pm$ 1,4
CP6	40	38,4 $\pm$ 5,0	36,3 $\pm$ 3,9	48,9 $\pm$ 6,3	12,9 $\pm$ 1,5	7,4 $\pm$ 1,3	6,8 $\pm$ 1,0
Média CP		40,7 $\pm$ 2,6	38,2 $\pm$ 2,5	50,9 $\pm$ 3,5	13,2 $\pm$ 1,1	7,9 $\pm$ 0,8	8,2 $\pm$ 0,8
BG4	39	33,4 $\pm$ 4,2	38,4 $\pm$ 4,3	53,6 $\pm$ 5,8	17,8 $\pm$ 1,9	10,8 $\pm$ 1,5	17,7 $\pm$ 2,0
BG5	39	36,3 $\pm$ 6,7	38,3 $\pm$ 4,6	52,2 $\pm$ 6,2	22,3 $\pm$ 2,7	13,1 $\pm$ 2,2	20,1 $\pm$ 3,0
BG6	39	27,1 $\pm$ 4,4	29,3 $\pm$ 3,2	42,9 $\pm$ 6,4	13,6 $\pm$ 1,5	7,2 $\pm$ 1,1	15,3 $\pm$ 2,7
Média BG		32,2 $\pm$ 3,0	35,3 $\pm$ 2,4	49,5 $\pm$ 3,5	17,9 $\pm$ 1,2	10,3 $\pm$ 1,0	17,7 $\pm$ 1,5

Continuação da tabela 27

DIAS		17	19	21	24	26	28
LINHAGEM	N	$\bar{X} \pm S_x$	$\bar{X} \pm S_x$	$\bar{X} \pm S_x$	$\bar{X} \pm S_x$	$\bar{X} \pm S_x$	$\bar{X} \pm S_x$
SR4	35	7,9 $\pm$ 1,5	5,4 $\pm$ 7,0	8,9 $\pm$ 2,0	3,4 $\pm$ 1,4	3,0 $\pm$ 1,7	1,3 $\pm$ 1,0
SR5	35	5,7 $\pm$ 1,1	5,2 $\pm$ 1,3	6,8 $\pm$ 2,2	2,6 $\pm$ 1,0	2,0 $\pm$ 1,1	0,7 $\pm$ 0,4
SR6	35	6,4 $\pm$ 1,8	4,7 $\pm$ 1,4	6,6 $\pm$ 2,8	2,5 $\pm$ 1,0	1,2 $\pm$ 0,8	1,1 $\pm$ 0,8
Média SR		6,6 $\pm$ 0,8	5,1 $\pm$ 0,7	7,4 $\pm$ 1,3	2,8 $\pm$ 0,6	2,0 $\pm$ 0,7	1,0 $\pm$ 0,4
R44	35	6,9 $\pm$ 1,2	4,8 $\pm$ 1,3	4,4 $\pm$ 1,0	4,3 $\pm$ 1,6	1,1 $\pm$ 0,7	0,2 $\pm$ 0,1
R45	35	6,3 $\pm$ 1,2	4,4 $\pm$ 1,2	6,0 $\pm$ 1,4	1,9 $\pm$ 0,7	1,4 $\pm$ 0,7	-----
R46	35	10,1 $\pm$ 2,6	4,0 $\pm$ 1,0	5,0 $\pm$ 1,2	4,1 $\pm$ 1,4	1,6 $\pm$ 0,9	0,3 $\pm$ 0,2
Média R4		7,7 $\pm$ 1,0	4,4 $\pm$ 0,7	5,1 $\pm$ 0,7	3,4 $\pm$ 0,7	1,3 $\pm$ 0,4	0,2 $\pm$ 0,1
CP4	40	1,8 $\pm$ 0,6	1,1 $\pm$ 0,3	1,0 $\pm$ 0,4	0,6 $\pm$ 0,5	-----	-----
CP5	40	1,9 $\pm$ 0,6	0,7 $\pm$ 0,2	1,1 $\pm$ 0,5	0,7 $\pm$ 0,6	-----	-----
CP6	40	1,6 $\pm$ 0,4	0,6 $\pm$ 0,2	1,0 $\pm$ 0,4	0,2 $\pm$ 0,1	-----	-----
Média CP		1,7 $\pm$ 0,3	0,8 $\pm$ 0,2	1,0 $\pm$ 0,2	0,5 $\pm$ 0,2		
BG4	39	4,7 $\pm$ 1,0	3,0 $\pm$ 0,8	4,9 $\pm$ 0,9	1,6 $\pm$ 0,9	0,1 $\pm$ 0,1	0,5 $\pm$ 0,4
BG5	39	6,6 $\pm$ 1,5	2,9 $\pm$ 0,7	4,5 $\pm$ 1,3	2,0 $\pm$ 1,4	0,1 $\pm$ 0,1	-----
BG6	39	3,6 $\pm$ 0,8	2,0 $\pm$ 0,6	6,2 $\pm$ 1,4	1,9 $\pm$ 0,8	0,4 $\pm$ 0,3	0,4 $\pm$ 0,4
Média BG		4,9 $\pm$ 0,7	2,6 $\pm$ 0,4	5,2 $\pm$ 0,7	1,8 $\pm$ 0,6	0,2 $\pm$ 0,1	0,4 $\pm$ 0,2

Tabela 28: Taxa média de mortalidade, quociente da divisão dos valores médios de mortalidade por faixa etária em dias, pelos respectivos valores médios de tamanho populacional.

LINHAGEM	DIAS								
	3	5	7	10	12	14	17	19	21
Machos 25°C									
SR	1,00								
R4	0,99								
CP	1,00								
BG	1,00								
Machos 20°C									
SR	0,95	0,96	0,96	1,00					
R4	0,96	0,96	1,00	1,00					
CP	0,97	1,00	1,00	0,73					
BG	0,96	1,00	1,00	0,88					
Fêmeas 25°C									
SR	0,67	0,76	0,85	0,91	0,96	0,98			
R4	0,79	0,89	0,95	0,99	0,96	1,00			
CP	0,92	0,94	0,96	0,97	0,80	0,84			
BG	0,83	0,87	0,90	0,89	0,90	0,94			
Fêmeas 20°C									
SR	0,57	0,63	0,61	0,71	0,73	0,73	0,70	0,78	0,90
R4	0,53	0,61	0,66	0,71	0,82	0,83	1,00	0,92	1,00
CP	0,72	0,80	0,83	0,88	0,92	0,74	0,68	1,00	1,00
BG	0,58	0,73	0,68	0,78	0,81	0,77	0,78	0,96	1,00

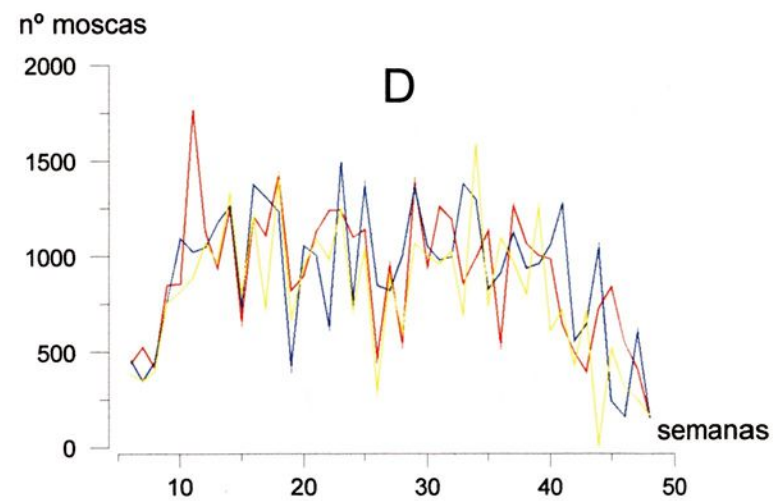
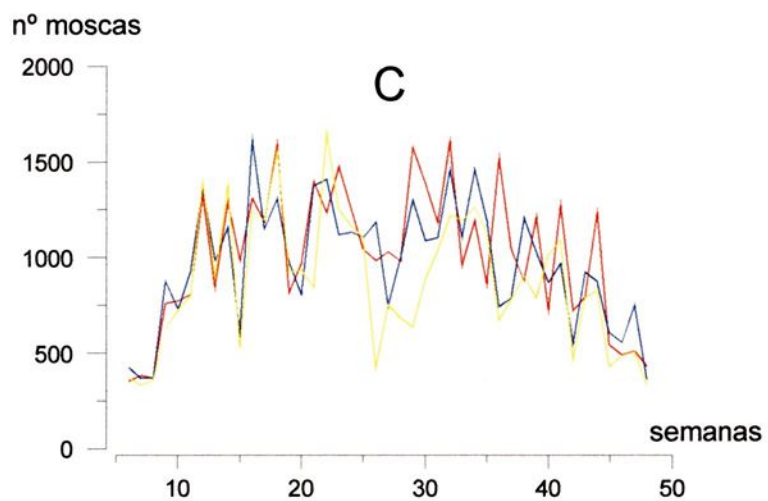
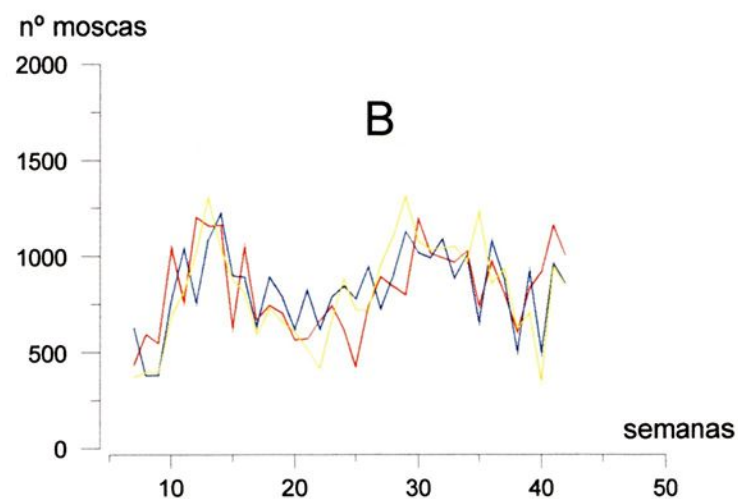
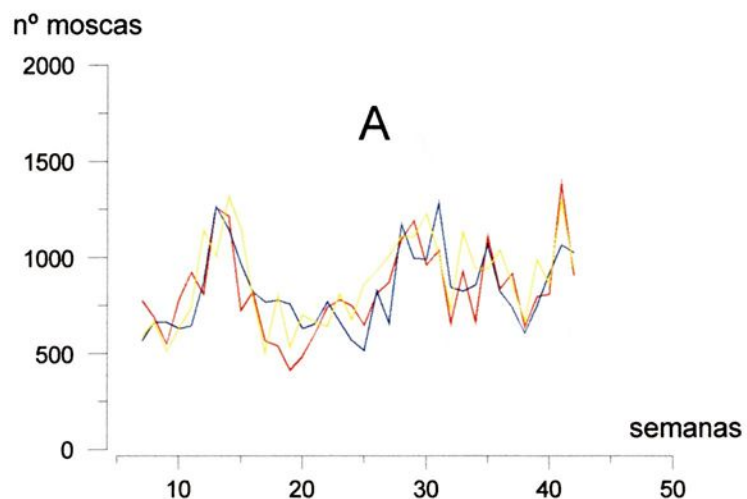


Figura 23: Mortalidade de machos em número de moscas (ordenada), para as réplicas 1(vermelho), 2(azul), 3(amarelo), linhagens SR(A), R4(B), CP(C) e BG(D) à temperatura de 25°C. Abscissa: semanas de manutenção

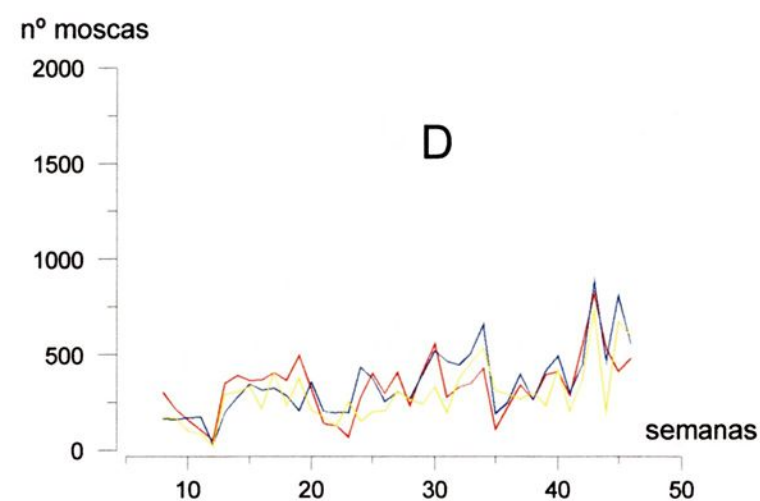
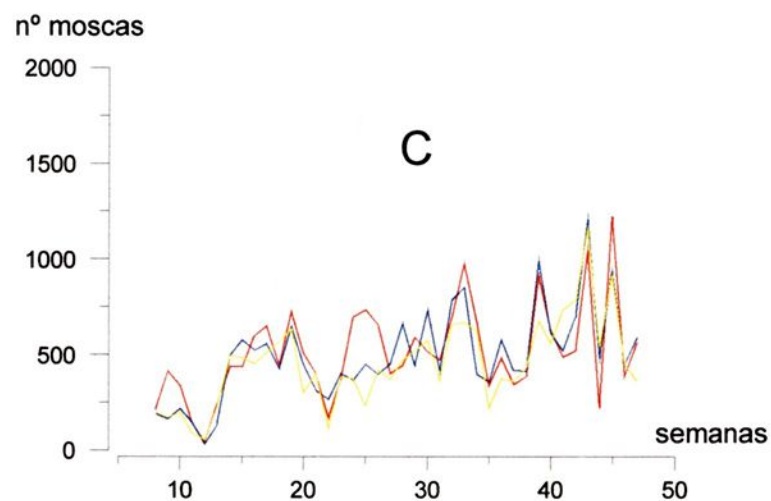
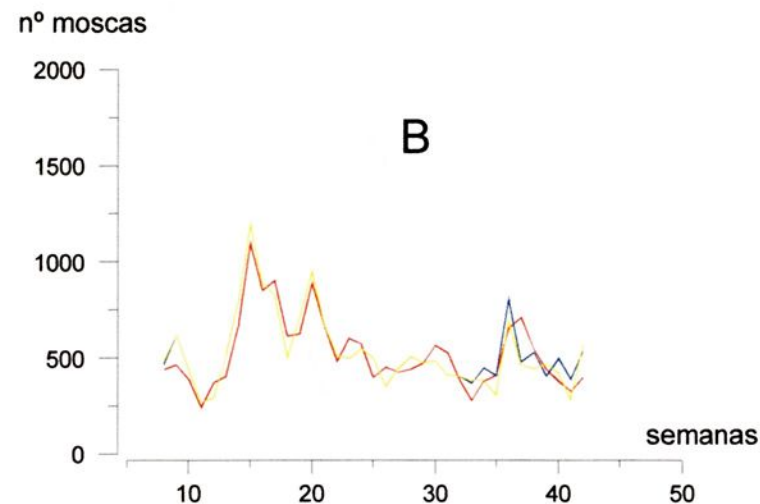
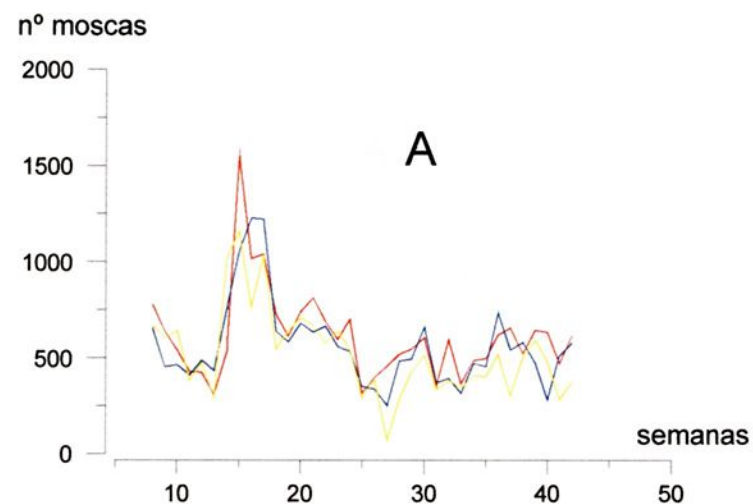


Figura 24: Mortalidade de machos em número de moscas (ordenada), para as réplicas 1(vermelho), 2(azul), 3(amarelo), linhagens SR(A), R4(B),CP(C) e BG(D) à temperatura de 20°C. Abscissa: semanas de manutenção.

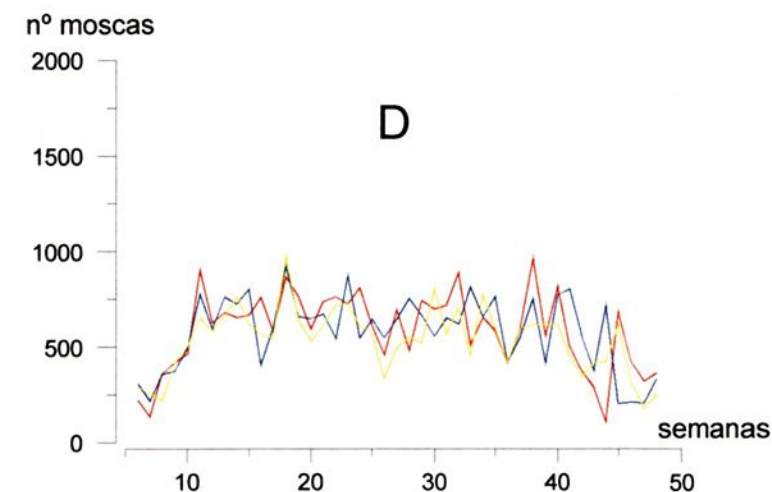
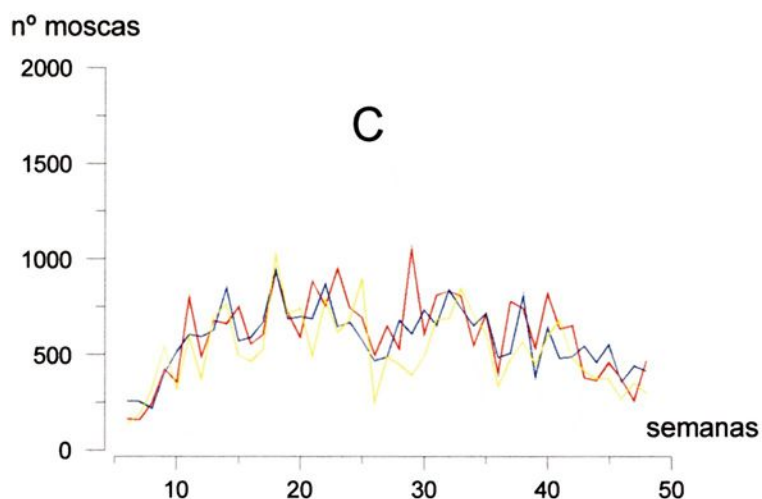
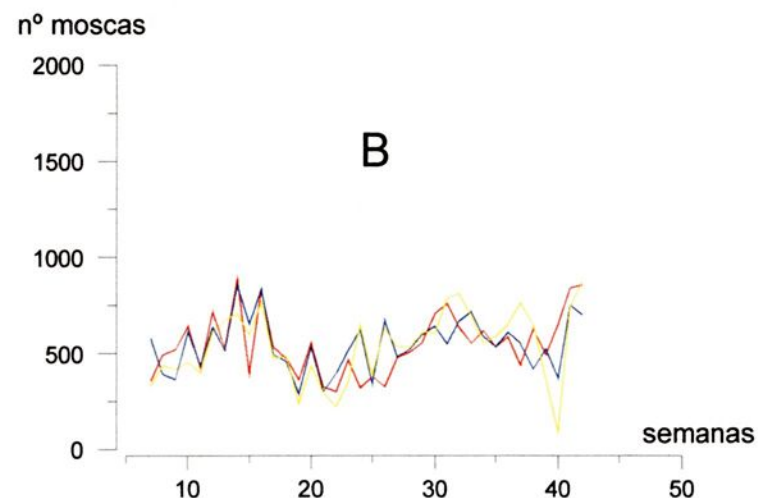
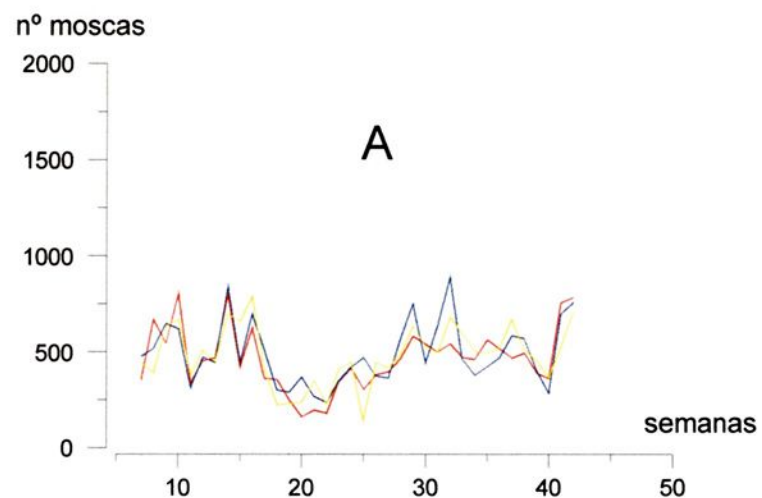


Figura 25: Mortalidade de fêmeas em número de moscas (ordenada), para as réplicas 1(vermelho), 2(azul), 3(amarelo), linhagens SR(A), R4(B), CP(C) e BG(D) à temperatura de 25°C. Abscissa: semanas de manutenção.

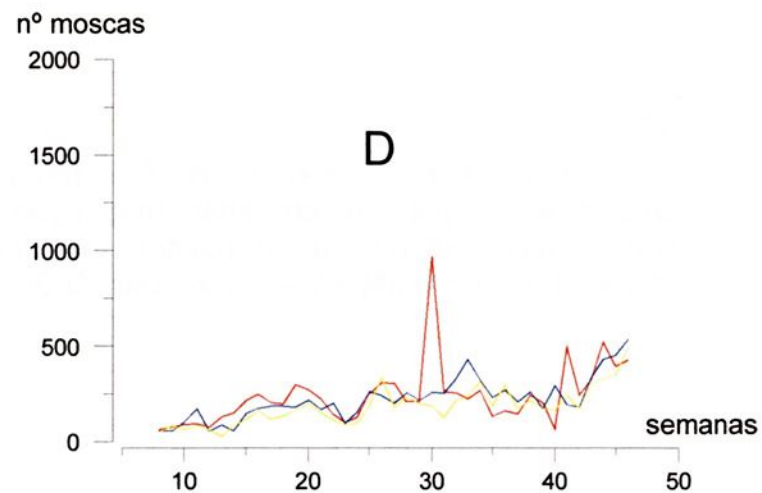
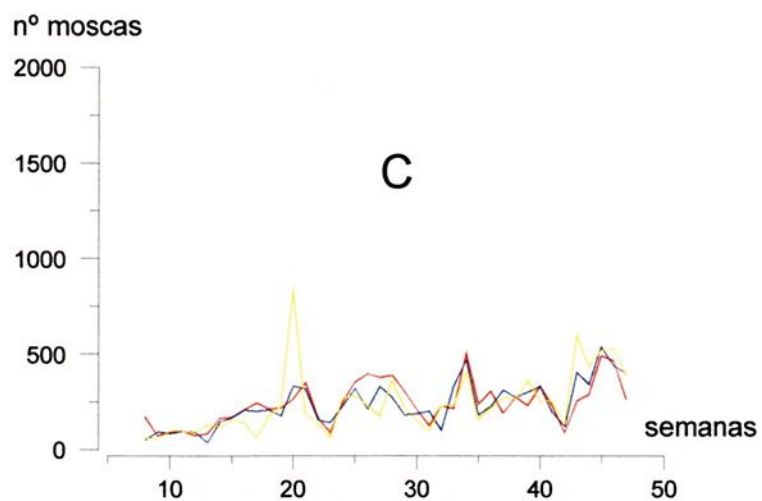
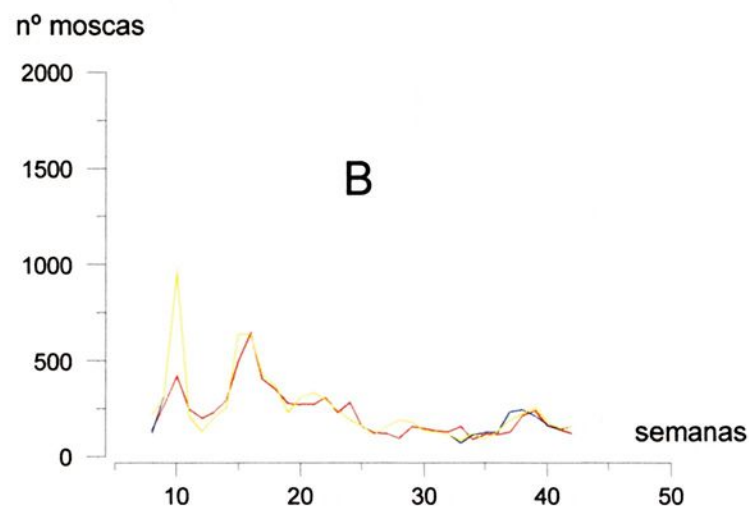
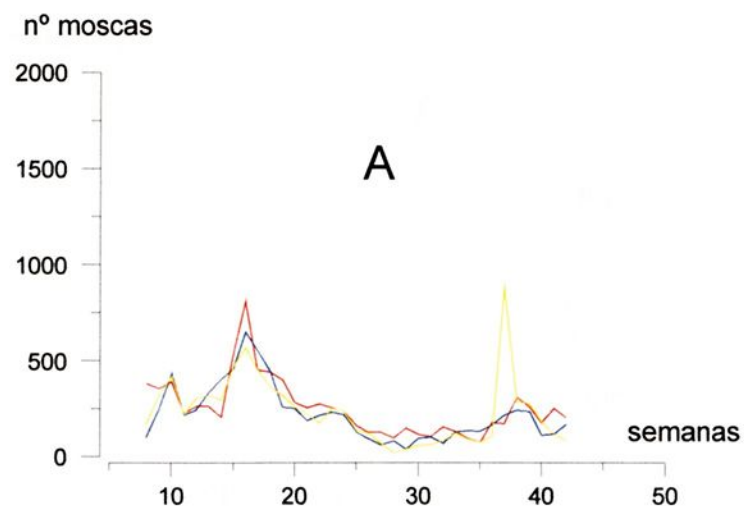


Figura 26: Mortalidade de fêmeas em número de moscas (ordenada), para as réplicas 1(vermelho), 2(azul), 3(amarelo), linhagens SR(A), R4(B), CP(C) e BG(D) à temperatura de 20°C. Abscissa: semanas de manutenção.

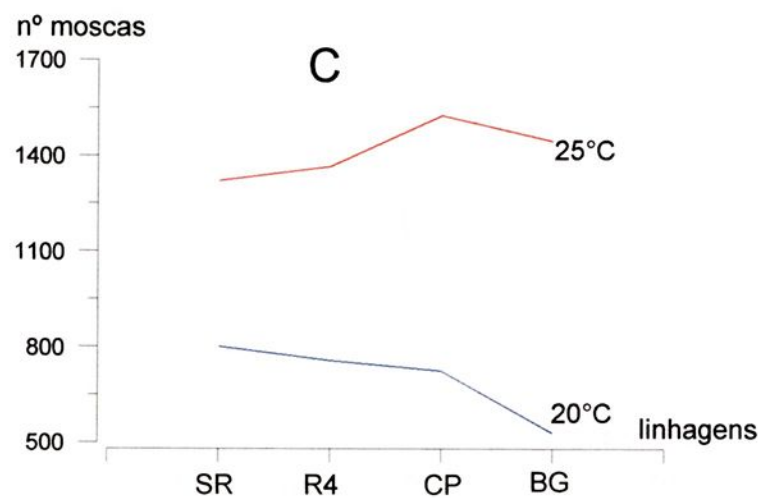
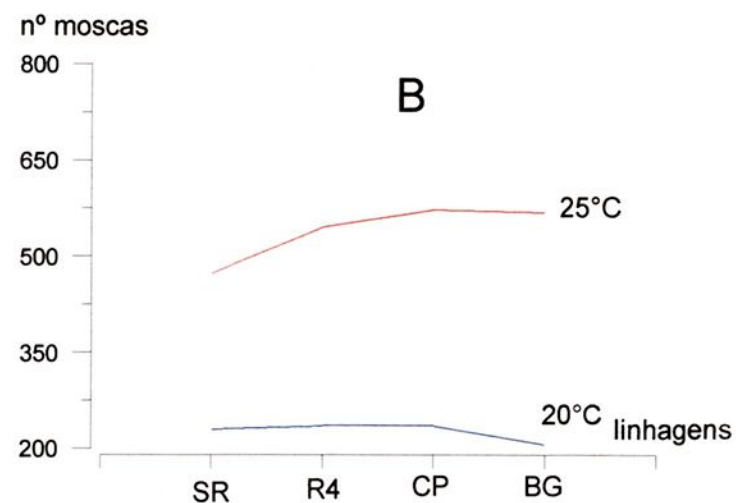
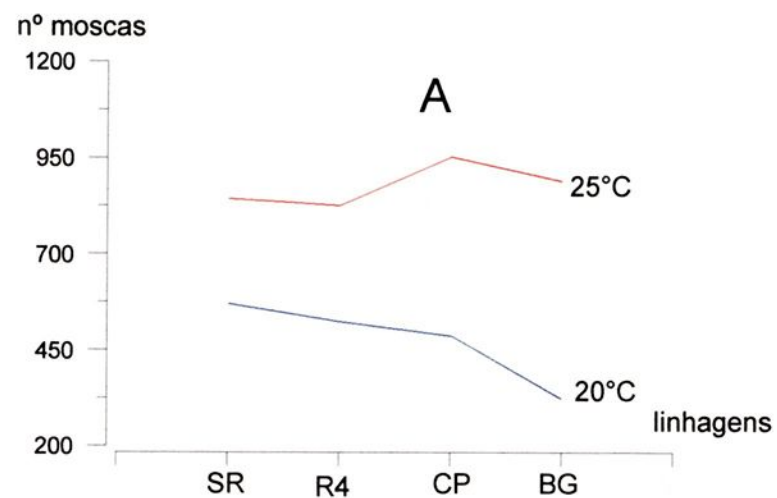


Figura 27: Mortalidade média, em número de moscas (ordenada), das populações das quatro linhagens (abscissa), nas temperaturas de 25°C e 20°C, para machos (A), fêmeas (B) e total (C).

943/00

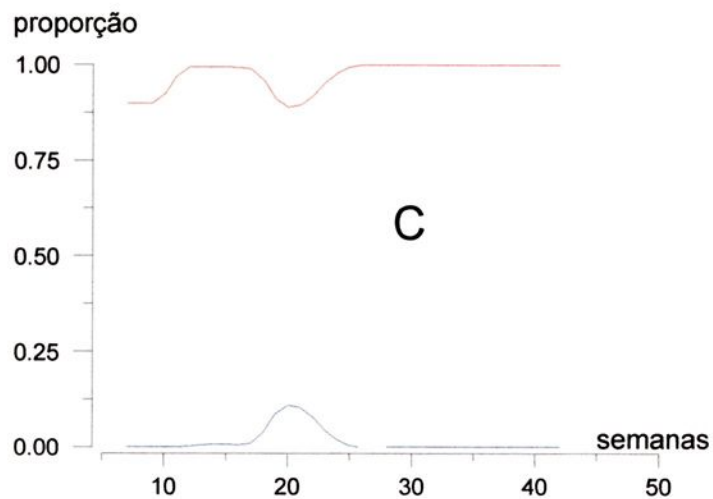
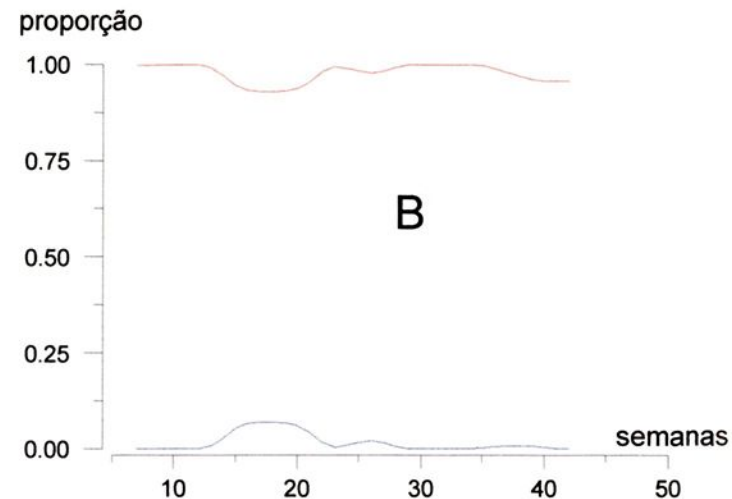
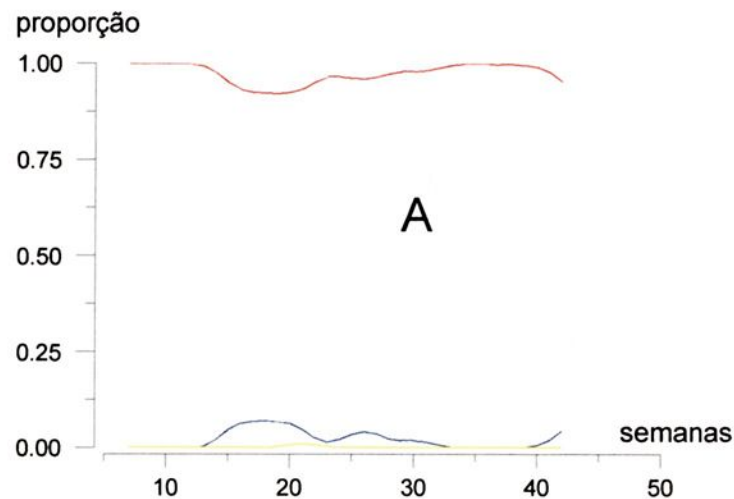


Figura 28: Mortalidade de machos com dados alisados, em proporção (ordenada), ao longo das semanas (abscissa), da linhagem SR a 25°C. Réplicas SR1(A), SR2(B), SR3(C), 3 dias (vermelho), 5(azul), 7(amarelo).



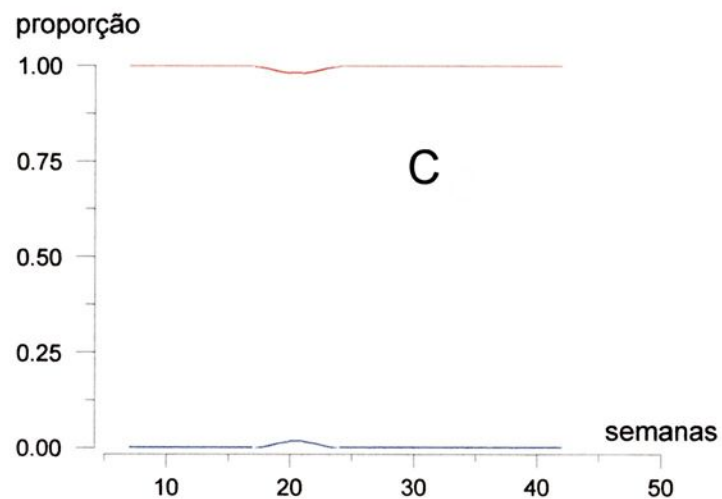
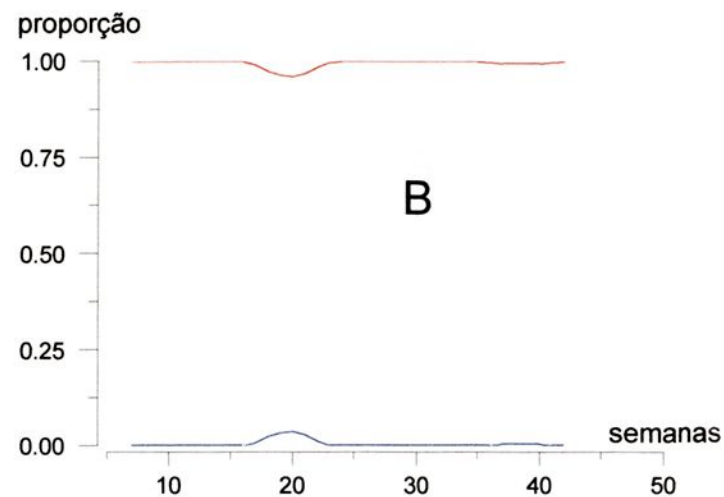
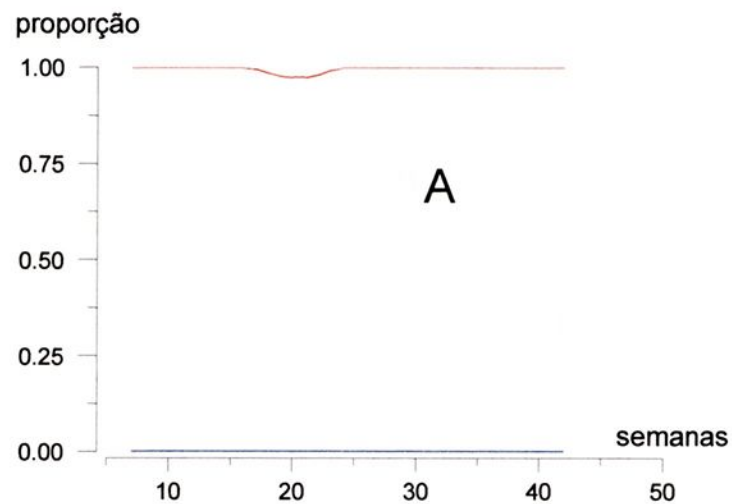


Figura 29: Mortalidade de machos com dados alisados, em proporção (ordenada), ao longo das semanas (abscissa), da linhagem R4 a 25°C. Réplicas R41(A), R42(B), R43(C), 3 dias (vermelho), 5(azul).

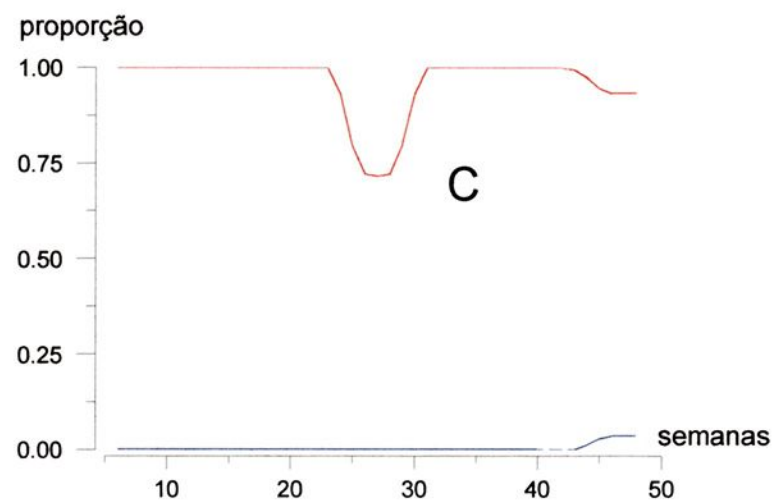
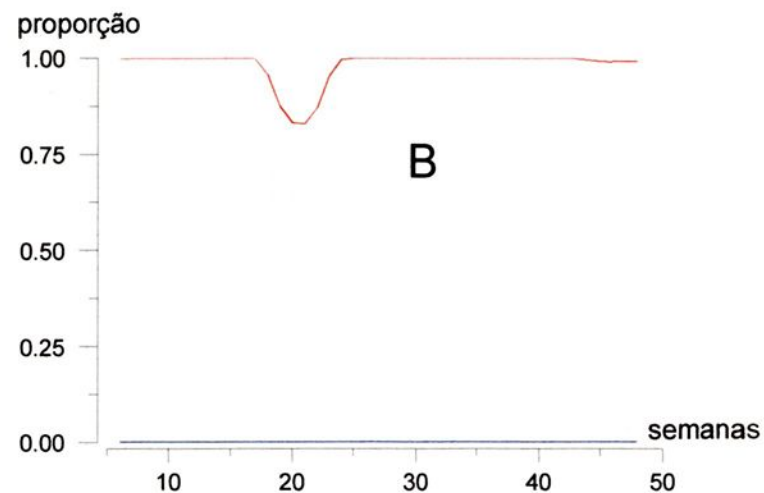
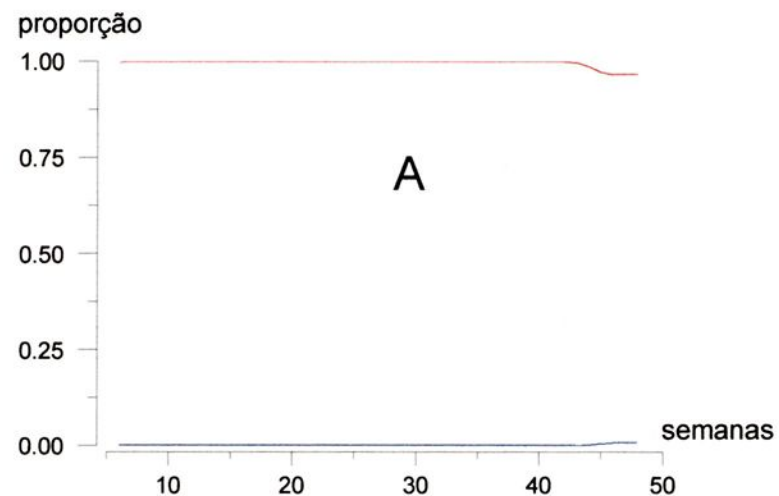


Figura 30: Mortalidade de machos com dados alisados, em proporção (ordenada), ao longo das semanas (abscissa), da linhagem CP a 25°C. Réplicas CP1(A), CP2(B), CP3(C), 3 dias (vermelho) e 5(azul).

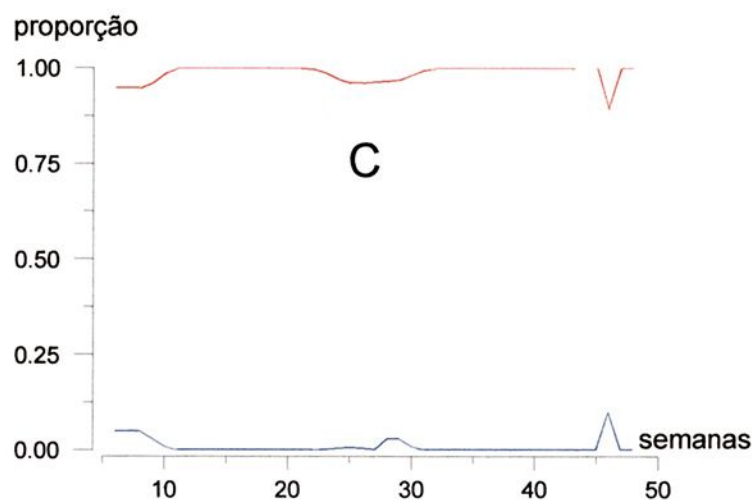
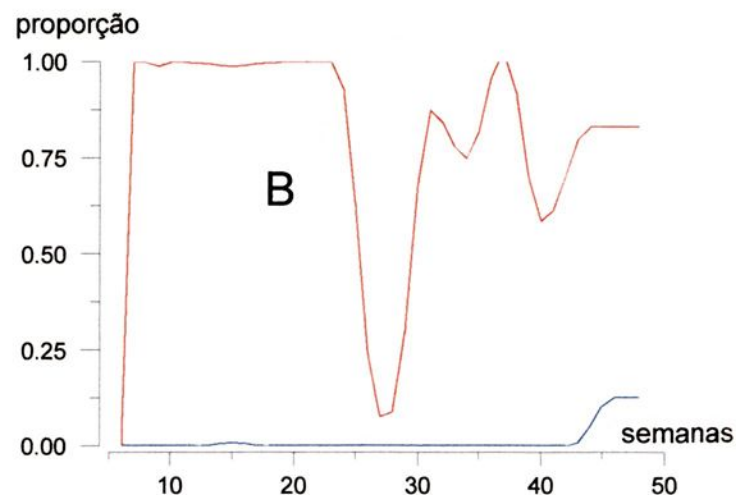
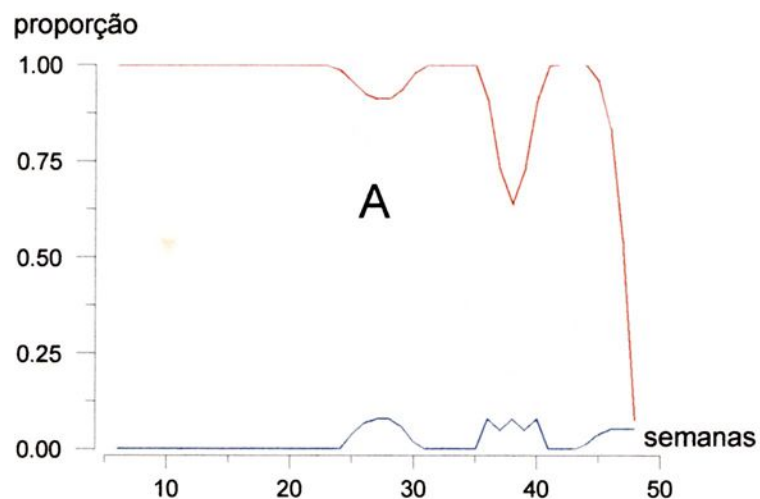


Figura 31: Mortalidade de machos com dados alisados, em proporção (ordenada), ao longo das semanas (abscissa), da linhagem BG a 25°C. Réplicas BG1(A), BG2(B), BG3(C), 3 dias (vermelho) e 5(azul).

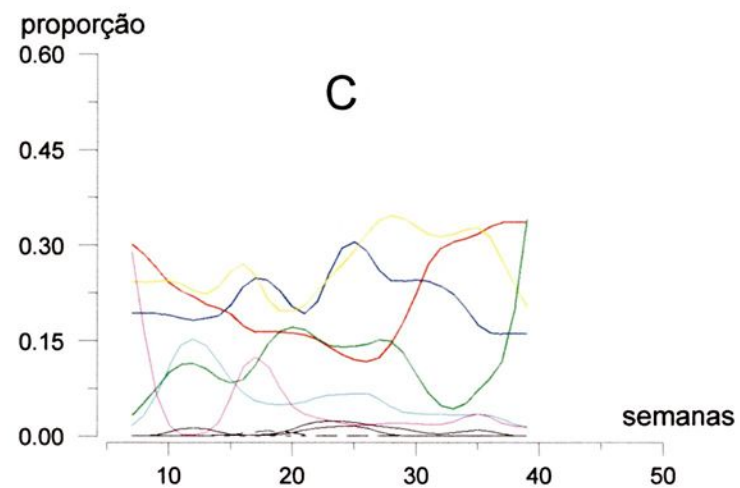
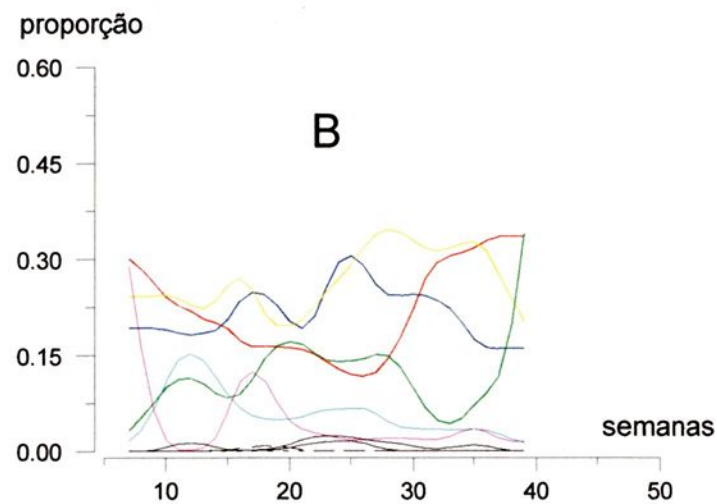
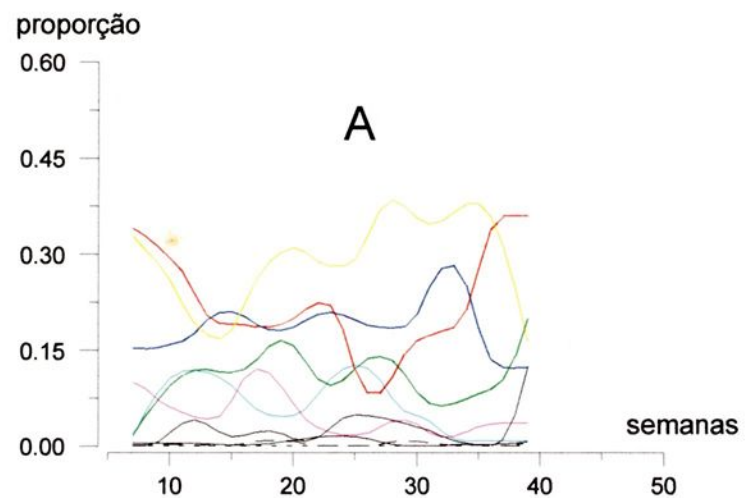


Figura 32: Mortalidade de fêmeas com dados alisados, em proporção (ordenada), ao longo das semanas (abscissa), da linhagem SR a 25°C. Réplicas SR1(A), SR2(B), SR3(C), 3 dias (vermelho), 5(azul), 7(amarelo), 10(verde), 12(azul cian), 14(lilás) e demais em preto.

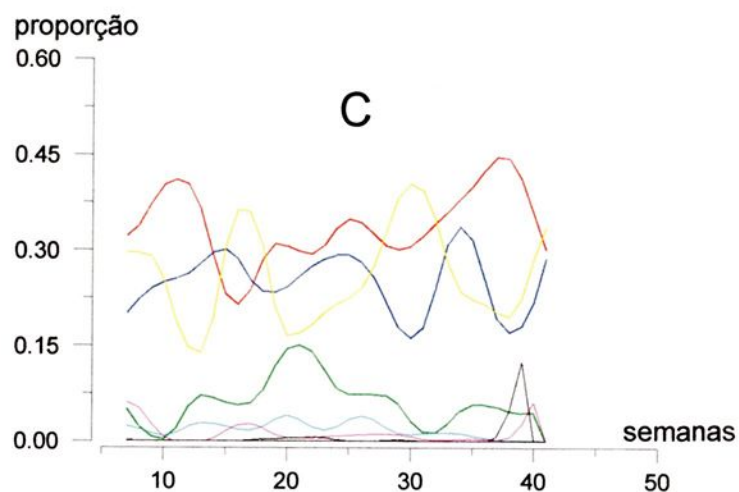
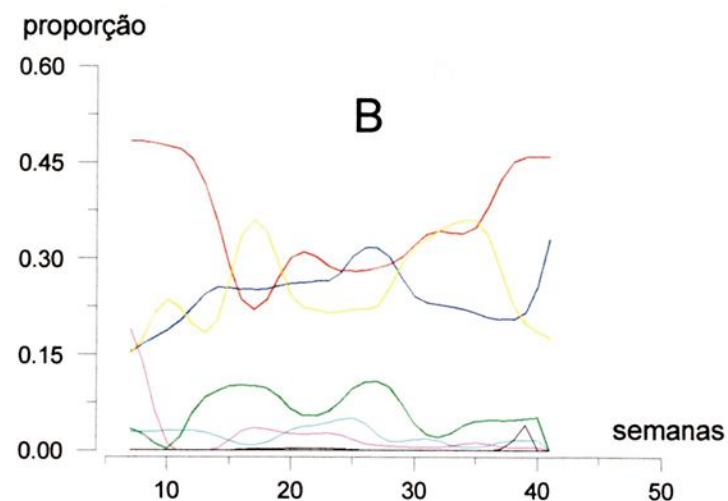
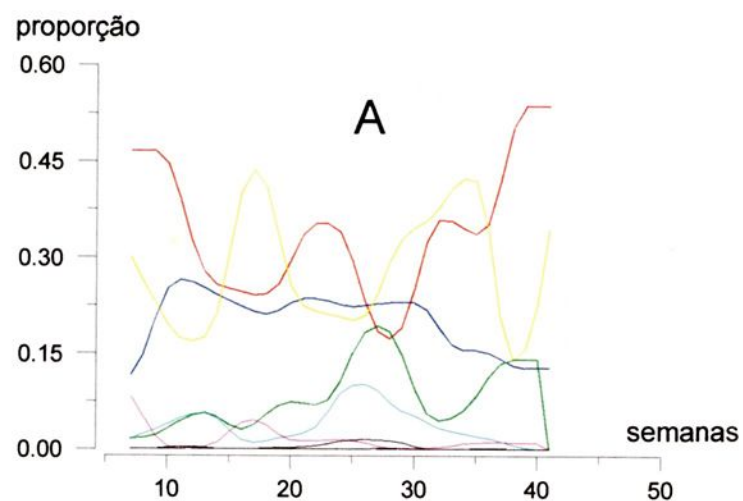


Figura 33: Mortalidade de fêmeas com dados alisados, em proporção (ordenada), ao longo das semanas (abscissa), da linhagem R4 a 25°C. Réplicas R41(A), R42(B), R43(C), 3 dias (vermelho), 5(azul), 7(amarelo), 10(verde), 12(azul cian), 14(lilás) e demais em preto.

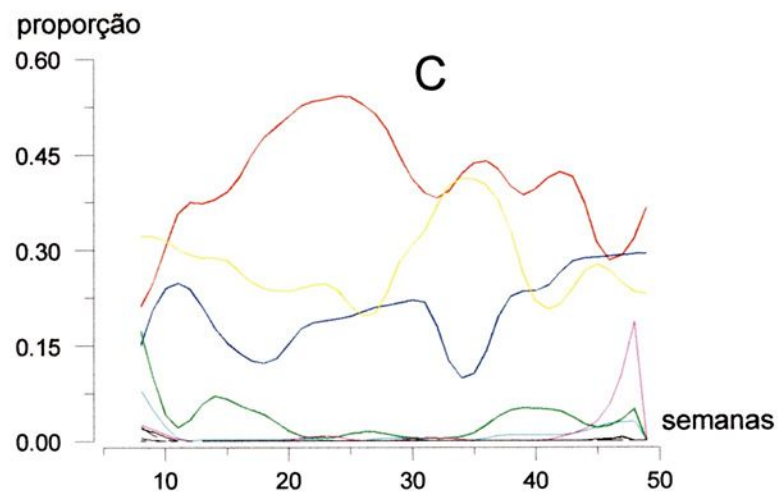
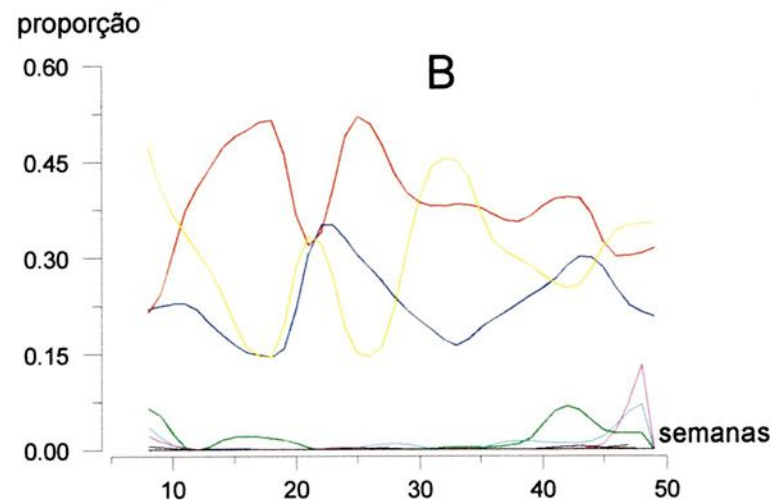
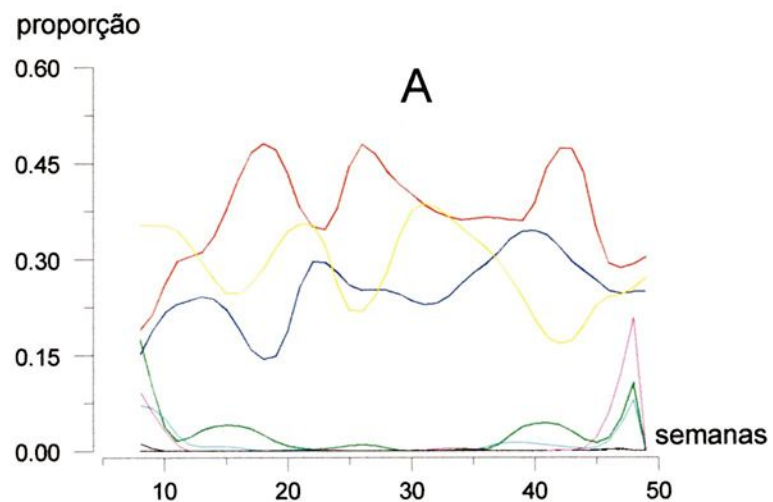


Figura 34: Mortalidade de fêmeas com dados alisados, em proporção (ordenada), ao longo das semanas (abscissa), da linhagem CP a 25°C. Réplicas CP1(A), CP2(B), CP3(C), 3 dias (vermelho), 5(azul), 7(amarelo), 10(verde), 12(azul cian), 14(lilás) e demais em preto.

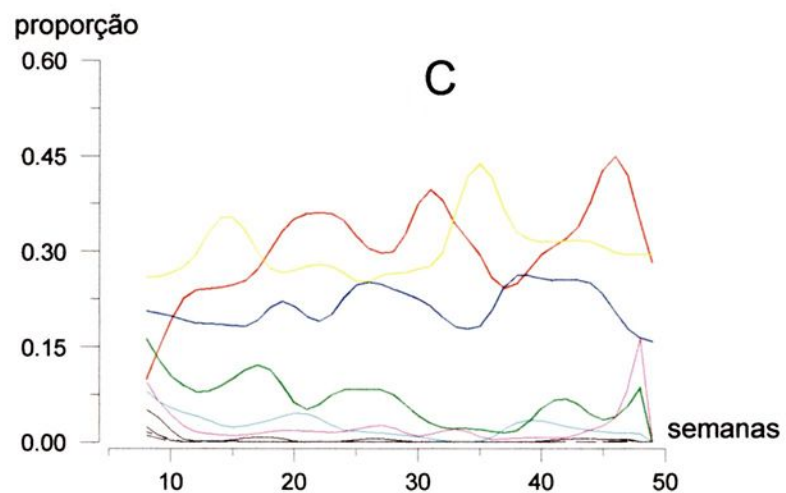
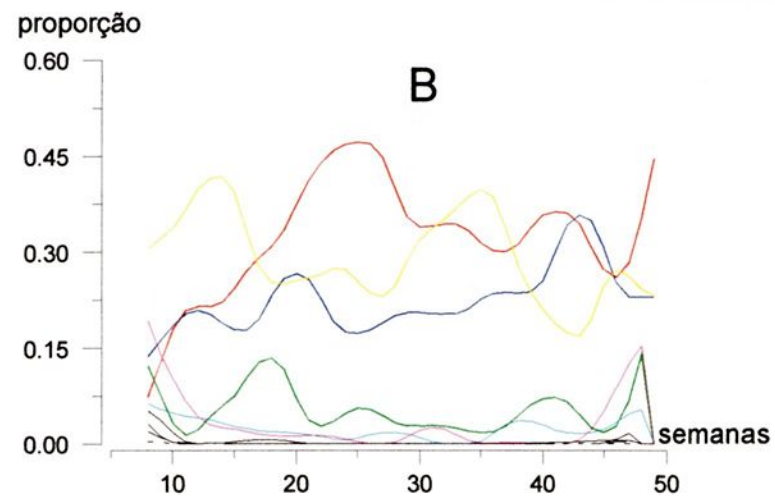
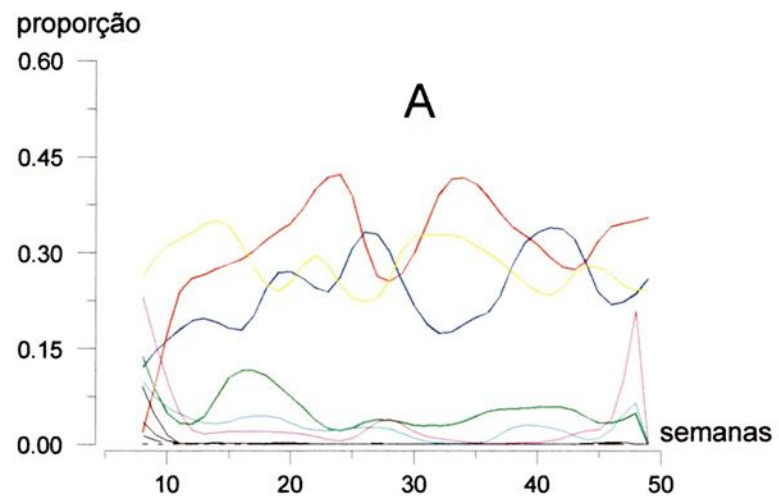


Figura 35: Mortalidade de fêmeas, com dados alisados, em proporção (ordenada), ao longo das semanas (abscissa), da linhagem BG a 25°C. Réplicas BG1(A), BG2(B), BG3(C), 3 dias (vermelho), 5(azul), 7(amarelo), 10(verde), 12(azul cian), 14(liás) e demais em preto.

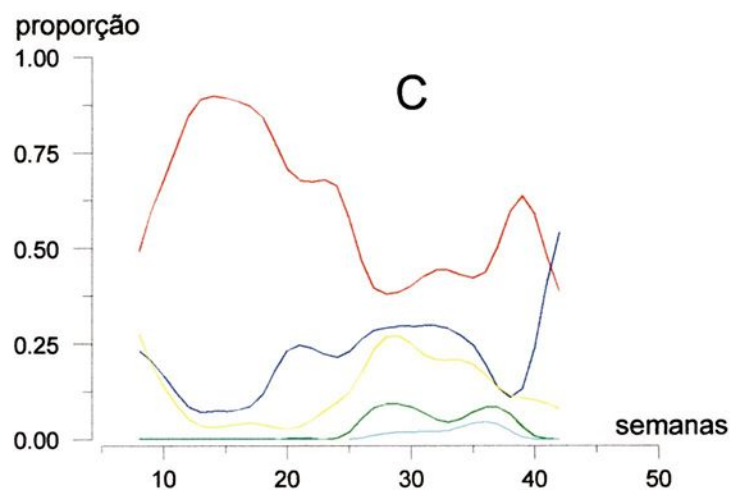
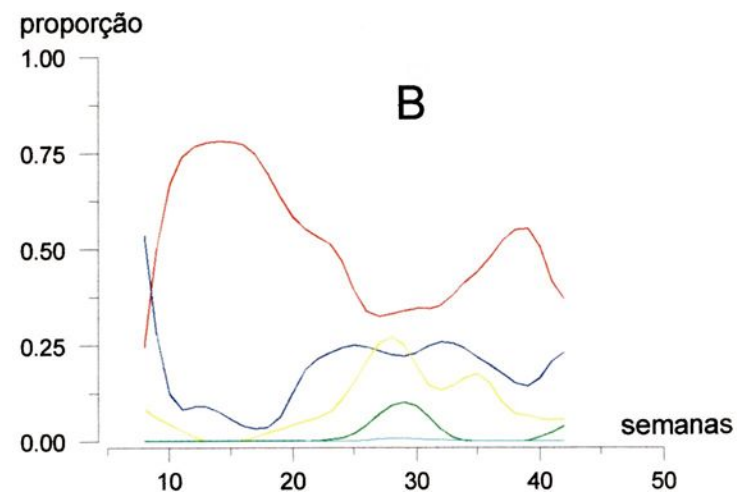
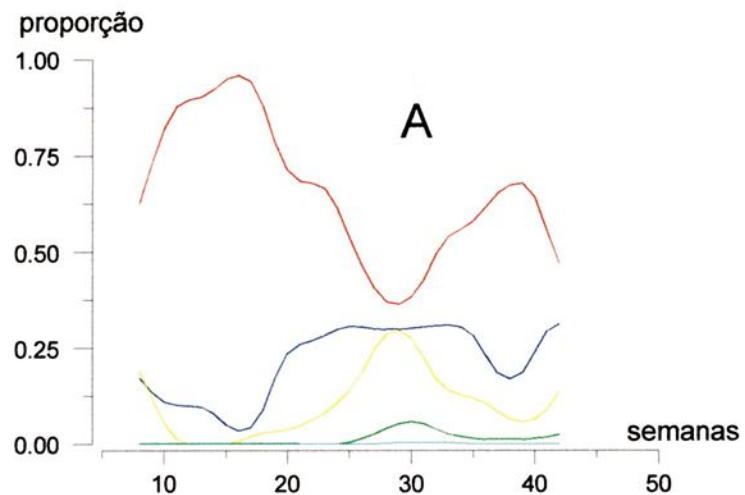


Figura 36: Mortalidade de machos com dados alisados, em proporção (ordenada), ao longo das semanas (abscissa), da linhagem SR a 20°C. Réplicas SR4(A), SR5(B), SR6(C), 3 dias (vermelho), 5(azul), 7(amarelo), 10(verde) e 12(azul cian).

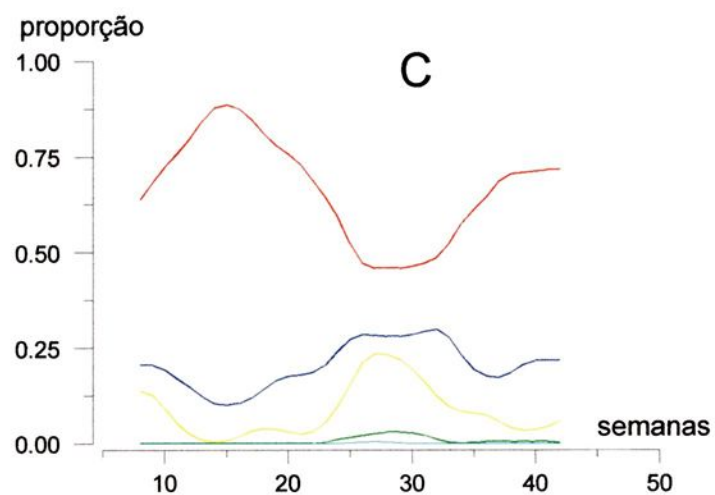
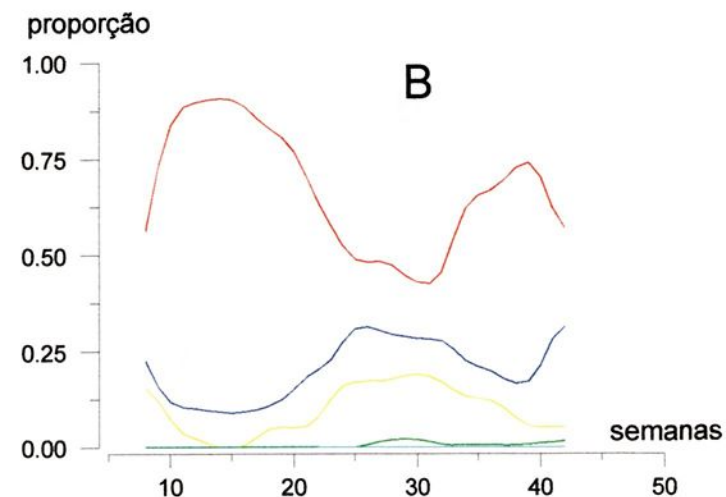
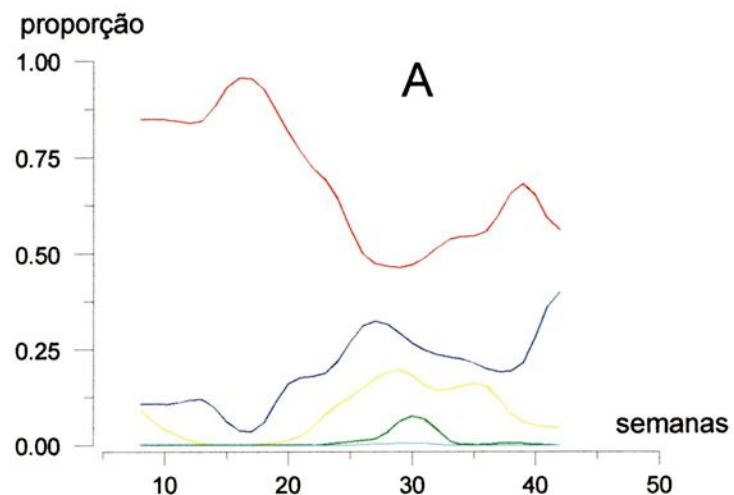


Figura 37: Mortalidade de machos com dados alisados, em proporção (ordenada), ao longo das semanas (abscissa), da linhagem R4 a 20°C. Réplicas R44(A), R45(B), R46(C), 3 dias (vermelho), 5(azul), 7(amarelo), 10(verde) e 12(azul cian).

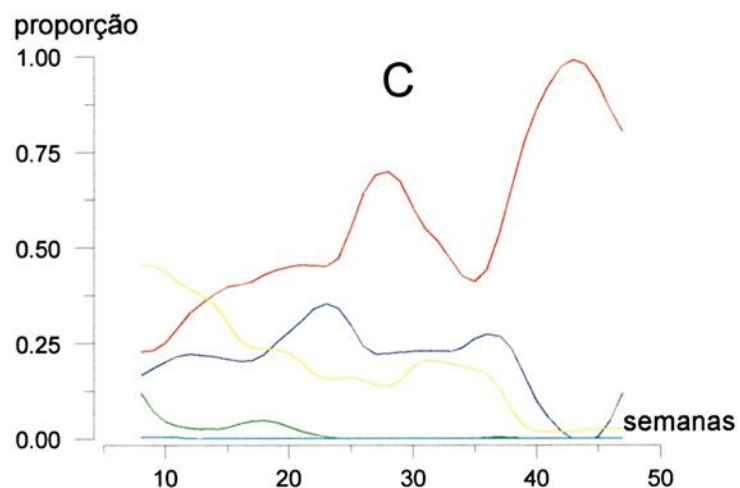
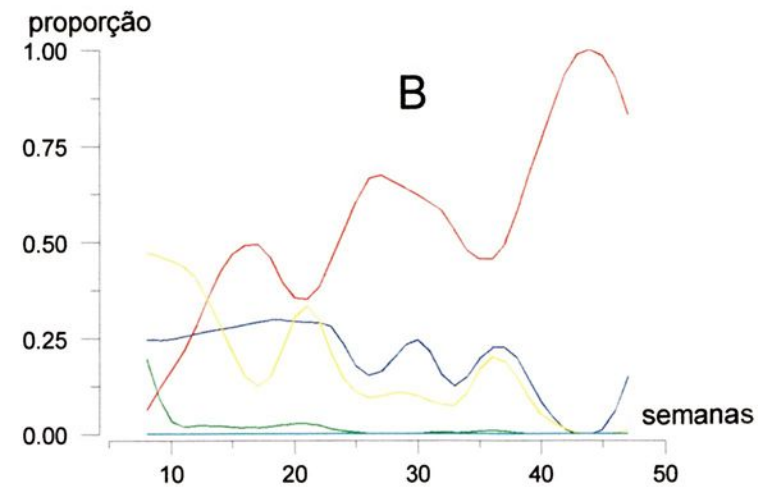
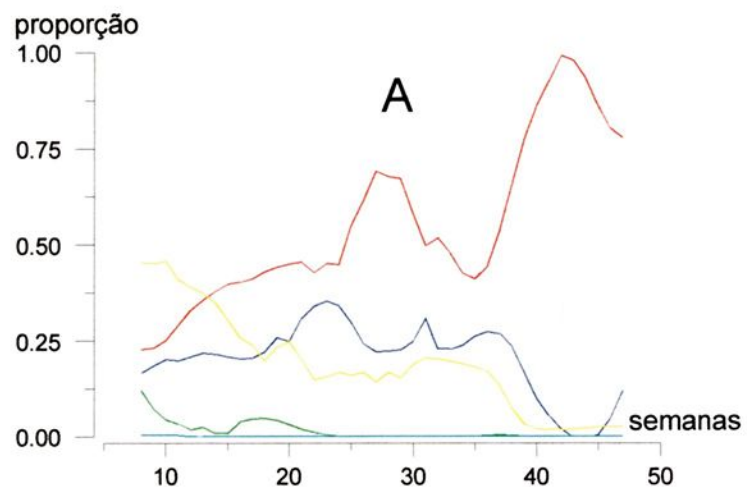


Figura 38: Mortalidade de machos com dados alisados, em proporção (ordenada), ao longo das semanas (abscissa), da linhagem CP a 20°C. Réplicas CP4(A), CP5(B), CP6(C), 3 dias (vermelho), 5(azul), 7(amarelo), 10(verde) e 12(azul cian).

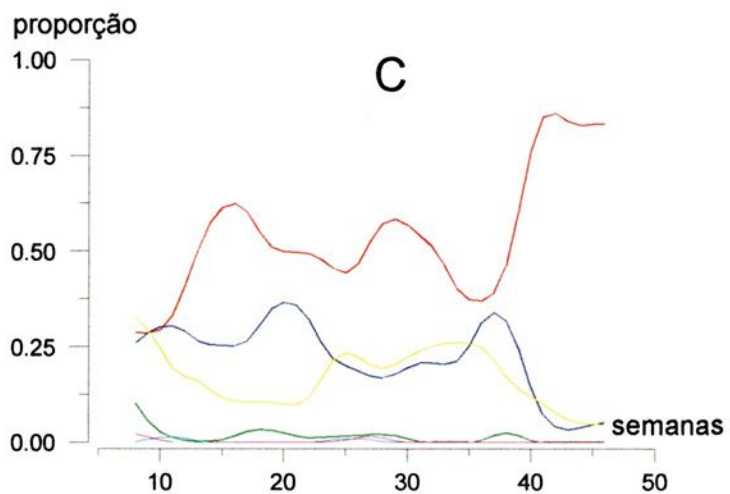
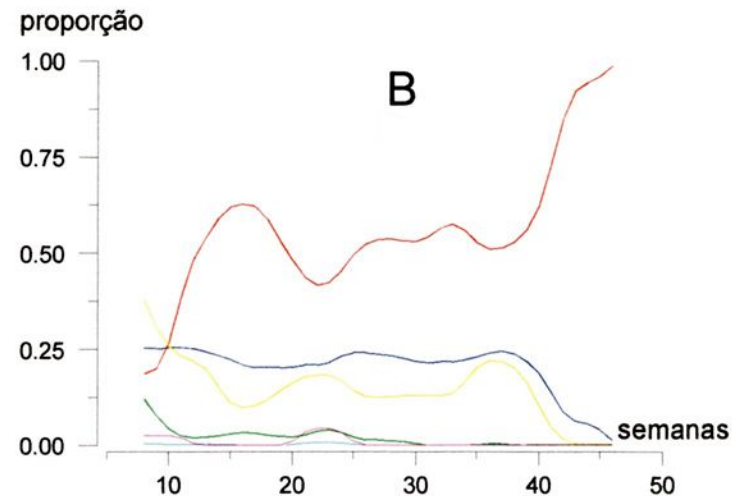
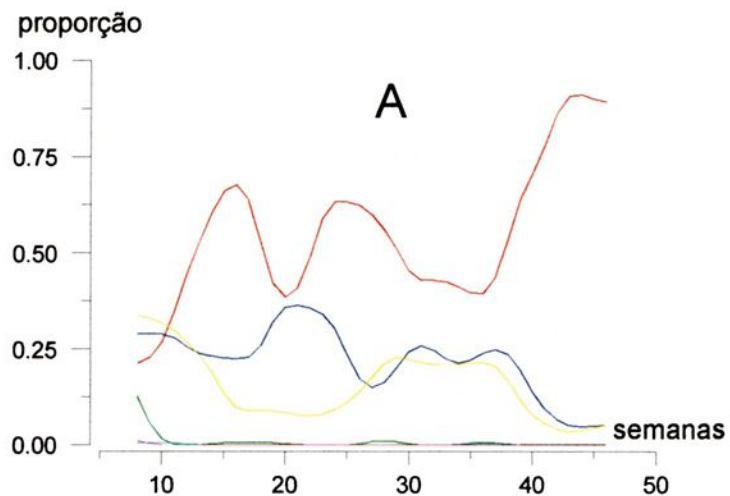


Figura 39: Mortalidade de machos com dados alisados, em proporção (ordenada), ao longo das semanas (abscissa), da linhagem BG a 20°C. Réplicas BG4(A), BG5(B), BG6(C), 3 dias (vermelho), 5(azul), 7(amarelo), 10(verde), 12(azul cian), e 14(lilás).

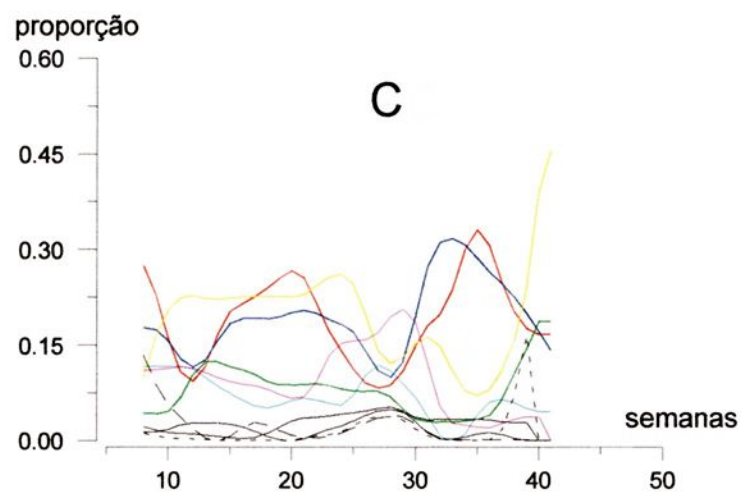
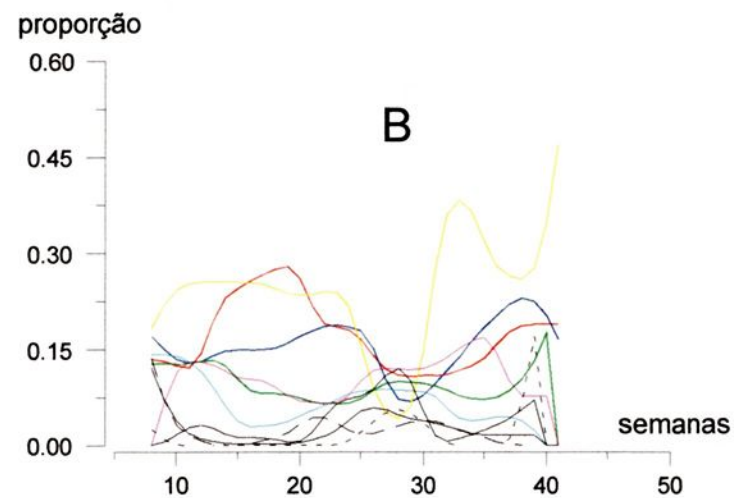
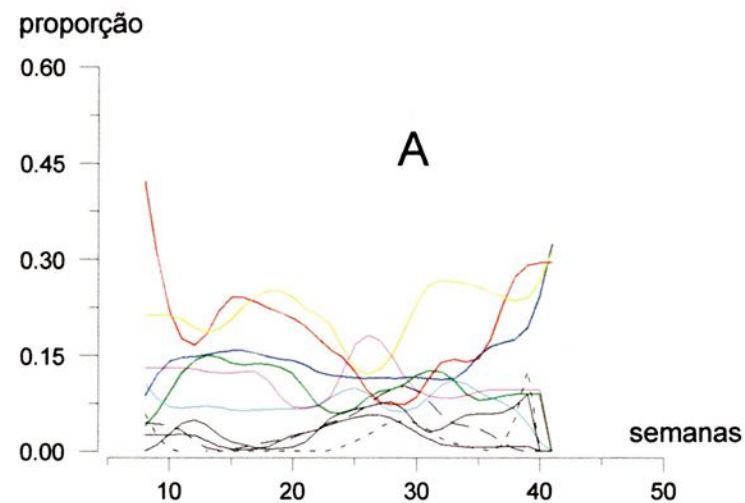


Figura 40: Mortalidade de fêmeas com dados alisados, em proporção (ordenada), ao longo das semanas (abscissa), da linhagem SR a 20°C. Réplicas SR4(A), SR5(B), SR6(C), 3 dias (vermelho), 5(azul), 7(amarelo), 10(verde), 12(azul ciano), 14(lilás) e demais em preto.

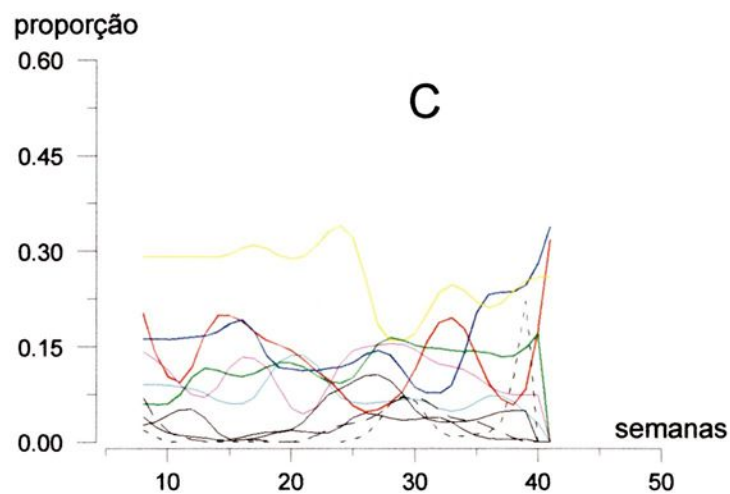
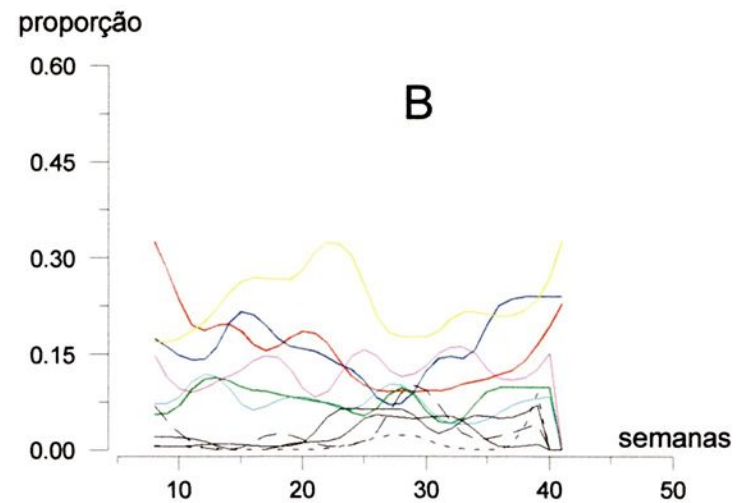
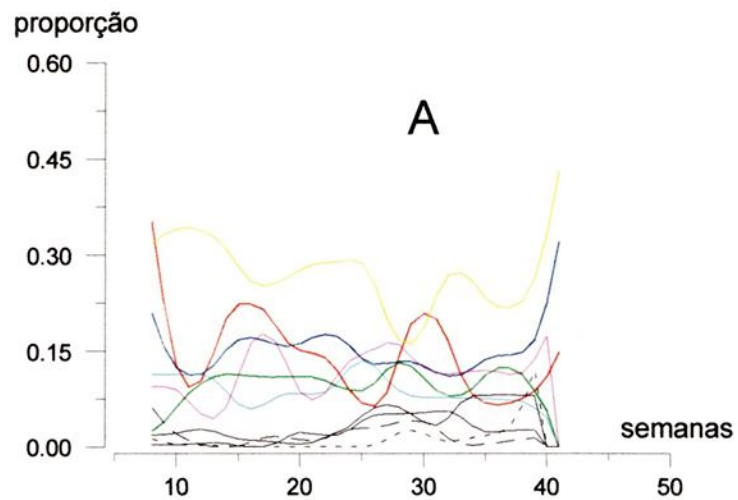


Figura 41: Mortalidade de fêmeas com dados alisados, em proporção (ordenada), ao longo das semanas (abscissa), da linhagem R4 a 20°C. R44(A), R45(B), R46(C), 3 dias (vermelho), 5(azul), 7(amarelo), 10(verde), 12(azul ciano), 14(lilás) e demais em preto.

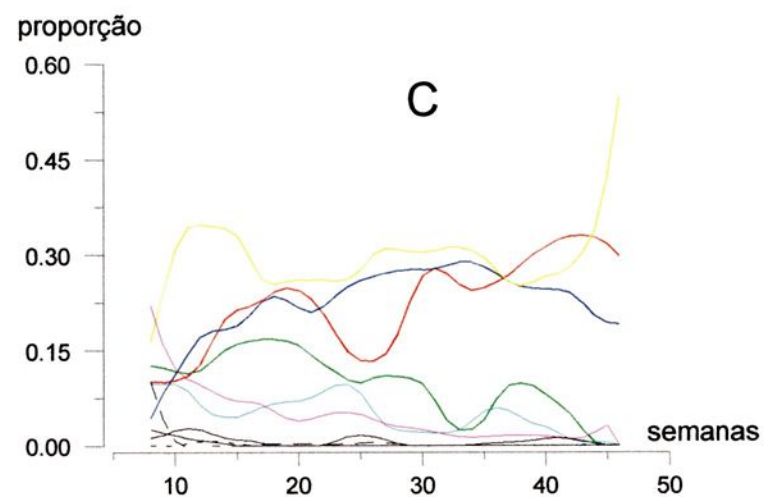
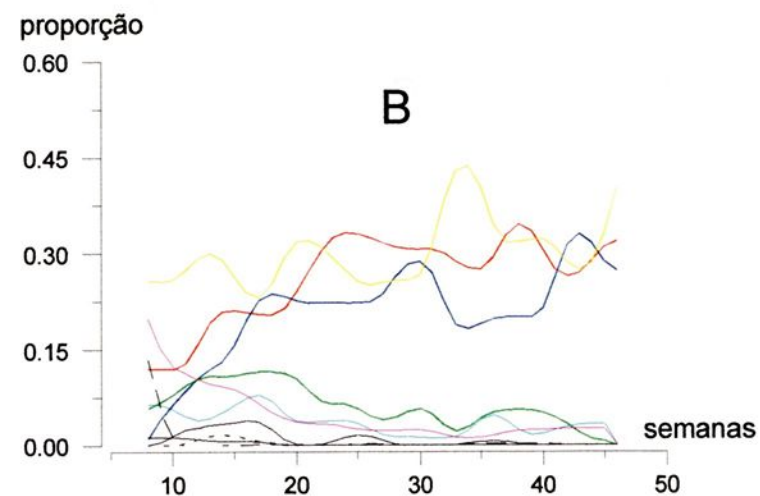
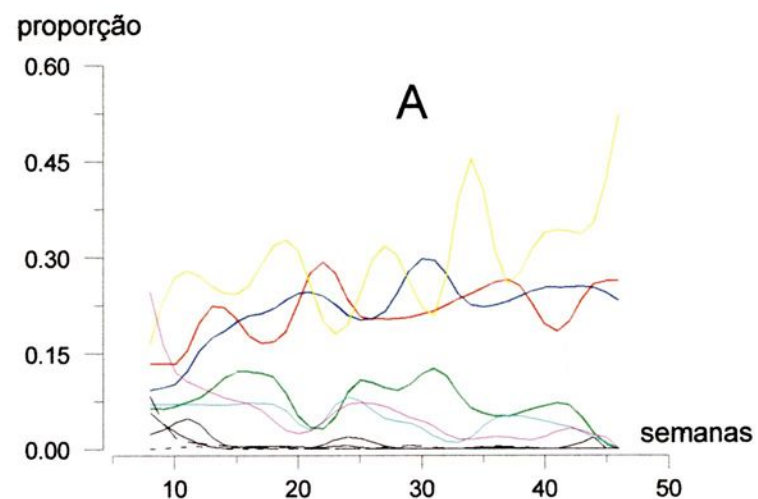


Figura 42: Mortalidade de fêmeas com dados alisados, em proporção (ordenada), ao longo das semanas (abscissa), da linhagem CP a 20°C. Réplicas CP4(A), CP5(B), CP6(C), 3 dias (vermelho), 5(azul), 7(amarelo), 10(verde), 12(azul cian), 14(lilás) e demais em preto.

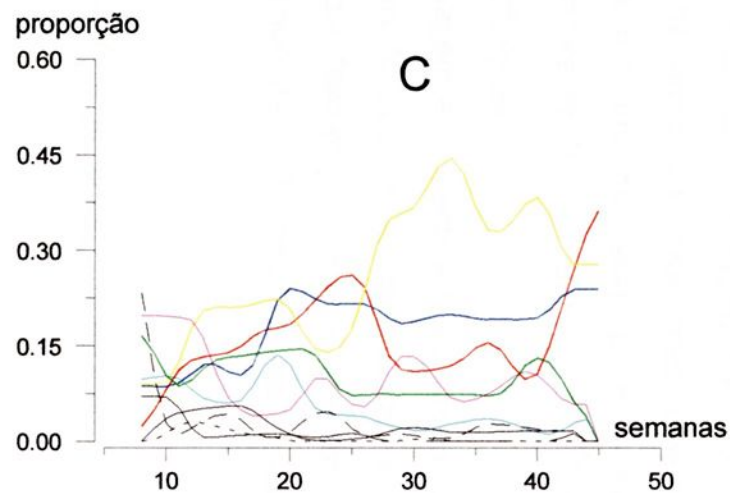
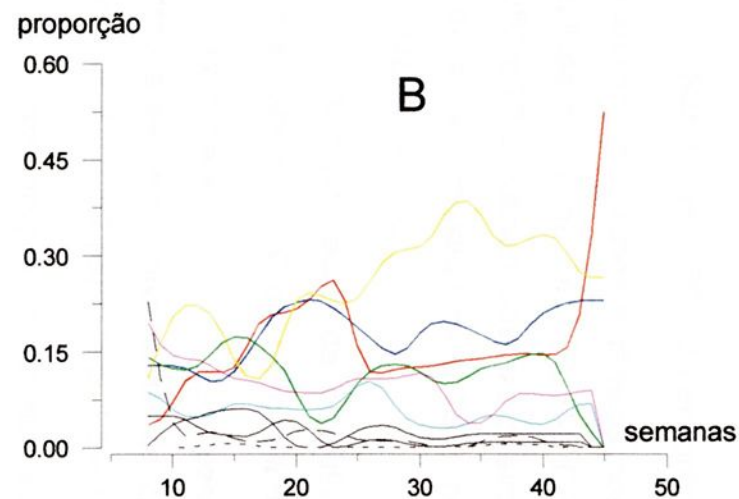
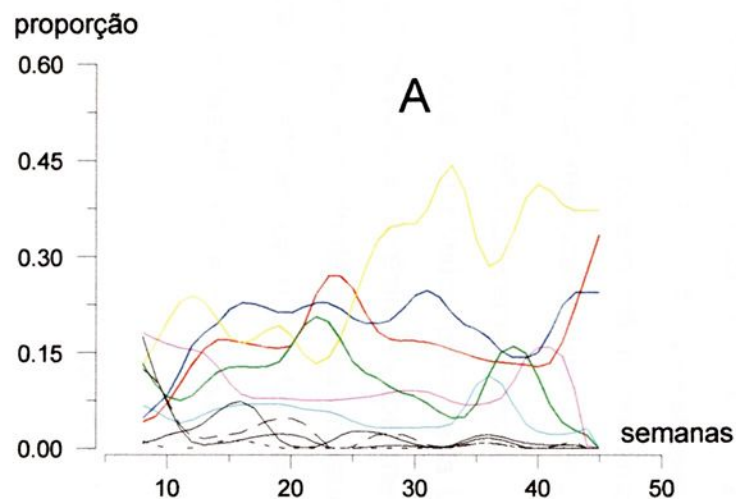


Figura 43: Mortalidade de fêmeas com dados alisados, em proporção (ordenada), ao longo das semanas (abscissa), da linhagem BG a 20°C. Réplicas BG4(A), BG5(B), BG6(C), 3 dias (vermelho), 5(azul), 7(amarelo), 10(verde), 12(azul ciano), 14(lilás) e demais em preto.

III.4. Produtividade nos três censos semanais

Nas Tabelas 29 e 30 encontram-se os valores médios e os erros padrões da produção de machos e fêmeas nos censos das 2^{as}, 4^{as} e 6^{as} feiras, para as 3 réplicas das linhagens SR, R4, CP e BG, respectivamente nas temperaturas de 25°C e 20°C. Observa-se nas quatro linhagens que os números médios de machos e de fêmeas produzidos a 25°C nos 3 dias de censo, são maiores do que os produzidos a 20°C.

A comparação da produtividade média de machos das 2^{as} feiras, na temperatura de 25°C em relação à de 20°C é 2,5 vezes maior para a linhagem BG, 1,7 vezes para CP e 1,5 vezes para SR e R4. Para as 4^{as} e 6^{as} feiras a relação passa a ser, respectivamente, de 2,4 e 3,0 vezes para a linhagem BG, 2,0 e 2,1 para CP, 1,6 e 1,7 para R4 e, 1,5 e 1,6 vezes para a linhagem SR.

A comparação do número médio de fêmeas produzidas às 2^{as} e 4^{as} feiras, à temperatura de 25°C em relação à 20°C, é de 2,6 vezes mais para a linhagem BG, 2,3 vezes para CP, 2,2 (2^{as} feiras) e 2,3 (4^{as} feiras) para R4, e 2,0 vezes para a linhagem SR. Às 6^{as} feiras, foram produzidas 2,7 vezes mais fêmeas a 25°C para a linhagem R4, 2,5 vezes para BG, e 2,3 vezes para as linhagens CP e SR.

Na Tabela 31 são apresentados os valores dos quocientes número médio de machos pelo número médio de fêmeas, nas duas temperaturas, notando-se que a produção de machos é maior à temperatura de 20°C do que a 25°C, com exceção da linhagem BG nos censos das 4^{as} e 6^{as} feiras.

Uma vez obtidos para cada linhagem e respectiva temperatura, os valores relativos para as 3 réplicas experimentais, foi possível ajustar aos dados um modelo linear multivariado de análise de variância "two-way" de efeitos fixos com interação, para os vetores de respostas consistindo de p=3 componentes, referentes aos censos das 2^{as}, 4^{as} e 6^{as} feiras :

$$x_{lkr} = \mu + \tau_l + \beta_k + \gamma_{lk} + \varepsilon_{lkr}$$

μ : média geral comum a todas as observações

τ_l : é o efeito temperatura, $l = 1, \dots, g$;

β_k : é o efeito linhagem, $k = 1, 2, \dots, b$;

γ_{lk} : é a interação temperatura versus linhagem;

ε_{lkr} : é o erro casual não observável, $r = 1, 2, \dots, n$.

No presente caso $g=2$ referindo-se às temperaturas de 25° e 20°C, $b=4$ que corresponde às linhagens SR, R4, CP e BG, e $n=3$ para as réplicas.

Na Tabela 32 são apresentados os resultados da análise de variância multivariada, para comparação dos vetores de médias dos valores relativos, dos três censos, nas duas temperaturas e quatro linhagens.

Observa-se pelos resultados, os efeitos significativos da temperatura, da linhagem e da interação temperatura versus linhagem, qualquer que seja o critério estatístico escolhido. Os desdobramentos para localização das diferenças significativas entre médias através de comparações múltiplas duas a duas, foram realizados via intervalos de Bonferroni, para os quais os intervalos de confiança para o efeito da temperatura são dados por:

$$(\bar{x}_{l \cdot i} - \bar{x}_{m \cdot i}) \pm t_v \frac{\alpha}{pg(g-1)} \sqrt{\frac{2E_{ii}}{vbn}}$$

onde E_{ii} são os valores correspondentes da diagonal principal da matriz de soma de quadrados e produtos cruzados residuais. Para o conjunto de dados em análise tem-se:

$$g = 2; p = 3; n = 3; b = 4; v = gb(n-1) = 16; pg(g-1) = 6; vbn = 192.$$

$$\text{Para } \alpha=0,05, t_v = 2,12 \text{ e } DMS = t_v \frac{\alpha}{pg(g-1)} \sqrt{\frac{2E_{ii}}{vbn}} = 1,80 \times 10^{-3} \times \sqrt{E_{ii}}.$$

Analogamente os intervalos de $(1-\alpha)\%$ de confiança de Bonferroni, para as comparações entre linhagens são dados por:

$$(\bar{x}_{\cdot ki} - \bar{x}_{\cdot qi}) \pm t_v \frac{\alpha}{pb(b-1)} \sqrt{\frac{2E_{ii}}{vgn}}$$

Fazendo a substituição dos valores tem-se: $vgn = 96$; $pb(b-1) = 36$. Para $\alpha=0,05$, $t_v = 2,12$ e o $DMS = 4,25 \times 10^{-4} \times \sqrt{E_{ii}}$.

O maior valor obtido para $\sqrt{E_{ii}}$ é 0,33, fornecendo para comparações de temperatura $DMS_{max} = 5,94 \times 10^{-4}$, e para as comparações entre linhagens $DMS_{max} = 1,4 \times 10^{-4}$.

As diferenças de médias para detecção dos efeitos temperatura e linhagem são obtidas a partir da Tabela 31. Em valor absoluto essas diferenças são todas maiores que os respectivos valores de DMS_{max} , com exceção da linhagem BG para o efeito temperatura às 4^{as} feiras, e entre as linhagens CP e BG às 4^{as} feiras, e SR e BG às 6^{as} feiras, para o efeito linhagem na temperatura de 25°C. A conclusão é de que os valores relativos são diferentes nas diferentes temperaturas, e também são diferentes nas diferentes linhagens.

Tabela 29: Produtividade média ($\bar{X} \pm S_x$) para machos e fêmeas nos censos das 2^{as}, 4^{as} e 6^{as} feiras das populações mantidas à temperatura de 25°C.

Dias		2 ^{as} feiras	4 ^{as} feiras	6 ^{as} feiras	2 ^{as} feiras	4 ^{as} feiras	6 ^{as} feiras
Linh.	N	$\bar{X} \pm S_x$	$\bar{X} \pm S_x$	$\bar{X} \pm S_x$	$\bar{X} \pm S_x$	$\bar{X} \pm S_x$	$\bar{X} \pm S_x$
Machos					Fêmeas		
SR1	36	358,4 ± 19,8	229,8 ± 12,1	242,9 ± 13,9	199,3 ± 11,4	119,7 ± 8,6	140,8 ± 10,5
SR2	36	392,9 ± 20,0	225,6 ± 8,8	247,2 ± 14,0	202,4 ± 13,0	127,1 ± 8,0	144,3 ± 11,0
SR3	36	396,4 ± 20,3	233,0 ± 12,2	261,9 ± 14,8	217,1 ± 11,6	123,5 ± 7,6	144,4 ± 10,0
Média		379,2 ± 11,5	229,5 ± 6,3	250,7 ± 8,1	206,2 ± 6,9	123,4 ± 4,6	143,2 ± 6,0
R41	36	364,9 ± 19,9	226,0 ± 10,3	258,7 ± 15,0	242,4 ± 13,4	140,9 ± 7,4	172,0 ± 8,9
R42	36	358,4 ± 19,7	222,9 ± 13,2	261,0 ± 13,9	230,7 ± 12,2	143,4 ± 8,4	171,7 ± 8,9
R43	36	368,4 ± 22,7	211,1 ± 10,0	257,6 ± 17,2	238,3 ± 14,0	141,9 ± 7,9	165,9 ± 8,7
Média		363,9 ± 12,0	220,0 ± 6,4	259,1 ± 8,8	237,1 ± 7,6	142,0 ± 4,5	169,8 ± 5,0
CP1	43	437,1 ± 24,0	264,2 ± 17,1	320,8 ± 18,7	278,8 ± 14,8	165,0 ± 10,9	170,6 ± 10,7
CP2	43	424,2 ± 23,5	249,5 ± 13,0	304,8 ± 16,5	268,4 ± 13,9	157,0 ± 9,0	157,2 ± 9,5
CP3	43	370,7 ± 23,7	234,0 ± 14,0	282,4 ± 19,2	222,9 ± 13,4	145,4 ± 9,7	159,1 ± 10,5
Média		410,7 ± 13,7	249,2 ± 8,5	302,7 ± 10,5	256,7 ± 8,1	155,8 ± 5,7	162,3 ± 5,9
BG1	43	368,7 ± 23,2	240,9 ± 16,0	280,8 ± 21,9	261,3 ± 17,1	158,1 ± 10,9	162,2 ± 11,0
BG2	43	374,0 ± 23,9	246,5 ± 15,7	300,2 ± 18,6	259,3 ± 16,2	156,9 ± 9,1	164,2 ± 10,0
BG3	43	327,7 ± 20,4	221,6 ± 15,6	275,5 ± 19,8	235,4 ± 15,0	136,0 ± 9,5	158,7 ± 2,4
Média		356,8 ± 13,0	236,3 ± 9,1	285,5 ± 11,6	252,0 ± 9,3	150,3 ± 5,7	161,7 ± 6,4

Tabela 30: Produtividade média ($\bar{X} \pm S_x$) para machos e fêmeas nos censos das 2^{as}, 4^{as} e 6^{as} feiras das populações mantidas à temperatura de 20° C.

Dias		2 ^{as} feiras	4 ^{as} feiras	6 ^{as} feiras	2 ^{as} feiras	4 ^{as} feiras	6 ^{as} feiras
Linh.	N	$\bar{X} \pm S_x$	$\bar{X} \pm S_x$	$\bar{X} \pm S_x$	$\bar{X} \pm S_x$	$\bar{X} \pm S_x$	$\bar{X} \pm S_x$
Machos					Fêmeas		
SR4	35	268,7 ± 16,2	168,5 ± 12,9	174,4 ± 11,8	112,6 ± 13,1	68,8 ± 10,1	69,9 ± 8,1
SR5	35	255,7 ± 18,0	144,1 ± 11,3	162,4 ± 11,5	104,1 ± 14,3	57,7 ± 6,9	62,6 ± 6,2
SR6	35	244,6 ± 16,2	141,0 ± 12,3	149,0 ± 11,3	96,1 ± 12,1	57,2 ± 8,0	57,7 ± 7,3
Média		256,3 ± 9,7	151,2 ± 7,0	161,9 ± 6,6	104,3 ± 7,6	61,2 ± 4,9	63,4 ± 4,2
R44	35	243,1 ± 16,4	140,4 ± 9,9	146,2 ± 8,7	106,9 ± 10,7	59,3 ± 6,2	61,3 ± 5,9
R45	35	251,5 ± 18,5	137,4 ± 10,3	158,4 ± 9,6	111,4 ± 11,8	63,6 ± 7,4	64,6 ± 6,3
R46	35	229,4 ± 14,9	127,6 ± 9,1	141,1 ± 7,8	107,1 ± 10,7	63,6 ± 7,5	62,3 ± 5,7
Média		241,3 ± 9,6	135,1 ± 5,6	148,6 ± 5,0	108,5 ± 6,4	62,2 ± 4,1	62,7 ± 3,4
CP4	40	248,2 ± 20,5	133,6 ± 10,5	145,4 ± 10,8	114,2 ± 11,7	68,7 ± 7,2	68,5 ± 5,5
CP5	40	236,2 ± 20,3	129,5 ± 11,5	143,8 ± 11,4	110,1 ± 10,4	68,0 ± 6,6	71,7 ± 5,8
CP6	40	223,4 ± 18,1	118,5 ± 10,2	134,9 ± 10,5	107,4 ± 11,8	66,1 ± 5,8	67,6 ± 5,8
Média		235,9 ± 11,4	127,2 ± 6,2	141,4 ± 6,3	110,6 ± 6,5	67,6 ± 3,8	69,3 ± 3,3
BG4	39	146,4 ± 12,5	96,7 ± 8,8	96,3 ± 8,6	104,8 ± 8,8	62,5 ± 5,7	65,7 ± 6,4
BG5	39	151,3 ± 13,4	98,8 ± 9,2	106,4 ± 9,2	99,0 ± 8,7	63,3 ± 6,4	74,8 ± 7,5
BG	39	128,7 ± 13,6	82,5 ± 7,2	85,4 ± 6,7	89,7 ± 11,3	50,5 ± 5,7	52,4 ± 5,2
Média		141,9 ± 7,6	92,7 ± 4,9	96,0 ± 4,8	97,8 ± 5,6	58,8 ± 3,4	64,3 ± 3,7

Tabela 31: Valores relativos da produtividade média de machos em relação a fêmeas nos censos das 2^{as}, 4^{as} e 6^{as} feiras das populações mantidas nas duas temperaturas.

Temperatura	Linhagem	Censos		
		2 ^{as} feiras	4 ^{as} feiras	6 ^{as} feiras
25°C	SR	1,8	1,8	1,7
	R4	1,5	1,5	1,5
	CP	1,6	1,6	1,8
	BG	1,4	1,6	1,7

20°C	SR	2,5	2,5	2,5
	R4	2,2	2,2	2,4
	CP	2,1	1,9	2,0
	BG	1,5	1,6	1,5

Tabela 32: ANOVA multivariada para valores relativos da produtividade média de machos em relação a fêmeas.

Fonte de Variação	Critério	Teste	Distribuição F	GL	Nível Descritivo P
Temperatura	Wilk's	0,03	143,69	(3;14)	0,000
	Lawley-Hotelling	30,79	143,69	(3;14)	0,000
	Pillai's	0,96	143,69	(3;14)	0,000
	Roy's	30,79			
Linhagem	Wilk's	0,01	20,87	(9;34)	0,000
	Lawley-Hotelling	36,87	51,89	(9;38)	0,000
	Pillai's	1,59	6,06	(9;38)	0,000
	Roy's	35,27			
Interação (Temp. x Linh.)	Wilk's	0,02	13,24	(9;34)	0,000
	Lawley-Hotelling	19,38	27,27	(9;38)	0,000
	Pillai's	1,44	4,96	(9;38)	0,000
	Roy's	18,39			

III.5. Fêmeas reprodutivas por classe etária

Com o final do período de manutenção das populações experimentais e estudo da estrutura etária, foi planejado um experimento para o dia do descarte das populações CP e BG, utilizando-se as fêmeas marcadas que foram colocadas individualmente em tubos de excursão. O objetivo foi verificar o número de fêmeas reprodutivas por classe etária, isto é, as fêmeas que produziram larvas.

O número de moscas com 3, 5, 7, ... dias de idade, constitui uma amostra populacional no momento do descarte, e o tamanho é uma variável aleatória, que nem sempre é o desejado, mas sim o que existe naquele momento, impondo de certa forma restrições em relação ao tamanho da amostra de fêmeas reprodutivas da população. As moscas com zero dias de idade, correspondem àquelas que ainda não foram marcadas com tinta e são oriundas das garrafas que contêm a parcela jovem da população. No dia do censo, o número de fêmeas jovens a ser introduzido na população é grande, e o que se fez foi tomar uma amostra aleatória de 150 moscas. Deve-se lembrar aqui que o processo de nascimento e morte nestas populações é discreto, isto é, considera-se nascimentos e mortes ocorrendo somente no momento do censo, e que portanto o conjunto de fêmeas da classe zero dias, apresenta indivíduos cuja idade varia de zero a três dias.

Encontram-se na Tabela 33, o número de fêmeas de cada grupo de idade que foram colocadas em tubos de excursão, o número e percentagem de fêmeas reprodutivas de cada faixa de idade, para as populações das duas linhagens mantidas às temperaturas de 25°C e 20°C. Observa-se dos dados que a partir da faixa de 14 dias de idade, o número de moscas é muito reduzido, com exceção da linhagem CP com 21 dias à temperatura de 20°C, e afirmações estatísticas que se façam com os dados acima da idade de 14 dias, devem ser vistas com reserva. Com zero dias de idade verifica-se um percentual muito pequeno de fêmeas reprodutivas em ambas as linhagens nas duas temperaturas, pois se de fato as moscas tivessem zero dias, o esperado seria 0% de fêmeas reprodutivas. À temperatura de 25°C, a linhagem CP apresenta nas faixas de 3, 5, 7 dias de idade, um número razoável de moscas, sendo que das moscas com 3 dias de idade, 78,34% foram reprodutivas, e das de 5 e 7 dias apenas 36,27% e 36,58% respectivamente. Na linhagem BG, as

faixas etárias de 3 e 5 dias apresentam números razoáveis de moscas, e verificou-se que 95,23% com 3 dias e 40,98% das com 5 dias eram reprodutivas.

À temperatura de 20°C, percebe-se que em ambas as linhagens, há um conjunto maior de faixa de idade participando intensamente do processo reprodutivo, por exemplo para a linhagem CP com idade de 21 dias, das 36 fêmeas presentes, 12 eram reprodutivas. Vê-se também que as fêmeas mais reprodutivas foram as de idade até 12 dias para a linhagem CP, e as de até 14 dias para a linhagem BG.

Na Tabela 34 são apresentados os mesmos elementos da Tabela 33, mas os percentuais de fêmeas reprodutivas de cada grupo de idade foi calculado em relação ao número total de fêmeas reprodutivas. Observa-se à 25°C, independentemente da idade, que a linhagem CP apresentou 37,07% de fêmeas reprodutivas e, BG 50,87%. Considerando em ambas as linhagens as faixas de idade até 7 dias, verifica-se que o percentual em relação ao total de casos positivos, em CP é de 98,47% e, em BG 98,29%. À temperatura de 20°C, independentemente da idade, a linhagem CP apresentou 17,85% de fêmeas reprodutivas e BG 18,63%. Agora acumulando os grupos de idade até 14 dias, verifica-se que em relação ao total de casos positivos, em CP tem-se 89,38% e em BG 99,12%.

Desse modo verifica-se que do total de fêmeas, o percentual de reprodutivas, independentemente da idade, é maior a 25°C do que a 20°C em ambas as linhagens. Observa-se também que a 25°C quem poderia contribuir mais para as próximas gerações são as fêmeas com 3, 5, 7 dias de idade, já a 20°C esta contribuição se dilui nas fêmeas com idade entre 3 e 14 dias de idade.



Tabela 33: Fertilidade (em tubos) para fêmeas da população no dia do descarte: frequência de moscas por idade, casos positivos registrados e percentual dentro de cada idade.

Temp.	Linh.	Dias										
		0	3	5	7	10	12	14	17	19	21	31
25° C	CP	150	157	102	82	12	12	----	2	1	----	8
	+	2	123	37	30	0	3	----	0	0	----	0
	%	1,00	78,34	36,27	36,58	0,00	25,00	----	0,00	0,00	----	0,00
	BG	150	210	61	11	16	9	----	3	----	----	----
	+	3	200	25	2	0	3	----	1	----	----	----
	%	2,00	95,23	40,98	18,18	0,00	33,33	----	33,33	----	----	----
20° C	CP	150	143	149	112	20	16	4	1	2	36	----
	+	3	13	42	32	4	7	0	0	0	12	----
	%	2,00	9,09	28,19	28,57	20,00	43,75	0,00	0,00	0,00	33,33	----
	BG	150	133	104	37	56	29	99	2	2	----	----
	+	8	24	20	2	16	4	39	1	0	----	----
	%	5,33	18,04	19,23	5,40	28,57	13,79	39,39	50,00	0,00	----	----

Tabela 34: Fêmeas da população no dia do descarte: frequência de moscas por idade, percentual em relação ao total de moscas, casos positivos e percentual em relação ao total de casos positivos.

Temp.	Linh.	Dias										
		0	3	5	7	10	12	14	17	19	21	31
25°C	CP	150	157	102	82	12	12	----	2	1	----	8
	+	2	123	37	30	0	3	----	0	0	----	0
	%	1,02	63,08	18,98	15,38	0,00	1,53	----	0,00	0,00	----	0,00
	BG	150	210	61	11	16	9	----	3	----	----	----
	+	3	200	25	2	0	3	----	1	----	----	----
	%	1,28	85,47	10,68	0,85	0,00	1,28	----	0,43	----	----	----
20°C	CP	150	143	149	112	20	16	4	1	2	36	----
	+	3	13	42	32	4	7	0	0	0	12	----
	%	2,65	11,51	37,17	28,32	3,54	6,19	0,00	0,00	0,00	10,62	----
	BG	150	133	104	37	56	29	99	2	2	----	----
	+	8	24	20	2	16	4	39	1	0	----	----
	%	7,01	21,05	17,54	1,75	14,03	3,51	34,21	0,88	0,00	----	----

III.6. Longevidade das moscas, em populações e em tubos

Tratar-se-á aqui da longevidade em populações experimentais, sob condições de competição intra-específica, ou pressões seletivas fortes, sendo os valores da longevidade média obtidos diretamente através dos dados considerando-se a estrutura etária, método de Tadei e Mourão (item II.4.4.), bem como a longevidade média estimada pelo método de Levene (item II.3.). Outra situação considerada é a longevidade obtida em condições ótimas, com e sem atividade reprodutiva, onde machos, fêmeas e casais são colocadas separadamente, em tubos de excursão.

Nas Tabelas 35 e 36 estão descritos os valores médios da longevidade para machos e fêmeas, obtidos diretamente das populações experimentais pelo método de Tadei e Mourão, respectivamente às temperaturas de 25°C e 20°C. Observa-se para machos a 25°C, que a longevidade média é dada pela ordem $SR > BG > R4 = CP$, com intervalo de variação das médias de 0,3 dias [(máximo - mínimo)=0,3 dias], e para 20°C a ordem é $BG > CP > SR > R4$, com variação de 1,3 dias [(máximo - mínimo)=1,3 dias]. Para fêmeas a 25°C a ordem é $SR > BG > R4 > CP$, variando de 1,5 dias [(máximo - mínimo)=1,5 dias], enquanto que a 20°C tem-se $SR > R4 > BG > CP$, com variação de 2,3 dias [(máximo - mínimo)=2,3 dias]. Verifica-se que à temperatura de 20°C, independentemente da linhagem, há um aumento na longevidade média de machos e fêmeas, de aproximadamente 35%.

Na Tabela 37 encontram-se descritos os resultados da análise de variância do ajuste de um modelo linear de dois fatores fixos, com interação, para detecção dos efeitos de temperatura e linhagem, aos dados das populações experimentais. Vê-se, que para machos, o único efeito presente é temperatura, sendo que a longevidade média a 20°C é 1,3 vezes maior do que a 25°C. Para fêmeas existem efeitos de temperatura, linhagem e da interação temperatura versus linhagem. Os desdobramentos para detecção dos efeitos presentes encontram-se na Tabela 38, onde são apresentadas as comparações múltiplas de Duncan. Verifica-se que para fêmeas a 25°C há quatro grupos, sendo $SR > BG > R4 > CP$, e a 20°C três grupos, $SR = R4 > BG > CP$. As comparações múltiplas de Tukey duas a duas para fêmeas em

cada linhagem (Tabela 39), para efeito temperatura, indicaram longevidade média significativamente maior a 20°C do que a 25°C.

A partir da formulação de Levene, com as devidas extensões para três transferências semanais, na Tabela 40 encontram-se os valores estimados para a longevidade média bruta a quando os valores da longevidade média m são fixados, e também são apresentados os valores do fator de correção $m-a$. Pode-se observar com estas simulações que a partir de $m=8$ dias, o fator de correção torna-se constante e igual a 1,7 dias. Sugere-se então correções para a estimativa da longevidade média m , quando se tem a estimativa da longevidade bruta a obtida através dos dados originais. Para $a=2$ dias o fator de correção é de 1,3 dias, para $2 < a < 5$ o fator é de 1,5 dias, para $5 \leq a < 8$ dias o fator é 1,6 dias e $8 \leq a \leq 25$ dias o fator de correção é de 1,7 dias.

Considerando o método de Tadei e Mourão (Tabelas 41 e 42), a longevidade média das fêmeas é dada pelos valores obtidos pela média ponderada das frequências relativas fr_i por faixa de idade, $\bar{x} = \sum_{i=1}^k x_i \times fr_i$, com x_i = idade em dias.

Para efeito de comparações, nestas Tabelas são apresentados os valores médios a , m e $\bar{x}$ de fêmeas, obtidos através dos dados originais das populações experimentais, bem como os erros $m-\bar{x}$ e $\bar{x}-a$, em valor absoluto, respectivamente para as temperaturas de 25°C e 20°C.

É importante observar que com as estimativas da longevidade média m pelo método de Levene, obteve-se longevidades médias muito próximas da longevidade real das fêmeas ($\bar{x}$), determinada através do conhecimento da estrutura etária da população.

Na Tabela 43 encontram-se descritos os valores de médias e erros padrões para a longevidade das moscas em condições ótimas, ou seja, sob pressão seletiva branda, quando machos, fêmeas e casais foram colocados separadamente em tubos de excursão. Observa-se que à temperatura de 25°C, na condição de um macho isolado por tubo, a relação de ordem da longevidade média é $CP > BG > R4 > SR$, e o intervalo de variação das médias é de 4,3 dias [(max-min)=4,3 dias]. A 20°C a relação é dada por $CP > BG = SR > R4$, com intervalo de variação de 4,4 dias [(max-min)=4,4 dias]. Para machos na condição de um casal por tubo, a

25°C a relação é CP>BG>R4>SR, com variação de 4,2 dias [(max-min)=4,2 dias] e, a 20°C a ordem é CP>BG>SR>R4 com variação de médias de 2,2 dias [(max-min)=2,2 dias]. Verifica-se que independentemente da linhagem, a 20°C na condição de um macho isolado por tubo, houve um aumento na longevidade média de 63,64%, e na condição de um casal por tubo o aumento da longevidade média de machos foi de 97,90%.

Nas comparações de machos isolados versus acasalados à temperatura de 25°C, independentemente da linhagem, os primeiros apresentaram longevidade média 1,37 vezes maior que os últimos. Na temperatura de 20°C os machos isolados apresentaram longevidade média apenas 1,10 vezes maior que os machos acasalados.

Na condição de uma fêmea isolada por tubo, a 25°C tem-se a relação CP>BG>SR>R4, com intervalo de variação das médias de 10,9 dias [(max-min)=10,9 dias] e, a 20°C, SR>CP>R4>BG, com intervalo de variação de 2,5 dias [(max-min)=2,5 dias]. Para fêmeas na condição de um casal por tubo, a 25°C a ordem é dada por BG>CP>SR>R4, com variação de médias de 12,7 dias [(max-min)=12,7 dias] e, a 20°C a relação é dada por SR>BG>CP>R4, com intervalo de variação de 4,6 dias [(max-min)=4,6 dias]. Verifica-se através dos dados, que independentemente de linhagem, houve aumento da longevidade média das fêmeas na temperatura de 20°C em relação à de 25°C, sendo de 50,06% na condição de fêmeas isoladas e, de 63,20% na condição de fêmeas acasaladas. Nas comparações de fêmeas isoladas versus acasaladas à temperatura de 25°C, independentemente da linhagem, fêmeas isoladas apresentaram longevidade média 1,09 vezes maior que as fêmeas acasaladas, com exceção da linhagem BG. Na temperatura de 20°C, fêmeas isoladas das linhagens R4 e CP apresentaram longevidade maior que as acasaladas, ocorrendo o inverso nas linhagens SR e BG.

Na Tabela 44 encontram-se descritos os resultados da análise de variância do ajuste de um modelo linear de três fatores fixos, com interação, para detecção dos efeitos temperatura, condição e linhagem, respectivamente, para machos e fêmeas, do estudo da longevidade em tubos. Observa-se que para machos, há efeito de temperatura, condição, linhagem e da interação temperatura versus linhagem. Para fêmeas o efeito condição é não significativo, mas os efeitos de

temperatura, linhagem e da interação temperatura versus linhagem são significativos.

Na Tabela 45 são apresentados os resultados dos desdobramentos da longevidade média para machos, através das comparações múltiplas de Duncan. Na condição de um macho isolado por tubo, a 25°C e 20°C, existem dois grupos, respectivamente dados por $CP=BG>R4=SR$, e $CP>BG=SR=R4$. Na condição de um macho acasalado por tubo, a 25°C há dois grupos $CP=BG>R4=SR$ e a 20°C existem também dois grupos, $CP=BG$ e $BG=SR=R4$.

As comparações múltiplas duas a duas de Tukey para verificação do efeito temperatura em machos, encontram-se na Tabela 46, onde tanto na condição de machos isolados, como machos acasalados, o efeito da temperatura foi marcante, sendo registrada longevidade média significativamente superior à temperatura de 20°C em relação à de 25°C, para as linhagens SR, R4 e CP.

Conforme pode ser visto na Tabela 44, a análise de variância para fêmeas mostrou efeito não significativo da condição fêmeas isoladas versus fêmeas acasaladas, sendo então apresentados na Tabela 47 os resultados dos desdobramentos para a longevidade média de fêmeas, através das comparações múltiplas de Duncan. Verifica-se que à temperatura de 25°C há dois grupos $BG=CP>SR=R4$, e a 20°C também dois grupos $SR=BG=CP$ e $BG=CP=R4$, porém as linhagens SR e R4 apresentam longevidades médias significativamente diferentes.

Para o efeito temperatura, são apresentados na Tabela 48 os resultados das comparações múltiplas duas a duas de Tukey, onde os valores de longevidade média das fêmeas a 20°C foram significativamente superiores à das fêmeas a 25°C, para todas as linhagens.

Os resultados das observações diárias dos tubos para a determinação da longevidade de machos e fêmeas, isolados e acasalados, das linhagens SR, R4, CP e BG, mantidas durante todo o período experimental, às temperaturas de 25°C e 20°C, são apresentados respectivamente nas Figuras 44 e 45. O efeito do acasalamento nas quatro linhagens, nas duas temperaturas, é apresentado sinteticamente através da longevidade média, para machos e fêmeas, na Figura 46.

Tabela 35: Longevidade média das moscas ($\bar{X} \pm S_x$) obtida pelo método de Tadei e Mourão para as populações mantidas na temperatura de 25°C.

Linhagem	N	$\bar{X} \pm S_x$	$\bar{X} \pm S_x$
		Machos	Fêmeas
SR1	36	3,1 $\pm$ 0,1	7,2 $\pm$ 0,6
SR2	36	3,8 $\pm$ 0,4	6,8 $\pm$ 0,5
SR3	36	3,1 $\pm$ 0,1	6,8 $\pm$ 0,5
Média SR		3,3 $\pm$ 0,1	6,9 $\pm$ 1,0
R41	36	3,1 $\pm$ 0,2	6,0 $\pm$ 0,5
R42	36	3,0 $\pm$ 0,04	5,8 $\pm$ 0,4
R43	36	3,0 $\pm$ 0,02	5,7 $\pm$ 0,4
Média R4		3,0 $\pm$ 0,06	5,8 $\pm$ 0,3
CP1	43	3,0 $\pm$ 0,05	5,5 $\pm$ 0,4
CP2	43	3,0 $\pm$ 0,03	5,4 $\pm$ 0,4
CP3	43	3,0 $\pm$ 0,04	5,3 $\pm$ 0,4
Média CP		3,0 $\pm$ 0,02	5,4 $\pm$ 0,2
BG1	43	3,0 $\pm$ 0,04	6,2 $\pm$ 0,5
BG2	43	3,3 $\pm$ 0,2	6,3 $\pm$ 0,5
BG3	43	3,0 $\pm$ 0,05	6,1 $\pm$ 0,5
Média BG		3,1 $\pm$ 0,06	6,2 $\pm$ 0,3

Tabela 36: Longevidade média das moscas ($\bar{X} \pm S_x$) obtida pelo método de Tadei e Mourão para as populações mantidas na temperatura de 20°C.

Linhagem	N	$\bar{X} \pm S_x$	$\bar{X} \pm S_x$
		Machos	Fêmeas
SR4	35	4,2 $\pm$ 0,3	9,1 $\pm$ 0,8
SR5	35	4,4 $\pm$ 0,3	9,1 $\pm$ 0,8
SR6	35	4,7 $\pm$ 0,4	9,0 $\pm$ 0,8
Média SR		4,4 $\pm$ 0,2	9,1 $\pm$ 0,5
R44	35	4,2 $\pm$ 0,3	8,9 $\pm$ 0,8
R45	35	3,0 $\pm$ 0,3	8,8 $\pm$ 0,8
R46	35	3,0 $\pm$ 0,3	9,1 $\pm$ 0,8
Média R4		3,4 $\pm$ 0,2	8,9 $\pm$ 0,4
CP4	40	4,5 $\pm$ 0,3	7,0 $\pm$ 0,5
CP5	40	4,4 $\pm$ 0,3	6,8 $\pm$ 0,6
CP6	40	4,5 $\pm$ 0,3	6,8 $\pm$ 0,5
Média CP		4,5 $\pm$ 0,2	6,8 $\pm$ 0,3
BG4	39	4,3 $\pm$ 0,3	8,1 $\pm$ 0,7
BG5	39	4,7 $\pm$ 0,4	8,1 $\pm$ 0,7
BG6	39	5,0 $\pm$ 0,4	8,5 $\pm$ 0,8
Média BG		4,7 $\pm$ 0,2	8,2 $\pm$ 0,4

Tabela 37: ANOVA para longevidade de machos e fêmeas em populações experimentais.

Fonte de variação	GL	Soma de quadrados	Quadrado médio	Estatística F	Valor P
Machos					
Temperatura	1	10,40	10,40	218,00	0,000
Linhagem	3	0,33	0,11	2,20	0,13
Interação (Temp x Linh)	3	0,25	0,08	1,60	0,23
Resíduo	16	0,78	0,05		
Total	23	11,76			
Fêmeas					
Temperatura	1	28,60	28,60	1430,00	0,000
Linhagem	3	10,86	3,62	181,00	0,000
Interação (Temp x Linh)	3	2,07	0,69	34,50	0,000
Resíduo	16	0,38	0,02		
Total	23	41,91			

Tabela 40 : Valores da longevidade média a , obtidos pela fórmula de Levene, para valores fixos de m , adaptada para três transferências por semana.

m	a	$m - a$
02	0,7	1,3
03	1,5	1,5
04	2,5	1,5
05	3,4	1,6
06	4,4	1,6
07	5,4	1,6
08	6,3	1,7
09	7,3	1,7
10	8,3	1,7
11	9,3	1,7
12	10,3	1,7
13	11,3	1,7
14	12,3	1,7
15	13,3	1,7
16	14,3	1,7
17	15,3	1,7
18	16,3	1,7
19	17,3	1,7
20	18,3	1,7
21	19,3	1,7
22	20,3	1,7
23	21,3	1,7
24	22,3	1,7
25	23,3	1,7

Tabela 41: Estimativas da longevidade média a e m nas populações à 25°C, obtidas pelo método de Levene, e longevidade média $\bar{x}$, pelo método de Tadei e Mourão. Desvios $m - \bar{x}$ e $\bar{x} - a$, em valores absolutos.

Linhagem	a	m	$\bar{x}$	$ m - \bar{x} $	$ \bar{x} - a $
SR1	6,7	8,3	7,2	1,1	0,5
SR2	6,6	8,2	6,8	1,4	0,2
SR3	5,9	7,5	6,8	0,7	0,9
Média SR	6,2	7,8	6,9	0,9	0,7
R41	4,2	5,7	6,0	0,3	1,8
R42	4,2	5,7	5,8	0,1	1,6
R43	3,7	5,2	5,7	0,5	2,0
Média R4	4,0	5,5	5,8	0,3	1,8
CP1	3,2	4,7	5,5	0,8	2,3
CP2	3,1	4,6	5,4	0,8	2,3
CP3	3,2	4,7	5,3	0,6	2,1
Média CP	3,1	4,6	5,4	0,8	2,3
BG1	4,4	5,9	6,2	0,3	1,8
BG2	4,3	5,8	6,3	0,5	2,0
BG3	4,5	6,0	6,1	0,1	1,6
Média BG	4,4	5,9	6,2	0,3	1,8

Tabela 42: Estimativas da longevidade média a e m nas populações à 20°C, obtidas pelo método de Levene, e longevidade média $\bar{x}$, pelo método de Tadei e Mourão. Desvios $m - \bar{x}$ e $\bar{x} - a$, em valores absolutos.

Linhagem	a	m	$\bar{x}$	$ m - \bar{x} $	$ \bar{x} - a $
SR4	9,1	10,8	9,1	1,7	0,0
SR5	8,8	10,5	9,1	1,4	0,3
SR6	9,0	10,7	9,0	1,7	0,0
Média SR	9,0	10,7	9,1	1,6	0,1
R44	8,8	10,5	8,9	1,6	0,1
R45	8,5	10,2	8,8	1,4	0,3
R46	8,9	10,6	9,1	1,5	0,2
Média R4	8,7	10,4	8,9	1,5	0,2
CP4	6,3	7,9	7,0	0,9	0,7
CP5	5,6	7,2	6,8	0,4	1,2
CP6	5,0	6,6	6,8	0,2	1,8
Média CP	5,7	7,3	6,8	0,5	1,1
BG4	7,8	9,5	8,1	1,4	0,3
BG5	8,5	10,2	8,1	2,1	0,4
BG6	8,3	10,0	8,5	1,5	0,2
Média BG	8,2	9,9	8,2	1,7	0,0

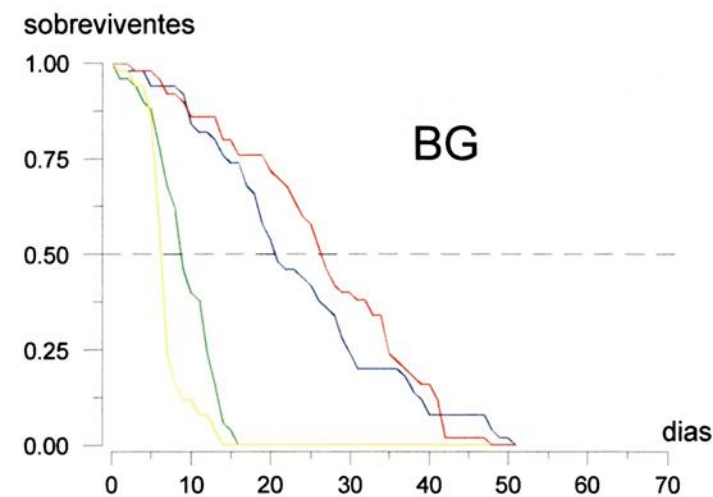
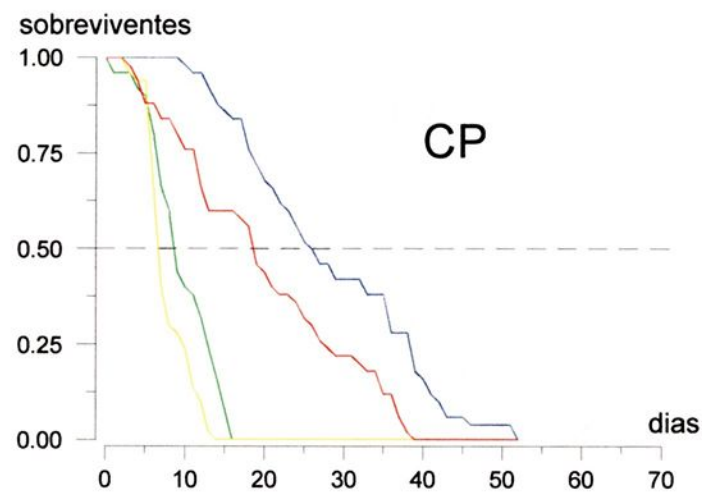
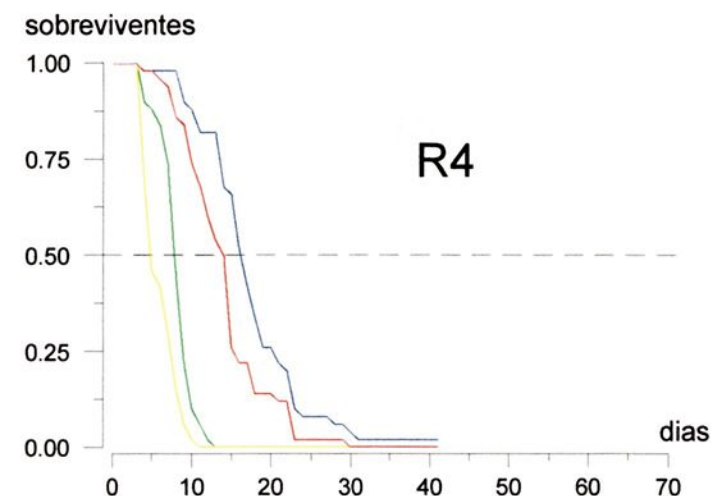
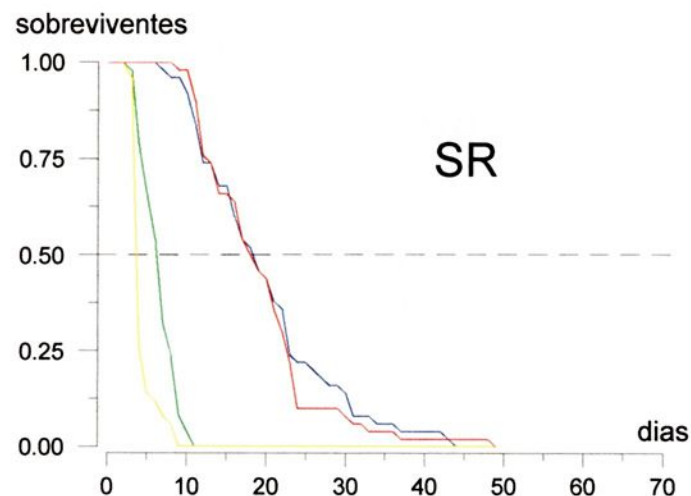


Figura 44: Longevidade em dias (abscissa), expressa em proporção (ordenada), das linhagens SR, R4, CP e BG, para machos isolados(verde) e acasalados(amarelo) e para fêmeas isoladas(azul) e acasaladas(vermelho), mantidos em tubos à temperatura de 25°C.

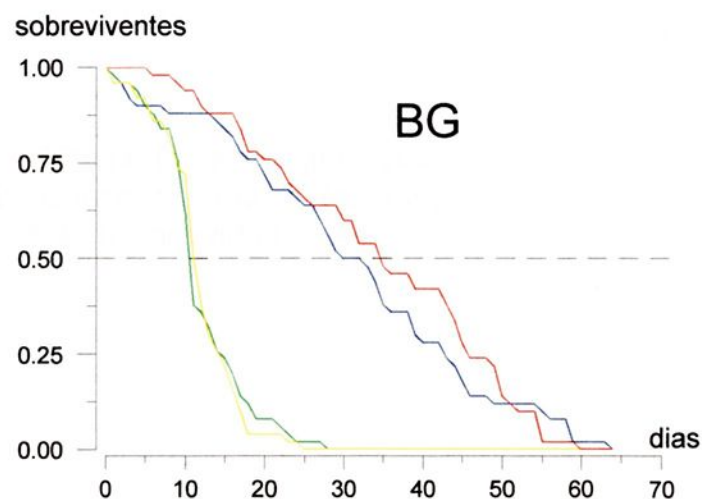
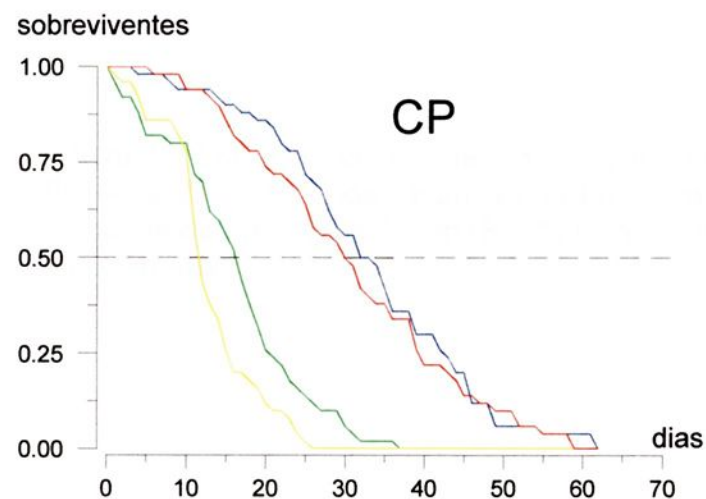
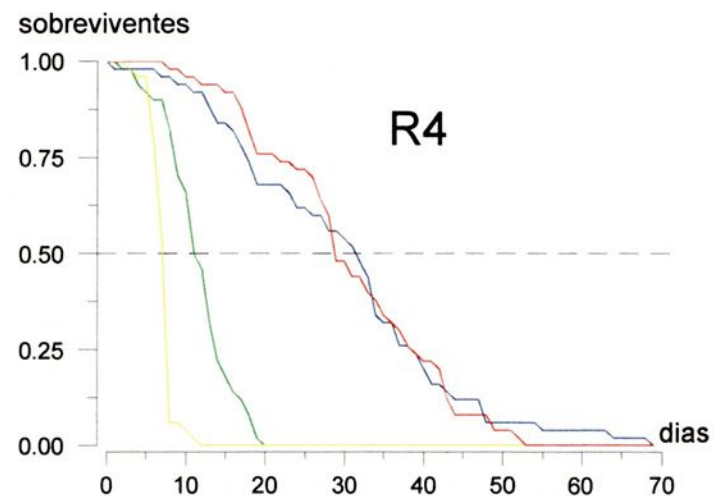
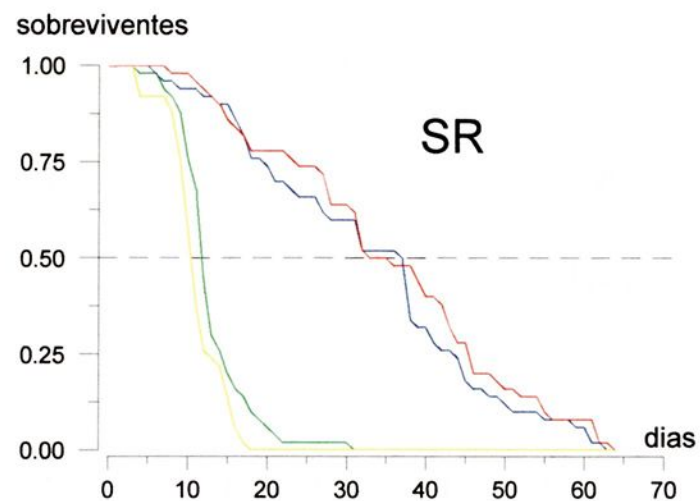


Figura 45: Longevidade em dias (abscissa), expressa em proporção (ordenada), das linhagens SR, R4, CP e BG, para machos isolados(verde) e acasalados(amarelo) e para fêmeas isoladas(azul) e acasaladas(vermelho), mantidos em tubos à temperatura de 20°C.

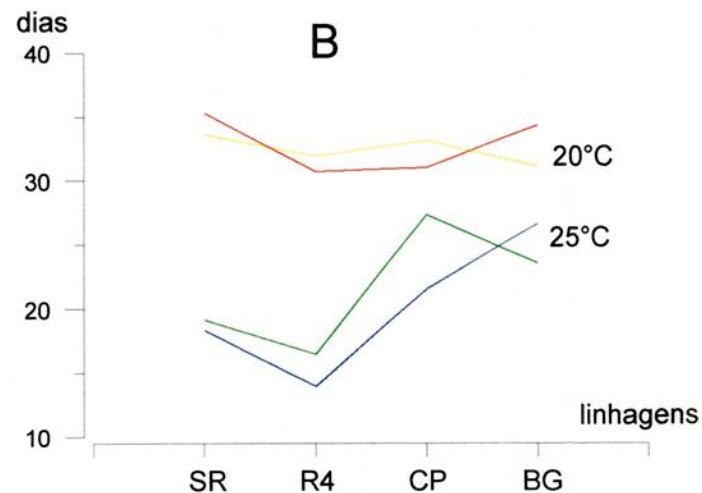
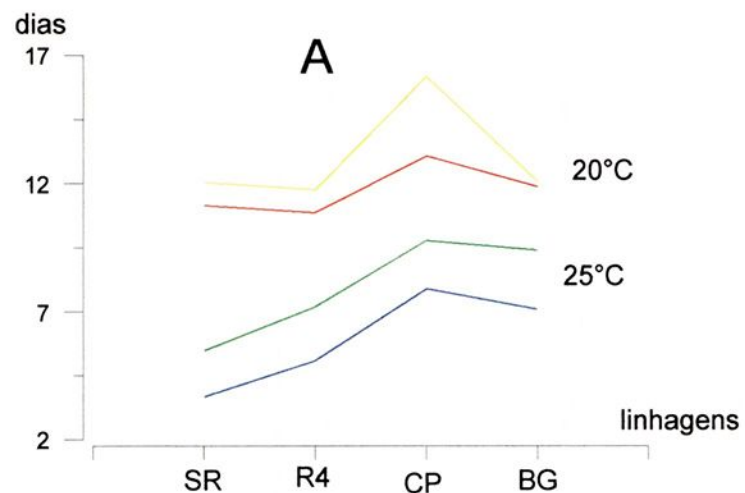


Figura 46: Longevidade média em dias (ordenada), das linhagens SR, R4, CP e BG (abscissa). Em (A) à 25°C, machos isolados (verde) e acasalados (azul), à 20°C machos isolados (amarelo) e acasalados (vermelho). Em (B), do mesmo modo que em (A), têm-se a longevidade média para fêmeas.

Tabela 43: Longevidade média ($\bar{X} \pm S_{\bar{x}}$) de machos e fêmeas isolados e acasalados das quatro linhagens de *Megaselia scalaris* nas temperaturas de 25°C e 20°C .

Temp.	Linh.	n	Isolados		Acasalados	
			Machos	Fêmeas	Machos	Fêmeas
			$\bar{X} \pm S_{\bar{x}}$	$\bar{X} \pm S_{\bar{x}}$	$\bar{X} \pm S_{\bar{x}}$	$\bar{X} \pm S_{\bar{x}}$
25° C						
	SR	50	5,5 ± 0,3	19,2 ± 1,3	3,7 ± 0,2	18,4 ± 1,1
	R4	50	7,2 ± 0,3	16,5 ± 0,9	5,1 ± 0,3	14,0 ± 0,7
	CP	50	9,8 ± 0,6	27,4 ± 1,6	7,9 ± 0,4	21,6 ± 1,7
	BG	50	9,4 ± 0,5	23,6 ± 1,7	7,1 ± 0,3	26,7 ± 1,6
20°C						
	SR	50	12,1 ± 0,6	33,7 ± 2,2	11,2 ± 0,5	35,4 ± 2,1
	R4	50	11,8 ± 0,6	32,0 ± 1,8	10,9 ± 0,6	30,8 ± 1,6
	CP	50	16,2 ± 1,2	33,2 ± 1,8	13,1 ± 0,8	31,1 ± 1,9
	BG	50	12,1 ± 0,8	31,2 ± 2,3	11,9 ± 0,7	34,4 ± 2,1

Tabela 44: ANOVA para longevidade de machos e fêmeas, mantidos em tubos de excursão .

Fonte de variação	GL	Soma de quadrados	Quadrado médio	Estatística F	Valor P
Machos					
Temperatura	1	5962,30	5962,30	334,39	0,000
Condição	1	537,90	537,90	30,17	0,000
Linhagem	3	1533,70	511,23	28,67	0,000
Temperatura x Linhagem	3	292,10	97,36	5,46	0,001
Resíduo	791	14105,90	17,83		
Total	799	22431,90			
Fêmeas					
Temperatura	1	24343,20	24343,20	166,58	0,000
Condição	1	334,10	334,10	2,28	0,078
Linhagem	3	6274,90	2091,63	14,31	0,000
Temperatura x Linhagem	3	2542,70	847,56	5,80	0,001
Resíduo	791	115589,50	146,13		
Total	799	149084,50			

Tabela 45: Resultados das comparações múltiplas de Duncan para verificação do efeito linhagem, na longevidade de machos em tubos de excursão, nas condições isolados e acasalados.

Valores médios das linhagens				
Isolados				
25°C	SR	R4	BG	CP
	5,5	7,2	9,4	9,8
20°C	R4	SR	BG	CP
	11,8	12,1	12,1	16,2
Acasalados				
25°C	SR	R4	BG	CP
	3,7	5,1	7,1	7,9
20°C	R4	SR	BG	CP
	10,9	11,2	11,9	13,1

Tabela 46: Comparações múltiplas de Tukey duas a duas para verificação do efeito temperatura, na longevidade de machos, nas condições de um macho por tubo e um casal por tubo, (* =P<0,05).

Comparações	Linhagem	Estimativa	DMS	Significância
Isolados				
25°C - 20°C				
	SR	6,6	2,9	*
	R4	4,6	2,9	*
	CP	6,4	2,9	*
	BG	2,7	2,9	
Acasalados				
25°C - 20°C				
	SR	7,5	2,9	*
	R4	5,8	2,9	*
	CP	5,2	2,9	*
	BG	4,8	2,9	*

Tabela 47: Resultados das comparações múltiplas de Duncan para a longevidade de fêmeas em tubos.

Valores médios das linhagens				
25°C	R4	SR	CP	BG
	15,28	18,76	24,54	25,18
20°C	R4	CP	BG	SR
	28,38	32,13	32,79	34,59

Tabela 48: Comparações múltiplas de Tukey duas a duas para verificação do efeito temperatura, na longevidade de fêmeas em tubos, (* =P<0,05).

Comparações	estimativas	DMS	Significância
SR25°C-SR20°C	15,8	5,9	*
R425°C-R420°C	13,1	5,9	*
CP25°C-CP20°C	7,6	5,9	*
BG25°C-BG20°C	7,6	5,9	*

IV. DISCUSSÃO

Em populações naturais, as relações entre fatores intrínsecos e extrínsecos na determinação do tamanho populacional são extremamente complexas, estando seu estudo na dependência de modelos matemáticos (e.g. Wright, 1940; Crow e Morton, 1955; Kimura e Crow, 1963; Crow e Kimura, 1970). Para Crombie (1947), os três fatores principais são o próprio organismo, obedecendo os limites impostos pelas condições ambientais às quais deve adaptar-se, segundo suas características biológicas e seu modo de reprodução; o ambiente físico representado pelas condições de clima e solo; e o ambiente biológico, compreendendo os efeitos recíprocos dos organismos presentes.

Neste trabalho são consideradas para determinação do tamanho populacional as variações devidas ao ambiente, às temperaturas de 25°C e 20°C, e às variações genéticas, devido às diferentes linhagens geográficas.

Tamanho populacional está intimamente ligado a produtividade, longevidade, mortalidade e estrutura etária, que são fortemente influenciadas pelas interações genéticas e ambientais. Mesmo nas condições controladas de laboratório não é fácil manipular seus efeitos, de modo que possam ser determinados os fatores reguladores do tamanho populacional. Park (1962) salienta que um modelo de população de laboratório para ser eficiente deve permitir o controle dos fatores ambientais e a contagem da população por meio de censos precisos sem danos aos indivíduos. Yamazaki (1984) justifica a necessidade de que a determinação do tamanho populacional seja baseado em muitos censos devido às variações, mesmo que pequenas, de fatores ambientais, tais como, temperatura, quantidade e qualidade do alimento, umidade, etc. As técnicas da transferência seriada para manutenção de populações de Buzzatti-Traverso (1955), mais tarde modificada por Dobzhansky e Pavlovsky (1961), e a de marcação de insetos de Tadei e Mourão (1976), utilizadas no presente trabalho, permitem a contagem das moscas através de censos precisos e o retorno das mesmas à população sem nenhum dano, e também a manutenção das populações por longos períodos de tempo.

As populações adaptam-se gradualmente ao ambiente experimental, como resultado de mudanças evolutivas, sendo possível observar e medir esse processo através das variações no tamanho populacional. Para Ayala (1968) populações



geneticamente diversas crescem em taxas diferentes e alcançam o equilíbrio de tamanho em tempos diferentes. Neste trabalho, foram desconsideradas as primeiras semanas após a fundação das populações, período que corresponde aproximadamente a três gerações, em virtude das mesmas demandarem algum tempo para se adaptarem a ambientes novos, no caso o ambiente experimental. O número de indivíduos que podem emergir em uma única garrafa varia muito com o nível nutricional do meio de cultura e também com a espécie. Ohba (1967) mostra que em condições ótimas é mais difícil observar diferenças entre indivíduos, enquanto que estas diferenças se expressam mais claramente em condições de forte competição. Mainx (1964), Johnson *et al.* (1988), entre outros, sugeriram o uso de complemento protéico adicional ao meio de cultura para manutenção de *M. scalaris*, mas isto parece não ser aconselhável para estudos em populações com garrafas. Em um experimento piloto com *Megaselia scalaris*, foi acrescentado leite em pó ao meio de cultura, e a quantidade de larvas foi tão grande que todo meio foi utilizado antes que a maioria delas atingissem o estágio de pupa, tornando o projeto inviável. Prawirodisastro e Benjamim (1979) observaram em culturas com alta densidade larval, muitas larvas incompletamente desenvolvidas movendo-se no meio de cultura e que morreram sem atingir a fase de pupa. Ayala (1966, 1967) e Tadei (1975) observaram que o principal fator que afeta tamanho populacional em populações experimentais de *Drosophila* é o espaço vital e não a quantidade de alimento. Darwin (1859) considera que a quantidade de alimento apenas limita o tamanho máximo que cada população pode atingir, mas não é o que determina o tamanho populacional médio. Neste trabalho com três transferências semanais, com o mesmo espaço vital e mesmas quantidades e qualidade de alimento fornecido às linhagens, o ajuste de um modelo linear de análise de variância com dois critérios de classificação mostrou para machos, fêmeas e total (machos+fêmeas), os efeitos de temperatura, linhagem e interação entre temperatura e linhagem. Os resultados dos desdobramentos destes efeitos podem ser visualizados na Figura 5. Observa-se que o número de machos a 20°C é maior que a 25°C, e que o número de fêmeas é maior a 25°C do que a 20°C, respectivamente para todas as linhagens. As comparações múltiplas de Duncan (Tabela 9) mostram que para machos a temperatura de 25°C não há efeito significativo de linhagem, porém para fêmeas o efeito existe, sendo SR>BG>R4>CP. Já à temperatura de 20°C o efeito linhagem

está presente tanto para machos como para fêmeas, sendo os machos constituídos por três grupos, $SR=CP$, $CP=R4$ e BG , os dois primeiros maiores que BG , e para fêmeas $SR=R4>BG>CP$. Quando se considera o tamanho populacional total, o efeito de linhagem ocorre em ambas as temperaturas, sendo que a $25^{\circ}C$ tem-se $SR>BG=R4>CP$, e a $20^{\circ}C$ $SR=R4>BG=CP$. O efeito temperatura para tamanho populacional total (Tabela 11) através das comparações múltiplas de Tukey mostra-se significativo apenas para a linhagem $R4$, sendo o número de moscas maior a $20^{\circ}C$ do que a $25^{\circ}C$.

Embora todas as linhagens tenham mantido maior número de machos a $20^{\circ}C$ e maior número de fêmeas a $25^{\circ}C$, quando se considera o total (machos+fêmeas), a tendência é de não haver diferenças significativas entre os tamanhos populacionais, verificando-se em ambas as temperaturas que a linhagem SR apresenta o maior tamanho populacional e CP o menor, sendo $R4$ e BG intermediários. Assim, as populações SR apresentam o maior estado-de-ser-adaptado ao ambiente experimental, nas duas temperaturas, e as populações CP o menor. Para MacArthur e Connell (1966), variações de tamanho são devidas a causas diferentes em circunstâncias diferentes, e para Andrewartha e Birch (1974), as populações animais simplesmente aumentam quando é possível e declinam quando as condições são desfavoráveis. Neste caso, como o experimento foi conduzido em idênticas condições, em ambas as temperaturas, o efeito apresentado por SR e CP deve ser atribuído à variabilidade genética existente nas linhagens geográficas de *Megaselia scalaris*.

O parâmetro produtividade está intimamente ligado ao tamanho populacional, sendo que quando é fornecido mais espaço e alimento é usual ocorrer maior produtividade. Isto já foi verificado por diversos autores em experimentos com *Drosophila*, podendo ser citados Ayala (1966, 1967), Tadei (1975), Rits (1991), etc., e com *Megaselia scalaris*, Macieira *et al.* (1983), Zanon (1991) e Vetorazzi (1987, 1993). Neste trabalho, espaço e alimento são fatores fixados, observando-se um efeito marcante da temperatura na produtividade (Tabelas de 1 a 6). Através de ajuste de um modelo linear de análise de variância com dois critérios de classificação, conforme pode ser visto na Tabela 8, vê-se os efeitos significativos de temperatura, linhagem, e interação entre temperatura e linhagem. A produtividade é significativamente maior a $25^{\circ}C$ do que a $20^{\circ}C$, para machos, fêmeas e total. De

acordo com as comparações múltiplas de Duncan (Tabela 10), à temperatura de 25°C, para machos, o efeito linhagem é dado por $CP > BG = SR = R4$, para fêmeas $CP = BG = R4 > SR$ e para total $CP = BG$, $BG = R4$ e $R4 = SR$. À temperatura de 20°C, para machos o efeito é dado por $SR = R4 = CP > BG$, para fêmeas não há diferença entre a produtividade das linhagens, e para o total $SR = R4 = CP > BG$.

Portanto quem está determinando o efeito de linhagem na produção total de moscas é a quantidade de machos produzidos pelas diferentes linhagens. Quando se compara a produtividade média relativa de machos para fêmeas, verifica-se a 25°C que o número de machos produzidos é de 1,5 a 1,8 vezes maior que o de fêmeas (dados das Tabelas 1 e 2), e a 20°C esta variação é de 1,5 a 2,5 vezes maior (Tabelas 4 e 5). Especificamente em relação ao efeito ambiental (temperatura), o que se observa nas diferentes linhagens é que a razão sexual aumenta quando a temperatura diminui, sendo que para a linhagem SR este valor muda de 1,8 para 2,5, para R4 de 1,5 para 2,3, para CP de 1,7 a 2,0 e para BG permanece o mesmo valor 1,5.

A razão de sexo em *Megaselia scalaris* é um dos aspectos conflitantes no estudo da biologia deste forídeo. Arakawa e Tadei (comunicação pessoal) observaram em *M. scalaris*, que o macho atinge maturidade sexual com 1 dia de idade, enquanto as fêmeas o fazem com 3 ou 4 dias. Em populações experimentais, Vetorazzi (1987, 1993) com 1 e 2 transferências semanais respectivamente, e Manzato e Tadei (1995) com 1 transferência semanal, observaram razão sexual de 1:1, com pequenos desvios para machos na produtividade. Arakawa e Tadei (1999), em estudos de efeito da idade e densidade na fertilidade de *M. scalaris*, encontraram nos experimentos em tubos, razão sexual de 1:1. Zanon (1991), Tadei e Olivio (1994) e Rits (1997) apresentam para esta espécie, resultados concordantes com Semenza (1953), Benner e Ostermeyer (1980) e outros autores quanto ao tempo de desenvolvimento, sendo o do macho menor que o da fêmea. Ayala (1965) em experimentos populacionais com *Drosophila* em garrafas, argumenta que a competição intra-específica é intensa principalmente nos estágios iniciais do desenvolvimento. Vetorazzi (1987) observou em *M. scalaris* que fêmeas têm 40% mais biomassa que machos. Ohba (1961) com *D. virilis* e *D. melanogaster* mostrou que a competição larval afeta mais a espécie que apresenta maior número de indivíduos.

Os resultados encontrados por esses autores são argumentos fortes a favor da proposição de Benner e Ostermeyer (1980) de que a maior taxa de natalidade de machos em relação a fêmeas é uma característica da espécie, pois o macho tem tempo de desenvolvimento menor e atingindo a maturidade precocemente poderia fecundar um maior número de fêmeas. Os resultados encontrados neste trabalho são concordantes com esta hipótese, pois foram confirmados nas 4 linhagens estudadas, e se acentuando mais ainda com a diminuição da temperatura. Não há na literatura com populações outros trabalhos com *M. scalaris* mostrando que eclodem mais larvas machos do que fêmeas.

O entendimento da dinâmica de populações e os mecanismos reguladores do tamanho populacional estão na dependência de modelos, e que do ponto de vista prático não se ajustam à maioria das situações reais. Uma proposta que tem apresentado bons resultados é o estudo da estrutura etária populacional. A distribuição etária é descrita pelas proporções pertencentes a cada idade em relação ao total, e os grupos de idade devem ter taxas de natalidade e mortalidade específicas e que se modificam com as mudanças ambientais. Quando as taxas de natalidade e mortalidade se mantêm constantes para cada idade, também serão constantes as proporções de indivíduos de cada classe etária, estabelecendo-se assim uma distribuição estável de idades na população, ou seja, a população atingiu o equilíbrio. Lotka (1922) foi o primeiro a apresentar uma prova matemática para o fato de que uma distribuição de idades se estabelece e se mantém estável em uma população em que as taxas de natalidade e sobrevivência sejam constantes. Em populações experimentais dois modelos de estrutura etária são usados, o primeiro são as Tabelas de vida, cuja dificuldade maior é a suposição de uma estrutura estável de idades, e o segundo, embasado num modelo matricial devido a Leslie (1945,1948). Este modelo teórico é interessante e instigante, mas do ponto de vista prático torna-se difícil seu uso porque não se consegue saber na população quais são os descendentes de uma mosca de idade i fixada. Recorrendo à técnica da transferência seriada para manutenção de populações de Buzzatti-Traverso (1955), mais tarde modificada por Dobzhansky e Pavlovsky (1961), e à técnica de marcação de insetos de Tadei e Mourão (1976), trabalhos experimentais com *Drosophila* (Corradi, 1976; Machado, 1976; Corradi e Mourão, 1979, 1980)



confirmam as suposições teóricas de Lotka (1922), Leslie (1945, 1948), Medawar (1957) e Crow e Kimura (1970), sobre a estrutura etária populacional estável.

Recorrendo às duas técnicas mencionadas estabeleceu-se neste estudo a estrutura etária populacional das linhagens envolvidas neste experimento, sendo sempre levado em conta o tamanho populacional determinado pelos censos das semanas em estudo. As distribuições de idades para machos estão descritas nas Tabelas 13 e 15, verificando-se para as 4 linhagens que à temperatura de 25°C, a sobrevivência não ultrapassou 5 dias de idade, e um percentual variando de 93% a 99%, que não sobreviveu mais que 3 dias. Já à temperatura de 20°C a sobrevivência atingiu até 14 dias, observando-se nas 4 linhagens que 98% a 99% não sobreviveram mais que 10 dias. O efeito ambiental é marcante na longevidade de machos, sendo que a 25°C a grande maioria não sobreviveu mais que 3 dias, e a 20°C o tempo de vida se estendeu até 10 dias. Para as fêmeas, os dados encontram-se nas Tabelas 14 e 16, onde se observa que a 25°C, 98% das moscas não sobreviveram mais que 14 dias, ao passo que a 20°C, o mesmo nível de sobrevivência ocorreu até a idade de 21 dias. Verifica-se então um efeito marcante do ambiente na longevidade das moscas. Tanto para machos como para fêmeas, ocorre um acréscimo em torno de 7 dias, para os mesmos níveis de sobrevivência, independentemente da linhagem, o que pode ser considerado um valor altamente significativo em termos de acréscimo na longevidade do indivíduo. Para melhor visualização da variação da distribuição etária, nas Figuras de 7 a 22 estão representadas graficamente as distribuições para machos e fêmeas.

As observações dos autores citados acima, quanto ao tempo de desenvolvimento de machos e fêmeas, juntamente com os dados da estrutura etária apresentada neste experimento, dão informações que reforçam as diferenças marcantes na estratégia de manutenção das populações desta espécie. O menor tempo de desenvolvimento e a precocidade reprodutiva dos machos, diminui a possibilidade de endocruzamentos e propicia o aumento da variabilidade genética. Os resultados obtidos mostram que esta estratégia é extremamente eficiente pois a espécie é cosmopolita, sobrevive nas mais diferentes condições ambientais, sendo abundante e freqüente.

Outros resultados importantes são os associados aos estudos sobre seleção. Charlesworth (1980, 1993) enfatiza que a força da seleção natural em uma idade

pode ser expressa como uma fração da expectativa média de vida, se o tamanho populacional é constante e a estrutura etária estável. Esta fração é máxima até a idade da primeira reprodução, após a qual declina irreversivelmente até se tornar zero, se a reprodução abrange todo o período de vida. Partridge e Barton (1993) enfatizam que a reprodução na fase juvenil pode prejudicar a sobrevivência ou a futura fertilidade pelo consumo de recursos, causando danos somáticos e expondo o organismo a agressões ambientais, ou seja, há um custo reprodutivo. Tadei e Olívio (1995) estudaram efeitos da densidade e da atividade sexual em *M. scalaris*, e concluíram que a longevidade dos machos é mais afetada pela atividade sexual, e a longevidade das fêmeas é mais afetada pela densidade.

Uma característica importante observada na estrutura etária das populações, e também visível nos gráficos, é que o tamanho populacional é determinado principalmente por alguns conjuntos de indivíduos de idades específicas. À temperatura de 25°C, são machos com 3 dias de idade e fêmeas com 3, 5 e 7 dias. À temperatura de 20°C, são machos com 3, 5 e 7 dias, enquanto que as fêmeas variam de 3 a 14 dias de idade, independentemente das linhagens. Estes dados mostram o efeito ambiental no amadurecimento sexual de machos e fêmeas, e também nos remetem à discussão sobre o tamanho efetivo proposto por Wright (1940).

Nos estudos com populações, é gerado para cada uma delas um perfil etário, constituindo-se então, cada população experimental de uma amostra dos possíveis perfis da linhagem ou espécie em estudo. Naquelas populações experimentais com maior número de censos semanais é gerada uma grande quantidade de dados, o que do ponto de vista prático, devido a dificuldades operacionais em laboratório, faz com que se tenha um número reduzido de réplicas. Há interesse em se comparar os perfis populacionais das diferentes linhagens nas diferentes temperaturas. A comparação não é imediata, pois os processos de nascimento e morte obedecem os princípios de um processo estocástico, e testes de hipóteses para comparação dos perfis médios necessitam ser desenvolvidos. Uma proposta para comparação dos perfis médios foi recorrer ao processo de simulação bootstrap para aumentar o número de réplicas amostrais, e a partir daí utilizando técnicas estatísticas de análise de variância multivariada proceder às comparações entre os perfis médios.

Manzato, Tadei e Cordeiro (1996a, b, c, d) em estudos com *M. scalaris*, após testarem vários tamanhos amostrais, sugerem um tamanho mínimo de amostra igual a 50 réplicas para se proceder à comparação dos perfis médios das linhagens.

Para efeito das simulações foi tomada como unidade amostral no dia do censo a garrafa de adultos que continha as moscas marcadas correspondendo às diferentes idades, e a partir das 3 réplicas experimentais utilizando o processo de simulação bootstrap, foi possível produzir os perfis médios de cada linhagem em cada temperatura e depois compará-los. A comparação dos perfis etários pode ser feita censo a censo, ou selecionando-se alguns deles. Com a seleção de alguns dos censos, caso a hipótese de igualdade entre perfis seja aceita, deve-se continuar a realização dos testes até esgotar todas as comparações. No caso da rejeição da hipótese de igualdade entre perfis em alguns dos censos selecionados, isto já é suficiente para garantir a diferença entre perfis. Neste trabalho optou-se por tomar intervalos regulares de 10 em 10 semanas entre os censos, sendo selecionados para simulação bootstrap e comparação dos perfis etários os dados provenientes das garrafas das semanas 10, 20, 30 e 40. Na Tabela 17 encontram-se os perfis médios representados pelas proporções de cada faixa de idade, obtidos por simulação bootstrap a partir das 3 réplicas experimentais de cada linhagem, nas temperaturas de 25°C e 20°C para as semanas 10, 20, 30 e 40. Na Tabela 18 são apresentados os resultados dos testes de igualdade entre os perfis etários, mostrando os efeitos de temperatura, linhagem e a interação entre temperatura e linhagem. Os desdobramentos não são aqui apresentados porque o interesse maior é a igualdade dos perfis, hipótese que foi rejeitada pelos testes, levando então à conclusão que os perfis médios são diferentes com a mudança de temperatura, e também entre as diferentes linhagens. As dificuldades de comparação dos perfis etários não estão solucionadas, os estudos praticamente estão se iniciando, demandando um grande esforço na área de estatística para desenvolvimento de testes de hipóteses adequados e modelagem da estrutura etária populacional.

A descoberta de causa e efeito nem sempre é possível, mas sabemos que longevidade e estrutura etária são parâmetros que estão relacionados. Levene (apêndice em Dobzhansky e Pavlovsky, 1961) apresenta um método de estimação da longevidade média em populações com 2 transferências semanais. Corradi, Mourão e Tadei (1980) compararam os valores obtidos pelo método de Levene, e os

obtidos da estrutura etária utilizando a técnica de marcação de insetos de Tadei e Mourão (1976), para 23 populações de 8 espécies de *Drosophila* mantidas pela técnica da transferência seriada. Vettorazzi (1993) com *M. scalaris* apresentou estimativas da longevidade média, com 2 transferências semanais, utilizando o método de Levene. Neste trabalho validou-se o método de Levene e, com as devidas extensões para 3 transferências semanais, foi possível obter as estimativas usando o método, e compará-las com a longevidade média real obtida com os dados da estrutura etária da população recorrendo-se ao cálculo da média

ponderada $\bar{x} = \sum_{i=1}^k x_i \times fr_i$, com x_i = idade em dias e fr_i = frequência relativa por

faixa de idade. Os resultados apresentados nas Tabelas 41 e 42, para fêmeas, mostram que a diferença entre o valor m obtido pelo modelo teórico de Levene é muito próximo do valor da longevidade média real $\bar{x}$, obtido recorrendo-se à estrutura etária das populações, o que corrobora a validação do modelo de Levene.

Sabe-se que em populações as pressões seletivas são muito fortes. Neste trabalho fez-se uma tentativa de se medir esta intensidade através dos dados obtidos de dois experimentos. As populações experimentais forneceram os dados da estrutura etária, da qual se obteve a longevidade média real $\bar{x}$, e um outro experimento sugerido por Tadei e Mourão (1981) que consistiu em colocar moscas em tubos de excursão, sob pressões seletivas fracas, e medir suas longevidades sob estas condições. Antes porém da apresentação dos resultados algumas considerações são importantes. A longevidade aqui tratada é a do adulto, ou seja, o tempo decorrido entre o nascimento, ou emergência da mosca, e a morte do indivíduo. Clark e Gould (1970) consideraram que a duração de vida de um organismo é determinada pela combinação de fatores genéticos e ambientais. Está bem estabelecido que o ambiente experimental (quantidade e qualidade do alimento, temperatura, umidade e fotoperíodo) e fatores genéticos (diferentes linhagens) influem na longevidade dos indivíduos. Uma série de experimentos com *Drosophila* têm demonstrado a redução da longevidade em função desses dois fatores, como por exemplo Maynard Smith (1959), Strehler (1961, 1977), Hollingsworth (1966, 1968, 1969), Lamb (1968), Clark e Gould (1970), Allemand *et al.* (1973), Cohet (1975), Cohet e David (1976), Miquel *et al.* (1976), Parsons (1978), Flanagan (1980), Schnebel e Grossfield (1983), Arking *et al.* (1988), Nagel (1989),

Yonemura *et al.* (1990) e outros, e mais especificamente com *Megaselia scalaris*, Prawirodisastro e Benjamim (1979), Trumble e Pienkowsky (1979), Zanon (1982), Vettorazzi (1987), Silva (1991) e Manzato, Tadei e Cordeiro (1999). Os resultados da influência ambiental na longevidade de *M. scalaris* mostram discordâncias entre os diversos autores. Sob condições de pressão seletiva forte El-Miniawi (1965) à temperatura de 22,5°C encontrou para machos a longevidade média de 3,27 dias e para fêmeas 3,17. Silva (1991) à temperatura de 25°C encontrou para machos longevidade variando de 5,6 a 7,8 dias, e para fêmeas longevidade de 10,8 a 17,2 dias. Vettorazzi (1993) apresentou as estimativas da longevidade média recorrendo ao método de Levene, com duas transferências semanais, tendo obtido para as linhagens SR, R4, CP e BG à temperatura de 25°C, para machos as longevidades médias de SR=7,2, R4=7,27, CP=6,53 e BG=7,23 dias, e para fêmeas SR=19,34, R4=18,66, CP=11,76 e BG=16,37. Sob condições de pressão seletiva fraca, Patton (1922), com temperatura variando de 18,7°C a 20°C obteve para machos, até 7 dias de idade, e para fêmeas de 26 a 31 dias. El-Miniawi e Moustafa (1965) à temperatura de 27°C obtiveram longevidades médias, para machos 7,3, e para fêmeas 17,3 dias. Prawirodisastro e Benjamin (1979), à temperatura de 15°C obteve para machos 43,0 e para fêmeas 51,0 dias, à 20°C para machos 24,9 e para fêmeas 30,7, e à 25°C para machos 24,8 e para fêmeas 29,9 dias. Tumrasvin *et al.* (1977) encontraram para machos longevidade média de 2,7 e para fêmeas 5,2 dias. Benner e Ostermeyer (1980) obtiveram para machos longevidade de até 32 dias, porém 50% das mortes ocorreram até o 12º dia, e para fêmeas longevidade de até 40 dias, com 50% de mortes até o 23º dia.

Os dados das populações experimentais, através da estrutura etária obtida com 3 transferências semanais, forneceram às temperaturas de 25°C e 20°C as longevidades médias para machos e fêmeas, apresentadas nas Tabelas 35 e 36. Para machos à temperatura de 25°C as longevidades médias foram, SR=3,3, R4=3,0, CP=3,0 e BG=3,1 dias, e à 20°C são, SR=4,4, R4=3,0, CP=4,5 e BG=4,7. Para fêmeas tem-se à 25°C, SR=6,9, R4=5,8, CP=5,4 e BG=6,2 dias, enquanto que a 20°C SR=9,1, R4=8,9, CP=6,8 e BG=8,2 dias. O ajuste de um modelo linear de análise de variância com dois critérios de classificação para machos, e para fêmeas, Tabela 37, mostrou que no caso de machos somente o efeito temperatura foi significativo, isto é a longevidade aumenta com a diminuição da temperatura, e para

fêmeas foram significativos os efeitos de temperatura, linhagem e a interação temperatura versus linhagem. O efeito temperatura significa que para todas as linhagens a longevidade aumentou com a diminuição da temperatura, e o efeito linhagem significa que as diferentes linhagens apresentaram diferentes longevidades médias. Os resultados das comparações múltiplas de Duncan, conforme Tabela 38 foram, à 25°C $SR > BG > R4 > CP$ e à 20°C $SR = R4 > BG > CP$. Com isto verificou-se que em média a linhagem mais longa, nas duas temperaturas, foi SR e a menos CP, sendo R4 e BG intermediárias. Estes resultados são concordantes com os de outros autores quanto ao efeito ambiental da temperatura, havendo redução da longevidade em temperaturas mais elevadas. Chama a atenção, porém, os diferentes valores de longevidade encontrados por alguns autores, tais como, El-Miniawi (1965) que obteve a 22,5°C, 3,27 dias para machos e 3,17 para fêmeas, e Silva (1991), que encontrou a 25°C, 5,6 a 7,8 dias para machos e 10,8 a 17,2 para fêmeas.

Um aspecto interessante em estudos de populações é tentar avaliar a força da pressão seletiva através da longevidade. Neste trabalho um experimento para estudo da longevidade dos indivíduos em condições de pressão seletiva fraca foi desenvolvido. A longevidade dos indivíduos foi determinada em tubos de excursão, nas condições de 1macho/tubo, 1fêmea/tubo e 1casal/tubo, sendo então os resultados analisados através do ajuste de um modelo linear de análise de variância com 3 critérios de classificação (temperatura, linhagem e condição). Da Tabela 44 observa-se para machos efeitos significativos de temperatura, condição, linhagem e a interação temperatura versus linhagem, e para fêmeas só o efeito condição é não significativo. Para machos os desdobramentos dos efeitos foram realizados pelas comparações múltiplas de Duncan para detecção do efeito linhagem (Tabela 45), e para o efeito temperatura comparações múltiplas 2 a 2 de Tukey (Tabela 46). Os efeitos de linhagem em machos mostram que tanto na condição de machos isolados como machos acasalados, a linhagem mais longa foi CP, e as menos longas foram SR e R4, e quanto ao efeito temperatura em todas as linhagens nas diferentes condições, a longevidade a 20°C foi maior do que a 25°C. É interessante que seja observado o percentual de redução que ocorreu devido à variação de temperatura em cada caso. Com machos isolados, $SR=55\%$, $R4=39\%$, $CP=39\%$ e $BG=22\%$, e para machos acasalados, $SR=67\%$, $R4=53\%$, $CP=40\%$ e $BG=40\%$. No

caso de machos acasalados, além da temperatura houve também efeito da atividade sexual interagindo. No caso das fêmeas, a não existência do efeito condição, implica dizer que o resultado de fêmeas isoladas foi o mesmo de fêmeas acasaladas, isto é, não foi detectado efeito da atividade reprodutiva nas fêmeas. Os desdobramentos dos efeitos linhagem, temperatura e a interação estão descritos nas Tabelas 47 e 48. As comparações múltiplas de Duncan mostraram que para fêmeas, nas duas temperaturas, a linhagem que apresentou menor longevidade foi R4, e as demais apresentaram longevidade média maior ou igual a R4, alternando-se entre si conforme a temperatura. A longevidade observada a 20°C é maior do que a 25°C, e os percentuais de redução são dados por, SR=46%, R4=46%, CP=24% e BG=23%. Com este experimento em tubos, verificou-se um efeito ambiental marcante sobre a longevidade dos indivíduos, e também que a atividade sexual afetou mais a longevidade do macho que a da fêmea. Quando são comparadas as longevidades médias encontradas em tubos e em populações, cuja finalidade é a de medir o efeito da pressão seletiva devido a competição intra-específica, verifica-se que a 25°C para machos as reduções foram, SR=11%, R4=41%, CP=62% e BG=56%, e para as fêmeas SR=62%, R4=59%, CP=75% e BG=77%. À 20°C tem-se para machos, SR=61%, R4=72%, CP=66% e BG=60%, e para fêmeas SR=74%, R4=71%, CP=78% e BG=76%.

Os resultados produzidos pelo experimento em tubos, conjuntamente com os das populações experimentais, através da estrutura etária, mostraram concordância com os apresentados por Tadei e Olívio (1995) e Arakawa e Tadei (1999), e corroboram a afirmativa de que a longevidade dos machos é mais afetada pela atividade sexual do que pela densidade, enquanto que ocorre o inverso com a longevidade das fêmeas.

As comparações das longevidades médias aqui encontradas, com as de outros autores, servem para mostrar a controvérsia existente sobre o assunto. Em condições de pressão seletiva fraca, com 1casal/tubo, Patton (1922), com variação de temperatura entre 18,7°C a 20°C, encontrou sobreviventes machos até 7 dias, e fêmeas de 26 a 31 dias. El-Miniawi e Moustafa (1965), à temperatura de 27°C, encontraram longevidade para machos de 3 a 9 dias, com média de 7,3, e para fêmeas longevidade de 3 a 32 dias, com média de 17,3. Prawirodisastro e Benjamin (1979), na condição de 1 macho e 3 fêmeas, com 10 réplicas, encontraram

longevidades médias, a 15°C para machos 43,0 dias e para fêmeas 51,0, à 20°C para machos 24,9 e fêmeas 30,7, e à 25°C para machos 24,8 e fêmeas 29,9 dias. Tumrasvin *et al.* (1977) com 1casal/tubo, com 9 réplicas encontraram longevidades médias, para machos 2,7 e fêmeas 5,2 dias.

Os dados produzidos neste trabalho pelo experimento de 1casal/tubo, independentemente das linhagens, pode ser resumido como segue, à 25°C para machos, a longevidade variou de 3,7 a 7,9 dias com média de 5,9, e para fêmeas a variação foi de 14,0 a 26,7, com média de 20,2 dias. Na temperatura de 20°C para machos a variação foi de 10,9 a 13,1, com média de 11,8 dias, e para fêmeas foi de 30,8 a 35,4 com média de 32,9 dias.

Através da confrontação de dados, verifica-se discrepância muito grande entre a longevidade média de machos encontrada por Prawirodisastro e Benjamin (1979) em relação aos demais trabalhos aqui citados, e também a longevidade média de fêmeas encontrada por Tumrasvin *et al.* (1977).

Ainda sob condição de pressão seletiva fraca, agora com 1mosca/tubo, Benner e Ostermeyer (1980), observaram à temperatura de 25°C, para machos, longevidade de até 31 dias, com 50% de mortes até o 12º dia, e para fêmeas longevidade de até 40 dias, com 50% de mortes até 23º dia. No nosso estudo foi observada à 25°C, independentemente da linhagem, para machos longevidade de até 16 dias, com 50% de mortes até o 8º dia, e para fêmeas longevidade de até 52 dias, com 50% de mortes até o 22º dia. A 20°C, a longevidade dos machos foi de até 36 dias, com 50% de mortes até o 13º dia, e para fêmeas de até 68 dias, com 50% de mortes até o 35º dia.

Sob condições de pressão seletiva forte, El-Miniawi (1965) à temperatura de 22,5°C encontrou para machos longevidade média de 3,27 dias e para fêmeas 3,17. Silva (1991) a 25°C encontrou para machos variação de 5,6 a 7,8 dias, e para fêmeas de 10,8 a 17,2 dias. Em contraposição, nossos dados mostram a 25°C para machos variação de 3,0 a 3,3 dias, e para fêmeas 5,4 a 6,9. A 20°C para machos 3,0 a 4,7, e para fêmeas de 6,8 a 9,1 dias.

A pergunta então é por quê os diferentes autores encontraram resultados discrepantes, tanto em condições de pressão seletiva fraca como forte? A resposta não é definitiva, mas pode-se levantar algumas justificativas. A primeira, e talvez a mais importante, seja a não uniformidade dos métodos experimentais. A segunda, a

não uniformidade do tipo de material, meio de cultura, pois é sabido que o meio mais rico leva à maior produtividade. A terceira, as diferenças genéticas produzidas pelas diferentes linhagens, pois os diferentes trabalhos mostram resultados diferentes dependendo da procedência das linhagens utilizadas nos experimentos.

As dificuldades impostas por fatores intrínsecos e extrínsecos às populações naturais na obtenção de estimativas confiáveis da longevidade média é que levaram ao estudo das populações experimentais, sob condições restritivas, onde modelos matemáticos e estatísticos possam ser testados. Levene (apêndice em Dobzhansky e Pavlovsky, 1961) propôs um modelo teórico para estimar a longevidade média em experimentos com duas transferências semanais. Neste trabalho fizemos uma extensão do modelo de Levene para três transferências semanais, e a confrontação de valores da longevidade média real $\bar{x}$ com a estimativa apresentada pelo modelo encontram-se nas Tabelas 41 e 42, obtendo-se um excelente ajuste. Vitorazzi (1993) trabalhou com 10 linhagens de *Megaselia scalaris* a 25°C, dentre as quais as quatro envolvidas neste trabalho, com a manutenção das populações com duas transferências semanais, e o mesmo meio de cultura aqui utilizado. Comparando-se as longevidades médias reais $\bar{x}$ deste trabalho com as longevidades médias estimadas por Vitorazzi (1993), através do modelo de Levene, verifica-se que a longevidade média com 2 transferências semanais foi maior do que a obtida aqui com 3 transferências. Os valores reais de $\bar{x}$ para machos são, SR=3,3, R4=3,0, CP=3,0 e BG=3,1 dias, enquanto que os valores estimados são SR*=7,2, R4*=7,3, CP*=6,5 e BG*=7,2 dias. Para fêmeas os valores reais de $\bar{x}$ são SR=6,9, R4=5,8, CP=5,4 e BG=6,2 dias, e os estimados são SR*=19,3, R4*=18,7, CP*=11,8 e BG*=16,4. A explicação por haver redução tão acentuada na longevidade média com 3 transferências, encontra-se no fato de que neste caso ocorre maior produtividade do que com duas transferências, cujo efeito é a maior densidade na parcela adulta da população e, conseqüentemente, maior competição intra-específica, o que afeta diretamente a longevidade dos indivíduos.

Tadei e Mourão (1976) sugeriram um procedimento que permite analisar experimentalmente as fêmeas reprodutivas, que foi utilizado por Corradi (1979) para determinar o tamanho efetivo para fêmeas. Este método consiste, no momento do descarte da população, em colocar individualmente em tubos, com meio de cultura, as fêmeas da população marcadas com cores diferentes, que identificam suas

idades, e verificar as que produzem progênie, quantificando assim as fêmeas reprodutivas. Neste trabalho, as moscas marcadas, que estavam nas garrafas no dia do descarte tinham as idades de 3, 5, 7, ... dias, e aquelas com zero dias correspondem às que ainda não foram marcadas, sendo provenientes das garrafas que continham a parcela jovem da população. No dia do censo, ao invés de se tomar todas as moscas jovens, foi retirada uma amostra de 150 fêmeas. Assim a quantidade de tubos é igual à quantidade de fêmeas adultas com as respectivas idades identificadas, mais 150 fêmeas de idade zero. Neste caso como o processo de nascimento e morte é considerado discreto, com os nascimentos e mortes só ocorrendo no momento do censo, as fêmeas consideradas como de zero dias, terão de fato idade variando de zero a três dias.

Observou-se que à temperatura de 25°C, nas duas linhagens, na sua maioria, as fêmeas fertilizadas apresentavam as idades de 3, 5 e 7 dias, e à 20°C as idades variaram de 3 a 14 dias (Tabela 33). Arakawa e Tadei (1999) em estudos também com *Megaselia scalaris*, à temperatura de 25°C mostraram que os machos mais produtivos são os de 2 dias de idade, enquanto que as fêmeas são as de 5 dias. Embora no nosso trabalho não se tenha observado a quantidade de descendentes de cada mosca, os dados quando comparados ao da estrutura etária populacional, confirmam as faixas de idade mais produtivas. Independentemente de linhagem, à 25°C fêmeas com 3, 5 e 7 dias, e à 20°C fêmeas com idade variando de 3 a 14 dias. Para machos foi observado nas populações que a 25°C, de 93% a 99% não sobrevivem mais que 3 dias, e à 20°C, 99% não sobrevivem mais que 10 dias. O tamanho efetivo então pode ser calculado contabilizando o número que produziu progênie em relação ao total de moscas adultas. À 25°C, produziram progênie, 37% da linhagem CP, e 51% de BG, e a 20°C, 17% de CP e 18% de BG. Corradi (1979) encontrou para fêmeas de *Drosophila* 25%. Crow e Kimura (1970) observaram que em populações humanas e de *Drosophila* em laboratório é usual encontrar tamanho efetivo menor que 75%. É importante observar que com o procedimento sugerido por Tadei e Mourão (1976), no momento do descarte, o que se tem é uma amostra da população, e o erro cometido na estimação do tamanho efetivo diminui com o aumento do tamanho populacional amostral.

Estes resultados parecem sugerir que a estratégia de sobrevivência da espécie, estaria de acordo com a proposição de Partridge e Barton (1993), cujo



efeito da atividade sexual sobre o macho tem um custo reprodutivo bastante elevado devido à reprodução juvenil. Observa-se também que as fêmeas com idades mais avançadas são reprodutivas, e que a força da seleção natural atua fortemente na fase juvenil, o que concordaria com a proposição de Charlesworth (1980, 1993) de que esta força pode ser expressa como uma fração da expectativa média de vida, e esta fração é máxima até a idade da primeira reprodução, após a qual declinaria paulatina e irreversivelmente até tornar-se igual a zero.

V. RESUMO E CONCLUSÕES

Para entendimento da dinâmica populacional, em organismos nos quais diferentes grupos de idade têm taxas específicas de natalidade e mortalidade, torna-se imprescindível o conhecimento da estrutura etária da população. Os modelos de laboratório têm dado grande contribuição para compreensão de tais mecanismos. Neste trabalho utilizando quatro linhagens geográficas de *Megaselia scalaris*, vinte e quatro populações experimentais foram fundadas e mantidas pela técnica da transferência seriada em câmaras de temperatura constante de $25 \pm 1,0^\circ\text{C}$ e $20 \pm 1,0^\circ\text{C}$. Para determinação da estrutura etária as moscas jovens que são adicionadas à parcela adulta da população nos dias de censo, foram marcadas com cor diferente daquelas dos censos anteriores, identificando assim as suas idades. A manutenção dessas populações por períodos que variaram de 41 a 48 semanas permitiu a obtenção de dados para o estudo de características inter-relacionadas, e importantes na determinação da dinâmica populacional, como tamanho da população, produtividade, mortalidade, longevidade e estrutura etária.

Com os dados obtidos, através de ajustes de modelos lineares e técnicas estatísticas de análise de variância, foram detectados os efeitos ambiental e genético, respectivamente devido às variações de temperatura e linhagens geográficas.

Para a característica tamanho populacional, independentemente da linhagem, observou-se maior número de moscas a 25°C que a 20°C , e a linhagem com maior estado-de-ser-adaptado, independentemente da temperatura foi SR, e o menor foi CP, tendo R4 e BG valores intermediários. O efeito apresentado pelas linhagens deve ser atribuído à variabilidade genética existente entre elas.

Quanto à variável produtividade observou-se que ela é significativamente maior a 25°C do que a 20°C , e quem determina o efeito de linhagem na produção total de moscas é a quantidade de machos produzidos pelas diferentes linhagens geográficas.

A razão sexual ao nascer é favorável aos machos, sendo que a 25°C , esta razão varia de 1,5 a 1,8 vezes, e a 20°C , de 1,5 a 2,5 vezes. O que se observou foi uma razão sexual crescente com a mudança da temperatura de 25°C para 20°C , e as linhagens SR e R4 foram as que apresentaram maior variação. Com este

experimento para três transferências semanais foi possível detectar efeitos na razão de sexo ao nascer, sendo que outros autores com a mesma espécie, em experimentos com 1 e 2 transferências, encontraram razão de sexo de 1:1.

Para estabelecimento da estrutura etária, foram determinantes o uso das técnicas da transferência seriada de Buzzatti-Traverso (1955) e a de marcação de insetos de Tadei e Mourão (1976), e a partir dos dados gerados conseguiu-se mostrar os efeitos genéticos e ambientais na determinação da longevidade média de machos e fêmeas nas populações. Na parcela adulta, devido a alta taxa de mortalidade dos machos, o que se observou foi uma inversão nos valores relativos à época dos nascimentos. Relativamente às quantidades médias de fêmeas para machos, a 25°C, a variação nas quatro linhagens foi de 8,5 a 17,4 vezes maior, e a 20°C, a mesma medida variou de 1,4 a 2,7. O efeito ambiental devido à variação de temperatura foi concordante com os trabalhos de vários autores mostrando que a longevidade aumenta quando a temperatura é diminuída. O efeito ambiental temperatura é marcante na longevidade de machos, sendo que a 25°C a grande maioria não sobrevive mais que 3 dias, e a 20°C o tempo de vida estendeu-se até 10 dias. Para as fêmeas, a 25°C, 98% não sobreviveram mais que 14 dias, ao passo que a 20°C, a mesma taxa de sobrevivência ocorreu até a idade de 21 dias.

O estabelecimento da estrutura etária permite a descrição do perfil etário populacional, havendo interesse em verificar se há ou não alterações no mesmo, devido a variações ambientais e genéticas. A comparação dos perfis médios foi realizada para fêmeas, recorrendo-se ao processo de simulação bootstrap, e através de processo amostral com reposição, a partir dos dados gerados pelas 3 réplicas experimentais originais conseguiu-se amplificar os perfis etários, e compará-los utilizando técnicas estatísticas de análise de variância multivariada.

Os efeitos de pressões seletivas fortes e fracas demonstraram que a reprodução juvenil tem custos. Com os dados obtidos dos experimentos planejados em condições de pressões seletivas fortes e fracas foi possível verificar que a longevidade dos machos é mais afetada pela atividade sexual do que pela densidade, enquanto que a longevidade das fêmeas é mais afetada pela densidade do que pela atividade sexual.

Em populações de *M. scalaris* estimativas da longevidade média de fêmeas é obtida recorrendo-se ao modelo teórico de Levene com duas transferências



semanais. Neste trabalho com a extensão deste modelo para três transferências semanais, obteve-se as estimativas da longevidade média para machos e fêmeas, e por comparação com a longevidade média real $\bar{x}$ das moscas, o modelo de Levene foi validado.

A tentativa de se medir o tamanho efetivo obedecendo a proposta de Tadei e Mourão (1976) foi realizada no momento do descarte. Contabilizou-se assim o percentual de fêmeas de cada faixa etária que produziram progênie. O efeito ambiental temperatura foi marcante, e para as linhagens envolvidas a 25°C observou-se variação de 37% a 51% e a 20°C, de 17% a 18% de moscas fertilizadas.

Estes resultados parecem sugerir que a estratégia de sobrevivência da espécie, estaria de acordo com a proposição de Partridge e Barton (1993), cujo efeito da atividade sexual sobre o macho tem um custo reprodutivo bastante elevado devido à reprodução juvenil. Observa-se também que as fêmeas com idades mais avançadas são reprodutivas, e que a força da seleção natural atua fortemente na fase juvenil, o que concordaria com a proposição de Charlesworth (1980, 1993) de que esta força pode ser expressa como uma fração da expectativa média de vida, e esta fração é máxima até a idade da primeira reprodução, após a qual declinaria irreversivelmente até tornar-se igual a zero.

VI. SUMMARY AND CONCLUSIONS

In order to understand the population dynamics, in which different age groups present specific mortality and birth rates, it is indispensable the knowledge of the age structure of the population. Laboratory models have greatly contributed toward the understanding of such mechanisms. In this study, using four geographical strains of *Megaselia scalaris*, 24 experimental populations were founded and kept through serial transference technique in constant temperature room of $25 \pm 1.0^\circ\text{C}$ and $20 \pm 1.0^\circ\text{C}$. In order to determine age structure, the younger flies added to the adults in the population during the census were marked with a different color from those in the previous census, thus identifying their ages. The maintenance of those populations for time periods which varied from 41 to 48 weeks allowed data collection to the study of interrelated characteristics which were relevant to the determination of the population dynamics, such as population size, productivity, mortality, longevity and age structure.

With the data obtained, through adjustments of linear models and statistic techniques of analysis of variance, the environmental and genetic effects were detected, respectively associated with temperature and geographic strain variations.

As to the population size, independently of strain, a greater number of flies was observed at 25°C than at 20°C , and the strain with greater adaptedness, regardless of temperature, was SR, and the smaller was CP, with R4 and BG showing intermediate values. The effect presented by strains should be attributable to the genetic variability among them.

Concerning productivity, it was observed that it was significantly greater at 25°C than at 20°C , with the strain effect in the overall production of flies being determined by the quantity of males produced by the different geographic strains.

Birth sex ratio is favourable to males. At 25°C , ratio varied from 1.5 to 1.8 times, and at 20°C , it varied from 1.5 to 2.5 times. It was observed a growing sexual ratio with the temperature change from 25°C to 20°C , with strains SR and R4 presenting the greatest variation. Through this experiment for three weekly transferences, it was possible to determine effects in birth sex ratio. Other authors working with the same species, in experiments with 1 and 2 weekly transferences, found a 1:1 sex ratio.



To establish age structure, the techniques of serial transference of Buzzatti-Traverso (1955) and insect marking of Tadei and Mourão (1976) were relevant. From the data obtained, the genetic and environmental effects in the determination of average longevity of males and females in the populations could be shown. In the adult portion, due to the high mortality rate of males, an inversion in the values related to the birth period was observed. Concerning the average quantities of females to males, at 25°C, the variation in the four strains was from 8.5 to 17.4 times greater, and, at 20°C, the same measure varied from 1.4 to 2.7. The environmental effect due to temperature variation agreed with the studies from many authors, showing that longevity increases when the temperature is lowered. The environmental effect associated to temperature was significant in the longevity of males: at 25°C, the great majority did not survive more than three days, and at 20°C, lifetime has extended to 10 days. For females, at 25°C, 98% did not survive more than 14 days, whereas at 20°C, the same survival rate occurred till the age of 21 days.

The establishment of age structure allows the description of the population age profile, with interest in verifying whether or not it went through alterations, due to environmental and genetic variations. The comparison of average profiles was obtained through the females, making use of the bootstrap simulation process, and through the sample process with replacement, from the data generated by the three original experimental replicas, it was possible to enhance age profiles and to compare them using statistic techniques of multivariate analysis of variance.

The effects of strong and weak selective pressures have showed that young reproduction takes its costs. With data obtained from planned experiments under strong and weak selective pressure conditions, it was possible to verify that male longevity is more affected by sexual activity than by density, whereas female longevity is more affected by density than by sexual activity.

In *M. scalaris* populations, the estimations for female average longevity is obtained through the Levene theoretical model with two weekly transferences. Through the extension of this model to three weekly transferences, estimations for male and female average longevity were obtained, and, through comparison with actual average longevity $\bar{x}$ of the flies, the Levene model was validated.

The attempt to measure the effective size, according to the Tadei and Mourão



(1976) proposition, was accomplished, and during the bottle discarding the female percentual for each age group which produced progeny was counted up. Temperature as an environmental effect was significant, and for the strains involved at 25°C, a variation of 37% to 51%, and at 20°C, variation was of 17% to 18% of fertilized flies.

These results seem to indicate that the survival strategy of the species would be in accordance with Partridge and Barton (1993) proposition, that the sexual activity effects on males present a high reproductive costs due to young reproduction. It was also observed that older females are reproductive, and that the force of natural selection acts powerfully during the young stage, which would be in accordance with Charlesworth (1980, 1993) proposition that this force could be expressed as a fraction of the average life expectation, and this fraction is maximum till the age of the first reproduction, after which it would irreversibly decline till zero.

VII. AGRADECIMENTOS

A realização deste trabalho só foi possível graças à colaboração direta ou indireta de muitas pessoas. Manifesto minha gratidão a todas elas e de forma particular:

Ao meu orientador, Prof. Dr. Wladimir João Tadei, por ter confiado em mim e aplicado todo seu talento e dedicação à minha formação. Mais do que um excelente profissional, um amigo, um irmão, cuja paciência, dedicação e generosidade vão além dos meros deveres de um orientador. Mesmo na sua condição mais extrema de fragilidade, sempre deu apoio e tranquilidade àqueles que dos seus conhecimentos científicos dependiam. Trabalhar sob sua orientação foi um prazer e uma honra.

Ao co-orientador Prof. Dr. José Antonio Cordeiro, pela amizade, pela orientação segura e sugestões para solução dos problemas que envolveram simulação bootstrap.

Aos professores Dra. Maria Astride S. Corradi, Dr. José Chaud Netto, Dr. Muracy Bello e Dr. Sérgio F. dos Reis, pela criteriosa revisão do texto e proveitosas observações críticas na análise da pro forma.

Aos Senhores Paulo A. Maziero e Sebastião D. Barbosa pela elaboração do meio de cultura e à Senhora Laura N. Almeida pela colaboração.

Aos professores da Pós-Graduação, Dra. Claudia M. Carareto, Dra. Hermione E.M.C. Bicudo, Dra. Maria Astride S. Corradi, Dra. Maria Tercília A. Vilela, Dr. Wanderli P. Tadei, Dr. Wladimir J. Tadei, pelos conhecimentos transmitidos.

Aos professores do Departamento de Biologia do IBILCE, pelo conhecimento e experiência profissional que me proporcionaram e, em especial à professora Dra. Marlene K. H. Kobayashi, pela amizade e incentivo.

Aos professores do Departamento de Ciência de Computação e Estatística pelo incentivo, e particularmente aos amigos que atuam na área de Estatística e sempre me apoiaram, professores Dr. Luiz Carlos Baida, Dr. Fernando Ferrari e professora Adriana Barbosa dos Santos.

À minha esposa Vera Lucia e aos meus filhos Carolina e Jairo, pela firmeza com que aceitaram as mudanças decorrentes do trabalho científico, estando juntos me ajudando na parte experimental deste trabalho e pelas horas de lazer sacrificadas.



VIII. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALLEMAND, R., COHET, Y., DAVID, J. Increase in longevity of adult *Drosophila melanogaster* kept in permanent darkness. *Exp. Geront.*, v.8, p.279-283, 1973.
- ANDREWARTHA, H.G. *Introducción al estudio de poblaciones animales*. Madrid: Alhambra, 1973.
- ANDREWARTHA, H.G., BIRCH, L.C. *The distribution and abundance of animals*. Chicago: The University of Chicago Press, 1974.
- ARAKAWA, T.V.G., TADEI, W.J. Fertilidade de moscas de diferentes idades da linhagem SR de *Megaselia scalaris* Loew. In: 10º ENCONTRO DE BIÓLOGOS, CRB-1 (SP,MT,MS). São Carlos: Universidade Federal de São Carlos, 1999, p67.
- ARKING, R., BUCK, S., WELLS, R.A., PRETZLAFF, R. Metabolic rates in genetically based long lived strains of *Drosophila*. *Exp. Geront.*, v.23, p.59-76, 1988.
- AYALA, F.J. Relative fitness of populations of *Drosophila serrata* and *Drosophila birchii*. *Genetics*, v.51, p.527-544, 1965.
- AYALA, F.J. Dynamics of populations. I. Factors controlling population growth and population size in *Drosophila serrata*. *Amer. Nat.*, v.100, p.333-344, 1966.
- AYALA, F.J. Dynamics of populations. II. Factors controlling population growth and population size in *Drosophila pseudoobscura* and *Drosophila melanogaster*. *Ecology*, v.48, p.67-75, 1967.
- AYALA, F.J. Genotype, environment, and population numbers. *Science*, v.162, p.1453-1459, 1968.
- BARROWCLOUGH, G.F. Gene flow, effective population sizes, and genetic variance components in birds. *Evolution*, v.34, p.789-798, 1980.
- BATSCHLET, E. *Introduction to mathematics for life Scientists*, Berlim: Springer-Verlag, 1972.
- BEIGUELMAN, B. *Curso práctico de bioestatística*. Ribeirão Preto: SBG, 1994.
- BENNER, D.B., CURTIS, S.K. Internal reproductive organs of the female humpbacked fly, *Megaselia scalaris* Loew (Diptera: Phoridae). *Int. J. Insect. Morphol. Embriol.*, v.17, n.3, p.197-205, 1988.
- BENNER, D.B., OSTERMEYER, E.C. Some observations on the life history of fly *Megaselia scalaris* Loew (Phoridae) with special reference to the eclosion pattern. *J. Acad. Sci.*, v. 55, n.3, p.103-105, 1980.
- BINNS, E.S., GURNEY, B., WYATT, I.J., WHITE, P.F. Populations of the phorid fly *Megaselia halterata* on an experimental mushroom unit over four years. *Ann. Appl. Biol.*, v.92, p.159-171, 1979.
- BUCK, S., NICHOLSON, M., DUDAS, S., WELLS, R., FORCE, A., BAKER, G.T.III, ARKING, R. Larval regulation of adult longevity in genetically-selected long-lived strain of *Drosophila*. *Heredity*, v.71, p.23-32, 1993a.

- BUCK, S., WELLS, R.A., DUDAS, S.P., BAKER, G.T.III, ARKING, R. Chromosomal localization and regulation of the longevity determinant genes in a selected strain of *Drosophila melanogaster*. *Heredity*, v.17, p.11-22, 1993b.
- BUSSAB, W.O. e MORETTIN, P.A. *Estatística Básica*, São Paulo: Atual Editora, 1985.
- BUZZATTI-TRAVERSO, A.A. Evolutionary changes in components of fitness and other polygenic traits in *Drosophila melanogaster* populations. *Heredity*, v.9, p. 153-186, 1955.
- CERVO, A.L., BERVIAN, P.A. *Metodologia científica*. Rio de Janeiro: McGraw-Hill, 1983.
- CHARLESWORTH, B. *Evolution in Age Structured populations*. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1980.
- CHARLESWORTH, B. Evolutionary mechanisms of senescence. *Genetica*, v.91, p.11-19, 1993.
- CLARK, A.M., GOULD, A.B. Genetic control of adult life span in *Drosophila melanogaster*. *Exp. Geront.*, v.5, p.157-162, 1970.
- COCHRAN, W.G. *Sampling techniques*. New York: John Wiley & Sons, 3.ed., 1977.
- COHET, Y.A. Epigenetic influences on the lifespan of the *Drosophila*: existence of an optimal growth temperature for adult longevity. *Exp. Geront.*, v.10, p.181-185, 1975.
- COHET, Y.A. e DAVID, J.R. Deleterious effects of copulation in *Drosophila* females as a function growth temperature of both sexes. *Experientia*, v.32, n.6, p.696-697, 1976.
- CONFORT, A. *The Biology of Senescence*. London: Churchill Livingstone, 1979.
- CORRADI, M.A.S. *Estrutura etária em populações de Drosophila*. Dissertação (Mestrado em Ciências). São Paulo: Instituto de Biociências. Universidade de São Paulo, 1976.
- CORRADI, M.A.S. *Esforço reprodutivo e idade em populações experimentais de Drosophila hydei*. Tese (Doutorado em Ciências). São Paulo: Instituto de Biociências. Universidade de São Paulo, 1979.
- CORRADI, M.A.S., MOURÃO, C.A. Stable age distribution in experimental populations of *Drosophila*. *Rev. Bras. Genet.*, v.3, p.153-164, 1979.
- CORRADI, M.A.S., MOURÃO, C.A., TADEI, W.P. Longevity in experimental populations of *Drosophila*. *Rev. Bras. Genet.*, v. 3, n.3, p.265-273, 1980.
- CROMBIE, A.C. Interspecific competition. *J. Anim. Ecol.* v.16, p.44-67, 1947.
- CROW, J.F., KIMURA, M. *An introduction to population genetics theory*. New York: Harper & Row, 1970.
- CROW, J.F., MORTON, N.E. Measurement of gene frequency drift in small populations. *Evolution*, v.9, p.202-214, 1955.

- CRUZ, I.B.M., NASCIMENTO, J.C., CALLEGARI-JACQUES, S.M., OLIVEIRA, A.K. Adult life span in *Drosophila melanogaster* populations selected for long and short developmental period. *Rev. Bras. Genet.*, v.18, n.1, p.23-30, 1995.
- CUNHA, G.L. *Interação entre fatores ambientais e genéticos na determinação da longevidade em Drosophila melanogaster*. Dissertação (Mestrado em Genética). Porto Alegre: Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 1995.
- CURTSINGER, J.W. Density, and age-specific mortality. *Genetica*, v.96, n.3, p.179-182, 1995a.
- CURTSINGER, J.W. Density, mortality, and the narrow view. *Genetica*, v.96, n.3, p.187-189, 1995b.
- CURTSINGER, J.W., FUKUI, H.H., TOWNSEND, D.R., VAUPEL, J.W. Demography of genotypes: Failure of the limited life-span paradigm in *Drosophila melanogaster*. *Science*, v.258, p.461-463, 1992.
- DANTAS, C.A., RODRIGUES, F.W. *Introdução à estatística*. São Paulo: Academia de Ciências do Estado de São Paulo, 1980.
- DALENIUS, T. *Elements of Survey Sampling*. USA: Published by SAREC, 1985.
- DARWIN, C. *The origin of species and The descent of man*. New York: Random House, s.d., 1859, 1000p.
- DISNEY, R.H.L. A further case of a scuttle fly (Dipt., Phoridae) whose larvae attack slug eggs. *Entomol. Mon. Mag.*, v.112, p.174, 1976.
- DOBZHANSKY, Th. *Genética do processo evolutivo*. São Paulo: Polígono, 1973.
- DOBZHANSKY, Th., PAVLOVSKY, O. A further study of fitness of chromosomally polymorphic and monomorphic population of *Drosophila pseudoobscura*. *Heredity*, v.16, p.169-179, 1961.
- DOBZHANSKY, Th., WRIGHT S. Genetics of natural populations. X. Dispersal rates in *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics*, v.28, p.304-340, 1943.
- EFRON, B. Bootstrap methods: another look at the jackknife. *The Annals of Statistics*, v.7, n.1, p.1-26, 1979.
- EFRON, B. Nonparametric estimates of standard error: The jackknife, the bootstrap and other methods. *Biometrika*, v.68, n.3, p.589-599, 1981.
- EFRON, B. Bootstrap confidence intervals for a class of parametric problems. *Biometrika*, v.72, n.1, p.45-58, 1985.
- EFRON, B. *The jackknife the bootstrap and other resampling plans*. Philadelphia: Society for industrial and applied mathematics, 1986.
- EFRON, B., TIBSHIRANI, R.J. Bootstrap methods for standard errors, confidence intervals, and other measures of statistical accuracy. *Statistical Science*, v.1, n.1, p.54-77, 1986.
- EFRON, B., TIBSHIRANI, R.J. *An introduction to the bootstrap*. New York: Chapman & Hall, 1993.

- EL-MINIAWI, S.F. *Megaselia scalaris* Loew in Egypt. *Bull. Soc. Entomol. Egypte*, v.49, p.79-80, 1965.
- EL-MINIAWI, S.F., MOUSTAFA, M.A. On the biology of *Megaselia scalaris* Loew. *Bull. Soc. Entomol. Egypte*, v.49, p.81-91, 1965.
- EMLLEN, J.M. Age-specificity and ecological theory. *Ecology*, v.51, p.588-601, 1970
- EMLLEN, J.M. *Ecology: an evolutionary approach*. Massachusetts: Addison Wesley, Reading, 1973.
- FAGEN, R.M. An optimal life-history in which reproductive effort decreases with age. *Amer. Natur.* v.106, p.258-261, 1972.
- FINCH, C.E. *Longevity, Senescence and the Genome*. Chicago: Chicago Press, 1990.
- FISHER, R.A. *The genetical theory of natural selection*. Oxford: Clarendon Press, 1930.
- FLANAGAN, J.R. Detecting early-life components in the determination of the age of death. *Mechanism of Ageing and Development*, v.13, p.41-62, 1980.
- FUKUI, H.H., XIU, L., CURTSINGER, J.W. Slowing of age-specific mortality rates in *Drosophila melanogaster*. *Exp. Geront.*, v.28, p. 585-599, 1993.
- FUTUYMA, D.J. *Biologia evolutiva*. 2.ed. Ribeirão Preto: SBG, 1992.
- GADGIL, M., BOSSERT, W.H. Life historical consequences of natural selection. *Am. Nat.* v.104, p.1-24, 1970.
- GARRIS, G.I. *Megaselia scalaris* (Diptera: Phoridae) infesting laboratory tick colonies. *J. Med. Entomol.*, v.20, n.6, p.688, 1983.
- GIACHETTO-ARAKAWA.T.V., TADEI, W.J. Efeitos da idade das moscas na fecundidade da linhagem R4 de *Megaselia scalaris* Loew. *Genetics and Molecular Biology*, v.21, n.3, supplement, p.371, 1998.
- GRANDI, G. Ricerche sopra un Phoridae (diptera) africano (*Aphiochaeta xantina* Speis.), con particolare riguardo alla morfologia esterna della larva. *Bollettino del Laboratorio di Zoologia Generale e Agraria*. v.8, p.242-263, 1913-1914.
- GREENWOOD, P.J., HARVEY, P.H. The natal and breeding dispersal of birds. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* v.13, p.1-21, 1982.
- HAIDER, S.R. Description of the male genitalia of *Megaselia scalaris* (Loew) an intestinal myiasis producing fly (Diptera: Phoridae). *Pak. J. Health*, v.6, n.3, p.191-192, 1956.
- HOEL, P.G. *Estatística elementar*. Rio de Janeiro: Fundo de Cultura, 1961.
- HOLLINGSWORTH, M.J. Temperature and the rate of ageing in *Drosophila subobscura*. *Exp. Geront.*, v.1, p.259-267, 1966.
- HOLLINGSWORTH, M.J. Environmental temperature and life span in poikilotherms. *Nature*, v.218, p.869-870, 1968.



- HOLLINGSWORTH, M.J. The effect of fluctuating environmental temperatures on the length of life of adult *Drosophila*. *Exp. Geront.*, v.4, p.159-167, 1969.
- HOWARD, W.E. Dispersal, amount of inbreeding, and longevity in a local population of prairie deermice on the George Reserve, southern Michigan. *Contr. Lab. Vert. Biol. Univ. Mich.* v.43, p.1-50, 1949.
- JOHNSON, D.S., MERTL, H.G., TRAUT, W. Inheritance of cytogenetic and new genetic markers in *Megaselia scalaris*, a fly with an unusual sex determining mechanism. *Genetica*, v.77, p.159-170, 1988.
- JOHNSON, R., WICHERN, D. *Applied Multivariate Statistical Methods*. 3.ed. New Jersey: Printice Hall, 1992.
- KERSTER, H.W. Neighborhood size in the rusty lizard, *Sceloporus olivaceus*. *Evolution*, v.18, p.445-457, 1964.
- KIMURA, M., CROW, J.F. The measurement of effective population number. *Evolution*, v.17, n.3, p.279-288, 1963.
- KOMORI, K., SMITH, K.G. V., ODA, T., KARAMINE, D. A case of lung myiasis caused by larvae of *Megaselia spiracularis* Schmitz (Diptera: Phoridae). *Trans. R. Soc. Trop. Hyg.* v.72, n. 5, p.467-470, 1978.
- LAMB, M.J. Temperature and lifespan in *Drosophila*. *Nature*, v.220, p.808-809, 1968.
- LAMB, M.J. *Biology of Ageing*. London: Blackie, 1977.
- LESLIE, P.H. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika*, v.33, p.183-212, 1945.
- LESLIE, P.H. Some further notes on the use of matrices in population mathematics. *Biometrika*, v.35, 213-245, 1948.
- L'HÉRITIER, P., TEISSIER, G. Étude d'une population de *Drosophiles* en équilibre. *C. R. Acad. Sci. Paris*, v.197, p.1765-1767, 1933.
- LOTKA, A.J. The stability of the normal age distribution. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, v.8, p.339-345, 1922.
- MACARTHUR, R., CONNELL, J. *The biology of populations*. New York : John Wiley & Sons, 1966.
- MACHADO, J. *A estrutura etária na dinâmica de oscilações cíclicas de populações experimentais de Drosophila sturtevantii*. Dissertação (Mestrado em Ciências). São Paulo: Instituto de Biociências. Universidade de São Paulo, 1976.
- MACIEIRA, J.O., CHAUD-NETTO, J., ZANON, A.M. Oviposition rate and relative viability of descendants from couples of *Megaselia scalaris* (Diptera: Phoridae) reared in different experimental conditions. *Rev. Brasil. Biol.*, v.43, n.3, p.223-228, 1983.
- MAINX, F. The genetics of *Megaselia scalaris* Loew (Phoridae): A new type of sex determination in Diptera. *Am. Nat.*, v.98, n.903, p.415-430, 1964.

- MANZATO, A.J., TADEI, W.J. Tamanho e produtividade de populações experimentais de *Megaselia scalaris*, submetidas à técnica de marcação de insetos. In: 22º COLOQUIO DE INCENTIVO À PESQUISA. São José do Rio Preto: Instituto de Biociências Letras e Ciências Exatas. UNESP, 1995. p.34.
- MANZATO, A.J., TADEI, W.J., CORDEIRO, J.A. Simulação "bootstrap" para tamanho de populações experimentais de *Megaselia scalaris*. In: 7º Encontro de Biólogos do CRB-1 (SP,MT,MS). Ribeirão Preto: USP, 1996a, p.54.
- MANZATO, A.J., TADEI, W.J., CORDEIRO, J.A. Simulação "bootstrap" em populações experimentais de *Megaselia scalaris*. In: 41ª RBRAS, Reunião Anual da Região Brasileira da Sociedade Internacional de Biometria. São José do Rio Preto: IBILCE-UNESP, 1996b, p.37.
- MANZATO, A.J., TADEI, W.J., CORDEIRO, J.A. Estimação dos perfis populacionais por Simulação "bootstrap" de duas linhagens de *Megaselia scalaris*. *Rev. Bras. Genet.*, v.19, n.3, p.279, 1996c.
- MANZATO, A.J., TADEI, W.J., CORDEIRO, J.A. Comparação de duas linhagens de *Megaselia scalaris* através de intervalo de confiança via simulação "bootstrap". In: 23º Colóquio de Incentivo à Pesquisa. São José do Rio Preto: IBILCE-UNESP, 1996d.
- MANZATO, A.J., TADEI, W.J., CORDEIRO, J.A. Estratégias adaptativas diferentes de machos e fêmeas em populações de *Megaselia scalaris* Loew. In: 9º ENCONTRO DE BIÓLOGOS, CRB-1 (SP,MT,MS). Campo Grande: Universidade Federal do Mato Grosso do Sul, 1998a, p.37.
- MANZATO, A.J., TADEI, W.J., CORDEIRO, J.A. Estrutura etária e longevidade das moscas em populações experimentais de *Megaselia scalaris* Loew. *Genetics and Molecular Biology*, v.21, nº3, supplement, p.371, 1998b.
- MANZATO, A.J., TADEI, W.J., CORDEIRO, J.A. Efeito ambiental na longevidade de machos e fêmeas de *Megaselia scalaris* Loew. In: 10º ENCONTRO DE BIÓLOGOS, CRB-1 (SP,MT,MS). São Carlos: Universidade Federal de São Carlos, 1999, p66.
- MAYNARD SMITH, J. Sex-limited inheritance of longevity in *Drosophila subobscura*. *Journal Genetics*, v.56, p.227-235, 1959.
- MAYR, E. The objects of selection. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, v.94, p.2091-2094, 1997.
- MEDAWAR, P.B. *The Uniqueness of the Individual*. London: Methuen, 1957
- MENDELSSOHN, R. Optimization problems associated with a Leslie matrix. *Amer. Natur.* v.110, p.339-349, 1976.
- METTLER, L.E., GREGG, T.G. *Genética de populações e evolução*. São Paulo: Editora Polígono-Edusp, 1973.
- MILLER, P. L. A possible sensory function for the stop-go patterns of running in phorid flies. *Physiol. Entomol.*, v.4, p.361-370, 1979.

- MIQUEL, J., LUNDGREN, P.R., BENSCH, K.G., ATLAN, H. Effects of temperature on the life span, vitality and fine structure of *Drosophila melanogaster*. *Mech. Ageing Dev.*, v.5, p.347-370, 1976.
- MOURÃO, C.A. Araruta como substituto de ágar em meio de cultura para *Drosophila*. *Rev. Bras. Genet.*, v.10, n.3 (encarte), 1987.
- NAGEL, A.A. Componentes do valor adaptativo de mutantes de *Drosophila sturtevantii*. Dissertação (Mestrado em Genética). São José do Rio Preto: Instituto de Biociências Letras e Ciências Exatas. UNESP, 1989.
- NAGEL, A.A., TADEI, W.J. Conteúdo protéico e longevidade de quatro espécies de *Drosophila*. *Rev. Bras. Genet.*, v.17, n.3, supplement, p.310, 1994.
- OHBA, S. Analytical studies on the experimental population of *Drosophila*. I. The effect of larval population density upon the pre-adult growth in *D. melanogaster* and *D. virilis*, with special reference to their nutritional conditions. *Biol. J. Okayassa Univ.*, v.7, p.87-125, 1961.
- OHBA, S. Chromosomal polymorphism and capacity for increase under near optimal conditions. *Heredity*, v.22, p.169-185, 1967.
- PARK, T. Beetles, competition, and populations. *Science*, v.138, p.1369-1375, 1962.
- PARSONS, P.A. The effect of genotype and temperature on longevity in natural populations of *Drosophila melanogaster*. *Exp. Geront.*, v.13, p.167-169, 1978.
- PARSONS, P.A. Rapid development and a long life: an association expected under a stress theory of aging. *Experientia*, v.52, p.643-646, 1996.
- PARTRIDGE, L. Sexual activity and life span. In: Collatz, KG, Sohal, RS (eds) *Insect aging: strategies and mechanisms*. Berlim: Springer Verlag, 1986.
- PARTRIDGE, L. Lifetime reproductive success in *Drosophila*. In: Clutton-Brock T.H. (ed.) p.11-23. *Reproductive Success, Studies of Individual Variation in Contrasting Breeding Systems*, Chicago: Univ. of Chicago Press., 1988.
- PARTRIDGE, L., ANDREWS, R. The effect of reproductive activity on the lifespan of male *Drosophila melanogaster* is not caused by an acceleration of aging. *J. Ins. Physiol.*, v.31, p.393-395, 1985.
- PARTRIDGE, L., BARTON, N. H. Optimality, mutation and the evolution of ageing. *Nature*, v.362, p.305-311, 1993.
- PARTRIDGE, L., FARQUHAR, M. Sexual activity reduces lifespan of male fruitflies. *Nature*, v.294, p.580-582, 1981.
- PATTON, W.S. Notes on the Indian *Aphiochaetae*. *Indian J. Med. Res.*, v.9, p.683-691, 1922.
- PESSOA, S.B. *Parasitologia medica*. Rio de Janeiro: Ed. Guanabara Koogan, 1951.
- PIANKA, E.R. *Evolutionary ecology*. New York: Harper & Row, 1978.
- PICKEL, D.B. Contribuição para a biologia dos Phorídeos. *Bol. Mus. Nac. Rio de Janeiro*, v.4, p.67-68, 1928.



- PRAWIRODISASTRO, M., BENJAMIN, D.M. Laboratory study on the biology and ecology of *Megaselia scalaris* (Diptera: Phoridae). *J. Med. Entomol.*, v.16, n.4, p.317-320, 1979.
- RICHARDSON, P.N., CHANTER, D.O. Phorid fly (Phoridae: *Megaselia halterata*) longevity and the dissemination of nematodes (Allantonematidae: *Howardula husseyi*) by parasitised females. *Ann. Appl. Biol.*, v.93, p.1-11, 1979.
- RICHARDSON, P.N., CHANTER, D.O. Aspects of the laboratory production of mushroom phorid flies (*Megaselia halterata*) parasitised by the nematode *Howardula husseyi*. *Ann. Appl. Biol.*, v.99, p.1-9, 1981.
- RICHARDSON, P.N., HESLING, J.J. Studies on an overwintering population of the mushroom phorid *Megaselia halterata* (Diptera: Phoridae) parasitized by *Howardula husseyi* (Nematoda: Allantonematidae). *Ann. Appl. Biol.*, v.86, p.321-327, 1977.
- RICHARDSON, P.N., HESLING, J.J. Laboratory rearing of the mushroom phorid *Megaselia halterata* (Diptera: Phoridae). *Ann. Appl. Biol.*, v.88, p.211-217, 1978.
- RICHARDSON, P.N., HESLING, J.J., RIDING, I.L. Life cycle and description of *Howardula husseyi* N. SP. (Tylenchida: Allantonematidae), a nematode parasite of the mushroom phorid *Megaselia halterata* (Diptera: Phoridae). *Nematologica*, v.23, p.217-231, 1977.
- RIDLEY, M. *Evolution*. Oxford: Blackwell Scientific Publication, 1993.
- RITS, F.R.C. *Efeitos da quantidade de alimento e espaço vital na regulação do tamanho de população de Drosophila melanogaster*. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas). São José do Rio Preto: Instituto de Biociências Letras e Ciências Exatas. UNESP, 1991.
- RITS, F.R.C. *Padrão de esterases em Megaselia scalaris*. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas) São José do Rio Preto: Instituto de Biociências Letras e Ciências Exatas. UNESP, 1997.
- ROBERTSON, F.W., SANG, J.H. The ecological determinants of population growth in a *Drosophila* culture. I. Fecundity of adult flies. *Proc. R. Soc. Lond.*, v.B132, p.258-277, 1944.
- ROBINSON, W.H. Old and new biologies of *Megaselia* species (Diptera, Phoridae). *Studia Ent.*, v.14, n.1-4, p.321-348, 1971.
- ROBINSON, W.H. *Megaselia (M.) scalaris* (Diptera: Phoridae) associated with laboratory cockroach colonies. *Proc. Entomol. Soc. Wash.*, v.77, n.3, p.384-390, 1975.
- ROCHA, U.F., BELO, M., MORAIS, J.R.E., SOGORB, A., BARUCH, A. Ecologia de carrapatos. VI. Influência da umidade ambiente sobre a invasão de fêmeas de *Boophilus microplus* (Canestrini) (Acari, Ixodidae) por larvas de *Megaselia scalaris* Loew (Diptera, Phoridae) e sobre a prolificidade desses artrópodes. *Naturalia*, v.9, p.93-100, 1984.
- ROSE, M.R. *Evolutionary Biology of Aging*. Oxford: University Press, 1991.



- RUNYON, R.P. *Fundamentals of statistics in the biological, medical and health sciences*. Boston: PWS, 1985.
- STREHLER, B.L. Studies on the comparative physiology of aging. II. On the mechanism of temperature life shortening in *Drosophila melanogaster*. *J. Gerontol.*, v.16, p.2-12, 1961.
- STREHLER, B.L. *Time, Cell and Aging*. New York: Academic Press, 2.ed., 1977.
- SCHEFLER, W.C. *Satatistics for the biological sciences*. Reading: Addison-Wesley, 1979.
- SCHNEBEL, E.M., GROSSFIELD, J. A comparison of life span characteristics in *Drosophila*. *Exp. Geront.*, v.18, p.325-337, 1983.
- SEARLE, S.R. *Matrix algebra for the biological sciences*. New York: John Wiley & Sons, 1966.
- SEMENZA, L. *Aphiochaeta xanthina* Speiser. Contributo alla conoscenza della morfologia e del ciclo biologico. *Rend. Ist. Lom. Sci. Lett. Cl. Sci. Mat. Nat.*, v. 86, p. 320-330, 1953.
- SILVA, H.D. *Efeito do sexo sobre caracteres quantitativos em Megaselia scalaris Loew (Diptera: Phoridae)*. Tese (Doutorado em Ciências). Campinas: Instituto de Biologia. Unicamp, 1991.
- SILVA, R.J., RODRIGUES, R.R., LOPES, C.A.M., GODOY, W.A.C., PRADO, A.P. Miíase por *Megaselia scalaris* (Diptera: Phoridae) em *Crotalus durissus terrificus* (serpentes, Viperidae). In: 9º ENCONTRO DE BIÓLOGOS, CRB-1 (SP,MT,MS). Campo Grande: Universidade Federal do Mato Grosso do Sul, 1998, p.111.
- SINGH, T.S., RANA, D. Urogenital myiasis caused by *Megaselia scalaris* (Diptera: Phoridae): Acase report. *J. Med. Entomol.*, v.26, n.3, p.228-229, 1989.
- SOKAL, R.R., ROHLF, F.J. *Biometry*, third Edition, New York: W. H. Freeman and Company, 1995.
- STELL, R.G.D., TORRIE, J.H. *Principles and procedures of statistics*. New York: McGraw-Hill, 1960.
- STEVENSON, W.J. *Estatística aplicada à administração*. São Paulo: Harbra, Harper & Row do Brasil, 1981.
- TADEI, W.J. *Oscilações cíclicas em populações experimentais de Drosophila*. Tese (Doutorado em Ciências). Ribeirão Preto: Faculdade de Medicina, Universidade de São Paulo, 1975.
- TADEI, W.J., MOURÃO, C.A. Cyclic oscillation in population size of *Drosophila sturtevantii*. *Rev. Bras. Genet.*, v.4, p.149-164, 1981.
- TADEI, W.J., OLIVIO, S. Efeitos da densidade parental na fertilidade de *Megaselia scalaris* Loew (Phoridae). In: 21º COLÓQUIO DE INCENTIVO À PESQUISA. São José do Rio Preto: Instituto de Biociências Letras e Ciências Exatas. UNESP, 1994, p.41.

- TADEI, W.J., OLIVIO, S. Efeitos da densidade e do acasalamento na longevidade de *Megaselia scalaris*. In: 22º COLÓQUIO DE INCENTIVO À PESQUISA. São José do Rio Preto: Instituto de Biociências Letras e Ciências Exatas. UNESP, 1995, p.51.
- TADEI, W.P., MOURÃO, C.A. A technique to mark insects. *Cien. Cult.*, v.28, p. 550, 1976.
- TRUMBLE, J.T., PIENKOWSKI, R.L. Development and survival of *Megaselia scalaris* (Diptera: Phoridae) at selected temperatures and photoperiods. *Proc. Entomol. Soc. Wash.*, v.81, n.2, p.207-210, 1979.
- TUMRASVIN, W., SUCHARIT, S., VUTIKES, S. Studies on the life history of *Megaselia scalaris* (Loew) in Thailand. *Southeast Asian J. Trop. Med. Pub. Health*, v.8, n.1, p.74-76, 1977.
- VELLEMAN, P.F. Definition and Comparison of Robust Nonlinear Data Smoothing Algorithms. *Journal of the American Statistical Association*, v. 75, n.371, pp. 609-615, 1980.
- VELLEMAN, P.F., HOAGLIN, D.C. *ABC's of EDA*, USA: Duxbury Press, 1981.
- VETORAZZI, E.A. *Componentes do valor adaptativo de Megaselia scalaris em populações experimentais*. Dissertação (Mestrado em Genética). São José do Rio Preto: Instituto de Biociências Letras e Ciências Exatas. UNESP, 1987.
- VETORAZZI, E.A. *Valor adaptativo de Megaselia scalaris (Diptera: Phoridae) em populações de diferentes origens geográficas*. Tese (Doutorado em Ciências). São José do Rio Preto: Instituto de Biociências Letras e Ciências Exatas. UNESP, 1993.
- VIEIRA, S. *Introdução à bioestatística*. Rio de Janeiro: Campus, 1985.
- WALTER, F.V., WENE, G.P. Tests of inseticides to control larvae of *Euxesta stigmatias* and *Megaselia scalaris*. *J. Econ. Entomol.* v.44, p.998-999, 1951.
- WHITE, P.F. Control of the mushroom phorid *Megaselia halterata* (Wood) with dichlorvos applied by an automatic atomiser. *Path.*, v.30, p.37-40, 1981a.
- WHITE, P.F. Spread of the mushroom disease *Verticillium fungicola* by *Megaselia halterata* (Diptera: Phoridae). *Protection Ecology*, v.3, p.17-24, 1981b.
- WRIGHT, S. Breeding structure of populations in relation to speciation. *Amer. Natur.*, v.74, p.232-248, 1940.
- YAMAZAKI, T. Measurement of fitness and its components in six laboratory strains of *Drosophila melanogaster*. *Genetics*, v.108, p.201-211, 1984.
- YONEMURA, I., ABE, M., ISHIDATE, R., ISHIAMA, T., MOTOYAMA, T., HASEKURA, H., BOETTCHER, B. Influence of temperature on the inheritance of adult life span in *Drosophila melanogaster*. *Heredity*, v.112, p.117-127, 1990.
- YONEMURA, I., MOTOYAMA, T., HASEKURA, H., BOETTCHER, B. Cytoplasmatic influence on the expression of nuclear genes affecting life span in *Drosophila melanogaster*. *Heredity*, v.66, p.259-264, 1991.



- YU, B.P. Update on food restriction and aging. *Rev. Biol. Res. Aging*, v.3, p.495-505, 1987.
- YU, B.P., MASORO, E.J., MCMAHAN, C.A. Nutricional influences on aging of Fischer 344 rats: I. Physical metabolic, and longevity characteristics. *J. Gerontol.*, v.40, p.657-670, 1985.
- ZANON, A.M. *Aspectos da bionomia e efeitos do endocruzamento em populações de Megaselia scalaris (Loew, 1866) (Diptera, Phoridae)*. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas). Rio Claro: Instituto de Biociências. UNESP, 1982.
- ZANON, A.M. Análise morfométrica em pupas de *Megaselia scalaris* (Diptera, Phoridae). *Cien. Cult.*, v.40, n.7, supplement, p.785, 1988.
- ZANON, A.M. *Efeitos genéticos e ambientais na viabilidade e fertilidade de Megaselia scalaris (Diptera, Phoridae) e sua influência em colônias de Apis mellifera*. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas). Rio Claro: Instituto de Biociências. UNESP, 1991.



