

Fadua Rosana Coelho Rits

**Efeitos da Quantidade de Alimento e Espaço
Vital na Regulação do Tamanho de Populações
de *Drosophila Melanogaster***



1910000543



FADUA ROSANA COELHO RITS

EFEITOS DA QUANTIDADE DE ALIMENTO E ESPAÇO VITAL NA REGULAÇÃO
DO TAMANHO DE POPULAÇÕES DE **Drosophila melanogaster**

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



543/91

Orientado

por Prof. Dr. Celso Abbade Mourão

t575
R612e

SÃO JOSÉ DO RIO PRETO

543/91

1991



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

Orientador: Professor Doutor Celso Abbade Mourão



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

À minha Mãe, com carinho
ao Alex, com amor



Não existe um problema que não ofereça
uma dívida para você.

Você procura os problemas porque
à minha Mãe, com carinho
precisa das dívidas por eles oferecidas.
ao Alex, com amor

Richard Bach



INDICE

I. INTRODUÇÃO	1
II. MATERIAL E METODOS	18
III. RESULTADOS	22
III.1. Tamanho	23
III.2. Produtividade	29
a. Produtividade Total	29
b. Produtividade por Unidade de Alimento	35
III.3. Mortalidade	40
a. Mortalidade Absoluta	40
b. Mortalidade Relativa	46
III.4. Razão Produtividade/Mortalidade	51
III.5. Análises de Correlação	57
III.6. Cruzamentos	66
III.7. Comparações entre os Grupos Populacionais	75
IV. DISCUSSÃO	84
V. RESUMO	93
VI. ABSTRACT	96
VII. REFERENCIAS	98
VIII. AGRADECIMENTOS	98

Não existe um problema que não ofereça
uma dádiva para você.

Você procura os problemas porque
precisa das dádivas por eles oferecidas.

Richard Bach



I. INTRODUÇÃO

Em "A Origem das Espécies" (1859), DARWIN resumiu a importância do tamanho das populações no processo evolutivo em dois itens (cf. METTLER & GREGG, 1973):

1. "Não há exceção à regra de que cada ser orgânico naturalmente tende a aumentar indefinidamente, a menos que seja limitado por alguma causa externa."

2. "Para cada espécie muitos controles diferentes atuando para limitar o crescimento."

3. "Para cada espécie muitos controles diferentes atuando para limitar o crescimento."

4. "Para cada espécie muitos controles diferentes atuando para limitar o crescimento."

5. "Para cada espécie muitos controles diferentes atuando para limitar o crescimento."

6. "Para cada espécie muitos controles diferentes atuando para limitar o crescimento."

7. "Para cada espécie muitos controles diferentes atuando para limitar o crescimento."

8. "Para cada espécie muitos controles diferentes atuando para limitar o crescimento."

9. "Para cada espécie muitos controles diferentes atuando para limitar o crescimento."

10. "Para cada espécie muitos controles diferentes atuando para limitar o crescimento."

11. "Para cada espécie muitos controles diferentes atuando para limitar o crescimento."

12. "Para cada espécie muitos controles diferentes atuando para limitar o crescimento."

13. "Para cada espécie muitos controles diferentes atuando para limitar o crescimento."

14. "Para cada espécie muitos controles diferentes atuando para limitar o crescimento."

15. "Para cada espécie muitos controles diferentes atuando para limitar o crescimento."

16. "Para cada espécie muitos controles diferentes atuando para limitar o crescimento."

17. "Para cada espécie muitos controles diferentes atuando para limitar o crescimento."

18. "Para cada espécie muitos controles diferentes atuando para limitar o crescimento."

19. "Para cada espécie muitos controles diferentes atuando para limitar o crescimento."

20. "Para cada espécie muitos controles diferentes atuando para limitar o crescimento."

21. "Para cada espécie muitos controles diferentes atuando para limitar o crescimento."

22. "Para cada espécie muitos controles diferentes atuando para limitar o crescimento."

23. "Para cada espécie muitos controles diferentes atuando para limitar o crescimento."

24. "Para cada espécie muitos controles diferentes atuando para limitar o crescimento."

25. "Para cada espécie muitos controles diferentes atuando para limitar o crescimento."

26. "Para cada espécie muitos controles diferentes atuando para limitar o crescimento."

27. "Para cada espécie muitos controles diferentes atuando para limitar o crescimento."

28. "Para cada espécie muitos controles diferentes atuando para limitar o crescimento."

INDICE

I. INTRODUÇÃO	1
II. MATERIAL E METODOS	18
III. RESULTADOS	22
III.1. Tamanho	23
III.2. Produtividade	29
a. Produtividade Total	29
b. Produtividade por Unidade de Alimento	35
III.3. Mortalidade	40
a. Mortalidade Absoluta	40
b. Mortalidade Relativa	46
III.4. Razão Produtividade/Mortalidade	51
III.5. Análises de Correlação	57
III.6. Cruzamentos	66
III.7. Comparações entre os Grupos Populacionais	75
IV. DISCUSSÃO	84
V. RESUMO	93
VI. ABSTRACT	96
VII. REFERENCIAS	98
VIII. AGRADECIMENTOS	105

I. INTRODUÇÃO

Em "A Origem das Espécies" (1859), DARWIN resumiu a importância do tamanho das populações no processo evolutivo em dois itens (cf. METTLER & GREGG, 1973):

1. "Não há exceção à regra de que cada ser orgânico naturalmente aumenta em taxas altas até que, se não for destruído, a Terra seria rapidamente coberta pela progênie de um único casal." (MACARTHUR & CONNELL, 1966).

2. "Para cada espécie muitos controles diferentes atuando nos diferentes períodos de vida e diferentes estações ou anos entram provavelmente em ação; algum ou vários controles são mais efetivos mas todos irão concorrer na determinação do número médio ou mesmo na existência da espécie."

WALLACE (1858) afirmou que "A população animal de uma região é, de modo geral, fixa, mantida assim por uma deficiência periódica de alimento e outros controles".

Os "controles" a que se referem Darwin e Wallace são afinal os fatores reguladores do tamanho populacional. Duas generalizações extremamente sintéticas, revelam a complexidade do problema em consideração:

1. As variações do tamanho das populações são devidas a causas diferentes em circunstâncias diferentes (MACARTHUR & CONNELL, 1966).

2. As populações animais simplesmente aumentam quando é possível e declinam quando as condições são desfavoráveis (ANDREWARTHA & BIRCH, 1974).

De fato, as populações aumentam quando é possível, cada uma dependendo de causas e circunstâncias, próprias e específicas. Do mesmo modo, declinam em condições desfavoráveis que, para cada população, decorrem de causas e circunstâncias, próprias e específicas.

O estudo das populações naturais se faz considerando as relações dos animais com o seu ambiente, ou seja, com seu alimento e com outros animais que competem pelo mesmo alimento, em determinado espaço e período de tempo. Segundo CROMBIE (1947) existem três fatores principais envolvidos na regulação do tamanho populacional: (a) o próprio organismo, isto é, os limites das condições ambientais às quais pode adaptar-se, as características de seu ciclo biológico e seu modo de reprodu-

ção; **(b)** o ambiente físico, representado pelas condições do clima e do solo; **(c)** o ambiente biológico, compreendendo efeitos recíprocos dos organismos presentes. (1859). DARWIN afirma

que "As Algumas espécies são comuns, outras são raras, cada espécie tem um nível característico de abundância em uma região. Todavia esse nível não se mantém constante, mas flutua em grau maior ou menor (MACARTHUR & CONNELL, 1966).

físicas (ex-
trínsecas). "Espécies que são melhor adaptadas para obter uma provisão regular de alimento e para se defender dos ataques inimigos e das vicissitudes das estações, devem necessariamente alcançar e preservar sua superioridade numérica; ao passo que aquelas espécies, cuja força ou organização possuem algum defeito, são menos capazes de contrapor-se às vicissitudes de alimento, etc., devem diminuir em número e, em casos extremos, extinguir-se. Entre estes extremos apresentam-se vários graus de capacidade para assegurar os meios de preservação da vida, os quais explicam a abundância ou raridade das espécies" (WALLACE, 1858).

A abundância de uma população é determinada conjuntamente por processos dependentes da densidade e pelos fatores gerais do ambiente que compõe o habitat da população, o qual também recebe influências dos fatores modificadores provocados pela presença da população. NICHOLSON (1957, 1958) refere-se a "fatores dependentes da densidade" como aqueles que operam com maior intensidade quando a população aumenta em número, por exemplo, a competição, a migração, a predação e as relações hospedeiro-parasita. Entretanto um fator pode ser dependente da densidade em uma situação e independente na outra, ou mesmo em momentos diferentes de uma mesma população. O espaço vital e o alimento são fatores considerados independentes da densidade, entretanto algumas ações desses fatores são dependentes da densidade populacional, por exemplo, o espaço disponível para novos indivíduos é inversamente proporcional ao espaço já ocupado, o mesmo ocorrendo com o alimento.

AYALA (1968a) salientou a importância da regulação do tamanho populacional na compreensão dos conceitos de seleção natural e evolução, quanto às repercussões de interesse econômico como o controle de pragas e a ameaça que uma explosão po-

pulacional poderia acarretar à qualidade de vida do homem moderno.

Em "A Origem das Espécies" (1859), DARWIN afirma que "As causas que controlam a tendência natural de cada espécie para crescer em número são muito obscuras".

Em última análise, o tamanho de uma população é consequência de causas genéticas (intrínsecas) e físicas (extrínsecas), e ainda da interação entre esses fatores. Como simplificação aritmética resulta da razão entre as taxas de natalidade e mortalidade. O número de organismos pode aumentar, permanecer constante ou diminuir, dependendo de a taxa de natalidade ser respectivamente maior, igual ou menor que a taxa de mortalidade.

Porém natalidade e mortalidade são consequência de muitos fatores, chamados de componentes do valor adaptativo e do estado-de-ser-adaptado, entre outros a atividade sexual, a fecundidade, o tempo de desenvolvimento, a longevidade, a viabilidade nas diferentes fases do ciclo de vida. Considerando que uma população é composta por indivíduos de diferentes idades, nem todos estão em idade reprodutiva e, destes, nem todos deixam descendentes. Como a reprodução, também a sobrevivência é dependente da idade. Assim, a estrutura etária da população, de um lado, e as taxas de natalidade e de sobrevivência, de outro, são, de modo recíproco, ao mesmo tempo causas e consequências da regulação do tamanho populacional. Somente os indivíduos que deixam descendentes contribuem para o tamanho populacional da geração seguinte; esta parcela é denominada de tamanho efetivo da população. O tamanho efetivo da população, proposto por WRIGHT (1931), geralmente é muito menor que o seu tamanho aparente.

LOTKA (1922) mostrou matematicamente que quando a sobrevivência e a natalidade, por idade, tornam-se estáveis, a estrutura etária e o tamanho populacional tornam-se também estáveis. CORRADI & MOURÃO (1980) evidenciaram experimentalmente esse efeito em populações de oito espécies de **Drosophila**, mantidas em garrafas pela técnica da transferência seriada.

A seleção natural gradualmente leva ao estabelecimento de novos genótipos adaptados à sobrevivência e à repro-

dução, também sob condições experimentais. Sob a ação da seleção natural, uma população evolui geneticamente melhorando seu valor adaptativo Darwiniano ao ambiente em que se encontra. A seleção natural atua sobre o valor adaptativo mudando o estado-de-ser-adaptado (FREIRE-MAIA, 1975).

Valor adaptativo refere-se à taxa de transmissão de genes de geração a geração, aplicando-se a genes, grupo de genes, indivíduos ou mesmo a populações inteiras. É definido como a contribuição média que os portadores de um genótipo ou de uma classe de genótipos fazem para o conjunto gênico da geração seguinte, relativamente à contribuição de outros genótipos. É pois uma medida relativa.

O estado-de-ser-adaptado, ao contrário, é uma medida absoluta baseada no tamanho populacional e na taxa de crescimento da população, podendo ser medido individualmente como a probabilidade de se alcançar o estágio reprodutivo do ciclo vital (DOBZHANSKY, 1968). Para medir-se o efeito da seleção natural sobre uma população, ou para comparar populações, pode-se quantificar o seu estado-de-ser-adaptado.

Na natureza a constituição genética das populações em estudo não é muito relevada, geralmente sendo tratadas como geneticamente homogêneas. O estudo dos fatores genéticos e ambientais, com suas interrelações, é de tal modo complexo na natureza que se fez necessário o desenvolvimento de técnicas de laboratório que possibilitassem um controle das variáveis de modo a poder-se estudá-las separadamente.

A regulação do tamanho das populações tem sido estudada em laboratório utilizando-se predominantemente espécies de **Drosophila**, as quais são muito favoráveis devido à grande quantidade de informação a respeito de sua biologia, além de fatos como reproduzirem-se em períodos curtos de tempo, serem fáceis de se manusear, ocuparem relativamente pouco espaço e apresentarem baixo custo para sua manutenção.

Para o estudo de populações experimentais de **Drosophila** existem basicamente duas técnicas, com suas variantes: as caixas de populações, de L'HÉRITIER & TEISSER (1933), e a da transferência seriada em garrafas, proposta por BUZZATI-TRAVERSO (1955) e modificada por DOBZHANSKY & PAVLOSKY (1961).

Indivíduos Segundo PARK (1962) três exigências devem ser observadas para que uma técnica para populações de laboratório seja eficiente. Deve ser possível contar as populações por meio de censos precisos, reconstituir a população depois de cada censo sem dano apreciável aos indivíduos e controlar as variáveis ambientais. Essas exigências são satisfeitas pelas duas técnicas referidas, as quais foram utilizadas em numerosos trabalhos realizados com êxito. As duas técnicas têm vantagens e desvantagens e a escolha de uma ou outra depende dos objetivos do trabalho a ser realizado.

Estudo de O estudo dos fatores genéticos e físicos se faz com dois tipos de experimentos, nos quais um fator é mantido constante e o outro é variável. Em populações de mesma constituição genética, para as quais se varia as condições em que são mantidas, pode-se evidenciar efeitos de fatores ambientais. Por outro lado, efeitos de fatores genéticos podem ser evidenciados no estudo de populações geneticamente diferentes, mantidas em condições ambientais idênticas. No laboratório os fatores genéticos foram estudados em populações diferindo na constituição genética dos fundadores, pela origem das linhagens, por diferentes inversões, mutantes ou cromossomos em condição homozigótica, pela quantidade de variabilidade genética inicial e, no último quarto de século, por variantes moleculares. Os fatores físicos mais comumente considerados têm sido a quantidade e a qualidade de alimento, a temperatura, a umidade, a luminosidade, o espaço vital e a densidade.

De modo geral, os experimentos com populações de **Drosophila**, para o estudo do comportamento e da regulação do tamanho populacional, podem ser reunidos em três grupos, nos quais o objetivo é estudar efeitos dos fatores intrínsecos, extrínsecos ou ambos.

Para medir o estado-de-ser-adaptado de populações experimentais de Drosophila, CARSON (1957, 1958) propôs o uso da biomassa, isto é, o peso úmido de moscas recém-nascidas produzidas por unidade de tempo.

AYALA (1969a) indica, para populações mantidas pela técnica da transferência seriada, duas medidas do estado-de-ser-adaptado, a produtividade, dada pelo número ou biomassa dos



indivíduos que nascem por unidade de tempo, e o tamanho da população, dado pelo número ou biomassa dos indivíduos que compõem a parcela adulta da população. Estas são medidas mutuamente dependentes mas não necessariamente correlacionadas. Por exemplo, um aumento na longevidade média dos adultos acarreta um aumento do tamanho populacional mesmo que a produtividade permaneça constante, assim como um aumento da produtividade, acompanhado por um decréscimo da longevidade, pode não levar a um aumento do tamanho populacional. Escolher entre o número ou a biomassa dos indivíduos para se medir o tamanho e a produtividade de populações depende da natureza das populações e dos objetivos do pesquisador.

A habilidade de um organismo, portador de um dado genótipo, para transmitir seus genes às gerações futuras expressa-se em relação à de outros genótipos e depende do ambiente no qual os organismos desenvolvem-se e reproduzem-se. Muitos são os trabalhos que relacionam o ambiente a modificações do comportamento populacional.

DOBZHANSKY (1946) mostrou efeitos da temperatura em populações experimentais de **D. pseudoobscura** com diferentes inversões. DOBZHANSKY & SPASSKY (1954), trabalhando com a mesma espécie, verificaram que a seleção para inversões foi diferente em populações com diferentes espécies de levedura adicionadas ao meio de cultura.

LEVENE et al. (1954) demonstraram, em populações experimentais de **D. pseudoobscura**, que os valores adaptativos de cariótipos com diferentes arranjos do cromossomo III (**ST**, **AR** e **CH**) dependiam não somente do ambiente físico e das condições nutricionais mas também da presença e da frequência de outros cariótipos. Nas referidas populações os heterozigotos estruturais apresentaram adaptabilidade ao ambiente experimental superior à dos homozigotos correspondentes.

BIRCH (1955) estudou a seleção dos arranjos gênicos **ST** e **CH** de **D. pseudoobscura** em alta e baixa densidades, verificando que sob competição larval intensa a frequência alcançada pelo arranjo **ST** foi, em populações no equilíbrio, superior à do arranjo **CH**, o inverso ocorrendo em condições de competição na fase adulta.

propôs um POWELL (1971) estudou o polimorfismo de 22 loci protéticos de 13 populações experimentais de *D. willistoni* mantidas em caixas, variando a temperatura e a qualidade de alimento. Verificou que a heterozigose média por indivíduo e o número de alelos por locus eram maiores em populações mantidas em ambientes heterogêneos do que nas populações controle, mantidas em condições ambientais constantes. produtividade e a biomassa.

Seus resul Em muitos outros experimentos tem-se mostrado que o tamanho e a produtividade de uma população dependem de sua constituição genética e do ambiente em que vivem. A diversidade dos experimentos, com resultados nem sempre inteiramente concordantes, identifica a diversidade das interações entre constituições genéticas e condições ambientais. ações experimentais

de *D. pseudo* CARSON (1958) e SUSMAN & CARSON (1958) estudaram o estado-de-ser-adaptado de populações de *D. melanogaster*, homozigotas para cinco genes recessivos do cromossomo III. Após a introdução de um único macho heterozigoto, do cruzamento de uma fêmea homozigota para os mutantes com um macho selvagem da linhagem Oregon-R, as populações foram observadas por trinta semanas. Em três gerações as populações apresentaram tamanho e produtividade aumentadas em cerca de três vezes e meia, comparadas com as populações controle. Embora um único lote haplóide de autossomos e um cromossomo Y da linhagem Oregon-R tenha sido introduzido na população, sua frequência aumentou por conferir a seus portadores vantagens que possibilitavam explorar melhor os recursos do ambiente. CARSON (1961), continuando os estudos iniciados em 1958, estudou o tamanho e a produtividade de 28 populações de *D. melanogaster* durante 90 semanas. Após um decréscimo, as populações alcançaram equilíbrio com tamanho em torno de duas e meia vezes maior em relação a população controle. Os resultados revelam que os heterozigotos apresentaram melhor estado-de-ser-adaptado, mantido por seleção natural que favoreceu o desenvolvimento de polimorfismo balanceado. Entretanto, coadaptação dos cromossomos nos processos de ajustamento das populações ao ambiente é uma hipótese que não foi descartada. CANNON (1963) prosseguiu os estudos com populações de *D. melanogaster* mutantes para o cromossomo II e observou que a introdução de um único genoma selvagem nas populações mutantes

promovia um aumento do valor adaptativo, explicado pela luxuriância dos heterozigotos. BEARDMORE *et al.* (1960) e BATTAGLIA & SMITH (1961), trabalhando com caixas de populações, monomórficas e polimórficas de **D. pseudoobscura**, as quais diferiam quanto à constituição genética por inversões do cromossomo III, utilizaram como medidas do estado-de-ser-adaptado a produtividade e a biomassa. Seus resultados mostraram as populações polimórficas como as mais produtivas e de maior biomassa, indicando serem estas capazes de aproveitar melhor os recursos do meio e transformá-los em matéria viva da sua própria espécie. DOBZHANSKY & PAVLOVSKY (1961) confirmaram os resultados de BEARDMORE *et al.* e de BATTAGLIA & SMITH (*op. cit.*), mantendo populações experimentais de **D. pseudoobscura** pela técnica da transferência seriada, a qual possibilitou diminuir a competição larval, promovendo melhores condições para o desenvolvimento ovo-imago. AYALA (1965, 1968b) estudou a importância relativa da coadaptação genética e da variabilidade genética inicial no processo evolutivo de adaptação ao ambiente. Verificou os efeitos da temperatura, da quantidade de alimento e de espaço na produtividade e no tamanho de populações das espécies crípticas **D. serrata** e **D. birchii**, de três localidades geográficas. Foram fundadas populações com cada uma das linhagens e também com os híbridos das linhagens de cada espécie. Os híbridos de **D. serrata** foram superiores às linhagens parentais na produtividade e no tamanho populacional. Entretanto, os híbridos de **D. birchii** foram intermediários em relação às linhagens parentais. Isto significa que com maior variabilidade genética inicial, as populações de **D. serrata** foram mais sensíveis à adaptação ao ambiente do que as de **D. birchii**. AYALA (1969b) mediu o desempenho de populações experimentais de **D. birchii**, irradiadas e controle, quanto à sua capacidade de adaptação ao ambiente experimental, pelos parâmetros tamanho populacional e produtividade. A razão de adaptação ao ambiente experimental foi significativamente maior em populações com variabilidade genética aumentada por radiação do que a das populações controle, não-irradiadas. SVED & AYALA (1970) demonstraram a vantagem do hí-



brido em caixas de populações de **D. pseudoobscura** contendo o cromossomo III marcado pelo alelo **Ba**, que é letal em homozigose, e relacionaram a viabilidade e a fertilidade como componentes importantes dessa vantagem seletiva. **MOURÃO et al.** (1972) avaliaram o estado-de-ser-adaptado de populações homozigotas e heterozigotas para cromossomos II selvagens de **D. willistoni** de quatro localidades geográficas, medindo o tamanho populacional e a produtividade. As populações homozigotas apresentaram variações no estado-de-ser-adaptado. A produtividade e o tamanho populacional superiores das heterozigotas foram relacionados à sua maior variabilidade genética, possibilitando uma melhor adaptação ao ambiente experimental. Os resultados obtidos por **VARTANIAN** (1975) mostraram também superioridade de populações heterozigotas para cromossomos II de **D. melanogaster**, quando comparadas com homozigotas. **TADEI & MOURÃO** (1981) encontraram um comportamento **sui generis** para o tamanho de populações de **D. sturtevantii**, as quais apresentaram, no equilíbrio, oscilações cíclicas. Cada ciclo de 12 semanas é composto por quatro fases, contração, ascensão, explosão e descensão. Os resultados do trabalho permitiram concluir que a natalidade e a mortalidade para estas populações são fatores dependentes da densidade, e que a regulação do tamanho das populações está diretamente correlacionada a fatores dependentes da densidade provocando fases alternadas de competição forte e fraca, entre adultos e entre jovens. **MOURÃO et al.** (1981) relacionaram o estado-de-ser-adaptado, dado pelo tamanho e pela produtividade de populações experimentais de **D. melanogaster**, homozigotas para diferentes cromossomos X selvagens, com a viabilidade desses mesmos cromossomos nos cruzamentos para sua obtenção em homozigose. Os cromossomos, quanto a viabilidade das fêmeas, eram subvitais, normais e supervitais. As populações de cromossomos de mesma viabilidade não apresentaram diferenças no estado-de-ser-adaptado. Entretanto, para o conjunto de todos os cromossomos, foi observada correlação positiva entre a viabilidade na extração e o estado-de-ser-adaptado das populações, como efeito de variabilidade oculta que em homozigose pôde aumentar a viabilidade das fêmeas e produzir um alto estado-de-ser-adaptado da popula-



ção, representando assim um benefício da carga genética. Os processos que NIGRO et al. (1985) observaram diferenças seletivas em populações experimentais de *D. melanogaster* compostas por indivíduos portadores de alelos raros em heterozigose em competição com homozigotos para os mesmos alelos. Existiu forte seleção contra o alelo raro, porém com vantagem dos heterozigotos. As populações que diferiam tanto na composição genética como nas condições experimentais (três temperaturas e dois períodos de oviposição) mostraram haver uma interação entre os efeitos seletivos e esses fatores. Os numerosos trabalhos, realizados continuamente neste século, devem ser vistos como indicando que a regulação do tamanho das populações continua um problema em discussão e que ainda requer estudos para seu melhor esclarecimento.

Um aspecto comum da seleção natural é que ela tende a manter a heterogeneidade genética ou polimorfismos, isto é, a presença constante, em uma população, de dois ou vários alelos de alguns genes ou de variantes cromossômicas estruturais, cujas frequências estão mais ou menos fixadas pela seleção. Entretanto a seleção natural não é uma força de intensidade constante, dependendo grandemente dos fatores físicos e biológicos do ambiente.

MACARTHUR (1962, cf. ANDERSON, 1971) considerou a seleção em um modelo no qual a regulação do crescimento populacional representa sua principal função. Os valores seletivos são definidos pela capacidade suporte do meio (K) no qual a população se encontra. PEARL (1932) mostrou que para populações de *D. melanogaster* mantidas em ambientes com recursos limitados o aumento da densidade populacional leva a um decréscimo do número de ovos produzidos por fêmea.

TANNER (1966), por meios de modelos matemáticos, verificou se as alterações do tamanho de populações ocorriam somente por variações do ambiente ou se estavam correlacionadas com a densidade da própria população. Sua conclusão, com base em dados da literatura de 71 espécies, foi que, para a maioria dos casos, a taxa de crescimento da população é função decrescente da densidade.

desenvolver ANDERSON (1971) afirmou que os dois principais processos que atuam em uma população são o crescimento em número e a seleção natural. Examinando a interação entre esses dois fatores, em um modelo de seleção regulada pela densidade, demonstrou que a seleção natural ajusta as frequências gênicas de maneira a maximizar determinados parâmetros importantes para o crescimento populacional, quando os recursos do ambiente para larvas e adultos são limitados.

MUELLER & AYALA (1981a) mediram a razão de crescimento de populações de *D. melanogaster* sob condições de densidade variáveis, como estimativas do valor adaptativo. As populações, homozigotas para diferentes cromossomos II e heterozigotas para combinações casuais dos mesmos cromossomos, foram mantidas sob densidades que variaram de cinco a 500 casais. Sob baixa densidade, as populações homozigotas foram mais heterogêneas que as heterozigotas, possuindo valor adaptativo maior do que em altas densidades. Entretanto, a taxa de crescimento populacional decresceu com o aumento da densidade.

Linhas de *D. melanogaster* homozigotas para diferentes cromossomos II foram testadas quanto a taxa de crescimento sob densidades diferentes. As correlações entre as taxas de crescimento em densidades baixa e alta, por indivíduo, foram todas positivas, demonstrando que as linhagens homozigotas que possuíam uma média superior em uma densidade eram geralmente superiores em todas. Entretanto, após submetidas a regimes de seleção diferentes (seleção r e K), a taxa de crescimento populacional mostrou-se dependente das condições ambientais. Populações mantidas sob seleção K foram superiores às populações r selecionadas em ambientes densos, enquanto o contrário ocorreu em ambientes de densidade baixa (MUELLER & AYALA, 1981b).

MACARTHUR (1962, cf. ANDERSON, 1971) e MACARTHUR & WILSON (1967, cf. BIERBAUM et al., 1989) propuseram a teoria de seleção dependente da densidade, na qual a taxa de crescimento populacional dependente da densidade é tomada como medida do valor adaptativo da população que, sob fatores ambientais divergentes, pode evoluir características diferentes. Desta forma, populações com baixa densidade, por mortalidade independente da densidade, poderiam desenvolver uma alta taxa de crescimento intrínseco. Por outro lado, populações com densidade alta



desenvolveriam uma habilidade competitiva intraespecífica e aumentariam sua capacidade de carga. BIRCH, (1947) foram os primeiros a deter.

A habilidade competitiva de **D. melanogaster** em populações com densidade extrema (seleção **K**) e relaxada (seleção **r**) foi proposta como medida evolutiva de populações diferentes (MUELLER, 1988). Nas populações mantidas sob seleção **r** o tamanho populacional foi pequeno e os recursos do ambiente para larvas e adultos eram abundantes. Já aquelas mantidas sob seleção **K** alcançaram grandes tamanhos, o ambiente ficou apinhado e os recursos, como alimento e espaço, tornaram-se escassos. As populações sob seleção **K** foram mais hábeis na competição pelo alimento e atingiram maior tamanho, contrariando a hipótese de que populações mantidas em ambiente **r**, por não gastarem energia na competição pelo alimento, seriam mais produtivas. Malthusiano

(FISHER, BIERBAUM et al. (1989) mostraram diferenças significativas entre populações mantidas sob seleção **K** e seleção **r** para a sobrevivência larval, o tempo de desenvolvimento e o tamanho corpóreo de adultos, os quais são fortemente dependentes da densidade larval. O aumento da taxa de crescimento de populações sob alta densidade encontrado por MUELLER & AYALA (1981b), pode ser explicado por uma maior viabilidade larva-adulto e por um aumento da fecundidade provocado por um maior tamanho corpóreo da fêmea em populações sob seleção **K**. Entretanto,

Muitos outros estudos têm mostrado, para diferentes espécies, a influência do ambiente e da densidade na regulação do tamanho populacional e na evolução de características adaptativas, como os de LIVDAHL (1984) e LIVDAHL & SUGIHARA (1984) com **Aedes triseriatus**, de LUCKINBILL (1984) com **Escherichia coli**, de BHALLA & SOKAL (1964) e BLACK IV & KRAFSUR (1986) com **Musca domestica**. Estes por muitas gerações, permite medir alterações no es

É portanto evidente que fatores ambientais influenciam diretamente o tamanho populacional e sua regulação. Contudo, pretender estimar a razão intrínseca de aumento que uma determinada espécie pode apresentar em um ambiente de recursos ilimitados, tem levado muitos pesquisadores, tanto biólogos como matemáticos, à realização de experimentos laboriosos e análises complexas (e.g. HOWE, 1953 e GASTON, 1988). Cálculos da razão intrínseca de aumento, até então aplicados somente para a

espécie humana, foram desenvolvidos para outras espécies animais. LESLIE & RANSON (1940, cf. BIRCH, 1947) foram os primeiros a determinar a razão intrínseca de aumento de um animal, o roedor *Microtus agrestis*. 30% a 55%. Sob estas condições foi

possível o BIRCH (1947) propôs um índice para estimar a razão intrínseca de aumento de populações de insetos em ambientes diversos, combinando observações sobre o número de ovos, a razão de sobrevivência de estágios imaturos, a razão de desenvolvimento e a razão de sexo. res de r_m foram maiores nas linhagens

coletadas Ecologistas populacionais também propuseram o uso da estatística r_m para se estimar a taxa de crescimento de uma população como uma medida do seu estado-de-ser-adaptado ao ambiente. Esta estatística, chamada variadamente por razão intrínseca de aumento natural (LOTKA, 1925), parâmetro malthusiano (FISHER, 1930) ou capacidade inata para crescer em número (ANDREWARTHA & BIRCH, 1974), expressa a taxa máxima de crescimento alcançada por uma população em uma combinação particular de temperatura, umidade, tipo de alimento etc., quando a quantidade de alimento, espaço e organismos do mesmo tipo são mantidos em um nível ótimo, e organismos de outro tipo são excluídos. A estatística r_m engloba dados de características fisiológicas complexas envolvidas no processo de acomodação do estado-de-ser-adaptado de uma população ao seu ambiente, entretanto, apresenta limitações, primeiro pela dificuldade de se estabelecer as condições experimentais necessárias para a expressão da taxa de crescimento natural, cujos fatores são muito sensíveis a variações da temperatura (DOBZHANSKY et al., 1964). Segundo, por ser postulada para condições abstratas em relação às reais da natureza. Contudo, se as condições ambientais forem mantidas constantes por muitas gerações, permite medir alterações no estado-de-ser-adaptado de uma população ao ambiente, como resultado de seleção natural (AYALA, 1969a). de cultura de 8X de fe

LAUGHLIN (1965) sugeriu a estatística r_c , como uma forma aproximada da r_m , no entanto mais simples. A r_c determina o potencial reprodutivo de animais que se reproduzem periodicamente. GASTON (1988) e GASTON & LAWTON (1988) mostraram a relação negativa entre a razão intrínseca de aumento, o tamanho do corpo e a abundância da distribuição de insetos. trados para as

populações EVANS & SMITH (1952) obtiveram dados da mortalidade, fecundidade e duração da história de vida de colônias de *Pediculus humanus* mantidas em temperaturas de aproximadamente 30°C e com umidade entre 30% a 55%. Sob estas condições foi possível o cálculo da razão intrínseca de aumento. monomórficas foram comparadas BIRCH, et al. (1963) utilizaram a estatística r_m para evidenciar diferenças na capacidade inata para crescer de subespécies de *D. serrata* da Austrália. Para a subespécie *D. serrata birchii* os valores de r_m foram maiores nas linhagens coletadas ao norte do que naquelas coletadas ao sul, em duas temperaturas, 20°C e 25°C. Entretanto, os valores de r_m decresceram das linhagens do norte para as do sul em ambas as temperaturas, na subespécie *D. serrata serrata*. A taxa de crescimento populacional, expressa pela estatística r_m , foi considerada como um componente do valor adaptativo, e sua medida possibilitou detectar pequenas diferenças ecológicas entre as populações. al., a qual pode ser medida pela estatística r_m .

Os experimentos de DOBZHANSKY et al. (1964) com caixas de populações de *D. pseudoobscura*, polimórficas e monomórficas para os arranjos gênicos AR, PP e CH do cromossomo III, possibilitaram estimar a capacidade inata para crescer quando a competição no estágio adulto ou do desenvolvimento larval foi totalmente relaxada. Os parâmetros examinados foram a taxa de sobrevivência e o tempo de desenvolvimento ovo-adulto, além da longevidade e fecundidade de fêmeas de diferentes idades. As populações foram mantidas em duas temperaturas, 16°C e 25°C. As polimórficas, que possuíam maior variabilidade genética, apresentaram maior capacidade para crescer do que as populações monomórficas. experimentais de *D. serrata*. Os fatores ambientais

OHBA (1967) mediu a capacidade inata para crescer de populações mono e polimórficas de *D. pseudoobscura* mantidas em condições ótimas de alimento, com adição ao meio de cultura de 8% de fermento e, em condições sub-ótimas, com 2% de fermento. Os valores de r_m , estimados para populações mantidas em condições ótimas, foram superiores àqueles encontrados por DOBZHANSKY et al. (1964), provavelmente aproximando-se neste caso do valor máximo de crescimento natural de que a espécie é capaz. No entanto, apesar dos valores de r_m encontrados para as



populações mantidas em condições sub-ótimas terem sido inferiores àqueles da literatura, espera-se, em condições mais severas, valores menores de r_m . Não foram observadas diferenças significativas entre a taxa de crescimento de populações mono e polimórficas, provavelmente por que as taxas das monomórficas foram compensadas pelas condições ambientais ótimas, tornando-se equivalentes às das polimórficas.

Populações mantidas sob altas densidades podem melhorar o aproveitamento da capacidade de carga do meio por desenvolverem uma habilidade competitiva intraespecífica. Este aproveitamento corresponde ao tamanho que uma população pode alcançar em um ambiente com recursos limitados, além do qual a sua taxa de crescimento é mantida constante por mortalidade dependente da densidade. Por outro lado, populações mantidas em ambientes com recursos abundantes, sem competição pela sobrevivência e reprodução, podem expor a taxa máxima de crescimento natural, a qual pode ser medida pela estatística r_m .

Como se sabe, estimativas da r_m requerem experimentos extremamente trabalhosos e, por isso, são relativamente raros e realizados com apenas poucos organismos, incluindo **Drosophila**. Diante de tais dificuldades, estimativas indiretas da capacidade de crescimento inata podem ser obtidas medindo-se diretamente o tamanho populacional e a taxa de natalidade de populações experimentais mantidas em condições ambientais controladas.

AYALA (1966, 1968c) evidenciou a relação entre a quantidade de variabilidade genética inicial e a habilidade de explorar os recursos do ambiente com a taxa de mudanças evolutivas em populações experimentais de **D. serrata**. Os fatores ambientais estudados foram temperatura, quantidade de alimento e espaço. Com a técnica da transferência seriada, foram iniciadas populações puras com fundadores de uma mesma linhagem geográfica (Sydney ou Popondetta) e populações híbridas cruzando-se duas linhagens. Ao todo, oito populações foram mantidas combinando-se as variáveis composição genética (linhagem pura vs linhagem híbrida), temperatura (19°C vs 25°C) e quantidade de alimento (duas ou três transferências por semana). As populações híbridas produziram maior número de moscas com maior biomassa



do que as populações puras. Esta superioridade poderia ser prevista devido a uma maior variabilidade genética inicial presente nessas populações. A interação entre a temperatura e número de transferências semanais foi estatisticamente significativa: ocorreu um aumento da produtividade a 25°C mas um decréscimo da biomassa de cerca de 3%. As populações com duas transferências semanais produziram um maior número de moscas com maior biomassa por unidade de alimento, o que foi relacionado a um melhor aproveitamento do alimento pela presença de um número maior de larvas de idades diferentes. A 19°C o tamanho populacional foi maior em cerca de 14%, provocado por um aumento proporcional na longevidade das moscas. No entanto, as populações híbridas evoluíram mais rapidamente para este aumento do que as puras, o que também pode ser explicado pela variabilidade genética inicial superior.

Segundo AYALA (1966), a taxa de nascimentos depende quase exclusivamente da quantidade de alimento, mas o tamanho de uma população depende principalmente das dimensões do espaço vital. Em experimento com populações de **D. serrata** mantidas em caixas de dimensões variadas, AYALA (1968d) mostrou que tanto a quantidade de alimento como o volume de espaço vital foram fatores diretamente relacionados com a regulação do tamanho populacional. Entretanto, variações na quantidade de alimento provocam alterações maiores do tamanho das populações do que variações na quantidade de espaço, demonstrando-se assim que o tamanho de uma população pode estar simultaneamente controlado por mais de um fator limitante.

AYALA (1967) estudou a influência de fatores ambientais na produtividade e no tamanho de populações experimentais de **D. melanogaster** e **D. pseudoobscura**. Quatro populações de cada espécie foram mantidas pela técnica da transferência seriada com diferentes quantidades de alimento (duas ou três unidades por semana) e temperaturas (19° ou 25°C). Para ambas as espécies, os resultados mostraram que o número de moscas produzidas dependeu principalmente da quantidade de alimento, o qual foi 50% maior nas populações com três unidades de alimento por semana que nas com duas. O tamanho populacional teve como principal fator limitante o espaço vital, pois a média do tamanho

das populações com três transferências foi apenas moderadamente superior ao das com duas. As populações de **D. pseudoobscura** apresentaram maior produtividade e tamanho a 19°C, enquanto as de **D. melanogaster** foram mais produtivas a 25°C, apesar do decréscimo da biomassa individual. No entanto as médias de produtividade e tamanho das populações de **D. melanogaster** foram consideravelmente maiores do que aquelas de **D. pseudoobscura**.

de 1/4 de POLIVANOV (1981) comparou medidas de componentes do valor adaptativo Darwiniano e do estado-de-ser-adaptado de populações monomórficas e polimórficas de **D. melanogaster** que diferiam quanto a constituição do cromossomo X por diferentes mutantes. O valor adaptativo foi estimado pelas frequências genotípicas e o estado-de-ser-adaptado pelo tamanho populacional e pela produtividade em condições favoráveis de quantidade de alimento. As populações monomórficas foram superiores às polimórficas quanto ao tamanho populacional, apesar de apresentarem flutuações maiores. Portanto, apesar do maior valor adaptativo, as populações polimórficas manifestaram um estado-de-ser-adaptado inferior ao das monomórficas. A não-relação entre os dois parâmetros também foi mostrada por MOURÃO **et al.** (1972).

No presente trabalho, o objetivo foi medir-se o efeito de variáveis ambientais na determinação do tamanho populacional e sua regulação; foram feitas modificações da técnica da transferência seriada de modo a permitir o estudo em quatro níveis de quantidade de alimento e espaço vital, em 16 populações de **Drosophila melanogaster** fundadas com moscas de mesma constituição genética. Como na técnica da transferência seriada os indivíduos adultos sobreviventes e os recém-nascidos constituem parcelas distintas da população, pode-se avaliar de modo simultâneo e independente, a capacidade de suporte do meio e a taxa de aumento natural da população. Assim nascimentos e mortes são contados em relação a grupos de moscas.

Foram estudadas populações com uma, duas, três e quatro transferências semanais, porém todas com apenas um censo semanal. Para as populações com uma transferência semanal os censos foram feitos às quartas-feiras conforme a técnica anteriormente descrita. Para as demais, foram feitas as modificações que se descreve a seguir. As populações com duas transfe-

II. MATERIAL E MÉTODOS

No presente trabalho foi utilizado um estoque de *Drosophila melanogaster* originado da mistura da progênie de 60 fêmeas coletadas no Bosque Municipal de São José do Rio Preto em 18 de fevereiro de 1989.

Foram fundadas populações, cada uma com 200 casais (fêmeas e machos virgens), as quais foram mantidas em garrafas de 1/4 de litro pela técnica da transferência seriada. Esta técnica, proposta por BUZZATI-TRAVERSO (1955) e modificada por DOBZHANSKY & PAVLOVSKY (1961), encontra-se descrita em TADEI & MOURÃO (1981). As moscas fundadoras são introduzidas em uma garrafa, onde depositam ovos durante uma semana. A cada sete dias as moscas sobreviventes são coletadas, esterilizadas e contadas e, em seguida, postas em uma garrafa nova juntamente com as moscas adultas sobreviventes da semana anterior. Depois que se atinge cinco garrafas, prepara-se uma nova cada vez que a população é recenseada e descarta-se a mais velha das cinco; portanto cada garrafa permanece na população cinco semanas, sendo descartada no 35o. dia. Desse modo, a parcela adulta da população fica sempre em uma única garrafa com meio de cultura fresco, enquanto as outras quatro contêm ovos, larvas, pupas e moscas recém-nascidas, que constituem a parcela jovem da população. O tamanho da população é dado pelo número de moscas sobreviventes na garrafa mais nova e a produtividade pelo número de moscas recém-nascidas nas outras quatro.

De acordo com LEVENE (Apêndice em DOBZHANSKY & PAVLOVSKY, 1961), os nascimentos são discretos, cada um considerado como o momento em que a mosca é introduzida na garrafa nova e não o momento do nascimento biológico. O mesmo acontece com as mortes pois, embora ocorram ao longo da semana, só são contadas nos dias de censo da população. Assim nascimentos e mortes são contados em relação a grupos de moscas.

Foram estudadas populações com uma, duas, três e quatro transferências semanais, porém todas com apenas um censo semanal. Para as populações com uma transferência semanal os censos foram feitos às quartas-feiras conforme a técnica anteriormente descrita. Para as demais, foram feitas as modificações que se descreve a seguir. As populações com duas transfe-



rências semanais foram manipuladas às terças e sextas-feiras, com censos às sextas-feiras, às terças simplesmente transferindo-se os adultos sobreviventes para uma garrafa nova. Após a quinta semana, a cada censo foi feita uma garrafa nova descartando-se as duas mais velhas. As populações com três transferências semanais foram manipuladas às segundas, quartas e sextas-feiras, com censos às quartas-feiras, processando-se a transferência dos adultos sobreviventes para uma garrafa nova às segundas e sextas-feiras; após a quinta semana, a cada censo foi feita uma nova garrafa e descartadas as três mais velhas. As populações com quatro transferências semanais foram manipuladas às segundas, terças, quintas e sextas-feiras, com censos às sextas-feiras; os adultos sobreviventes foram transferidos para garrafas novas às segundas, terças e quintas-feiras e, após a quinta semana, a cada censo foi feita uma nova garrafa e descartadas as quatro mais velhas. Desse modo as populações com uma, duas, três e quatro transferências consistiam respectivamente de cinco, dez, quinze e vinte garrafas.

Em cada censo, adultos e jovens foram contados por sexo, separadamente, após esterização por cerca de 90 segundos. As contagens foram feitas em amostras de 300 a 350 moscas, pesando-se em seguida, separadamente, a amostra e as moscas restantes. Por cálculo aritmético simples, de regra de três, obtem-se o total de moscas e de cada sexo.

Dos censos das populações foram obtidos, para o total de moscas e para cada sexo, dados sobre os seguintes parâmetros: **a) tamanho** da população, dado pelo número de moscas da garrafa mais nova, sobreviventes da semana anterior; **b) produtividade total**, dada pelo número de moscas nascidas nas garrafas mais velhas; **c) produtividade por unidade de alimento**, dada pelo quociente entre o número de moscas nascidas na semana e o número de transferências semanais; **d) mortalidade absoluta**, dada pela diferença entre o número de moscas sobreviventes mais o de nascidas na semana e o de sobreviventes da semana seguinte; **e) mortalidade relativa**, dada como a absoluta, porém expressa em percentagem; **f) razão produtividade/mortalidade** dada pelo quociente entre o número de moscas nascidas durante a semana e a mortalidade na semana seguinte. Desse modo, os dados abrangem,

para os três primeiros parâmetros, 30 censos, e para os três últimos, 29. Uma tira quádrupla de guardanapo de papel absorvente, de 4,5. Ao todo, foram fundadas 16 populações, sendo quatro réplicas para cada grupo de uma, duas, três e quatro transferências por semana. As réplicas de cada grupo foram numeradas com dois algarismos, o primeiro indicando o número de transferências semanais e, o segundo, o número da respectiva réplica. Por exemplo, população 32, representa a segunda réplica do grupo de populações de três transferências semanais.

Com as moscas que corresponderiam ao censo da 34a. semana, foram preparadas, para cada grupo de populações, 20 garrafas, sendo 10 com 15 casais de adultos sobreviventes (tamanho populacional) e outras 10 com 15 casais de jovens recém-nascidos (produtividade). Com as progênes desses casais foram feitos cruzamentos em massa com 15 casais (fêmeas e machos virgens) de aproximadamente três dias de idade. Ao todo foram feitos 96 cruzamentos, sendo 24 para cada grupo de populações, 12 dos quais com a progênie de adultos e outros 12 com a de jovens. Para cada cruzamento foram feitas duas transferências a cada 1/3 de semana, descartando-se os casais no sétimo dia. A cada transferência as moscas mortas eram substituídas por outras do mesmo sexo, mantidas nas mesmas condições em garrafas de reserva, garantindo-se assim que cada período de oviposição começasse com 15 casais. As progênes foram contadas por sexo, duas vezes por semana (segundas e quintas-feiras) desde o começo da emergência dos imagos até o 18o. dia, possibilitando estudar os seguintes parâmetros: **a) produtividade total**, dada pelo número de moscas de todas as contagens das três garrafas; **b) produtividade absoluta na primeira contagem**, dada pelo número de moscas na primeira contagem das três garrafas; e **c) produtividade relativa na primeira contagem**, dada pela produtividade absoluta na primeira contagem computada como percentual da produtividade total.

A composição do meio de cultura utilizado (MOURÃO, 1987) é a seguinte: farinha de trigo (100 g), fubá (75 g), araruta (30 g), fermento Fleishmann (8 g), água (1000 ml), solução alcoólica de Nipagin a 8% (8 ml) e ácido propiônico (2 ml).

Para as populações e para os cruzamentos as garra-



fas continham uma camada de meio de cultura de cerca de 2 cm de espessura. Uma tira quádrupla de guardanapo de papel absorvente, de 4,5x17,0 cm, foi parcialmente pressionada nos bordos do meio de cultura, de modo a formar um arco, aumentando-se com isso a superfície de pouso das moscas. Os experimentos foram mantidos em câmara de temperatura constante a 25°C e as populações ocuparam sempre os mesmos lugares das mesmas estantes. Para as pesagens foi utilizada uma balança analítica com precisão de 0,1 mg. e por unidade de alimento), à mortalidade (absoluta e relativa) e à razão produtividade/mortalidade.

Os dados dos censos são apresentados, para cada parâmetro, para as 16 populações e para a média das quatro réplicas de cada um dos quatro grupos. Para a média do grupo compôs-se primeiro a média aritmética das quatro populações em cada censo ; em seguida, a média dessas médias. A homogeneidade de médias foi analisada pelo F de Fisher, comparações múltiplas de médias foram feitas pelo W de Tukey e para diferenças entre duas médias utilizou-se o t de Student. A tendência ou não de aumento ou redução das variáveis, no tempo, foi verificada por análise de regressão linear das médias dos censos, relativas às réplicas, no tempo. A existência ou não de associação entre variáveis foi verificada por análise de correlação.

Dos 96 cruzamentos foram contadas, cerca de 20 mil moscas e os resultados referem-se à produtividade total e na primeira contagem (absoluta e relativa).

III. RESULTADOS

Os dados apresentados provieram do estudo de 16 populações experimentais distribuídas em quatro grupos. As populações, foram mantidas por 33 semanas e recenseadas 30 vezes, o primeiro censo na quarta e o último na 33a. semana.

A biomassa total dos 30 censos foi de aproximadamente 780 gramas e corresponde a cerca de 1,1 milhão de moscas. Os dados referem-se ao tamanho populacional, à produtividade (total e por unidade de alimento), à mortalidade (absoluta e relativa) e à razão produtividade/mortalidade. Os dados dos censos são apresentados, para cada parâmetro, para as 16 populações e para a média das quatro réplicas de cada um dos quatro grupos. Para a média do grupo computou-se primeiro a média aritmética das quatro populações em cada censo e, em seguida, a média dessas médias. A homogeneidade de médias foi analisada pelo F de Fisher, comparações múltiplas de médias foram feitas pelo U de Tukey e para diferenças entre duas médias utilizou-se o t de Student. A tendência ou não de aumento ou redução das variáveis, no tempo, foi verificada por análise de regressão linear das médias dos censos, relativas às réplicas, no tempo. A existência ou não de associação entre variáveis foi verificada por análise de correlação.

Dos 96 cruzamentos foram contadas, cerca de 20 mil moscas e os resultados referem-se à produtividade total e na primeira contagem (absoluta e relativa).

Os números semanais de moscas, considerados como médias das quatro réplicas, estão representados graficamente na Figura 2, na qual destaca-se, em relação às outras três linhas, a correspondente às populações com uma transferência semanal.

Embora aparentemente, como se verifica pela inspeção dos gráficos, as populações apresentem uma relativa estabilidade de tamanho, foram realizadas análises de regressão, cujos resultados encontram-se na Tabela 3. Das 12 retas, cinco apresentam inclinação significativa, negativas as duas referentes ao grupo 1 e positivas as outras três, podendo-se supor uma tendência de decréscimo no tamanho das populações do grupo 1 e aumento do tamanho das do grupo 3.

III.1. Tamanho

A Tabela 1 mostra as médias e erros padrões do tamanho das 16 populações, para imagos, fêmeas e machos. Os resultados das análises de variância mostram que há homogeneidade das réplicas dos quatro grupos de populações.

As médias de fêmeas são todas superiores às respectivas médias de machos. Todavia são significativas as diferenças relativas às quatro réplicas do grupo 1, exceto a da população 11, as quatro do grupo 2, e a da população 33.

Os registros gráficos dos censos (Figura 1) mostram as variações de tamanho das populações dos quatro grupos, as quais são semelhantes para as populações de cada grupo.

Dada a identidade das réplicas de cada grupo, o que se verificou por inspeção dos gráficos, e pelos valores de F não-significativos (Tabela 1), foram calculadas, para cada grupo, médias correspondentes às respectivas réplicas, as quais encontram-se na Tabela 2. Agora os três valores de F têm probabilidade menor que 1%; as diferenças significativas, detectadas pela diferença honestamente significativa de Tukey, são apresentadas abaixo:

Imagos	601(1)	1042(2)	1153(4)	1197(3)
Fêmeas	327(1)	598(4)	613(2)	639(3)
Machos	274(1)	429(2)	555(4)	558(3)

Os números semanais de moscas, considerados como médias das quatro réplicas, estão representados graficamente na Figura 2, na qual destaca-se, em relação às outras três linhas, a correspondente às populações com uma transferência semanal.

Embora aparentemente, como se verifica pela inspeção dos gráficos, as populações apresentem uma relativa estabilidade de tamanho, foram realizadas análises de regressão, cujos resultados encontram-se na Tabela 3. Das 12 retas, cinco apresentam inclinação significativa, negativas as duas referentes ao grupo 1 e positivas as outras três, podendo-se supor uma tendência de decréscimo no tamanho das populações do grupo 1 e aumento do tamanho das do grupo 3.

Tabela 1. Tamanho ($\bar{X} \pm S\bar{X}$) de 16 populações de **D. melanogaster** (F para homogeneidade das médias; t para diferença entre as médias dos dois sexos; *: $P(0,05)$; **: $P(0,01)$).

popu- lação	imagos	fêmeas	machos	t(58)
11	587 $\pm$ 36	318 $\pm$ 20	270 $\pm$ 18	1,75
12	622 $\pm$ 29	340 $\pm$ 17	283 $\pm$ 14	2,55 *
13	574 $\pm$ 19	307 $\pm$ 11	267 $\pm$ 11	2,52 *
14	621 $\pm$ 31	343 $\pm$ 18	277 $\pm$ 16	2,77 **
F(3;116)	0,68	1,06	0,23	
21	1081 $\pm$ 37	642 $\pm$ 24	439 $\pm$ 19	6,68 **
22	1022 $\pm$ 40	606 $\pm$ 23	416 $\pm$ 21	6,18 **
23	1070 $\pm$ 54	628 $\pm$ 32	442 $\pm$ 25	4,52 **
24	993 $\pm$ 43	575 $\pm$ 26	418 $\pm$ 20	4,72 **
F(3;116)	0,86	1,22	0,40	
31	1176 $\pm$ 54	618 $\pm$ 32	558 $\pm$ 26	1,44
32	1163 $\pm$ 55	608 $\pm$ 30	555 $\pm$ 28	1,30
33	1278 $\pm$ 49	700 $\pm$ 28	578 $\pm$ 27	3,14 **
34	1172 $\pm$ 67	632 $\pm$ 36	540 $\pm$ 35	1,84
F(3;116)	0,91	1,71	0,29	
41	1182 $\pm$ 87	616 $\pm$ 45	566 $\pm$ 44	0,79
42	1087 $\pm$ 77	572 $\pm$ 43	514 $\pm$ 38	1,01
43	1168 $\pm$ 67	610 $\pm$ 35	559 $\pm$ 36	1,01
44	1174 $\pm$ 84	593 $\pm$ 43	581 $\pm$ 43	0,21
F(3;116)	0,31	0,22	0,49	

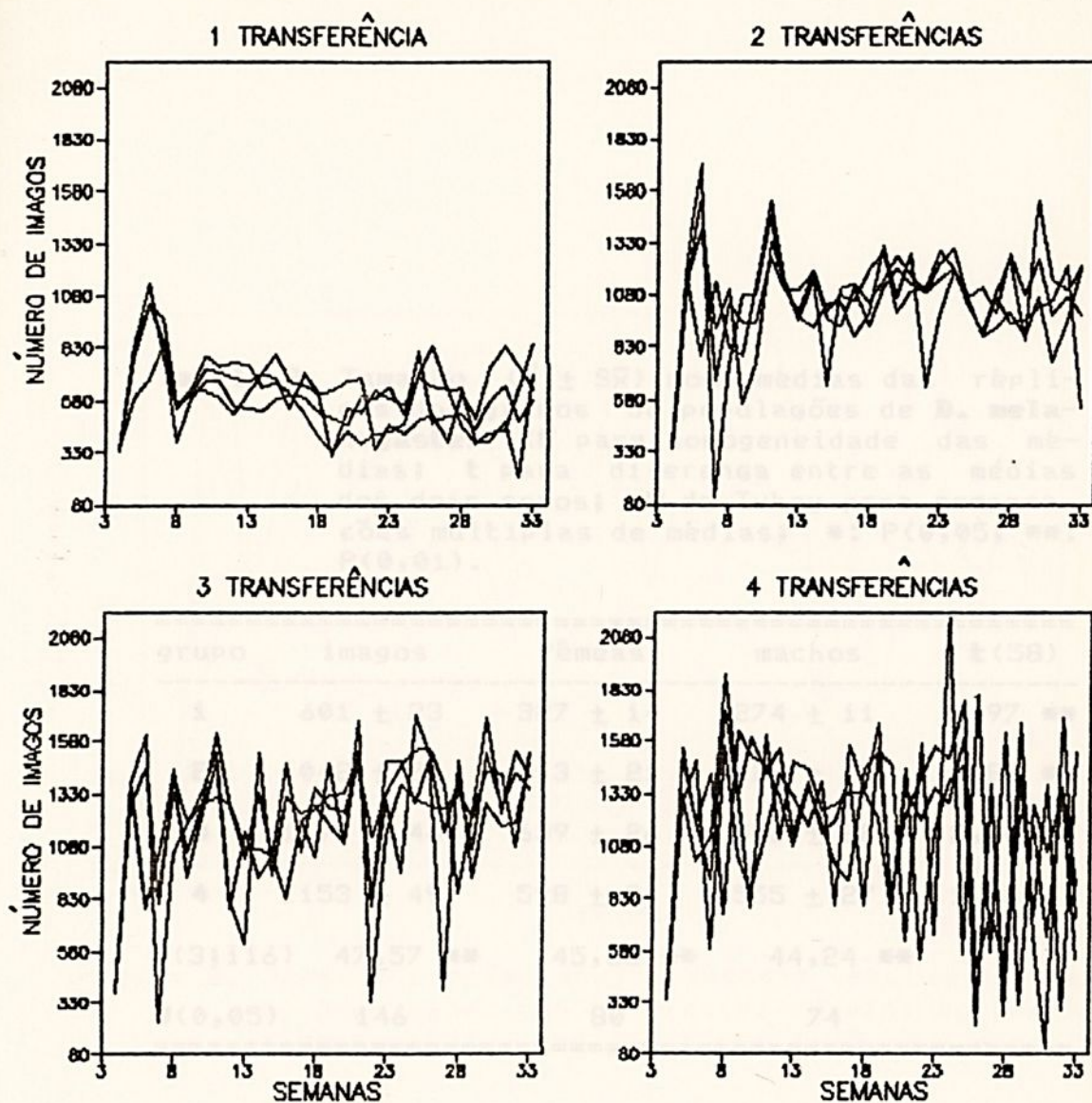


Figura 1. Tamanho populacional (imagoes): réplicas de populações com diferentes números de transferências semanais.

Tabela 2. Tamanho ($\bar{X} \pm S\bar{X}$) como médias das réplicas dos grupos de populações de **D. melanogaster** (F para homogeneidade das médias; t para diferença entre as médias dos dois sexos; U de Tukey para comparações múltiplas de médias; *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$).

grupo	imagos	fêmeas	machos	t(58)
1	601 $\pm$ 23	327 $\pm$ 14	274 $\pm$ 11	2,97 **
2	1042 $\pm$ 35	613 $\pm$ 21	429 $\pm$ 17	6,86 **
3	1197 $\pm$ 46	639 $\pm$ 26	558 $\pm$ 22	2,40 *
4	1153 $\pm$ 49	598 $\pm$ 24	555 $\pm$ 27	1,18
F(3;116)	47,57 **	45,32 **	44,24 **	
U(0,05)	146	80	74	

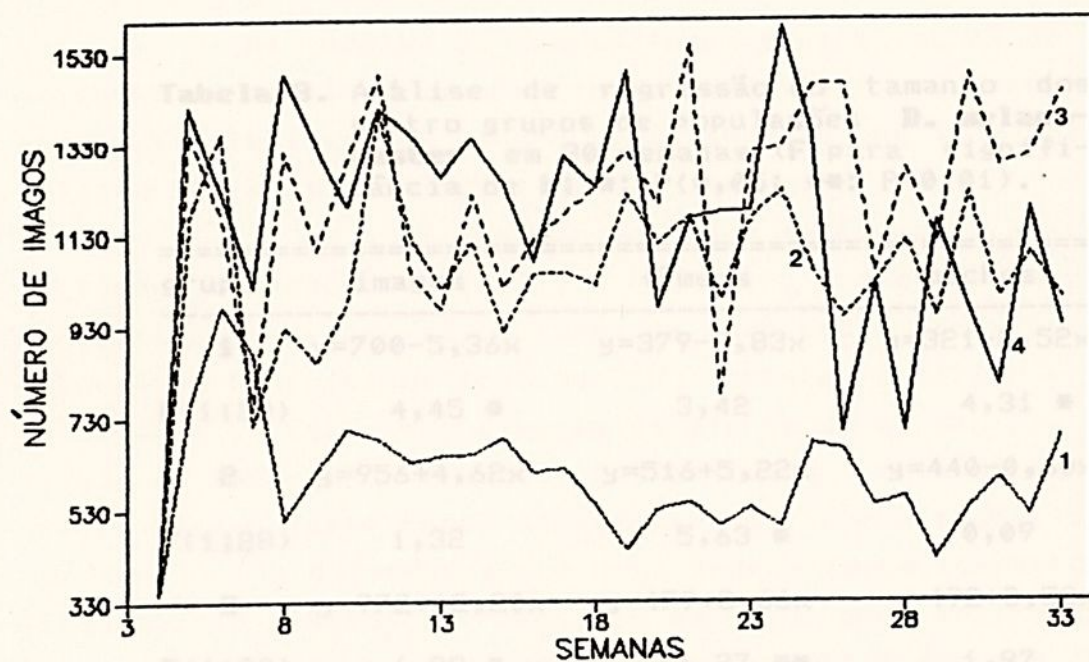


Figura 2. Tamanho populacional (imagoes): médias das réplicas de populações com diferentes números de transferências semanais, indicados por 1, 2, 3 e 4.

III.2. Produtividade

A produtividade das populações foi considerada sob dois aspectos: total e por unidade de alimento.

a. Produtividade total

Na Tabela 4 são encontradas as médias e erros padrões referentes à produtividade das populações para imagos, fêmeas e machos. A homogeneidade das réplicas dos grupos foi testada por análise de variância, e os valores de F não foram significativos.

As médias de fêmeas foram superiores às de machos em todas as populações. As diferenças entre os grupos foram comparadas utilizando-se o teste de variância de F. Os resultados são apresentados na Tabela 3. As diferenças entre os grupos foram comparadas utilizando-se o teste de variância de F. Os resultados são apresentados na Tabela 3.

Tabela 3. Análise de regressão do tamanho dos quatro grupos de populações **D. melano-gaster** em 30 semanas (F para significância de b; *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$).

grupo	imagos	fêmeas	machos
1	$y = 700 - 5,36x$	$y = 379 - 2,83x$	$y = 321 - 2,52x$
F(1;28)	4,45 *	3,42	4,31 *
2	$y = 956 + 4,62x$	$y = 516 + 5,22x$	$y = 440 - 0,60x$
F(1;28)	1,32	5,63 *	0,09
3	$y = 972 + 12,20x$	$y = 479 + 8,66x$	$y = 492 + 3,52x$
F(1;28)	6,28 *	11,27 **	1,97
4	$y = 1287 - 7,26x$	$y = 632 - 1,84x$	$y = 655 - 5,42x$
F(1;28)	1,68	0,42	3,33

As médias de produtividade de cada grupo estão representadas na Tabela 4. As diferenças entre os grupos foram comparadas utilizando-se o teste de variância de F. Os resultados são apresentados na Tabela 3. As diferenças entre os grupos foram comparadas utilizando-se o teste de variância de F. Os resultados são apresentados na Tabela 3.

Os resultados das análises de regressão são mostrados na Tabela 4. Das 12 retas, as três referentes ao grupo 4, apresentaram inclinação significativa e positiva o que pode ser interpretado como indicando um aumento da produtividade com o tempo, o que deve significar um aumento do espaço vital e da disponibilidade de alimento para o desenvolvimento de um número ainda maior de imagos.

III.2. Produtividade

A produtividade das populações foi considerada sob dois aspectos: total e por unidade de alimento.

a. Produtividade total

Na Tabela 4 são encontradas as médias e erros padrões referentes à produtividade das 16 populações para imagos, fêmeas e machos. A homogeneidade das réplicas dos quatro grupos foi testada por análise de variância, e os valores de **F** não foram significativos.

As médias de fêmeas foram superiores às de machos em todas as populações, mas foram significativas apenas as diferenças relativas às quatro réplicas do grupo 1, exceto a população 12, e as oito relativas aos grupos 2 e 3.

Os gráficos apresentados na Figura 3 mostram as variações da produtividade para os quatro grupos de populações. A semelhança entre as réplicas de cada grupo concorda com os valores de **F** não-significativos. No entanto, é nítido o aumento da produtividade com o aumento da oferta de alimento e espaço vital. Os valores de **F** (Tabela 5), calculados para as médias dos quatro grupos foram todos significativos, com probabilidade menor que 1%. As diferenças entre os grupos foram comparadas utilizando-se o **U**(0,05) de Tukey, e os resultados mostraram que a média de qualquer grupo é significativamente diferente das outras três para imagos, fêmeas e machos.

As médias de produtividade de cada grupo estão representadas graficamente na Figura 4. Ao contrário do que ocorreu com o tamanho populacional, agora as linhas correspondentes aos quatro grupos de populações destacam-se umas das outras, mostrando claramente o aumento da produtividade associado ao aumento da quantidade de alimento e espaço vital.

Os resultados das análises de regressão são mostrados na Tabela 6. Das 12 retas, as três referentes ao grupo 4, apresentaram inclinação significativa e positiva o que pode ser interpretado como indicando um aumento da produtividade no tempo, o que deve significar não-saturação do espaço vital e da disponibilidade de alimento para o desenvolvimento de um número ainda maior de imagos.

Tabela 4. Produtividade total ($\bar{X} \pm S\bar{X}$) de 16 populações de *D. melanogaster* (F para homogeneidade das médias; t para diferença entre as médias dos dois sexos; *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$).

popu- lação	imagos	fêmeas	machos	t(58)
11	386 $\pm$ 34	222 $\pm$ 20	164 $\pm$ 15	2,31 *
12	422 $\pm$ 27	230 $\pm$ 14	192 $\pm$ 14	1,96
13	397 $\pm$ 25	219 $\pm$ 14	177 $\pm$ 13	2,24 *
14	420 $\pm$ 30	236 $\pm$ 18	184 $\pm$ 13	2,40 *
F(3;116)	0,37	0,23	0,73	
21	844 $\pm$ 31	490 $\pm$ 18	354 $\pm$ 16	5,80 **
22	956 $\pm$ 60	529 $\pm$ 33	427 $\pm$ 28	2,34 *
23	899 $\pm$ 55	506 $\pm$ 33	393 $\pm$ 27	2,77 **
24	957 $\pm$ 63	554 $\pm$ 40	403 $\pm$ 25	3,19 **
F(3;116)	0,99	0,74	1,66	
31	1548 $\pm$ 80	843 $\pm$ 44	705 $\pm$ 39	2,34 *
32	1439 $\pm$ 77	800 $\pm$ 45	639 $\pm$ 38	2,76 **
33	1358 $\pm$ 61	740 $\pm$ 36	617 $\pm$ 31	2,62 *
34	1575 $\pm$ 95	884 $\pm$ 55	690 $\pm$ 44	2,75 **
F(3;116)	1,60	1,84	1,19	
41	2077 $\pm$ 153	1116 $\pm$ 88	961 $\pm$ 67	1,40
42	2284 $\pm$ 155	1241 $\pm$ 88	1043 $\pm$ 71	1,75
43	2000 $\pm$ 118	1078 $\pm$ 65	922 $\pm$ 57	1,81
44	2027 $\pm$ 113	1071 $\pm$ 66	956 $\pm$ 51	1,37
F(3;116)	0,90	1,04	0,68	

Tabela 5. Produtividade total ($\bar{X} \pm S\bar{X}$) como médias das quatro réplicas dos grupos de populações de *D. melanogaster* (F para homogeneidade das médias; t para diferença entre as médias dos dois sexos; U de Tukey para comparações múltiplas de médias; *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$).

grupo	imagos	fêmeas	machos	t(58)
1	406 $\pm$ 20	227 $\pm$ 12	179 $\pm$ 9	3,22 **
2	914 $\pm$ 41	520 $\pm$ 25	394 $\pm$ 17	4,13 **
3	1480 $\pm$ 62	817 $\pm$ 36	663 $\pm$ 29	3,34 **
4	2097 $\pm$ 108	1127 $\pm$ 61	971 $\pm$ 48	2,00 *
F(3;116) 120,92 ** 102,28 ** 134,30 **				
U(0,05) 244 141 109				

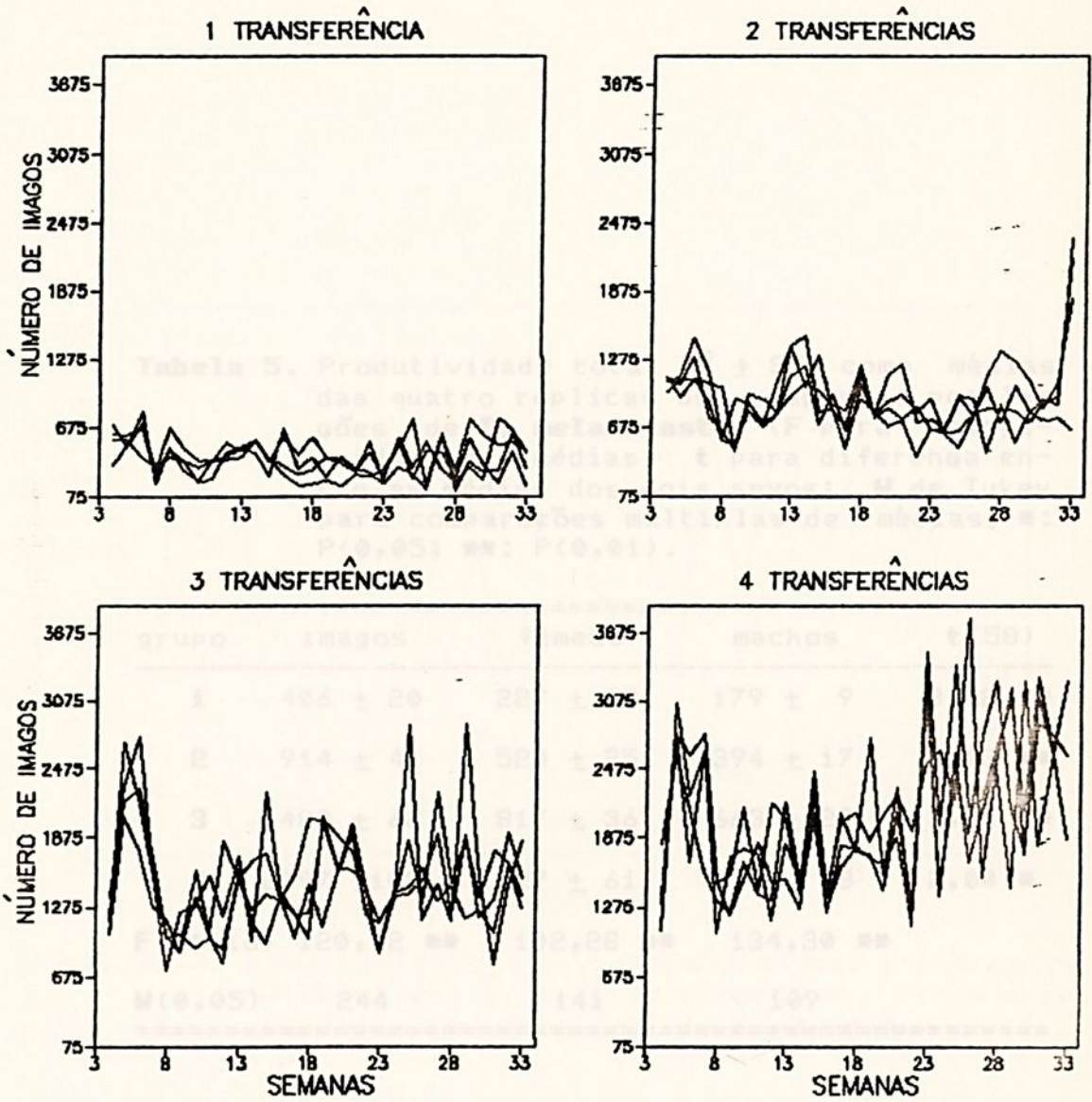


Figura 3. Produtividade (imagos): réplicas de populações com diferentes números de transferências semanais.

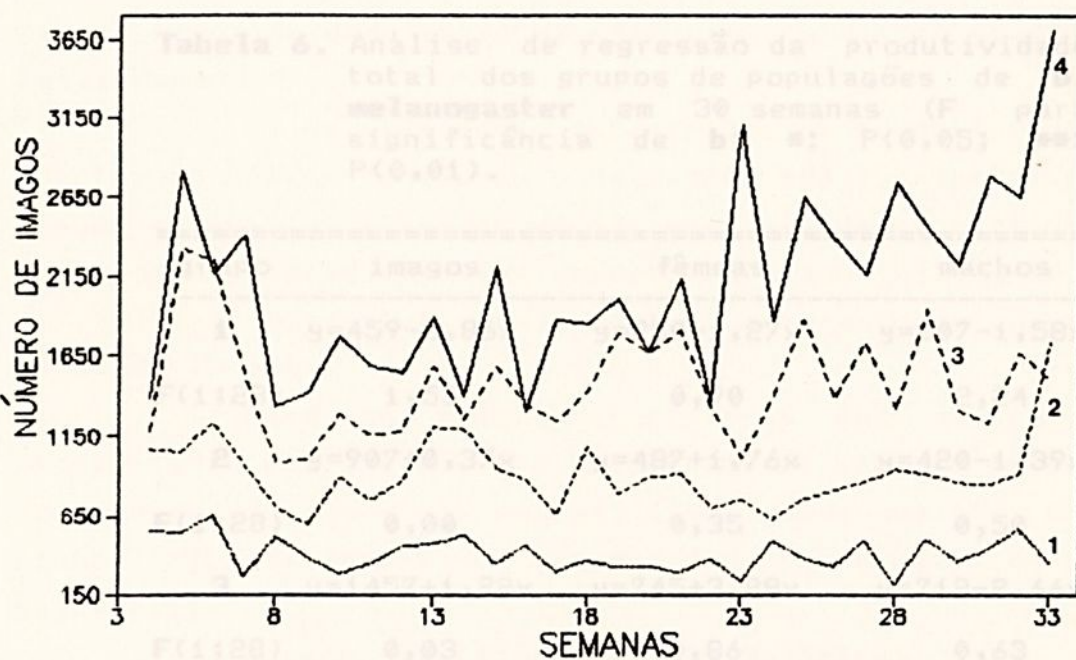


Figura 4. Produtividade (imagos): médias das réplicas de populações com diferentes números de transferências semanais, indicados por 1, 2, 3, e 4.

b. Produtividade por unidade de alimento

Tendo ficado claro o aumento da produtividade total com o aumento do número de transferências semanais, considerou-se conveniente analisar a produtividade por garrafa, nas quais o tempo de oviposição decresceu das populações do grupo 1 para as do grupo 4.

A Tabela 7 contém as médias e erros padrões do número de moscas nascidas por unidade de alimento para imagos, fêmeas e machos. Os valores de F não significativos indicam que existe

Tabela 6. Análise de regressão da produtividade total dos grupos de populações de *D. melanogaster* em 30 semanas (F para significância de b; *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$).

grupo	imagos	fêmeas	machos
1	$y = 459 - 2,86x$	$y = 250 - 1,27x$	$y = 207 - 1,58x$
F(1;28)	1,53	0,90	2,24
2	$y = 907 + 0,37x$	$y = 487 + 1,76x$	$y = 420 - 1,39x$
F(1;28)	0,00	0,35	0,50
3	$y = 1457 + 1,22x$	$y = 745 + 3,88x$	$y = 712 - 2,66x$
F(1;28)	0,03	0,86	0,63
4	$y = 1404 + 37,5x$	$y = 707 + 22,7x$	$y = 697 + 14,8x$
F(1;28)	12,65 **	15,18 **	9,20 **

Embora nem todas as diferenças entre as médias sejam significativas, elas aumentam, como para a produtividade total, das populações do grupo 1 para as do grupo 4.

A regressão significativa e positiva, apenas das três retas correspondentes ao grupo 4 de populações (Tabela 9), como também as representações gráficas (Figura 5), são concordantes com as regressões significativas e positivas da produtividade total desse grupo.

b. Produtividade por unidade de alimento

Tendo ficado claro o aumento da produtividade total com o aumento do número de transferências semanais, considerou-se conveniente analisar a produtividade por garrafa, nas quais o tempo de oviposição decresceu das populações do grupo 1 para as do grupo 4.

A Tabela 7 contém as médias e erros padrões do número de moscas nascidas por unidade de alimento para imagos, fêmeas e machos. Os valores de *F* não-significativos indicam que existe homogeneidade entre as réplicas dos quatro grupos de populações.

As diferenças encontradas na produtividade total quanto ao número de fêmeas e de machos são igualmente mantidas quando se analisa a produtividade por unidade de alimento, sendo em geral significativas, exceto para a população 12 e para as réplicas do grupo 4, exatamente como aconteceu com a produtividade total.

Para as médias das réplicas dos quatro grupos, apresentadas na Tabela 8, os resultados da análise de variância foram significativos com probabilidade menor que 1%. As diferenças significativas de acordo com o teste de Tukey são as seguintes:

Imagos	406(1)	457(2)	493(3)	524(4)
Fêmeas	227(1)	260(2)	272(3)	282(4)
Machos	174(1)	197(2)	221(3)	243(4)

Embora nem todas as diferenças entre as médias sejam significativas, elas aumentam, como para a produtividade total, das populações do grupo 1 para as do grupo 4.

A regressão significativa e positiva, apenas das três retas correspondentes ao grupo 4 de populações (Tabela 9), como também as representações gráficas (Figura 5), são concordantes com as regressões significativas e positivas da produtividade total desse grupo.



Tabela 7. Produtividade por unidade de alimento ($\bar{X} \pm S\bar{X}$) de 16 populações de **D. melanogaster** (F para homogeneidade das médias; t para diferença entre as médias dos dois sexos; *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$).

Tabela 9. Produtividade por unidade de alimento

=====

popu-
lação

imagos

fêmeas

machos

t(58)

11	386 ± 34	222 ± 20	164 ± 15	2,31 *
12	422 ± 27	230 ± 14	192 ± 14	1,96
13	397 ± 24	219 ± 14	177 ± 13	2,24 *
14	420 ± 30	236 ± 18	184 ± 13	2,40 *
F(3;116)	0,36	0,23	0,73	t(58)
21	422 ± 16	245 ± 9	177 ± 8	5,80 **
22	478 ± 30	265 ± 17	213 ± 14	2,34 *
23	450 ± 28	253 ± 17	196 ± 12	2,77 **
24	478 ± 32	277 ± 20	201 ± 12	3,19 **
F(3;116)	0,99	0,74	1,66	3,34 **
31	516 ± 27	281 ± 15	235 ± 13	2,34 *
32	480 ± 26	267 ± 15	213 ± 12	2,76 **
33	453 ± 20	247 ± 12	206 ± 10	2,62 *
34	525 ± 32	295 ± 18	230 ± 15	2,75 **
F(3;116)	1,60	1,84	1,19	
41	519 ± 38	279 ± 22	240 ± 17	1,40
42	571 ± 39	310 ± 22	261 ± 18	1,75
43	500 ± 29	270 ± 16	231 ± 14	1,81
44	507 ± 28	268 ± 17	239 ± 13	1,37
F(3;116)	0,90	1,04	0,68	

=====

Tabela 8. Produtividade por unidade de alimento ($\bar{X} \pm S\bar{X}$) como médias das réplicas dos grupos de populações de *D. melanogaster* (F para homogeneidade das médias; t para diferença entre as médias dos dois sexos; U de Tukey para comparações múltiplas de médias; *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$).

grupo	imagos	fêmeas	machos	t (58)
1	406 $\pm$ 20	227 $\pm$ 12	179 $\pm$ 9	3,22 **
2	457 $\pm$ 21	260 $\pm$ 13	197 $\pm$ 8	4,13 **
3	493 $\pm$ 21	272 $\pm$ 12	221 $\pm$ 10	3,34 **
4	524 $\pm$ 27	282 $\pm$ 15	243 $\pm$ 12	2,00 *
F(3;116)	5,09 **	3,43 *	7,82 **	
U(0,05)	82	48	36	

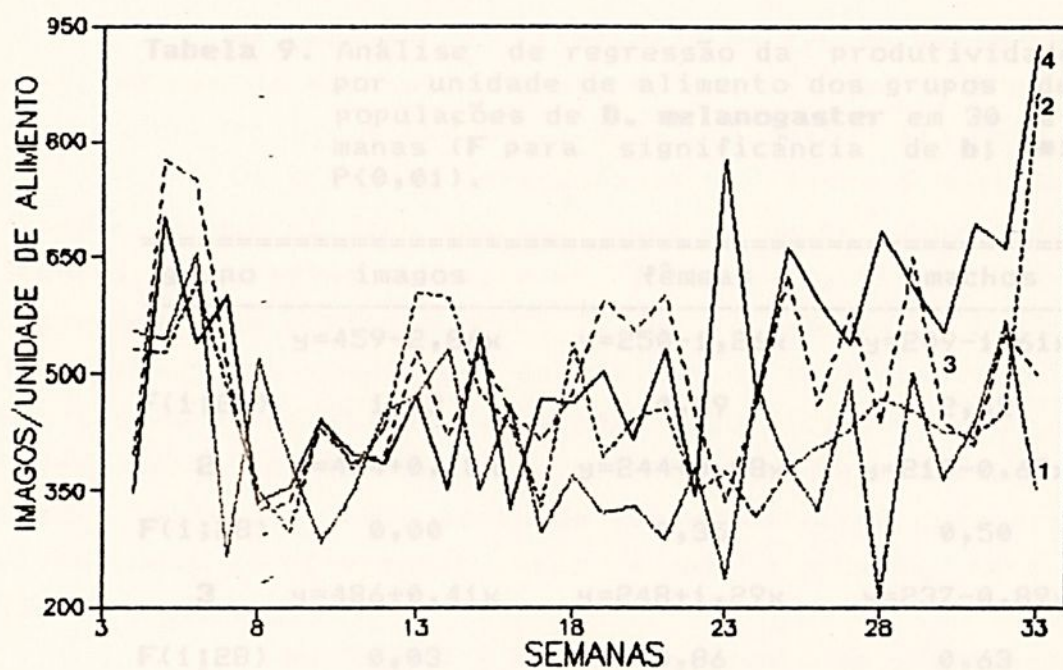


Figura 5. Produtividade por unidade de alimento (imagos): médias das réplicas de populações com diferentes números de transferências semanais, indicados por 1, 2, 3 e 4.

III.3. Mortalidade

A mortalidade foi considerada de duas maneiras: absoluta e relativa.

a. Mortalidade absoluta

Na Tabela 10 estão contidas as médias e erros padrões referentes a mortalidade absoluta das 16 populações, para imagos, fêmeas e machos. A homogeneidade entre as réplicas foi testada por análise de variância e o resultado não foi significativo para nenhum grupo.

Tabela 9. Análise de regressão da produtividade por unidade de alimento dos grupos de populações de *D. melanogaster* em 30 semanas (F para significância de b; **: $P < 0,01$).

grupo	imagos	fêmeas	machos
1	$y = 459 - 2,86x$	$y = 250 - 1,26x$	$y = 209 - 1,61x$
F(1;28)	1,53	0,89	2,42
2	$y = 454 + 0,18x$	$y = 244 + 0,88x$	$y = 210 - 0,69x$
F(1;28)	0,00	0,35	0,50
3	$y = 486 + 0,41x$	$y = 248 + 1,29x$	$y = 237 - 0,89x$
F(1;28)	0,03	0,86	0,63
4	$y = 351 + 9,37x$	$y = 177 + 5,67x$	$y = 174 + 3,70x$
F(1;28)	12,65 **	15,18 **	9,20 **

A observação do gráfico revela uma estabilidade relativa da mortalidade absoluta, exceto para o grupo 4 que apresentou, aparentemente, um aumento da mortalidade. Isto se confirmou pelo resultado das análises de regressão linear (Tabela 12), cujas retas relativas às populações do grupo 4 têm inclinação positiva e significativa.

III.3. Mortalidade

A mortalidade foi considerada de duas maneiras: absoluta e relativa.

a. Mortalidade absoluta

Na Tabela 10 estão contidas as médias e erros padrões referentes a mortalidade absoluta das 16 populações, para imagos, fêmeas e machos. A homogeneidade entre as réplicas foi testada por análise de variância e o resultado não foi significativo para nenhum grupo.

As médias de mortalidade de fêmeas foram todas superiores às de machos, entretanto os valores de *t* de Student foram significativos apenas para as populações **11**, **21** e **24**.

Os gráficos apresentados na Figura 6 mostram as variações da mortalidade absoluta para os quatro grupos de populações. A semelhança entre as réplicas dos diferentes grupos observada nos gráficos concorda com os valores de *F* não-significativos. Os resultados da análise de variância para médias dos grupos apresentaram resultados significativos com probabilidade menor que 1% como pode ser visto na Tabela 11. As comparações múltiplas pelo teste de Tukey mostraram como significativas todas as diferenças entre os quatro grupos, para imagos, fêmeas e machos.

Na Figura 7 estão representadas graficamente as médias das quatro réplicas dos grupos de populações. Como se pode verificar as quatro linhas destacam-se uma das outras, de modo a evidenciar que a mortalidade aumenta das populações do grupo **1** para as do grupo **4**.

A observação do gráfico revela uma estabilidade relativa da mortalidade absoluta, exceto para o grupo **4** que apresentou, aparentemente, um aumento da mortalidade. Isto se confirmou pelo resultado das análises de regressão linear (Tabela 12), cujas retas relativas às populações do grupo **4** têm inclinação positiva e significativa.



Tabela 10. Mortalidade absoluta ($\bar{X} \pm S\bar{X}$) de 16 populações de *D. melanogaster* (F para homogeneidade das médias; t para a diferença entre as médias dos dois sexos; *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$).

popu- lação	imagos	fêmeas	machos	t(56)
11	376 $\pm$ 33	213 $\pm$ 17	169 $\pm$ 18	2,03 *
12	410 $\pm$ 29	224 $\pm$ 16	186 $\pm$ 15	1,67
13	397 $\pm$ 23	216 $\pm$ 14	180 $\pm$ 13	1,89
14	401 $\pm$ 36	224 $\pm$ 18	177 $\pm$ 20	1,72
F(3;112)	0,22	0,11	0,35	
21	829 $\pm$ 56	477 $\pm$ 30	352 $\pm$ 29	2,99 **
22	885 $\pm$ 67	485 $\pm$ 33	400 $\pm$ 37	1,72
23	839 $\pm$ 98	469 $\pm$ 58	371 $\pm$ 44	1,35
24	903 $\pm$ 76	518 $\pm$ 47	385 $\pm$ 33	2,32 *
F(3;112)	0,22	0,24	0,32	
31	1521 $\pm$ 129	821 $\pm$ 66	700 $\pm$ 65	1,30
32	1408 $\pm$ 128	778 $\pm$ 69	630 $\pm$ 62	1,59
33	1316 $\pm$ 99	712 $\pm$ 58	604 $\pm$ 48	1,45
34	1525 $\pm$ 151	846 $\pm$ 81	679 $\pm$ 73	1,53
F(3;112)	0,61	0,72	0,50	
41	1957 $\pm$ 191	1041 $\pm$ 98	916 $\pm$ 97	0,91
42	2145 $\pm$ 210	1158 $\pm$ 125	988 $\pm$ 90	1,11
43	1961 $\pm$ 154	1053 $\pm$ 82	907 $\pm$ 78	1,29
44	2026 $\pm$ 225	1069 $\pm$ 124	957 $\pm$ 104	0,69
F(3;112)	0,20	0,24	0,16	

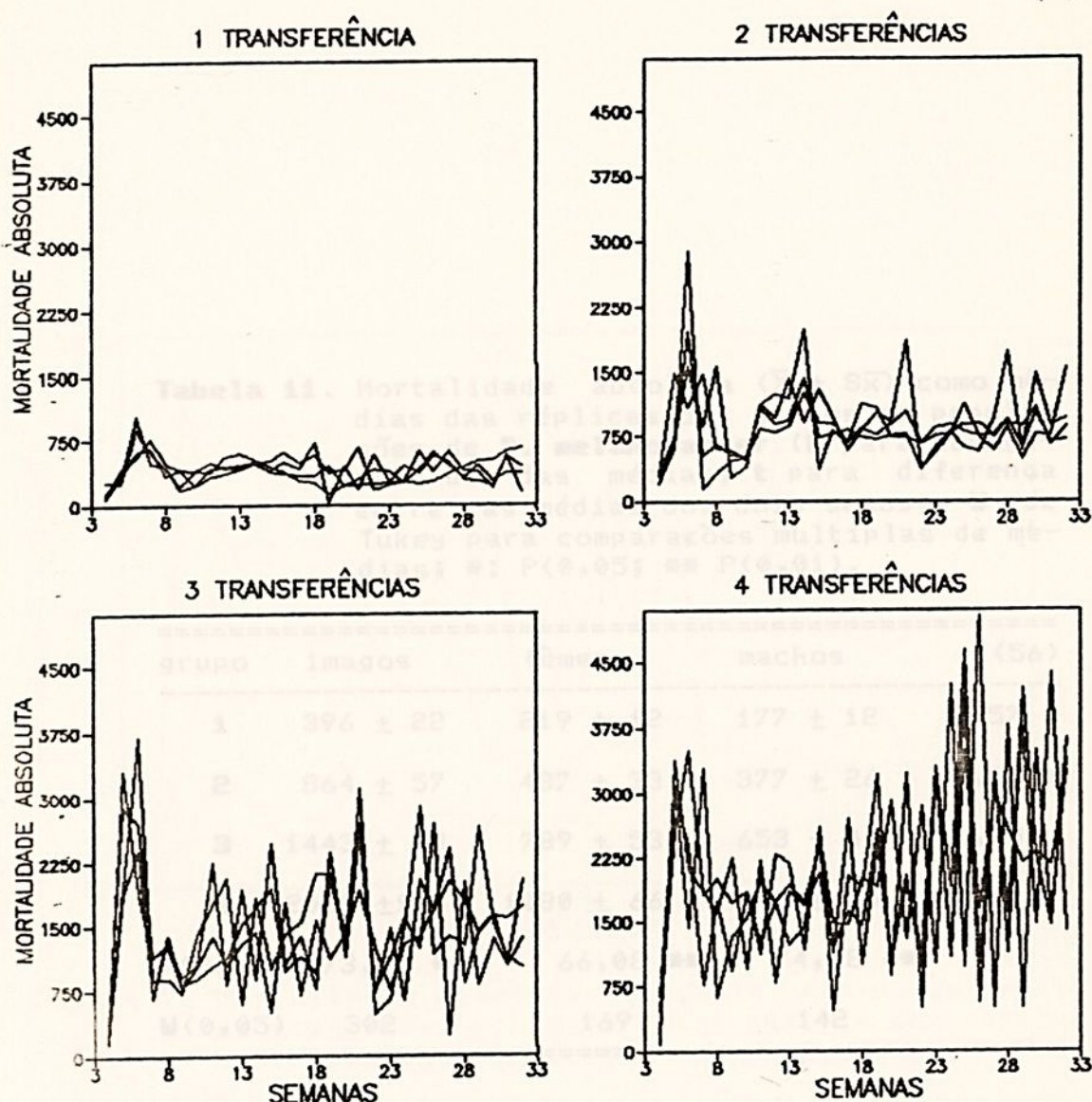


Figura 6. Mortalidade absoluta (imagos): réplicas de populações com diferentes números de transferências semanais.

Tabela 11. Mortalidade absoluta ($\bar{X} \pm S\bar{X}$) como médias das réplicas dos grupos de populações de *D. melanogaster* (F para homogeneidade das médias; t para diferença entre as médias dos dois sexos; U de Tukey para comparações múltiplas de médias; *: $P < 0,05$; ** $P < 0,01$).

grupo	imagos	fêmeas	machos	t (56)
1	396 $\pm$ 22	219 $\pm$ 12	177 $\pm$ 12	2,57 *
2	864 $\pm$ 57	487 $\pm$ 33	377 $\pm$ 26	2,63 *
3	1443 $\pm$ 98	789 $\pm$ 53	653 $\pm$ 46	1,93
4	2022 $\pm$ 118	1080 $\pm$ 66	942 $\pm$ 55	1,61

F(3;112) 73,37 ** 66,02 ** 74,38 **

Figura 7. Mortalidade absoluta (imagos): médias das réplicas
U(0,05) 302 169 142

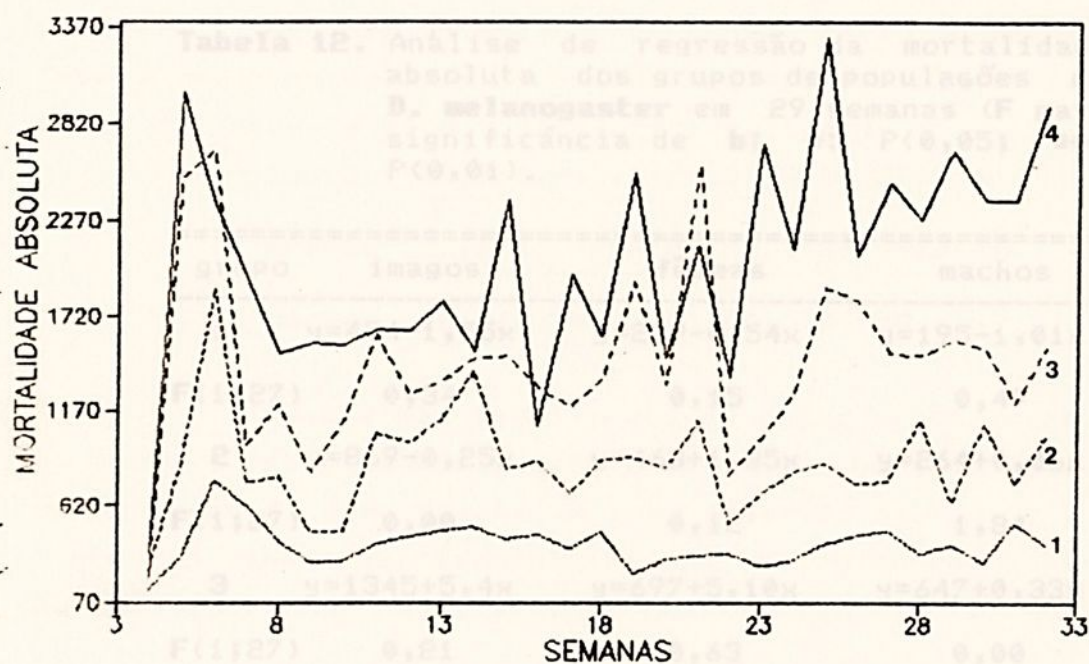


Figura 7. Mortalidade absoluta (imagos): médias das réplicas de populações com diferentes números de transferências semanais, indicados por 1, 2, 3 e 4.

b. Mortalidade relativa

As médias e erros padrões das 16 populações para a mortalidade relativa, apresentadas na Tabela 13, parecem corresponder às de mortalidade absoluta: os valores de F não-significativos indicam a existência de homogeneidade entre as réplicas de cada grupo.

As médias de mortalidade de fêmeas das 16 populações são ainda superiores às de machos, entretanto todos os valores do t de Student foram não-significativos.

Tabela 12. Análise de regressão da mortalidade absoluta dos grupos de populações de *D. melanogaster* em 29 semanas (F para teste de Tukey rev. significância de **b**; *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$).

grupo	imagos	fêmeas	machos
1	$y = 424 - 1,55x$	$y = 229 - 0,54x$	$y = 195 - 1,01x$
F(1;27)	0,34	0,15	0,49
2	$y = 869 - 0,25x$	$y = 463 + 1,35x$	$y = 264 + 0,06x$
F(1;27)	0,00	0,12	1,84
3	$y = 1345 + 5,4x$	$y = 697 + 5,10x$	$y = 647 + 0,33x$
F(1;27)	0,21	0,63	0,00
4	$y = 1354 + 37,1x$	$y = 696 + 21,3x$	$y = 657 + 15,8x$
F(1;27)	8,91 **	9,61 **	6,98 *

b. Mortalidade relativa

As médias e erros padrões das 16 populações para a mortalidade relativa, apresentadas na Tabela 13, parecem correspondentes às de mortalidade absoluta: os valores de F não-significativos indicam a existência de homogeneidade entre as réplicas de cada grupo.

As médias de mortalidade de fêmeas das 16 populações são ainda superiores às de machos, entretanto todos os valores do t de Student foram não-significativos.

As médias dos quatro grupos estão apresentadas na Tabela 14, e os valores de F são agora todos significativos. O teste de Tukey revelou o seguinte resultado:

Imagos 38,7(1) 43,1(2) 51,4(3) 59,3(4)

Fêmeas 39,0(1) 42,0(2) 52,1(3) 59,6(4)

Machos 38,0(1) 44,4(2) 50,5(3) 58,6(4)

Embora não-significativas todas as diferenças entre as médias, estas também aumentam das populações do grupo 1 para as do grupo 4, como também se pode observar na Figura 8. Entretanto as linhas correspondentes aos quatro grupos superpõem-se parcialmente, ao contrário do que ocorreu com a mortalidade absoluta.

Das 12 análises de regressão da mortalidade no tempo (Tabela 15), apenas duas são significativas e, como se poderia esperar, referem-se às populações do grupo 4.



Tabela 13. Mortalidade relativa ($\bar{X} \pm S\bar{X}$) de 16 populações de *D. melanogaster* (F para homogeneidade das médias; t para diferença entre as médias dos dois sexos).

popu- lação	imagos	fêmeas	machos	t(56)
11	38,2 $\pm$ 2,2	39,4 $\pm$ 2,3	36,9 $\pm$ 2,6	0,71
12	38,7 $\pm$ 1,9	38,5 $\pm$ 2,1	38,5 $\pm$ 2,4	0,03
13	40,1 $\pm$ 1,7	40,2 $\pm$ 2,0	39,4 $\pm$ 2,3	0,27
14	37,7 $\pm$ 2,5	38,0 $\pm$ 2,5	37,0 $\pm$ 3,0	0,26
F(3;112)	0,23	0,19	0,21	
21	41,9 $\pm$ 1,9	41,2 $\pm$ 1,6	42,7 $\pm$ 2,5	0,50
22	44,7 $\pm$ 2,2	42,8 $\pm$ 2,1	46,6 $\pm$ 2,8	1,12
23	40,7 $\pm$ 3,0	39,2 $\pm$ 3,1	42,3 $\pm$ 3,3	0,70
24	45,2 $\pm$ 2,7	44,6 $\pm$ 2,8	45,9 $\pm$ 2,8	0,32
F(3;112)	0,77	0,88	0,56	
31	53,3 $\pm$ 2,9	54,0 $\pm$ 3,0	52,4 $\pm$ 3,0	0,39
32	51,5 $\pm$ 3,1	53,0 $\pm$ 3,0	49,3 $\pm$ 3,5	0,80
33	48,2 $\pm$ 2,5	47,7 $\pm$ 2,6	48,6 $\pm$ 2,8	0,24
34	52,7 $\pm$ 3,3	53,5 $\pm$ 3,3	51,5 $\pm$ 3,6	0,41
F(3;112)	0,59	0,98	0,30	
41	58,6 $\pm$ 3,7	59,2 $\pm$ 3,6	57,5 $\pm$ 4,1	0,30
42	61,5 $\pm$ 3,7	60,9 $\pm$ 4,1	62,0 $\pm$ 3,5	0,19
43	59,3 $\pm$ 3,3	60,2 $\pm$ 3,0	52,1 $\pm$ 3,8	0,44
44	57,7 $\pm$ 4,1	58,2 $\pm$ 4,2	56,9 $\pm$ 4,2	0,22
F(3;112)	0,19	0,10	0,35	

Tabela 14. Mortalidade relativa ($\bar{X} \pm S\bar{X}$) como médias das réplicas dos grupos de populações de *D. melanogaster* (F para homogeneidade das médias; t para diferença entre as médias dos dois sexos; U para comparações múltiplas de médias; **: $P < 0,01$).

grupo	imagos	fêmeas	machos	t(56)
1	38,7 $\pm$ 1,5	39,0 $\pm$ 1,5	38,0 $\pm$ 1,8	0,42
2	43,1 $\pm$ 1,9	42,0 $\pm$ 1,8	44,4 $\pm$ 2,2	0,86
3	51,4 $\pm$ 2,3	52,1 $\pm$ 2,3	50,5 $\pm$ 2,3	0,49
4	59,3 $\pm$ 2,2	59,6 $\pm$ 2,2	58,6 $\pm$ 2,4	0,32

F(3;112) 20,92 **: 22,60 **: 16,30 **: réplicas de populações com diferentes números de transferência
 U(0,05) 7,3 15, indica 7,7 por 1, 2, 8,0 4.

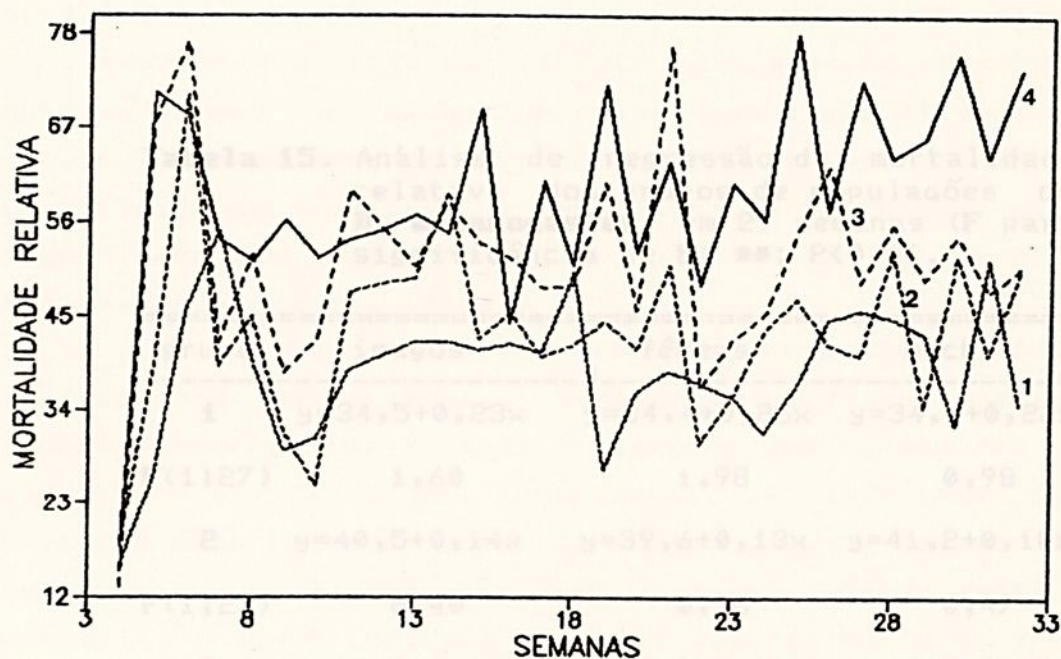


Figura 8. Mortalidade relativa (imagos): médias das réplicas de populações com diferentes números de transferências semanais, indicados por 1, 2, 3 e 4.

III.4. Razão produtividade/mortalidade

A Tabela 16 mostra as médias e erros padrões das 16 populações quanto à razão produtividade/mortalidade. Os valores de F não-significativos indicam a homogeneidade das réplicas. O teste t de Student para diferenças entre médias dos dois sexos não foi significativo em nenhum caso.

A razão produtividade/mortalidade está representada graficamente na Figura 9 para os quatro grupos de populações. Da inspeção dos gráficos nota-se que apesar do aumento da produtividade nas populações com maior quantidade alimentar e espaço vital, a mortalidade também aumentou.

Tabela 15. Análise de regressão da mortalidade relativa dos grupos de populações de **D. melanogaster** em 29 semanas (F para significância de b; **: $P < 0,01$).

grupo	imagos	fêmeas	machos
1	$y = 34,5 + 0,23x$	$y = 34,4 + 0,25x$	$y = 34,1 + 0,22x$
F(1;27)	1,60	1,98	0,98
2	$y = 40,5 + 0,14x$	$y = 39,6 + 0,13x$	$y = 41,2 + 0,18x$
F(1;27)	0,40	0,36	0,47
3	$y = 49,5 + 0,11x$	$y = 50,0 + 0,11x$	$y = 48,7 + 0,10x$
F(1;27)	0,15	0,17	0,12
4	$y = 46,7 + 0,69x$	$y = 47,9 + 0,65x$	$y = 45,3 + 0,74x$
F(1;27)	8,65 **	3,72	8,82 **

III.4. Razão produtividade/mortalidade

A Tabela 16 mostra as médias e erros padrões das 16 populações quanto à razão produtividade/mortalidade. Os valores de F não-significativos indicam a homogeneidade das réplicas. O teste t de Student para diferenças entre médias dos dois sexos não foi significativo em nenhum caso.

A razão produtividade/mortalidade está representada graficamente na Figura 9 para os quatro grupos de populações. Da inspeção dos gráficos nota-se que apesar do aumento da produtividade nas populações com maior quantidade alimento e espaço vital os quocientes entre o número de moscas nascidas e a mortalidade apresentaram um equilíbrio bastante estável. A homogeneidade das médias dos quatro grupos, não foi rejeitada por análise de variância (Tabela 17).

A Figura 10 representa graficamente as médias das réplicas dos quatro grupos, podendo-se verificar que as quatro linhas superpõem-se em todo o tempo de manutenção das populações. Isto significa que, independente das diferenças de produtividade e mortalidade entre os quatro grupos, estes não diferem quanto à razão entre as duas variáveis. Estas mantiveram-se estáveis, o que é indicado pela não-significância da inclinação das retas de regressão linear (Tabela 18), exceto para número de imagos, fêmeas e machos das populações do grupo 2, no qual reduziu-se significativamente a razão entre moscas nascidas e mortas, o que pode estar associado a um aumento, embora não-significativo, da mortalidade relativa (Tabela 15).

43	1,44 ± 0,39	1,38 ± 0,35	1,58 ± 0,45	0,34
44	1,51 ± 0,29	2,03 ± 0,79	1,58 ± 0,31	0,54
F(3;112)	0,30	0,67	0,34	

Tabela 16. Razão produtividade/mortalidade ($\bar{X} \pm S\bar{X}$) de 16 populações de *D. melanogaster* (F para homogeneidade das médias; t para diferença entre as médias dos dois sexos).

popu- lação	imagos	fêmeas	machos	t(56)
11	1,21 $\pm$ 0,16	1,34 $\pm$ 0,26	1,32 $\pm$ 0,23	0,05
12	1,26 $\pm$ 0,24	1,76 $\pm$ 0,72	1,27 $\pm$ 0,18	0,66
13	1,11 $\pm$ 0,01	1,16 $\pm$ 0,11	1,20 $\pm$ 0,15	0,21
14	1,63 $\pm$ 0,48	1,27 $\pm$ 0,27	1,59 $\pm$ 0,31	0,78
F(3;112)	0,64	0,41	0,57	
21	1,18 $\pm$ 0,14	1,14 $\pm$ 0,10	1,43 $\pm$ 0,31	0,86
22	1,17 $\pm$ 0,11	1,18 $\pm$ 0,12	1,29 $\pm$ 0,17	0,51
23	1,41 $\pm$ 0,22	1,55 $\pm$ 0,30	1,41 $\pm$ 0,20	0,39
24	1,18 $\pm$ 0,11	1,20 $\pm$ 0,10	1,25 $\pm$ 0,18	0,28
F(3;112)	0,57	1,13	0,15	
31	1,32 $\pm$ 0,23	2,92 $\pm$ 1,84	1,22 $\pm$ 0,12	0,93
32	1,31 $\pm$ 0,20	1,27 $\pm$ 0,18	1,47 $\pm$ 0,26	0,63
33	1,29 $\pm$ 0,22	1,55 $\pm$ 0,30	1,32 $\pm$ 0,21	0,61
34	1,32 $\pm$ 0,19	1,20 $\pm$ 0,10	1,38 $\pm$ 0,19	0,85
F(3;112)	0,00	0,74	0,28	
41	1,23 $\pm$ 0,12	1,22 $\pm$ 0,12	1,32 $\pm$ 0,15	0,48
42	1,26 $\pm$ 0,11	1,36 $\pm$ 0,15	1,25 $\pm$ 0,15	0,50
43	1,44 $\pm$ 0,39	1,38 $\pm$ 0,35	1,58 $\pm$ 0,45	0,34
44	1,51 $\pm$ 0,29	2,03 $\pm$ 0,79	1,58 $\pm$ 0,31	0,54
F(3;112)	0,30	0,67	0,34	

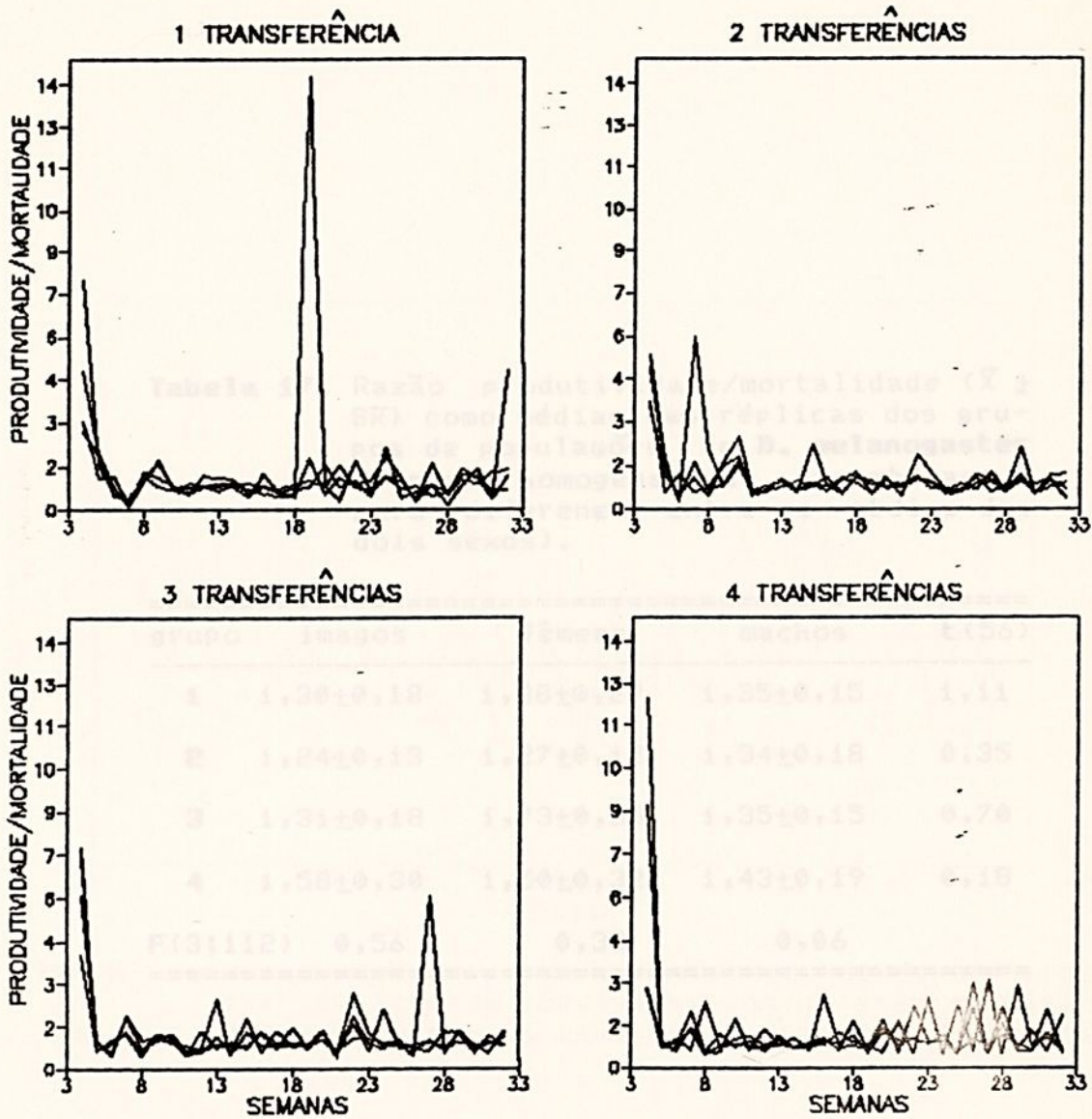


Figura 9. Razão produtividade/mortalidade (imagos): réplicas de populações com diferentes números de transferências semanais.

Tabela 17. Razão produtividade/mortalidade ($\bar{X} \pm S\bar{X}$) como médias das réplicas dos grupos de populações de **D. melanogaster** (F para homogeneidade das médias; t para diferença entre as médias dos dois sexos).

grupo	imagos	fêmeas	machos	t (56)
1	1,30 $\pm$ 0,18	1,38 $\pm$ 0,29	1,35 $\pm$ 0,15	1,11
2	1,24 $\pm$ 0,13	1,27 $\pm$ 0,12	1,34 $\pm$ 0,18	0,35
3	1,31 $\pm$ 0,18	1,73 $\pm$ 0,53	1,35 $\pm$ 0,15	0,70
4	1,58 $\pm$ 0,30	1,50 $\pm$ 0,32	1,43 $\pm$ 0,19	0,18
F(3;112)	0,56	0,33	0,06	

Figura 1. Razão produtividade/mortalidade ($\bar{X} \pm S\bar{X}$) como médias das réplicas de populações com diferentes números de transferências semanais, indicados por 1, 2, 3 e 4.

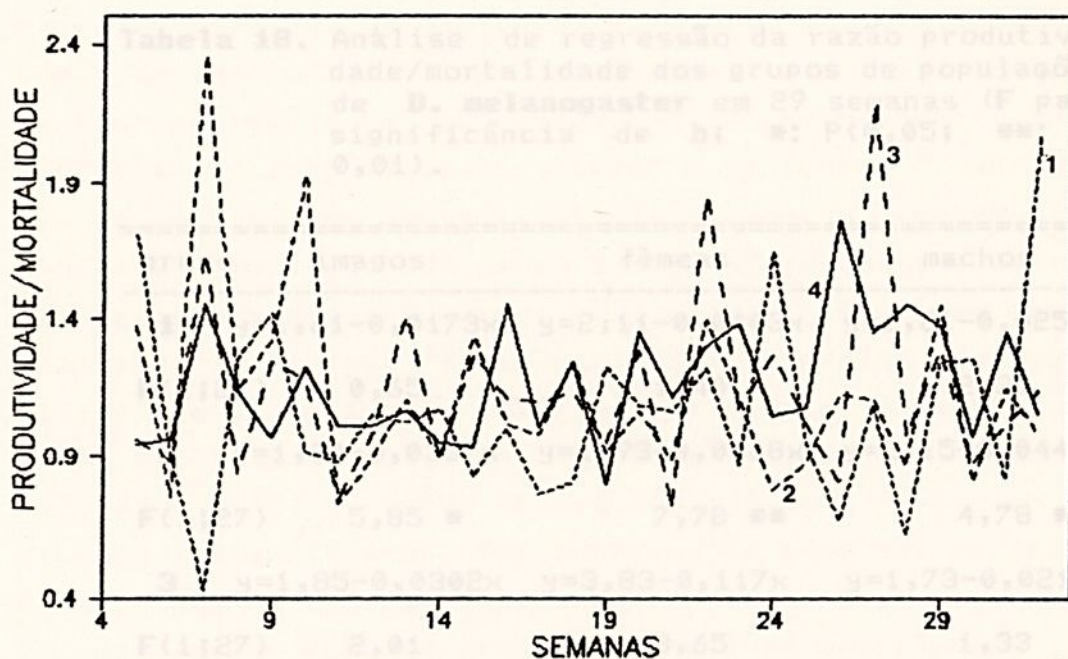


Figura 10. Razão produtividade/mortalidade (imagos): médias das réplicas de populações com diferentes números de transferências semanais, indicados por 1, 2, 3 e 4.

III.5. Análises de correlação

As médias das 10 variáveis relativas às 16 populações foram compostas em 48 pares para análise de correlação entre as variáveis de cada par (Tabelas 19 e 22).

Verificou-se que o tamanho populacional, de imagos, fêmeas e machos, está correlacionado positivamente com a produtividade (total e por unidade de alimento) e com a mortalidade (absoluta e relativa), mas não com a razão produtividade/mortalidade (Tabela 19). Dessas correlações, nove estão representadas

Tabela 18. Análise de regressão da razão produtividade/mortalidade dos grupos de populações de *D. melanogaster* em 29 semanas (F para significância de **b**; *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$).

grupo	imagos	fêmeas	machos
1	$y = 1,61 - 0,0173x$	$y = 2,11 - 0,0403x$	$y = 1,81 - 0,0258x$
F(1;27)	0,65	1,40	2,31
2	$y = 1,84 - 0,0337x$	$y = 1,93 - 0,0368x$	$y = 2,15 - 0,0447x$
F(1;27)	5,85 *	7,78 **	4,78 *
3	$y = 1,85 - 0,0302x$	$y = 3,83 - 0,117x$	$y = 1,73 - 0,0211x$
F(1;27)	2,01	3,65	1,33
4	$y = 1,89 - 0,0294x$	$y = 2,46 - 0,0532x$	$y = 1,84 - 0,0228x$
F(1;27)	1,63	2,04	1,05

sexos em relação as variáveis consideradas, particularmente as das populações dos grupos 1, 2 e 3, (veja Tabelas 1, 2, 4, 5, 7, 8, 10 e 11). O efeito da quantidade de alimento e espaço vital sobre essas variáveis parece ter sido o mesmo nas populações dos grupos 3 e 4. De fato, excluindo-se as médias relativas às populações do grupo 4, os valores de r passam a ser, na mesma ordem em que são apresentadas na Tabela 19, os seguintes: 0,925, 0,854, 0,966, 0,773, 0,688, 0,786, 0,917, 0,846 e 0,970. Verifica-se que com quatro graus de liberdade e menos, todas as correlações mantêm-se significativas e mais fortes.

A produtividade, total e por unidade de alimento, apresenta correlação positiva com a mortalidade, absoluta e

III.5. Análises de correlação com a razão produtividade/mortalidade. Ver As médias das 10 variáveis relativas às 16 populações foram compostas em 48 pares para análise de correlação entre as variáveis de cada par (Tabelas 19 a 22).

Verificou-se que o tamanho populacional, de imagos, fêmeas e machos, está correlacionado positivamente com a produtividade (total e por unidade de alimento) e com a mortalidade (absoluta e relativa), mas não com a razão produtividade/mortalidade (Tabela 19). Dessas correlações, nove estão representadas na Figura 11. Os pontos dispersam-se nos gráficos de modo a poder-se identificar, com facilidade na maioria dos casos, as quatro populações de cada grupo. Verifica-se então que a significância das correlações de imagos e de fêmeas é dada, não pelos 16 pontos, mas por dois grupos de pontos, quatro correspondentes às populações do grupo 1 e os 12 restantes correspondentes às populações dos outros três grupos. Se, das correlações relativas às fêmeas, forem excluídas as médias das quatro réplicas do grupo 1, os valores de r passam de 0,699, 0,633 e 0,696 a, respectivamente, -0,305 ($t = 1,01$; $P > 0,05$), -0,614 ($t = 2,46$; $P < 0,05$) e -0,289 ($t = 0,95$; $P > 0,05$). Apenas no caso dos machos a significância das correlações pode ser atribuída aos valores das 32 médias, indicando que os números de machos, tanto do tamanho como da produtividade e da mortalidade absoluta variaram de modo mais proporcional à quantidade de alimento e espaço vital que os respectivos números de fêmeas. Isto se sustenta na significância das diferenças entre as médias dos dois sexos em relação as variáveis consideradas, particularmente as das populações dos grupos 1, 2 e 3, (veja Tabelas 1, 2, 4, 5, 7, 8, 10 e 11). O efeito da quantidade de alimento e espaço vital sobre essas variáveis parece ter sido o mesmo nas populações dos grupos 3 e 4. De fato, excluindo-se as médias relativas às populações do grupo 4, os valores de r passam a ser, na mesma ordem em que são apresentados na Tabela 19, os seguintes: 0,925, 0,854, 0,966, 0,773, 0,688, 0,786, 0,917, 0,846 e 0,970. Verifica-se que com quatro graus de liberdade a menos, todas as correlações mantêm-se significativas e mais fortes.

A produtividade, total e por unidade de alimento, apresenta correlação positiva com a mortalidade, absoluta e



relativa (Tabela 20), mas não com a razão produtividade/mortalidade. Verifica-se também uma correlação praticamente perfeita entre a mortalidade absoluta e a relativa, mas não destas com a razão produtividade/mortalidade (Tabela 21).

A não-significância das correlações entre a razão produtividade/mortalidade e tamanho, produtividade e mortalidade poderia ser esperada, pois estas três variáveis são correlacionadas de modo positivo e significativo.

Quando se analisa a associação entre as médias dos dois sexos (Tabela 22) verifica-se que a produtividade total e a mortalidade, absoluta ou relativa, mostram correlação positiva praticamente perfeita com os 16 pontos distribuindo-se ao longo da diagonal das figuras que as representam (Figura 13). Entretanto, embora forte, a correlação entre as médias do tamanho dos dois sexos é devida a dois grupos de pontos, os das quatro populações do grupo 1 e os doze outros (Figura 13).

produtividade/unidade de alimento		
de imagos	0.735	4.06 **
de fêmeas	0.633	3.06 **
de machos	0.770	4.82 **
mortalidade absoluta		
de imagos	0.896	5.09 **
de fêmeas	0.696	3.63 **
de machos	0.890	7.30 **
mortalidade relativa		
de imagos	0.741	4.13 **
de fêmeas	0.553	2.50 *
de machos	0.847	5.96 **
razão produtividade/mortalidade		
de imagos	0.105	0.40
de fêmeas	0.127	0.50
de machos	0.208	0.80

Tabela 19. Correlações entre médias do tamanho das 16 populações de *D. melanogaster* e produtividade, mortalidade e razão produtividade/mortalidade, para imagos, fêmeas e machos (*t* para significância de *r*; *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$).

variáveis	<i>r</i>	<i>t</i> (14)
produtividade total		
de imagos	0,805	5,08 **
de fêmeas	0,699	3,66 **
de machos	0,880	6,93 **
produtividade/unidade de alimento		
de imagos	0,735	4,06 **
de fêmeas	0,633	3,06 **
de machos	0,790	4,82 **
mortalidade absoluta		
de imagos	0,806	5,09 **
de fêmeas	0,696	3,63 **
de machos	0,890	7,30 **
mortalidade relativa		
de imagos	0,741	4,13 **
de fêmeas	0,555	2,50 *
de machos	0,847	5,96 **
razão produtividade/mortalidade		
de imagos	0,105	0,40
de fêmeas	0,127	0,50
de machos	0,208	0,80

Figura 11. Correlações entre o tamanho (ordenado) e em abscissa, produtividade (total e por unidade de alimento) e mortalidade absoluta, para imagos, fêmeas e machos.

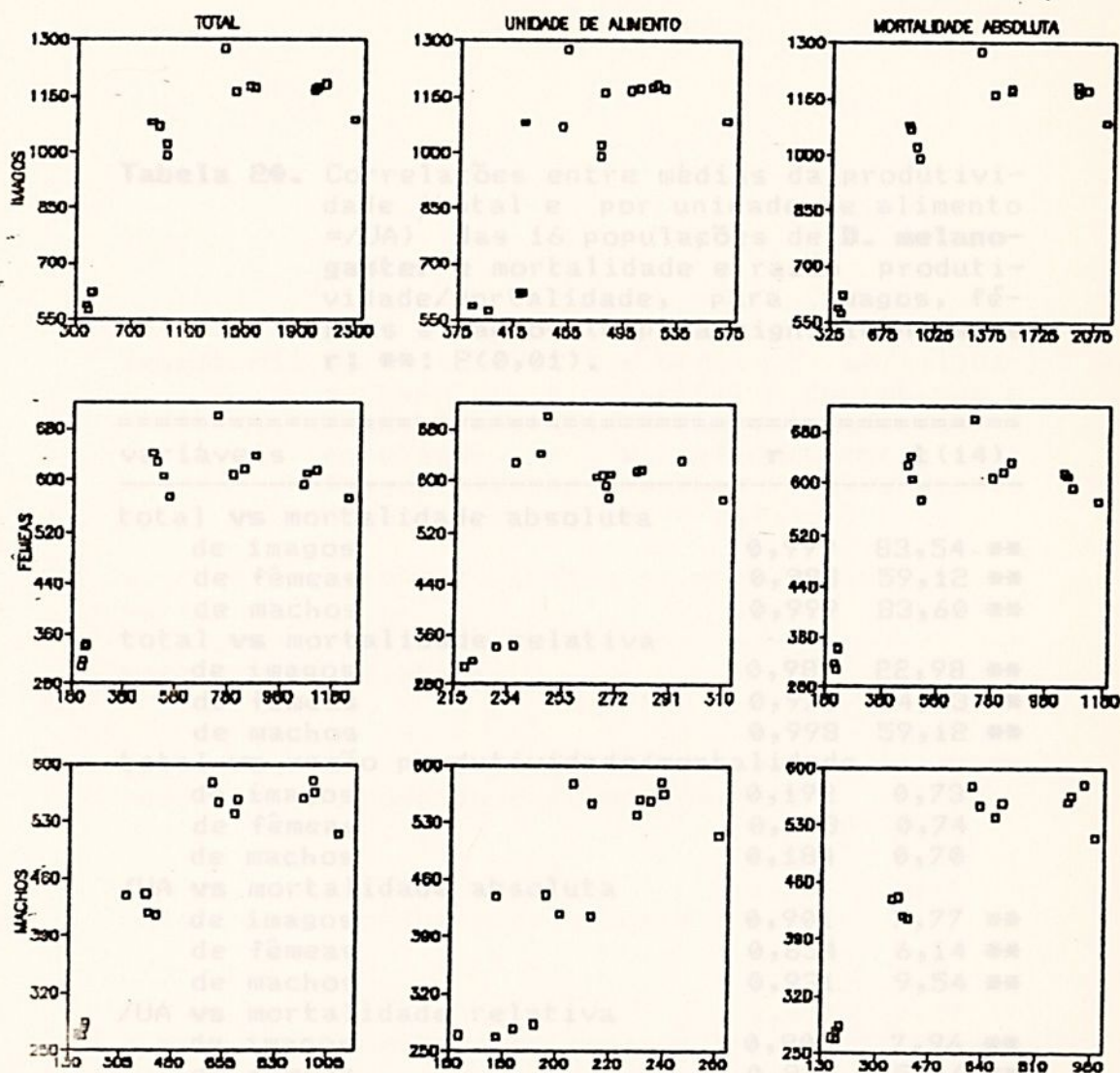


Figura 11. Correlações entre o tamanho populacional (ordenada) e em abscissa, produtividade (total e por unidade de alimento) e mortalidade absoluta, para imagos, fêmeas e machos.

Tabela 20. Correlações entre médias da produtividade (total e por unidade de alimento =/UA) das 16 populações de **D. melanogaster** e mortalidade e razão produtividade/mortalidade, para imagos, fêmeas e machos (t para significância de r; **: $P < 0,01$).

variáveis	r	t (14)
total vs mortalidade absoluta		
de imagos	0,999	83,54 **
de fêmeas	0,998	59,12 **
de machos	0,999	83,60 **
total vs mortalidade relativa		
de imagos	0,987	22,98 **
de fêmeas	0,970	14,93 **
de machos	0,998	59,12 **
total vs razão produtividade/mortalidade		
de imagos	0,192	0,73
de fêmeas	0,193	0,74
de machos	0,184	0,70
/UA vs mortalidade absoluta		
de imagos	0,901	7,77 **
de fêmeas	0,854	6,14 **
de machos	0,931	9,54 **
/UA vs mortalidade relativa		
de imagos	0,905	7,96 **
de fêmeas	0,834	5,66 **
de machos	0,938	10,12 **
/UA vs razão produtividade/mortalidade		
de imagos	0,140	0,53
de fêmeas	0,136	0,51
de machos	0,033	0,12

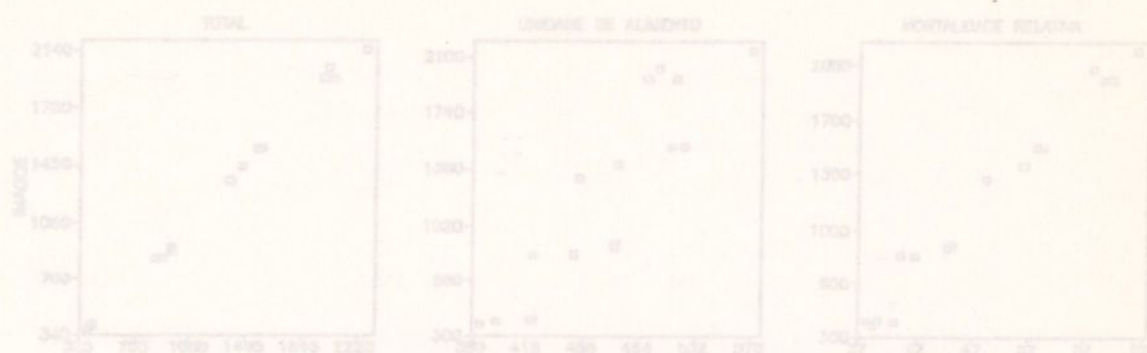


Tabela 21. Correlações entre médias da mortalidade absoluta e relativa, e destas com a razão produtividade/mortalidade das 16 populações de *D. melanogaster*, para imagos, fêmeas e machos (t para significância de r; **: $P < 0,01$).

variáveis	r	t(14)
absoluta vs relativa		
de imagos	0,988	59,12 **
de fêmeas	0,974	16,09 **
de machos	0,985	21,36 **
absoluta vs produtividade/mortalidade		
de imagos	0,209	0,80
de fêmeas	0,217	0,83
de machos	0,206	0,79
relativa vs produtividade/mortalidade		
de imagos	0,148	0,56
de fêmeas	0,225	0,86
de machos	0,098	0,37

Figura 12. Correlações entre mortalidade absoluta, em ordenada, e, em abscissa, produtividade (total e por unidade de alimento) e mortalidade relativa, para imagos, fêmeas e machos.

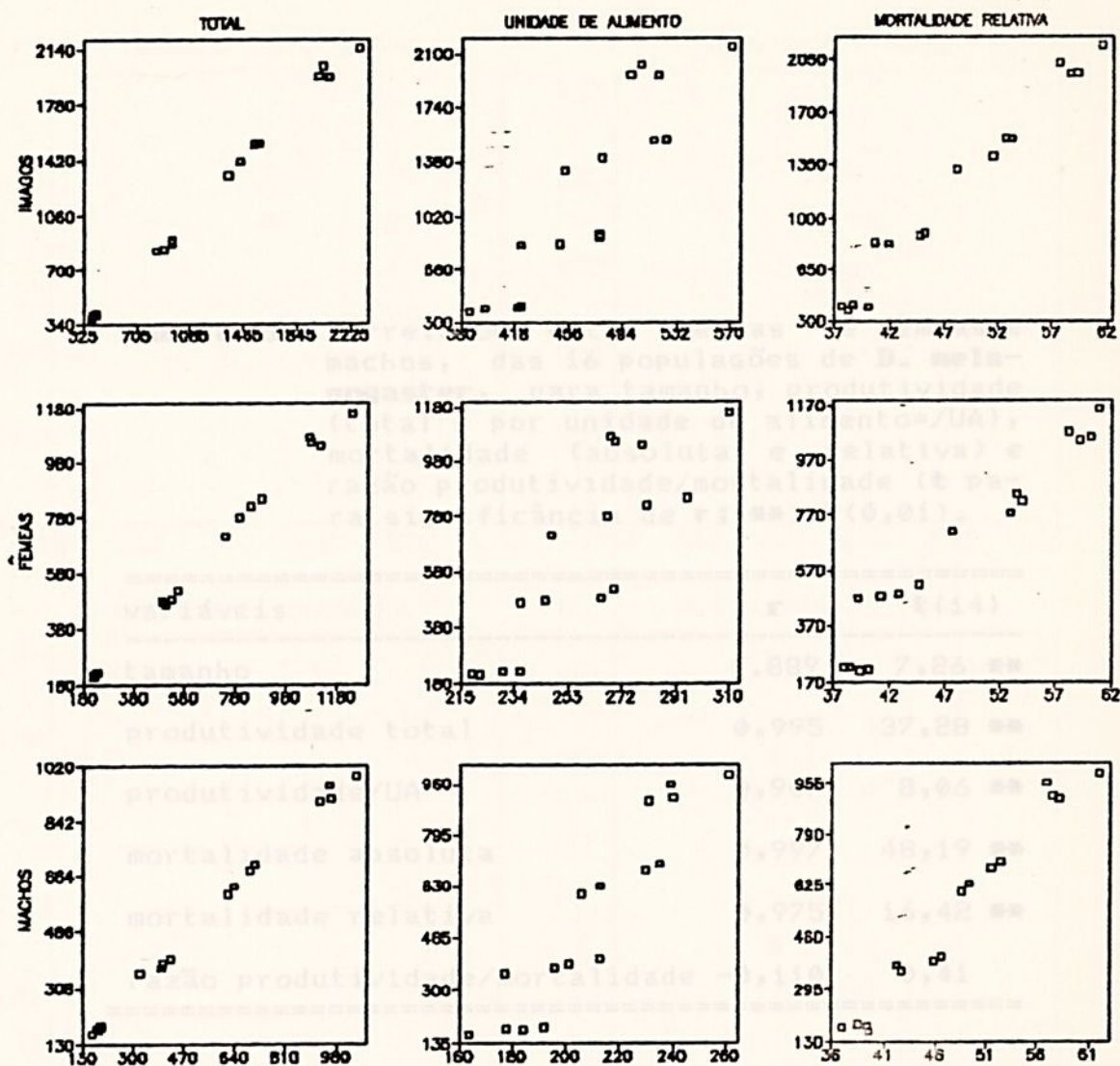


Figura 12. Correlações entre mortalidade absoluta, em ordenada, e, em abscissa, produtividade (total e por unidade de alimento) e mortalidade relativa, para imagos, fêmeas e machos.

TAMANHO POPULACIONAL

PRODUTIVIDADE TOTAL

Tabela 22. Correlações entre médias de fêmeas e machos, das 16 populações de *D. melanogaster*, para tamanho, produtividade (total e por unidade de alimento=UA), mortalidade (absoluta e relativa) e razão produtividade/mortalidade (t para significância de r; **: $P < 0,01$).

variáveis	ABSOLUTA	MORTALIDADE REL	t(14)
tamanho	0,889	7,26	**
produtividade total	0,995	37,28	**
produtividade/UA	0,907	8,06	**
mortalidade absoluta	0,997	48,19	**
mortalidade relativa	0,975	16,42	**
razão produtividade/mortalidade	-0,110	0,41	

Figura 13. Correlações entre o tamanho populacional, produtividade total, mortalidade absoluta e mortalidade relativa de fêmeas e machos.

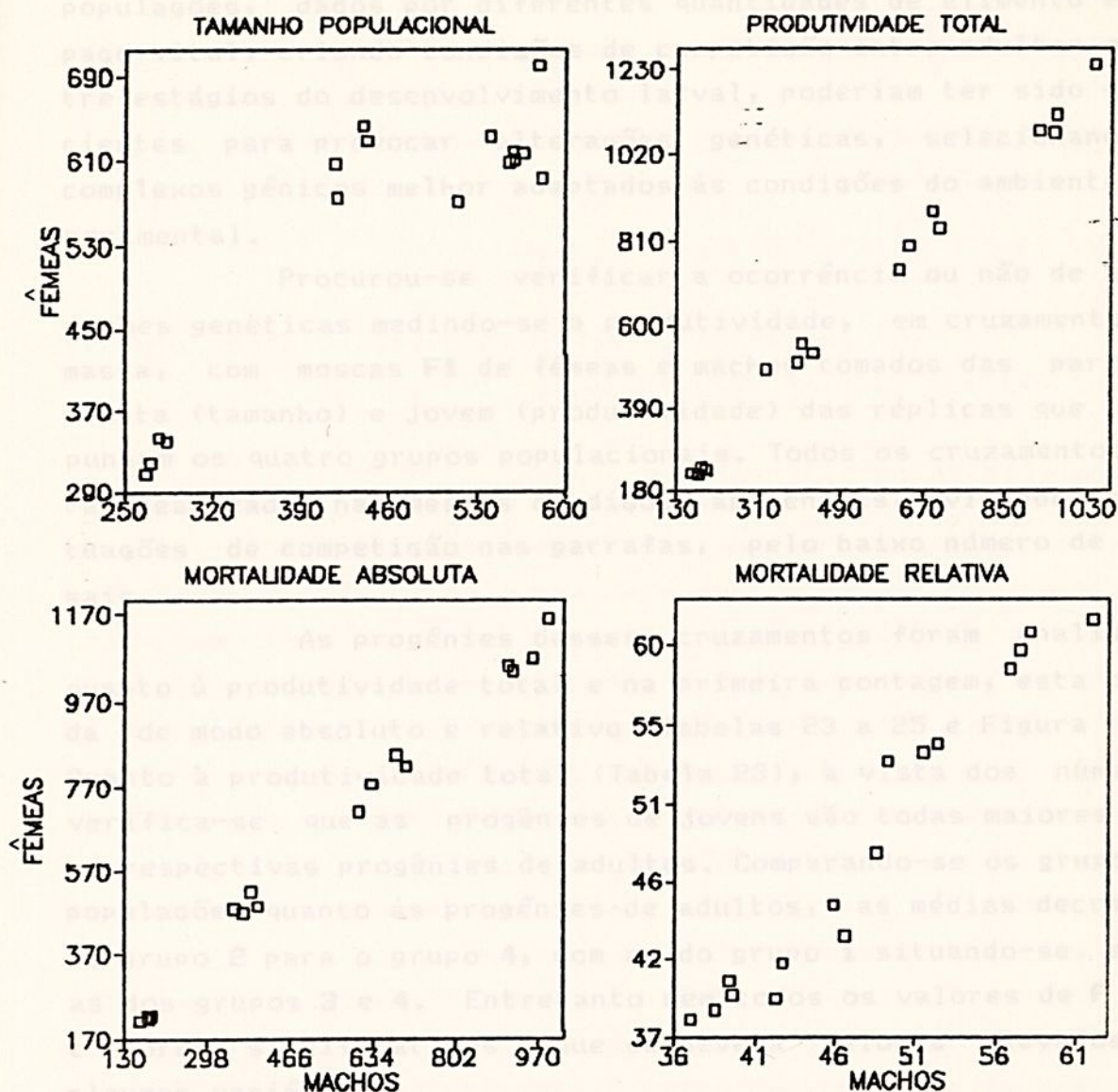


Figura 13. Correlações entre o tamanho populacional, produtividade total, mortalidade absoluta e mortalidade relativa de fêmeas e machos.

III.6. Cruzamentos *luta na primeira contagem:*

Efeitos das condições experimentais nos grupos de populações, dados por diferentes quantidades de alimento e espaço vital, criando condições de competição entre adultos e entre estágios do desenvolvimento larval, poderiam ter sido suficientes para provocar alterações genéticas, selecionando-se complexos gênicos melhor adaptados às condições do ambiente experimental.

Procurou-se verificar a ocorrência ou não de alterações genéticas medindo-se a produtividade, em cruzamentos em massa, com moscas **F1** de fêmeas e machos tomados das parcelas adulta (tamanho) e jovem (produtividade) das réplicas que compunham os quatro grupos populacionais. Todos os cruzamentos foram realizados nas mesmas condições ambientais, evitando-se situações de competição nas garrafas, pelo baixo número de casais.

As progêneses desses cruzamentos foram analisadas quanto à produtividade total e na primeira contagem, esta tomada de modo absoluto e relativo (Tabelas 23 a 25 e Figura 14). Quanto à produtividade total (Tabela 23), à vista dos números, verifica-se que as progêneses de jovens são todas maiores que as respectivas progêneses de adultos. Comparando-se os grupos de populações quanto às progêneses de adultos, as médias decrescem do grupo 2 para o grupo 4, com as do grupo 1 situando-se entre as dos grupos 3 e 4. Entretanto nem todos os valores de **F** e de **t** foram significativos o que se deve a valores elevados de algumas variâncias.

Os resultados das comparações múltiplas pelo teste de Tukey indicaram as seguintes diferenças significativas entre os grupos de populações:

Produtividade total:

de adultos: Imagos 424(4) 512(1) 587(3) 628(2)

Essa ordem crescente significa

tamanho total da progênie: Fêmeas 228(4) 257(1) 289(3) 312(2)

adultos e a de jovens do grupo 4 é maior que a do

no grupo 1. Enquanto no Machos 196(4) 255(1) 298(3) 316(2)

metade da de jovens, no grupo 1, do mesr

superior à 90% (Tabela 26).

Produtividade absoluta na primeira contagem:

de adultos: Imagos	165(4)	173(1)	218(3)	233(2)
Machos	82(4)	85(1)	114(3)	122(2)
de jovens: Imagos	216(3)	290(1)	373(2)	406(4)
Machos	108(3)	154(1)	193(2)	207(4)

Produtividade relativa na primeira contagem:

de jovens: Imagos	34,2(3)	44,8(2)	48,7(4)	56,9(1)
Machos	34,3(3)	45,4(2)	49,0(4)	63,6(1)

Talvez mais importante que as comparações entre as médias das progênie de moscas dos quatro grupos de populações seja, em cada um deles, a razão entre a progênie de adultos (tamanho) e a de jovens (produtividade). Tal razão foi computada em percentuais representados na Tabela 26 e Figura 14. Em todos os casos a progênie de adultos é menor que a de jovens, exceto para o número de moscas do grupo 3, na primeira contagem, absoluto e relativo, com valores absolutos de jovens e adultos aproximadamente iguais, e os relativos de jovens ultrapassando o de adultos em cerca de 15%, embora as diferenças não sejam significativas (Tabelas 23 a 25).

Quando as razões dos quatro grupos de cruzamentos são comparadas, constatam-se, à vista dos números, as seguintes ordens crescentes de produtividade, para imagos e para os dois sexos:

Total $4 < 2 < 3 < 1$

Primeira contagem absoluta $4 < 1 < 2 < 3$

Primeira contagem relativa $1 < 4 < 2 < 3$

Essa ordem crescente significa, por exemplo para o tamanho total da progênie, que a diferença entre a progênie de adultos e a de jovens do grupo 4 é maior que a mesma diferença no grupo 1. Enquanto no grupo 4 a produtividade de adultos é metade da de jovens, no grupo 1, do mesmo modo, este valor é superior à 80% (Tabela 26).



Quando se considera o número de moscas na primeira contagem, no grupo 4 as produzidas pelos adultos são cerca de 40% das produzidas pelos jovens, significando que as moscas com menor tempo de desenvolvimento são menos numerosas na progênie de adultos do que na de jovens. Portanto, nas populações do grupo 4, as moscas adultas, isto é, as sobreviventes após uma semana na garrafa apinhada, no início com até mais de 3000 moscas, produziram, em relação às jovens recém-nascidas, não apenas menos descendentes, como também menos descendentes com menor tempo de desenvolvimento. Quanto ao número relativo de moscas na primeira contagem, as da progênie de adultos correspondem a cerca de 80% da de jovens.

Quanto ao grupo 3 a progênie total de adultos correspondeu a 80% da de jovens, mas a da primeira contagem, em valor absoluto, é estatisticamente a mesma (Tabelas 23 e 24), e a relativa de adultos é cerca de 16% maior que a de jovens. Entretanto, da progênie de jovens, a parcela que nasce na primeira contagem (216 ± 26 de 734 ± 69) é menor que a respectiva de adultos (218 ± 14 de 587 ± 44), indicando que na progênie de jovens menos moscas têm tempo de desenvolvimento menor que na de adultos.

O grupo 1 é aquele em que a progênie de adultos representa a maior porcentagem da de jovens (82,6), a segunda para o número absoluto de moscas na primeira contagem (59,6) e a menor para o número relativo de moscas na primeira contagem (63,6). Isto significa uma diferença de quase 20% entre a progênie de adultos e a de jovens com menor tempo de desenvolvimento, permitindo supor que nas populações do grupo 1 estabeleceu-se uma tendência para o aumento do tempo de desenvolvimento.

No grupo 2 a progênie de adultos é também menor do que a de jovens, correspondendo a pouco mais de 70%. Na primeira contagem a redução é ainda maior, pouco mais que 60%. Entretanto, em valores relativos, a progênie da primeira contagem de adultos é de cerca de 86% da de jovens.



Tabela 23. Produtividade total ($\bar{X} \pm S\bar{X}$) de adultos (A) e jovens (J) de *D. melanogaster*, dos quatro grupos de populações, em 12 cruzamentos (F para homogeneidade das médias; t para a diferença entre as médias; U (0,05) para comparações múltiplas de médias; *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$).

		grupo									
pro-	gênie casais	1	2	3	4	F(3;44)		U			
imagos	A	512± 43	628± 35	587± 44	424± 17	6,09	**	136			
	J	621±105	848± 27	734± 69	838± 39	2,48					
	t(22)	0,96	4,98 **	1,79	9,62 **						
fêmeas	A	257± 22	312± 18	289± 22	228± 12	3,70	*	71			
	J	311± 54	419± 14	371± 36	408± 21	1,90					
	t(22)	0,91	4,63 **	1,94	7,32 **						
machos	A	255± 22	316± 18	298± 22	196± 7	8,48	**	70			
	J	310± 51	429± 14	363± 34	430± 18	3,13	*	123			
	t(22)	1,00	5,04 **	1,59	11,93 **						

Tabela 24. Produtividade absoluta na primeira contagem ($\bar{X} \pm S\bar{X}$) de adultos (A) e de jovens (J) de *D. melanogaster*, dos quatro grupos de populações, em 12 cruzamentos (F para homogeneidade das médias; t para a diferença entre as médias; U(0,05) para comparações múltiplas de médias; *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$).

		grupo					
pro-	casais	1	2	3	4	F(3;44)	U
gênie							
imagos	A	173±10	233±30	218±14	165± 6	3,66 *	65
	J	290±30	373±29	216±26	406±34	8,18 **	112
	t(22)	3,71 **	3,40 **	0,07	7,01 **		
fêmeas	A	87± 5	109±16	104± 7	83± 4	1,96	
	J	148±17	180±13	124±20	198±33	2,27	
	t(22)	3,42 **	3,50 **	0,95	3,45 **		
machos	A	85± 5	122±16	114± 8	82± 4	4,66 **	35
	J	154±16	193±17	108±13	207±18	7,51 **	61
	t(22)	4,05 **	3,13 **	0,38	6,69 **		

Tabela 25. Produtividade relativa na primeira contagem ($\bar{X} \pm S\bar{X}$) de adultos (A) e jovens (J) de *D. melanogaster* dos quatro grupos de populações, em 12 cruzamentos (F para homogeneidade das médias; t para a diferença entre as médias; U(0,05) para comparações múltiplas de médias; *: P<0,05; **: P<0,01).

		grupo									
pro- gênie casais		1	2	3	4	F(3;44)		U			
imagos	A	36,2± 3,3	38,6± 5,1	39,7± 4,1	39,5± 1,7	0,18					
	J	56,9± 6,3	44,8± 4,2	34,2± 5,8	48,7± 3,5	3,45 *		19			
	t(22)	2,90 **	0,93	0,78	2,37 *						
fêmeas	A	36,8± 3,6	37,1± 5,6	38,6± 3,8	37,3± 2,2	0,04					
	J	58,5± 6,7	44,1± 4,1	43,3± 12,1	48,9± 7,8	0,72					
	t(22)	2,85 *	1,01	0,37	1,43						
machos	A	35,9± 3,2	39,7± 4,9	40,9± 4,5	42,4± 2,4	0,53					
	J	63,6± 11,0	45,4± 4,3	34,3± 5,7	49,0± 4,6	3,03 *		26			
	t(22)	2,43 *	0,87	0,90	1,27						

Figura 14. Produtividade de adultos e de jovens, para imagos, fêmeas e machos, dos cruzamentos das populações dos grupos 1, 2, 3 e 4 (A: total; B: absoluta na primeira contagem; C: relativa na primeira contagem).

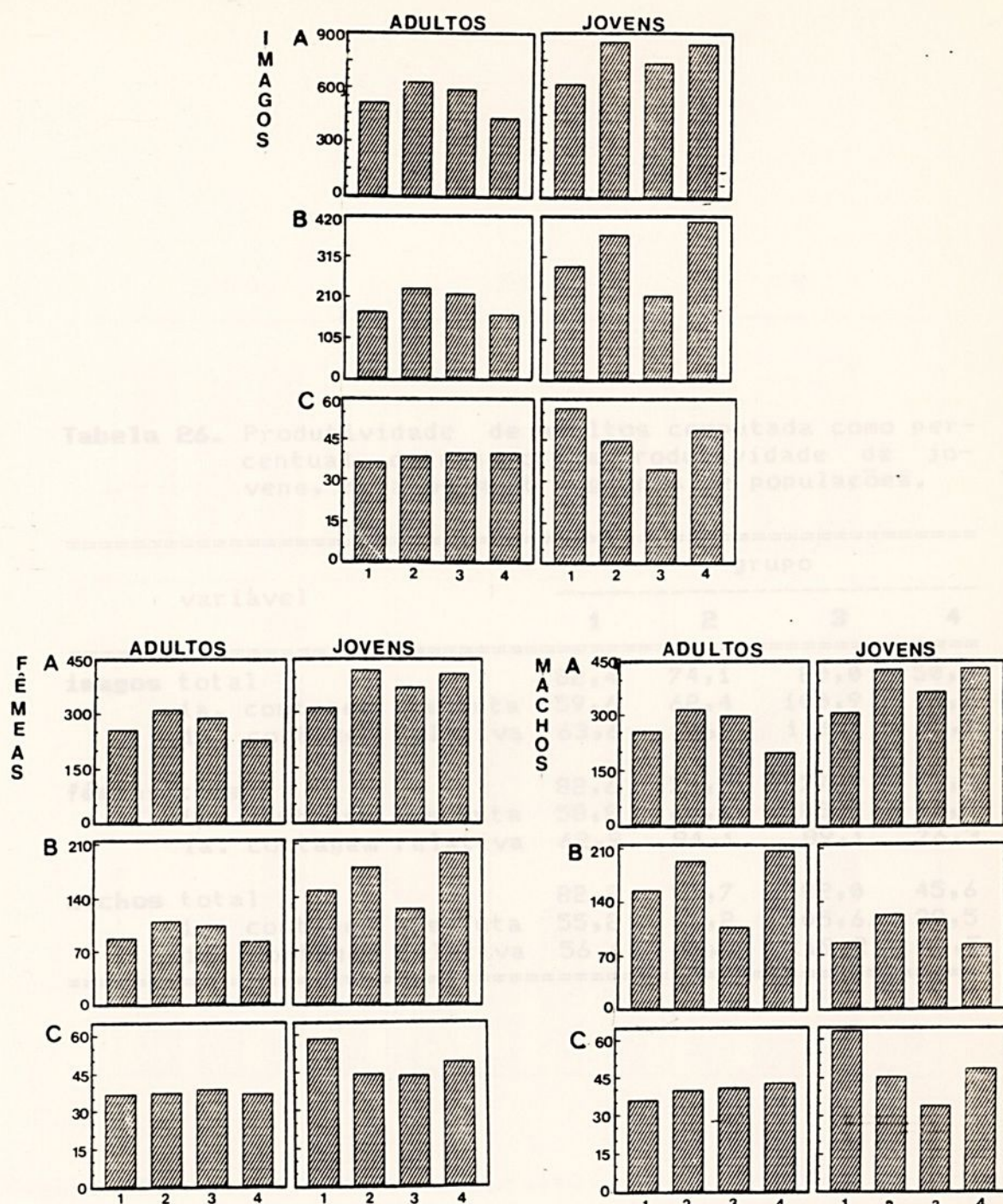


Figura 14. Produtividade de adultos e de juvenis, para imagos, fêmeas e machos, dos cruzamentos das populações dos grupos 1, 2, 3 e 4 (A: total; B: absoluta na primeira contagem; C: relativa na primeira contagem).

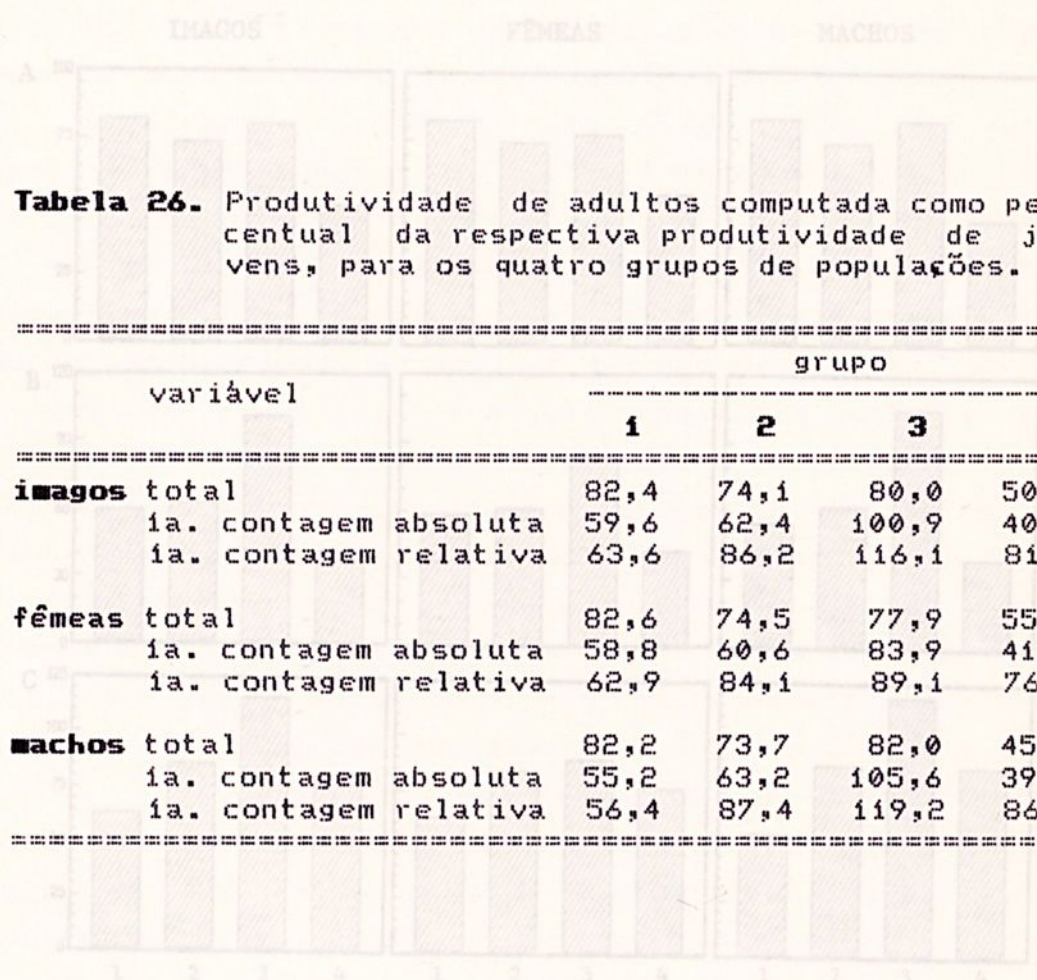


Tabela 26. Produtividade de adultos computada como percentual da respectiva produtividade de jovens, para os quatro grupos de populações.

variável	grupo			
	1	2	3	4
imagos total	82,4	74,1	80,0	50,6
1a. contagem absoluta	59,6	62,4	100,9	40,6
1a. contagem relativa	63,6	86,2	116,1	81,1
fêmeas total	82,6	74,5	77,9	55,9
1a. contagem absoluta	58,8	60,6	83,9	41,9
1a. contagem relativa	62,9	84,1	89,1	76,3
machos total	82,2	73,7	82,0	45,6
1a. contagem absoluta	55,2	63,2	105,6	39,5
1a. contagem relativa	56,4	87,4	119,2	86,5

Figura 15. Produtividade de adultos como percentual da respectiva produtividade de jovens, para imagos, fêmeas e machos, dos cruzamentos das populações dos grupos 1, 2, 3 e 4. (A: total; B: absoluta na primeira contagem; C: relativa na primeira contagem).

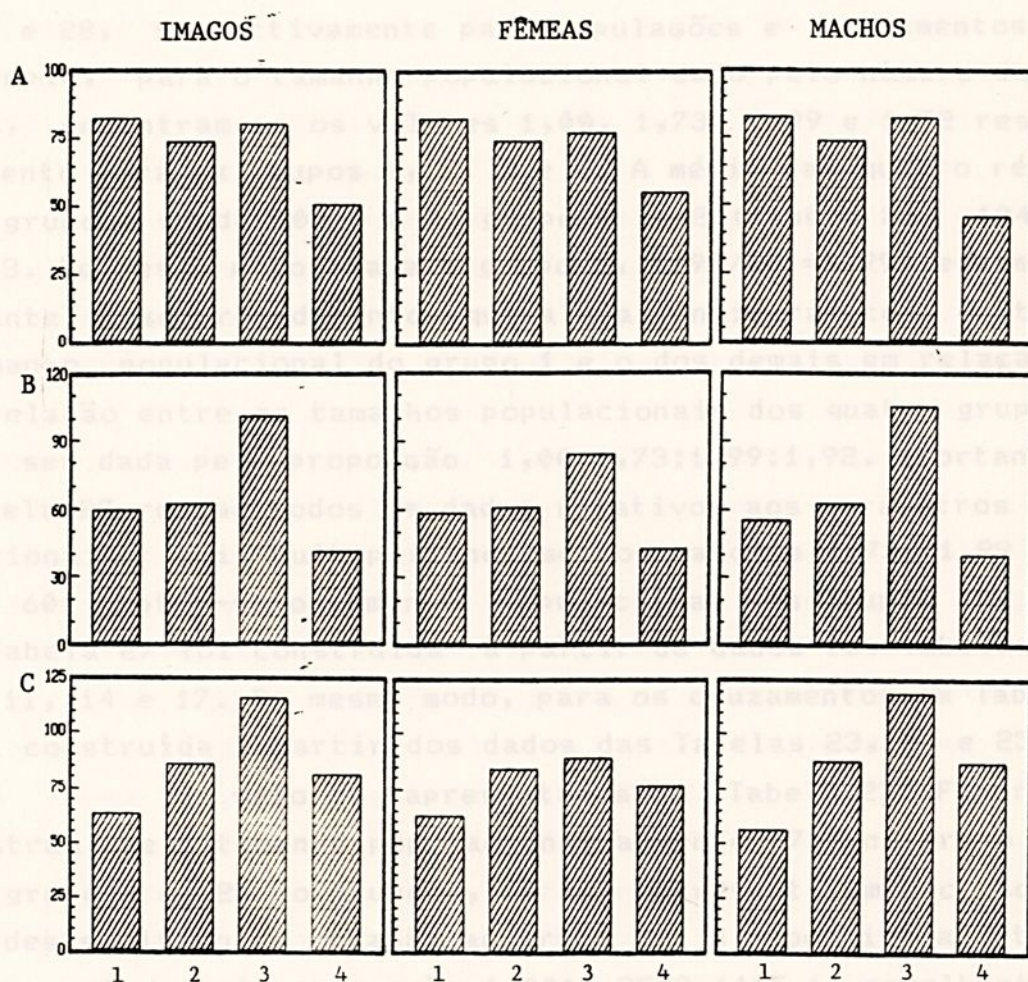


Figura 15. Produtividade de adultos como percentual da respectiva produtividade de jovens, para imagos, fêmeas e machos, dos cruzamentos das populações dos grupos 1, 2, 3 e 4 (A: total; B: absoluta na primeira contagem; C: relativa na primeira contagem).

III.7. Comparações dos grupos populacionais

A fim de avaliar comparativamente os efeitos da quantidade de alimento e espaço vital, nos quatro grupos de populações, sobre os parâmetros estudados, procedeu-se do seguinte modo: para cada parâmetro, seu valor nos grupos 2, 3 e 4, tomado como a média das quatro réplicas, foi computado com as razões 2/1, 3/1 e 4/1. Desse modo foram construídas as Tabelas 27 e 28, respectivamente para populações e cruzamentos. Por exemplo, para o tamanho populacional dado pelo número de imágos, encontram-se os valores 1,00, 1,73, 1,99 e 1,92 respectivamente para os grupos 1, 2, 3 e 4. A média das quatro réplicas do grupo 1 sendo 601 e a do grupo 2 1042 (Tabela 2), $1042/601=1,73$. Do mesmo modo, para o grupo 3, $1197/601=1,99$, e assim por diante. Esse procedimento equivale a considerar como unitário o tamanho populacional do grupo 1 e o dos demais em relação ele. A relação entre os tamanhos populacionais dos quatro grupos pode ser dada pela proporção 1,00:1,73:1,99:1,92. Portanto, a Tabela 27 resume todos os dados relativos aos parâmetros populacionais, pois multiplicando-se os valores 1,73, 1,99 e 1,92 por 601 obtém-se o tamanho populacional dos grupos 2, 3 e 4. A Tabela 27 foi construída a partir de dados das Tabelas 2, 5, 8, 11, 14 e 17. Do mesmo modo, para os cruzamentos, a Tabela 28 foi construída a partir dos dados das Tabelas 23, 24 e 25.

Os valores apresentados na Tabela 27 (Figura 15) mostram que o tamanho populacional aumentou 73% no grupo 2, 99% no grupo 3 e 92% no grupo 4, o que representa um decréscimo de 7% deste último em relação ao grupo 3. A produtividade total é representada pela proporção 1,00:2,25:3,64:5,16 semelhante à do número de transferências semanais (1:2:3:4), relacionando-se dessa forma com a quantidade de alimento e espaço vital oferecido a cada grupo. A produtividade por unidade de alimento apresentou igualmente um aumento do grupo 1 para o grupo 4 (1,00:1,13:1,21:1,29). Entretanto, apesar de significativo, este aumento é menor quando comparado ao da produtividade total, mostrando que o tempo de oviposição por garrafa influenciou fortemente este parâmetro. A mortalidade absoluta aumentou do grupo 1 para o grupo 4 em uma proporção muito semelhante à da produtividade total (1,00:2,18:3,64:5,11). Para cada réplica

dos quatro grupos ocorreu uma explosão do tamanho populacional no início da manutenção das populações, depois da qual as diferentes condições de espaço e alimento proporcionaram um equilíbrio de tamanho adequado, mantido com uma mortalidade praticamente igual ao número de nascimentos. Quanto à mortalidade relativa, observa-se que os grupos 1 e 2 são semelhantes, aumentando esta no grupo 3 e mais acentuadamente no grupo 4 ($1,00:1,11:1,33:1,53$). Por isso, a razão produtividade/mortalidade apresentou valores semelhantes nos quatro grupos ($1,00:0,95:1,01:1,22$). Para cada sexo, os resultados foram praticamente os mesmos.

Para os cruzamentos (Tabela 28 e Figura 16), a produtividade total dos adultos foi maior no grupo 2, apresentando um decréscimo de quase 20% no grupo 4 ($1,00:1,23:1,15:0,83$). A dos jovens foi superior ao grupo 1 em cerca de 35% nos grupos 2, 3 e 4 e aproximadamente metade desse valor no grupo 3 ($1,00:1,36:1,18:1,35$). Quando se relaciona os dados da produtividade absoluta de adultos na primeira contagem, os grupos 2 e 3 foram superiores aos grupos 1 e 4 ($1,00:1,35:1,26:0,95$). Para os jovens foram superiores ao grupo 1 os grupos 2 e 4 em cerca de 30% e 40% respectivamente, mas o grupo 3 apresentou um decréscimo de 25% em relação ao grupo 1 ($1,00:1,29:0,74:1,40$). Os valores da produtividade relativa de adultos na primeira contagem foram semelhantes para os quatro grupos de populações ($1,00:1,07:1,10:1,09$). Na dos jovens pode ser visto um aumento do tempo de desenvolvimento, pois os grupos 2, 3, e 4 apresentaram um decréscimo de 20%, 40% e 30%, respectivamente, quando comparados ao grupo 1 ($1,00:0,79:0,60:0,69$). Para cada sexo, como no caso das populações, os resultados foram praticamente os mesmos.

A Tabela 29 (Figura 18) foi construída como as Tabelas 27 e 28, com os dados da Tabela 26. Ao grupo 1 foram comparados os demais quanto à produtividade dos adultos computada como percentual da dos jovens. Assim o número 82,4 do grupo 1 significa que o número total de imagos produzidos pelos adultos correspondeu a 82,4% dos produzidos pelos jovens. Tomando este valor como unidade, o valor 0,61 do grupo 4, por exemplo, significa que a razão entre a progênie de adultos e a



de jovens corresponde à 61% da mesma razão no grupo 1.

Assim, a proporção 1,00:0,90:0,97:0,61 é um indicador do grau da diferença entre adultos e jovens das populações no momento de seu descarte. Por isso, essa diferença foi maior no grupo 4, decrescendo para o grupo 2 e em seguida para os grupos 3 e 1, nos quais adultos e jovens diferenciam-se em um mesmo grau. Quando se considera cada sexo separadamente os resultados são semelhantes.

Tomando-se o número relativo de moscas da primeira contagem como indicador do tempo de desenvolvimento, quanto maior o percentual de moscas na primeira contagem, menor o tempo de desenvolvimento de toda a progênie. A proporção 1,00:1,35:1,27 (excluído o grupo 3) significa que a razão entre moscas das progênies adulta e jovem com menor tempo de desenvolvimento decrescem na ordem 2:4:1. Apenas nas populações do grupo 3 a progênie de jovens na primeira contagem é menor que a de adultos, todavia a diferença entre as médias não é significativa.

	mortalidade absoluta	376	2,18	3,64	5,11
	mortalidade relativa	38,7	1,11	1,33	1,53
	razão P/M	1,38	0,95	1,01	1,22
fêmeas					
	tamanho populacional	327	1,88	1,95	1,83
	produtividade total	287	2,29	3,66	4,96
	produtividade por UA	227	1,14	1,26	1,24
	mortalidade absoluta	219	2,22	3,66	4,93
	mortalidade relativa	39,6	1,08	1,34	1,53
	razão P/M	1,38	0,92	1,25	1,09
machos					
	tamanho populacional	274	1,57	2,04	2,63
	produtividade total	179	2,26	3,70	5,42
	produtividade por UA	179	1,13	1,27	1,40
	mortalidade absoluta	177	2,13	3,67	5,32
	mortalidade relativa	38,6	1,17	1,33	1,54
	razão P/M	1,35	0,99	1,00	1,06

Tabela 27. Valores comparativos das variáveis dos grupos de populações 2, 3 e 4, em relação aos respectivos valores do grupo 1.

variável	grupo			
	1	2	3	4
transferências semanais	1	2	3	4
garrafas por população	5	10	15	20
tempo de oviposição por garrafa	7,00	3,50	2,30	1,75
imagos tamanho populacional	601	1,73	1,99	1,92
produtividade total	406	2,25	3,64	5,16
produtividade por UA	406	1,13	1,21	1,29
mortalidade absoluta	396	2,18	3,64	5,11
mortalidade relativa	38,7	1,11	1,33	1,53
razão P/M	1,30	0,95	1,01	1,22
fêmeas tamanho populacional	327	1,88	1,95	1,83
produtividade total	227	2,29	3,60	4,96
produtividade por UA	227	1,14	1,20	1,24
mortalidade absoluta	219	2,22	3,60	4,93
mortalidade relativa	39,0	1,08	1,34	1,53
razão P/M	1,38	0,92	1,25	1,09
machos tamanho populacional	274	1,57	2,04	2,03
produtividade total	179	2,20	3,70	5,42
produtividade por UA	179	1,13	1,27	1,40
mortalidade absoluta	177	2,13	3,69	5,32
mortalidade relativa	38,0	1,17	1,33	1,54
razão P/M	1,35	0,99	1,00	1,06

Figura 16. Valores comparativos para tamanho (A), produtividade (total, B e por unidade de alimento, C), mortalidade (absoluta, D e relativa, E) e razão produtividade/mortalidade (F), para imagos, fêmeas e machos, dos quatro grupos de populações, tomando como unidade os valores do grupo 1.

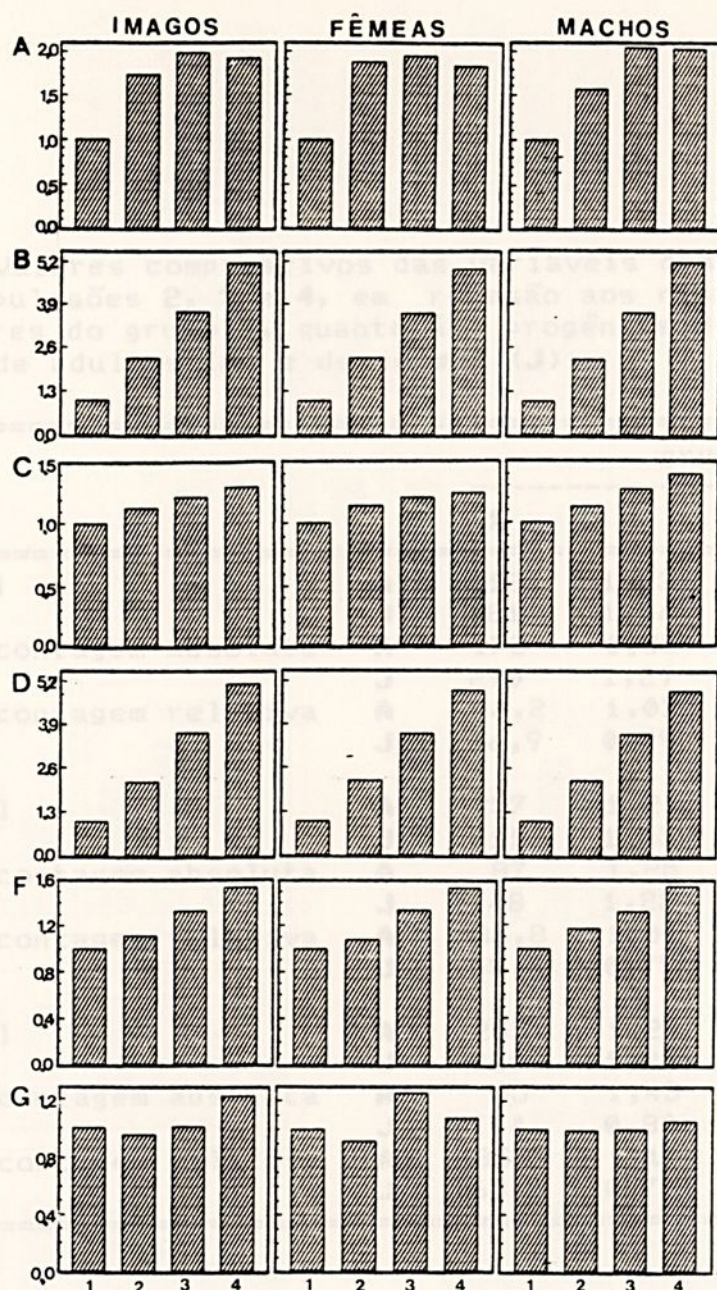


Figura 16. Valores comparativos para tamanho (A), produtividade (total, B e por unidade de alimento, C), mortalidade (absoluta, D e relativa, E) e razão produtividade/mortalidade (F), para imagos, fêmeas e machos, dos quatro grupos de populações, tomados como unidade os valores do grupo 1.

Tabela 28. Valores comparativos das variáveis dos grupos de populações 2, 3 e 4, em relação aos respectivos valores do grupo 1, quanto às progênies dos cruzamentos de adultos (A) e de jovens (J).

variável		grupo				
		1	2	3	4	
imagos total	A	512	1,23	1,15	0,83	
	J	621	1,36	1,18	1,35	
	1a. contagem absoluta	A	173	1,35	1,26	0,95
	J	290	1,29	0,74	1,40	
	1a. contagem relativa	A	36,2	1,07	1,10	1,09
	J	56,9	0,79	0,60	0,69	
fêmeas total	A	257	1,21	1,12	0,89	
	J	311	1,35	1,19	1,31	
	1a. contagem absoluta	A	87	1,25	1,20	0,95
	J	148	1,22	0,84	1,34	
	1a. contagem relativa	A	36,8	1,01	1,05	1,01
	J	58,5	0,75	0,74	0,83	
machos total	A	255	1,24	1,17	0,77	
	J	310	1,38	1,17	1,39	
	1a. contagem absoluta	A	85	1,43	1,34	0,96
	J	154	0,80	0,70	1,34	
	1a. contagem relativa	A	35,9	1,10	1,14	1,18
	J	63,6	0,71	0,54	0,77	

Figura 17. Valores comparativos para produtividade total (A), e na primeira contagem, absoluta (B) e relativa (C), dos cruzamentos de adultos e de jovens, das populações dos grupos 1, 2, 3 e 4, tomados como unidade os valores do grupo 1, para imagos, fêmeas e machos.

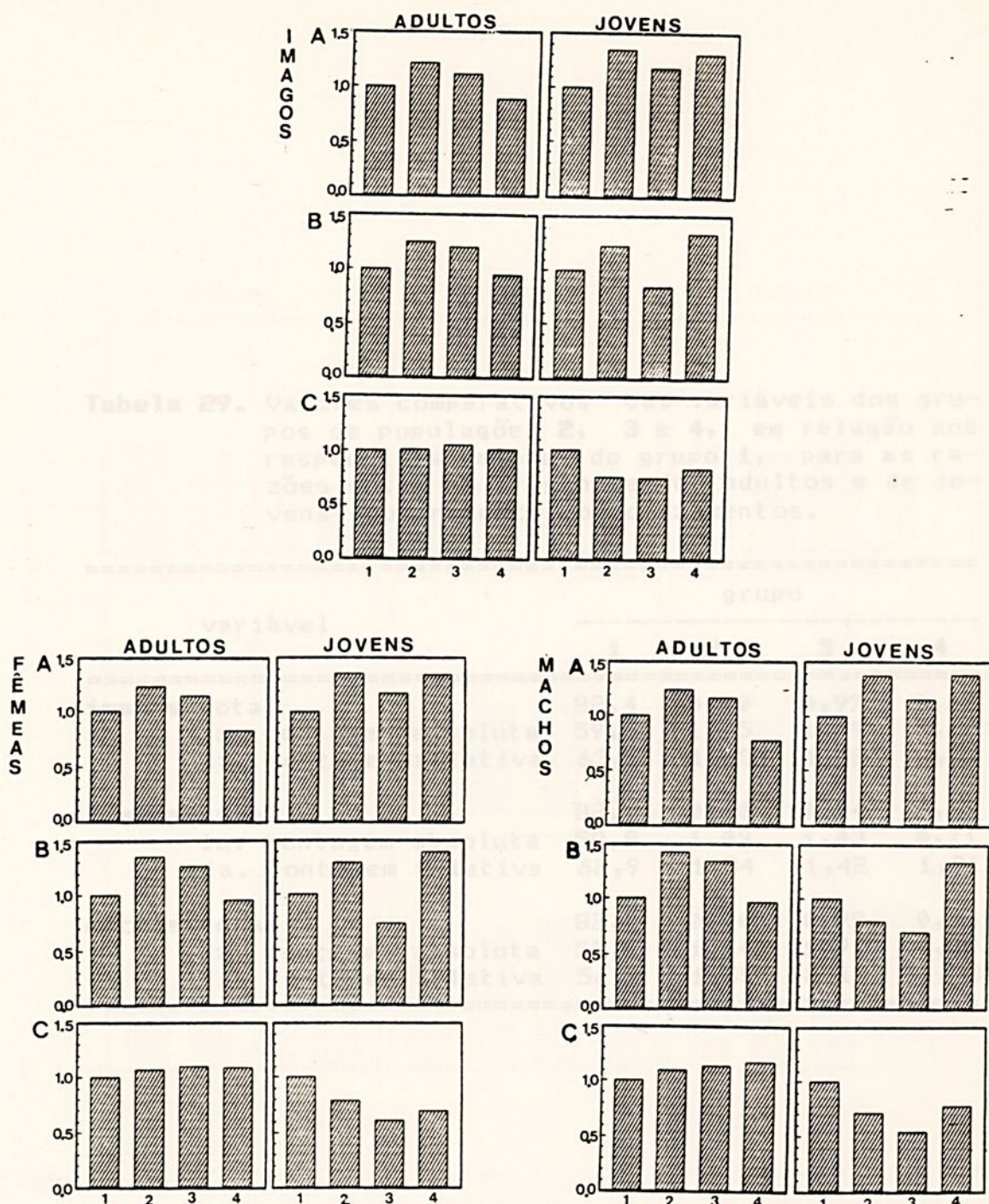


Figura 17. Valores comparativos para produtividade total (A), e na primeira contagem, absoluta (B) e relativa (C), dos cruzamentos de adultos e de jovens, das populações dos grupos 1, 2, 3 e 4, tomados como unidade os valores do grupo 1, para imagos, fêmeas e machos.

Tabela 29. Valores comparativos das variáveis dos grupos de populações 2, 3 e 4, em relação aos respectivos valores do grupo 1, para as razões entre as progênies de adultos e de jovens, dos respectivos cruzamentos.

variável	grupo			
	1	2	3	4
imagos total	82,4	0,90	0,97	0,61
ia. contagem absoluta	59,6	1,05	1,69	0,68
ia. contagem relativa	63,6	1,35	1,82	1,27
fêmeas total	82,6	0,90	0,94	0,68
ia. contagem absoluta	58,8	1,03	1,43	0,71
ia. contagem relativa	62,9	1,34	1,42	1,21
machos total	82,2	0,90	0,99	0,55
ia. contagem absoluta	55,2	1,14	1,91	0,72
ia. contagem relativa	56,4	1,55	2,11	1,53

Figura 18. Valores comparativos para produtividade total (A) e na primeira contagem, absoluta (B) e relativa (C), para as razões entre as progênies dos cruzamentos de adultos e de jovens dos quatro grupos de populações, tomados como unidade os valores do do grupo 1, para imagos, fêmeas e machos.

IV. DISCUSSÃO

Em "A Origem das Espécies" (1859), DARWIN afirmou que "As causas que controlam a tendência natural de cada espécie para crescer em número são muito obscuras".

A observação de que as condições de vida e o ambiente exercem influência sobre a produção de descendentes, lançando luz sobre o mecanismo de controle da população, é uma das grandes contribuições da teoria da seleção natural.

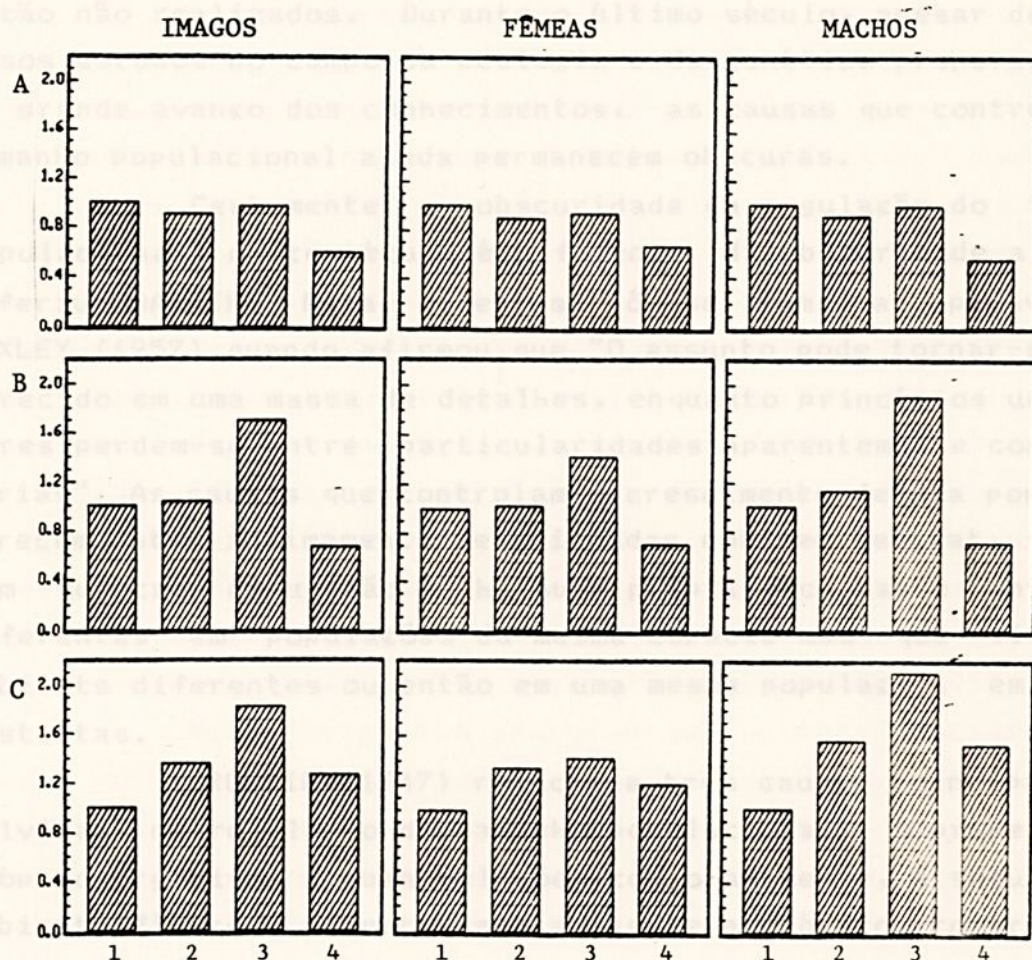


Figura 18. Valores comparativos para produtividade total (A) e na primeira contagem, absoluta (B) e relativa (C), para as razões entre as progênes dos cruzamentos de adultos e de jovens dos quatro grupos de populações, tomados como unidade os valores do do grupo 1, para imagos, fêmeas e machos.

IV. DISCUSSÃO

Em "A Origem das Espécies" (1859), DARWIN afirmou que "As causas que controlam a tendência natural de cada espécie para crescer em número são muito obscuras".

A obscuridade das causas responsáveis pelo controle e regulação do tamanho populacional, referida por DARWIN está relacionada ao desconhecimento de estudos populacionais até então não realizados. Durante o último século, apesar de numerosos estudos no campo da ecologia e da genética proporcionarem um grande avanço dos conhecimentos, as causas que controlam o tamanho populacional ainda permanecem obscuras.

Certamente a obscuridade da regulação do tamanho populacional neste século é diferente da obscuridade a que se referiu DARWIN. Esta diferença põe-se bem nas palavras de HUXLEY (1957) quando afirmou que "O assunto pode tornar-se obscurecido em uma massa de detalhes, enquanto princípios unificadores perdem-se entre particularidades aparentemente contraditórias". As causas que controlam o crescimento de uma população parecem estar intimamente relacionadas com seu habitat, fazendo com que cada população tenha suas próprias causas e controles, diferentes em populações da mesma espécie mas que vivem em habitats diferentes ou então em uma mesma população, em épocas distintas.

Neste trabalho procurou-se registrar medidas relativas ao CROMBIE (1947) relaciona três causas principais envolvidas na regulação do tamanho populacional: a primeira é o próprio organismo e suas relações com o ambiente, a segunda é o ambiente físico e a terceira o ambiente biológico, compreendendo os efeitos dos diferentes organismos presentes e suas inter-relações.

Pode-se dizer que as particularidades que de forma harmoniosa a natureza revela para cada população e desta em relação ao contexto biológico do qual ela é parte, levaram pesquisadores ao estudo de populações experimentais, nas quais é possível o controle de algumas variáveis para o estudo de outras.

Para uma população que cresce em um espaço limitado o número de indivíduos. A dinâmica de populações pode ser estudada tanto teórica como experimentalmente, na natureza e no laboratório. Por dinâmica de populações entende-se o estudo das variações do



número de indivíduos e dos fatores que influenciam essas variações, das taxas em que se verificam as perdas e as reposições de indivíduos e de qualquer processo regulador que tenda a manter o tamanho da população em equilíbrio, ou que pelo menos evite uma variação excessiva (SOLOMON, 1980).

O presente trabalho é uma contribuição para o conhecimento da dinâmica de populações e das causas envolvidas na regulação do seu tamanho, quando fatores ambientais são controlados. É evidente que estudos populacionais em laboratório são sempre uma aproximação da realidade da natureza, contudo têm sido importantes para a compreensão da dinâmica de populações naturais. A densidade e o espaço determinam a densidade de populações de *Drosophila*. A dinâmica de populações relaciona-se com muitos componentes do valor adaptativo e do estado-de-ser-adaptado. O estado-de-ser-adaptado de um organismo, de um genótipo ou de uma população a um certo ambiente é tido como uma medida da habilidade de sobrevivência e de reprodução nesse ambiente. Valor adaptativo, ao contrário, taxa de transmissão de genes de geração a geração, é a eficiência reprodutiva de um gene, grupo de genes, indivíduos ou mesmo de populações inteiras. O valor adaptativo é portanto uma medida relativa, enquanto o estado-de-ser-adaptado é uma medida absoluta (DOBZHANSKY, 1968).

Neste trabalho procurou-se registrar medidas relativas ao estado-de-ser-adaptado variando-se a quantidade de alimento e o volume do espaço vital. Para tanto utilizou-se a técnica da transferência seriada, a qual mostrou-se mais um vez eficaz para satisfazer as exigências propostas por PARK (1962). A técnica foi modificada, variando-se a quantidade de alimento e de volume de espaço vital nos primeiros estágios de vida, entretanto para a parcela adulta da população estes fatores foram mantidos constantes. O tamanho populacional pode ser considerado como o resultado da interação de dois fatores opostos que se expressa pelo coeficiente entre a produtividade e a densidade (AYALA, 1966). Para uma população que cresce em um espaço limitado o número de indivíduos por unidade de área deve aumentar até que um equilíbrio seja alcançado, no qual o número de indivíduos adicionados à população por unidade de tempo torna-se igual ao

número de mortes. Tal aconteceu neste trabalho, pois a razão produtividade/mortalidade apresentou valores próximos a um, tendo variado nos quatro grupos de populações a fecundidade, a mortalidade e o tempo de desenvolvimento e, como consequência, o tamanho das populações. Foi demonstrado que o aumento da densidade afeta a longevidade, como também a fecundidade e o tempo de desenvolvimento (e.g. LEWONTIN, 1955 e LAMB, 1978). Por essa razão o nível de equilíbrio alcançado por uma população nem sempre é proporcional ao número de indivíduos adicionados por unidade de tempo. SKIN (1954, 1957) mostrou que com quantidade de alimento AYALA (1966, 1967 e 1968d) mostrou que a quantidade de alimento e de espaço determinam a densidade de populações de **Drosophila**, sendo a taxa de natalidade dependente quase exclusivamente da quantidade de alimento, enquanto o tamanho populacional depende principalmente do espaço disponível. Entretanto, antes de discutir se uma população está ou não sendo limitada por um fator ambiental deve-se esclarecer o que levaria a tal conclusão. Entre os critérios utilizados, o de AYALA (1968d) parece adequado, podendo ser aplicado para muitos fatores. Para esse autor, uma população está limitada por um fator se seu aumento ou diminuição provoca um efeito correspondente no tamanho populacional. Os fatores, os quais, embora concordantes em certas gerais Nas 16 populações estudadas o equilíbrio de tamanho, atingido por volta da sexta semana, foi diferente para cada grupo, dependendo da produtividade da população e do espaço vital. O tamanho aumentou com o aumento da produtividade, em consequência de maiores recursos ambientais. Entretanto, para os grupos 2, 3 e 4 (Tabela 2) as médias de tamanho foram semelhantes, o que deve estar relacionado com a capacidade de carga do meio. As populações alcançaram um tamanho limite de suporte do meio, a partir do qual variações na produtividade foram reguladas por uma mortalidade dependente da densidade. O aumento da produtividade nas populações com um maior número de transferências semanais provocou um consequente aumento da mortalidade, tornando o tamanho populacional semelhante para os três grupos. De fato, as taxas de natalidade e mortalidade foram praticamente iguais (Tabelas 5 e 11), sendo virtualmente iguais a um as razões produtividade/mortalidade (Tabela 17). de carga



foi semelhante. VARTANIAN (1973) e RENESTO (1979) observaram, em populações de *D. melanogaster*, que a produtividade sendo aproximadamente o dobro do tamanho populacional, este manteve-se estável por uma mortalidade elevada. Em populações de *D. sturtevanti*, TADEI (1975) observou que a um aumento da quantidade de alimento e espaço vital correspondeu um aumento da produtividade. Entretanto, o espaço limitou o aumento do tamanho populacional que foi regulado por uma mortalidade maior nas populações mais produtivas. SLOBODKIN (1954, 1957) mostrou que com quantidade de alimento constante o tamanho das populações de *Daphnia* foi regulado pelo nível de predação; entretanto, quando a predação permanecia constante o tamanho da população variava em função da quantidade de alimento. Com base nesses conhecimentos pode-se concordar com AYALA (1966, 1968d), que concluiu que o tamanho das populações não é necessariamente proporcional à taxa de nascimentos, e que pode ser controlado por mais de um fator. Embora relacionar os fatores responsáveis pela regulação do tamanho populacional possa ser fácil, como é fácil até classificá-los, difícil é aferir as complexas interações entre os muitos fatores, as quais, embora concordantes em certas generalizações, apresentam peculiaridades características de cada situação. É disto, talvez, que decorre a obscuridade da questão quando se pretende generalizar. A diversidade de abordagens do problema, teóricas e experimentais, tem sido o caminho para seu esclarecimento, mas para também gerar uma diversidade de situações específicas. AYALA (1966) sugeriu o uso do conceito da capacidade de carga (carrying capacity) de uma população para expressar seu tamanho médio após ter alcançado o equilíbrio com o ambiente. Representado por K na equação $K = r_m/c$, relaciona a capacidade inata para crescer (r_m) com um fator limitante (c) que depende da densidade, o qual é referido como capacidade de carga do meio. Relacionando a produtividade das populações como uma medida relativa da r_m , observou-se que a capacidade de carga foi menor no grupo 1, provavelmente devido à menor produtividade. Entretanto, para os grupos 2, 3 e 4 a capacidade de carga



foi semelhante, o que mostra ter existido um aumento da intensidade do fator limitante **c**, visto que a produtividade foi significativamente maior do grupo **1** para o grupo **4**.

Em populações de **D. serrata** e de **D. melanogaster** mantidas respectivamente a 19°C e 25°C , com três transferências semanais, AYALA (1966, 1967) obteve médias de tamanho de 2679 e 2513 indivíduos. Estas médias foram superiores às observadas nas populações deste trabalho com três (1197) ou quatro (1153) transferências semanais. Assim a capacidade de carga representa uma medida particular de cada população, a qual mostra a interação do material genético da população com os fatores ambientais, podendo portanto ser uma medida do valor adaptativo da população ao seu ambiente, conforme sugeriu AYALA (1966).

Foi possível observar que variações da quantidade de alimento e espaço vital promovem variações proporcionais da produtividade das populações, ou seja, a produtividade aumenta com o aumento da quantidade de alimento e de espaço (Tabela 5 e Figura 4). Quando a produtividade dos quatro grupos de populações foi analisada no tempo, as retas de regressão dos grupo **2**, **3** e **4** (Tabela 6) apresentaram inclinação positiva, o que indica que nessas populações a produtividade estava aumentando mas que, no entanto, a taxa máxima de crescimento não foi alcançada. Entretanto, para o grupo **1** as retas apresentaram inclinação negativa, porém não-significativa. Este grupo populacional provavelmente foi limitado principalmente pela quantidade de espaço vital, por que a quantidade de alimento não foi totalmente esgotada.

Os experimentos realizados por AYALA (1966, 1967 e 1968a,d) e TADEI (1975) mostraram que a taxa de natalidade é proporcional à quantidade de alimento que atua como o principal fator limitante da natalidade.

Tendo como base estes resultados pode-se supor que o aumento do número de transferências semanais provocaria um número ainda maior de nascimentos, até que a capacidade inata máxima para crescer fosse atingida. Entretanto, transferir uma população muitas vezes implica em manuseá-la constantemente, tornando o procedimento experimental insuportável pelo sistema biológico (PARK, 1962).



um fator se. No estudo da produtividade por unidade de alimento ficou evidenciado um aumento significativo do grupo 1 para o grupo 4 (Tabela 8), o que deve estar relacionado a uma menor densidade larval nos grupos com um maior número de transferência semanais, nos quais o período de oviposição por garrafa é menor, diminuindo a densidade larval e aumentando a viabilidade ovo-imago. ra o grupo 4, devendo ser esses parâmetros os regula-

dores princ. A seleção natural não favorece uma maior fecundidade mas sim uma melhor eficiência reprodutiva da população, a qual é representada pelo número médio de adultos sobreviventes capazes de reproduzirem-se eficientemente (AYALA, 1968).

Em *D. pseudoobscura*, DOBZHANSKY et al. (1964) verificaram que a eficiência reprodutiva não é necessariamente proporcional à fertilidade e à fecundidade. Entretanto, a habilidade para sobreviver e reproduzir-se depende da densidade. Populações de *D. melanogaster* mantidas sob seleção k apresentaram maior habilidade competitiva para sobreviver e reproduzir-se em ambientes densos, alcançando tamanhos superiores ao de populações sob seleção r (MUELLER, 1988).

Nas populações do grupo 4 as moscas tiveram melhores condições para desenvolver-se e alcançar o estágio adulto, entretanto nesta fase eram expostas a uma forte competição na fase adulta, pelo alimento e condições para reprodução. O tamanho populacional deixou evidente a influência dos fatores ambientais, os quais interferiram também na produtividade. Sugere-se ainda uma melhora da habilidade competitiva, visto que o tamanho populacional aumentou do grupo 1 para o grupo 3, e que provavelmente o pequeno decréscimo apresentado pelo grupo 4 se deva a ter sido atingido o máximo da capacidade de carga do meio, a garrafa ocupada pela parcela adulta da população.

pago vital Do estudo das correlações (Tabelas 19 a 22) pôde-se constatar que os parâmetros populacionais tamanho, produtividade (total e por unidade de alimento) e mortalidade (absoluta e relativa) são correlacionados positivamente entre si, mas não com a razão produtividade/mortalidade. De modo geral, as correlações mostram as interrelações entre os parâmetros populacionais, as quais representam uma rede de relações intrínsecas e complexas, na qual a variação de um parâmetro, determinada por



um fator genético ou ambiental, resulta em modificação correspondente de outro. *correu uma melhora das condições do meio, com competição* Foram feitas comparações tomando-se como unidade as médias do grupo 1, cujas populações receberam semanalmente apenas uma unidade de alimento (Tabela 27). Nota-se que a produtividade e a mortalidade aumentaram nas mesmas proporções, do grupo 1 para o grupo 4, devendo ser esses parâmetros os reguladores principais do tamanho populacional. A mortalidade relativa, aumentando da mesma forma do grupo 1 para o 4, como a razão produtividade/mortalidade, com valores próximos à unidade nos quatro grupos, refletem esse mecanismo regulador. *da e da jovem das populações* Conforme salienta DOBZHANSKY (1951), a concepção de seleção natural de DARWIN está baseada na idéia de Malthus de que o número de descendentes que os organismos menos fecundos produzem é maior que o daqueles que sobrevivem em função do alimento existente; além disso, a mortalidade diferencial das progênie dos portadores de diferentes genótipos realiza a seleção natural através da contribuição desses genótipos ao conjunto gênico das gerações seguintes. *da larval*

As populações experimentais foram mantidas por 33 semanas, ou seja, aproximadamente 16 gerações. A questão é se estas populações teriam ou não sofrido alterações genéticas devidas à seleção de complexos gênicos melhor adaptados às condições do ambiente. Estudou-se então a produtividade, de cruzamentos em massa realizados nas mesmas condições para os quatro grupos de populações, de forma que qualquer pressão de seleção presente nas populações fosse então relaxada. Os cruzamentos mostraram-se convenientes também para identificar diferenças entre a parcela de adultos e a de jovens recém-nascidos. *os, as quais apres* As populações com maior suprimento alimentar e espaço vital foram mais produtivas, de forma que quanto maior a produtividade maior era o apinhamento na garrafa dos adultos. Nesta ocorria inicialmente uma grande mortalidade casual devida ao apinhamento, mas depois, com menor número de moscas, a mortalidade poderia ter sido diferencial, selecionando para menor produtividade e maior tempo de desenvolvimento (Tabela 27).

As transferências para uma nova unidade de alimento, em um número maior de vezes por semana, condicionaram uma



redução do período de oviposição por garrafa. Colocando menos ovos por garrafa ocorreu uma melhora das condições do meio, com competição mais branda por alimento no estágio larval. Desta forma a probabilidade dos ovos chegarem ao estágio adulto aumentava, aumentando a produtividade. na ordem 3127411. Pode-se

identificar De modo geral, pode-se dizer que o experimento realizado criou condições de competição larval com intensidade decrescente das populações do grupo 1 para o grupo 4 e, na mesma ordem, competição crescente entre os adultos.

Tais condições refletiram-se em diferenças entre os cruzamentos realizados com moscas da parcela adulta e da jovem das populações: a produtividade dos jovens foi superior à dos adultos em todos os casos (Tabela 23). A menor produtividade total nos cruzamentos da parcela jovem foi a do grupo 1 que, com uma unidade de alimento por semana, foi submetida a competição mais intensa na fase larval, diminuindo a viabilidade ovo-imago. Neste grupo a pressão de seleção foi no sentido de menor produtividade (Tabela 23) e menor tempo de desenvolvimento (Tabela 25) devidos à alta densidade larval.

O tempo de desenvolvimento, inferido pelo número relativo de moscas na primeira contagem foi, em geral, maior na progênie de adultos do que na de jovens (Tabela 25).

Muitos autores mostraram que o aumento da densidade larval acarreta um aumento do tempo de desenvolvimento em espécies de *Drosophila* (e.g. OBHA, 1961, LINTS, 1963 e LINTS & LINTS, 1971a,b). BOTELLA et al. (1985) e MOYA & BOTELLA (1985) atribuíram esse fato ao aumento de substâncias tóxicas excretadas pelas larvas, como ácido úrico e uréia. Não se pode excluir possível ação desse fator nas garrafas das populações, as quais apresentaram sempre alta densidade de moscas e de larvas. No entanto, nas garrafas dos cruzamentos, sem condições de apinhamento, o maior tempo de desenvolvimento apresentado pelas moscas é melhor interpretado mais como efeito de seleção natural, que de substâncias tóxicas excretadas pelas larvas, pois a maior produtividade observada foi a progênie das moscas jovens do grupo 2 (848 ± 27 , Tabela 23).

Pode-se admitir ter ocorrido, nas populações, seleção para menor produtividade e maior tempo de desenvolvimento,

esta mais intensa entre os adultos do que entre os jovens, com variações de intensidade nos quatro grupos de populações. Assim, considerada a produtividade de adultos em relação à de jovens (Tabela 26), a total decresce na ordem 1)3)2)4 e a relativa da primeira contagem decresce na ordem 3)2)4)1. Pôde-se identificar como mais semelhantes entre si os grupos 2 e 4. O grupo 1 apresentou características adaptativas intermediárias entre o grupo 3 e os grupos 2 e 4. réplicas cada um, conforme o número de transferências semanais: grupos 1, 2, 3 e 4, respectivamente com uma, duas, três e quatro transferências. Com as moscas de cada grupo que seriam colocadas na 34a. semana foram feitos cruzamentos em massa (15 casais), com os adultos sobreviventes (tamanho populacional) e com os jovens recém-nascidos (produtividade). Com a prole F1 desses casais foram feitos cruzamentos em massa (15 casais virgens) em número de 24 por grupo de populações, sendo 12 com a prole da parcela adulta e 12 com a da parcela jovem.

Os dados das populações foram analisados em relação ao tamanho populacional, à produtividade (total e por unidade de alimento), à mortalidade (absoluta e relativa) e à razão produtividade/mortalidade e os cruzamentos em relação à produtividade total e na primeira contagem, esta tomada como percentual da total.

Para cada parâmetro, seu valor nos grupos 2, 3 e 4, tomado como a média das quatro réplicas, foi computado em relação à respectiva média do grupo 1. A relação entre os quatro grupos (do grupo 1 para o 4), para cada parâmetro, pode ser expressa pelas seguintes proporções: 1,00:1,73:1,99:1,98 para o tamanho populacional; 1,00:2,25:3,64:5,16 para a produtividade total e, por unidade de alimento, 1,00:1,13:1,21:1,29; a mortalidade absoluta 1,00:1,18:1,64:5,11 e, a relativa, 1,00:1,11:1,33:1,53. Para a razão produtividade/mortalidade os valores são muito semelhantes (1,00:0,95:1,01:1,22). Para cada sexo, separadamente, as proporções foram praticamente as mesmas. Pôde-se identificar como mais semelhantes entre si os grupos 2 e 4. O grupo 1 apresentou características adaptativas intermediárias entre o grupo 3 e os grupos 2 e 4.

V. RESUMO

Efeitos de fatores ambientais (quantidade de alimento e espaço vital) na determinação do tamanho populacional e sua regulação, foram estudados em 16 populações fundadas com 200 casais virgens de uma linhagem de *Drosophila melanogaster*.

As populações, mantidas por 33 semanas pela técnica da transferência seriada com um censo semanal, estavam distribuídas em quatro grupos com quatro réplicas cada um, conforme o número de transferências semanais: grupos 1, 2, 3 e 4, respectivamente com uma, duas, três e quatro transferências. Com as moscas de cada grupo que seriam recenseadas na 34a. semana foram feitos cruzamentos em massa (15 casais), com os adultos sobreviventes (tamanho populacional) e com os jovens recém-nascidos (produtividade). Com a progênie F1 desses casais foram feitos cruzamentos em massa (15 casais virgens) em número de 24 por grupo de populações, sendo 12 com a progênie da parcela adulta e 12 com a da parcela jovem.

Os dados das populações foram analisados em relação ao tamanho populacional, à produtividade (total e por unidade de alimento), à mortalidade (absoluta e relativa) e à razão produtividade/mortalidade e os dos cruzamentos em relação à produtividade total e na primeira contagem, esta tomada como percentual da total.

Para cada parâmetro, seu valor nos grupos 2, 3 e 4, tomado como a média das quatro réplicas, foi computado em relação à respectiva média do grupo 1. A relação entre os quatro grupos (do grupo 1 para o 4), para cada parâmetro, pode ser expressa pelas seguintes proporções: 1,00:1,73:1,99:1,92 para o tamanho populacional, 1,00:2,25:3,64:5,16 para a produtividade total e, por unidade de alimento, 1,00:1,13:1,21:1,29; para a mortalidade absoluta 1,00:2,18:3,64:5,11 e, para a relativa, 1,00:1,11:1,33:1,53. Para a razão produtividade/mortalidade os valores da proporção foram próximos de um nos quatro grupos (1,00:0,95:1,01:1,22). Para cada sexo, separadamente, as proporções foram praticamente as mesmas. Pôde-se identificar como mais semelhantes entre si os grupos 2 e 4. O grupo 1 apresentou características adaptativas intermediárias entre o grupo 3 e os grupos 2 e 4.

Os resultados mostraram que a um aumento da quantidade de alimento e de espaço vital correspondeu um aumento da produtividade das populações. No entanto, o tamanho populacional ficou limitado principalmente pelo volume do espaço vital, sendo regulado por uma mortalidade dependente da densidade.

Para os cruzamentos, do mesmo modo como foi feito para as populações, a produtividade total expressa-se pelas proporções $1,00:1,23:1,15:0,83$ e $1,00:1,36:1,18:1,35$, respectivamente a dos adultos e a dos jovens. Do mesmo modo, para a produtividade na primeira contagem as proporções são $1,00:1,07:1,10:1,09$ e $1,00:0,79:0,60:0,69$. Para cada sexo, separadamente, as proporções foram praticamente as mesmas.

A produtividade total de moscas **F1** da parcela jovem foi superior à da parcela adulta, em todos os casos. O mesmo ocorreu com a produtividade na primeira contagem, exceto quanto a imagos e machos das populações do grupo **3**, das quais adultos e jovens produziram progênes numericamente próximas. Por isso, o tempo de desenvolvimento, inferido do número de moscas na primeira contagem, foi, na maioria dos casos, maior na progênie de adultos que na de jovens.

Os resultados dos cruzamentos evidenciaram, em graus diferentes nos quatro grupos populacionais, os efeitos do ambiente na diferenciação genética de adultos e jovens de uma mesma população.

Análises de correlação feitas com as médias das 16 populações, para pares de parâmetros, mostraram que o tamanho, a produtividade e a mortalidade estão correlacionados positivamente entre si, mas não com a razão produtividade/mortalidade. Em geral, os pontos correspondentes às quatro populações de cada grupo puderam ser facilmente identificados nos gráficos de dispersão das respectivas correlações. Evidenciaram-se assim as interrelações entre os parâmetros populacionais como uma rede de relações complexas, na qual a variação de um resulta em modificação correspondente de outros.

Pode-se admitir ter ocorrido, com variações de intensidade entre os quatro grupos de populações, seleção para menor produtividade e para maior tempo de desenvolvimento. O efeito foi maior entre os adultos, confinados sempre em uma



garrafa, ~~tra~~que entre os jovens, dispendo de diferentes quantida-
des de alimento e espaço nos quatro grupos de populações. ~~space~~
effects on population size and its regulation were studied in
16 populations founded with 200 virgin couples of one strain of
Drosophila melanogaster.

The populations were maintained for 33 weeks by the
serial transfer technique and censused once a week. Four groups
of populations, each with four replicates, were established (1,
2, 3 and 4) according to the number of transfers per week (1,
2, 3 and 4).

Both adult survivals (population size) and newly
emerged flies (productivity) that should be censused in the 34th
week were used for mass crosses (15 couples). The F1 progeny
of such crosses was used in 24 mass crosses (15 virgin
couples) per population group, half with the adult F1 and the
other half with the newly emerged flies F1.

Population data were analysed for population size,
productivity (total and by food unit), mortality (absolute and
relative) and productivity/mortality ratio. Cross data were
analysed for total and for the first counting productivity
being the latter one computed as a percentage of the former.

For each parameter, the values of groups 2, 3 and
4, taken as the mean of the four replicates, were computed in
relation to the respective mean of group 1. The relationship
among the four groups (from 1 to 4) for each parameter can be
expressed by the following proportions: 1.00:1.73:1.99:1.92 for
population size; 1.00:2.25:3.64:5.16 for total and
1.00:1.13:1.21:1.29 by food unit productivity;
1.00:2.18:3.64:5.11 for absolute and 1.00:1.11:1.33:1.53 for
relative mortality. The productivity/mortality ratio values
were near to one in the four population groups
(1.00:0.95:1.01:1.22). The proportions were about the same when
males and females were considered apart. It was possible to
identify groups 2 and 4 as the most similar. Group 1 was
intermediate between group 3 and groups 2 and 4, concerning the
adaptive traits.

These results showed that the increase in the
amount of food and space was followed by an increase in the

VI. ABSTRACT

productivity. However, space volume was the main limiting factor. Environmental factors (amount of food and space) effects on population size and its regulation were studied in 16 populations founded with 200 virgin couples of one strain of *Drosophila melanogaster*. crosses can be expressed by the 1.00:1.23:1. The populations were maintained for 33 weeks by the serial transfer technique and censused once a week. Four groups of populations, each with four replicates, were established (1, 2, 3 and 4) according to the number of transfers per week (1, 2, 3 and 4). were about the same when males and females were considered. Both adult survivals (population size) and newly emerged flies (productivity) that should be censused in the 34th week were used for mass crosses (15 couples). The F1 progeny of such crosses was used in 24 mass crosses (15 virgin couples) per population group, half with the adult F1 and the other half with the newly emerged flies F1. bers of males and imagines. Population data were analysed for population size, productivity (total and by food unit), mortality (absolute and relative) and productivity/mortality ratio. Cross data were analysed for total and for the first counting productivity being the latter one computed as a percentual of the former. ups of populati. For each parameter, the values of groups 2, 3 and 4, taken as the mean of the four replicates, were computed in relation to the respective mean of group 1. The relationship among the four groups (from 1 to 4) for each parameter can be expressed by the following proportions: 1.00:1.73:1.99:1.92 for population size; 1.00:2.25:3.64:5.16 for total ex and 1.00:1.13:1.21:1.29 by food unit the productivity; 1.00:2.18:3.64:5.11 for absolute and 1.00:1.11:1.33:1.53 for relative mortality. The productivity/mortality ratio values were near to one re in the four population groups (1.00:0.95:1.01:1.22). The proportions were about the same when males and females were considered apart. It was possible to identify groups 2 and 4 as the most similar. Group 1 was intermediate between group 3 and groups 2 and 4, concerning the adaptive traits. ong the newly emerged flies with different amounts of. These results showed that the increase in the amount of food and space was followed by an increase in the



populations productivity. However, space volume was the main limiting factor of population size, regulated by a density dependent mortality rate.

As it was done for the population data, total productivity in the crosses can be expressed by the 1.00:1.23:1.15:0.83 and 1.00:1.36:1.18:1.35 proportions, respectively for the adult and young flies progenies. In the same way, the proportions for the progeny in the first counting were 1.00:1.07:1.10:1.09 and 1.00:0.79:0.60:0.69. The proportions were about the same when males and females were considered apart.

Total productivity of F1 young flies was higher than that of adult flies in each situation. The same is true for the productivity in the first counting, except for imagines and males in the populations of group 3, of which adult and young F1 flies yielded approximate numbers of males and imagines. Therefore, development time, inferred from the number of flies in the first counting, was in most cases longer in the progeny of adults than in that of the newly emerged flies.

Adult survivals and newly emerged flies of the same population became genetically different in the four groups of populations, but in a different rate in each group.

Correlation analyses with the means of the 16 populations for pairs of parameters showed that population size, productivity and mortality are positively correlated with each other but not with the productivity/mortality ratio. The four points of each group of populations were usually easily identified in the scatter diagram of the respective correlation. This showed a relationship between the parameters studied as a net of complex interactions so that the variation of one produces a correspondent modification of the others.

It can be admitted that selection pressure reduced productivity and increased the time of development at different rates among the four groups of populations. The effect was stronger among adult survivals always confined in a single bottle than among the newly emerged flies with different amounts of food and space, in the four groups of populations.



- VII. REFERÊNCIAS SMITH, H. (1941). The Darwinian fitness of
- ANDERSON, W.W. (1971). Genetic equilibrium and population growth under density-regulated selection. **Amer. Nat.** **105**: 489-498.
- BEAR, J.A., DOBZHANSKY, TH. & PAULOVSKY, O. (1969). An
- ANDREWARTHA, H.G. & BIRCH, L.C. (1974). **The Distribution and Abundance of Animals**. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- AYALA, F.J. & (1965). Relative fitness of populations of **Drosophila serrata** and **Drosophila birchii**. **Genetics** **51**: 527-544.
- AYALA, F.J. (1966). Dynamics of populations. I. Factors controlling population growth and population size in **Drosophila serrata**. **Amer. Nat.** **100**: 333-344.
- AYALA, F.J. (1967). Dynamics of populations. II. Factors controlling population growth and population size in **Drosophila pseudoobscura** and **Drosophila melanogaster**. **Ecology** **48**: 67-75.
- AYALA, F.J. (1968a). Genotype, environment, and population numbers. **Science** **162**: 1453-1459.
- AYALA, F.J. (1968b). Environmental factors limiting the productivity and size of experimental populations of **Drosophila serrata** and **D. birchii**. **Ecology** **49**: 562-565.
- AYALA, F.J. (1968c). Evolution of fitness. II. Correlated effects of natural selection on the productivity and size of experimental populations of **Drosophila serrata**. **Evolution** **22**: 55-65.
- AYALA, F.J. (1968d). Dinamica de poblaciones. IV. Efectos de la cantidad de comida y de espacio en la densidad de poblaciones experimentales de **Drosophila**. **Bol. R. Soc. Española de Hist. Nat. (Biol.)** **68**: 69-78.
- AYALA, F.J. (1969a). An evolutionary dilemma: fitness of genotypes versus fitness of populations. **Can. J. Genet. Cytol.** **11**: 439-456.
- AYALA, F.J. (1969b). Evolution of fitness. V. Rate of evolution of irradiated populations of **Drosophila melanogaster**. **Genetics** **42**: 363-364.



- BATTAGLIA, B. & SMITH, H. (1961). The Darwinian fitness of polymorphic and monomorphic populations of **Drosophila pseudoobscura** at 16°C. **Heredity** 16: 475-484.
- BEARDMORE, J.A., DOBZHANSKY, TH. & PAVLOVSKY, O. (1960). An attempt to compare the fitness of polymorphic and monomorphic experimental populations of **Drosophila pseudoobscura**. **Heredity** 14: 19-33.
- BHALLA, S.C. & SOKAL, R.R. (1964). Competition among genotypes in the housefly at varying densities and proportions (The green strain). **Evolution** 18: 312-330.
- BIERBAUM, T.J., MUELLER, L.D. & AYALA, F.J. (1989). Density-dependent evolution of life-history traits in **Drosophila melanogaster**. **Evolution** 43: 382-392.
- BIRCH, L.C. (1947). The intrinsic rate of natural increase of an insect population. **J. Anim. Ecol.** 16: 15-26.
- BIRCH, L.C. (1955). Selection in **Drosophila pseudoobscura** in relation to crowding. **Evolution** 9: 389-399.
- BIRCH, L.C., DOBZHANSKY, TH., ELLIOTT, P.O. & LEWONTIN, R.C. (1963). Relative fitness of geographic races of **Drosophila serrata**. **Evolution** 17: 72-83.
- BLACK IV, W.C. & KRAFSUR, E.S. (1986). Geographic variation in house fly size: adaptation or larval crowding? **Evolution** 40: 204-206.
- BOTELLA, L.M., MOYA, A., GONSALEZ, C. & MENSUA, J.L. (1985). Larval stop, delayed developmental and survival in overcrowded cultures of **Drosophila melanogaster**: effect of urea and uric acid. **J. Insect Physiol.** 31: 179-185.
- BUZZATI-TRAVERSO, A.A. (1955). Evolutionary changes in components of fitness and other polygenic traits in **Drosophila melanogaster** populations. **Heredity** 9: 153-186.
- CANNON, G.B. (1963). The effects of heterozygosity and recombination on the relative fitness of experimental populations of **Drosophila melanogaster**. **Genetics** 48: 919-942.
- CARSON, H.L. (1957). Production of biomass as a measure of fitness of experimental populations of **Drosophila melanogaster**. **Genetics** 42: 363-364.



- CARSON, H.L. (1958). Increase in fitness in experimental populations resulting from heterosis. **Proc. Natl. Ac. Sc. USA 44**: 1136-1141.
- CARSON, H.L. (1961). Heterosis and fitness in experimental populations of **Drosophila melanogaster**. **Evolution 15**: 496-509.
- GAS, K.J. & LAUTON, J.H. (1988). Patterns in distribution
- CORRADI, M.A.S. & MOURÃO, C.A. (1980). Stable age distribution in experimental populations of **Drosophila**. **Rev. Brasil. Genet. 2**: 153-164.
- CROMBIE, A.C. (1947). Interspecific competition. **J. Anim. Ecol. 16**: 44-67.
- DARWIN, C. (1859). **The Origin of Species**. (trad. E. Amado) Ed. Itatiaia Ltda. e EDUSP, São Paulo (1985).
- DOBZHANSKY, TH. (1946). Genetics of natural populations. XIII. Recombination and variability in populations of **Drosophila pseudoobscura**. **Genetics 31**: 269-290.
- DOBZHANSKY, TH. (1951). **Genetics and the Origin of Species**. Columbia University Press, New York and London.
- DOBZHANSKY, TH. (1968). On some fundamental concepts of Darwinian biology. **Evolutionary Biology 2**: 1-34.
- DOBZHANSKY, TH., LEWONTIN, R.C. & PAVLOVSKY, O. (1964). The capacity for increase in chromosomally polymorphic and monomorphic populations of **Drosophila pseudoobscura**. **Heredity 19**: 597-614.
- DOBZHANSKY, TH. & PAVLOVSKY, O. (1961). A further study of fitness of chromosomally polymorphic and monomorphic populations of **Drosophila pseudoobscura**. **Heredity 16**: 169-179.
- LINT, F.A. (1963). Size in relation to development-time and
- DOBZHANSKY, TH. & SPASSKY, B. (1954). Rates of spontaneous mutation in the second chromosome of the sibling species, **Drosophila pseudoobscura** and **Drosophila persimilis**. **Genetics 39**: 899-907.
- EVANS, F.C. & SMITH, F. (1952). The intrinsic rate of natural increase for the human louse, **Pediculus humanus** L. **Amer. Nat. 86**: 299-310.
- FISHER, R.A. (1930). **Genetical Theory of Natural Selection**. The Clarendon Press, Oxford.



- FREIRE-MAIA, N. (1975). Adaptation and genetic load. In: **The Role of Natural Selection in Human Evolution.** (F.M. Salzano, org.) North Holland Publ. Comp., pp. 295-321.
- GASTON, K.J. (1988). The intrinsic rates of increase of insects of different sizes. **Ecol. Entom.** **14**: 399-409.
- GASTON, K.J. & LAWTON, J.H. (1988). Patterns in distribution and abundance of insect populations. **Nature** **331**: 709-712.
- HOWE, R.W. (1953). The rapid determination of the intrinsic rate of increase of an insect population. **Ann. Appl. Biol.** **40**: 134-151.
- HUXLEY, J. (1957). **Evolution in Action.** The New American Library, New York.
- LAMB, M.J. (1978). Ageing. In: **The Genetics and Biology of Drosophila.** M. Ashburner and T.R.F. Wright (eds.), Academic Press, Inc., London, Vol. IIc. pp. 43-104.
- LAUGHLIN, R. (1965). Capacity for increase: a useful population statistic. **J. Anim. Ecol.** **34**: 77-91.
- LEVENE, H., PAVLOVSKY, O. & DOBZHANSKY, TH. (1954). Interaction of the adaptive values in polymorphic experimental populations of **Drosophila pseudoobscura**. **Evolution** **8**: 335-349.
- LEWONTIN, R. (1955). The effects of population density and composition on viability in **Drosophila melanogaster**. **Evolution** **9**: 27-41.
- L'HÉRETIER, P. & TEISSIER, G. (1933). Étude d'une population de *Drosophiles* en équilibre. **C. R. Acad. Sci. Paris** **197**: 1765-1767.
- LINTS, F.A. (1963). Size in relation to development-time and egg-density in **Drosophila melanogaster**. **Nature** **197**: 1128-1130.
- LINTS, F.A. & LINTS, C.V. (1971a). Relationship between growth and ageing in **Drosophila**. **Nat. New Biol.** **229**: 86-88.
- LINTS, F.A. & LINTS, C.V. (1971b). Influence of preimaginal environment on fecundity and ageing in **Drosophila melanogaster** hybrids. III. Developmental speed and life span. **Exp. Gerontol.** **6**: 427-445.
- LINTS, F.A. & LINTS, C.V. (1971c). Trade-off between r-selection and k-selection in *Drosophila* populations. **Proc. Natl. Ac. Sci. USA** **78**: 1303-1305.

- LIVDAHL, T.P. (1984). Interspecific interactions and the r - k continuum: laboratory comparisons of geographic strains of **Aedes triseriatus**. **Oikos** 42: 193-202.
- LIVDAHL, T.P. & SUGIHARA, G. (1984). Nonlinear interactions of populations and the importance of estimating per capita rates of change. **J. Anim. Ecol.** 53: 573-580.
- LOTKA, A.J. (1922). The stability of the normal age distribution. **Proc. Natl. Ac. Sc. USA** 8: 339-345.
- LOTKA, A.J. (1925). **Elements of Physical Biology**. Williams & Wilkins, Baltimore.
- LUCKINBILL, L.S. (1984). An experimental analysis of a life history theory. **Ecology** 65: 1170-1184.
- MACARTHUR, R. & CONNELL, J. (1966). **The Biology of Populations**. John Wiley & Sons, Inc., New York, London and Sydney.
- METTLER, L. E. & GREGG, T.G. (1973). **Genética de Populações e Evolução**. (Trad. R. Vencovsky, J. L. Azevedo e G. Bandel). EDUSP e Editora Polígono, São Paulo.
- MOURÃO, C.A. (1987). Araruta como substituto de ágar em meio de cultura para **Drosophila**. **Rev. Brasil. Genet.** 10 (3): encarte.
- MOURÃO, C.A., AYALA, F.J. & ANDERSON, W.W. (1972) Darwinian fitness and adaptedness in experimental populations of **Drosophila willistoni**. **Genetica** 43: 552-574. **J. Exp. Zool.**
- MOURÃO, C.A., GALLO, A.J. & SALCEDA, V.M. (1981). Sex-limited effect and adaptedness in experimental populations of **Drosophila melanogaster**. **Rev. Brasil. Genet.** 3: 317-327.
- MOYA, A. & BOTELLA, L.M. (1985). Larval-to-adult and pupa-to-adult mortality dynamics in crowded cultures of **Drosophila melanogaster**. **Genetica** 67: 201-207.
- MUELLER, L.D. (1988). Evolution of competitive ability in **Drosophila** by density-dependent natural selection. **Proc. Natl. Acad. Sci. USA** 85: 4383-4386.
- MUELLER, L.D. & AYALA, F.J. (1981a). Fitness and density dependent population growth in **Drosophila melanogaster**. **Genetics** 97: 667-677.
- MUELLER, L.D. & AYALA, F.J. (1981b). Trade-off between r -selection and k -selection in **Drosophila** populations. **Proc. Natl. Ac. Sci. USA** 78: 1303-1305.

- NIGRO, L., COSTA, R., JAYAKAR, S.D. & ZONTA, L. (1985). Est-6 in **Drosophila melanogaster**: effects of genetic composition, temperature and oviposition period on fitness in laboratory populations polymorphic for rare alleles. **Heredity** 55: 83-91.
- NICHOLSON, A.J. (1957). The self-adjustment of populations to change. **Cold. Spring. Harbor Symp. Quant. Biol.** 22: 153-173.
- NICHOLSON, A.J. (1958). Dynamics of insect populations. **Ann. Rev. Entom.** 3: 107-136.
- OHBA, S. (1961). Analytical studies on the experimental population of **Drosophila**. (I.) The effect of larval population density upon the pre-adult growth in **D. melanogaster** and **D. virilis**, with special reference to their nutritional conditions. **Biol. Jr. Okayama Univ.** 7: 87-125.
- OHBA, S. (1967). Chromosomal polymorphism and capacity for increase under near optimal conditions. **Heredity** 22: 169-185.
- PARK, T. (1962). Beetles, competition, and populations. **Science** 138: 1369-1375.
- PEARL, R. (1932). The influence of density of population upon egg production in **Drosophila melanogaster**. **J. Exp. Zool.** 63: 57-84.
- POLIVANOV, S. (1981). Fitness and adaptedness of polymorphic and monomorphic populations of **Drosophila melanogaster**. **Amer. Nat.** 118: 702-714.
- POWELL, S.J.R. (1971). Genetic polymorphisms in varied environments. **Science** 174: 1035-1036.
- RENESTO, E. (1979). Efeitos do cromossomo X em populações experimentais de **Drosophila melanogaster**. Tese de Doutorado. Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto, USP, Ribeirão Preto, SP.
- SLOBODKIN, L.B. (1954). Population dynamics in **Daphnia obtusa**. **Kurz. Ecol. Monographs** 24: 69-88.
- SLOBODKIN, L.B. (1957). A laboratory study of the effect of removal of newborn animals from a population. **Proc. Natl. Ac. Sc. USA** 43: 780-782.



- SOLOMON, M.E. (1980). Dinâmica de Populações. E.P.U. e EDUSP, São Paulo.
- SUSMAN, M. & CARSON, H.L. (1958). Development of balanced polymorphism in laboratory populations of **Drosophila melanogaster**. **Amer. Nat.** 92: 359-364.
- SVED, J.A. & AYALA, F.J. (1970). A population cage test for heterosis in **Drosophila pseudoobscura**. **Genetics** 66: 97-113.
- TADEI, W.J. (1975). Oscilações cíclicas em populações experimentais de **Drosophila**. Tese de Doutorado. Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto, USP, Ribeirão Preto, SP.
- TADEI, W.J. & MOURÃO, C.A. (1981). Cyclic oscillations in population size of **Drosophila sturtevantii**. **Rev. Brasil. Genet.** 2: 149-169.
- TANNER, J.T. (1966). Effects of population density on growth rates of animal populations. **Ecology** 47: 733-745.
- VARTANIAN, G. (1973). Variabilidade genética de populações naturais de **Drosophila melanogaster**. Tese de Doutorado. Faculdade de Filosofia Ciências e Letras, São José do Rio Preto, SP.
- VARTANIAN, G. (1975). Adaptedness of the carriers of normal and subvital second chromosomes of **Drosophila melanogaster**. **Experientia** 31: 528-529.
- WALLACE, A.R. (1858). On the tendency of varieties to depart indefinitely from the original type. In: **Evolution by Natural Selection**. Publ. by The Syndics of the Cambridge University Press, London (1958). pp. 268-279.
- WRIGHT, S. (1931). Evolution in Mendelian populations. **Genetics** 16: 97-159.

funcionárias do Departamento de Biologia, especialmente às Senhoras Yone Sasse Dias, Simone Carvalho Fernandes, Laura Pinheiro pela colaboração e amizade.

Aos Funcionários da Biblioteca, em especial à Senhorita Maria Helena Lima e Senhora Olinda Vacari Texini Luchezi, pela atenção e empenho na obtenção das referências.

Aos funcionários do laboratório de computação, Getúlio A. Salinas, Guilherme Dworak, Romildo O. Rodrigues pela atenção.

As funcionárias da Secretária de Pós-Graduação.



VIII. AGRADECIMENTOS

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

De forma especial ao Mestre, Prof. Dr. Celso Abbade Mourão, pelo entusiasmo ao transmitir seus conhecimentos, pela incansável dedicação e brilhante orientação, pela acolhida, amizade e confiança.

Aos Professores do Departamento de Biologia, pelo conhecimento e experiência transmitidos, pelo acolhimento e incentivo recebidos.

Aos Professores, Dr. Aluísio José Gallo, Dra. Cláudia Márcia Aparecida Carareto, Dra. Hermione Elly Melara de Campos Bicudo, Dra. Maria Astride Saad Corradi e Dr. Wladimir João Tadei, pela constante troca de idéias e estímulo.

Ao Prof. Dr. Tadeu Elisbão pela amizade, paciência e carinho demonstrados a cada mês destes últimos três anos.

Ao Prof. Silvestre Rudolfo Boing, pela gentileza em revisar o Abstract.

A todos os amigos do curso de Pós-Graduação e estagiários do Departamento, pela amizade e agradável ambiente de estudo e pesquisa.

Aos amigos, Ana Maria de Oliveira, Dinocesar Caris Rigue, Moisés Rodrigues Martins, Mônica Vannucci Nunes, Rosângela de Oliveira e Silma Regina Pereira Martins, pelos momentos descontraídos e alegres que passamos juntos.

Aos funcionários Paulo Antonio Maziero e Sebastião Dias Barbosa pelo preparo do meio de cultura.

As funcionárias do Departamento de Biologia, especialmente às Senhoras Yone Sass Dias, Simone Carvalho Fernandes, Laura Pinheiro pela colaboração e amizade.

Aos Funcionários da Biblioteca, em especial à Senhorita Maria Helena Lima e Senhora Olinda Vacari Tezini Lucchezi, pela atenção e empenho na obtenção das referências.

Aos funcionários do laboratório de computação, Getúlio A. Salinas, Guilherme Dworak, Romildo O. Rodrigues pela atenção.

As funcionárias da Secretária de Pós-Graduação,



