

SECRETARIA
DE
PÓS-GRADUAÇÃO

BC/17395
IB/80224

HERIBERTO DIAS DA SILVA

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida por () candidato (a)

Heriberto Dias da Silva

e aprovada pela banca examinadora
Campinas, 04/08/90.

Angelo ▷ 2 ◁

**EFEITO DO SEXO SOBRE CARACTERES
QUANTITATIVOS EM**
***Megaselia scalaris* Loew**
(Diptera:Phoridae)

CAMPINAS
1991

HERIBERTO DIAS DA SILVA¹

EFEITO DO SEXO SOBRE CARACTERES QUANTITATIVOS EM

***Megaselia scalaris* Loew (Diptera:Phoridae)**

Tese apresentada ao Departamento
de Genética do Instituto de Bio-
logia da UNICAMP para obtenção do
grau de Doutor em Ciências.

Orientador: Dr. Angelo Pires do Prado¹

CAMPINAS

1991



UNIDADE	IB
N.º CHAMADA:	T118
	Si 38 e
V.	E.
VALOR BC/	17.395
PROC.	215/92
C	<input type="checkbox"/>
D	<input checked="" type="checkbox"/>
PREÇO	R\$ 20.000,00
DATA	22/09/92
N.º CPD	

CM-00031421-6

AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Dr. Angelo Pires do Prado, pela orientação, confiança, respeito, estímulo e amizade, ao qual dedico muita admiração.

Ao Prof. Celso Abbade Mourão, pelo estímulo e amizade, pessoa que tive a felicidade de conhecer e conviver antes que partisse.

Ao Colega Maurício Ballesteiro Pereira, pelo estímulo, sugestões e apoio na elaboração do Programa de Análise das Variâncias e Covariâncias.

Aos Laboratórios de Entomologia do Departamento de Parasitologia da UNICAMP, Genética de Insetos do IBILCE (São José do Rio Preto), Entomologia (DBV) e Criação de Insetos de Interesse Médico-Veterinário (DBA) do Instituto de Biologia da UFRRJ.

Ao Instituto de Biologia da UFRRJ pelo Equipamento utilizado, que muito facilitou a impressão do trabalho.

Aos amigos Luis Peres e Vera Alvarez pelo apoio e participação.

Aos alunos Alexandre, Robson e Dilzamar pela obtenção das cópias de artigos científicos nas Bibliotecas distantes.

A todos que de alguma forma colaboraram para a realização deste trabalho.

Dedico àqueles que possam aprender algo com este Trabalho.

CONTEÚDO

	página
Introdução	
1. A Espécie <i>Megasselia scalaris</i>	1
2. Os Caracteres Quantitativos.....	10
3. Objetivos.....	14
Experimento I	
I.a. Material e Métodos.....	16
I.b. Resultados.....	18
I.c. Discussão.....	22
Experimento II	
II.a. Material e Métodos.....	27
II.b. Resultados.....	30
II.c. Discussão.....	34
Experimento III	
III.a. Material e Métodos.....	41
III.b. Resultados.....	47
III.c. Discussão.....	56
Conclusões.....	62
Resumo.....	64
Abstract.....	65
Bibliografia.....	66
Figuras.....	75
Apêndices.....	80

INTRODUÇÃO

1. A ESPÉCIE *Megaselia scalaris*

A espécie *Megaselia scalaris* Loew é um pequeno díptero da família PHORIDAE, constituída por duzentos e vinte gêneros com cerca de duas mil e seiscentas espécies descritas até 1971, sendo que mais da metade das espécies pertencem ao gênero *Megaselia*. As espécies de *Megaselia* são geograficamente muito difundidas e abundantes em todas as regiões zoogeográficas, ocupando uma grande variedade de habitats (ROBINSON, 1971).

Larvas e pupas desta espécie foram encontradas nos mais variados substratos, incluindo animais e plantas em decomposição, graxa de sapato, resíduo de leite, meios de cultura de outros organismos e fezes humanas e de outros mamíferos (ROBINSON, 1971). WALTER & WENE (1951) encontraram larvas desta espécie em espigas verdes de milho. Também em colméias de abelhas sociais de diferentes tamanhos, desde pequenas como as MELIPONINI (SILVA, SILVEIRA & PRADO, 1987) até grandes como *Apis mellifera* (N.E. KERR, 1989, UFU-Uberlândia-MG, comunicação pessoal) foram encontradas larvas e pupas de *M. scalaris*.

Importantes e exaustivas pesquisas desenvolvidas por Schmitz (1956-1958), Schmitz & Beyer (1965), Borgmeier (1962, 1964, 1966-1969) e Disney (1978, 1979a, b, c, 1980) estabeleceram firmemente a taxonomia e distribuição de *Megaselia*. Todavia, pouca pesquisa foi feita sobre a biologia das espécies do gênero.

(MACIEIRA, CHAUD-NETO & ZANON, 1983).

Descrições de ovos, de larvas em diferentes estágios de desenvolvimento e de pupas foram apresentadas somente para poucas espécies. Informações biológicas sobre larvas e/ou adultos são disponíveis para cerca de cento e oitenta espécies (ROBINSON, 1971).

Apesar da abundância de *M. scalaris*, há uma grande dificuldade de capturá-la com armadilhas utilizadas para as espécies de *Drosophila*. As moscas, altamente ativas, visitam a armadilha e a deixam imediatamente (MAINX, 1964).

M. scalaris é uma espécie geneticamente interessante porque sua determinação sexual é incomum. MAINX (1964) constatou que a espécie tem três pares de cromossomas e mapeou onze genes. Segundo ele, *M. scalaris*, parece exibir um tipo de determinação sexual onde o sexo masculino é determinado por uma unidade subcromossômica denominada "sex-realizer", a qual pode ligar-se terminalmente a qualquer dos três cromossomas e pode regularmente ser trocada entre os cromossomas não homólogos. O processo de troca do "sex-realizer" entre os cromossomas demonstrado pela análise genética, tem sido considerado como um processo de translocação. A existência de um tipo de determinação sexual alternante fornece a base para um polimorfismo unisexual nas populações naturais. Ele afirmou ainda, ser desejável investigar populações naturais de várias localidades e sob diferentes condições com respeito à frequência das três possíveis condições determinantes

do sexo.

O polimorfismo unisexual e o processo de translocação de *M. scalaris* indicam a existência de um valor adaptativo como tem sido demonstrado para muitos outros polimorfismos genéticos. Experimentos têm sido realizados em caixas de populações, nos quais vários tipos de machos, alguns com "backgrounds" genéticos alterados, foram postos em competição um com o outro, e os resultados tendem a indicar que um equilíbrio na frequência relativa dos tipos de machos é adquirido e mantido (MAINX, 1964).

MAINX (1964) estabelece suposições para tentar interpretar os valores adaptativos do polimorfismo unisexual. Sugere que parece possível que o "sex-realizer" possa ter um efeito de posição sobre genes particulares dentro de um grupo de ligação no qual está localizado, ou um sistema baseado na heterose. Uma vez que a permuta é fortemente reduzida nos machos, cada cromossoma que possui o "sex-realizer" é continuamente protegido contra distúrbios na sua sequência gênica e, pela incorporação de inversões, esta proteção poderia ser posteriormente fortalecida. O cromossoma determinante do sexo poderia então servir como um modelo no qual séries alélicas heteróticas no sexo masculino poderiam ser construídas, algo como coadaptação. Dependendo do valor seletivo dos efeitos heteróticos nos três grupos de ligação, o sistema teria uma certa elasticidade na sua adaptabilidade a qual seria manifestada nas variações das proporções dos três tipos de machos dentro de uma população, conferindo uma vantagem adaptati-

va principalmente ao sexo masculino. Entretanto devemos considerar as restrições para a estabilidade de sistemas com muitos alelos mantidos por heterose sugeridas por LEWONTIN, GINSBURG & TULJAPURKAR (1978).

Em 1980, GREEN denominou esta unidade de "fator M" e presumiu ser um elemento transponível ou parte de um elemento transponível. Isto é compatível com todos os resultados genéticos e ajusta-se com a observação de que nenhum cromossoma desenvolveu um segmento diferencial grande o suficiente para ser reconhecido ao microscópio (JOHNSON, MERTL & TRAUT, 1988).

SPRINGER (1967) mostrou que a localização do fator M em diferentes cromossomas confere diferentes vantagens adaptativas aos indivíduos. Logo, sob condições ambientais específicas uma determinada localização cromossômica seria favorecida. Esta é provavelmente a razão porque uma localização predominante do fator M pode ser encontrada em uma linhagem de laboratório (JOHNSON et alii., 1988). SPRINGER (1967) estudou populações com machos fundadores tendo o fator M ligado ao cromossoma I, II e III em diferentes sequências iniciais. O cromossoma II(M) foi sempre mal sucedido, o cromossoma III(M) foi o melhor em garrafas, em condições de apinhamento, e o cromossoma I(M) em caixas de pouplacões.

Bull (1983) indicou a hipótese de que o polimorfismo do macho não é devido a uma croca do fator M entre os diferentes

cromossomos, mas que os três tipos de determinação do macho são produzidos por três locos em diferentes cromossomos determinantes do sexo, sendo o macho, um heterozigoto em qualquer destes locos (JOHNSON et alii., 1988).

MAINX (1964) verificou que *M. scalaris* prefere um meio de cultura mais rico em proteína do que o utilizado para *Drosophila* e observou que a temperatura ótima para cultura é de 28°C. Sob condições ótimas, a emergência dos machos inicia-se no décimo oitavo dia e a das fêmeas no vigésimo dia após a reunião dos pais. Algumas gerações podem ser mantidas a 17°C, mas demoram cerca de dois meses. A 30°C, em muitas pupas não ocorre a emergência. As fêmeas copulam logo após a emergência, e é necessário isolar pupas grandes para coletar fêmeas virgens. As fêmeas frequentemente colocam todos os ovos diretamente após a cópula e não são férteis no fim da vida, sendo a fertilidade do macho também limitada a um curto período após a emergência. Fêmeas virgens colocam todos os ovos poucos dias após a emergência e, mesmo sob condições favoráveis, nem todos os machos e fêmeas são férteis, o que frequentemente prejudica certos experimentos.

EL-MINIAWI & MOUSTAFA (1965) estudaram *M. scalaris* a temperatura de 24°C e não observaram período de pós-desova. Todas as fêmeas dissecadas após a morte continham ovos, mesmo aquelas de maior fecundidade e longevidade. Observaram ainda, um comportamento de postura irregular, pois após a primeira postura, as fêmeas desovaram diariamente ou em dias alternados, com um número

ro de períodos de postura variando de acordo com a longevidade da mosca. O número médio de ovos por fêmea foi de $391 \pm 40,7$ ovos, variando de 42 a 749 ovos, com as fêmeas virgens também realizando postura. O período de incubação dos ovos foi em média de 17 horas variando de 16 a 20 horas. Para o tempo de desenvolvimento, observaram que ovos depositados num intervalo de duas horas produziram larvas em diferentes dias. Larvas pequenas empuparam um dia antes das outras originado machos e as de maior tempo de desenvolvimento originaram fêmeas. A duração do período larval para os machos foi de 4,8 dias variando de 4 a 6 dias e para as fêmeas foi de 5,8 dias variando de 5 a 7 dias. O período de duração pupal foi de 9 dias em média, variando dentro de um intervalo de seis horas entre o menor e o maior. O percentual de emergência observado foi de $79,3\% \pm 3,5$ para machos e $86,7\% \pm 2,7$ para fêmeas, fornecendo uma relação entre sexos de 1,14 fêmeas para cada macho. Para os machos foi observada uma longevidade média de 7,3 dias variando de 3 a 9 dias e para fêmeas foi de 17,3 dias variando de 3 a 32 dias.

TRUMBLE & PIENKOWSKI (1979) estudaram o tempo de desenvolvimento e a sobrevivência de larvas e pupas nas temperaturas de 21°C, 27°C e 32°C em fotoperíodos de claro-escuro 12-12 e 16-8 horas e observaram que o fotoperíodo 12-12 permitiu uma sobrevivência mais uniforme em cada temperatura, tanto para larvas quanto para pupas, embora quando o tempo de desenvolvimento total fosse considerado, o fotoperíodo 16-8 horas exibiu uma sobrevi-

vência mais uniforme. Com poucas exceções, a sobrevivência aumentou com a diminuição da temperatura. Observaram ainda que o tempo de desenvolvimento decresceu com o aumento da temperatura. O fotoperíodo afetou significativamente o tempo de desenvolvimento nas temperaturas 21°C e 27°C mas não na de 32°C. A temperatura de 21°C o tempo de desenvolvimento larval, pupal e total foi significativamente menor no fotoperíodo 16-8 horas do que no 12-12 horas.

PRAWIRODISASTRO & BENJAMIN (1979) estudaram *M. scalaris* nas temperaturas de 15°C, 20°C e 25°C, fotofase de 18 horas, 75±2% U.R. e diferentes densidades larvais. A temperatura de 25°C foi considerada como dentro da faixa ótima para o desenvolvimento da mosca. O período de desova iniciou-se um ou dois dias após a cópula e durou em média 25,7 ± 8,4 dias com 16,0 ± 5,9 dias de desova efetiva. Foi observado um período de pós-desova de 2,3 ± 1,5 dias. A produção de ovos diária variou através do período de desova. A média total de ovos foi de 664,8 ± 254,1 e variou de 192 a 1003 ovos por fêmea. Observaram que fêmeas virgens também desovaram, porém ovos estéreis. A longevidade dos adultos foi de 29,9 ± 9 dias para as fêmeas e 24,8 ± 2,4 dias para os machos. O período médio de incubação dos ovos foi de 16,3 ± 0,4 horas variando de 14 a 20 horas. A sobrevivência média dos ovos foi de 97,6% ± 3,4. A duração do período larval foi de 7,3 ± 0,4 dias com uma sobrevivência média de 97,6% ± 4,3. A duração do período pupal para ambos os sexos foi de 9,8 ± 0,2 dias com uma sobrevi-

vência de 95,8% \pm 6,3 para as fêmeas e 91,6% \pm 8,1 para os machos. A 15°C e 20°C ocorreu um aumento do tempo de desenvolvimento, uma diminuição da sobrevivência em alguns estágios do ciclo de vida e uma redução da atividade dos adultos, e a 15°C um aumento da longevidade dos adultos e uma redução da fecundidade das fêmeas. Observaram que nas larvas criadas em densidades 100 e 200 em comparação com densidades 10 e 25 larvas, há um aumento do tempo de desenvolvimento das larvas e uma diminuição da sobrevivência das pupas e para a densidade 200, uma diminuição da sobrevivência das larvas e uma diminuição da duração do período pupal para ambos os sexos.

ZANON (1982) estudou três linhagens de *M. scalaris* e observou que tanto o macho quanto a fêmea copulam mais de uma vez e a fêmea copula mesmo após o início da postura, que inicia-se cerca de vinte e quatro horas após o acasalamento, continuando até o máximo de cinco dias com $59,9 \pm 14,0$ ovos por fêmea. As fêmeas virgens também fazem postura com menor número de ovos que não eclodem, com $33,0 \pm 11,1$ ovos por fêmea. Verificou redução do tempo de desenvolvimento com aumento da temperatura e um efeito do endocruzamento sobre a razão sexual e a fertilidade dos ovos.

MACIEIRA et alii.(1983) estudaram a influência do espaço disponível para desova em *M. scalaris* com um espaço três vezes maior para o grupo experimental do que o do grupo controle. As fêmeas do grupo experimental desovaram o dobro (1.236) do número de ovos do que as fêmeas do grupo controle (615). O número médio o

de ovos do grupo controle foi de $51,2 \pm 16,7$ ovos resultando em $45,5 \pm 15,6$ imágens. Para o grupo experimental o número médio de ovos foi cerca de 21 nos dois primeiros dias, que resultaram em cerca de 20 imágens em média. No terceiro dia o número médio de ovos postos foi de 60 que resultaram em cerca de 59 imágens em média. As fêmeas do grupo experimental desovaram um número de ovos cerca de três vezes maior no terceiro dia do que no primeiro e no segundo dias após a cópula. Observaram uma taxa de mortalidade na descendência maior no grupo controle (11,2%) do que no grupo experimental (2,7%).

BENNER (1985) observou um desenvolvimento sincronizado dos óocitos em *M. scalaris* com os primeiros óocitos amadurecendo 29 horas após a emergência em algumas fêmeas, com a maioria das fêmeas apresentando óocitos maduros com 32 horas e todas com 34 horas após a emergência. Observou que todos os óocitos encontravam-se no mesmo estágio de desenvolvimento em qualquer fêmea, virgem ou acasalada.

VETORAZZI (1987) estudando três linhagens geográficas em populações experimentais, observou cerca de 150 fêmeas para 5 machos entre as médias dos adultos sobreviventes, sendo que os machos foram ausentes em cerca de 50% dos censos realizados, devido à baixa mortalidade e alta longevidade das fêmeas e o inverso para os machos. Observou também uma correlação negativa entre o número de fêmeas adultas com a mortalidade e com a produtividade, todavia não observou efeito da quantidade de variabilidade genética.

tica inicial sobre os parâmetros medidos, entre eles o índice de dimorfismo sexual calculado por meio das biomassas individuais.

CARARETO & MOURÃO (1988) estudaram o dimorfismo sexual do tamanho de pupas em quatro linhagens geográficas de *M. scalaris* e observaram que o comprimento e a largura das pupas que originaram fêmeas foi em média maior do que daquelas que originaram machos, com maior variação entre fêmeas do que entre machos. Observaram diferença no índice de dimorfismo sexual entre linhagens. As médias da razão entre comprimento e largura foram iguais nos dois sexos, mas diferiram entre as linhagens. Observaram também, uma superposição das distribuições das medidas do comprimento e da largura das pupas dos dois sexos.

2. OS CARACTERES QUANTITATIVOS

Caracteres quantitativos ou caracteres métricos, são aqueles que exibem variação contínua. Assim, qualquer atributo que varie continuamente, suscetível de mensuração, pode ser estudado em princípio como uma característica métrica.

A variação de uma característica métrica, como tempo de desenvolvimento medido em dias, não é, estritamente falando, contínua, porque, sendo medida por contagens, seus valores podem ser apenas números inteiros. Não obstante, pode-se encarar as medidas, neste caso, como referentes a um caráter, cuja variação é realmente contínua, embora seja expressa somente em números inteiros.

As propriedades de uma população, que podemos observar diretamente em conexão com as características métricas, são a média, a variância e a covariância, que são utilizadas na Genética Quantitativa como medidas do fenótipo. A herdabilidade de um caráter métrico é uma das mais importantes de suas propriedades, pois expressa o grau de correspondência entre o valor fenotípico e o valor genético. A herdabilidade é uma propriedade não somente do caráter, mas também da população e das circunstâncias de ambiente às quais os organismos estão sujeitos. Assim, todas as vezes que um valor é mencionado para a herdabilidade de um dado caráter, ele deve estar se referindo a uma população particular, sob determinadas condições. Valores estabelecidos para outras populações, sob outras circunstâncias, serão mais ou menos os mesmos, se a estrutura da população e as condições ambientais forem mais ou menos iguais (FALCONER, 1975).

Os caracteres com menores herdabilidades, são os mais intimamente ligados com o valor adaptativo, enquanto os caracteres que tenham herdabilidades mais elevadas são os que podem ser julgados no campo biológico, como sendo os menos importantes como determinantes do valor adaptativo (FALCONER, 1975). Todavia, trabalhos recentes em caracteres adaptativos, sugerem que a variância aditiva para componentes do valor adaptativo sob certas condições de laboratório é muito maior do que a teoria nos levaria a esperar (MURPHY, GIESEL & MANLOVE, 1983).

O valor adaptativo de um indivíduo é o resultado final

de todos os seus processos fisiológicos e de desenvolvimento. As diferenças entre indivíduos, nestes processos, são observadas na variação de atributos mensuráveis que podem ser estudados como características métricas. Logo, a variação de cada característica métrica reflete com maior ou menor extensão a variação do valor adaptativo, e a variação do valor adaptativo pode, teoricamente, ser decomposta em variação das características métricas (FALCONER, 1975).

Na variação quantitativa, os fenótipos são conhecidos e frequentemente envolvem caracteres adaptativos ou caracteres correlacionados com tais caracteres, como tamanho do corpo, os quais são fenótipos quase certamente sujeitos à seleção natural (PROUT & BARKER, 1989).

É conhecida na literatura, a correlação entre a distribuição geográfica dos animais e seu tamanho. A relação observada entre um fator climático importante tal como a temperatura e o tamanho da asa, sugere que este caráter tem valor adaptativo (PREVOSTI, 1955). Se o tamanho do corpo é positivamente correlacionado com o valor adaptativo, devemos esperar um coeficiente de herdabilidade baixo para este caráter, embora seu valor absoluto seja dependente da população e das condições experimentais.

STEARNS (1977) sugere que para se testar as várias teorias da evolução do ciclo biológico, os pesquisadores necessitam coletar dados sob condições controladas e medir as herdabilidades

dos caracteres componentes do valor adaptativo. GIESEL, MURPHY & MANLOVE (1982a) sugerem que para se efetuarem testes adequados das previsões da teoria evolutiva do ciclo biológico, os investigadores precisam realizar análises que lhes permitam fracionar a variância e a covariância fenotípicas dos caracteres observados nos seus componentes. Os pesquisadores precisam pelo menos conhecer a extensão da herdabilidade dos caracteres do ciclo biológico para predizer o curso da evolução para tais caracteres sob seleção natural. Todavia, pode ser mais crítico estimar as correlações entre tais caracteres e fracionar suas covariâncias genética, ambiental e de interação genótipo-ambiente, desde que muitas teorias admitem a existência de correlações negativas entre caracteres como rendimento reprodutivo e longevidade enquanto outras admitem que caracteres como taxa de desenvolvimento, podem ser selecionados por si, sem efeito de correlação sobre outros caracteres do ciclo biológico (GIESEL et alii., 1982a).

O dimorfismo sexual em animais geralmente envolve diferenças no tamanho e várias outras características morfológicas. Darwin (1874, p.283) notou que fêmeas são frequentemente maiores que os machos em várias espécies de insetos. Ele supôs que os machos de insetos eram menores que as fêmeas porque deveria ser vantajoso para a fêmea acasalar-se tão logo quanto possível após a emergência. Este fato deveria supostamente ser acompanhado pela maturação precoce dos machos, provendo um grande número de machos no momento da emergência das fêmeas (COWLEY & ATCHLEY, 1988).

As diferenças entre sexos têm sido apresentadas na literatura por meio das médias fenotípicas dos caracteres. Todavia, o dimorfismo sexual em parâmetros genéticos fundamentados em caracteres morfológicos e fisiológicos pode ter um impacto de maior alcance no sentido evolutivo (COWLEY, ATCHLEY & RUTLEDGE, 1986).

Como a literatura sobre *M. scalaris* é escassa, embora mostre dimorfismo sexual em caracteres morfológicos e fisiológicos, um estudo mais amplo e profundo deste dimorfismo foi a proposta deste trabalho.

3. OBJETIVOS

O objetivo do presente trabalho foi estudar o efeito do sexo sobre caracteres quantitativos em *M. scalaris* por meio dos seguintes objetivos específicos em três diferentes experimentos:

Experimento I. Analisar o efeito do sexo no tamanho da asa em diferentes linhagens geográficas.

Experimento II. Analisar o efeito do sexo na longevidade em diferentes linhagens geográficas e regimes de atividade sexual.

Experimento III.

a. Analisar o efeito do sexo na herdabilidade e nas correlações genéticas e fenotípicas entre caracteres morfométricos.

b. Analisar o efeito do sexo no tempo de desenvolvimento.

c. Analisar o efeito do sexo na regressão dos caracteres morfométricos sobre o tempo de desenvolvimento.

EXPERIMENTO I. TAMANHO DE ASA E TEMPERATURA

I.a. MATERIAL E MÉTODOS

Para a realização deste trabalho foram utilizadas moscas de três localidades geográficas diferentes, definidas operacionalmente como linhagens geográficas:

1. CG. Campo Grande, Município do Rio de Janeiro, RJ, nível do mar, 22°54' latitude S e 43°07' longitude O;
2. IT. Itatiaia, Município de Itatiaia, RJ, 400m de altitude, 22°28' latitude S e 44°27' longitude O;
3. CP. Barão Geraldo, Município de Campinas, SP, 690m de altitude, 22°53' latitude S e 47°05' longitude O;

Nas coletas foram utilizadas armadilhas de coleta de dipteros (FERREIRA, 1978) contendo camundongos mortos com uma incisão no abdômen para expor as víceras. Estas armadilhas foram adaptadas para coleta de *M. scalaris* com a redução dos orifícios de entrada dos organismos a um tamanho mínimo, suficiente para a passagem de dipteros de tamanho igual ou menor que o da *M. scalaris* para evitar principalmente outros dipteros das Famílias CALLIPHORIDAE e SARCOPHAGIDAE comuns neste tipo de armadilha.

As armadilhas ficaram expostas nos locais de coleta por quatro dias (7 a 11 de maio de 1987), tendo sido então transferidas para o Laboratório de Entomologia do Departamento de Parasitologia da UNICAMP. No laboratório, os camundongos foram

transferidos para "gaiolas" de plástico com abertura de ventilação coberta por uma tela de plástico de diâmetro apropriado para impedir a entrada e saída de dipteros.

Os adultos coletados no campo foram descartados e as pupas encontradas nas armadilhas foram retiradas com um pincel umidecido e reunidas em um tubo de vidro. Após a emergência dos adultos, estes foram mortos e fixados em álcool 70%, e foram então utilizados na coleta dos dados da seguinte forma: Segurando-se o tórax do inseto com uma pinça na mão esquerda e retirando-se a asa voltada para cima com outra pinça na mão direita, sempre a mesma asa de cada inseto (considerada esquerda), e colocada sobre uma lâmina de vidro com uma lamínula sobre a mesma, foi medida por meio de um microscópio estereoscópico com ocular graduada. Somente nos casos em que a asa foi danificada é que utilizou-se a outra asa (considerada direita).

Foram tomadas medidas de comprimento (distância entre a veia humeral e o ápice) e de largura (maior distância entre os bordos) da asa em milímetros. O número total de indivíduos de cada localidade foi de: 111 para o local 1, 81 para o local 2 e 109 para o local 3. De cada localidade foram medidos 25 machos e 25 fêmeas (Apêndice I).

Os caracteres Comprimento, Largura e Razão (Comprimento/Largura) foram analizados pelo uso do Modelo I de Análise da Variância com dois critérios de classificação com replicação (SOKAL & ROHLF, 1969; ZAR, 1974), em que:

$$Y_{ijk} = \bar{M} + A_i + B_j + (AB)_{ij} + R_{ijk}$$

onde \bar{M} representa a média paramétrica da população, A_i o efeito do sexo, B_j o efeito da linhagem geográfica, $(AB)_{ij}$ o efeito da interação entre sexo e linhagem geográfica e R_{ijk} o resíduo que inclui o erro experimental.

Para as médias, utilizou-se o Método de contraste de médias de Student-Newman-Keuls (SNK) (ZAR, 1974).

Nos testes estatísticos utilizou-se a seguinte simbologia, válida para os três experimentos:

NS = Não Significativo $P > 0,05$

* = Significativo $P < 0,05$

** = Significativo $P < 0,01$

*** = Significativo $P < 0,001$

I.b. RESULTADOS

As medidas do comprimento (C) e da largura (L) da asa (em mm) são apresentadas no Apêndice I. Para estes dados e para a razão C/L da asa foi feita uma Análise de Variância que identificou além do sexo e da linhagem geográfica como fonte de variação nos três caracteres (Teste F; $P < 0,001$), também a interação sexo e linhagem no caso do Comprimento e da Razão C/L (Teste F; $P < 0,01$) como apresentado no Quadro 1.1.

Tendo o sexo como fonte de variação, o comprimento apresentou um valor de $F=679,4945$ ($P < 0,001$), a largura um valor de

$F=1001,4706$ ($P<0,001$) e a Razão C/L um valor de $F=23,4435$; ($P<0,001$).

Tendo a linhagem geográfica como fonte de variação, o Comprimento apresentou um valor de $F=93,5659$ ($P<0,001$), a Largura um valor de $F=130,3235$ ($P<0,001$) e a Razão C/L um valor de $F=13,8000$ ($P<0,001$).

Para a interação sexo X linhagem geográfica como fonte de variação, o comprimento apresentou um valor de $F=10,9890$ ($P<0,01$), a Largura um valor de $F=3,6765$ ($P>0,05$) e a Razão C/L um valor de $F=5,0261$ ($P<0,01$).

Quadro 1.1. Quadrados Médios da Análise de Variância dos caracteres Comprimento, Largura e Razão C/L da asa.

Fonte de Variação	G.L.	QM		
		Comprimento	Largura	Razão C/L
Sexo	1	12,3668***	3,4050***	0,2696***
Linhagem	2	1,7029***	0,4431***	0,1587***
Interação	2	0,2000**	0,0125**	0,0578**
Resíduo	144	0,0182	0,0034	0,0115

O Quadro 1.2 apresenta as médias (m), os desvios padrão (s), os erros padrão das médias (ep) e os coeficientes de variação (cv%) do Comprimento, da Largura e da Razão C/L da asa, por

sexo e linhagem geográfica.

Os contrastes de médias indicaram que dentro do mesmo sexo, a linhagem CG apresentou média significativamente menor tanto para o Comprimento quanto para a Largura da asa quando comparada com as linhagens IT e CP e dentro de cada linhagem os machos (M) apresentaram médias significativamente menores que as fêmeas (F) nestes dois caracteres.

Para o caráter Razão C/L da asa, os machos da linhagem CG apresentaram média significativamente maior que todas as demais, que não diferiram entre si, com exceção dos machos da linhagem CP que apresentaram média significativamente maior que as fêmeas da linhagem IT.

Desta forma podemos estabelecer que:

Para o caráter Comprimento

$$M_{CG} < M_{IT} = M_{CP} < F_{CG} < F_{IT} = F_{CP}$$

Para o caráter Largura

$$M_{CG} < M_{IT} = M_{CP} < F_{CG} < F_{IT} = F_{CP}$$

Para o caráter Razão C/L

$$F_{IT} < M_{CP}$$

$$F_{IT} = M_{IT} = F_{CG} = F_{CP}$$

$$M_{IT} = F_{CG} = F_{CP} = M_{CP}$$

$$F_{IT}; M_{IT}; F_{CG}; F_{CP}; M_{CP} < M_{CG}$$

Quadro 1.2. Médias (m), desvios padrão (s), erros padrão das médias (ep) e coeficientes de variação (cv%) do Comprimento, da Largura e da Razão C/L da asa por linhagem geográfica e sexo (Macho=M e Fêmea=F).

	CG		IT		CP	
	M	F	M	F	M	F
Comprimento						
m	1,54 ^a	2,01 ^c	1,75 ^b	2,37 ^d	1,75 ^b	2,42 ^d
s	0,11	0,12	0,07	0,13	0,11	0,09
ep	0,02	0,02	0,01	0,03	0,02	0,02
cv%	7,1	6,0	4,0	5,5	6,3	3,7
Largura						
m	0,67 ^a	0,93 ^c	0,81 ^b	1,12 ^d	0,79 ^b	1,12 ^d
s	0,07	0,06	0,04	0,06	0,06	0,05
ep	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01
cv%	10,4	6,5	4,9	5,4	7,6	4,5
Razão C/L						
m	2,33 ^c	2,16 ^{ab}	2,15 ^{ab}	2,11 ^a	2,22 ^d	2,17 ^{ab}
s	0,18	0,05	0,11	0,10	0,07	0,09
ep	0,04	0,01	0,02	0,02	0,01	0,02
cv%	7,7	2,3	5,1	4,7	3,2	4,1

As letras refletem os contrastes entre as médias. Letras diferentes indicam médias significativamente diferentes ao nível de 0,01 de probabilidade pelo Método de contraste de médias de SNK.

I.c. DISCUSSÃO

Como os trabalhos sobre a bionomia e genética de *M. scalaris* são escassos, pouca informação pode ser utilizada na comparação e discussão dos resultados obtidos. Contudo, a maior disponibilidade na literatura e algumas semelhanças biológicas e de manejo, fazem das espécies de *Drosophila* um material razoável para referência de *M. scalaris*.

Dos estudos da literatura surge uma correspondência geral entre o ambiente e a forma, sugerindo que a seleção seja a causa primária da variação dentro das espécies sobre longas e curtas distâncias. Entretanto, aqui surge o maior problema no estudo da variação geográfica, pois causas não genéticas frequentemente atuam no mesmo sentido que a variação genética orientada pela seleção.

Entre os trabalhos acerca do efeito da seleção sobre o tamanho e a forma em Diptera, a maior parte foi feita com espécies de *Drosophila*. Nestes, o comprimento da asa foi o caráter mais estudado como um indicativo do tamanho do corpo do adulto, provavelmente devido à facilidade de medição em um grande número de moscas (ATKINSON, 1979). Aqui, a escolha do comprimento e da largura da asa e não de outra parte do corpo se deve ao fato de que além destes caracteres serem mais facilmente mensuráveis, eles fornecem bons indicadores do tamanho do corpo, é a razão entre o comprimento e a largura, um indicador da proporcionalidade

entre ambos, ou seja, da forma.

Quando comparamos machos com fêmeas separadamente em relação aos dados de comprimento e de largura, observamos a presença de um dimorfismo sexual evidente e esperado, semelhante ao observado por CARARETO & MOURÃO (1988) em pupas desta espécie. Também quando comparamos locais, os dados referentes ao comprimento e à largura quando analisados separadamente, concordam com aqueles da literatura. Assim, o local 1 (Campo Grande) onde a temperatura média anual é superior à dos locais 2 (Itatiaia) e 3 (Campinas), as médias de comprimento e largura são significativamente menores do que àquelas observadas nos locais 2 e 3, tanto para machos quanto para fêmeas, que concordam com os resultados de CARARETO & MOURÃO (1988). Estes autores encontraram maiores médias para o comprimento das pupas na linhagem de Campinas do que nas linhagens de São José do Rio Preto, tanto nos machos quanto nas fêmeas, enquanto para a largura das pupas, a linhagem proveniente de Campinas apresentou valores intermediários entre os das duas linhagens de São José do Rio Preto.

Em *Drosophila*, PREVOSTI (1955) com *D. subobscura*, TANTAWY (1964) com *D. melanogaster* e *D. simulans*, ANDERSON (1966) com *D. pseudoobscura*, LEVINS (1969) e ATKINSON (1979) com *D. melanogaster*, POWELL (1974) com *D. willistoni*, observaram uma relação inversa entre a temperatura e o tamanho do corpo, seja por meio do comprimento do tórax ou da asa.

PREVOSTI (1955), TANTAWY (1964), LEVINS (1969) e ATKIN-

SON (1979), observaram que moscas coletadas na natureza em locais ou períodos mais quentes apresentavam tamanhos menores que as moscas coletadas em regiões mais frias.

ATKINSON (1979) observou que o comprimento médio da asa de *D. melanogaster* coletadas em armadilhas durante o verão de 1975 e 1976 mudava junto com a temperatura média. Em ambos os anos, o comprimento da asa diminuiu até o meio do verão e então aumentava. Nos dois anos, o comprimento mínimo ocorreu duas a três semanas após o máximo de temperatura de cada verão. Superficialmente as mudanças no comprimento pareciam ser prontamente explicáveis em termos de efeitos fisiológicos da temperatura no tamanho do corpo ($P<0,01$), embora tenha observado também um aumento da densidade na população no verão, o que contribuiu para aumentar a competição, originando então um efeito densidade-dependente no tamanho das moscas ($P<0,05$).

ANDERSON (1966) e POWELL (1974) mantiveram as populações por um longo período de tempo em diferentes temperaturas e observaram que as moscas mantidas em temperaturas mais baixas, tornaram-se geneticamente maiores do que às mantidas em altas temperaturas, e que estas diferenças foram devidas à seleção no laboratório, pois as populações continuavam a exibir as diferenças mesmo quando criadas na mesma temperatura.

Considerando que as larvas passaram uma parte do tempo do seu desenvolvimento no ambiente de origem, utilizando o mesmo alimento, e que o número de indivíduos produzidos em cada arma-

dilha não diferiu, sugerindo ausência de efeito de densidade, diferentes causas podem ser invocadas para explicar tais resultados. Entre elas, o efeito ambiente sobre as mães desta geração ou decorrente das diferentes temperaturas locais sobre o desenvolvimento e a amostragem da população, poderiam explicar uma parte das diferenças. As diferenças decorrentes da seleção natural também poderiam explicar os resultados, muito embora as linhagens não tivessem sido comparadas após a permanência no laboratório por algumas gerações.

Quando analisamos os dados referentes à Razão C/L da asa, observamos que a diferença entre machos e fêmeas de um local foi diferente da diferença entre machos e fêmeas de outro local (valor de F para interação de 10,9890 P<0,01), indicando que a variação nos valores do comprimento e da largura não são proporcionais, pois os indivíduos que têm menores valores de comprimento e largura de asa (machos CG) têm o maior valor médio para a Razão C/L de asa, indicando que nos machos a largura da asa apresenta uma variação proporcionalmente maior do que o comprimento.

Entre as fêmeas, enquanto as diferenças entre as médias do caráter Razão C/L de asa não foram significativas, a linhagem CG apresentou valores de comprimento e largura significativamente menores do que as linhagens IT e CP, e estas apresentaram diferenças significativas entre si, apenas quanto ao comprimento e não quanto à largura, indicando que, nas fêmeas, o comprimento

sofreu uma variação maior do que a largura da asa.

Por outro lado, tanto para o comprimento quanto para a largura, os machos corresponderam a aproximadamente 73% do tamanho das fêmeas. Todavia, na linhagem CG o comprimento da asa dos machos correspondeu a 77% do comprimento da asa das fêmeas e na linhagem CP a largura da asa dos machos correspondeu a 70% da largura da asa das fêmeas. Estas observações apontam para o fato de que na linhagem CG, o comprimento da asa das fêmeas sofreu maior diminuição do que o comprimento da asa dos machos e na linhagem CP, a largura da asa dos machos sofreu menor aumento do que a largura da asa das fêmeas.

Resultados semelhantes foram obtidos por BIRD & SCHAFFER (1972) que, investigando a base genética do dimorfismo sexual em *D. melanogaster* por meio de seleção por 15 gerações para maior e menor dimorfismo, encontraram variabilidade genética razoável para a interação genótipo-sexo sustentando o dimorfismo sexual e que, mesmo após 10 gerações de relaxamento, a divergência permaneceu. Na linhagem para dimorfismo acentuado, este foi devido principalmente à diminuição do comprimento da asa dos machos e na linhagem para pouco dimorfismo, pela diminuição do comprimento da asa das fêmeas. É provável portanto, que mecanismos fisiológicos dependentes da temperatura estejam relacionados a este tipo de dimorfismo em *M. scalaris*, já que os animais se desenvolveram em locais diferentes.

EXPERIMENTO II: LONGEVIDADE

II.a. MATERIAL E MÉTODOS

Para a realização deste experimento foram utilizadas moscas de três localidades geográficas diferentes, definidas operacionalmente como linhagens geográficas:

1. CG. Campo Grande, Município do Rio de Janeiro, RJ, nível do mar, 22°54' latitude S e 43°07' longitude O;
2. CP. Barão Geraldo, Município de Campinas, SP, 690m de altitude, 22°53' latitude S e 47°05' longitude O;
3. RI. São José do Rio Preto, Município de São José do Rio Preto, SP, 475m de altitude, 20°48' latitude S e 49°23' longitude O.

As linhagens geográficas CG, CP e RI foram mantidas no Laboratório de Genética e Evolução de Insetos do Departamento de Biologia do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas de São José do Rio Preto da Universidade Estadual Paulista Julio de Mesquita Filho onde foi desenvolvido o experimento, de abril a julho de 1988. Além das três linhagens geográficas, foram utilizados três tratamentos de acordo com a atividade sexual: imagos Virgens (VIRG), com 3 Dias de Acasalamento (3DAC) e com acasalamento Permanente (PERM).

Para cada linhagem no primeiro tratamento, foram uti-

lizadas três repetições de 10 indivíduos para cada sexo em tubos de vidro contendo meio de cultura de araruta (Apêndice IIa) a a 25°C. No tratamento 3DAC, três repetições cada uma com 10 machos e 10 fêmeas foram mantidos em tubos com meio de cultura durante os três primeiros dias após a emergência. Após este tempo, os machos foram separados das fêmeas sem eterização por meio de manipulação com os tubos de vidro. No caso do tratamento PERM, para evitar efeito de densidade nos tubos, foram utilizadas 6 repetições com 5 indivíduos de cada sexo, totalizando 30 indivíduos por sexo, e os dados de cada par de tubos para cada sexo, foram reunidos para fins de análise. Neste tratamento para manter o acasalamento permanente, quando o último indivíduo de um dos sexos morria, ocorria reposição de igual número de indivíduos ao do sexo sobrevivente. A sobrevivência era observada diariamente e as moscas eram transferidas de tubo a cada dois dias (Apêndices IIb e IIc).

Neste experimento os dados foram transformados de acordo com o método apresentado por WRIGHT (1968), onde cada valor é transformado segundo a equação $Y' = \text{Log} (Y + A/B)$ onde A e B representam respectivamente a interseção da reta no eixo das ordenadas e a inclinação da reta obtidos por meio da regressão dos desvios padrão sobre as médias dos caracteres sob análise. O objetivo desta transformação é evitar o efeito escalar comum nas distribuições computadas em unidades aritméticas. Quando a variância computada em unidades aritméticas aumenta com o

acréscimo da média, as diferenças devidas ao efeito de sexos na variância decorrentes de uma relação escalar podem ser minimizadas quando os dados são adequadamente transformados em uma escala comum (FALCONER, 1975).

Para análise, foram utilizadas as médias de sobrevida (em dias) de cada repetição (Apêndice IId) que foram transformadas de acordo com a equação

$$Y' = 10 \operatorname{Log} (Y + 2,2977)$$

e foram analisados segundo o Modelo I de Análise da Variância com três critérios de classificação (Fatorial 2 x 3 x 3) com três replicações.

$$Y_{ijkl} = M + A_i + B_j + C_k + (AB)_{ij} + (AC)_{ik} + (BC)_{jk} + (ABC)_{ijk} + R_{ijkl}$$

onde M representa a média paramétrica da população, A_i , B_j e C_k são os efeitos dos tratamentos fixados (Sexo, Linhagem e Atividade Sexual) respectivamente, $(AB)_{ij}$, $(AC)_{ik}$ e $(BC)_{jk}$ os efeitos das interações de 1ª ordem nos subgrupos representando os grupos de fatores respectivos, $(ABC)_{ijk}$ o efeito da interação de 2ª ordem no subgrupo representando os três grupos de fatores e R_{ijkl} o resíduo (SOKAL & ROHLF, 1969). Para as médias utilizou-se o método dos contrastes de médias de SNK.

II.6. RESULTADOS

O Apêndice II apresenta a longevidade por sexo, linhagem geográfica e atividade sexual. Para estes dados foi feita uma Análise de Variância Fatorial ($2 \times 3 \times 3$) (sexo x linhagem geográfica x atividade sexual) (Quadro 2.1) dos dados transformados e mostra o sexo com um valor de $F=746,9534$ ($P<0,001$), a linhagem geográfica com um valor de $F=22,8949$ ($P<0,001$), a atividade sexual com um valor de $F=73,2258$ ($P<0,001$), a interação linhagem geográfica x atividade sexual com um valor de $F=11,3903$ ($P<0,001$), a interação sexo x atividade sexual com um valor de $F=7,4068$ ($P<0,01$), e a interação sexo x linhagem geográfica com um valor de $F=3,7322$ ($P<0,05$) como fontes de variação.

Devido à significância das interações sexo x atividade sexual e linhagem geográfica x atividade sexual, foi feita uma partição da Análise de Variância aninando atividade sexual dentro de linhagem geográfica e sexo de acordo com o Quadro 2.2, que identificou serem menos afetadas pela atividade sexual as fêmeas ($F=0,641$; $P>0,05$) e os machos ($F=4,7980$; $P<0,05$) da linhagem CP. Todavia, tanto os machos quanto as fêmeas das linhagens CG e RI mostraram-se afetados pela atividade sexual ($P<0,001$).

Quadro 2.1. Quadrados Médios da Análise de Variância Fatorial
(sexo x linhagem geográfica x atividade sexual).

Fonte de Variação	G.L.	QM
Sexo	1	81,7167***
Linhagem	2	2,5047***
Atividade Sexual	2	8,0109***
Int. Sexo x Linh.	2	0,4083**
Int. Sexo x At. Sex.	2	0,8103**
Int. Linh. x At. Sex.	4	1,2461***
Int. S. x L. x A.S.	4	0,2041NS
Resíduo	36	0,1094

Quadro 2.2. Quadrados Médios da Análise de Variância da atividade sexual dentro de linhagem geográfica e sexo.

Fonte de Variação	G.L.	QM
AS/CB M	2	1,3488***
AS/CP M	2	0,5249**
AS/R1 M	2	4,1095***
AS/CB F	2	3,1008***
AS/CP F	2	0,0702NS
AS/R1 F	2	2,5675***

O Quadro 2.3 apresenta as médias (\bar{x}), os desvios padrão (s), os erros padrão das médias (s_e) e os coeficientes de variação (cv%) da Longevidade por linhagem geográfica, atividade sexual e sexo.

Dentro de cada atividade sexual e linhagem geográfica a Longevidade das fêmeas foi sempre maior que a dos machos.

Dentro de cada sexo e linhagem geográfica temos:

MACHOS CG PERM < 3DAC = VIRG

CP PERM = VIRG < 3DAC

R1 PERM < VIRG < 3DAC

FÊMEAS CG PERM < 3DAC < VIRG

CP PERM < VIRG; 3DAC = PERM, VIRG

R1 PERM < 3DAC < VIRG

Dentro de cada sexo e atividade sexual temos:

MACHOS VIRG CP = CG < R1

3DAC CG < CP < R1

PERM CG < R1 < CP

FÊMEAS VIRG CG = CP < R1

3DAC CG = R1 < CP

PERM CG < R1 < CP

Sendo todas as diferenças significativas, com $P < 0,001$.

Quadro 2.3. Médias (m), desvios padrão (s), erros padrão das médias (ep) e coeficientes de variação (cv%) da Longevidade por tipologia geográfica, atividade sexual e sexo.

			m	s	ep	cv%
CG	VIRG	M	8,13 ^C	1,18	0,68	14,6
		F	18,47 ^J	2,12	1,23	11,5
3DAC		M	7,77 ^C	0,23	0,12	2,7
		F	15,60 ^H	0,60	0,35	3,8
PERM		M	5,57 ^P	0,83	0,48	15,0
		F	10,80 ^E	0,62	0,36	5,8
CP	VIRG	M	8,00 ^C	0,62	0,36	7,8
		F	18,63 ^J	1,62	0,94	8,7
3DAC		M	9,73 ^P	0,32	0,19	3,3
		F	17,83 ^{I-J}	0,60	0,35	3,4
PERM		M	7,80 ^C	0,40	0,23	5,1
		F	17,23 ^I	1,88	1,08	10,9
R1	VIRG	M	10,50 ^E	1,05	0,61	10,0
		F	20,33 ^K	0,81	0,47	4,0
3DAC		M	11,47 ^H	0,55	0,32	4,8
		F	16,30 ^H	1,93	1,12	11,8
PERM		M	6,07 ^E	0,65	0,38	10,7
		F	12,57 ^G	2,02	1,17	16,1

Nos contrastes de médias, letras diferentes indicam médias significativamente diferentes ao nível de 0,01 de probabilidade pelo Teste de contraste de médias de SNK, com exceção aos contrastes seguintes que foram significativos ao nível de 0,05 de probabilidade: CP F PERM < CG F VIRG; R1 F 3DAC < CP F PERM;
CG F PERM < R1 M 3DAC

II.c. DISCUSSÃO

Os resultados obtidos indicando uma longevidade acentuadamente maior nas fêmeas do que nos machos de *M. scalaris* estão de acordo com aqueles observados por VETORAZZI (1987) que, estudando populações experimentais de *M. scalaris* mantidas a 25°C, observou que os machos nascidos em caixas de populações não sobreviveram a sete dias, pois foram ausentes em 50% dos censos realizados semanalmente, com médias de adultos sobreviventes de 150 fêmeas para 5 machos. Entre as linhagens estudadas por VETORAZZI (1987) estão as linhagens CP e R1 cujos machos apresentaram médias de longevidade de $7,80 \pm 0,23$ dias e $6,07 \pm 0,38$ dias respectivamente, com acasalamento permanente (PERM), que reproduz o ambiente mais semelhante ao observado em caixas de populações.

A linhagem CP com acasalamento permanente apresentou uma longevidade semelhante à observada por EL-MINIAWI & MOUSTAFA (1965) utilizando repetições de um casal por tubo, mantidos a 27°C, com uma longevidade maior para as fêmeas de $17,3 \pm 1,35$ dias do que para os machos, que foi de $7,3 \pm 0,25$ dias.

A menor longevidade de machos e fêmeas mantidos em acasalamento permanente do que a dos machos e fêmeas virgens (VIRG) ou com três dias de acasalamento (3DAD), parece ser sustentada pelos trabalhos com *Drosophila*, pois HIRAIZUMI & CROW (1960) observaram uma longevidade menor de machos e fêmeas de *D. melanogaster* quando acasalados do que quando mantidos separados.

As diferenças resultantes da atividade sexual na longe-

vidade indicam que, além do próprio esforço da atividade sexual ou custo energético do acasalamento (DALY, 1979), outros fatores como as diferenças na constituição genética de cada linhagem estão presentes, pois as linhagens foram diferentemente afetadas pela atividade sexual. Neste experimento, diferenças genéticas entre as linhagens podem ter contribuído para as diferenças nas longevidades, pois duas (CP e RI) das três linhagens estudadas, estavam sendo mantidas no laboratório por mais de dois anos (cerca de 50 gerações), evitando que diferenças ambientais determinassem a direção das diferenças na longevidade além do efeito de novo ambiente, sugerido por SERVICE & ROSE (1985), decorrente da transferência da população de um ambiente para outro.

WILLIAMS (1957) sugeriu o controle genético da longevidade apontando para sua modificação pela seleção natural e previu que genes que controlam a senescência são benéficos no início e detrimen-tais no fim da vida. Em particular, o valor adaptativo inicial e final devem ser associados, tal que um aumento no início deve ser acompanhado por uma senescência mais rápida e encurtamento da vida. ROSE & CHARLESWORTH (1981) e LUCKINBILL, ARKING, CLARE, CIROCCO & BUCK (1984), utilizando populações de *D. melanogaster* com sua variabilidade genética preservada, observaram respostas antagonicas à seleção sobre caracteres do ciclo de vida no laboratório (aumento da longevidade com redução da fecundidade precoce), resultados que pressupõem correlações genéticas negativas subjacentes. Contrariamente, MURPHY et alii. (1983) com *D.*

simulans e GIESEL et alii. (1982a, b) com *D. melanogaster*, quando observaram correlações genéticas entre tais caracteres, geralmente foram positivas. Recentemente, FERNANDEZ & MUÑOZ (1991) trabalhando com *D. melanogaster*, observaram uma longevidade média menor na linhagem portadora da mutação deficiente para reparo nos danos do DNA, do que na linhagem não portadora da mutação, sugerindo que a mortalidade foi devida à senescência. Estas evidências, reforçam que a constituição genética das linhagens exerce efeito sobre a longevidade.

Nas Linhagens CP e Ri, a longevidade dos machos com três dias de acasalamento foi maior do que a longevidade dos machos virgens ou com acasalamento permanente, indicando que alguma atividade sexual até um limite, pode ser benéfica para a longevidade dos machos, além do qual, ela diminui. Nas linhagens CG e Ri, ao contrário, a longevidade das fêmeas com acasalamento permanente foi significativamente menor do que a longevidade das fêmeas com três dias de acasalamento, que foi menor do que a das fêmeas virgens, o que pode ter ocorrido devido à maior atividade sexual e fecundidade das fêmeas acasaladas.

PRAWIRODISASTRO & BENJAMIN (1979) utilizando três machos e uma fêmea de *M. scalaris* por tubo, observaram uma longevidade média de $24,8 \pm 2,4$ dias nos machos e $29,9 \pm 9,0$ dias nas fêmeas a 25°C . A maior longevidade observada por esses autores é uma menor diferença entre a longevidade das fêmeas e dos machos, podem ser atribuídas às diferenças nutricionais, pois o meio de cultura

utilizado neste experimento foi mais pobre em proteínas do que o utilizado por eles, ou ainda à proporção de sexos utilizada nas repetições, 3 machos : 1 fêmea. Esta proporção entre sexos, reproduz um ambiente mais semelhante ao acasalamento permanente para as fêmeas e um ambiente mais semelhante ao de três dias de acasalamento para os machos, promovendo um custo energético maior para as fêmeas do que para os machos. Isto pode, de alguma forma, ter contribuído para diminuir a diferença entre a longevidade das fêmeas e machos observada por PRAWIRODISASTRO & BENJAMIN (1979) em relação à observada aqui. Resultados semelhantes foram observados por CORRADI (1979) estudando *D. hydei*, com a atividade reprodutiva reduzindo a longevidade das fêmeas e aumentando a longevidade dos machos, ocorrendo o inverso sem atividade reprodutiva.

Desta forma, as diferenças genéticas podem ter contribuído para as diferenças na longevidade associada à atividade sexual. Todavia, em *M. scalaris*, o esforço reprodutivo pode ter um efeito menor sobre a longevidade das fêmeas do que ocorre em *Drosophila*, uma vez que as fêmeas virgens desovam em média 217,3 ovos nos dez primeiros dias após a emergência (EL-MINIAWI & MOUSTAFA, 1965), ou 35,00 ± 11,01 ovos contra 59,90 ± 13,96 ovos das fêmeas fecundadas (ZANON, 1982).

Quando as linhagens são comparadas, os machos da linhagem R1 apresentam os maiores valores para machos virgens e com três dias de acasalamento, e a linhagem CP os maiores valores com

acasalamento permanente. Entre as fêmeas, a linhagem RI obteve o maior valor na condição de fêmeas virgens e a linhagem CP com três dias de acasalamento e com acasalamento permanente, indicando que nas condições observadas em uma população natural, onde os acasalamentos devem ser frequentes, a linhagem CP obteve as maiores médias de longevidade, além do fato das médias de longevidade terem sido mais estáveis nesta linhagem, pois além da longevidade das fêmeas não ter sido afetada pela atividade sexual, a dos machos foi pouco afetada, evidenciando que a atividade sexual afetou mais as linhagens do que o sexo.

Isto pode ser uma evidência de que a seleção natural tenha atuado nesta população favorecendo indivíduos maiores e mais longevos, pois tanto as fêmeas quanto os machos da linhagem CP apresentaram asas maiores do que as da linhagem CG. Também CARARETO & MOURÃO (1988) observaram que as pupas da linhagem CP apresentaram médias de comprimento maiores do que às observadas nas linhagens provenientes de São José do Rio Preto.

TANTAWY (1961) observou que uma diminuição no tamanho do corpo levou a uma proporcional redução na longevidade em *D. pseudoobscura*.

TANTAWY & RAKHA (1964) observaram uma correlação genética positiva entre o comprimento da asa e a longevidade em *D. melanogaster* e *D. simulans* com valores de 0,40 e 0,52 respectivamente, indicando que em ambas espécies, moscas com maiores asas vivem mais do que moscas com menores asas.

ROSE, DOREY, COYLE & SERVICE (1984), trabalhando com *D. melanogaster*, observaram uma redução no peso do ovário das fêmeas jovens em moscas de população com senescência retardada, sem modificação do peso do corpo, sustentando o conceito de troca entre esforço reprodutivo e longevidade. Este fato indica que linhagens com mesmo tamanho médio e diferentes fecundidades podem apresentar longevidades diferentes.

Os valores negativos observados na regressão dos caracteres morfométricos sobre o tempo de desenvolvimento (ovo-pupa e ovo-imago) indicando que indivíduos com menos tempo de desenvolvimento são maiores, sustentam a correlação entre tamanho e longevidade pois, LUCKINBILL et alii. (1984) e GIESEL et alii. (1982b) observaram que moscas com tempo de desenvolvimento menor são mais longevas, e sugerem evidências de que a seleção natural tenha atuado por meio da temperatura em diferentes direções nas populações de origem, como pode ter acontecido nas linhagens CG, CP e Ri.

BURCOMBE & HOLLINGSWORTH (1970) observaram em *D. melanogaster* que moscas criadas em baixas temperaturas apresentam menor velocidade de desenvolvimento (maior tempo de desenvolvimento), são maiores e mais longevas em uma série de temperaturas, do que aquelas criadas em altas temperaturas, e atribuíram às condições do ambiente das larvas a expressão dos genes que controlam a longevidade do adulto. CLARE & LUCKINBILL (1984) sugerem que os genes de longevidade, como outros genes, são afetados por compõen-

tes ambientais, no caso, as condições de desenvolvimento. YONEMURA, MOTOYAMA & HASEKURA (1989) sugerem que uma possível explicação seria um gene de controle da longevidade que atuaria pleiotropicamente sobre a velocidade do desenvolvimento em *D. melanogaster*.

ECONOMOS & LINTS (1986) observaram que a longevidade de machos e fêmeas virgens de *D. melanogaster* é a mesma quando criadas dentro da faixa de 18 a 29°C, além destes limites a longevidade diminui rápida e linearmente com a temperatura em direção às temperaturas extremas viáveis 12 e 32,5°C, e sugerem que dentro deste intervalo, os efeitos da temperatura durante o desenvolvimento sobre a fisiologia do adulto são compensados de forma a manter a longevidade constante.

PRAWIRODISASTRO & BENJAMIN (1979) estudando a longevidade de *M. scalaris* em três temperaturas, 15°C, 20°C, e 25°C, de moscas criadas a 25°C, observaram uma longevidade significativamente maior na temperatura de 15°C do que nas demais temperaturas, tal como MURPHY et alii. (1983) em *D. simulans*. Embora a longevidade das moscas mantidas a 15°C por PRAWIRODISASTRO & BENJAMIN (1979) tivesse sido maior, a fecundidade das fêmeas foi significativamente reduzida em comparação com a das temperaturas mais elevadas, tal como foi observado por HIRAIZUMI & CROW (1960) com os diferentes genótipos de *D. melanogaster* e com o tratamento VIRG quando comparado com o 3DAC.

EXPERIMENTO III. HERDABILIDADE, CORRELAÇÕES e REGRESSÃO

III.a. MATERIAL E MÉTODOS

Para este experimento foi utilizada a Linhagem Geográfica Itatiaia (IT) descrita no experimento I e foi conduzido no Laboratório de Criação de Insetos de Interesse Médico-Veterinário da Área de Parasitologia do Departamento de Biologia Animal do Instituto de Biologia da UFRRJ no período de agosto a outubro de 1990.

As moscas foram mantidas em uma câmara climatizada a 27°C, 60% \pm 10 U.R. e fotofase de 16 horas.

O experimento consistiu de um grupo de famílias de meio-irmãos contendo irmãos perfeitos, onde foi feita uma análise da variância e covariância.

Foram utilizados 20 machos e 100 fêmeas virgens. Cada macho foi acasalado com 5 fêmeas durante dois dias, em tubos de cultura de 50ml (7X3cm) com 10g de ração (para camundongos) umidecida.

Na análise foram utilizadas as descendências de todos os machos (10) que produziram descendência (mais de um descendente em um dos sexos) com duas ou mais fêmeas. Após os dois dias de acasalamento as fêmeas foram separadas e transferidas individualmente para um tubo contendo 10g de ração umidecida, permanecendo no tubo por 24 horas. Após este período, as fêmeas foram descartadas e o tubo foi observado diariamente, sempre no período

da manhã para acompanhamento do tempo de desenvolvimento. A cada período de observação, as pupas encontradas eram removidas com um pincel umidecido e transferidas para um tubo de vidro com roldana de algodão e identificado pelo pai, mãe e dia de pupação, considerando-se o dia de postura o dia no qual as fêmeas foram colocadas isoladamente nos tubos com ração.

A cada dia de pupação, duas pupas grandes (fêmeas), duas pupas pequenas (machos) e duas pupas médias, quando ocorriam, tinham seu comprimento (CP) na direção antero-posterior e sua largura (LP) (maior extensão entre os bordos) medidos por meio de um microscópio estereoscópico com ocular graduada e posteriormente transferida para um tubo, individualmente, e identificadas de acordo como descrito acima. As demais pupas eram mantidas no tubo descrito. Tanto as pupas individualizadas quanto aquelas mantidas em grupo, eram observadas diariamente para registro da data de emergência dos adultos. Desta forma, todos os descendentes tiveram seu tempo de desenvolvimento Ovo-Pupa (OP), Pupa-Imago (PI) e Ovo-Imago (OI) identificado por sexo, mãe e pai.

Após a emergência de cada pupa individualizada, o adulto era morto com eter. E tanto sua asa esquerda (cf. Experimento 1) quanto sua tibia posterior esquerda (SIGURJÓNSDÓTTIR, 1984) eram retiradas, colocadas sobre uma lâmina com lâminula e medidos com auxílio de um microscópio estereoscópico com ocular graduada. Somente nos casos em que a asa ou a tibia esquerdas eram danificadas, é que a outra asa ou a tibia eram utilizadas na medição.

Da asa foram registradas as distâncias entre as veias n e m , representando o comprimento (CA) e r_n e m_A representando a largura (LA), e da tibia o seu comprimento (CT).

Os dados deste experimento foram subdivididos em dois grupos. O primeiro formado pelas três variáveis do tempo de desenvolvimento OP, PI e OI constituído por 672 machos e 671 fêmeas, e o segundo formado pelas cinco variáveis morfométricas CP, LP, CA, LA e CT constituído por 114 machos e 129 fêmeas (Apêndice III).

Para fins de análise os dados dos caracteres morfométricos foram transformados em milímetros ($\times 10$).

Por não apresentarem distribuição normal, as variáveis do primeiro grupo foram analisadas por meio do Teste do Qui-Quadrado em Tabelas de Contingência e foram utilizadas como variáveis independentes da Análise da Regressão (Modelo I) para as variáveis morfométricas do segundo grupo que foram consideradas como variáveis dependentes, a fim de avaliar-se o grau de correspondência entre o tempo de desenvolvimento e o tamanho do corpo.

As variáveis do segundo grupo foram analisadas por meio da herdabilidade e das correlações genética e fenotípica. O Modelo Matemático que define este experimento é o seguinte:

$$Y_{ijk} = M + p_i + m_{ij} + r_{ijk}$$

onde

Y_{ijk} = valor do descendente de ordem k , pertencente

\hat{M} = a mãe de ordem j acasalada com o pai de ordem i

p_{ij} = efeito do pai i

m_{ij} = efeito da mãe j acasalada com o pai i

ϵ_{ijk} = erro associado a cada observação k da mãe j acasalada com o pai i

Tratando-se de um Experimento sob Delineamento Inteiramente Casualizado com Classificação Hierárquica, as Somas do Quadrados (e as Somas dos Produtos) para a Análise da Variância (e Covariância) foram calculadas de acordo com as seguintes fórmulas:

$$SQ_{entre_pais} = 1/JK \sum_i Y_{i..}^2 - \frac{\sum_i Y_{i..}}{JK}^2$$

$$SQ_{entre_m\ddot{a}es} = 1/k \sum_j Y_{..j}^2 - \frac{1/JK \sum_i Y_{i..}^2}{JK}$$

$$SQ_{entre_dentes} = \sum_{ijk} Y_{ijk}^2 - \frac{1/K \sum_j Y_{..j}^2}{JK}$$

Considerando-se o experimento dentro do Modelo tipo II onde apenas a Média tem efeito fixo, tendo os demais componentes efeito aleatório, temos:

$$E(M) = M$$

$$E(\epsilon_{ijk}) = 0$$

$$E(m_{ij}) = 0$$

$$E(p_{ij}) = 0$$

$$E(r^2_{ijk}) = \sigma^2_r$$

$$E(m^2_{ij}) = \sigma^2_{m/p}$$

$$E(p^2_i) = \sigma^2_p$$

e o Quadro de Análise de Varância (e Covariância) e dos Componentes da Variância (e Covariância) o seguinte:

Fonte de Variação	GL	QM*	EQM**
entre pais	p	$QM_p = V_p$	$\sigma^2_R + K_2\sigma^2_M + K_3\sigma^2_p$
entre mães			
dentro de pai	m	$QM_M = V_M$	$\sigma^2_R + K_1\sigma^2_M$
entre desc.			
dentro de			
mãe e pai	r	$QM_R = V_R$	σ^2_R

* e ** equivalem a PM e EPM, respectivamente no Quadro de Análise da Covariância, substituindo a σ^2 pela C (Covariância).

onde $p = I - i$

$$m = \sum_i (n_i - 1)$$

$$r = N - \sum_i n_i$$

n_i = número de mães acasaladas com o pai i ($i=1, \dots, I$)

n_{ij} = número de filhos produzidos pela mãe j ($j=1, \dots, J$)
acasalada com o pai i

N = número total de filhos

$$N = \sum_{i,j} n_{ij}$$

$$N_i = \sum_j n_{ij}$$

$$K_1 = N - \sum_{i,j} (\sum n^2_{i,j}/N_i)/m$$

$$K_2 = (\sum_{i,j} (\sum n^2_{i,j}/N_i) - \sum_{i,j} n^2_{i,j}/N)/\phi$$

$$K_3 = (N - n^2_{i,j}/N)/p$$

sendo K_1 , K_2 e K_3 constantes utilizadas em experimentos não balanceados BECKER (1975), KEMPTHORNE (1973) e SILVA (1982).

Neste modelo a variância fenotípica (σ^2_{CFP}) é igual a:

$$\sigma^2_{CFP} = \sigma^2_{CPD} + \sigma^2_{CMH} + \sigma^2_{CRD}$$

As herdabilidades foram estimadas como sendo $n^2 = 4t_M$ (t =correlação intraclass entre Meio-Irmãos) onde $t_M = \sigma^2_{CPD}/\sigma^2_{CFP}$.

O erro padrão das estimativas de herdabilidade foi obtido de acordo com SILVA (1982) da forma que se segue:

$$\text{Var}(\sigma^2_{CPD}) = 2CK^2_1[V^2_p/(p+2)] + K^2_2[V^2_M/(m+2)] + (K_2 - K_1)^2[V^2_R/(r+2)] / (K^2_1K^2_2)$$

$$\text{Var}(\sigma^2_{CMH}) = 2C[V^2_M/(m+2)] + [V^2_R/(r+2)] / K^2_1$$

$$\text{Var}(\sigma^2_{CRD}) = 2V^2_R/(r+2)$$

$$\text{Cov}(\sigma^2_{CRD}, \sigma^2_{CMH}) = -\text{Var}(\sigma^2_{CRD})/K_1$$

$$\text{Cov}(\sigma^2_{CRD}, \sigma^2_{CPD}) = \text{Var}(\sigma^2_{CRD})(K_2 - K_1)/(K_1K_2)$$

$$\text{Cov}(\sigma^2_{CMH}, \sigma^2_{CPD}) = [\text{Var}(\sigma^2_{CRD}) - K_1K_2 \text{Var}(\sigma^2_{CMH})] / (K_1K_2)$$

$$A = \text{Var}(\sigma^2_{CRD}) + \text{Var}(\sigma^2_{CMH}) + 2\text{Cov}(\sigma^2_{CRD}, \sigma^2_{CMH})$$

$$B = -2\sigma^2_{CPD}(\sigma^2_{CRD} + \sigma^2_{CMH})[\text{Cov}(\sigma^2_{CRD}, \sigma^2_{CPD}) + \text{Cov}(\sigma^2_{CMH}, \sigma^2_{CPD})]$$

$$\text{Var}(h^2) = 16[(\sigma^2_{CRD} + \sigma^2_{CMH})^2 \text{Var}(\sigma^2_{CPD}) + (\sigma^2_{CPD})^2(A+B)] / (\sigma^2_{CPD})^4$$

$$\text{EP}(h^2) = [\text{Var}(h^2)]^{1/2}$$

A significância estatística da herdabilidade foi determinada pelo teste t e pelo teste F (o teste F para o quadrado médio de país, quando significativo, indica que a variância entre países é diferente de zero, e consequentemente, a variância aditiva que é igual a quatro vezes a variância entre países também o é).

Para o cálculo da estimativa da Correlação Genética foi empregada a fórmula:

$$r_A = C_{PXY} / [\sigma^2_{Px} \cdot \sigma^2_{Py}]^{0,5};$$

para o cálculo do Erro Padrão da estimativa da Correlação Genética, a fórmula:

$$EP(r_A) = [1 - r_A^2] / 1,414 \cdot [EP(h_{Mx}^2)EP(h_{Fx}^2)]^{0,5} \times [h_{Mx}^2 h_{Fx}^2]^{0,25}$$

(FALCONER, 1975),

e para comparação dos coeficientes de correlação entre machos e fêmeas, a fórmula:

$$Z = Z_1 - Z_2 / \sigma_{Z_1 - Z_2} \quad (\text{BEIGUELMAN, 1988 e ZAR, 1974}).$$

III.b. RESULTADOS

O Quadro 3.1 apresenta a frequência de machos e fêmeas para cada tempo de desenvolvimento OP e, dentro destes, a frequência para cada tempo de desenvolvimento PI. O Teste do Qui-quadrado para as frequências de machos e fêmeas em cada tempo de desenvolvimento OP com 4 graus de liberdade foi de 313,463 ($P<0,001$). A duração média do tempo de desenvolvimento OP foi de 4,97 dias ($s = 0,59$) entre os machos tendo 70,4% com 5 dias, 17,3% com 4 dias e 10,7% com 6 dias, totalizando 88,4% dos ma-

Quadro 3.1. Frequência de machos e fêmeas em cada tempo de desenvolvimento OP e PI com percentagens dentro de cada subtotal (%)^a e dentro do total de cada sexo (%)^b.

OP	PI	M	(%) ^a	(%) ^b	F	(%) ^a	(%) ^b	Subtotal	%
4	9	97	83,6	14,4	1	100,0	0,1	98	7,3
	10	19	16,4	2,8	0	0,0	0,0	19	1,4
Subtotal			116	17,3	1		0,1	117	8,7
5	8	69	14,6	10,3	30	9,3	4,5	99	7,4
	9	387	81,8	57,6	282	87,3	42,0	669	49,8
	10	17	3,6	2,5	9	2,8	1,3	26	1,9
	11	0	0,0	0,0	2	0,6	0,3	2	0,1
Subtotal			473	70,4	323		48,1	796	59,3
6	8	21	29,2	3,1	40	17,9	6,0	61	4,5
	9	46	63,9	6,8	171	76,7	25,5	217	16,2
	10	5	6,9	0,7	12	5,4	1,8	17	1,3
Subtotal			72	10,7	223		33,2	295	22,0
7	8	8	72,7	1,2	65	57,0	9,7	73	5,4
	9	3	27,3	0,4	36	31,6	5,4	39	2,9
	10	0	0,0	0,0	13	11,4	1,9	13	1,0
Subtotal			11	1,6	114		17,2	125	9,3
8	9	0	0,0	0,0	3	30,0	0,4	3	0,2
	10	0	0,0	0,0	5	50,0	0,7	5	0,4
	9	0	0,0	0,0	2	20,0	0,3	2	0,1
Subtotal			0	0,0	10		1,5	10	0,7
Total		672		100	671		99,9	1343	100,0

chos, enquanto que entre as fêmeas a duração média foi de 5,72 dias ($s = 0,81$) tendo 48,1% com 5 dias, 33,2% com 6 dias e 17,0% com 7 dias, totalizando 98,4% das fêmeas.

O Quadro 3.2 apresenta a frequência de machos e fêmeas para cada tempo de desenvolvimento PI e, dentro destes, a frequência para cada tempo de desenvolvimento OP. O Teste do Qui-quadrado para as frequências de machos e fêmeas em cada tempo de desenvolvimento PI com 2 graus de liberdade foi de 7,279 ($P = 0,026$). Para o tempo de desenvolvimento PI, a duração média foi de 8,92 dias ($s = 0,45$) para os machos, com 79,3% apresentando duração de 9 dias e 14,6% com 8 dias, totalizando 93,9% dos machos enquanto entre as fêmeas a duração média foi de 8,86 dias ($s = 0,50$) com 73,8% tendo 9 dias e 20,1% com 8 dias de duração, totalizando 93,9% das fêmeas.

Para o tempo de desenvolvimento OI (OP+PI) o Teste do Qui-quadrado com 4 graus de liberdade foi de 259,295 ($P < 0,001$). A média observada foi de 13,88 dias ($s = 0,62$) com 57,6% dos machos apresentando 14 dias (5+9), 14,4% com 13 dias (4+9), 10,3% com 13 dias (5+8) e 6,85% com 14 dias (6+8), totalizando 89,1% dos machos. As fêmeas apresentaram média de 14,58 dias ($s=0,87$) com 42,0% apresentando 14 dias (5+9), 25,5% com 15 dias (6+9), 9,7% com 15 dias (7+8) e 6,0% com 14 dias (6+8),totalizando 83,2% das fêmeas.

Quadro 3.2. Frequência de machos e fêmeas em cada tempo de desenvolvimento PI e GP com percentagens dentro de cada subtotal (%)^a e dentro do total (%)^b de cada sexo.

PI	GP	M	(%) ^a	(%) ^b	F	(%) ^a	(%) ^b	Subtotal	%
8	5	69	70,4	10,3	30	22,2	4,5	99	7,4
	6	21	21,4	3,1	40	29,6	6,0	61	4,5
	7	8	8,2	1,2	65	48,1	9,7	73	5,4
Subtotal		98		14,6	135		20,1	233	17,3
9	4	97	18,2	14,4	1	0,2	0,1	98	7,3
	5	387	72,6	57,6	282	57,0	42,0	669	49,8
	6	46	8,6	6,8	171	34,5	25,5	217	16,2
	7	3	0,6	0,4	41	8,3	6,1	44	3,3
Subtotal		533		79,3	495		73,8	1028	76,5
10	4	19	46,3	2,8	0	0,0	0,0	19	1,4
	5	17	41,5	2,5	11	26,8	1,6	27	2,0
	6	5	12,2	0,7	12	29,3	1,8	17	1,3
	7	0	0,0	0,0	18	43,9	2,7	18	1,3
Subtotal		41		6,1	41		5,8	81	6,0
Total		672		100,0	671		99,7	1343	99,9

O Quadro 3.3 apresenta as médias (\bar{x}), os desvios padrão (s), os erros padrão das médias (ep), os coeficientes de variação (cv%), as herdabilidades (h^2) e os erros padrão das herdabilidades (ep_{h^2}) dos caracteres morfométricos. A comparação entre sexos pela Análise da Variância e pela Razão das Variâncias resultou, nos dois testes, valores de F significativos a 0,001 de probabilidade nos cinco caracteres. Os machos apresentaram médias 18% a 28% menores que as das fêmeas.

Quadro 3.3. Médias (m), desvios padrão (s), erros padrão das médias (ep), coeficientes de variação (cv%), estimativas das herdabilidades (h^2) e erros padrão das estimativas das herdabilidades (ep_{h^2}) dos caracteres morfométricos: CP (comprimento da pupa), LP (largura da pupa), CA (comprimento da asa), LA (largura da asa) e CT (comprimento da tibia).

		M	S	EP	CV%	h^2	ep_{h^2}
CP	M	33,21	1,34	0,12	4,0	0,40	0,40
	F	40,72	1,96	0,17	4,8	0,41	0,37
LP	M	14,23	0,65	0,06	4,6	0,87*	0,42
	F	18,43	1,00	0,09	5,4	0,72	0,42
CA	M	14,93	0,57	0,05	3,8	0,41	0,37
	F	20,79	1,01	0,09	4,9	0,45	0,41
LA	M	7,60	0,28	0,03	3,0	0,45	0,38
	F	10,27	0,47	0,04	4,6	0,54	0,36
CT	M	7,50	0,36	0,03	4,8	0,49	0,31
	F	9,81	0,60	0,05	6,1	0,48	0,38

Para as pupas, a média e o erro padrão do comprimento foi de $33,21 \pm 0,12$ para machos e $40,72 \pm 0,17$ para fêmeas e da largura foi de $14,23 \pm 0,06$ para machos e $18,43 \pm 0,09$ para fêmeas, resultando que as pupas dos machos foram em média 18% menores e 23% mais estreitas que as das fêmeas.

Para as asas, a média e o erro padrão do comprimento foi de $14,93 \pm 0,05$ nos machos e $20,79 \pm 0,09$ nas fêmeas e da largura foi de $7,60 \pm 0,03$ nos machos e $10,27 \pm 0,04$ nas fêmeas, resul-

tando em asas de machos 28% menores e 26% mais estreitas que a das fêmeas.

A média do comprimento da tíbia dos machos foi de $7,50 \pm 0,05$, 24% menor que a das fêmeas de $9,81 \pm 0,05$.

Para os valores da herdabilidade, com exceção de LP, (significativo a 5% nos machos), os caracteres apresentaram valores semelhantes entre sexos, variando entre 0,40 e 0,54.

Para as pupas, o valor de h^2 e do erro padrão de h^2 no caráter CP foi de $0,40 \pm 0,40$ para machos e $0,41 \pm 0,37$ para fêmeas e no caráter LP foi de $0,87 \pm 0,42$ para machos e $0,72 \pm 0,42$ para fêmeas.

Para o tamanho da asa, no caráter CA o valor foi de $0,41 \pm 0,37$ para machos e $0,45 \pm 0,41$ para fêmeas. No caráter LA foi de $0,45 \pm 0,38$ para machos e $0,54 \pm 0,36$ para fêmeas.

No comprimento da tíbia o valor da herdabilidade e do erro padrão da herdabilidade foi de $0,49 \pm 0,31$ para machos e $0,48 \pm 0,38$ para fêmeas.

O Quadro 3.4 apresenta as correlações fenotípicas e estimativas das correlações genéticas com os respectivos erros padrão observados entre os caracteres morfométricos. Com exceção da correlação fenotípica entre os caracteres LP e CT, tanto para as demais correlações fenotípicas quanto para as correlações genéticas, não foram observadas diferenças significativas entre machos e fêmeas.

Quadro 3.4. Estimativas das correlações fenotípicas e das correlações genéticas e respectivos erros padrão observados entre os caracteres morfométricos.

Fenotípica				
	CP	LP	CA	LA
CT M	,34(,09)***	,15(,09)NS	,76(,06)***	,65(,07)***
F	,40(,08)***	,50(,08)***	,75(,06)***	,74(,06)***
Genética				
LA M	,46(,08)***	,37(,09)***	,75(,06)***	,80(,21)**
F	,52(,08)***	,53(,08)***	,82(,05)***	,75(,23)**
CA M	,53(,08)***	,38(,09)***		,91(,15)*** ,72(,24)**
F	,59(,07)***	,53(,08)***		,96(,15)*** ,82(,20)**
LP M	,42(,09)***		,81(,20)** ,58(,29)NS	,36(,33)NS
F	,57(,07)***		,76(,23)** ,76(,23)**	,48(,31)NS
CP M		,43(,32)NS	,69(,25)* ,64(,27)**	,36(,33)NS
F		,74(,24)*	,64(,27)** ,75(,24)*	,26(,34)NS

Para as correlações fenotípicas, com exceção da correlação entre os caracteres LP e CT nos machos ($P > 0,05$), todas as demais foram significativamente diferentes de zero ($P < 0,001$) tanto nos machos quanto nas fêmeas. Com exceção da correlação entre CA e CT, 0,76 nos machos e 0,75 nas fêmeas, todas as demais apresentaram valores superiores para as fêmeas. Os caracteres CA, LA e CT apresentaram entre si, tanto nos machos quanto nas fêmeas, valores entre 0,65 e 0,82, maiores que os demais, que variaram entre 0,15 e 0,59.

Para as estimativas das correlações genéticas, tanto para machos quanto para fêmeas, a correlação entre os caracteres CA e LA foi altamente significativa ($P<0,001$) enquanto as correlações dos caracteres de pupa, comprimento e largura, com o comprimento da tibia foram não significativas a nível de 5%. Entre os machos as correlações foram significativas entre os caracteres LP e CA, entre LA e CT ($P<0,01$), entre CP e CA e entre CA e CT ($P<0,05$) e não significativas entre os caracteres CP e LP e entre LP e LA. Entre as fêmeas todas as demais correlações foram significativas ($P<0,01$) entre os caracteres CA e CT, e ($P<0,05$) entre os caracteres CP e LP, entre CP e CA, entre CP e LA, entre LP e CA, entre LP e LA e entre LA e CT.

O Quadro 3.5 apresenta as equações de regressão linear (figuras 1 a 5), das variáveis morfométricas sobre as variáveis do tempo de desenvolvimento com os respectivos erros padrão e coeficientes de determinação. Os valores mostram diferentes relações, nos machos e nas fêmeas, entre o tempo de desenvolvimento e as variáveis morfométricas. Nos machos, com exceção do caráter LP, cujos coeficientes de regressão sobre os tempos de desenvolvimento OP e OI, foram altamente significativos ($P<0,001$), todos os valores foram baixos ou não significativos. Nas fêmeas, enquanto os caracteres da pupa apresentaram valores não significativos, os valores dos caracteres do adulto foram altamente significativos ($P<0,001$) considerandose os tempos de desenvolvimento OP e OI, bem como no caráter CT para o tempo de desenvolvimento PI.

Quadro 3.5. Equações de Regressão Linear das variáveis morfométricas sobre as variáveis do tempo de desenvolvimento com os respectivos erros padrão e coeficientes de determinação.

X	Y	Machos				Fêmeas			
		a	b	s _b	r ²	a	b	s _b	r ²
OP	CP	35,461-0,433*	±0,177	0,051		41,964-0,207**	±0,183	0,010	
LP		16,378-0,413***	±0,076	0,196		19,816-0,230**	±0,091	0,048	
CA		15,460-0,102**	±0,076	0,016		23,432-0,438***	±0,087	0,168	
LA		7,835-0,046**	±0,037	0,013		11,313-0,174***	±0,041	0,122	
CT		7,559-0,012**	±0,049	0,001		11,509-0,282***	±0,051	0,196	
PI	CP	30,684+0,279**	±0,264	0,010		38,808+0,216**	±0,355	0,003	
LP		12,878+0,149**	±0,128	0,012		17,830+0,067**	±0,181	0,001	
CA		17,097-0,240*	±0,110	0,102		24,232-0,388*	±0,180	0,035	
LA		8,223-0,069**	±0,055	0,014		12,137-0,211*	±0,083	0,048	
CT		9,316-0,201**	±0,069	0,070		13,396-0,404***	±0,103	0,108	
OI	CP	38,132-0,345**	±0,191	0,028		42,485-0,119**	±0,164	0,004	
LP		19,815-0,392***	±0,086	0,154		20,944-0,169*	±0,082	0,032	
CA		18,422-0,245**	±0,078	0,080		27,214-0,431***	±0,076	0,204	
LA		8,870-0,089*	±0,039	0,044		12,995-0,183***	±0,036	0,170	
CT		9,227-0,121*	±0,051	0,048		14,434-0,311***	±0,042	0,299	

III.c. DISCUSSÃO

O tempo de desenvolvimento apresentou uma importância maior no inseto adulto do que nas pupas, onde somente a largura da pupa dos machos apresentou valores significativos em relação ao tempo de desenvolvimento ovo-pupa e ovo-imago.

Com respeito aos caracteres do adulto, as fêmeas foram mais afetadas pelo tempo de desenvolvimento do que os machos, pois, sete dos nove valores da regressão foram significativos, enquanto nos machos, apenas dois valores foram significativos, além, destes valores terem sido acompanhados por coeficientes de determinação entre 0,10 e 0,30.

O dimorfismo sexual de tamanho esperado de pupas e imágens de *M. scalaris* mostra que as pupas de macho são 18% menores e 23% mais estreitas do que as de fêmeas, resultados comparáveis aos observados por CARARETO & MOURÃO (1988) que observaram pupas 14-20% menores e 15-20% mais estreitas em quatro linhagens provenientes de três localidades diferentes. Enquanto nos adultos, os machos têm asas 28% menores e 26% mais estreitas além das tibias serem 24% menores do que a das fêmeas.

COWLEY et alii. (1986) sugerem uma causa ecológica de dimorfismo sexual no tamanho do corpo em *D. melanogaster*, pelo fato das fêmeas serem maiores e produzirem gametas que necessitam de um investimento energético maior do que o necessário para a produção dos gametas masculinos.

Em *M. scalaris*, esta causa pode ser invocada pois as fêmeas

meas apresentaram duração do tempo de desenvolvimento OP, 18 horas maior do que a dos machos, possibilitando maior incorporação de alimento na fase larval do que os machos, enquanto os machos apresentaram duração do tempo de desenvolvimento PI, 2 horas maior do que o das fêmeas, possibilitando maior consumo do alimento incorporado pela larva. BAKKER (1959) observou em *D. melanogaster* que durante o estágio pupal ocorria uma pequena diminuição no peso seco, presumivelmente causada pelo metabolismo e sugeriu que a proporção de alimento incorporado no corpo adulto, precisa ser maior nas fêmeas. Todavia, a validade desta causa restringe-se à comparação entre sexos, uma vez que a regressão dos caracteres morfológicos sobre o tempo de desenvolvimento, quando foi significativa, produziu valores negativos, sugerindo que indivíduos maiores apresentaram menores tempos de desenvolvimento.

BAKKER (1959) e ROBERTSON (1963) indicaram que a larva precisa crescer até um tamanho mínimo (estágio crítico no início do terceiro estágio) antes de completar o desenvolvimento e empupar. Para alcançar aquele tamanho em dietas subótimas, o período de crescimento é estendido. Se o suprimento alimentar permanece inadequado no estágio pós-crítico, ocorre redução no tamanho do adulto.

BAKKER (1959) e ROBERTSON (1963) indicam que o intervalo de tempo entre o estágio crítico e a pupação não é influenciado pelo alimento disponível.

ROBERTSON (1964) indica que o crescimento larval tem dois estágios, o crescimento exponencial potencial até um tamanho crítico no início do terceiro estágio quando a larva ganha capacidade de empurar, mesmo se é privada de alimento, seguido pelo estágio entre este e a pupação, um período de duração que não é influenciado pela variação alimentar.

ROBERTSON (1964) indica que mudanças no tamanho correlacionadas com a duração do período larval foram atribuídas a um maior período de crescimento até o tamanho crítico, enquanto mudanças não correlacionadas foram atribuídas à variação na última fase após a duração do período larval ter sido determinada.

BARKER & PODGER (1970) observaram que nas garrafas de cultura com fermento fresco, o período de desenvolvimento foi menor e o peso médio do corpo foi maior do que em densidades mais baixas sem fermento. Estas observações junto com a relação negativa entre o período de desenvolvimento e peso do corpo, sugerem que em uma absoluta escassez de nutrientes essenciais, pode ter havido uma relativa deficiência de alimento para que a larva tenha gasto mais tempo procurando alimento e levasse muito tempo para crescer a um tamanho mínimo para pupação.

BARKER & PODGER (1970) encontraram em *D. melanogaster* e *D. simulans* em diferentes densidades larvais, correlação negativa entre tempo de desenvolvimento e peso do corpo.

ANDERSON (1966) observou em *D. pseudoobscura* que as diferenças no tamanho do corpo eram acompanhadas por diferenças no

tempo de desenvolvimento ovo-adulto, com as moscas maiores apresentando desenvolvimento mais rápido.

HEGMANN & DINGLE (1982) encontraram em *Oncopeltus fasciatus* Dalla (Hemiptera:Lygaeidae) valores de -0,55 e -0,56 para a correlação genética do tempo de desenvolvimento com o comprimento da asa e do corpo, respectivamente, sugerindo que um tamanho limite controla a emergência do adulto e que este limite varia entre famílias na relação direta do tempo de desenvolvimento.

TANTAWY & EL-HELW (1970) observaram correlação fenotípica negativa entre o período larval e comprimento do tórax e correlação fenotípica positiva entre período pupal e comprimento do tórax em *D. melanogaster*, com a duração do estágio larval, o período de crescimento, apresentando menor herdabilidade e maior variação que a duração do período pupal tal como ocorre em *M. scalaris*. É razoável portanto admitir, que a seleção natural tenha favorecido desenvolvimento larval rápido e sua duração mostre herdabilidade baixa em todas as populações, e que a seleção para período curto fracasse.

DINGLE, EVANS & PALMER (1988), por meio de seleção sobre o comprimento de asa em *O. fasciatus*, observaram atraso no tempo de desenvolvimento na linhagem para asas curtas com resultado ambíguo na linhagem para asas longas.

LEWONTIN (1965) sugeriu que, em geral, o número de unidades de tempo necessário equivalente a uma quantidade de aumento na fertilidade total é menor quando a fertilidade já é alta e o

tempo curto, ao passo que mudanças maiores no tempo são necessárias quando a fertilidade é baixa e o tempo longo e que a seleção encurtou o tempo de desenvolvimento em *D. melanogaster*.

BIRCH, DOBZANSKY, ELLIOTT & LEWONTIN (1963) em *D. serrata* observaram grandes diferenças na fecundidade e longevidade entre raças geográficas, ao passo que não encontraram diferenças no tempo de desenvolvimento. Embora GUPTA & LEWONTIN (1982) estudando populações de *D. pseudoobscura* tenham encontrado efeito de interação genótipo-ambiente no tempo de desenvolvimento ovo-imago, indicando que um genótipo com menor tempo de desenvolvimento apresentou maior tempo de desenvolvimento em outro ambiente quando comparado com outro genótipo.

A variação fenotípica de caracteres morfológicos entre indivíduos e populações de espécies de *Drosophila* têm apresentado um substancial componente genético tanto na natureza (COYNE & BEECHAM, 1987; ROBERTSON, 1987 e TANTAWY, 1964) quanto no laboratório (COWLEY & ATCHLEY, 1988; COWLEY et alii., 1986; TANTAWY & EL-HELW, 1970; TANTAWY, 1964; TANTAWY, MALLAH & TEWFIK, 1964 e TANTAWY & RAKHA, 1964).

Neste experimento embora as estimativas das herdabilidades observadas estejam compreendidas no intervalo 0,40 - 0,54, com exceção do caráter largura da pupa (0,87 para machos e 0,72 para fêmeas), valores considerados altos, os erros padrão destas estimativas foram muito elevados, como esperado, o que pode ter ocorrido devido ao número consideravelmente pequeno de indivíduos

medidos ou ao delineamento experimental não balanceado que utiliza um procedimento que fornece uma variância aproximada para a estimativa do erro padrão.

As estimativas das correlações genéticas e fenotípicas entre os caracteres do adulto, tanto nos machos quanto nas fêmeas, apresentam valores que correspondem àqueles observados na literatura para caracteres morfológicos em *Drosophila* (TANTAWY et alii., 1964; TANTAWY & RAKHA, 1964; TANTAWY & EL-HELW, 1966 e TANTAWY & TAYEL, 1970). Todavia, as estimativas das correlações genéticas entre os caracteres da pupa e do adulto e entre o comprimento e a largura da pupa, produziram resultados confusos, que não apontam qualquer direção, provavelmente decorrentes dos resultados obtidos nas estimativas das herdabilidades, indicando que um experimento com maior número de indivíduos, forneça uma estimativa mais adequada das herdabilidades e correlações entre caracteres. A forma de amostragem das pupas deve ter influenciado muito nos valores, pois foram escolhidas quando ocorreram, duas pupas de cada tamanho (pequenas, médias e grandes) para cada dia de pupação. Embora este procedimento seja adequado para investigar a regressão dos caracteres morfológicos de tamanho sobre o tempo de desenvolvimento, não foi para obter tais estimativas.

CONCLUSÕES

M. scalaris exibe um dimorfismo sexual de tamanho e sobrevivência, com as fêmeas sendo acentuadamente maiores e mais longevas que os machos.

As populações naturais de *M. scalaris* exibem variação fenotípica no tamanho da asa, com uma relação inversa entre o tamanho e a temperatura local.

O padrão de dimorfismo sexual varia entre as populações. Tendo sido observada interação sexo-linhagem geográfica no dimorfismo sexual do tamanho da asa.

Machos e fêmeas virgens são mais longevos do que acasalados.

A atividade sexual afeta diferentemente os sexos e as linhagens geográficas. Moscas maiores, de locais mais frios, são menos afetados pela atividade sexual do que moscas menores, de locais mais quentes. Alguma atividade sexual pode ser benéfica para os machos mas não para as fêmeas.

Não observamos diferenças entre sexos nas correspondentes variâncias genéticas aditivas. Em geral, o padrão da covariância fenotípica ocorre no mesmo sentido da covariância genética aditiva nos dois sexos.

Nos dois性os há significativa correlação genética aditiva entre o comprimento e a largura da asa.

Na regressão dos caracteres morfométricos sobre o tempo de desenvolvimento, o sentido da regressão é determinado pelo tempo de desenvolvimento ovo-pupa.

As fêmeas apresentam desenvolvimento larval mais lento do que os machos e são mais afetadas pelo tempo de desenvolvimento, com os caracteres do adulto sofrendo maior influência do que os caracteres da pupa.

RESUMO

Megaselia scalaris Loew é um pequeno díptero da família Phoridae, que apresenta ampla distribuição geográfica e cujas larvas são encontradas em diferentes substratos de origem animal e vegetal. Sua manutenção em laboratório pode ser feita em garrafas ou tubos de vidro tal como para as espécies de **Drosophila**, com diferentes meios de cultura.

Este experimento investigou o efeito do sexo sobre caracteres quantitativos em diferentes linhagens geográficas de **M. scalaris**.

Observou-se um acentuado dimorfismo sexual de tamanho e sobrevivência, com fêmeas maiores e mais longevas que machos, além da presença de interação sexo-linhagem geográfica justificando a variação no padrão do dimorfismo. Entre as linhagens, observou-se uma relação inversa entre a temperatura do local de origem com o tamanho e a longevidade.

Foi investigado o padrão da variância e covariância genética aditiva entre caracteres nos machos e nas fêmeas, além da regressão de caracteres morfométricos (tamanho da pupa, da asa e da tibia) sobre o tempo de desenvolvimento. Os machos apresentaram tempo de desenvolvimento menor que as fêmeas, e os coeficientes de regressão, quando significativos, foram negativos. As fêmeas foram mais afetadas pelo tempo de desenvolvimento.

ABSTRACT

Megaselia scalaris Loew is a small Diptera belonging to the Family Phoridae, with a wide geographical distribution. Its larvae occur in a wide range of animal and plant materials. The maintenance of this species in the laboratory can be achieved in vials, similar to those used for **Drosophila** culture. In addition, this species can be reared in different culture media.

In this work, the effect of sex on quantitative characters was investigated in several different geographical lineages of **M. scalaris**.

It was observed that there is a marked size dimorphism, with females, being larger and more longevous than males, and a sex-lineage interaction underlying this pattern variation. A reverse relationship between the lineage environmental temperature with size and longevity was observed in all lineages.

The pattern of additive genetic variance and covariance within and between morphometrical characters (pupae, wing and tibia size) and the linear regression of the morphometric characters on the developmental time in males and females was also investigated. Males developed faster than females and the coefficients of regression, when significant, were negative. Females were also more affected by time of development than males .

BIBLIOGRAFIA

- ANDERSON, W. W. (1966). Genetic divergence in M. Vетухин's experimental populations of *Drosophila pseudoobscura*. 3. Divergence in body size. *Genet. Res.* 7:255-266.
- ATKINSON, W. D. (1979). A field investigation of larval competition in domestic *Drosophila*. *J. Anim. Ecol.* 48:91-102.
- BAKKER, K. (1959). Feeding period, growth, and pupation in larvae of *Drosophila melanogaster*. *Ent. Exp. & Appl.* 2:171-186.
- BARKER, J. S. F. & PODGER, R. N. (1970). Interspecific competition between *Drosophila melanogaster* and *Drosophila simulans*: Effects of larval density on viability, developmental period and adult body weight. *Ecology* 51:170-189.
- BECKER, W. A. (1975). Manual of Quantitative Genetics. 3rded. Wash. State Univ. Press, Pullman.
- BEIGUELMAN, B. (1988). *Curso Prático de Bioestatística*. Ed. Sociedade Brasileira de Genética, Ribeirão Preto.
- BENNER, D. B. (1985). Oocyte development and fecundity in *Megaselia scalaris* (Phoridae:Diptera). *Int. J. Ent.* 27:280-288.
- BIRCH, L. C.; DOBZHANSKY, T.; ELLIOT, P. P. & LEWONTIN, R. C. (1963). Relative fitness of geographic races of *Drosophila serrata*. *Evolution* 17:72-83.
- BIRD, M. A. & SCHAFER, H. E. (1972). A study of the basis of the

- sexual dimorphism for wing lenght in *Drosophila melanogaster*.
Genetics 72:475-487.
- BURCOMBE, J. V. & HOLLINGSWORTH, M. J. (1970). The relationship between developmental temperature and longevity in *Drosophila*.
Gerontologia 16:172-181.
- CARARETO, C. M. A. & MOURÃO, C. A. (1988). Dimorfismo sexual do tamanho de pupas em *Megaselia scalaris*. Cien. e Cult. 40:995-997.
- CLARE, M. J. & LUCKINBILL, L. S. (1985). The effects of gene-environment interaction on the expression of longevity.
Heredity 55:19-29.
- CORRADI, M. A. S. (1979). Esforço reprodutivo e idade em *Drosophila hydei*. Tese de Doutorado. Inst. Bioc., USP, São Paulo.
- COWLEY, D. E. & ATCHLEY, W. R. (1988). Quantitative genetics of *Drosophila melanogaster*. II. Heritabilities and genetic correlations between sexes for head traits. Genetics 119:421-433.
- COWLEY, D. E.; ATCHLEY, W. R. & RUTLEDGE, J. J. (1986). Quantitative genetics of *Drosophila melanogaster*. I. Sexual dimorphism in genetic parameters for wing traits. Genetics 114:549-566.
- COYNE, J. A. & BEECHAM, E. (1987). Heritability of two morphological characters within and among natural populations of *Drosophila melanogaster*. Genetics 117:727-737.

- DALY, M. (1978). The cost of mating. Amer. Nat. 112:771-774.
- DINGLE, H.; EVANS, K. E. & PALMER, J. O. (1988). Responses to selection among life-history in a nonmigratory population of milkweed bugs (*Oncopeltus fasciatus*). Evolution 42:79-92.
- ECONOMOS, A. C. & LINTS, F. A. (1986). Developmental temperature and life span in *Drosophila melanogaster*. Gerontology 32:18-27.
- EL-MINIAWI, S. F. & MOUSTAFA, M. A. (1965). On the biology of *Megaselia scalaris* Loew. Bull. Soc. Ent. Egypte 49:81-91.
- FALCONER, D. S. (1975). Introducción a la Genética Cuantitativa. 5^a ed. Comp. Ed. Continental. México.
- FERNANDEZ, P. E. & MUÑOZ, E. R. (1991). Lifespan reduction in a *Drosophila melanogaster* strain deficient in excision repair. Rev. Bras. Genet. 14:21-31.
- FERREIRA, M. J. M. (1978). Sinantropia de dípteros muscoides de Curitiba, Paraná: I. Calliphoridae. Rev. Bras. Biol. 38:445-454.
- GIESEL, J. T.; MURPHY, P. A. & MANLOVE, M. N. (1982a). The influence of temperature on genetic interrelationships of life history traits in a population of *Drosophila melanogaster*: What tangled data sets we weave. Am. Nat. 119:464-479.
- GIESEL, J. T.; MURPHY, P. A. & MANLOVE, M. N. (1982b). An investigation of the effects of temperature on the genetic organization of life history indices in three populations of *Drosophila melanogaster*. p.189-207. In: Evolution and genetics

- of life histories. Eds. H. Dingle and J. P. Hegmann. Springer-Verlag, New York.
- GREEN, M. M. (1980). Transposable elements in *Drosophila* and other Diptera. Ann. Rev. Genet. 14:109-129.
- GUPTA, A. P. & LEWONTIN, R. C. (1982). A study of reactions norms in natural populations of *Drosophila pseudoobscura*. Evolution 36:934-948.
- HEGMANN, J. P. & DINGLE, H. (1982). Phenotypic and genetic covariance structure in milkweed bug life history traits. p.177-186. In: Evolution and genetics of life histories. Eds. H. Dingle and J. P. Hegmann. Springer-Verlag, New York.
- HIRAIIZUMI, Y. & CROW, J. F. (1960). Heterozygous effects on viability, fertility, rate of development, and longevity of *Drosophila* chromosomes that are lethal when homozygous. Genetics 45:1071-1083.
- JOHNSON, D. S.; MERTL, H. G. & TRAUT, W. (1988). Inheritance of cytogenetic and new genetic markers in *Megaselia scalaris*, a fly with an unusual sex determining mechanism. Genetica 77:159-170.
- KEMPTHORNE, O. (1973). An Introduction to Genetic Statistics. Iowa State Univ. Press, Ames.
- LEVINS, R. (1969). Thermal acclimation and heat resistance in *Drosophila* species. Am. Nat. 103:483-499.
- LEWONTIN, R. C. (1965). Selection for colonizing ability. p.77-91. In: The genetics of colonizing species. Eds. H. G.

- Baker & G. L. Stebbins. Academic Press. New York & London.
- LEWONTIN, R. C.; GINZBURG, L. R. & TULJAPURKAR, S. D. (1978). Heterosis as an explanation for large amounts of genic polymorphism. *Genetics* 88:149-170.
- LUCKINBILL, L. S.; ARKING, R.; CLARE, M. J.; CIROCCO, W. C. & BUCK, S. A. (1984). Selection for delayed senescence in *Drosophila melanogaster*. *Evolution* 38:996-1003.
- MACIEIRA, O. J. D.; CHAUD-NETTO, J. & ZANON, A. M. (1983). Oviposition rate and relative viability of descendants from couples of *Megaselia scalaris* (Diptera:Phoridae) reared in different experimental conditions. *Rev. Bras. Biol.* 43:223-228.
- MAINX, F. (1964). The genetics of *Megaselia scalaris* Loew (Phoridae): A new type of sex determination in Diptera. *Am. Nat.* 98:415-430.
- MURPHY, P. A.; GIESEL, J. T. & MANLOVE, M. N. (1983). Temperature effects on life history variation in *Drosophila simulans*. *Evolution* 37:1181-1192.
- POWELL, J. R. (1974). Temperature related genetic divergence in *Drosophila* body size. *J. Hered.* 65:257-258.
- PRAWIRODISASTRO, M. & BENJAMIN, D. M. (1979). Laboratory study on the biology and ecology of *Megaselia scalaris* (Diptera: Phoridae). *J. Med. Ent.* 16:317-320.
- PREVOSTI, A. (1955). Geographic variability in quantitative traits in populations of *Drosophila subobscura*. *Cold. Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 20:294-299.

- PROUT, T. & BARKER, J. S. F. (1989). Ecological aspects of the heritability of body size in *Drosophila buzzatii*. *Genetics* 123:803-813.
- ROBERTSON, F. W. (1963). The ecological genetics of growth in *Drosophila*. 6. The genetic correlation between the duration of the larval period and body size in relation to larval diet. *Genet. Res.* 4:74-92.
- ROBERTSON, F. W. (1964). The ecological genetics of growth in *Drosophila*. 7. The role of canalization in the stability of growth relations. *Genet. Res.* 5:107-126.
- ROBERTON, F. W. (1987). Variation of body size within and between wild populations of *Drosophila buzzatii*. *Genetica* 72:111-125.
- ROBINSON, W. H. (1971). Old and new biologies of *Megaselia* species. (Diptera, Phoridae). *Studia Ent.* 14:321-348.
- ROSE, M. R. & CHARLESWORTH, B. (1981). Genetics of life history in *Drosophila melanogaster*. II. Exploratory selection experiments. *Genetics* 97:187-196.
- ROSE, M. R.; DOREY, M. L.; COYLE, A. M. & SERVICE, P. M. (1984). The morphology of postponed senescence in *Drosophila melanogaster*. *Can. J. Zool.* 62:1576-1580.
- SERVICE, P. M. & ROSE, M. R. (1985). Genetic covariation among life-history components: The effect of novel environments. *Evolution* 39:943-945.
- SIGURJÓNSDÓTTIR, H. (1984). Food competition among *Scatophaga stercoraria* larvae with emphasis on its effects on reproductive

- sucess. Ecol. Ent. 9:81-90.
- SILVA, R. G. (1982). Métodos de Genética Quantitativa aplicados ao Melhoramento Animal. Ed. Sociedade Brasileira de Genética. Ribeirão Preto.
- SILVA, H. D.; SILVEIRA, G. A. R. & PRADO, A. P. (1987). **Megaselia scalaris** Loew (Diptera:Phoridae): Um novo hospedeiro de **Pachycrepoides vindemiae** Rondani (Hymenoptera:Pteromalidae). p.59. In: Resumos do XIV Congresso Brasileiro de Zoologia, Juiz de Fora.
- SOKAL, R. R. & ROHLF, F. J. (1969). Biometry. W. H. Freeman and Company, San Francisco.
- SPRINGER, R. (1967). Konkurrenzversuche mit den drei Geschlechtsbestimmungstypen von **Megaselia scalaris** Loew (Phoridae). Molec. Gen. Genetics 99:125-132.
- STEARNS, S. C. (1977). The evolution of life history traits: A critique of the theory and a review of the data. Ann. Rev. Eco.. Syst. 8:145-171.
- TANTAWY, A. O. (1961). Effects of temperature on productivity and genetic variance of body size in populations of **Drosophila pseudoobscura**. Genetics 46:227-238.
- TANTAWY, A. O. (1964). Studies on natural populations of **Drosophila**. III. Morphological and genetic differences of wing length in **Drosophila melanogaster** and **D. simulans** in relation to season. Evolution 18:560-570.
- TANTAWY, A. O. & EL-HELW, M. R. (1970). Studies on natural

- populations of *Drosophila*. IX. Some fitness components and their heritabilities in natural and mutant populations of *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 64:79-91.
- TANTAWY, A. O.; MALLAH, G. S. & TEWFIK, H. R. (1964). Studies on natural populations of *Drosophila*. II. Heritability and response to selection for wing length in *Drosophila melanogaster* and *D. simulans* at different temperatures. *Genetics* 49:935-948.
- TANTAWY, A. O. & RAKHA, F. A. (1964). Studies on natural populations of *Drosophila*. IV. Genetic variances of and correlations between four characters in *Drosophila melanogaster* and *D. simulans*. *Genetics* 50:1349-1355.
- TANTAWY, A. O. & TAYEL, A. A. (1970). Studies on natural populations of *Drosophila*. X. Effects of disruptive and stabilizing selection on wing length and the correlated response in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 65:121-132.
- TRUMBLE, J. T. & PIENKOWSKI, R. L. (1979). Development and survival of *Megaselia scalaris* (Diptera:Phoridae) at selected temperatures and photoperiods. *Proc. Ent. Soc. Wash.* 81:207-210.
- VETORAZZI, E. A. (1987). Componentes do valor adaptativo de *Megaselia scalaris* em populações experimentais. Dissertação de Mestrado. Instituto Biociências, Letras e Ciências Exatas da Univ. Est. Paul. "Julio de Mesquita Filho". São José do Rio Preto.

- WALTER, E. V. & WENE, G. P. (1951). Tests of insecticides to control larvae of *Euxestia stigmatias* and *Megaselia scalaris*. J. Econ. Ent. 44:998-999.
- WILLIAMS, G. C. (1957). Pleiotropy, natural selection, and the evolution of senescence. Evolution 11:398-411.
- WRIGHT, S. (1968). Evolution and the Genetics of Populations. vol. I. Univ. Chicago Press, Chicago and London.
- YONEMURA, I.; MOTOYAMA, T. & HASEKURA, H. (1989). Mode of inheritance of major genes controlling life span differences between two inbred strains of *Drosophila melanogaster*. Hereditas 111:207-214.
- ZANON, A. M. (1982). Aspectos da bionomia e efeitos do endocruzamento em populações de *Megaselia scalaris* (Loew, 1866) (Diptera, Phoridae). Dissertação de Mestrado. Instituto de Biociências de Rio Claro da Univ. Est. Paul. "Julio de Mesquita Filho". Rio Claro.
- ZAR, J. H. (1974). Biostatistical Analysis. Prentice-Hall. N. J.

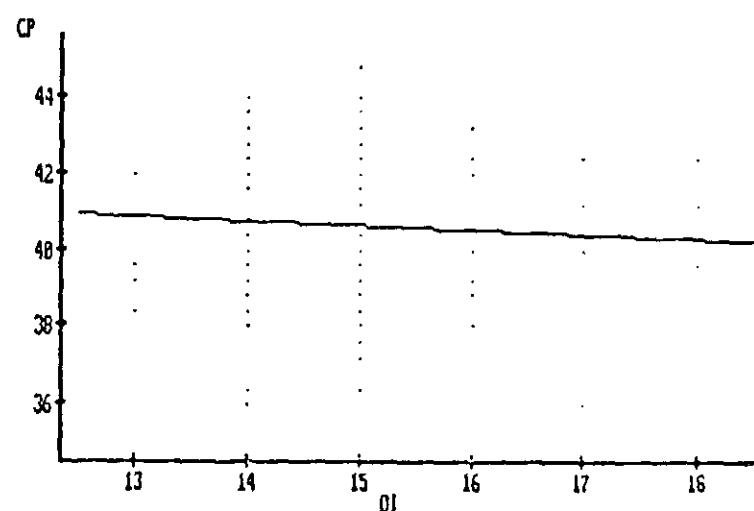
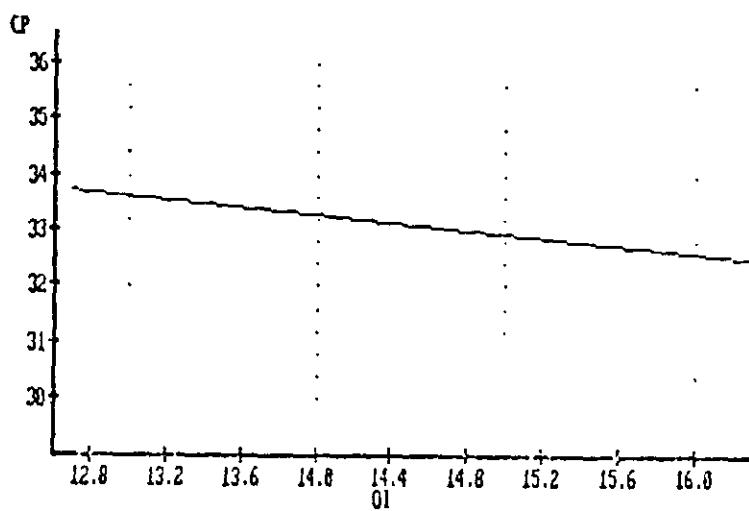
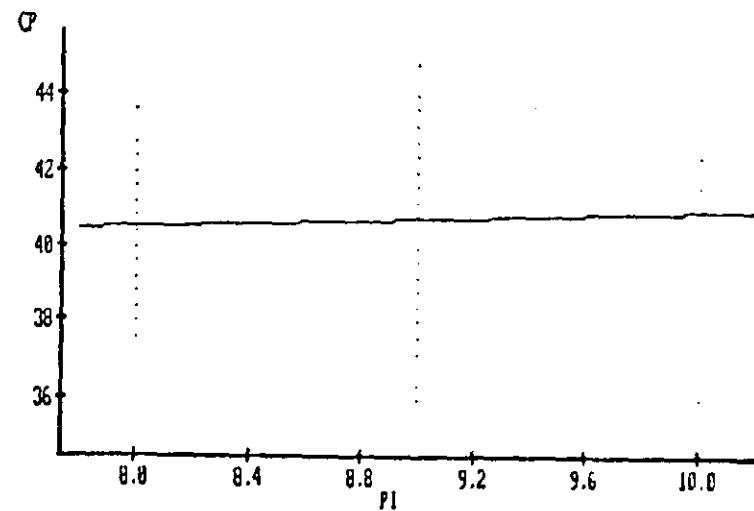
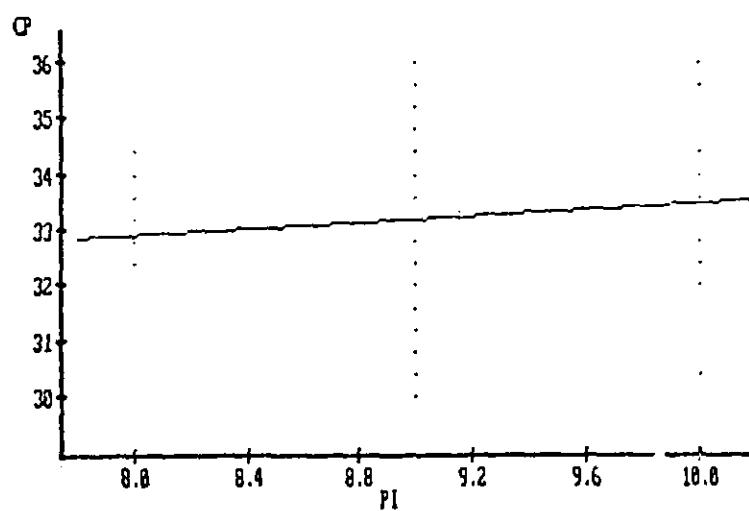
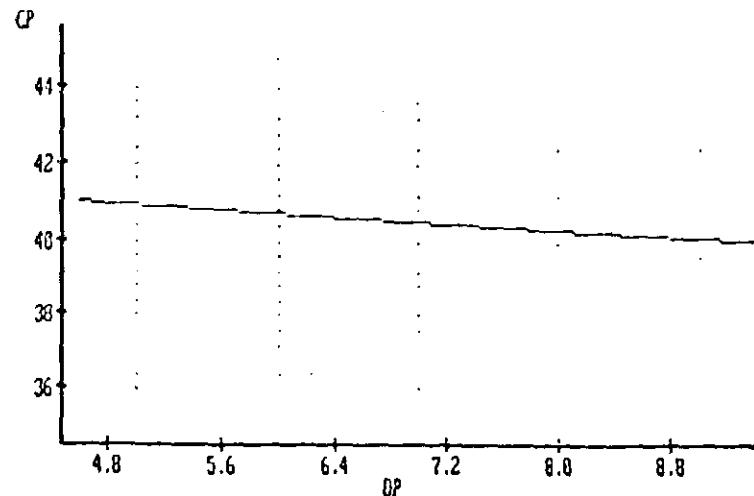
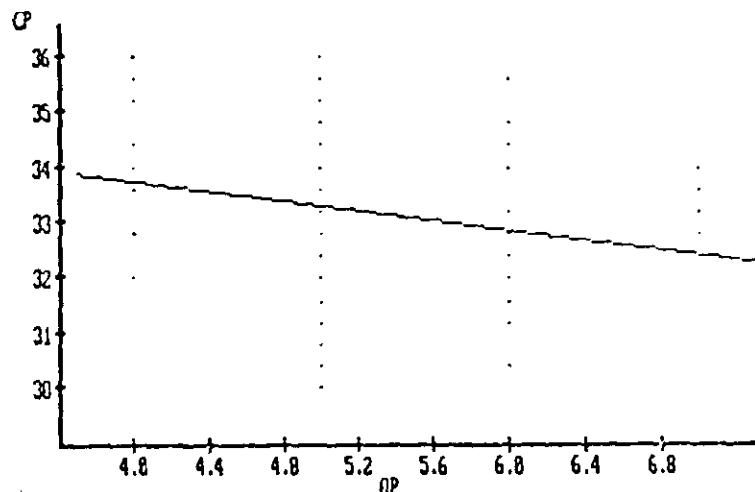


Figura 1. Regressão do Comprimento da Pupa (CP) (mm.10) sobre o tempo de desenvolvimento (dias) Ovo-Pupa (OP), Pupa-Imago (PI) e Ovo-Imago (OI) nos machos (esquerda) e nas fêmeas (direita).

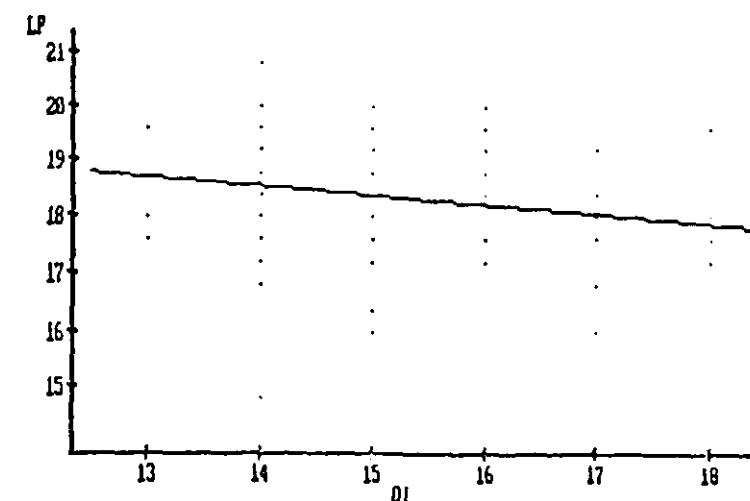
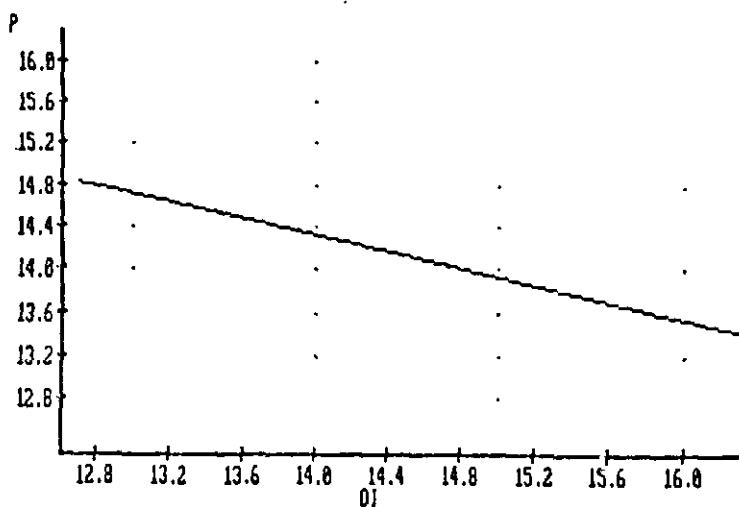
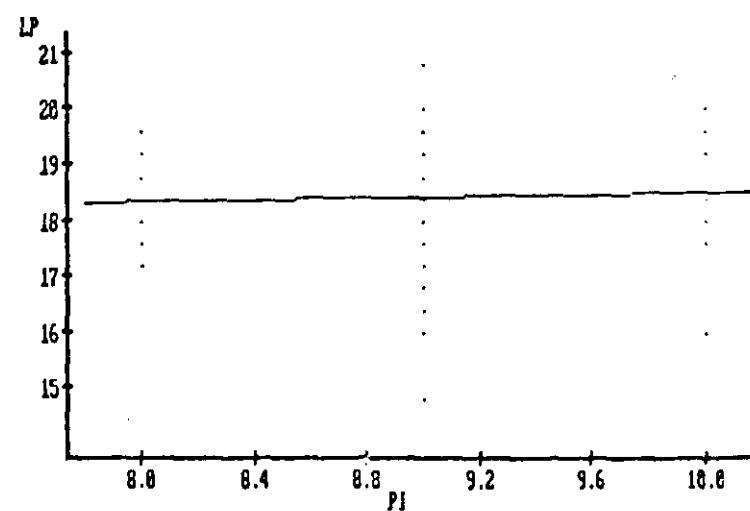
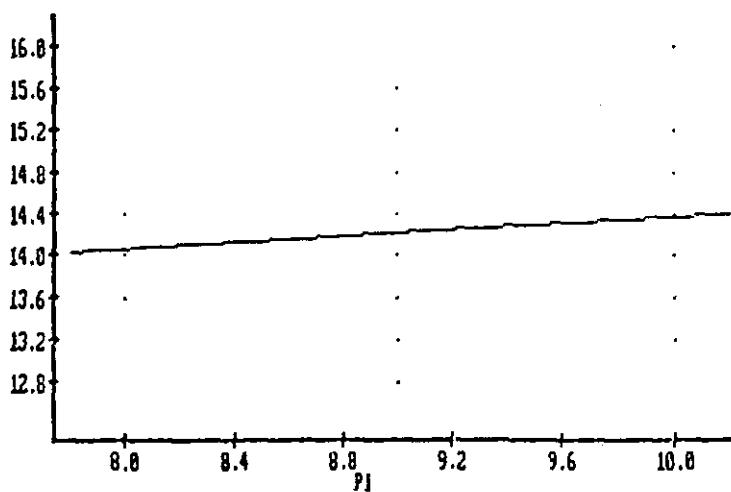
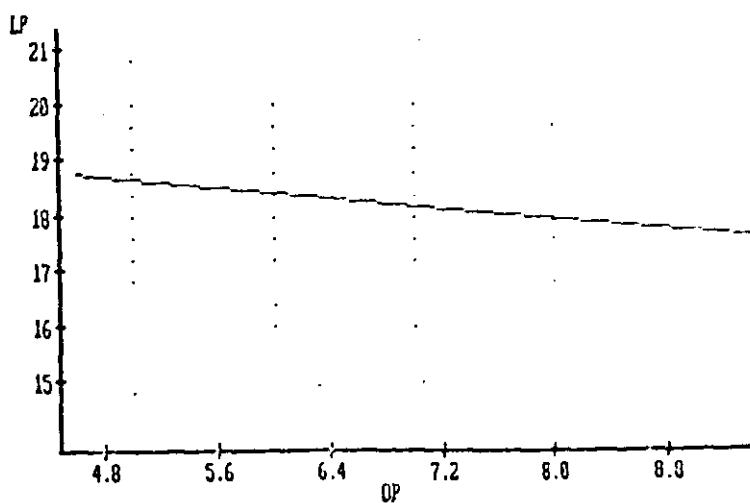
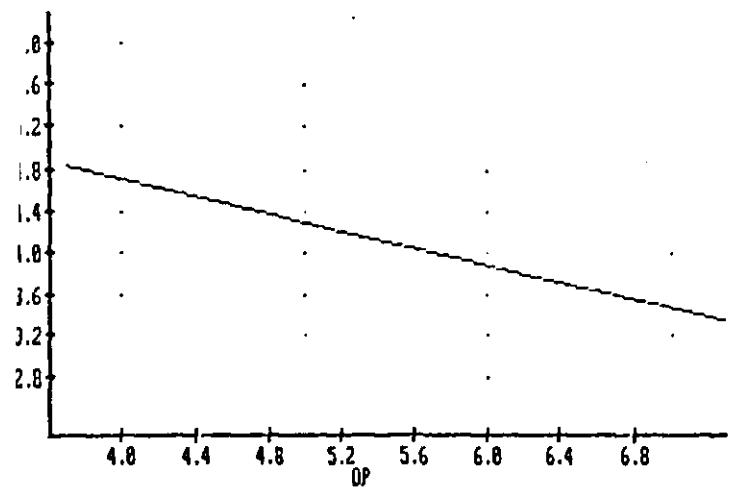


Figura 2. Regressão da Largura da Pupa (LP) (mm.10) sobre o tempo de desenvolvimento (dias) Ovo-Pupa (OP), Pupa-Imago (PI) e Ovo-Imago (OI) nos machos (esquerda) e nas fêmeas (direita).

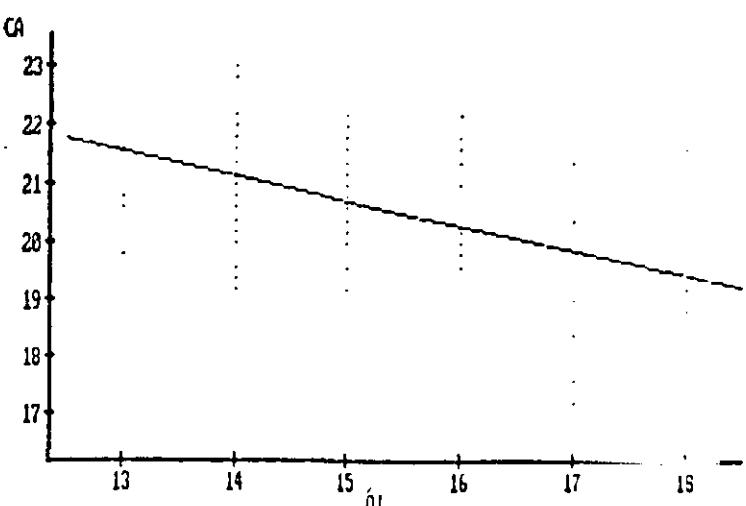
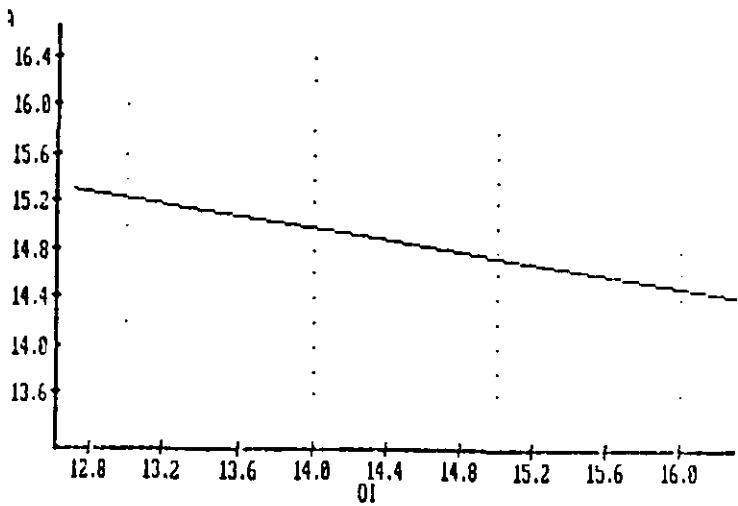
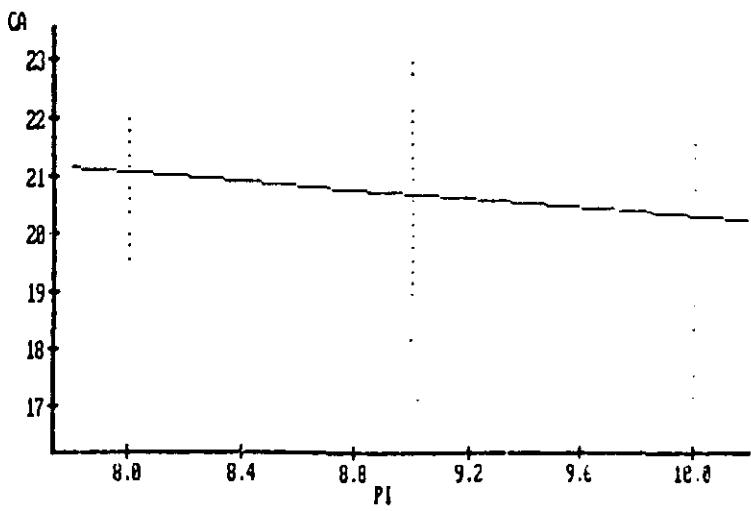
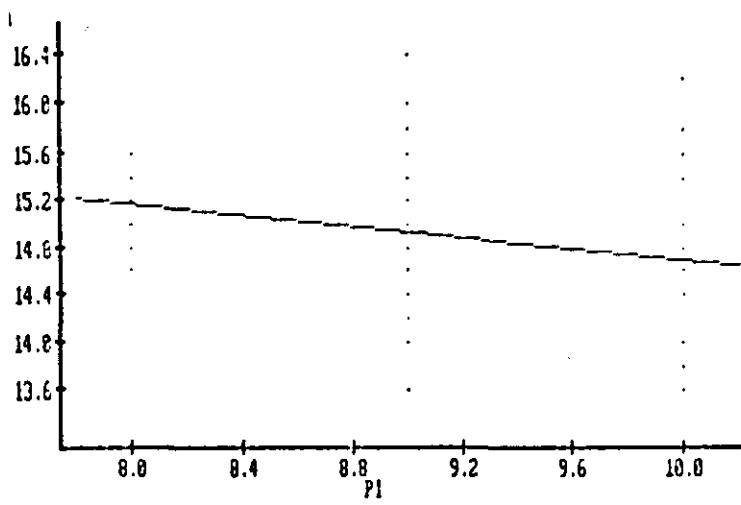
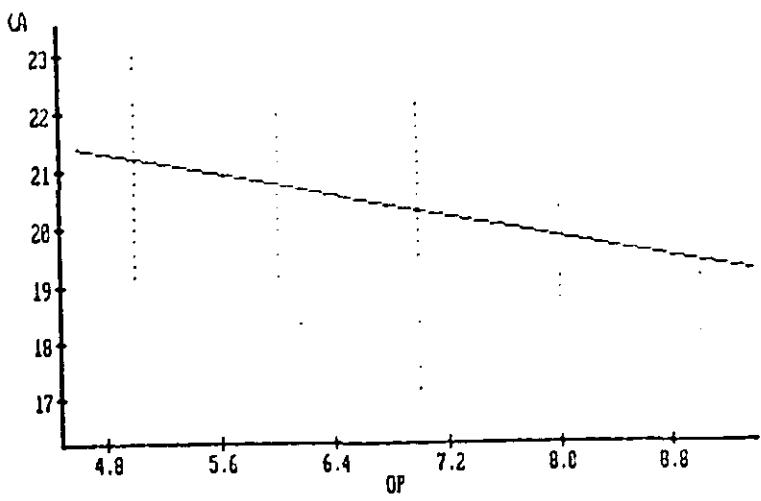
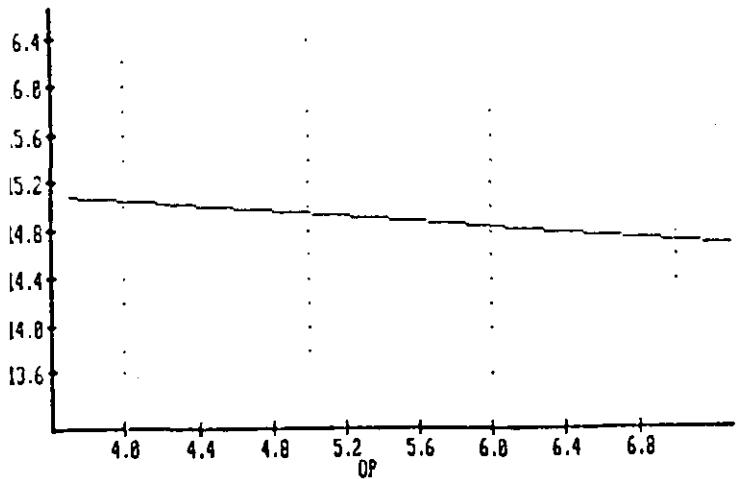


Figura 3. Regressão do Comprimento da Asa (CA) (mm.10) sobre o tempo de desenvolvimento (dias) Ovo-Pupa (OP), Pupa-Imago (PI) e Ovo-Imago (OI) nos machos (esquerda) e nas fêmeas (direita).

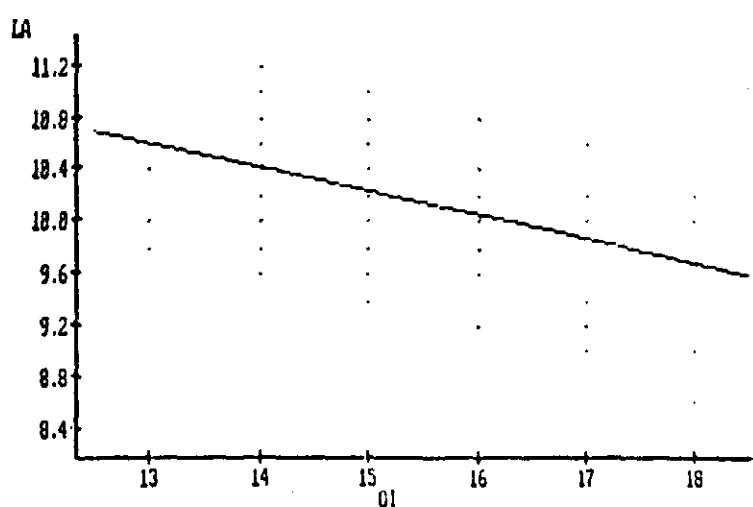
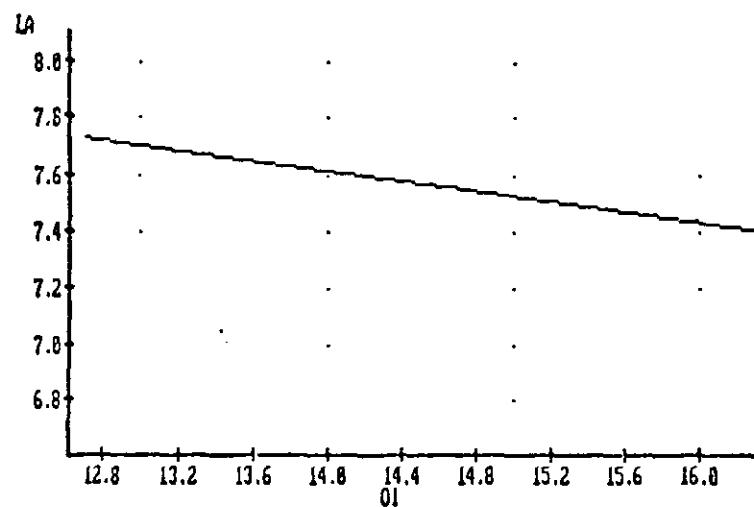
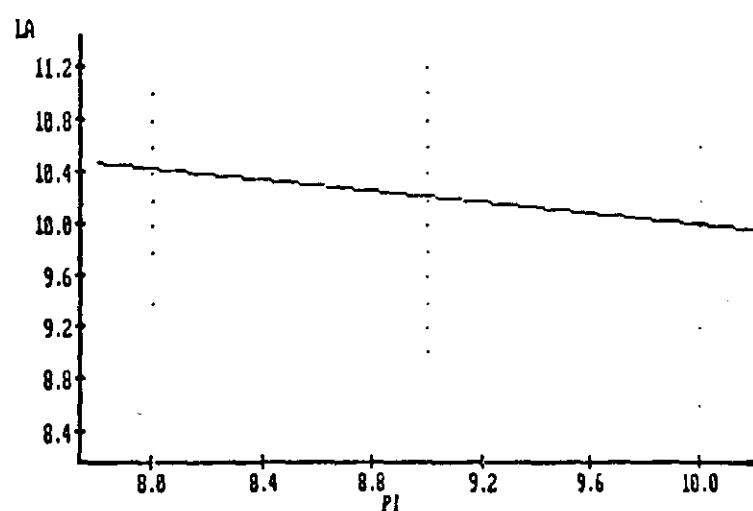
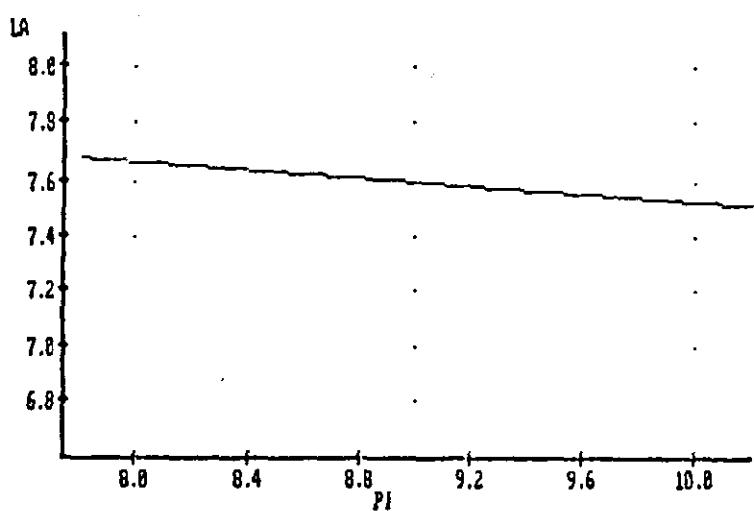
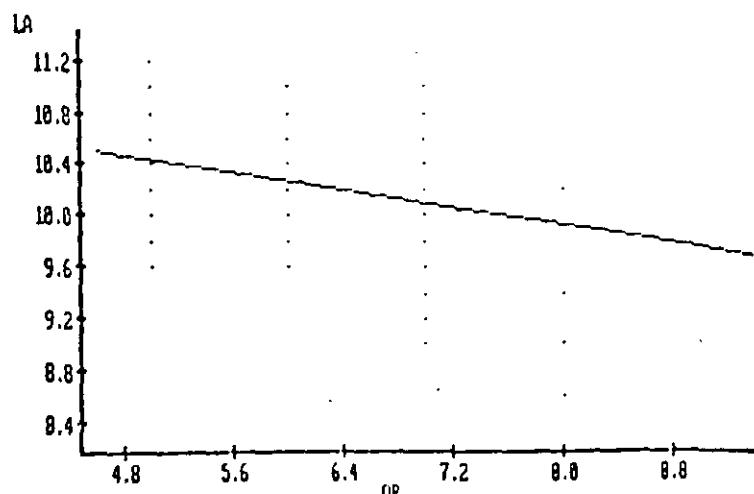
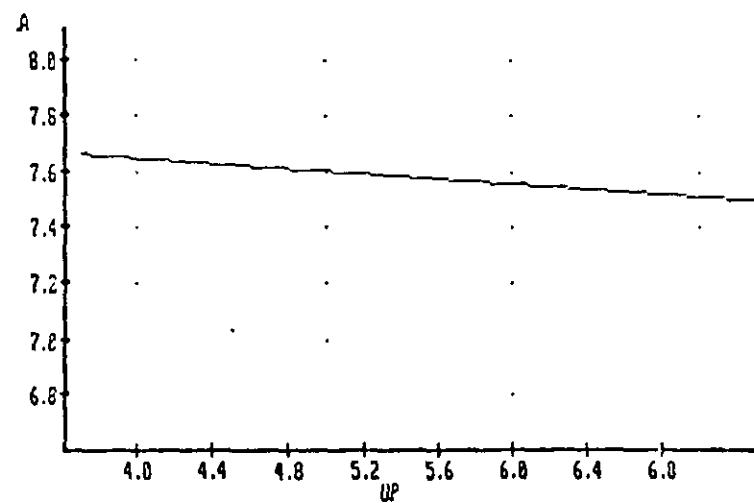


Figura 4. Regressão da Largura da Asa (LA) (mm.10) sobre o tempo de desenvolvimento (dias) Ovo-Pupa (OP), Pupa-Imago (PI) e Ovo-Imago (OI) nos machos (esquerda) e nas fêmeas (direita).

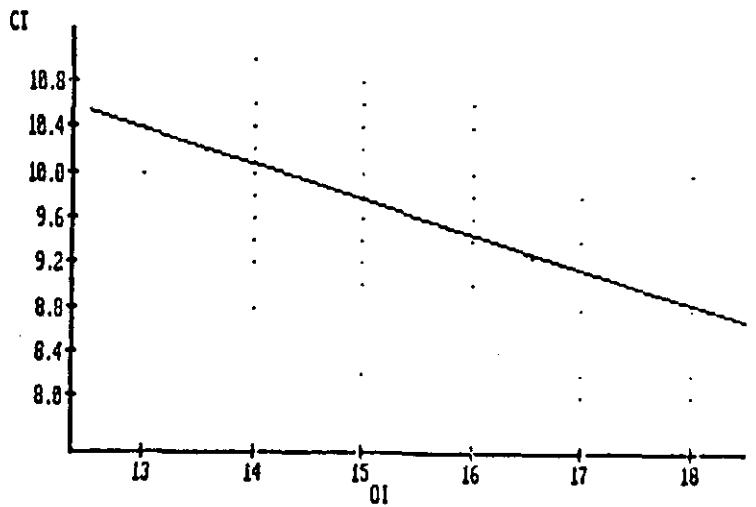
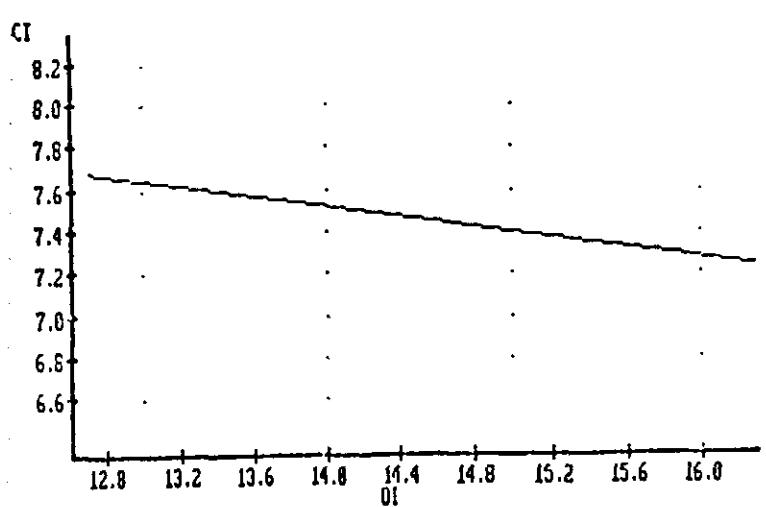
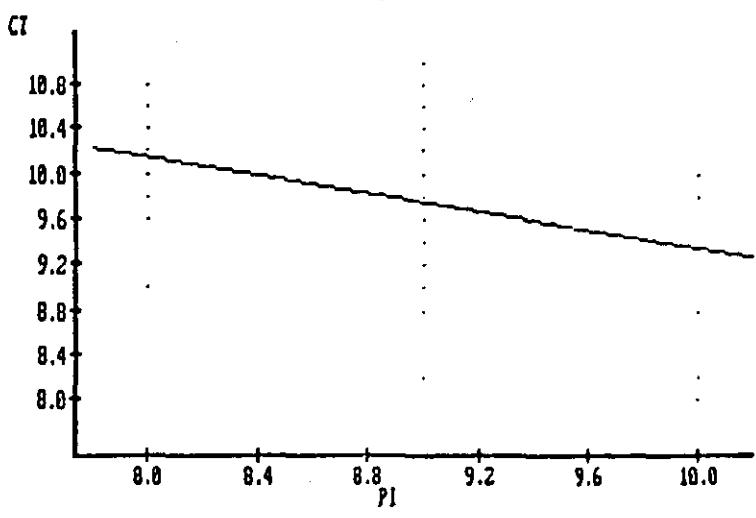
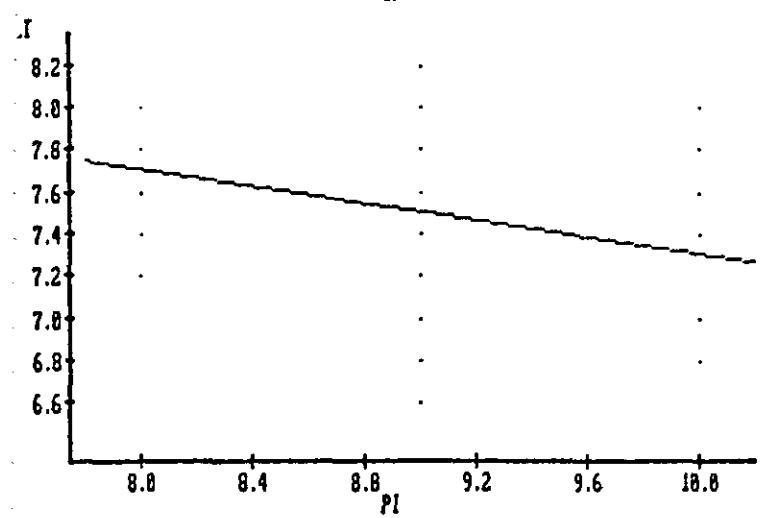
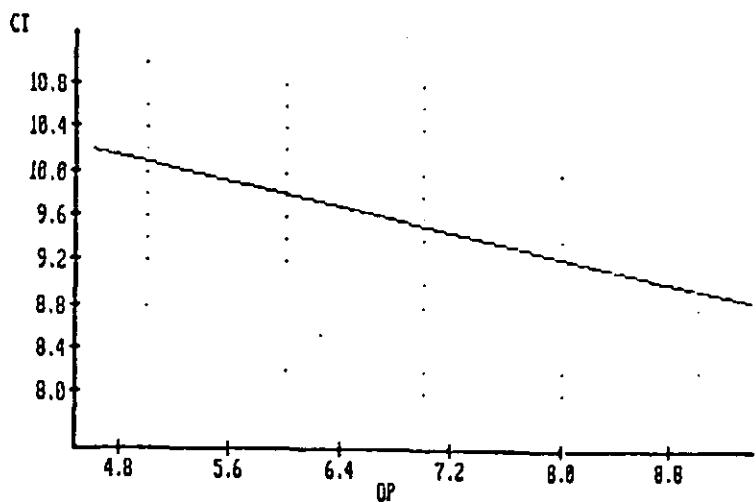
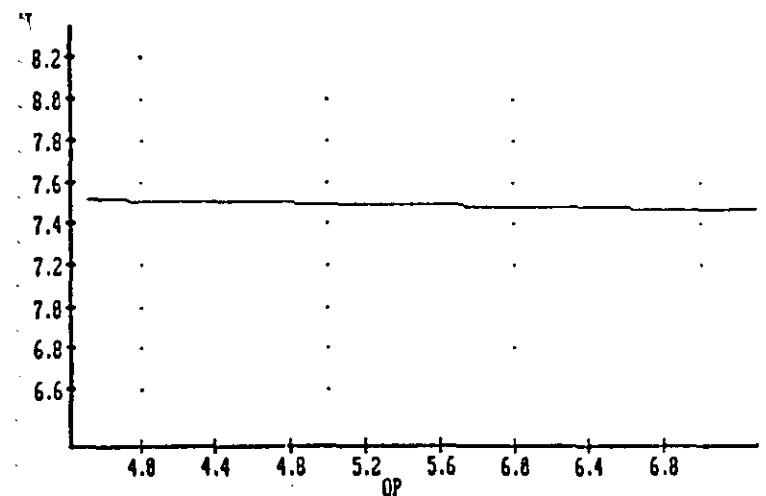


Figura 5. Regressão do Comprimento da Tibia (CT) (mm.10) sobre o tempo de desenvolvimento (dias) Ovo-Pupa (OP), Pupa-Imago (PI) e Ovo-Imago (OI) nos machos (esquerda) e nas fêmeas (direita).

APÊNDICES

Apêndice I. Medidas do comprimento (C) e da largura em (mm) de asa de machos e fêmeas (25) das linhagens geográficas CG, IT e CP.

CG				IT				CP			
machos		fêmeas		machos		fêmeas		machos		fêmeas	
C	L	C	L	C	L	C	L	C	L	C	L
1.74	0.72	1.86	0.87	1.74	0.79	2.40	1.12	1.76	0.79	2.43	1.12
1.54	0.72	2.11	0.97	1.71	0.77	2.48	1.12	1.61	0.74	2.43	1.12
1.54	0.69	1.91	0.89	1.71	0.84	2.43	1.12	1.64	0.74	2.50	1.14
1.71	0.77	1.88	0.87	1.86	0.87	2.23	0.99	1.69	0.74	2.46	1.14
1.59	0.74	1.96	0.89	1.71	0.74	2.60	1.19	1.74	0.82	2.48	1.04
1.41	0.64	2.16	0.99	1.74	0.84	2.36	1.12	1.69	0.74	2.48	1.19
1.66	0.72	2.11	0.97	1.74	0.84	2.53	1.22	1.69	0.79	2.50	1.22
1.64	0.69	2.08	0.97	1.86	0.87	2.46	1.14	1.76	0.82	2.23	1.12
1.39	0.50	2.18	1.04	1.84	0.84	2.23	1.07	1.88	0.84	2.48	1.14
1.61	0.72	2.16	1.02	1.61	0.74	2.16	1.07	1.93	0.84	2.46	1.12
1.49	0.54	1.74	0.84	1.54	0.84	2.46	1.19	1.98	0.97	2.43	1.14
1.31	0.57	1.96	0.94	1.71	0.82	2.46	1.16	1.76	0.82	2.31	1.04
1.69	0.74	2.16	0.99	1.74	0.82	2.50	1.22	1.69	0.74	2.46	1.16
1.46	0.62	1.98	0.92	1.84	0.84	2.36	1.14	1.86	0.84	2.48	1.12
1.61	0.74	2.06	0.97	1.86	0.84	2.23	1.07	1.86	0.82	2.48	1.16
1.41	0.62	2.01	0.94	1.78	0.77	2.38	1.14	1.69	0.74	2.43	1.19
1.49	0.69	2.01	0.94	1.81	0.79	2.36	1.12	1.81	0.84	2.33	1.04
1.46	0.62	2.18	1.04	1.74	0.82	2.38	1.12	1.69	0.74	2.38	1.07
1.49	0.67	1.93	0.84	1.74	0.84	2.23	1.04	1.46	0.67	2.46	1.16
1.54	0.67	1.76	0.82	1.74	0.84	2.33	1.16	1.71	0.79	2.43	1.12
1.51	0.62	2.06	0.94	1.74	0.82	2.53	1.19	1.84	0.82	2.46	1.16
1.49	0.54	1.96	0.92	1.74	0.84	2.38	1.12	1.86	0.84	2.21	0.99
1.46	0.64	1.91	0.87	1.69	0.74	2.36	1.12	1.64	0.72	2.46	1.14
1.64	0.74	2.03	0.92	1.79	0.82	2.03	1.12	1.81	0.79	2.26	1.09
1.59	0.72	2.08	0.94	1.74	0.77	2.40	1.02	1.74	0.77	2.48	1.04

Apêndice IIa. Meio de cultura de araruta.

Água.....		1.000ml
ácido propiônico.....		2ml
solução alcoólica de Nipagin (8%).....		8ml
araruta.....		30g
fermento Fleischmann.....		8g
farinha de trigo.....		100g
tribá.....		75g

Apêndice IIb. Mortalidade de machos nas três repetições, nos três tratamentos (VIRG=A, SDAC=B, PERM=C) e nas três linhagens geográficas (CG, CP, Ri).

Trat.	CG			CP			Ri		
	A	B	C	A	B	C	A	B	C
Rep.	123	123	123	123	123	123	123	123	123
Dias	---	---	---	---	---	---	---	---	---
4	000	000	002	000	000	000	000	000	001
5	010	000	077	000	000	000	000	000	114
6	120	000	631	031	000	000	010	000	475
7	016	451	300	121	030	363	111	000	220
8	234	648	100	343	100	346	110	000	300
9	330	001	000	615	402	301	011	001	000
10	200	010	000	000	345	100	043	213	000
11	000	000	000	000	223	000	300	163	000
12	100	000	000	000	010	000	125	131	000
13	000	000	000	000	000	000	200	601	000
14	100	000	000	000	000	000	100	001	000
15	000	000	000	000	000	000	100	000	000

Apêndice IIc. Mortalidade de fêmeas nas três repetições, nos três tratamentos (VIRG=A, 3DAC=B, PERM=C) e nas três linhagens geográficas (CG, CP, RI).

	CG			CP			RI		
Trat.	A	B	C	A	B	C	A	B	C
Rep.	123	123	123	123	123	123	123	123	123
Dias	---	---	---	---	---	---	---	---	---
6	000	000	010	001	000	000	000	000	000
7	000	000	221	000	000	000	000	010	000
8	000	000	120	000	000	000	000	000	011
9	000	000	111	000	000	012	000	110	112
10	000	101	003	000	100	000	000	000	001
11	000	010	132	010	100	000	000	011	131
12	210	010	101	201	000	011	000	101	022
13	101	402	002	110	013	000	011	000	212
14	005	000	200	111	001	010	000	001	020
15	030	001	000	102	100	111	000	000	200
16	000	242	100	100	001	023	012	262	101
17	111	130	100	020	140	101	300	203	100
18	000	012	000	010	111	200	100	001	000
19	001	100	000	000	210	101	110	110	000
20	001	101	000	012	102	300	110	200	200
21	010	000	000	000	120	200	300	100	000
22	201	000	000	200	101	020	000	000	000
23	000	001	000	001	000	001	154	000	000
24	100	000	000	111	010	000	013	000	000
25	020	000	010	000	000	020	000	001	000
26	100	000	000	000	001	000	000	000	000
27	210	000	000	001	000	000	000	000	000
28	000	000	000	100	000	000	000	000	000
31	000	000	000	000	000	000	000	001	000
34	000	000	000	010	000	000	000	000	000
37	000	000	000	010	000	000	000	000	000

Apêndice II d. Sobrevida média de cada repetição nos três tratamentos (VIRG, 3DAC, PERM) e nas três linhagens geográficas (CG, CP, RI) de cada sexo.

		CG			CP			RI		
	Trat.	VIRG	3DAC	PERM	VIRG	3DAC	PERM	VIRG	3DAC	PERM
Rep. 1	M	9.50	7.60	6.50	8.50	9.60	8.20	11.50	12.10	6.70
	M	7.50	7.70	5.30	7.30	9.50	7.40	9.40	11.20	6.10
	M	7.40	8.00	4.90	8.20	10.10	7.80	10.60	11.10	5.40
Rep. 2	F	20.20	15.00	11.50	17.80	17.20	18.90	19.40	16.70	14.90
	F	19.11	15.60	10.30	20.50	18.40	17.60	20.70	14.20	11.50
	F	16.10	16.20	10.60	17.60	17.89	15.20	20.90	18.00	11.30

Apêndice III. Descendentes das famílias de meio-irmãos.

Pai	Mãe	Sexo	DP	PI	OI	CP	LP	CA	LA	CT
1	M	M	4	10	14	34	13.6	15.4	7.8	7.6
			4	9	13	34	14	15.4	7.6	7.6
		F	5	9	14	36	14.4	15.8	8	7.6
			5	9	14	44	19.2	22.2	11	10.4
			5	9	14	43.6	20.8	21.8	10.8	10
	F	M	4	9	13	33.6	15.2	14.2	7.4	7.2
			5	9	14	33.2	13.2	15	7.6	7.8
		F	5	9	14	34	13.2	15.2	7.6	7.8
			5	10	15	32.4	13.6	14	7.6	6.8
			6	9	15	32.4	13.6	14.6	7.2	7.2
2	M	M	4	9	13	33.6	15.2	14.2	7.4	7.2
			5	9	14	33.2	13.2	15	7.6	7.8
		F	5	9	14	34	13.2	15.2	7.6	7.8
			5	10	15	32.4	13.6	14	7.6	6.8
			6	9	15	32.4	13.6	14.6	7.2	7.2
	F	M	5	9	14	42.4	19.2	22	10.8	10
			6	9	15	40.8	18	22.2	10.6	10
		F	7	8	15	43.6	19.6	22	11	10.4
			7	8	15	41.2	18	21.4	11	10
			7	9	14	33.2	14	14.6	7.6	7.2
3	M	M	5	9	14	33.2	14	14.6	7.6	7.2
			5	9	14	33.6	11.2	14.6	7.6	7.2
		F	6	8	14	39.2	17.2	21.2	10	9.8
			6	9	15	42.4	19.6	21.6	10.6	9.8
			7	9	16	43.2	19.2	20	10	10
	F	M	7	9	16	43.2	18.4	21.6	10.8	10
			5	9	14	43.2	20	21.6	10.8	10.4
		F	5	9	14	43.6	19.6	21.4	10.6	10.2
			5	9	14	43.6	19.6	21.4	10.6	10.2
			5	9	14	43.6	14.4	15	7.6	7.8
4	F	M	5	9	14	34.4	14.4	15	7.6	7.8
			5	9	14	34	14.8	15	7.6	7.2
		F	6	8	14	34	14.4	15.2	7.6	7.6
			6	8	14	34	14.4	15.2	7.6	7.6
			5	7	14	34	14	15.6	7.8	8
2	1	M	5	10	15	32.8	14	14.6	7.4	7
			5	9	14	34.4	14.4	15	7.6	7.8
		F	5	9	14	34	14.8	15	7.6	7.2
			6	8	14	34	14.4	15.2	7.6	7.6
			5	7	14	34	14	15.6	7.8	8

2	1	F	6	9	15	41.2	18.4	20.8	10.4	9.4
			6	9	15	39.6	17.6	20.2	9.8	9.4
			7	10	17	36	18	17.2	9	8
			7	10	17	36	18	17.6	9.2	8.2
			7	10	17	42.4	18.4	18.4	10	8.8
			8	10	18	41.2	17.6	18.8	9	8
			9	9	18	42.4	17.2	19.2	10	8.8
2	2	M	5	9	14	33.2	14	15.4	7.8	8
			5	9	14	34.4	14	14.6	7.4	7.4
			6	9	15	40	18	20	10	9.6
			6	8	14	41.6	18	20.4	10	9.8
	3	M	5	9	14	34	14	15.4	7.8	7.8
			5	9	14	34	15.2	15.6	7.8	7.8
			6	9	14	43.2	19.6	22.2	10.6	10.2
			6	9	15	44.8	20	22.2	10.4	10.2
3	1	M	5	9	14	31.6	13.6	14.6	7.4	7.4
			6	9	15	32	14	14.6	7.4	7.4
			6	9	15	39.2	18.4	19.6	9.8	9.6
			6	9	15	40.4	18	20.2	10	9.6
	2	M	5	9	16	38	17.2	19.8	9.2	9
			5	8	13	34.4	14.4	15	7.6	8
			5	8	13	33.2	14	15.4	7.8	8
			5	9	14	32.8	15.2	15.6	8	7.8
		F	5	9	14	43.2	14.8	23	10.2	9.6
			5	8	15	40.8	19.2	21.8	10.8	10.6
			5	9	14	38.8	17.2	21	10.2	10.4
			5	8	13	38.4	17.6	19.8	9.8	10
			5	9	14	41.6	18	21.2	10.2	10
3	M		5	9	14	31.2	14	14.8	7.8	7.6
			5	9	14	31.6	13.6	14.8	7.6	7.8
		F	5	8	13	39.2	18	20.8	10	10
			5	8	13	39.6	18	20.6	10.4	10
4	M		4	10	14	34.4	14.4	13.8	7.4	6.8
			4	10	15	32.8	14.4	15.4	7.8	7.8
			5	10	15	33.6	13.2	15	7.6	8
			5	9	14	32	14	15	7.4	7.4
		F	5	9	14	32	14	14.4	7.6	7.6
			5	9	14	36.4	18	19.6	9.6	9.8
			5	9	14	36	16.8	20	10	10
			5	8	14	40.4	17.6	20	10	10
			5	9	14	42	19.2	21	10.6	10.2
			5	9	14	38	17.6	20.6	10.2	9.8
4	1	M	4	10	14	36	16	16.2	8	8
			4	10	14	34	15.2	15.8	8	8
		F	5	9	14	40.8	19.6	20.6	10	9.2
			5	9	14	42.4	19.4	22	10.6	10.4

4	2	M	5	9	14	34.8	15.2	15.4	8	7.6
		F	5	9	14	30.4	15.2	15.4	7.8	8
		F	5	9	14	44	19.6	22.2	11	11
		F	5	9	14	42	19.6	21.4	10.6	10.4
	3	M	5	9	14	43.2	19.6	21.2	10.8	10.4
	4	M	5	10	15	41.6	20	20.8	10	9.8
	4	M	5	9	14	33.6	15.2	15.8	7.8	8
	4	M	5	9	14	34	14.8	15.6	7.8	7.8
	4	M	5	9	14	40	19.2	20.8	10.4	9.8
	5	M	6	8	14	40.4	19.2	21.4	10.6	10.4
	5	M	6	9	14	39.6	19.2	21.8	10.8	10.6
	5	M	6	9	14	40	19.2	21	10	9.6
	5	M	6	9	13	32	15.2	14.2	7.6	6.6
	5	M	6	9	14	30	13.6	14.6	7.2	7.6
	5	M	6	9	14	40.8	20	22.8	11.2	9.4
	5	M	6	9	14	43.2	19.2	21.4	10.6	10
	5	M	6	9	15	44	19.6	21.4	10.6	9.6
	5	M	6	9	14	32.8	14.4	15.4	7.4	7.2
	5	M	6	9	14	32.8	14.8	15.2	7.8	7.6
	5	M	6	9	14	39.2	18.8	20.2	10.2	9.4
	5	M	6	9	15	42	18	20.6	10	9.2
	5	M	6	9	14	34	14.4	15.4	8	7.8
	5	M	6	9	14	35.2	15.2	15.2	7.8	7.2
	5	M	6	9	14	39.6	18	21	10.4	10.2
	5	M	6	9	14	42	19.6	21.2	10.4	10.4
	5	M	6	9	14	33.6	14.8	15	7	6.6
	5	M	6	9	14	33.2	14.8	15	7.8	7.2
	5	M	6	9	15	32.4	13.6	15	7.2	7.4
	5	M	6	9	15	31.2	14	14	7.2	7.2
	5	M	6	9	14	42.4	18.8	21	10.4	10
	5	M	6	9	15	43.2	19.2	21.2	10.4	10.2
	5	M	6	8	14	42.8	18.8	21.4	10.4	10
	5	M	6	8	15	43.6	19.2	21.6	10.6	10
	5	M	7	9	16	42	19.2	22.2	10.8	10.6
	5	M	7	9	17	40	17.6	20.4	10.2	9.4
	5	M	7	10	14	36	15.2	14.4	7.2	7
	5	M	7	9	14	33.2	13.6	15	7.6	7.4
	5	M	7	9	14	32	14	14.2	7	7.2
	5	M	7	8	14	32.8	14	14.8	7.4	7.8
	5	M	7	9	15	34.4	14	14.6	7.6	7.6
	5	M	7	9	15	40.4	18	20	10.2	9.2
	5	M	7	8	15	40.8	18	20	9.8	10
	5	M	7	8	15	41.2	18.4	21.8	10.4	9.8
	5	M	7	8	15	41.2	18.4	21.8	10.4	9.8
	6	1	M	5	9	14	32	14	14.2	7
	6	1	M	5	9	14	32	14	14.8	7
	6	1	M	5	9	14	32.8	14	14.8	7.4
	6	1	M	5	9	15	34.4	14	14.6	7.6
	6	1	M	5	9	15	40.4	18	20	10.2
	6	1	M	5	9	15	40.8	18	20	9.8
	6	1	M	5	8	15	41.2	18.4	21.8	10.4
	6	1	M	5	8	15	41.2	18.4	21.8	10.4

6	2	M	5	9	14	32.8	14.4	15	7.6	7.6
			5	10	15	32	14	13.8	7.6	7
		F	6	9	15	32	14	14.2	7.4	7.2
			6	9	15	38.4	17.6	20.2	10	10
			6	9	15	37.6	18.4	20.2	10	9.4
			7	8	15	39.2	18	20.4	10.4	9.8
			7	9	16	40.8	18.8	20.2	10	9.6
			7	9	16	42	18.4	21	10.4	10
3	M		5	9	14	33.2	14	15.4	8	7.8
			5	9	14	33.6	14	14.8	7.6	8
		F	6	8	14	34.4	14.4	15.6	8	7.6
			6	9	15	41.6	18	21.2	10.6	10.6
			7	9	16	42	20	21.4	10.4	10.6
			7	9	16	42.4	19.6	20.2	10.2	10
			7	8	15	40	17.6	20.8	10.4	9.8
			6	9	15	40	18.4	21.6	10.6	10.2
4	M		5	9	14	31.2	13.2	14.6	7.4	7
			6	9	15	32	12.8	14.6	7.6	7.2
			4	10	14	32.8	14.4	13.6	7.2	6.8
			5	9	14	33.2	14.8	15.4	7.8	7.4
		F	5	9	14	34.8	14.8	15.6	8	8
			5	9	14	40	17.2	21.4	10.6	8.8
			5	9	14	42	19.6	22	10	10.2
			6	9	15	36.4	16	20	10.2	9.2
			6	9	15	37.2	17.6	19.2	9.8	8.2
5	F		5	9	14	43.2	18.4	22.2	11	11
			5	9	14	42.4	18.8	21.8	10.6	10
7	1	M	5	9	14	34	13.6	14.8	7.4	7.2
			5	9	14	31.2	14	14.4	7.2	7.2
			5	9	14	32.4	14	15	7.6	7.6
			5	9	14	30.8	14.4	14.8	7.6	7.4
			6	8	14	32.4	14.4	15.2	7.8	7.8
		F	6	10	16	30.4	13.2	13.6	7.2	6.8
			6	9	15	40.4	18.8	21	10.6	10
			6	9	15	40.4	18	21	10.6	10
			7	9	16	38	17.6	19.8	9.6	9
			7	9	16	40	19.6	21.8	10.8	10.4
			8	10	18	42.4	18	19.2	8.6	8
			9	9	18	39.6	17.2	18.2	9	8.2
			5	9	14	38.8	18	19.4	9.6	9.4
2	M		5	9	14	44	19.2	22.2	11	10.4
			5	9	14	32.4	14.4	14.4	7.6	7.4
			5	9	14	33.2	14	15.6	7.8	7.8
		F	5	9	14	41.6	19.2	22	10.6	10.2
			5	9	14	41.6	19.2	20.4	10.2	10
			6	9	15	42.8	19.6	22	11	10.4
			6	9	17	41.2	16.8	19	9.4	8.2
			6	9	15	40	20	21.4	10.6	10

7	3	M	5	9	14	32	14.4	15	7.4	7.8		
			6	9	15	31.6	13.6	14	7.4	7.2		
		F	6	9	15	32	12.8	14.4	7.2	7.2		
			6	9	15	38.8	17.2	20.6	10.2	9.4		
	4	M	6	9	15	38	16.4	20.4	10	9.4		
			6	8	14	40	17.6	20.4	10.4	10.2		
		F	6	9	15	40.8	18.8	22	10.4	10		
			7	9	16	39.2	17.6	20.2	10.2	9		
	5	M	7	9	16	40	17.6	20.2	10.4	9.4		
			5	9	14	32.8	14	15	7.6	7.6		
		F	5	9	14	32	13.6	14.4	7	7.2		
			6	9	15	31.2	13.2	14.2	7.4	7.2		
	6	M	6	9	15	40.4	18	20.8	10.6	9.8		
			6	8	14	40.4	18.4	20.8	10.2	10.2		
		F	7	8	15	42.4	17.2	19.6	9.4	9		
			7	9	16	38	17.2	19.6	9.8	9		
	7	M	5	9	14	31.6	15.2	14.6	7.6	7.6		
			5	9	14	32.8	13.6	15	7.4	7.6		
		F	6	9	15	31.2	14	13.6	6.8	6.8		
			6	10	16	35.6	14.8	14.8	7.6	7.6		
	8	1	M	5	9	14	32.8	14	15	7.6	7.4	
			5	9	14	34	14.8	15	7.6	7.6		
		F	6	9	15	32.8	14	15.2	7.6	7.2		
			6	9	15	32.8	14.4	15.4	8	8		
		F	6	9	15	38.8	18	21	10.2	10		
			6	9	15	38.8	18	20.6	10	10		
		F	7	9	16	38.8	18.8	20.4	10	9.8		
			7	8	15	38	19.2	20.4	10	9.6		
		F	7	8	15	37.6	18	20	9.8	9.8		
			7	9	14	32	15.2	14.8	7.6	7.2		
		M	5	9	14	32	14.4	14.4	7.6	7.4		
			5	9	15	32.8	14.8	15.4	8	7.6		
		F	6	9	15	32.8	14	15.4	7.8	7.4		
			7	9	16	34	14	14.8	7.6	7.2		
	8	2	F	6	9	15	41.2	19.6	21.2	10.8	9.8	
			6	9	15	42	19.2	20.6	10.4	9.6		
		F	7	8	15	38.8	18	20.6	10.4	10		
			7	10	17	41.2	19.2	21.4	10.6	9.8		
		F	8	10	18	42.4	19.6	21.6	10.2	10		
			3	M	4	10	14	36	16	15.6	8	7.8
		F	4	9	13	35.2	14.4	15.6	8	8		
			5	9	14	35.6	15.6	15.4	7.8	7.6		
	9	1	M	5	10	15	34.4	14	14.4	7.4	7.4	
			5	9	14	32.8	14.4	14.8	7.8	7.6		
		F	6	9	15	35.6	13.6	15.4	8	8		
			6	9	15	42	17.2	20.4	10.6	10		
			6	9	15	40.8	18	20.4	10.4	10.2		
			6	9	15	39.6	16	21.2	10.2	10.2		

9	2	M	5	9	14	31.6	14	14	7.2	6.8
			6	8	14	32.8	13.6	15.2	7.8	8
		F	6	9	15	33.2	13.2	15	8	7.6
			6	9	15	39.2	17.6	20	9.6	9.4
			7	8	15	40	17.6	20.8	10.4	10
3	F		5	9	14	38.4	17.2	19.2	9.6	9.4
4	M		5	9	14	39.6	17.2	20	10.6	10
			6	9	14	32.8	13.6	14.8	7.8	7.4
			6	9	15	34.8	14	15.8	7.8	8
		F	5	8	15	34.4	14	15.6	7.8	7.8
			6	9	15	42	19.6	21.6	10.6	10.4
			6	9	15	44.8	19.2	22	11	10.4
10	1	M	5	9	15	42	19.2	22.2	10.6	10.8
			5	10	15	34	14.4	14.4	7	6.8
			5	9	14	34.4	14	14.8	7.8	7.6
			7	8	15	33.6	14	14.8	7.8	7.2
		F	5	9	15	33.2	14	14.6	7.4	7.4
			5	9	14	40.4	18.4	20.4	9.8	10
			5	9	14	40.4	18	20.4	9.8	10
2	M		5	9	14	34	14	15	7.4	7.6
			5	9	14	35.2	14	14.2	7.4	7.2
			7	9	16	32.8	13.2	14.6	7.4	7.4
			7	9	16	32.8	14	14.4	7.4	7.6
3	M		4	9	13	35.6	15.2	16	8	8.2
			4	9	13	34	15.2	15	7.6	7.2
			5	9	14	36	15.2	16.4	8	8
4	F		7	8	15	40	18.8	21.4	10.6	10.8
			7	8	15	40.4	19.2	20.4	10.4	9.8