

UNIVERSIDADE DE S. PAULO  
FACULDADE DE FILOSOFIA, CIÊNCIAS E LETRAS

BOLETIM N.º CXXXI

BIOLOGIA  
GERAL

N.º 9



S. PAULO — BRASIL

1 9 5 1

FACULDADE DE FILOSOFIA, CIÊNCIAS E LETRAS  
UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO

Reitor da Universidade de São Paulo  
PROF. DR. ERNESTO DE MORAES LEME

Diretor da Fac. de Filosofia, Ciências e Letras  
PROF. DR. EURIPEDES SIMÕES DE PAULA

**Departamento de Biologia Geral**

Diretor ..... Prof. Dr. André Dreyfus  
Assistentes ..... Dra. Rosina de Barros  
Dr. C. Pavan  
Dr. A. B. da Cunha  
Auxiliares de ensino ..... Elisa N. P. Knapp  
Dr. E. Ferraz Nonato

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO  
Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras  
SEÇÃO DE PUBLICAÇÕES

Toda a correspondência relativa ao presente Boletim deverá ser dirigida à  
Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras  
Departamento de Biologia Geral  
Caixa Postal, 8105 – São Paulo - Brasil



UNIVERSIDADE DE S. PAULO  
FACULDADE DE FILOSOFIA, CIÊNCIAS E LETRAS

BOLETIM N.º CXXXI

# BIOLOGIA GERAL

N.º 9



UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO  
Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras  
SEÇÃO DE PUBLICAÇÕES



S. PAULO — BRASIL

1951



CONTRIBUIÇÃO AO ESTUDO  
DO POLIMORFISMO

Antonio Brito da Cunha



## PREFÁCIO

Quando estive em São Paulo em 1943 o Prof. Th. Dobzhansky descreveu, em colaboração com Dr. Crodowaldo Pavan uma nova espécie de Diptera do gênero *Drosophila*, *D. polymorpha*, pertencente ao grupo cardini. Essa espécie apresenta a peculiaridade de ser a primeira espécie polimorfa descrita no gênero *Drosophila*. Devido ao interesse apresentado pelo fenômeno do polimorfismo, me foi sugerido fazer a análise genética da pigmentação das moscas dessa espécie. O trabalho foi interrompido por algum tempo e publicamos então uma nota prévia no "The Journal of Heredity" vol. XXXVII N.º 8, de Agosto de 1946. Pensamos então fazer experiências para análise do valor seletivo dos vários tipos de *D. polymorpha*, e reiniciamos então as experiências cujos resultados são aqui apresentados.

Deixamos aqui os nossos agradecimentos ao Prof. André Dreyfus pela sua orientação e pelos numerosos e úteis conselhos. Agradecemos também ao Prof. Th. Dobzhansky pelas suas valiosas sugestões. Ao meu colega Dr. Crodowaldo Pavan agradeço o auxílio que sempre me prestou quer pelas suas valiosas sugestões quer pela coleta de material. Agradeço também a D. Marta Erps Breuer pelas fotografias, desenhos e auxílio prestado na coleta de material, aos Snrs. Dr. Edmundo Ferraz Nonato e Henrique Serafim de Oliveira pela ajuda prestada em excursões e a D. Anita Burla pela parte datilográfica do trabalho.



## INTRODUÇÃO

### *Polimorfismo*

Como foi previsto por Tschetwerikoff e demonstrado por Dobzhansky, Dubinin e outros, nas populações naturais de *Drosophila*, como provavelmente de todos animais e plantas que se reproduzem por fecundação cruzada, existe enorme massa de gens mutantes recessivos. Apesar dessa grande quantidade de mutantes, as populações naturais, na sua grande maioria, apresentam grande uniformidade. Deve-se essa uniformidade ao fato dos gens mutantes de um mesmo locus existirem em concentração pequena, sendo assim pouco provável a formação de indivíduos homozigotos exibidores do caráter mutante. O mesmo não acontece no fenômeno do polimorfismo.

Polimorfismo, como foi definido por Ford (1945), é a ocorrência de 2 ou mais formas distintas de uma mesma espécie, lado a lado, no mesmo habitat e em concentração tal que a mais rara não possa ser mantida por mutação recorrente. Portanto, para que haja polimorfismo é necessário que o gen ou gens mutantes existam numa concentração maior do que aquela em que gens mutantes normalmente existem nas populações naturais. Polimorfismo produzido só por taxa de mutação é teoricamente possível, mas até agora nenhum caso foi demonstrado. Para termos uma idéia da frequência de indivíduos mutantes devidos somente à pressão de mutação é interessante citar os dados de Dubinin indicados por Spencer 1947. Dubinin fez coletas em grande escala, anualmente, em uma localidade russa Gelendzhik e determinou a frequência de indivíduos mutantes. As frequências máximas foram de 2,52%, 1,02%, 1,01%, 0,64% e 0,55% encontradas para 5 mutantes. A grande maioria dos mutantes têm frequência inferior a 0,1%. Vemos assim que só pressão de mutação é insuficiente para dar conta do fenômeno de polimorfismo. Isso não impede porém que casos de polimorfismo devido a somente pressão de mutação venham a ser encontrados.

Sewall Wright (1940) mostrou que em populações pequenas há possibilidade de aumento da frequência de gens mutantes por simples acaso. Dessa forma um gen adaptativa-

mente neutro pode ter a sua frequência muito elevada e tornar-se responsável pelo polimorfismo. Como diz Mayr (1942), há consideráveis provas indiretas de que muitos dos caracteres envolvidos no fenómeno do polimorfismo são completamente neutros sob o ponto de vista de sobrevivência. O polimorfismo devido a caracteres neutros só pode ser explicado pelo "genetic drift", pois essa é a única maneira de se obter o aumento da frequência de um gen neutro. Deve-se no entanto, levar em conta que na maioria dos casos, não temos elementos para afirmar se um caráter é adaptativamente neutro ou não. Pode ser que um caráter morfológico neutro esteja ligado a um caráter que fisiologicamente seja adaptativo e então ter-se-ia o aumento da frequência do gen não devido ao seu caráter morfológico neutro, mas devido ao seu caráter fisiológico adaptativo. Outra possibilidade é que um gen mutante responsável por um caráter neutro esteja estreitamente ligado a um gen responsável por um caráter fisiológico adaptativo. Neste caso teríamos o aumento da frequência daquele gen neutro, à custa do gen adaptativo. Mas esse aumento seria temporário, pois só poderia acontecer durante espaço de tempo muito curto, devido à possibilidade de um "crossing-over" separar os 2 gens. Uma vez separados os 2 gens a frequência do gen neutro permaneceria inalterável. Podemos concluir que polimorfismo devido a um gen neutro só é possível por "genetic drift" e temporariamente pela associação do gen neutro com um gen adaptativo.

A forma certamente mais frequente de polimorfismo é devida a gen ou gens mutantes que apresentam alguma vantagem adaptativa e que tenham por isso a sua frequência aumentada pela seleção natural. Podemos, como o fez Ford (1940) reconhecer dois tipos de polimorfismo devido a gens adaptativos 1) polimorfismo transitório 2) polimorfismo balanceado. No polimorfismo transitório um gen mutante está aumentando em frequência. Esse aumento de frequência pode prosseguir até 100%, desalojando assim os gens que estavam normalmente estabelecidos na população, ou pode estacionar em determinada frequência tendo-se então o polimorfismo balanceado. No 1.º caso, a espécie ou população só será polimorfa enquanto o gen mutante estiver aumentando de frequência e o polimorfismo cessará de existir quando o mutante desalojar os seus outros alelos. No polimorfismo transitório podemos ter 2 explicações a) aparecimento de um gen mutante mais viável desde o início e que seja então favorecido pela seleção natural desalojando os alelos preexistentes b) um mutante desfavorável ou neutro pode existir durante muito tempo numa população em frequência muito

baixa e sem mostrar tendência alguma a aumentar de frequência e nessa situação pode sobrevir uma modificação qualquer no habitat e o caráter condicionado por esse gen pode se tornar adaptativo e então pela seleção natural ter a sua frequência aumentada. Vejamos agora alguns exemplos de polimorfismo transitório.

Exemplo clássico de polimorfismo transitório é o do melanismo industrial em mariposas. Só se conhecia, na Europa, formas claras de várias mariposas. Com o início da industrialização, observou-se o aparecimento de formas escuras dentro dessas mesmas espécies. Essas formas escuras foram pouco a pouco aumentando na sua frequência e hoje são predominantes nas áreas industriais. Assim a espécie *Biston betularia* é branca malhada de preto. Em 1850 foi capturado um indivíduo preto, perto de Manchester. A partir dessa época a frequência de indivíduos negros aumentou e hoje em dia a forma negra constitui a maioria dos indivíduos da espécie em toda área industrial do norte da Inglaterra. Muitos casos semelhantes ao do de *Biston betularia* são conhecidos e na maioria deles a forma negra é devida a mutantes dominantes.

A viabilidade das formas melânicas foi analisada por meio de descendência obtida em "backcross". Em *Cleora repartada*, Ford (1940) nota que em "backcross" a frequência da forma melânica é maior do que a da forma normal. Observou também que o desvio era tanto maior quanto piores eram as condições do ambiente. É provável que o mesmo suceda com as formas melânicas das outras espécies. A explicação dada por Ford é a seguinte: As formas melânicas são mais resistentes, mais viáveis do que as claras. No entanto, no meio silvestre, as formas escuras são muito mais destruídas do que as claras porque estas sendo miméticas são mais facilmente encontradas pelos predadores, enquanto as escuras não tendo coloração protetora são mais facilmente vistas. Dessa maneira as formas melânicas não podem se estabelecer nas regiões silvestres. Nas áreas industriais o habitat sendo escurecido pela fuligem torna-se ótimo para a forma melânica que aí então está protegida pela coloração. Com a forma clara dá-se o inverso, pois ela é a mais visível sobre o fundo escuro. Dessa maneira a forma escura sendo mais resistente e além disso protegida pela cor, torna-se a forma mais abundante. É bem possível que durante a história dessas espécies de mariposa tenham surgido várias vezes mutações melânicas de maior resistência do que o tipo normal, mas que essas mutações nunca tenham se fixado por serem os seus portadores destruídos. Somente quando se criou

um novo habitat, escurecido pela fuligem é que houve possibilidade de fixação do mutante melânico que, por ser de maior viabilidade que o normal e por ter coloração críptica no novo ambiente, foi favorecido pela seleção natural. Nestes casos de polimorfismo transitório só há polimorfismo durante o aumento de frequência do novo gen. No fim do processo a espécie ou a população torna-se tão uniforme quanto as populações naturais comuns.

A forma de polimorfismo que para nós é mais interessante é o polimorfismo balanceado porque a esse tipo pertence o caso que foi por nós estudado. No polimorfismo balanceado a proporção entre os 2 ou mais tipos existentes mantém-se constante e essa constância é mantida ou por um mecanismo genético ou por fatores do ambiente. Vejamos inicialmente o 2.º caso. Exemplo muito bom é dado por Huxley (1942). Trata-se de um caso de mimetismo em mariposa. Observou-se que em espécies de mariposas que tem formas miméticas e formas não miméticas, a relação entre a frequência dos dois tipos depende de frequência da espécie que é imitada pela forma mimética. A grande abundância da forma mimética torna o caráter mimético menos protetor e o mesmo é carretado pela raridade do modelo. Dessa forma a frequência de forma mimética está estreitamente relacionada com a frequência do modelo. Assim em *Papilio polytes* as fêmeas apresentam 3 formas, 2 miméticas e 1 não mimética. As 3 formas existem no território em que também existem os modelos, mas fora do território das duas outras espécies, as fêmeas de *P. polytes* não são miméticas e aí a espécie é monomórfica. Provavelmente mesmo quando não existem as espécies imitadas, as populações de *P. polytes* contem mutantes do tipo mimético. Não existindo o fator seletivo para o tipo mimético, a frequência dos mutantes se mantem somente por pressão de mutação, sendo por essa razão muito baixa.

Outro tipo de polimorfismo balanceado encontra-se no estudo dos "clines". Em espécies de larga distribuição geográfica e que apresentam polimorfismo, encontra-se às vezes variação da frequência dos vários tipos ao longo de determinadas direções. Esses gradientes na frequência das várias formas são chamados "clines".

Os "clines" podem ser explicados de duas maneiras. a) A espécie é polimorfa e ao longo de sua distribuição geográfica há um gradiente de um fator ecológico qualquer ao qual o caráter polimorfo está adaptativamente ligado. O equilíbrio entre a frequência dos vários tipos polimorfos será então diferente de lugar para lugar e de acordo com o gra-

diente ecológico. Como exemplo podemos dar (de Mayr 1942) o caso estudado por Cowan. Analisou a frequência relativa de formas escuras de urso preto e de raposa prateada ao longo de sua distribuição. Notou que a frequência de formas escuras diminui das regiões frias e úmidas para as quentes e secas. Vemos assim que as formas escuras são mais adaptativas nas regiões frias e úmidas e o seu poder adaptativo decresce junto como o decréscimo do frio e da umidade. Nesse caso e em outros semelhantes, parece haver polimorfismo balanceado, havendo em cada região um equilíbrio, um balanço, diferente de acordo com as condições aí reinantes. Temos assim cline ligado com polimorfismo balanceado. b) Um outro tipo de cline é o ligado com polimorfismo transitório. Neste segundo caso, um gen favorável apareceu em determinado lugar e está se difundindo a partir do centro de origem. A frequência do mutante será então maior no seu centro de origem decrescendo a partir dele. Podemos ter também duas populações primitivamente isoladas, em que se fixaram gens diferentes, e que depois se ligaram. Temos então difusão de gens de uma para outra população e assim um gradiente de acordo com a difusão desses gens. As diferenças entre este tipo de cline e o já analisado, é que neste o polimorfismo é transitório e que não há necessidade de existência de um gradiente de condições ecológicas. A 2.<sup>o</sup> explicação deste tipo de "cline" dá conta da existência de "clines" em que o caráter polimorfo envolvido não parece ter valor adaptativo. Como exemplo de "cline" combinado com polimorfismo balanceado podemos citar o caso mencionado por Ford (1945) de *Papilio dardanus*. Neste caso o elemento responsável pelo cline é a frequência do modelo copiado pelas formas polimorfas miméticas. A frequência dos vários tipos é fixa para cada localidade, mas ao longo da área de distribuição, da costa oeste da África para a costa este há aumento da frequência de um tipo e diminuição de outro. Um terceiro tipo tem o máximo de frequência na região central este e mínimo na costa oeste e na costa este e sul.

Exemplo de "cline" envolvendo polimorfismo transitório encontramos em Dobzhansky (1941), citação de trabalho de Zimmermann sobre a frequência da estrutura "simplex" do molar do rato *Microtus arvalis*. Esse tipo de dente é devido a um gen recessivo. A frequência máxima desse gen é encontrada no sul de Dinamarca, cerca de 85% dos indivíduos são aí simplex. A frequência diminui gradativamente para o sul até ser quase nula na Alemanha Central e Sul.

W. Hovanitz (1944) estudando a borboleta *Colias chrysothene*, encontrou um interessante "cline" que parece ser determinado pela seleção natural. Nessa espécie de borboleta há duas raças, distintas sobretudo fisiologicamente, a raça alaranjada e a amarela. Nas 2 raças existem fêmeas brancas e esse caráter é determinado por um gen dominante. A distribuição das fêmeas brancas obedece um gradiente Norte-Sul, sendo as frequências máximas de fêmeas brancas no Norte e a mínima no Sul. Na Califórnia, na raça alaranjada, encontrou 74% de fêmeas brancas no Norte e somente 13% no Sul. Hovanitz diz no seu trabalho de 1944 que a distribuição geográfica das fêmeas brancas sugere vantagem de brancas sobre amarelas e alaranjadas à medida que se progride para o Norte.

Vejam agora o polimorfismo balanceado por fatores genéticos. A forma mais simples é aquela em que o tipo mais viável é o heterozigoto. Nesse tipo as 2 formas homozigotas, ainda que sejam pouco viáveis, são mantidas pela segregação dos heterozigotos. A frequência relativa entre os homozigotos e o heterozigoto será determinada pela viabilidade relativa dessas formas. Voltaremos a este caso com mais detalhe, pois o presente trabalho é sobre um caso deste tipo. Outras vezes, como se conhece casos em borboletas, o gen mais favorável está estreitamente ligado a um gen recessivo letal e por isso o homozigoto para o gen favorável não poderá sobreviver. Um caso interessante desse tipo é o estudado por Goldschmidt, e Fischer (Huxley 1942). Trata-se da mariposa *Argynnis paphia*, que apresenta dois tipos de fêmeas, sendo mais raro o tipo conhecido sob o nome de *valesina*. A forma *valesina* é geralmente rara. A análise genética revelou que o caráter *valesina* é devido a uma mutação dominante que está de tal forma ligada a um letal recessivo que "crossing-over" separando os 2 loci é muito raro. Goldschmidt conseguiu por "crossing-over" produzir linhagens em que todas as fêmeas eram *valesina*. Interessante é que na China quase todas as fêmeas são do tipo *valesina*, mostrando que *valesina* é a forma mais viável e que uma vez libertada do gen letal ela se difunde na população. No entanto quando ligado ao letal, o gen *valesina* tem a sua difusão impedida pela sua impossibilidade de formar homozigotos e fica então balanceado numa frequência baixa.

Casos mais complicados de balanceamento genético encontra-se em animais em que há vários gens estreitamente ligados a até mesmo cromosomas que obrigatoriamente se segregam juntos por causa de translocação recíproca.

Caberia aqui também mencionar o polimorfismo cromossômico tão bem estudado por Th. Dobzhansky em *D. pseudoobscura*. Preferimos no entanto fazê-lo ao tratarmos da Seleção natural para evitar repetição.

O polimorfismo é muito interessante principalmente porque nele estão envolvidos fatores seletivos cuja análise é da mais alta importância para o estudo de evolução. A possibilidade de fazer variar a frequência dos diversos tipos envolvidos no fenômeno dá assim possibilidade de melhor compreensão da Seleção natural e da análise experimental desse importantíssimo fator evolutivo.

Até há pouco tempo a ação da seleção natural nos casos de polimorfismo era mal conhecida. Fazia-se várias hipóteses com maior ou menor probabilidade de certeza mas não se tinha uma verificação experimental exata.

Um dos primeiros casos estudados foi o já clássico polimorfismo balanceado do coleóptero *Adalia bipunctata*. Esse inseto apresenta duas colorações, vermelha e preta, devidas a um único par de gens. Timofeef-Ressovsky (1940) analisou o comportamento das duas variedades com relação às estações. Notou que a frequência da forma preta aumenta de 37% na primavera até 63% no outono. No inverno a maioria dos indivíduos morre, sendo a forma vermelha mais resistente à hibernação do que a preta, e a diferença de resistência é tal que após o inverno as populações de *A. bipunctata* são compostas de 63% de indivíduos vermelhos. Alternam-se assim períodos de predominância de preto e de vermelho de acordo com as estações. No entanto as diferenças de viabilidade das 2 formas é tal que nunca uma delas é eliminada e dessa forma a espécie mantém a capacidade de se adaptar sempre bem, quer ao calor quer ao frio, pela seleção de uma ou de outra de suas variedades.

Gershenson (1945) analisou a frequência da forma mutante negra nas populações russas do pequeno roedor *C. cricetus*. Descobriu que a distribuição da forma mutante é regulada pela seleção natural. As formas mutantes são mais frequentes em florestas úmidas e raras ou ausentes em estêpes, florestas ou áreas montanhosas. Não só há relação entre o tipo de habitat e distribuição mas há também variação na frequência do mutante de acordo com as estações. Em algumas regiões a frequência dos mutantes aumenta no inverno e em outras diminui. Essas mudanças são causadas pela maior ou menor viabilidade em relação à forma normal. No verão as mudanças se fazem no sentido oposto. Assim nas populações de *Cricetus cricetus* também há mudanças cíclicas reguladas pela seleção natural.

O polimorfismo em que o fator seleção está mais bem estudado é o polimorfismo cromosômico de algumas espécies do gênero *Drosophila*. Foi demonstrado que inversões são muito frequentes nas populações naturais, tão frequentes que em certos casos a maioria dos indivíduos de uma população são heterozigotos para inversões. A. B. da Cunha e outros (1950) mostraram que em *Drosophila willistoni*, inversões heterozigotas são extremamente frequentes. O número médio de inversões heterozigotas nas populações naturais em que inversões são mais raras é 0,8 por indivíduo. Na população em que as inversões são mais abundantes o número médio de inversões heterozigotas é 9,36 por indivíduo. As inversões são facilmente estudadas nas espécies de *Drosophila* graças aos cromosomas salivares. Foi demonstrado principalmente por Dobzhansky e Dubinin que as inversões naturais tem valor adaptativo, e que por essa razão a frequência das várias inversões está relacionada com as condições do habitat. A variação da frequência das inversões correlacionada com as variações do meio, permite uma ideia muito exata do mecanismo de ação da Seleção natural. Extensos trabalhos foram feitos nesse campo principalmente por Dobzhansky e seus colaboradores nos U.S.A. e por Dubinin e sua escola na U. R. S. S. Dada a grande importância de seus trabalhos e à sua correlação com o nosso, farei deles um breve resumo.

Tanto Dobzhansky em *D. pseudoobscura*, como Dubinin em *D. funebris*, encontraram no polimorfismo cromosômico caso muito semelhante à variação no polimorfismo morfológico de *A. bipunctata*. Notaram que a frequência dos diversos tipos de cromosomas varia numa mesma população de acordo com as estações e que essa variação é cíclica. Em 1943 Dobzhansky publicou um trabalho sobre a frequência dos arranjos cromosômicos nas diferentes estações do ano em Mount San Jacinto e Andreas Canyon nos U.S.A.. Mostrou nesse trabalho que o arranjo cromosômico Standard tem a sua frequência mínima em Junho, cerca de 30% e que a frequência mais alta é mantida até Abril quando começa a decrescer para de novo atingir o mínimo de 30% em Junho. Outro arranjo cromosômico presente nessa população, Chiricahua, apresenta variação inversa, tem a sua frequência máxima em Junho, 40%, em Setembro atinge 20% mantendo essa frequência até Abril quando sobe para 30-40%. Vemos assim que o arranjo cromosômico Standard é o mais viável do verão ao inverno enquanto Chiricahua é o mais viável do inverno ao verão.

Caso semelhante foi estudado por Dubinin e Tiniakov em *D. funebris* na U.R.S.S. onde mostraram que junto com o aumento do número de indivíduos após o inverno há um aumento na frequência dos heterozigotos. Vê-se neste caso que a forma cromosômica Standard homozigota deve ser mais viável do que os outros tipos durante o inverno e que após o inverno os heterozigotos devem levar vantagem. Neste caso há mais um fato importante. Encontrou-se esta variação cíclica nas cidades russas mas não nas populações rurais. Há assim um comportamento diferente conforme o habitat. Destes casos como de outros que analisaremos em seguida ressaltam dois fatos muito importantes que são: a) a resposta da espécie às variações do meio são muito rápidas, sendo que no caso de *D. pseudoobscura* a frequência do arranjo Standard passa de 30% a 50% em 2-4 gerações; b) o equilíbrio entre os vários tipos homozigotos e heterozigotos se faz de tal maneira que nunca se perde um arranjo cromosômico. A frequência do arranjo diminui em certa época para aumentar depois, sem que nunca haja perda. Vemos que o polimorfismo por meio da manutenção de várias formas, permite que a espécie se adapte com grande rapidez às mudanças de meio sendo assim um fenômeno de mais alta importância na fisiologia da espécie.

No polimorfismo cromosômico encontramos também "clines". Clines foram descritos em *D. pseudoobscura* e *D. funebris* e em outras espécies como *D. robusta* por Carson e Stalker. Em *D. pseudoobscura* encontramos um "cline" muito interessante indo da costa do Pacífico para oeste. O arranjo Standard existe no extremo oeste dos U.S.A. numa concentração de 50%. Essa concentração diminui do oeste para este atingindo 5% no Arizona e se tornando muito mais baixa para este. O arranjo Arrowhead apresenta uma frequência de 20% na costa oeste e aumenta para este até Arizona onde alcança uma frequência de 100% e decresce depois tendo no Texas uma frequência de só 20%. Pikes Peak, outro arranjo, aparece no Novo México com uma frequência de 20% e no Texas atinge 75%.

Dubinin e Tiniakov na U.R.S.S. em *D. funebris* observaram clines do Norte para o Sul. Dois arranjos cromosômicos, II-1 e II-2 mostraram clines opostos, II-1 diminui do Norte para o Sul e II-2 aumenta do Norte para o Sul. Os dados obtidos por Dubinin e Tiniakov são:

II-1 80% em Ivanovo, 72% em Moscou, 54% em Michurinsk, 35% em Saratov e 1,3% em Erivan e II-2, 3% em Ivanovo, 15% em Moscou, 45% em Michurinsk, 46% em Saratov e 95% em Erivan. Esses dados mostram muito bem que

a inversão II-1 é mais adaptativa para regiões climáticas mais frias e II-2 para regiões mais quentes. Carson e Stalker também encontraram clines em *D. robusta*. De acordo com esses autores *D. robusta* se difundiu nos U.S.A. depois do Pleistoceno e durante a sua difusão a espécie ocupou novos habitats diferentes daqueles de onde proveio. Em cada um desses habitats, fixaram-se arranjos cromosômicos com as frequências balanceadas pelas condições ecológicas existentes nessa área. O conjunto das condições ecológicas produziu então o cline Norte-Sul que se encontra em algumas das inversões de *D. robusta*.

Encontramos também gradientes ecológicos em que a ação da seleção natural é muito evidente.

Dobzhansky (1948) estudou os gradientes encontrados nas populações de *D. pseudoobscura* em altitudes diferentes na região de Yosemite. Observou que o arranjo Standard é mais frequente nas altitudes baixas, diminuindo a sua frequência de baixo para cima. Arrowhead apresenta variação oposta, é mais frequente em região subalpina e decresce à medida que se desce. Assim a frequência de Standard é 45,9% a 244 ms. e 10% a 3.048 ms., enquanto Arrowhead tem 24% a 244 ms. e 50% a 3.048 ms..

A ação da Seleção natural ficou nesse caso ainda mais clara quando se analisou o comportamento de St. e de Ar na época quente e na época fria. Viu-se que no calor a frequência de St. aumenta em toda a extensão analisada, enquanto no inverno dá-se o contrário: diminui a frequência de St. e aumenta a de Ar. Assim, no calor, as populações de cima se assemelham às de baixo e no inverno as de baixo se assemelham às de cima. Harland (1947) encontrou condições semelhantes em *Ricinus communis*. Nessa espécie o gen B condiciona cêra nas hastes e b a sua ausência. Em Lima, plantas B não se reproduzem no inverno ao passo que b se reproduz durante o ano inteiro. B leva assim desvantagem em Lima. Nas grandes altitudes dá-se o contrário como se pode ver pela frequência relativa dos dois gens em diferentes altitudes. Em Lima, a 178 ms. só 22,2% são B enquanto que a 2.366 ms. a frequência de B é 100%.

Dubinín e Tiniakov também encontraram gradientes ecológicos. O gradiente por eles encontrado é a diferença na frequência de inversões eterozigotas nas populações urbanas e nas populações rurais. Observaram que no centro de Moscou a frequência de inversões heterozigotas é 88,1% e no subúrbio 1,8%. Do centro de Moscou para o subúrbio há um gradiente. Esse gradiente continua à medida que se afasta da cidade, sendo nula a frequência de heterozigotos

nos lugares mais afastados. As condições ecológicas criadas pelo homem nas cidades favorece portanto a heterozigose. Dubinin e Tiniakov repetiram essa análise em várias cidades da Rússia encontrando sempre o mesmo fenômeno com a diferença de que a frequência de heterozigotos varia de cidade para cidade. Vemos dessa forma que em meios diferentes as condições reinantes produzem por Seleção natural a diversificação dos cariotipos, havendo para cada região uma frequência ótima de heterozigose. Para completar os exemplos de polimorfismo obtidos pela análise de cromosomas temos os casos recentemente estudados por Dobzhansky e por Hsu e Liu. Dobzhansky encontrou em Keen Camp um bom caso de polimorfismo transitório. Nessa região está havendo um aumento gradativo da frequência do arranjo Standard com diminuição da frequência de Arrowhead e Chiricahua. Standard aumentou de 27,8% em 1939 a 52% em 1946, e Arrowhead e Chiricahua diminuíram de 30,4% em 1939 a 15,5% em 1946 e de 38,3% em 1939 a 23,7% em 1946 respectivamente. Neste caso houve uma alteração no habitat, diminuição das florestas, e o polimorfismo transitório deve aqui refletir a adaptação às novas condições surgidas pela queima das florestas. Hsu e Liu, na China, encontraram numa espécie de *Chironomus*, não identificada, 6 arranjos cromosômicos. Observaram que a frequência desses arranjos varia nos diferentes lugares estudados, mas que num mesmo lugar esta frequência está balanceada, certamente pelas condições de seleção aí existentes.

Os trabalhos de da Cunha e col. (1950) e de Dobzhansky e col. (1950) revelaram interessante correlação entre a frequência de inversões nas populações de *D. willistoni* e a ecologia das regiões onde essas populações vivem. Como as inversões são um caráter adaptativo, a frequência de inversões é uma boa medida de variabilidade adaptativa das populações. Assim uma população com alta frequência de inversões é adaptativamente mais versátil do que uma com poucas inversões. Nos dois trabalhos mencionados é demonstrado que a frequência de inversões é proporcional à frequência relativa de *D. willistoni* e à heterogeneidade do ambiente. A maior abundância de inversões heterozigotas, 9,3 por indivíduo, é encontrada em Goiaz onde o habitat é muito heterogêneo e a espécie frequente. As inversões são mais raras, 0,8 heterozigotas por indivíduo, na caatinga baiana, onde o ambiente é mais homogêneo. Em lugares de ecologia semelhante o número de inversões é maior naquele em que *D. willistoni* é mais frequente. Nos limites de distribuição, onde a espécie ocupa poucos nichos ecológicos, as inversões

são raras. Assim em *D. willistoni* a frequência de inversões é proporcional ao número de nichos ecológicos explorados pela espécie.

Em todos esses casos relatados é muito clara a correlação entre a variação do meio e a variação da frequência das formas, demonstrando assim o efeito seletivo das condições do meio sobre a constituição dos indivíduos que nele vivem.

Todos esses exemplos mostram da forma mais perfeita o efeito da seleção natural. Procurou-se reproduzir esses fenômenos de seleção no laboratório para aí se fazer uma análise detalhada dos fatores seletivos e das respostas das populações à seleção. Experiências sobre a Seleção natural em casos de polimorfismo são feitas há muito tempo em borboletas. Consistem essas experiências em submeter a predadores, formas crípticas em meios em que não estão protegidas pela côr e em meio em que são crípticas, formas miméticas e formas não miméticas, etc. Gerould encontrou numa borboleta *Colias philodice* dois tipos de larvas, um verde côr da folha de trêvo, planta em que as larvas normalmente vivem, e outro azul esverdeado. Colocou larvas dos dois tipos sobre pés de trêvo e durante dez minutos deixou que os pardais comessem as larvas. Depois desse tempo, analisando os tipos das larvas restantes, observou que só restavam larvas verdes côr de trêvo. Vemos nesse caso que si essas larvas só forem capazes de se alimentar de folha de trevo, o mutante azul esverdeado, sera rapidamente eliminado. Se no entanto esse mutante for capaz de comer uma planta de folhas azul esverdeadas o mutante então sobreviverá. Se o trêvo e essa planta azul esverdeada viverem no mesmo habitat, teremos então nesse habitat larvas azues esverdeadas e larvas verdes côr de trêvo, portanto um caso de polimorfismo. A frequência dos tipos dependerá então de suas viabilidades relativas e da frequência relativa do trêvo e da planta azul esverdeada.

Podemos ainda relatar dois casos interessantes tirados de Cott 1940 mostrando o valor adaptativo de colorações crípticas. São dois casos estudados um por Cesnola em *Mantis religiosa* e outro por Sumner em *Gambusia patruelis*.

Na Europa existem duas formas de *Mantis religiosa*, forma verde e parda. A forma verde vive em capim verde enquanto a parda vive em capim sêco. Cesnola colocou indivíduos pardos em capim pardo e em verde, e indivíduos verdes em capim pardo e em verde. Observou que num total de 70 indivíduos colocados em meio diferente de sua côr, todos eram eliminados enquanto de 40 indivíduos colocados em meio de sua côr, nenhum foi morto. A duração da experiência foi de 19 dias.

Sumner colocou peixes da espécie *Gambusia patruelis* em tanques pintados de escuro e em tanques pintados de branco. Os peixes colocados em tanque escuro tornam-se escuros enquanto os do tanque claro tornam-se claros, depois de 7-8 semanas. Sumner colocou então em tanques escuros indivíduos claros e escuros e fez o mesmo em tanques claros. Nos tanques foram soltos pinguins. Sumner notou que foram mortos pelos pinguins 66% dos indivíduos adaptados ao meio diferente daquele em que foram colocados e só 33% dos adaptados, mostrando-se assim o valor seletivo da pigmentação nos peixes.

A ação da Seleção natural em casos de polimorfismo foi no entanto mais bem estudada no polimorfismo cromosômico, por Dobzhansky, Dubinin e Tiniakov. Esses autores se utilizaram de uma engenhosa ideia de L'Heritier e Teissier. L'Heritier e Teissier para estudar a viabilidade relativa de mutantes e da forma selvagem em *D. melanogaster* usaram uma caixa de madeira com paredes de vidro e com meio de cultura colocado em pequenas vasilhas. O meio de cultura pode ser substituído de tempo em tempo. Coloca-se dentro da caixa uma população de *Drosophila* em que a porcentagem do gen mutante, no caso de L'Heritier e Teissier, ou de arranjos cromosômicos no caso de Dobzhansky, Dubinin e Tiniakov, é conhecida. As vasilhas de meio de cultura são colocadas a certos intervalos de tempo, de forma que quando se coloca uma vasilha, a que está há mais tempo na caixa já produziu todas as môscas que podia produzir. Substitue-se assim a vasilha mais velha por uma mais nova, em intervalo de tempo dependendo do número de vasilhas da caixa, e do tempo necessário para que uma vasilha produza a quantidade de môscas que pode produzir. O tamanho da população pulação de 3.000 a 5.000 môscas. Consideremos uma população de 5.000 môscas. Desse total cerca de 1/2 deve ser fêmeas. Se cada fêmea produzir 200 descendentes, o que é muito pouco para as espécies estudadas, na geração seguinte ter-se-ia 500.000 môscas. No entanto, a quantidade de meio de cultura é tal que a população permanece constante, com cerca de 5.000 môscas, dando cada casal, em media, só 2 descendentes, o que produz uma seleção muito forte quando se considera a capacidade reprodutiva dessas môscas. Amostras de môscas adultas no caso de mutantes, ou de larvas no caso de arranjos cromosômicos são retiradas em intervalos de tempo regulares. As môscas são contadas e vê-se então se houve ou não mudança na frequência dos gens. No caso dos arranjos cromosômicos são feitas preparações de glandulas salivares com orceina-acética e analisada a frequência

dos diversos tipos de cromosomas. Como as amostras são retiradas em intervalos de tempo regulares, pode-se correlacionar a variação da composição da população com o tempo. Essas caixas podem ser colocadas em temperaturas diferentes e assim pode-se estudar a variação da composição das populações nas diferentes temperaturas.

L'Heritier e Teissier estudaram o comportamento de dois mutantes de *D. melanogaster*, Bar e ebony, quando colocados numa população com tipo selvagem. No caso de Bar verificaram que o mutante é eliminado muito rapidamente no princípio, tornando-se a eliminação mais lenta depois de certo tempo. Começando-se a experiência com uma frequência de 99% de Bar, tem-se depois de 250 a 300 dias uma frequência de somente 10 a 20% e depois de 415 a 430 dias 1-6% e no 604.º dia a frequência é de somente 0,37%. Esses dados indicam que o gen Bar deve ser eliminado da população pela Seleção natural.

No caso de ebony os resultados foram diferentes. Como no caso de Bar, a frequência de ebony diminui rapidamente no início, tornando-se a diminuição mais lenta depois de certo tempo. Mas o gen ebony não é eliminado como Bar, pois a sua frequência se estabiliza quando atinge 10-15%. Em experiência que durou 3 anos, a frequência final de ebony foi de 11,7%. Essa experiência demonstrou que os heterozigotos tem certo valor seletivo positivo, ainda que muito baixo. Esse caso apresenta grande analogia com o que acontece nas populações naturais, como podemos ver comparando-o com os exemplos que já demos. Vemos também que a Seleção natural não uniformiza as populações, pois é capaz de manter a sua variabilidade, o que é extremamente importante para a sua sobrevivência.

Dobzhansky colocou em caixas semelhantes, populações com frequência muito alta do arranjo Chiricahua, cerca de 90% e frequência muito baixa de Standard, cerca de 10%. Observou que a frequência de Chiricahua diminuiu gradativamente, enquanto a de Standard aumentou. Depois de 9 meses Standard atingiu a frequência de 67% e Chiricahua baixou a 23%, estabilizando-se então a população. Sewall Wright e Dobzhansky fizeram, baseados nas variações encontradas, cálculos para determinar a viabilidade relativa dos vários tipos. Encontraram que, se tomarmos a viabilidade de St/CH por base e igual a 1, a viabilidade de St/St será 0,7 e Ch/CH 0,4, o que está de acordo com o ponto de equilíbrio encontrado. A experiência foi repetida várias vezes obtendo-se sempre equilíbrio com cerca de 70% de Standard e 30% de Chiricahua. O mesmo foi encontrado em experiências com Stan-

dard e Arrowhead onde o equilíbrio também se deu a 70% de Standard e 30% de Arrowhead. Foram feitas também experiências em que se colocou juntos Standard, Arrowhead e Chiricahua e o equilíbrio foi obtido com 50 a 55% de Standard, 30 a 35% de Arrowhead e 10 a 15% de Chiricahua. Vemos que os vários cariotipos são selecionados diferentemente pelas condições do ambiente. Esses resultados de Dobzhansky foram obtidos em caixas colocadas em temperaturas superiores a 20°. Em experiências feitas àbaixo desta temperatura não houve modificação da constituição da população, mostrando que a temperaturas baixas os diferentes cariotipos estudados têm a mesma viabilidade.

Foram também feitas experiências com os mesmos arranjos gênicos mas originados de localidades diferentes. Usando-se St e Ar de Pinon Flats, foi obtido equilíbrio com 67% de St e 33% de Ar. Repetiu-se a experiência mas com St e Ar originários de Mather e o equilíbrio se deu com 50 a 55% de St e 45 a 50% de Ar. Vemos que o mesmo arranjo cromosômico tem valor adaptativo diferente em localidades diferentes porque em lugares diferentes podem ser selecionadas mutações diferentes. Dobzhansky mostrou também que usando-se uma inversão A de uma localidade e uma inversão B de localidade diferente, o híbrido não será a forma mais viável apesar de AB ser a forma mais viável quando os 2 cromosomas provém da mesma localidade. Vemos que a seleção age fazendo com que não só a espécie se adapte diretamente ao meio mas também produza uma melhor adaptação entre as suas várias formas.

A adaptação de uma inversão não é um fenômeno independente. Depende de sua maior harmonia com as outras inversões. Sendo, como vimos diferentes as inversões de localidades diferentes, essa harmonia entre as diversas formas é destruída quando se cruza tipos de populações diferentes.

Outro fato interessante descoberto por Dobzhansky é que um arranjo cromosômico pode ser completamente eliminado quando colocado com um certo arranjo e ser mantido quando existir um outro. Assim em experiências com caixas de população o arranjo Tree-line é completamente eliminado quando colocado com St. Mas é mantido quando colocado com Ar. Isso explica a existência de Tree-line em populações naturais. Em populações naturais em que existam só St e Tree-line este seria eliminado, mas quando há também Ar, Tree-line é mantido à custa de sua combinação com Ar.

Dobzhansky conseguiu também mostrar, no caso por êle estudado, em que estágio da vida da mosca a Seleção natural opera. Analisando a frequência dos tipos de cromosomas em larvas e adultos produzidos pela mesma postura a que pertencem as larvas, encontrou diferença entre a constituição das amostras de larvas e de adultos, evidenciando que a eliminação diferencial se dá entre os estágios de ovo e adulto e não entre os adultos.

Dobzansky e Epling estudaram a razão das diferenças em valor adaptativo dos vários arranjos. Observaram que em heterozigotos para uma inversão a porcentagem de "crossing-over" é nula ou extremamente mais baixa do que nos homozigotos. Quando aparece uma combinação favorável de gens num cromosoma, se os indivíduos têm todos a mesma sequência de gens, o "crossing-over" destroi a combinação favorável dispersando os seus gens. Se no entanto a maioria dos indivíduos são heterozigotos, a combinação gênica favorável é mantida nos heterozigotos pela falta de "crossing-over". Dessa forma às inversões permitem que combinações gênicas favoráveis se mantenham nas populações. Expliquemos essa conclusão analisando o caso estudado de gradiente urbano-rural de Dubinin e Tiniakov. Antes da industrialização, *D. funebris* vivia em meio predominantemente rural. À medida que se processou o desenvolvimento das cidades, houve em *D. funebris* uma seleção de gens adaptativos para as novas condições ecológicas que estavam sendo criadas. Combinação de vários gens adaptativos se formaram mas foram destruídos pelo "crossing-over". No entanto quando apareceu uma inversão nesse cromosoma com combinação de gens favoráveis, essa inversão passou a manter unidos esses gens. Esse cromosoma tornou-se então mais favorável do que os outros aí existentes e se difundiu por todo novo habitat. Inicialmente, devido à baixa frequência dessa inversão, a maioria dos indivíduos em que ela existia eram heterozigotos. Quando a inversão atingiu uma frequência elevada, homozigotos começaram a se formar. Os homozigotos, apesar de terem valor adaptativo menor que os heterozigotos, são mantidos na população pela segregação nos heterozigotos. O ponto de equilíbrio em que a sequência gênica original e a nova são mantidas é dado pelos valores adaptativos dos heterozigotos e dos 2 tipos de homozigotos. Como Wright e Dobzhansky (1946) mostraram, o ponto de equilíbrio corresponde ao ponto em que a população, como um todo, tem valor adaptativo máximo. Inversões apareceram várias vezes, o que causou, dada a sua difusão por serem mais viáveis, a grande concentração de heterozigotos nas populações urbanas. Por

outro lado os heterozigotos sendo os tipos mais frequentes são os mais trabalhados pela Seleção natural e por isso são tornados cada vez mais viáveis.

Heuts (1948) estudou as propriedades adaptativas das inversões de *D. pseudoobscura* em diferentes condições de meio. Encontrou que a umidade relativa afeta diferentemente as pupas de constituições cromosômicas diferentes. Assim pupas homozigotas para Arrowhead tem o máximo de viabilidade em atmosfera com pouca umidade, enquanto Chiricahua tem o máximo de viabilidade em atmosfera muito úmida, sendo os homozigotos para Standard intermediários.

As condições de umidade durante o período pupal, assim como a temperatura durante a vida adulta da mosca afetam a sua longevidade, tendo os homozigotos para as diversas inversões, os seus pontos ótimos em condições diferentes.

A. B. da Cunha (1951) mostrou que pelo menos alguns dos vários arranjos gênicos de *D. pseudoobscura* são sensíveis ao tipo de alimento de que as moscas vivem. Em populações experimentais, mantidas em caixas de populações, os valores adaptativos de moscas com diferentes combinações cromosômicas varia de acordo com o levedo usado. Partindo-se de populações com 50% de arranjo gênico Standard e 50% Chiricahua, pode-se obter o equilíbrio com 70%, 75%, 77%, 80% ou 100% de Standard de acordo com a espécie de levedo com que a população é alimentada. Diferentes espécies de levedos produzem diferentes quantidades de substâncias necessárias à fisiologia das moscas. Os arranjos gênicos diferentes são diversamente selecionados. Isso mostra que inversões são diferenciadas com relação ao fator nutrição.

Dubinín e Tiniakov estudaram experimentalmente o efeito da hibernação sobre os arranjos cromosômicos de *D. funebris*. Submeteram caixas de população a temperaturas baixas — 2 a 3°C durante o inverno e analisaram a frequência de arranjos antes e depois da experiência. Encontraram que a inversão II-1 é desfavorecida pela hibernação, pois os indivíduos homozigotos para o arranjo gênico normal desse cromossoma sobrevivem melhor do que os heterozigotos ou homozigotos para II-1. O contrário se dá com a inversão IV-1 pois após a hibernação os seus heterozigotos são mais frequentes do que antes. O resultado dessa experiência está em perfeito acordo com o que se encontra em populações naturais, pois aqui também II-1 aumenta no verão e diminui no inverno e IV-1 tem comportamento oposto.

Os mesmos autores submeteram à hibernação culturas homozigotas para normal, culturas heterozigotas para II-1 e

culturas homozigotas e observaram que a sobrevivência em culturas II-1/II-1 foi de 0,2%, em St/St 1,1% e em St/II-1 0,1%. Vemos assim que o frio selecionou os varios cariotipos diferentemente e que enquanto algumas inversões são desfavorecidas outras são favorecidas.

Outro dado interessante obtido por Dubinin e Tiniakov é a maior fertilidade das fêmeas que sobrevivem à hibernação. Enquanto a média de postura das fêmeas que não passaram pela hibernação é da 42,3 ovos por dia, a média de postura das môscas nascidas depois da hibernação é de 55,7 por dia. Esse aumento na postura é devido à seleção de fatores genéticos pois as filhas dessas môscas conservam essa maior fecundidade. Infelizmente os autores não fizeram estudo da correlação de fecundidade com inversões. Provavelmente a maior fecundidade é favorecida após o inverno e desfavorecida no verão por estar relacionada com alguma inversão selecionada dessa maneira. Repetindo-se a seleção na hibernação seguinte temos então uma variação cíclica dos períodos de maior e menor fecundidade.

Resultados extremamente interessantes foram obtidos por Bruce Wallace (1948) estudando a condição "sex-ratio" em *D. pseudoobscura*. "Sex-ratio" é um fator ligado ao sexo que determina a formação só de espermatozoides com cromosoma X. Os cromosomas X portadores do fator "sex-ratio" diferem do cromosoma Standard por três inversões. A análise da sobrevivência diferencial durante a vida larval, da longevidade dos adultos, da fecundidade, da atividade sexual e do desenvolvimento dos ovos, mostrou que o cromosoma "sex-ratio" difere do Standard em todos esses caracteres. Além disso há diferenças de acôrdo com a temperatura em que as môscas vivem. Wallace mostrou também que "sex-ratio" é um caso de polimorfismo balanceado.

Todos esses fatos mostram que a Seleção natural longe de ser um fator homogeneisante das populações é um fator capaz de manter a variabilidade. O reflexo da manutenção da variabilidade é o polimorfismo, quer cromosômico, quer morfológico. O estudo do polimorfismo é então muito importante por ser o polimorfismo reflexo do efeito da Seleção natural e um mecanismo que possibilita à espécie aproveitamento máximo dos diferentes meios.

Este trabalho visa relatar estudos feitos de um caso de polimorfismo morfológico em que se obteve confirmação dos resultados obtidos na análise do polimorfismo cromosômico. Tentaremos mostrar que o que se encontrou na análise do polimorfismo cromosômico é também válido para o polimorfismo morfológico.

## MATERIAL

No gênero *Drosophila* são raros os casos de polimorfismo morfológico. Atualmente são conhecidos unicamente três casos, sendo um duvidoso. O caso mais antigo é o descrito por Sturtevant (1916) de *D. cardini*. Essa espécie apresenta grande variação que parece não ser hereditária, mas devida somente a fatores do meio, segundo Sturtevant (1921) e Metz. O segundo caso é de *D. montium* descrito por Duda e encontrado por Kikawa (1938) e Pavan e da Cunha (1947). Em *D. montium* o polimorfismo é devido a fatores genéticos. A análise deste caso foi feita por N. Maia (1949). O terceiro caso, cuja análise é o objeto do presente trabalho, é o de *D. polymorpha*. Essa espécie foi descrita por Th. Dobzhansky e C. Pavan em 1943. Esses autores encontraram grande variação na extensão das bandas marginais pigmentadas existentes nos tergitos abdominais. Dado o grande interesse do estudo de variação em populações naturais, o estudo de genética da pigmentação de *D. polymorpha* me foi confiado e sugerido para minha tese de doutoramento pelo Prof. André Dreyfus.

*D. polymorpha* foi encontrada nas localidades de São Paulo, Bertioga, Araras, Vila Atlântica, Itanhaem, Serra da Bocaina, Iporanga, Águas do Prata, Itaiê, Cosmópolis, Campos do Jordão, Icem, Mogí das Cruzes no Estado de São Paulo; Angra dos Reis, Pinheiral e Rio de Janeiro no Estado do Rio de Janeiro; Lamedor, Morretes no Estado do Paraná; sendo polimorfa em todas elas. No presente trabalho usamos moscas provenientes de Araras, Campos do Jordão, Angra dos Reis, Águas do Prata, Itaiê e Lamedor. O desenvolvimento de *D. polymorpha* nos meios de cultura normais, de banana e agar, de Bridges ou de farinha de milho e melado, é péssimo. As larvas apresentam um forte geotropismo negativo saindo do meio de cultura e acabando por se introduzir no algodão das rôlhas dos vidros de cultura. Quase todas as larvas que chegam até a rôlha não dão moscas adultas. Além desse fenômeno de geotropismo negativo a mortalidade de larvas é enorme, só empupando uma pequena minoria. Dificultando mais os trabalhos há a grande sensibilidade das moscas às imperfeições dos meios de cultura,

sendo suficiente haver um excesso de água no meio de cultura, ou um excesso de fermento para que as moscas adultas morram e não se desenvolvam as larvas. Devido à essas dificuldades, mesmo nas melhores condições, o número de moscas adultas que se desenvolve em cada vidro de cultura é muito reduzido. Foi experimentado melhorar o meio de cultura acrescentando suco de frutas, como laranja, limão, tomate ou legumes esmagados, como cenoura e beterraba e vitaminas como A, B e triturado de comprimidos de Supervitaminas do Laboratorio Andromaco e VI Sinerall de U. S. Vitamins Co., New York. Em todas as experiências os resultados foram sempre nulos. O desenvolvimento de *D. polymorpha* é também dos mais longos levando, da postura do ovo até a saída da pupa, cerca de 1 mês. A captura das moscas na natureza foi feita segundo o método descrito por Pavan e Brito da Cunha em 1947. Consiste o método em colocar fruta fermentada em lugares em que se remove a vegetação, dentro do mato. As *Drosophilas* atraídas pelo cheiro da fermentação são capturadas com rede de filó bem fino e transferidas para tubos de vidro sem meio de cultura em que se coloca uma tira de papel de filtro para absorver a água produzida pela respiração. Essas moscas são anestesiadas e analisadas na lupa e depois colocadas em vidros com meio de cultura.

As experiências foram feitas todas a 21-22 graus em câmara refrigerada que nos foi doada pela Rockefeller Foundation. Quando as culturas são feitas fora da câmara os resultados são muito ruins devido à sensibilidade das culturas às variações de temperatura. O fermento usado nas culturas foi o Fleischmann comercial (*S. cerevisiae*).

Como devido ao seu desenvolvimento demasiado lento, as culturas são conservadas por muito tempo, há maior possibilidade para desenvolvimento de fungo do que nas culturas de outras moscas. Além da precaução comum de colocar Moldex no meio de cultura, tivemos muito bom resultado embebendo o papel de filtro em solução de Moldex a 10% em álcool absoluto e depois secando o papel de filtro na estufa. Por esse método o desenvolvimento de fungos foi praticamente eliminado.

Pela mesma razão, desenvolvimento demasiado lento das larvas, muitas vezes o fermento se desenvolve excessivamente morrendo as larvas e as moscas adultas. Esse inconveniente foi afastado na maioria das vezes colocando-se nos vidros novos, quantidade muito pequena de fermento e depois quando já existiam larvas colocando-se mais fermento.

## DESCRIÇÃO DA VARIAÇÃO

Encontramos em *D. polymorpha* 3 tipos facilmente distinguíveis, o claro, o escuro e o intermediário. (Fig. 1).

No tipo claro as faixas marginais posteriores são muito estreitas, interrompidas na região mediana dorsal e terminando na região mediana lateral. Nas fêmeas, o 1.º tergito não tem banda, o 2.º, banda extremamente fina no terço superior, o 3.º, banda extremamente estreita na metade lateral, o 4.º, nos dois terços laterais tão fina como no 3.º, o 5.º, tem faixa apenas perceptível e os seguintes não tem faixa. No macho claro, o 1.º tergito não tem faixa, o 2.º tem faixa apenas perceptível ou ligeiro sombreado, o 3.º e o 4.º tem banda estreita na metade lateral, o 5.º tem ligeira mancha escura na região lateral superior, sendo o 6.º desprovido de banda.

Nas mósas escuras as bandas são muito mais largas do que no tipo claro, tendo na metade dorsal dos tergitos uma largura de meio tergito e na metade ventral, abrangendo toda a largura do tergito. Na fêmea, os dois últimos tergitos são totalmente negros, o mesmo acontecendo nos machos. Tanto o tipo claro como o tipo escuro não apresentam variação alguma sendo facilmente caracterizados. O mesmo não acontece com tipo intermediário, que é altamente variável. No tipo intermediários, as bandas são sempre mais largas do que no tipo claro, podendo muitas vezes se prolongar até o bordo anterior do tergito. Quando chegam até o bordo anterior, sempre fica uma larga região amarela entre esse prolongamento lateral de banda e o bordo ventral do tergito. Essa região amarela na extremidade ventral do tergito distingue muito bem o tipo intermediário mais escuro, do tipo escuro. Muitas vezes em vez de prolongamento lateral da banda marginal, encontra-se manchas isoladas. Os tipos intermediários mais claros distinguem-se do tipo claro principalmente pela banda nítida nos últimos segmentos, inexistentes no tipo claro, e pela maior largura e extensão das bandas. Muitas vezes as mósas claras mais velhas apresentam cor avermelhada que não se encontra nos outros tipos.

Frequentemente a pigmentação leva muito tempo para se desenvolver e em certos casos após 8 dias ainda não está perfeitamente desenvolvida. Por essa razão as análises dos cruzamentos só foram feitas depois de 10 dias do nascimento das mósas. Algumas vezes as manchas pigmentadas não ficam fortes, mas se percebe só um esboço acinzentado claro,

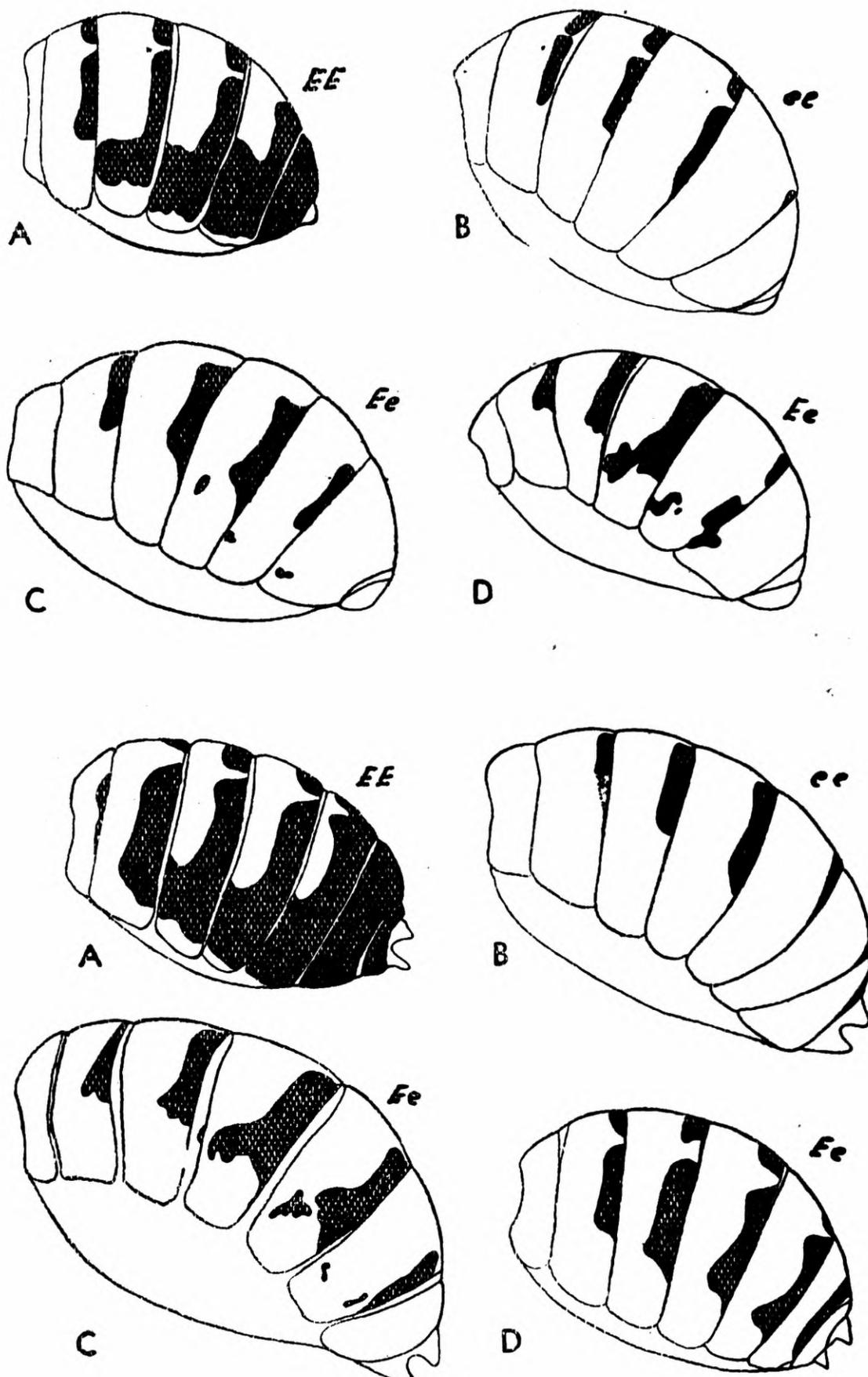


Fig. 1.

Desenhos dos tipos de abdômem de *D. polymorpha*.

suficiente para permitir o reconhecimento do tipo de mosca. Essa demora na pigmentação, e mesmo os casos mais raros de permanecer durante a vida da mosca só um esboço de mancha, é independente de temperatura, e parece ser dependente da abundância de alimento. Na natureza foram encontrados alguns exemplares com somente esboço de pigmentação. Raras vezes encontramos moscas apresentando um tipo de pigmentação diferente: grandes manchas de formas irregulares, dispersas pelos tergitos. Esse tipo deve ser produzido por anomalias no desenvolvimento pois moscas assim pigmentadas dão descendência completamente normal. Podemos já aqui dizer que o tipo escuro apresenta exatamente o mesmo desenho encontrado numa espécie próxima de *D. polymorpha*, *D. cardinoides*. Distingue-se *D. cardinoides* de *D. polymorpha* escura somente pela coloração do tórax, bandas marginais anteriores dos tergitos, cabeça e pernas que são muito mais escuras do que em *D. polymorpha*.

#### ANÁLISE DA GENÉTICA DA PIGMENTAÇÃO

A primeira coisa que fizemos foi procurar obter linhagens puras dos vários tipos e assim determinar si suas diferenças são hereditárias ou não. Para isso tomamos fêmeas virgens escuras, claras e intermediárias e as cruzamos com machos escuros, claros e intermediários respectivamente. Os cruzamentos feitos com as diferentes linhagens foram os seguintes:

Araras	—	30	vidros	de	2	machos	E	x	2	fêmeas	E
	—	"	"	"	2	machos	C	x	2	fêmeas	C
	—	"	"	"	1	macho	E	x	1	fêmea	E
	—	"	"	"	1	macho	C	x	1	fêmea	C
Águas de Prata	—	30	vidros	de	1	macho	E	x	1	fêmea	E
	—	"	"	"	1	macho	C	x	1	fêmea	C
Itaiê	—	20	vidros	de	1	macho	E	x	1	fêmea	E
	—	"	"	"	1	macho	C	x	1	fêmea	C
Angra dos Reis	—	20	vidros	de	1	macho	E	x	1	fêmea	E
	—	15	"	"	1	macho	C	x	1	fêmea	C

Os  $F_1$  de todos esses cruzamentos foram todos iguais aos pais, o mesmo acontecendo com  $F_2$  e  $F_3$ . Vemos assim que os tipos claros e escuros são puros. As culturas de Araras con-

tam atualmente 50 gerações dando sempre indivíduos iguais aos iniciais.

O mesmo não acontece com os descendentes de mûscas do tipo intermediário, pois os F<sub>1</sub> são compostos de mûscas claras, escuras e intermediárias. Dessas experiências concluímos que a variação de *D. polymorpha* é uma variação genética e que os tipos claros e escuros são puros e os intermediários heterozigotos.

Vejam os agora a análise da descendência dos heterozigotos. Foram feitos cruzamentos para obtenção de híbridos, usando-se machos E x fêmeas C e machos C x fêmeas E. Em qualquer dos cruzamentos, os híbridos são sempre do tipo intermediário.

Os indivíduos F<sub>1</sub> foram cruzados entre si, obtendo-se os resultados que veremos a seguir. Esses cruzamentos foram feitos em ocasiões diferentes e relatamos juntos os resultados dos cruzamentos feitos na mesma ocasião.

Os resultados mais antigos já foram relatados na revista "The Journal of Heredity" em Agosto de 1946. São os seguintes :

	♂ E x ♀ C			♂ C x ♀ E		
Observado	540 E	1238 I	478 C	320 E	856 I	261 C
Esperado	564	1128	564	359	718,5	359
Desvios	-24	+110	-86	-39	+137,5	-98

Desvio muito significativo, sendo o seu total :

	Total = genotipo			Gens	
Observado	860 E	2094 I	739 C	3814 E	3572 e
Porcentagem	23,28%	56,71%	20,01%	51,64% E	48,36% e
Esperado	923	1846,5	923	50%	50%
Desvios	-63	+247,5	-184	+ 1,64%	-1,64%

Muito significativo

Êsses resultados são a soma dos resultados de vários cruzamentos, pois a descendência de cada casal foi muito pequena. A hipótese que fizemos para a explicação dos cruza-

mentos é a de que as diferenças de pigmentação fossem devidas a um único par de gens sem dominância, sendo denominados *EE* os indivíduos escuros, *Ee* os intermediários e *ee* os claros. No entanto, os resultados calculados segundo essa hipótese, dão desvio muito significativo que interpretamos como sendo devido às viabilidades diferentes dos vários tipos. Como já podemos ver nestes cruzamentos, o gen *E* é mais viável do que o gen *e*, havendo um desvio de 1,64% para o gen *E* num total de 7.386 gens.

Quando êsses dados foram remetidos para a publicação estavam sendo feitos outros cruzamentos seguindo-se o mesmo método. O resultado desses cruzamentos foi:

	♂ E x ♀ C			♂ C x ♀ E		
Observado	642 EE	1531 Ee	536 ee	963 EE	2236 Ee	774 ee
Porcentagem	23,7%	56,5%	19,8%	24,23%	56,28%	19,49%
Esperado	677	1354	677	993	1986	993
Desvios	—35	+177	—141	—30	+250	—219
X <sup>2</sup> e Prob.	X <sup>2</sup> =54 —	Desvio muito significante		X <sup>2</sup> =80,3	Desvio muito significante	
Gens	51,9% E	48,1% e		Gens	52,3% E	47,7% e
	d=1,9% E	—1,9% e			d=+2,3% E	—2,3% e

O que nos dá um total :

Observado	1605 EE	3767 Ee	1310 ee
Porcentagem	24,02%	56,34%	19,65%
Esperado	1670	3340	1670
Desvios	—65	+427	—360
	Desvio muito significante		
Gens	52,2% E	47,8% e	
	d = + 2,2 E	—2,2 e	

Como podemos ver estes resultados são idênticos aos publicados em "The Journal of Heredity".

A única explicação que me parece possível é a de 1 par de gens sem dominância, com viabilidade diferente dos 3 genotipos. Pode-se observar, como já disse, que a quantidade

de larvas que conseguem empupar é mínima, havendo assim uma elevadíssima mortalidade na vida larval. Capacidades diferentes de sobrevivência na vida larval confeririam aos 3 genotipos as diferenças de viabilidade responsáveis pelos desvios observados.

Note-se aqui, que os resultados de  $F_2$  de machos  $E$  x fêmeas  $C$  são a soma do total de 87 cruzamentos, com média de 31 descendentes por cruzamento e os de  $F_2$  de machos  $C$  x fêmea  $E$ , a soma de 142 cruzamentos dando em média 28 môscas por cruzamento. O número de descendentes é mínimo quando se considera o número de larvas nascidas e o de pupas que se introduziram no algodão da rôlha.

Fizemos então a suposição de que se deixassemos se desenvolverem poucas larvas em cada vidro de cultura, a mortalidade seria menor e também menor seria o desvio observado nos cruzamentos. Deixamos então que as fêmeas  $Ee$  ficassem somente 3 a 4 dias em cada vidro de cultura, obtendo-se assim em cada vidro, um número de ovos menor do que o comum. Dessa forma aumentamos a descendência de cada casal ao mesmo tempo que tentamos diminuir a seleção entre as larvas. Os resultados obtidos nesses cruzamentos foram os seguintes :

♂  $Ee$  x ♀  $Ee$

Observado	2306 $EE$	4697 $Ee$	2235 $ee$
Porcentagem	24,96%	50,84%	24,20%
Esperado	2309	4618	2309
Desvio	—3	+ 79	— 76

Gens  $E = 50,3\%$   $d = + 0,3\%$   $e = 49,7\%$   $d = - 0,3\%$

Nestes últimos cruzamentos as nossas hipóteses são confirmadas. Os desvios foram tornados muito menores pela diminuição da competição pelo alimento. Nestes cruzamentos a descendência média por casal foi de 102,6 indivíduos.

Concluimos desses cruzamentos que a viabilidade dos 3 genotipos é diferente, sendo o  $Ee$  mais viável do que  $EE$  e este mais viável do que  $ee$ , variando os desvios de acôrdo com a maior ou menor abundância de alimento. É possível também que essa variação dos desvios seja devida à maior ou menor tolerância aos restos do metabolismo das larvas. Será então o tipo  $Ee$  o mais tolerante e depois  $EE$  e  $ee$  respectivamente.

Foram também feitos “back-crosses”, observando-se os seguintes resultados:

	♂ Ee x ♀ ee		♂ Ee x ♀ EE	
Observado	963 ee	1009 Ee	278 EE	339 Ee
Porcentagem	48,8%	51,2%	45,06%	54,94%
Esperado	986	986	308	308
Desvio	-23	+23	-31	+31
X <sup>2</sup> e Prob.	X <sup>2</sup> =1,07	Pb=30%	X <sup>2</sup> =5,8	Pb=2 a 5%
Gens	74,4% e d=-0,6%	25,6% E d=+0,6%	Gens	72,5% e d=-2,5%    27,5% e d=+2,5%

Esses resultados confirmam a hipótese da herança ser devida a um único par de gens com intermediaridade. No entanto os “back-crosses” machos *Ee* x fêmeas *EE* dão desvio grande demais. A explicação é que os cruzamentos de machos *Ee* x fêmeas *ee* foram feitos em primeiro lugar e foi tomado cuidado de ter poucas larvas em cada vidro, enquanto os de machos *Ee* x fêmeas *EE* foram feitos depois e sem grande cuidado devido aos resultados satisfatórios dos 1.ºs. Repetimos então os “back-crosses” machos *Ee* x fêmeas *EE* e tivemos exatamente o mesmo resultado que com machos *Ee* x fêmeas *ee* como se vê pela tabela seguinte :

	♂ Ee x ♀ EE	
Observado	1144 EE	1198 Ee
Porcentagem	48,8%	51,2%
Esperado	1171	1171
Desvio	-27	+27
X <sup>2</sup> e Prob.	X <sup>2</sup> =1,24	Pb= 20 a 30%
Gens	74,4% E d=-0,6%	25,6% e d=+0,6%

Esses resultados todos de “back-crosses” confirmam plenamente a nossa hipótese da variação de *D. polymorpha* ser devida a um único par de fatores. Resta agora estabelecer se a variação dos intermediários é devida somente a fatores não transmissíveis ou se é devida a gens modificadores. Fizemos experiências para determiná-lo. O método usado foi de desenhar com câmara clara abdomens de fêmeas e machos interme diários. Cruzamos 1 macho *Ee* com 1 fêmea *Ee*, ano-

tamos os seus tipos pela tabela e depois anotamos os tipos de todos os descendentes intermediários. Os resultados que tivemos não foram concludentes. Parece-nos que a variação dos intermediários não é hereditária e somente devida ao meio ou a acaso do desenvolvimento. Si no entanto houver modificadores, sua ação deve estar associada com uma grande variação fenotípica. Essa explicação é apoiada pela existência, com frequência, de môscas com desenho assimétrico, apresentando a pigmentação de um lado diferente da do outro.

Chegamos assim à conclusão de que : a) as diferenças entre os 3 tipos, claro, escuro, intermediário é devida a 1 par de gens sendo os seus genotipos indicados com o *EE* para escuro, *Ee* para intermediário e *ee* para claro. b) a variação dos intermediários é devida mais provavelmente, só a acidentes ocasionais do desenvolvimento ou, o que é menos provável, a gens modificadores, combinados com grande variabilidade na sua expressão. c) os três genotipos *EE*, *Ee*, *ee* têm viabilidade diferente, sendo  $Ee > EE > ee$ .

Tivemos também interesse em saber se nas linhagens provenientes de várias localidades a genética de pigmentação era a mesma. Analisamos as linhagens de Águas do Prata, Angra dos Reis, Lambedor e Itaiê. Foram feitos dois tipos de cruzamentos de cada localidade. Tomamos os machos claros e escuros e os cruzamos com fêmeas virgens de linhagens puras claras e escuras respectivamente, do stock de Araras. Foram feitos 15 a 20 cruzamentos de machos *E* x fêmea *E* e 15 a 20 de machos *C* x fêmea *C* de Águas de Prata, Angra dos Reis, Itaiê, Lambedor e Campos do Jordão (somente machos *E* x fêmeas *E* por não termos môscas claras dessa linhagem). Todos esses cruzamentos deram descendência constante e igual aos pais.

Isso feito tentamos cruzar *D. polymorpha* com *D. cardinoides*. Como já disse, o desenho pigmentado dos tergitos do tipo escuro de *D. polymorpha* é igual ao desenho do abdomen de *D. cardinoides*. Tentamos fazer o cruzamento para verificar a identidade do gen *E* de *D. polymorpha* com o gen responsável pela pigmentação de *D. cardinoides*.

Foram feitos os cruzamentos em vidros de 1/4 de litro, cruzando-se 10 machos pol. x 10 fêmeas card. ou 10 machos card. x 10 fêmeas pol. Foram feitos 40 de cada desses cruzamentos, não se obtendo descendência. Usou-se aproximadamente 1/2 da *D. polymorpha*, claras e 1/2 escuras.

Tentamos então cruzamento com número maior de môscas. Fizemos 10 cruzamentos de 50 machos *polymorpha* x

30 fêmeas *cardinoides*, assim como 15 cruzamentos de 50 machos *cardinoides* x 40 fêmeas *polymorpha* escuras. Os resultados desses cruzamentos foram negativos. Não foi verificada a existência de fêmeas inseminadas. Tivemos então notícia dos trabalhos de Streisinger, confirmando plenamente os nossos resultados desses cruzamentos interespecíficos e abandonamos esses cruzamentos.

Algum tempo depois Dr. C. Pavan nos trouxe exemplares de *D. neocardini*, provenientes de Itanhaem. Tentamos alguns cruzamentos com *D. polymorpha*, obtendo resultados negativos. Não pudemos assim verificar experimentalmente a nossa hipótese de que o tipo original de *D. polymorpha* fosse escuro como *D. cardinoides* e de que o gen claro tenha aparecido por mutação do gen *E original*. Os ancestrais de *D. polymorpha*, seriam todos escuros como o tipo escuro. A mutação *e*, aparecendo, se difundiu graças à maior viabilidade do heterozigoto *Ee*. Provavelmente em *D. cardinoides* a mutação *e* também já apareceu, mas nos genótipos de *D. cardinoides*, o heterozigoto não tendo viabilidade maior que os homozigotos, não houve aumento de frequência do gen *e*.



## ANÁLISE DE POPULAÇÕES NATURAIS

Isso estabelecido passemos à análise da distribuição dos gens responsáveis pelos vários tipos de pigmentação. Nesta parte principalmente, sou muito grato ao Dr. C. Pavan, que gentilmente me trouxe os exemplares de *D. polymorpha*, coletados em suas excursões e me cedeu os dados de quantidade relativas de *D. polymorpha* nas amostras por êle coletadas. *Drosophila polymorpha* é encontrada principalmente no mato. Como podemos ver pelos dados de trabalho ainda não publicado, do Dr. C. Pavan, que aqui apresentamos, a frequência relativa de *D. polymorpha* não é homogênea na sua área de distribuição. Em Lamedor, Estado do Paraná, foi encontrada a maior porcentagem de *D. polymorpha*, na excursão feita pelo Dr. C. Pavan em Janeiro de 1947. Em Icem, Norte do Estado de São Paulo, foi encontrada porcentagem talvez maior de *D. polymorpha*, do que em Lamedor, mas não nos foi possível estabelecer a relação exata.

### Quantidade relativa de *D. polymorpha* em populações naturais (C. Pavan)

Local e data		Total moscas	Total poly- morpha	%
Lamedor (Paraná) 21/1 a 1/2 de 1947	pomar	8.705	1799	20,66
" " "	mato 1	5.045	789	15,63
" " "	mato 2	7.078	1017	14,37
Águas do Prata 3/7/47 .....	mato	452	15	3,3
Mogi das Cruzes 6/4/47 .....	mato	950	23	2,42
" " " 11/5/47 .....	mato	1.749	36	2,06
Itanhaem 5-8/12/46 .....	mato	3.290	65	1,97
" " " .....	casa	1.765	32	1,81
Xiririca 5-11/2/47 .....		856	12	1,4
Cosmópolis 25/12 a 3/1/47 .....		1.679	18	1,07
Morretes (Paraná) 7/3/47 .....		2.440	20	0,83
Itanhaem 9/5/48 .....	mato	751	6	0,79
São Paulo 19/7/47 .....	mato	899	7	0,77
Belém (Pará) 3/6 a 11/6/48 .....	mato	17.187	90	0,52
Caraguatatuba — S. Sebastião 20-21/12/ 1946 .....	capoeira	2.358	10	0,42

Vemos por estes dados que, com exceção de Lambedor e de Itaiê, *D. polymorpha* é muito pouco frequente na parte de sua área de distribuição analisada.

O método de coleta usado foi já descrito. Usamos esse método devido ao seu grande rendimento. Pensamos fazer a análise da composição das populações naturais em várias épocas do ano. Devido a várias dificuldades essa análise só foi feita em Lambedor, localidade escolhida devido à maior abundância de *D. poeymorpha* e por ser região de variação climática bem delimitada. Vejamos os resultados obtidos:

Números observados de tipos escuros, intermediários e claros nas populações naturais e números esperados de acôrdo com a regra de Hardy-Weinberg.

Localidade	Data	Escuro (EE)	Interme- diário (Ee)	Claro (ee)	Frequência dos gens	
					e	E
Lambedor (Paraná)	Jan. 47—Obs. Esp.	2351 2298.72	2200 2296.62	617 572.61	0.667	0.333
		$\chi^2 = 8.612$	$P < 0.01$			
Lambedor (Paraná)	Jun. 47—Obs. Esp.	167 164.57	151 155.65	39 36.77	0.679	0.321
		$\chi^2 = 0.1838$	$P = 0.70$			
Lambedor (Paraná)	Set. 47—Obs. Esp.	268 259.56	166 182.39	42 32.04	0.737	0.263
		$\chi^2 = 3.723$	$P = 0.05$			
Lambedor (Paraná)	Fev. 48—Obs. Esp.	1183 1104.01	657 814.77	229 155.20	0.730	0.269
		$\chi^2 = 77.541$	$P < 0.01$			
Itanhaem (São Paulo)	Dez. 46—Obs. Esp.	34 29.18	19 28.74	12 7.08	0.669	0.331
		$\chi^2 = 7.514$	$P < 0.01$			
Itanhaem (São Paulo)	Abr. 47—Obs. Esp.	241 227.94	74 100.07	24 10.98	0.820	0.180
		$\chi^2 = 22.96$	$P < 0.01$			
Itaiê (São Paulo)	Mar. 46—Obs. Esp.	26 24.25	19 22.51	7 5.41	0.683	0.317
		$\chi^2 = 1.147$	$P = 0.30$			
Mogi das Cruzes (São Paulo)	Dez. 47—Obs. Esp.	53 50.16	25 32.66	10 5.17	0.755	0.245
		$\chi^2 = 6.46$	$P = 0.01$			
Mogi das Cruzes (São Paulo)	Fev. 48—Obs. Esp.	368 354.03	199 226.62	50 36.27	0.757	0.242
		$\chi^2 = 9.115$	$P < 0.01$			
Pirassununga (São Paulo)	Dez. 48—Obs. Esp.	275 284.17	148 166.12	53 24.27	0.773	0.226
		$\chi^2 = 37.277$	$P < 0.01$			
Pirassununga (São Paulo)	Fev. 49—Obs. Esp.	171 159.24	115 137.66	41 29.75	0.698	0.302
		$\chi^2 = 8.470$	$P < 0.01$			
Icem (São Paulo)	Jun. 47—Obs. Esp.	120 114.94	61 71.07	16 10.95	0.764	0.236
		$\chi^2 = 3.976$	$P = 0.05$			
Monjolinho (Goyaz)	Nov. 48—Obs. Esp.	41 38.3	21 26.08	7 4.41	0.746	0.254
		$\chi^2 = 3$	$P = 0.10$			
Belem (Pará)	Jun. 48—Obs. Esp.	29 38.45	68 48.96	6 15.58	0.611	0.389
		$\chi^2 = 15.625$	$P < 0.01$			

Analiseemos então esses dados de populações naturais. Façamos a análise das amostras de Lamedor tomando por base os resultados da 1.<sup>a</sup> excursão. Na excursão de Junho de 1947, nota-se em primeiro lugar a enorme diminuição do número de m<sup>o</sup>scas coletadas. A duração da excursão foi mais ou menos a mesma, em Janeiro e em Junho, mas enquanto em Janeiro a temperatura era de temperada a quente, em Junho era extremamente fria, chegando à noite até 0° (Temperatura média às 8-9 horas da manhã era de 6°, alcançando até 18° na hora mais quente). Nesta excursão as m<sup>o</sup>scas só eram apanhadas de 9,30-10 horas da manhã até 16-16,30, pois antes e depois desse período, devido ao frio excessivo, as m<sup>o</sup>scas não voavam. Em Junho capturamos cerca de 14,5 vezes menos m<sup>o</sup>scas do que em Janeiro (coleta de C. Pavan). A quantidade de m<sup>o</sup>scas deve ter diminuído por 2 causas: a) devido ao frio, voarem muito menos e assim terem menos probabilidades de serem apanhadas com rede; b) diminuição do número de indivíduos de população. Provavelmente essas 2 causas se completaram, pois, como veremos, o número de m<sup>o</sup>scas coletadas em Setembro continuou pequeno, mostrando que o frio é um fator de eliminação de *D. polymorpha*. A comparação dos dados de Junho e Janeiro mostra que não houve modificação significativa alguma no período intermediário entre as 2 excursões. As probabilidades de ter um desvio como encontrado é de 80%, pois o  $X^2$  é de somente 0,45. O mesmo não acontece em Setembro. Nesta excursão fazia ainda frio, mas muito menos do que em Junho. A temperatura média às 8-9 horas era de 12-14°. Houve nesse período de Junho a Setembro, uma grande modificação no ambiente, produzido pela destruição das matas que cobriam a região. O número de moscas continuou muito pequeno, 474 para 357 em Junho, sendo a duração do período de coleta o mesmo em Junho e Setembro, 6 dias. Nesta excursão houve uma modificação sensível na composição da população. Encontramos um aumento de frequência dos gens, passando o gen *E* de uma frequência de 67,9% em Junho, para 74%. Esse aumento é significativo, pois o  $X^2$  é muito elevado, 22,6, dando uma probabilidade menor do que 1%. Encontramos também um desvio significativo nas frequências dos genótipos, havendo um aumento de frequência dos homozigotos *EE* e diminuição tanto de *Ee*, como de *ee*. O  $X^2$  do desvio das porcentagens de genótipos é de 19,4, dando uma probabilidade menor que 1%.

Voltamos a Lamedor em Fevereiro de 1948. A população de *D. polymorpha* tinha aumentado de novo, pois, num período de tempo menor, 3 dias e meio, capturamos 2.069 indivíduos de *D. polymorpha*. A porcentagem de gens conti-

nuou quasi a mesma da excursão anterior, apresentando uma diminuição de 1% na frequência do gen *E* que é insignificante, pois sua probabilidade é de 18%. Houve, também, uma modificação na frequência dos genótipos com aumento de frequência de *ee*. Esse desvio na frequência de genótipos com relação à excursão de Setembro é significativo, tendo uma probabilidade menor do que 1%. Encontramos assim no período de 1 ano, um aumento de 6,35% na frequência do gen *E*. Como interpretar esse aumento? Achando que ficará mais claro explicar a causa desse aumento depois de analisar as experiências que fizemos sobre efeito de seleção, tentamos a explicação na Discussão.

Comparemos agora os resultados das outras excursões com os obtidos em Lambedor. Inicialmente consideremos os dados de Mogí das Cruzes. As 2 excursões a Mogí foram feitas com um intervalo de cerca de 20 dias. Os resultados de Dezembro de 1947 concordam plenamente com os de Fevereiro de 1948 em Lambedor, enquanto os de Fevereiro de 1948 em Mogí concordam com os de Setembro de 1947 de Lambedor, quer quanto à frequência dos gens, quer quanto à frequência dos genótipos. As diferenças entre os dados de Mogí das Cruzes só podem ser atribuídos ao acaso e ao tamanho das amostras, pois o intervalo entre uma excursão e a outra foi mínimo e as 2 foram feitas mais ou menos nas mesmas condições de clima.

Os dados da excursão de Icem concordam plenamente com os de Lambedor de Setembro de 1947, na frequência dos genótipos e na frequência dos gens, enquanto os de Itaiê concordam da mesma forma com os de Janeiro de 1947 de Lambedor. Vejamos agora os dados de Itanhaem. As frequências obtidas em Dezembro de 1946 concordam, com os obtidos em Janeiro e Julho de 1947 em Lambedor, nas frequências dos gens mas não concordam na frequência dos genótipos. A excursão feita 3 meses depois a Itanhaem, mais ou menos nas mesmas condições climáticas, apresenta resultados muito diferentes, quer na frequência dos gens, quer na frequência dos genótipos.

Esses dados tornam-se mais importantes quando se calcula as frequências dos 3 genótipos pela fórmula de Hardy-Weinberg e se faz a comparação com os resultados obtidos. Como se vê na tabela, os resultados obtidos em todas as excursões apresentam desvio muito significativo, uma vez que o  $X^2$  mais baixo já tem probabilidade muito pequena de ser devido ao acaso. Vemos que em todas as coletas, com exceção de Belém do Pará, houve um excesso de indivíduos homocigotos e deficiência de heterocigotos.

Tentaremos na discussão explicar êstes resultados obtidos nas populações naturais.

Em Belém do Pará encontramos a mais baixa frequência de gen *E* e ao mesmo tempo foi aí o único lugar em que a frequência do genotipo *Ee* superou a de *EE*.

### VIABILIDADE RELATIVA DOS GENOTIPOS

Os dados indicados nas tabelas das pg. 26 e 27 nos permitem o cálculo das viabilidades relativas dos heterozigotos e dos dois tipos homozigotos nos ambientes em que eles foram criados. Para esse cálculo é conveniente tomar a viabilidade do heterozigoto como termo de comparação e considerá-la como igual à unidade. Se não existir mortalidade diferencial entre as larvas dos três genotipos, o número total de homozigotos deverá ser igual ao número de heterozigotos, na geração F<sub>2</sub>. O valor adaptativo dos homozigotos em relação ao heterozigoto é, porisso, obtido pela divisão do número de cada tipo de homozigoto pela metade do número de heterozigotos obtidos em F<sub>2</sub>. Os dados da tabela da pg. 26 nos dão as seguintes viabilidades relativas

<b>EE</b>	<b>Ee</b>	<b>ee</b>
0,852	1	0,695

O mesmo cálculo feito com os dados da tabela da pg. 27 nos dá os seguintes resultados

<b>EE</b>	<b>Ee</b>	<b>ee</b>
0,981	1	0,951

Assim, a mortalidade diferencial é maior sob condições mais desfavoráveis, como era de se esperar.

### ANÁLISE DAS DIFERENÇAS DE FREQUÊNCIA DOS TIPOS

Fizemos várias experiências para procurar descobrir a causa das diferenças na frequência dos genotipos. A primeira questão que procuramos solver foi se as môscas dos vários tipos se cruzavam ao acaso ou se havia cruzamento preferencial.

O método por nós usado consistia em colocar 5 machos maduros de um tipo em contato com 5 fêmeas virgens de cada tipo. Os machos e as fêmeas ficavam juntos de 2 a 3 horas e depois as fêmeas eram colocadas em tubos pequenos com meio de cultura para ver si tinham sido fecundadas ou

não. Foram feitas 20 experiências com machos *E*, 20 com machos *C* e 12 com machos *I* e os resultados obtidos foram os seguintes:

Porcentagens de fêmeas fecundadas. As fêmeas dos três tipos foram expostas à inseminação por macho de um dos três tipos. O número de fêmeas usadas na experiência é dado entre parenteses.

Machos	Fêmeas			$\chi^2$	P
	EE	Ee	ee		
EE	20% (100)	29% (100)	28% (100)	1.89	0.40
Ee	37% (60)	23% (60)	20% (60)	3.50	0.20
ee	32% (100)	21% (100)	34% (100)	3.37	0.20

Esses resultados nos mostram que não há cruzamento preferencial entre os vários tipos de *D. polymorpha* mas sim que os cruzamentos são feitos ao acaso.

Outra causa possível das frequências diferentes dos genótipos, seria a mortalidade diferencial durante o período de pupação. Si um dos tipos nascesse com menor frequência durante a pupação, êsse tipo seria favorecido pela seleção natural. Tomamos larvas recém-empupadas de culturas puras *EE* e *ee*, assim como de vidro em que foram colocados machos *EE* ou machos *ee* com fêmeas *ee* ou fêmeas *EE* respectivamente; os resultados obtidos foram:

900 pupas *EE* → 718 môscas → 77,75%  
 900 pupas *ee* → 706 môscas → 78,4%  
 800 pupas *Ee* → 622 môscas → 79,7%

Vemos que o desvio das 3 experiências é pequeno, mostrando que não há mortalidade diferencial no período de pupação.

### EXPERIÊNCIAS DE SELEÇÃO

Tentamos então, usando a técnica de caixas de população, desenvolvida por Dobzhansky, estudar o comportamento dos gens *E* e *e* em populações. Foram colocadas populações com frequências de gens conhecidas em caixas fabricadas por Dr. C. Pavan. Essas caixas apresentam algumas inovações

com relação às de Dobzhansky e são descritas no trabalho de N. Maia. O desenvolvimento de *D. polymorpha* nessas caixas foi péssimo porque devido ao seu geotropismo negativo as larvas saíam das vasilhas de meio de cultura e acabavam morrendo por falta de alimentação.

Idealizamos então com C. Pavan, um novo tipo de experiências de população que demonstrou grande eficiência. (Fig. 2).

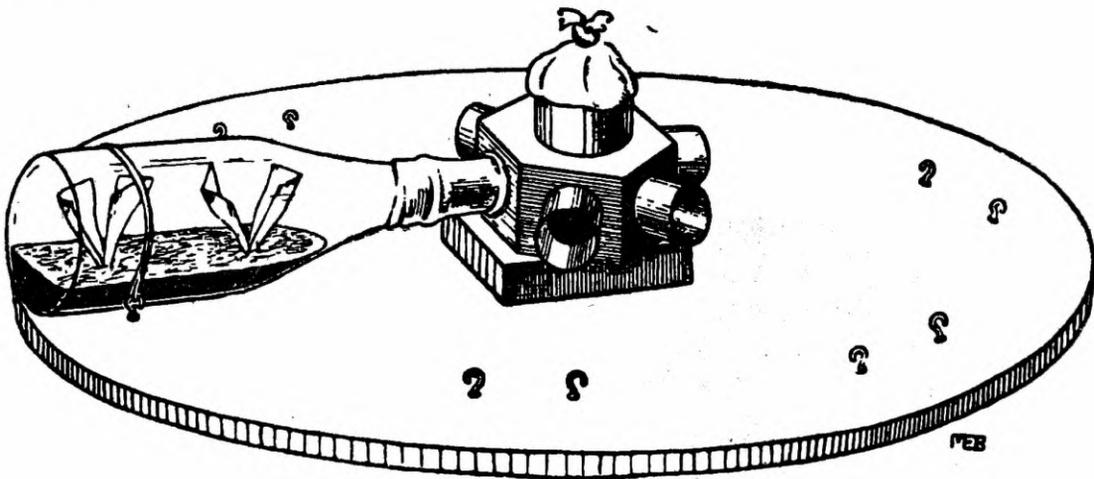


Fig. 2.

Consiste o novo sistema em colocar o meio de cultura em vidro de leite de 1 litro deitado horizontalmente. O meio deve ser de banana e agar para não descolar com facilidade da parede do vidro. No meio são inseridas 3 folhas de papel de filtro de 4 cm. por 20 cm dobradas em 4 e embebidas em solução saturada de Moldex em álcool absoluto e sêco na estufa. O papel de filtro é inserido no meio por uma haste de metal recurvada na ponta. O papel é primeiramente dobrado pela metade segundo o comprimento e depois novamente dobrado pela metade mas em largura. O papel é então colocado na ponta da haste pela sua dobra e introduzido no meio. As moscas são colocadas anestesiadas sobre uma tira de papel esterilizado que é colocado preso pela rôlha. No papel são colocadas iguais quantidades de machos e fêmeas claros e escuros, sendo as fêmeas virgens. Tanto os machos como as fêmeas têm aproximadamente a mesma idade, 10-15 dias e são separados durante o mesmo tempo. Depois de uma semana, já existindo bastante larvas, a população é colocada em comunicação com outro vidro, preparado da mesma forma mas sem moscas. Os 2 vidros são colocados em comunicação por intermédio de um tubo de vidro. Fechando os 2 vidros usamos uma rôlha cortada no centro, para a passagem do tubo de vidro e também, em cima,

entre o tubo e a boca da garrafa para troca de ar. O orifício superior, da rolha, é fechado com algodão hidrófilo. Durante mais de uma semana ficam os 2 vidros unidos, tendo-se o cuidado de cobrir o vidro mais velho com papel ou pano preto e colocar o vidro mais novo contra a luz para que as mûscas passem para ele por fototropismo positivo. Os 2 vidros são mantidos sobre uma tábua e são presos por meio de pregos que servem de calços. Após cerca de 15 dias do início de experiência, mais 1 vidro de 1 litro é adicionado aos outros 2. Usamos para a nova ligação um prisma de latão cuja base é um hexágono regular de 6 cms. de lado. Em cada lado do prisma é aberto um orifício circular um pouco menor do que a boca do vidro de 1 litro. O vidro é então preso à peça intermediária por meio de um pedaço de câmara de ar de bicicleta. Ligamos assim 3 vidros. Na parte superior da peça intermediária há um orifício que também é fechado com rôlha de algodão. Esses vidros são mantidos sobre uma chapa de madeira compensada de forma circular, onde se colocam 2 ganchos que servem de descanso para os vidros e também para a colocação de um elástico que preso nos 2 ganchos mantém os vidros em posição correta. Os 2 vidros velhos são colocados em orifícios consecutivos enquanto o novo é colocado em oposição a um deles. O vidro novo é colocado contra a luz e os velhos são cobertos com pano preto. Por fototropismo as mûscas adultas vão para o vidro novo. Mais tarde são colocados um quarto, um quinto e um sexto vidro. Depois da colocação do terceiro vidro, os próximos vidros são colocados em períodos tais que não haja mistura de gerações. Depois da colocação do sexto vidro substitue-se o primeiro por um sétimo e assim por diante. Muitas larvas também passam de um vidro para o outro através da peça intermediária onde no entanto morrem na maioria das vezes, tornando-se necessário de tempo em tempo limpar a peça intermediária. Para a limpeza da peça intermediária, assim como dos vidros, os vidros são desligados e fechados com algodão. A peça intermediária é lavada. Desinfectada numa solução de ácido fênico e novamente lavada e sêca na estufa. Os vidros são limpos por meio de uma haste de metal em cuja extremidade se coloca algodão embebido em solução a 1% de ácido propiônico ou solução supersaturada de Mòldex. Depois os vidros são de novo mantidos.

E' de grande conveniência ao preparar os vidros para a experiência, enquanto ainda sem mûscas, passar algodão embebido em solução alcoólica supersaturada de Mòldex nas paredes dos vidros, pois assim o desenvolvimento dos fungos é eliminado.

Para se retirar a amostra é necessário desligar os vidros. Coloca-se depois na boca do vidro um tubo com a boca igual à do vidro de 1 litro. O tubo é colocado contra a luz para que as m<sup>o</sup>scas passem para ele. O mesmo é repetido para cada vidro. Os vidros de 1 litro devem ficar sempre horizontais para que o meio não descole das paredes, pois isso acontecendo são mortas muitas m<sup>o</sup>scas e torna-se quasi impossível retirar a amostra. Como *D. polymorpha* apresenta um fototropismo positivo fraco, muitas m<sup>o</sup>scas permanecem dentro do vidro de 1 litro. As amostras analisadas são por isso amostras parciais.

De tempo em tempo é colocado fermento no meio de cultura. Coloca-se mais fermento só quando a quantidade de larvas é excessiva.

Geralmente o meio de cultura fica completamente coberto de larvas. As larvas pelo seu geotropismo negativo saem do meio mas como o vidro é cilíndrico elas percorrem as paredes do vidro e acabam de novo entrando no meio de cultura. As paredes dos vidros chegam, quasi sempre, a ficar cobertas de larvas. O número de larvas é assim imenso, empupando no entanto só a minoria.

Este tipo de população artificial, ainda que inferior às caixas de população, me parece o melhor já feito para as m<sup>o</sup>scas que não se desenvolvem bem em caixas de população. Uma das vantagens é a pouca probabilidade de infestação por ácaros. As caixas de população em uso no Departamento

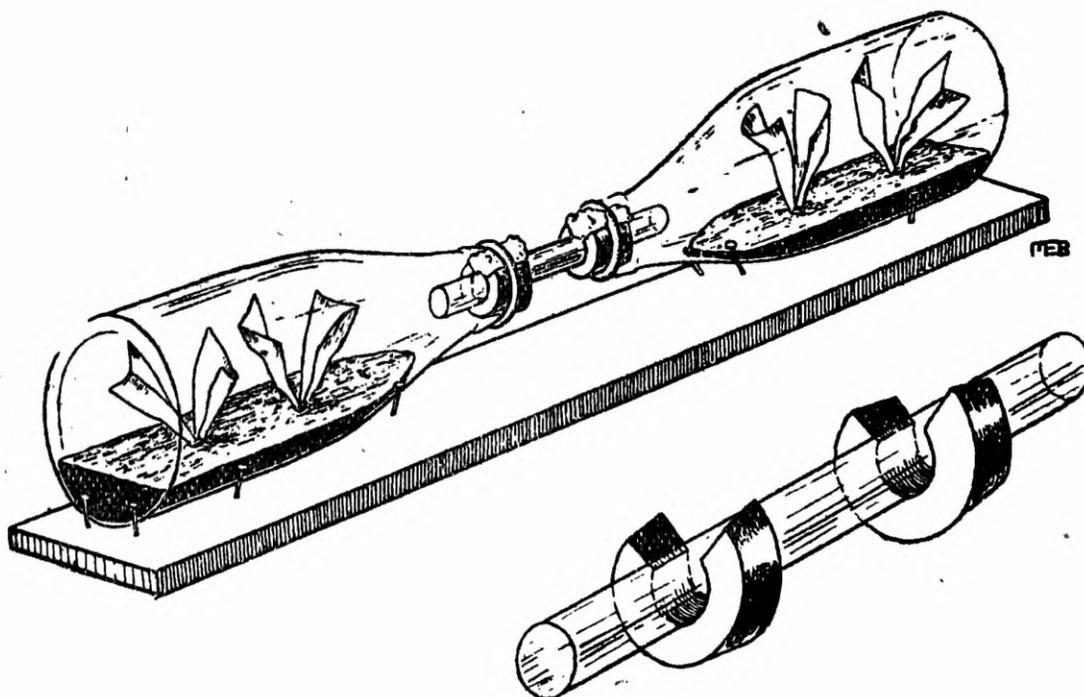


Fig. 3.

foram várias vezes perdidas por causa de infestação com ácaros e no entanto nos vidros com que fizemos nossa experiência nunca houve infestação. Outra vantagem é que as larvas não saem do meio de cultura, morrendo só acidentalmente por falta de alimento.

A falta de espaço na nossa câmara de temperatura constante, obrigou-nos a fazer também experiências de outro tipo. (Fig. 3). A população inicial era colocada em um vidro de 1 litro e depois de uma semana todos os indivíduos eram passados para outro vidro. A descendência do 1.º vidro uma vez nascida era guardada em vidro de 1/4 de litro e aí misturada com a descendência do 2.º vidro. Uma vez a pigmentação bem definida eram analisadas e colocadas num vidro novo. Com esse vidro novo repetimos o mesmo processo. Os resultados deste tipo de experiência foram perfeitamente idênticos aos obtidos com o 1.º tipo de experiências.

As populações novas sempre eram constituídas de mais de 200 môscas, ou seja mais de 50 casais de cada tipo (*EE* e *ee*). Os resultados combinados das experiências partindo de 50% de gen *E* e 50% de *e*, foram os seguintes:

Populações experimentais iniciadas com números iguais de môscas claras e escuras.

Geração	N.º de exp.	N.º de moscas contadas	Frequência dos fenotipos			Frequência dos gens	
			EE	Ee	ee	E	e
F <sub>1</sub>	18	4329	1467 freq. obs. 0.338 freq. esp. 0.357 $\chi^2 = 28.865$	2250 0.519 0.481	612 0.141 0.162	0.598	0.402
F <sub>2</sub>	17	4369	1524 freq. obs. 0.348 freq. esp. 0.356 $\chi^2 = 2.546$	2170 0.496 0.481	671 0.153 0.162	0.597	0.403
F <sub>3</sub>	16	6054	2161 freq. obs. 0.356 freq. esp. 0.362 $\chi^2 = 3.065$	2968 0.490 0.479	925 0.152 0.158	0.602	0.398
F <sub>4</sub>	14	6244	2662 freq. obs. 0.426 freq. esp. 0.417 $\chi^2 = 9.681$	2745 0.439 0.457	837 0.134 0.125	0.646	0.354
F <sub>5</sub>	10	4162	1792 freq. obs. 0.430 freq. esp. 0.416 $\chi^2 = 14.352$	1792 0.430 0.457	578 0.140 0.126	0.645	0.355
F <sub>6</sub>	5	1814	851 freq. obs. 0.409 freq. esp. 0.421 $\chi^2 = 77.438$	655 0.361 0.455	308 0.169 0.123	0.649	0.351

Os resultados obtidos em experiências semelhantes iniciadas com frequência mais baixa de *E*, 20%, foram os seguintes:

Populações experimentais iniciadas com 20% de indivíduos escuros e 80% de indivíduos claros.

Geração	N.º de exp.	N.º de moscas contadas	Frequência dos fenotipos			Frequência dos gens	
			EE	Ee	ee	E	e
F <sub>1</sub>	9	2959	412 freq. obs. 0.139 freq. esp. 0.168 $\chi^2 = 42.79$	1613 0.545 0.484	934 0.315 0.346	0.411	0.589
F <sub>2</sub>	7	2994	693 freq. obs. 0.231 freq. esp. 0.246 $\chi^2 = 11.255$	1589 0.530 0.500	712 0.237 0.254	0.496	0.504
F <sub>3</sub>	9	4420	1198 freq. obs. 0.271 freq. esp. 0.288 $\chi^2 = 16.725$	2352 0.532 0.498	870 0.196 0.214	0.537	0.463
F <sub>4</sub>	7	2853	934 freq. obs. 0.327 freq. esp. 0.332 $\chi^2 = 1.100$	1427 0.500 0.489	492 0.172 0.179	0.577	0.428
F <sub>5</sub>	3	811	296 freq. obs. 0.364 freq. esp. 0.368 $\chi^2 = 0.176$	393 0.484 0.477	122 0.150 0.154	0.607	0.393
F <sub>6</sub>	1	417	148 freq. obs. 0.357 freq. esp. 0.385 $\chi^2 = 6.038$	220 0.527 0.470	48 0.115 0.143	0.621	0.379

Um exame das duas tabelas mostra que em todas as experiências a proporção de moscas escuras aumentou e a de claras diminuiu. As frequências dos gens *E* e *e* nas amostras sucessivas permitem o cálculo dos valores adaptativos dos três genotipos. Os resultados indicam que o tipo intermediário tem valor adaptativo maior do que o do homozigoto escuro e este maior do que o do homozigoto claro. Se se considera como valores adaptativos dos três tipos:

$$(1 - s) EE : 1Ee : (1 - t) ee$$

a frequência de *E* no ponto de equilíbrio será  $q = \frac{t}{s+t}$ . O

método desenvolvido por Wright e Dobzhansky (1946) permite o cálculo dos valores de *s* e de *t* a partir dos dados da tabela. Por esse cálculo obtem-se *s* = 0,44 e *t* = 0,77. Esses

valores de  $s$  e  $t$  nos dão os seguintes valores adaptativos para os três genótipos:

EE	Ee	ee
0,56	1	0,23

É também interessante calcular quais os desvios na frequência dos três genótipos de acordo com o esperado segundo a regra de Hardy-Weinberg. Esse cálculo nos mostra que em várias gerações há um excesso de homozigotos. A explicação é dada na Discussão.

Fizemos também análise da velocidade de desenvolvimento dos 3 tipos *EE*, *Ee* e *ee*. Cruzamos indivíduos *Ee* e transferimos os indivíduos com frequência para obtermos poucas larvas em cada vidro e assim obtermos o maior número possível de descendentes com um mínimo de competição.

Os indivíduos nascidos foram contados diariamente, obtendo-se os resultados da tabela seguinte

	EE	Ee	ee		
1.º dia	215	532	189	$\chi^2 = 19$	Significante
2.º dia	101	182	92	$\chi^2 = 0,51$	Insignificante
3.º dia	52	86	44	$\chi^2 = 1,35$	” ”
4.º dia	84	208	110	$\chi^2 = 3,88$	” ”
5.º dia	132	253	142	$\chi^2 = 1,2$	” ”

Vemos por êsses dados que a forma heterozigota *Ee* tem desenvolvimento mais rápido do que os homozigotos e que destes, a forma *ee* é a de desenvolvimento mais lento.

Outra causa possível do maior sucesso dos indivíduos heterozigotos é a época da postura. Claramente, se uma forma começar botar ovos antes dos outros, ela levará uma vantagem inicial, pois suas larvas estarão sempre mais adiantadas do que as outras, tendo assim maior probabilidade de sucesso na competição larval.

Para analisarmos a época de postura usamos tubos de diâmetro de mais ou menos 2,5 cm. com meio de cultura, colocado com o tubo quasi horizontal de modo a ter grande superfície. Em cada tubo colocamos 1 única fêmea e diariamente examinamos o meio com lupa para ver se havia ovos. Os resultados encontrados foram os seguintes:

Dias	Horas	♀ EE	♀ Ee	♀ ee
5		3	2	1
6		11 (15%)	19 (18,8%)	21 (24,7%)
7		18 (24,8%)	24 (23,7%)	11 (13%)
7	7	4 (5,5%)	10 (9,9%)	7 (8,2%)
8		21 (28,7%)	15 (14,8%)	11 (13%)
8	7	0	4 (4%)	8 (9,4%)
9		5	3	2
9	7	1	8	3
10		4	1	3
10	7	2	6	6
11	7	1	1	7
12	7	3	4	3
13			2	1
13	7		2	1
Total		73	101	85

O total de môscas que começaram a pôr ovos entre 5 e 8 dias foi:

	EE	Ee	ee
Totais .....	57	74	59
Porcentagem .....	78%	73,26%	69%

Esses dados indicam que não há diferença sensível entre as épocas do início de postura nos três tipos.

**FACULDADE DE FILOSOFIA, CIÊNCIAS E LETRAS**

## DISCUSSAO

Vimos pelos dados apresentados, que o polimorfismo em *D. polymorpha* é devido a um único par de gens e que os 3 genotipos tem viabilidades diferentes. As experiências de cruzamentos nos indicam que a forma híbrida é a mais viável. A maior viabilidade dos indivíduos heterozigotos nos cruzamentos foi por nós demonstrada ser devida à sobrevivência diferencial durante a vida larval. Era de se esperar por esses dados, que na natureza a forma mais abundante fosse a forma heterozigota. Encontramos no entanto um excesso de homozigotos em quase todas as populações analisadas.

É sabido que o maior ou menor sucesso de um genotipo na natureza pode ser devido a um número enorme de fatores. A viabilidade de cada genotipo é dada pela resultante das viabilidades em uma grande multiplicidade de fenômenos. Cada genotipo pode ser mais viável em alguns aspectos e ser menos viável em outros aspectos, por exemplo, um genotipo pode sobreviver em maior porcentagem durante a vida larval mas ser menos fértil. Esse genotipo terá então vantagem na vida larval e desvantagem na vida adulta e a sua viabilidade será a soma algébrica de sua maior viabilidade larval com sua menor fertilidade. Achamos que no caso por nós estudado é o que acontece, a forma heterozigota é a mais viável na vida larval mas é desfavorecida na vida adulta, quando as formas homozigotas levam vantagem. O caso por nós estudado é então análogo a um encontrado pelo Prof. Dobzhansky em *D. pseudoobscura* ao cruzar moscas St e Ar provenientes de Mount San Jacinto e Sierra Nevada respectivamente. Os resultados da análise da viabilidade larval deram as seguintes viabilidades relativas:  $Ar/Ar = 1,49$ ;  $St/Ar = 1,00$ ;  $St/St = 0,67$ , indicando que em experiências de populações o arranjo St deveria ser eliminado. Experiências com caixas de população deram o resultado inesperado de um equilíbrio com 72% de St e 28% de Ar, mostrando que a mortalidade diferencial no período larval, prejudicial a St é superada na vida adulta por um fator qualquer favorável a St.

Os nossos dados de populações artificiais parecem indicar que há um equilíbrio quando é atingida a frequência de 63165% de gens *E*. Esse equilíbrio é muito instável, pois como Dobzhansky demonstrou para *D. pseudoobscura* é sensível às

menores variações do ambiente. Nas nossas experiências houve variação da constituição do meio de cultura, variação nos microorganismos que se desenvolveram, e também variação de temperatura de amplitude de 2-3°C. Não fica excluída também a variação ao acaso, dado ao número, às vezes pequeno, de indivíduos da população.

Nas populações artificiais parece predominar como fator seletivo a sobrevivência na vida larval, havendo assim a mesma vantagem de forma heterozigota mostrada nos cruzamentos. Note-se que na 1.<sup>a</sup> geração desenvolvida nas populações artificiais há o aumento máximo de frequência dos heterozigotos. Esse fato é explicado porque nessa 1.<sup>a</sup> geração só intervem como fator seletivo a sobrevivência larval.

Encontra-se no entanto, com grande frequência um desvio positivo significativo na frequência das formas homozigotas. Esse aumento pode ser explicado por duas causas, "genetic drift" e intervenção de fatores seletivos na vida adulta. Provavelmente a intervenção de fatores seletivos na vida adulta depende da constituição do meio, sendo ora grande, ora pequeno segundo as condições reinantes. A maior ou menor intervenção dos fatores seletivos na vida adulta explica os desvios por nós observados. Os desvios podem ser também devido às variações existentes na proporção entre o número de larvas e a quantidade de alimento. Um excesso de alimento favoreceria as formas homozigotas por relaxamento da seleção na fase larval.

Como fatores agindo sobre a viabilidade na vida adulta achamos mais prováveis: fertilidade diferencial, viabilidades diferentes segundo as condições de umidade e concentração de CO<sup>2</sup>. Procuraremos mais tarde esclarecer esse aspecto do trabalho.

## RÉSUMO

Analisamos no presente trabalho o polimorfismo em *Drosophila polymorpha*.

Apresentamos inicialmente um resumo do que é conhecido sobre polimorfismo, seguindo-se então a apresentação dos dados obtidos na análise da variação da pigmentação em *Drosophila polymorpha*.

Encontramos que os tipos de desenho de abdomen em *D. polymorpha* são controlados por um único par de gens sem dominância. Os diferentes genotipos tem viabilidades diferentes nos cruzamentos, sendo a forma mais viável a heterozigota. A viabilidade relativa depende das condições de ambiente. Quanto piores as condições de cultura maior a quantidade relativa de heterozigotos. Há assim uma eliminação diferencial favorecendo os heterozigotos. Analisamos vários fatores de possível importância seletiva.

Fizemos também experiências com populações artificiais observando-se um equilíbrio quando a concentração de gens *E* alcança 63-65%. Em populações iniciadas com 20% de gens *E* a frequência de equilíbrio é atingida após 4-5 gerações.

Nas populações naturais, como em algumas artificiais, notamos deficiência no número de formas heterozigotas.

Vemos assim que na fase larval a forma heterozigota é favorecida, mas que na fase adulta deve existir um fator seletivo favorável às formas homozigotas. A resultante da vantagem na vida adulta determina a frequência de equilíbrio dos 2 gens.

## **BIBLIOGRAFIA**

**Carson, H. L. e H. D. Stalker.**

1947. *Evolution*, 1:113-132.

**Cott, H.**

1940. *Adaptive coloration in animals.*  
Oxford University Press.

**da Cunha, A. B.**

1946. *The Journal of Heredity*, 37:253-257.

1949. *Evolution*, 3:239-251.

1951. *Evolution* (na prensa).

**da Cunha, A. B., H. Burla, Th. Dobzhansky.**

1950. *Evolution*, 4:212-236.

**Dobzhansky, Th.**

1941. *Genetics and the origin of species.*  
New York, Columbia University Press.

1943. *Genetics*, 28:162-187.

1946. *Genetics*, 31:269-290.

1947. *Genetics*, 32:142-161.

1947. *Evolution*, 1:1-17.

1947. *Heredity*, 1:53-64.

1948. *Genetics*, 33:158-176.

1949. *Hereditas Suppl.*: 210-224.

**Dobzhansky, Th. e C. Epling.**

1948. *Proc. Nat. Acad. of Sciences*, 34:137-142.

**Dobzhansky, Th. e H. Levene.**

1948. *Genetics*, 33:537-547.

**Dobzhansky, Th. e C. Pavan.**

1943. Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da  
Universidade de São Paulo, N.º 86 Biologia Geral  
7:20-65.

Dobzhansky, Th., H. Burla, A. B. da Cunha.

1950. The American Naturalist, 84:229-246.

Dubinín, N. P. e G. G. Tiniakov.

1945. The American Naturalist, 79:570-572.

1946. The Journal of Heredity, 87:39-47.

1946. The American Naturalist, 80:393-396.

1946. Genetics, 31:537-546.

1947. The American Naturalist, 81:148-153.

Fisher, R. A.

1930. The genetical theory of Natural Selection.

Oxford at the Clarendon Press.

Ford, E. B.

1938. Evolution pgs. 43-57.

Oxford at the Clarendon Press.

1940. The New Systematics, pgs. 492-514.

Oxford at the Clarendon Press.

1940. Mendelism and evolution. 3rd. ed.

London, Methuen and Co.

1945. Butterflies.

London. Collins.

1945. Biological Reviews, 20:73-89.

Gershenson, S.

1945. Genetics 30:207-232

1945. Genetics 30:232-252

Goldschmidt, R .

1940. The material basis of evolution.

Yale University Press.

Gordon, Myron.

1947. Advances in Genetics, pgs. 95-133.

Harland, S. C.

1947. *Heredity*, 1:121-127.  
L'Héritier e G. Teissier.
1934. *C. R. Soc. de Biologie* n.º 117 pg. 1049.
1937. *C. R. Soc. de Biologie* n.º 124 pg. 880.
1937. *C. R. Soc. de Biologie* n.º 124 pg. 882.
- Heuts, M. J.
1947. *Proc. Nat. Acad. of Sciences*, 33:210-213.
1948. *Heredity*, II:49-58.
- Hsu, T. C. e T. T. Liu.
1948. *Evolution*, 2:49-58.
- Hovanitz, W.
1944. *Genetics*, 29:31-61.
1944. *Ecology*, 25:45-61.
- Huxley, J.
1942. *Evolution, the modern synthesis*.  
New York, Harper Brothers.
- Maia, N. F.
1949. *Evolution* 3:98.
- Mayr, E.
1942. *Systematics and the origin of species*.  
Columbia University Press.
- Pavan C. e A. Brito da Cunha.
1947. *Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da  
Universidade de São Paulo*, n.º 86 *Biologia Geral*  
7:20-65.
- Spencer, W. P.
1947. *Advances in Genetics*, pgs. 359-402.
- Sturtevant, A. H.
1921. *The North American species of Drosophila*.  
Public. Carnegie Inst. of Washington n.º 301.
- Teissier, G.

1943. C. R. Soc. de Biologie, 216:88-90.

Timofeef-Ressovsky, N. W.

1940. The new systematics, pgs. 73-137.  
Oxford at the Clarendon Press.

Wallace, B.

1948. Evolution 2:189-218.

Wright, S. e Th. Dobzhansky.

1946. Genetics, 31:125-156.

**BOLETINS PUBLICADOS PELO DEPARTAMENTO DE  
BIOLOGIA GERAL**

**N.º 1 — 1937**

Dreyfus, A. "Contribuição para o estudo do ciclo chromosomico e da determinação do sexo de *Rhabdias Fulleborni* Travassos 1926".

**N.º 2 — 1938**

Barrozo do Amaral, E. — Contribuição ao estudo das células de Berger.

**N.º 3 — 1939**

Dreyfus, A. e J. E. Souza Campos — Estudos sobre cromosomas de Marsupiaes brasileiros.

Barrozo do Amaral, E. — Contribuição para o estudo da origem e natureza da célula de Leydig.

Barros, R. — A colchicina e o Paramecios.

**N.º 4 — 1943**

Dobzhansky, Th. & C. Pavan — Studies on Brazilian Species of *Drosophila*.  
Barros, R. - O parenquima de Triclades do genero *Euplanaria*.

**N.º 5 — 1944**

Dreyfus, A. e M. E. Breuer — O sexo nos Himenopteros arrenótocos.

**N.º 6 — 1945**

Pavan, C. - Os peixes cegos das Cavernas de Iporanga e a Evolução.

**N.º 7 — 1947**

Freire Maia, N. - Sobre os cromosomas de *Drosophila montium*.  
Pavan, C. e A. B. da Cunha — Espécies Brasileiras de *Drosophila*.

**N.º 8 — 1950**

Pavan, C. — Espécies Brasileiras de *Drosophila* II.

**INDÚSTRIA GRÁFICA JOSÉ MAGALHÃES LTDA.**  
**Rua Spartaco, 215 — SÃO PAULO**