

# **PREFERÊNCIA E SELEÇÃO EM CRUZAMENTOS INTRAESPECÍFICOS DE MOSCAS DO GÊNERO *DROSOPHILA***

LUIZ EDMUNDO DE MAGALHÃES

MARIA AUGUSTA QUERUBIM \*

YOSHITO MIZUGUCHI \*

MARIA ALICE C. PINCA \*\*

CARLOS RIBEIRO VILELA \*

Departamento de Biologia do Instituto de Biociências  
da USP.

## RESUMO

Apresentamos uma breve revisão do problema do cruzamento preferencial e da seleção de cruzamento. O fenômeno da dependência da frequência no sucesso de cruzamento, quando dois tipos de machos estão competindo, descoberto por Petit, 1951 constitui o problema central da presente pesquisa. São apresentados dados relativos a duas séries de experimentos em que as frequências relativas de machos selvagem e mutante variam, uma série para machos "yellow" e outra para machos "ebony". No caso do mutante "yellow" existe cruzamento preferencial bem evidente; no caso do mutante "ebony" o cruzamento preferencial, se existir não é tão evidente. Em ambas as séries, os machos selvagens apresentam maior sucesso de cruzamento quando suas frequências são baixas. Os resultados foram interpretados como sendo devidos à competição, não havendo necessidade das hipóteses de Ehrman e Spiess para explicar esses resultados.

## PREFERENCE AND SELECTION IN INTRA-SPECIFIC MATING IN FLIES OF THE GENUS *DROSOPHILA*

### SUMMARY

A short review of preferential and selective mating in *Drosophila* was presented. The frequency dependent effect in the mating success of males when two different types of males are competing, discovered

---

\* Bolsistas da Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP).

\*\* Bolsista do Conselho Nacional de Pesquisa (CNPq).

by Petit, 1951 is the central problem of our research. Results of two series of experiments in which the relative frequencies of the two males, mutant and wild varie, one for yellow males and another for ebony, were presented.

In the case of the yellow mutant there is a strong preferential mating; in the case of the ebony mutant the preferential mating is not so strong.

In both series the wild males present a high mating success when their frequencies are small.

The results were interpreted as due to the competition. It is not necessary the hypotheses of Ehrman and Spiess to explain these results.

## INTRODUÇÃO

Nas espécies de reprodução sexuada por fecundação cruzada, os mecanismos que determinam os tipos de casais que se cruzam desempenham um proeminente papel, de um lado mantendo a integridade de espécie impedindo que indivíduos de duas entidades diferentes se cruzem, e, de outro lado, oferecendo uma eficiência que garante a manutenção da espécie através de produção de prole.

Tais condições devem ter sido atingidas de longo processo de aperfeiçoamento por seleção natural em que, várias soluções diferentes devem ter sido tentadas, de modo que não se encontra apenas um tipo de processo regulador dos tipos de cruzamento, mas uma variedade relativamente grande entre os diferentes seres vivos.

Assim, por exemplo, a existência de feromônios sexuais que servem para atrair os indivíduos do sexo oposto da mesma espécie, é um tipo de solução encontrado em vários seres vivos, desde organismos aquáticos onde milhares de células sexuais são lançadas na água e se encontram por quimiotactismo, até organismos mais evoluídos como vários insetos. Ocorrência de feromônios tem sido assinalados em ortopteros, lepidopteros, coleopteros, himenopteros e em alguns dípteros. Estudos de feromônios sexuais tem apresentado um grande interesse, não só pelos novos conhecimentos que vêm acrescentar à Biologia, mas também por abrir novas possibilidades no combate à pragas, de maneira específica, evitando o abuso do emprego de inseticidas que, além do extermínio indiscriminado de espécies, apresentam outros efeitos nocivos que devem ser igualmente evitados.

Entre as espécies onde tem sido assinalada a existência de feromônios se encontra a *Bradysia tritici* cuja averiguação foi feita entre

nós por Casartelli *et al.*, 1971. O emprego da mesma metodologia por um de nós (M. A. Pinca), para várias espécies de *Drosophila* tem, invariavelmente, apresentado até o momento, resultados negativos, indicando que provavelmente o processo de reprodução sexuada evoluiu em outras bases. Aliás, as indicações de ocorrência de feromônio em *Drosophila* por enquanto, são raras, o que vem a favor dos resultados obtidos por Pinca, acima citados.

Parece, portanto, que, em *Drosophila*, a evolução fixou outros mecanismos que permitem a identificação entre indivíduos do sexo oposto, dentro da mesma espécie, e, conseqüentemente o isolamento interespecífico.

Estes mecanismos tem sido reconhecidos como uma seqüência de eventos constituídos por movimentos realizados pelo macho e pela fêmea, que precedem a cópula e que constituem a chamada "corte"

Através deles, machos e fêmeas se identificam e, qualquer alteração, em qualquer etapa da corte, por um dos parceiros, pode resultar no insucesso da cópula. Estudos descritivos da corte, para mais de 100 espécies de *Drosophila* foram realizados por Spieth, 1952 e 1968. Embora seja importante reconhecer as diferenças de corte entre espécies diferentes, tais informações não oferecem grandes possibilidades de progresso no conhecimento do comportamento sexual, sendo realmente mais eficientes os estudos que analisam o sucesso de cruzamento.

Os métodos empregados no estudo do sucesso de cruzamento têm sido muito variados, conforme os fins a que se destinam. Quando se trata de verificar a possibilidade de haver troca de genes entre duas espécies diferentes, o método mais comum é o de casais; quando a taxa de cruzamento é baixa tem sido tentado o cruzamento em massa. Dobzhansky e Koller, 1938 introduziram um método que tem tido um largo emprego desde então. Consiste na análise da frequência de cruzamento quando se oferece, a um certo número de machos de um determinado tipo, igual número de fêmeas constituído de dois tipos, metade delas iguais aos machos e a outra metade de um outro tipo: outra espécie, mesma espécie mas, outra origem geográfica ou mesmo outra variedade genética. O macho tem assim a possibilidade de escolha; o experimento inverso, um tipo de fêmea e dois tipos de machos, embora possível, por muito tempo não foi empregado dado a maior dificuldade de análise. No método previsto por Dobzhansky

e Koller, depois de um certo tempo, as fêmeas dos dois tipos eram dissecadas e as espermatecas analisadas ao microscópio para verificar se havia ou não espermatozoides.

Stalker, 1942 introduziu um índice para medir o grau de isolamento entre as linhagens testadas. Esse índice era calculado para cada tipo de macho e sua aplicação exigia certas restrições técnicas, por exemplo, que o número de fêmeas dos dois tipos oferecidas aos machos fosse igual, isto é, 50% de cada uma delas; além disso deveria ser regulado o tempo de experiência de modo que, no máximo 50% das fêmeas de maior sucesso de cruzamento fossem fecundadas. Se atingisse 100%, os resultados perdiam seu significado como medida do isolamento.

O método de Dobzhansky e Koller, 1938 e o índice de Stalker, 1942 tem sido aplicados principalmente no estudo do isolamento entre as espécies diferentes de *Drosophila*, principalmente as espécies muito próximas e as espécies crípticas; também tem sido aplicado para raças geográficas de uma espécie afim de determinar se o isolamento ou preferência já se estabelece antes da especiação ou não. Os resultados observados permitiram concluir que as populações de áreas geográficas diferentes podiam apresentar um certo grau de isolamento. Mayr e Dobzhansky, 1945 estudaram o isolamento entre várias linhagens de *D. prosaltans*, originadas desde o México até Bertioga, no Brasil. Na realidade, as linhagens de Costa Rica para o norte, segundo Magalhães, 1962, pertencem a outra espécie, *D. saltans*, e não *D. prosaltans*. No trabalho de Mayr e Dobzhansky foi verificado que os machos de cada linhagem sempre preferem as fêmeas de uma localidade mais ao norte do que a sua, em detrimento das fêmeas da sua própria localidade. Bateman, 1949, reanalisando os dados de Mayr e Dobzhansky, 1945, mostrou que um outro fenômeno, além do isolamento ou preferência, poderia estar envolvido, ou seja, o grau de atividade sexual de cada linhagem, para cada sexo. Assim, propôs um novo modelo no qual o índice de isolamento é corrigido levando-se em consideração as diferenças do grau de atividade sexual entre as linhagens. Bateman, 1949, também propôs um índice de isolamento conjunto levando em consideração as duas séries de experiências, as feitas com machos da linhagem A e fêmeas A e B, e as feitas com machos da linhagem B e fêmeas A e B. Levene, 1949, estabeleceu um modelo mais sofisticado para determinar o índice de isolamento conjunto, levando em conta o grau de atividade sexual de cada linhagem. O modelo de Levene

é baseado na probabilidade de cruzamento em que a relação entre frequência de cruzamento e tempo não é linear.

Um outro modelo, mais simples para expressar o mesmo fenômeno foi estabelecido mais tarde por Merrel, 1950. Uma comparação entre esses índices foi feita por Salzano, 1955, no estudo das espécies crípticas do sub-grupo bocainense de *Drosophila*.

Talvez seja conveniente notar que isolamento e preferência são maneiras opostas de encarar o mesmo fenômeno. Se há preferência entre macho de uma determinada linhagem por fêmea, digamos, da mesma linhagem, em relação a uma segunda linhagem, isto significa que está havendo isolamento entre as duas linhagens consideradas. Alguns autores têm usado, no lugar de preferência, o termo propensão para cruzamento. Nos trabalhos em que se estuda a taxa de cruzamento entre espécies, raças ou mesmo linhagens de uma mesma espécie, de diferentes origens geográficas, se fala mais em isolamento, enquanto que, no estudo da frequência de cruzamento de dois genótipos de uma mesma espécie se fala mais em cruzamento preferencial ou propensão para cruzamento. Assim também, o fenômeno evidenciado por Bateman, 1949, de diferença de atividade sexual é o mesmo descrito por Merrel, 1950 como cruzamento seletivo.

Reed e Reed, 1950, atribuíram a eliminação do mutante "white" de *D. melanogaster*, em populações de laboratório como sendo devida à seleção sexual. Merrel, 1953, desenvolveu um modelo para determinar a variação da frequência gênica quando um dos alelos determina cruzamento seletivo. Bortolozzi e Magalhães, 1973 procuraram distinguir o efeito da seleção de cruzamento dos outros fatores seletivos; o modelo desenvolvido baseia-se nos dados das frequência de cruzamentos de cada classe genotípica de casal. O modelo foi aplicado aos resultados das três réplicas de caixas de populações em que o mutante "white" de *D. melanogaster* competiu com o alelo selvagem durante 13 gerações, mostrando que a seleção de cruzamento só contribuiu em parte, para a eliminação do mutante. Mais que 50% da eliminação do mesmo se deve à seleção na fase larval como havia sido sugerido por Mopurgo e Nicoletti, 1956 e Nicoletti e Solima, 1956.

Teoricamente os cruzamentos ocorridos entre os membros de uma população se dão ao acaso e a população é dita panmítica. Os desvios da panmixia, excluído o caso de excesso de cruzamento consanguíneo, são devidos a cruzamento preferencial ou cruzamento seletivo; provavelmente devido à interação de ambos.

Existem vários modelos que analisam as consequências do cruzamento preferencial, tanto positivo como negativo. O primeiro desses modelos foi estabelecido por Pearson e Lee, 1903, seguido por Jennings, 1916, Wright, 1921 e mais recentemente por Scudo e Karlin, 1969, Karlin e Scudo, 1969 e Karlin, 1967. Esses modelos mostram os efeitos dos diferentes tipos de cruzamento preferencial sobre as frequências gênicas e as condições de equilíbrio, mas não dão, em geral, uma maneira de evidenciar o fenômeno na população.

Até o presente, cruzamento seletivo tem sido estudado com menor intensidade que cruzamento preferencial, sendo poucos os modelos para analisar suas consequências. Sua ocorrência só pode ser detectada ou por análise de cruzamentos ocorridos ou em experiências planejadas para esse fim.

Não é fácil determinar quantitativamente a parcela de cruzamento preferencial e a de cruzamento seletivo.

Schaffer, 1969, estabeleceu um método para avaliar o efeito do cruzamento preferencial, mas faltam ainda meios para testar estatisticamente a significância dos desvios. Além do mais seu modelo limita-se apenas ao estudo de duas classes competidoras, quando a variação determinada por um único par de genes é no mínimo três classes genotípicas. Em quase todos os casos analisados até o presente, o heterozigoto apresenta um comportamento nitidamente diferente dos homozigotos, o que mostra a necessidade de considerar essa classe separadamente das outras duas. A falta de modelos para medir o cruzamento seletivo em relação a três classes genotípicas e mesmo para cruzamento preferencial, tem constituído um impedimento para o progresso nessa área. Por isso todas as experiências realizadas até o momento têm se limitado a trabalhar com duas classes fenotípicas apenas.

Como é possível que no caso de competição entre as três classes ocorra interação, alterando todos os resultados já obtidos nas experiências com duas classes, podemos dizer que não existe até hoje nenhum dado realista para esse tipo de problema. Além disso não existe nenhum modelo que distinga claramente o efeito do cruzamento preferencial do cruzamento seletivo. É possível que esses dois fenômenos interajam dando resultados de difícil interpretação. Os cruzamentos preferenciais em relação a um par de alelos devem favorecer a permanência dos alelos, a não ser que outro tipo de seleção intervenha.

Um caso interessante de cruzamento preferencial foi observado recentemente no nosso Departamento, em *D. willistoni* por Laghi, Da Cunha e Santos, 1972, em relação a um par de genes em que um dos alelos determina preferência das larvas pelo meio de cultura, nas caixas de população e o outro determina preferência pelo assoalho da caixa. Provavelmente a coexistência desses dois alelos se deve, pelo menos em parte, ao cruzamento preferencial.

Os cruzamentos seletivos devem levar à eliminação do alelo selecionado.

Como se pode ver, o tipo de cruzamento pode ser um importante agente do qual a seleção natural lança mão para determinar a estrutura genética das populações, papel esse que tem sido enfatizado por Spiess, 1968 e 1970. Para que se possa realmente considerar em toda a sua extensão os efeitos dos diversos padrões de cruzamento sobre a estrutura genética é necessário que se acumulem mais informações além das que já são disponíveis hoje. Os estudos da velocidade de cruzamento têm mostrado que esse componente do sucesso de cruzamento é determinado geneticamente por um sistema poligênico, uma vez que o caráter pode ser selecionado como mostrou Manning, 1961 e 1963 para *D. melanogaster* e Kessler, 1968 e 1969 para *D. pseudoobscura*. Parsons, 1964, mostrou que existe variação entre linhagens endocruzadas de *D. melanogaster* e pelo método de cruzamentos dialélicos estimou a herdabilidade do caráter. Vários autores têm mostrado que a velocidade de cruzamento pode ser afetada por alguns marcadores genéticos como, por exemplo, Spiess e Langer, 1961, verificaram diferença na velocidade de cruzamento entre dois arranjos gênicos do cromossomo III de *D. persimilis*; Kaul e Parsons, 1965, 1966; Parsons e Kaul, 1966 e 1967; Prakash, 1967 e 1969 têm verificado o mesmo fenômeno para outras espécies e outros arranjos gênicos.

Também os mutantes visíveis produzem alterações na velocidade de cruzamento; Magalhães *et al.*, 1972, verificaram que o mutante "ebony" apresenta uma velocidade de cruzamento inferior à do selvagem, mas que a do heterozigoto é superior, confirmando assim achados de Elens, 1958 e outros.

Mizuguchi e Magalhães, 1972 estudaram a velocidade de cruzamento de moscas portadoras de letais para o cromossomo II de *D. melanogaster*, mostrando que os machos heterozigotos possuem velocidade de cruzamento maior que a dos homozigotos normais.

Como salientou bem Spiess, 1970, nos trabalhos que analisaram o efeito de marcas genéticas sobre a velocidade de cruzamento, ou sobre o sucesso de cruzamento, não se tem informações necessárias para decidir se a diferença de comportamento entre o selvagem e o mutante pode ser atribuída a efeito pleiotrópico do gene ou é devida a outros genes que são diferentes nas duas linhagens.

Um fenômeno particularmente interessante é o que foi descoberto por Petit, 1951 com o mutante "Bar" de *D. melanogaster*. Petit verificou que o sucesso de cruzamento dos machos é dependente de frequência, isto é, quando os machos estão em menor frequência apresentam maior sucesso de cruzamento. Petit, 1958 estudando de novo o papel dos mutantes "Bar" e "white", verificou que, no caso do "white" o maior sucesso é quando sua frequência é menor que 40% ou maior que 80%.

A partir de 1964 uma série de trabalhos realizados por Ehrman, Petit e Spiess como mostram as revisões de Petit e Ehrman, 1969 e Spiess, 1970 vieram confirmar os resultados de Petit, tanto para mutantes visíveis, como para inversões cromossômicas. Anderson, 1969 formulou um modelo para mostrar o efeito desse fenômeno sobre a frequência gênica, mostrando que leva a um equilíbrio na população.

Até o presente momento existe ainda dificuldade para explicar a natureza desse fenômeno. São conhecidos vários fatores que alteram a velocidade de cruzamento, como luz, temperatura e densidade da população. A ação desses fatores pode ser facilmente entendida, mas o efeito da frequência é mais difícil. Ehrman e Spiess na tentativa de explicar o fenômeno, elaboraram uma série de hipóteses sobre a natureza do sinal que torna possível o reconhecimento da classe minoritária. Segundo eles, esse reconhecimento poderia se dar entre os próprios machos da classe minoritária que, então, aumentariam sua atividade de corte, ou então a classe minoritária seria reconhecida pelas fêmeas, que aumentariam suas receptividade em favor dessa classe. Dois fatores foram evocados como sendo os possíveis sinais de reconhecimento, o cheiro, Ehrman, 1969, e contacto físico, Ehrman, 1970 e Ehrman e Spiess, 1969.

O presente trabalho procura analisar o efeito dos mutantes "ebony" e "yellow" de *D. melanogaster* no sucesso de cruzamento, a fim

de verificar se os resultados concordam ou não com os já existentes na literatura, para verificar a possibilidade de uma generalização do fenômeno.

### MATERIAL E MÉTODO

Foram utilizadas três linhagens de *Drosophila melanogaster*, sendo uma linhagem selvagem e duas linhagens mutantes. As linhagens mutantes estudadas foram:

linhagem I — portadora do mutante “yellow” (crom. X)

linhagem II — portadora do mutante “ebony” (crom. III)

Realizamos duas séries de experiências, nas quais as linhagens mutantes foram colocadas em competição com a linhagem selvagem, sendo:

Série I com mutante “yellow”

Série II com mutante “ebony”

Em cada série foram montadas 9 caixas de cruzamento (com 3 réplicas cada) nas quais a frequência dos machos selvagens variou de 0,90 (caixa 1) a 0,10 (caixa 9), sendo que a frequência dos machos mutantes variou complementarmente de 0,10 (caixa 1) a 0,90 (caixa 9).

Em todas as caixas o número de fêmeas foi sempre igual à dos machos na proporção de 50% selvagem para 50% mutante.

O número total de indivíduos por caixa foi 40 (20 machos e 20 fêmeas).

As moscas virgens com 4 dias de idade foram colocadas nas caixas de cruzamento por 3 horas, à temperatura de 25°C. Depois desse tempo as moscas foram eterizadas e as fêmeas foram colocadas individualmente em vidros, e o tipo de cruzamento ocorrido na caixa foi inferido pela análise dos descendentes.

A taxa de cruzamento (T. C.) de machos e fêmeas de cada genótipo foi calculada segundo a expressão:

$$T.C. \text{ } \sigma = \frac{\text{n.º de } \text{♀} \text{ } \text{♀} \text{ fecundadas por } \text{♂} \text{ } \text{♂} \text{ de um dos genótipos}}{\text{n.º total de } \text{♂} \text{ } \text{♂} \text{ desse genótipo}}$$

TABELA I

Caixa		♀ "yellow" cruzada com		♀ selvagem cruzada com	
		♂ "yellow"	♂ selvagem	♂ "yellow"	♂ selvagem
1	a	1	9	0	10
	b	2	7	0	10
	c	1	9	0	9
2	a	3	7	0	8
	b	2	7	0	10
	c	1	8	0	7
3	a	2	8	0	9
	b	3	6	0	9
	c	4	6	0	9
4	a	3	7	1	8
	b	4	5	0	8
	c	3	6	0	8
5	a	6	4	0	10
	b	6	4	0	10
	c	5	5	0	9
6	a	6	4	0	10
	b	5	5	1	8
	c	7	3	0	7
7	a	7	2	0	10
	b	6	3	1	8
	c	5	5	0	10
8	a	6	3	0	10
	b	8	3	0	9
	c	5	4	0	10
9	a	8	2	0	6
	b	8	1	0	6
	c	7	3	0	7

## Resultados da Série I

Número de cruzamentos das fêmeas "yellow" e selvagem, nas três réplicas (a, b, c) das 9 caixas em que a proporção de machos "yellow" varia de 0,10 até 0,90.

$$T.C. \text{ } \varnothing = \frac{\text{n.º de } \varnothing \varnothing \text{ de um dos genótipos fecundadas}}{\text{n.º total de } \varnothing \varnothing \text{ desse genótipo}}$$

Aos resultados de taxa de cruzamento foram aplicadas análises de Regressão Linear.

## RESULTADOS

### Série I

Os resultados para o mutante "yellow" são apresentados na tabela I. Os valores representam o número de cópulas das fêmeas portadoras de certo genótipo com os machos de um ou outro genótipo.

TABELA II

Caixa	"yellow"	selvagem
1	0,67	1,00
2	0,50	0,98
3	0,50	1,12
4	0,46	1,16
5	0,56	1,40
6	0,53	1,54
7	0,45	2,11
8	0,39	3,25
9	0,43	4,17

Taxa de cruzamento dos machos da Série I.

A partir destes dados foram calculadas as taxas de cruzamento dos machos selvagens e "yellow", estas taxas constam da tabela II.

Fizemos uma análise de regressão linear, para o estudo da relação entre a taxa de cruzamento dos machos e a sua frequência. O resultado desta análise está representado no gráfico I e nos permite concluir que a taxa de cruzamento dos machos selvagens decresce com o aumento da sua frequência. Para os machos "yellow", o mesmo não ocorre, sendo que a sua taxa de cruzamento permanece constante, independente da sua frequência.

### *Série II*

A tabela III apresenta os resultados para o mutante "ebony" As taxas de cruzamento calculadas com esses resultados estão na tabela IV

O gráfico II representa o resultado da análise de regressão. A partir dela podemos concluir que a taxa de cruzamento dos machos selvagens decresce com o aumento da sua frequência como na série I. Para os machos "ebony" ocorre o inverso; a sua taxa de cruzamento cresce com o aumento da sua frequência.

## DISCUSSÃO

O presente trabalho apresenta uma pequena parte de dados já obtidos e que deverão ser apresentados nas dissertações de mestrado de dois autores (M. A. Querubim e Y. Mizuguchi). Embora parciais, os dados aqui apresentados permitem afirmar que tanto na série I como na série II o sucesso de cruzamento dos machos selvagens é maior que o dos mutantes. Em relação a esses dois mutantes apenas o macho selvagem exibe o fenômeno descrito por Petit, 1951 e verificado nos experimentos posteriores de Petit, Ehrman e Spiess, revisitos por Petit e Ehrman, 1969 e Spiess, 1970. A explicação que pode ser formulada no caso é a seguinte: no intervalo de tempo considerado, cada macho selvagem é capaz de cruzar com mais de uma fêmea. As fêmeas em geral só aceitam um macho no intervalo de tempo da experiência. Sendo a proporção sexual 1:1, surge uma competição entre os machos que será tanto mais intensa quanto maior o número de machos selvagens que são os mais ativos. Podemos definir a proporção sexual fisiológica que seria a proporção entre o número de fêmeas e o número de cópulas que os machos presentes poderiam efetivar no

TABELA III

Caixa		"ebony" cruzada com		selvagem cruzada com	
		selvagem	"ebony"	selvagem	"ebony"
1	a	8	0	9	0
	b	10	0	9	0
	c	8	2	9	0
2	a	10	0	10	0
	b	8	2	9	1
	c	7	3	9	1
3	a	7	3	10	0
	b	10	0	6	3
	c	6	3	7	3
4	a	5	4	9	1
	b	7	3	8	1
	c	6	4	7	3
5	a	4	6	8	2
	b	8	2	9	1
	c	6	4	6	4
6	a	8	2	3	7
	b	2	8	6	3
	c	6	2	5	4
7	a	5	5	4	6
	b	4	6	1	9
	c	4	4	3	7
8	a	4	6	2	7
	b	3	7	3	7
	c	1	9	3	7
9	a	2	8	1	8
	b	1	9	1	9
	c	0	9	5	5

## Resultados da Série II

Número de cruzamentos das fêmeas "ebony" e selvagem, nas três réplicas (a, b, c) das caixas em que a proporção de machos "ebony" varia de 0,10 até 0,90.

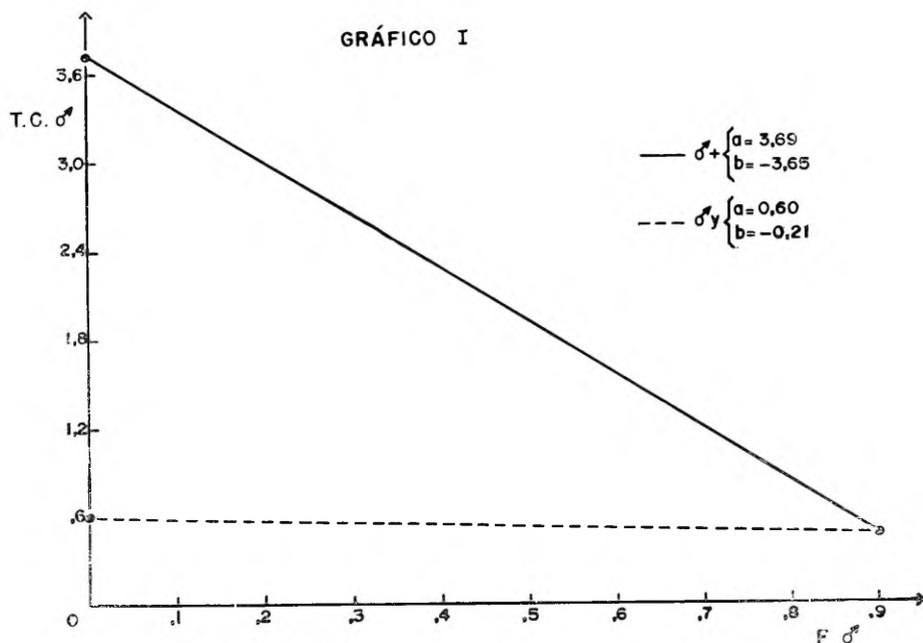
TABELA IV

Caixa	"ebony"	selvagem
1	0,33	0,98
2	0,58	1,10
3	0,67	1,10
4	0,67	1,17
5	0,63	1,37
6	0,72	1,25
7	0,88	1,17
8	0,90	1,33
9	0,89	1,67

Taxa de cruzamento dos machos da Série II.

intervalo de tempo da experiência. Quando a proporção sexual fisiológica for 1:1 não haverá competição e o sucesso de cruzamento dos machos será máxima.

Variando-se a proporção entre machos mutantes e selvagens estamos variando a proporção sexual fisiológica. Como cada macho selvagem é capaz de copular mais de uma vez, quanto menor for o número destes, mais próximo fica, da proporção sexual fisiológica 1:1 e o sucesso de cruzamento aumenta. Aumentando o número de machos selvagens, aumenta a competição entre eles e o sucesso de cruzamento diminui. Quando dois machos cortejam a mesma fêmea pode acon-

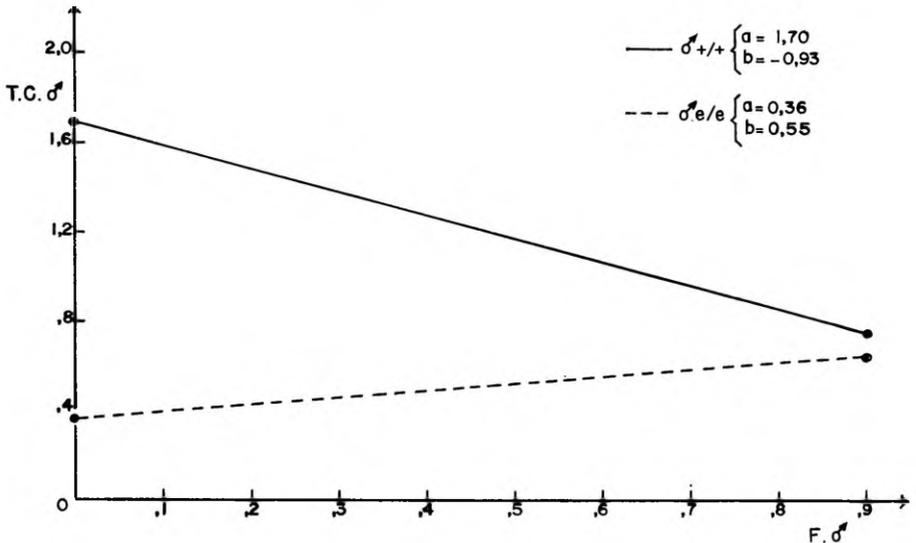


Regressão da taxa de cruzamento dos machos selvagens e "yellow" das experiências da série I.

tecer que nenhum deles consiga cruzar com esta fêmea, razão porque a competição diminui o sucesso de cruzamento.

Nas experiências da série I pode-se verificar que há uma nítida preferência das fêmeas selvagens por machos selvagens uma vez que estas não se cruzam com machos mutantes. Nesse caso a competição com machos mutantes é praticamente zero e o sucesso de cruzamento atinge valor maior que nas experiências da série II. Nesta série a preferência é pouco pronunciada e a competição entre os dois tipos de machos deve ser maior. Os machos "ebony" apresentam maior sucesso de cruzamento quando sua frequência é alta, isso porque, nestas condições a frequência de machos selvagens é baixa. Mesmo que os machos selvagens tenham maior sucesso de cruzamento, esse maior sucesso não exige cruzamento com todas as fêmeas ficando assim fêmeas disponíveis para cruzar com os machos mutantes.

GRÁFICO II



Regressão da taxa de cruzamentos dos machos selvagens e "ebony" das experiências da série II.

Na série I a reta de regressão dos machos mutantes é negativa, isso se explica pela intensa preferência de fêmeas selvagens por machos selvagens.

Assim os machos "yellow" vão competir com eles mesmos, pelas fêmeas "yellow", mesmo havendo fêmeas selvagens disponíveis, essas não são aproveitadas pelos machos "yellow" para cruzamento.

Os resultados observados nessas duas séries de experimentos com os mutantes "ebony" e "yellow" são diferentes de todos os resultados até agora observados. Esses resultados suportam a hipótese de que o fenômeno da dependência da frequência, no caso, é produzido pela competição, que aumenta com o aumento de machos da classe fenotípica considerada.

A maior evidência de que essa hipótese é válida foi observada no nosso laboratório quando foi aumentada a proporção sexual para 2 ♀ : 1 ♂ e 3 ♀ : 1 ♂. O fenômeno da dependência da frequência desaparece. Nesse caso as hipóteses levantadas por Ehrman e Spiess, 1969 são desnecessárias.

## A G R A D E C I M E N T O S

Desejamos expressar os nossos agradecimentos à FAPESP pelos auxílios concedidos ao nosso Laboratório, que permitiram a execução dos trabalhos cujos resultados foram parcialmente apresentados; ao CNPq pela bolsa de um dos autores. Somos gratos às Srtas. Vicentina R. Pereira e Rita de Cassia pela assistência técnica e à Sra. Reiko S. Ruzizitis pela datilografia do original.

## B I B L I O G R A F I A

- ANDERSON, W. W. (1969) — Polymorphism resulting from the mating advantage of rare males genotypes. *Proc. Natl. Acad. Sci. US* 64:190-197.
- BATEMAN, A. (1949) — Analysis of date on sexual isolation. *Evolution* 3:174-177.
- BORTOLOZZI, J. & MAGALHÃES, L. E. de (1973) — (in press).
- CASARTELLI, C.; SCHEREIBER, L. R.; TOLEDO, L. A.; MAGALHÃES, L. E. & BASILIO, V. L. (1971) — Feromônio em *Bradysia tritici*. *Ciência e Cultura* 23:91.
- DOBZHANSKY, Th. & KOLLER, P. C. (1938) — An experimental study of sexual isolation in *Drosophila*. *Biol. Zentralbl.* 58:589-607.
- EHRMAN, L. (1969) — The sensory basis of mate selection in *Drosophila*. *Evolution* 23:59-64.
- (1970) — Simulation of mating advantage in mating of rare *Drosophila* males. *Science* 167:905-906.
- & SPIESS, E. (1969) — Rare type mating advantage in *Drosophila*. *The American Naturalist* 103:675-680.
- ELENS, A. A. (1958) — Le rôle de l'hétérosis dans la compétition entre "ebony" et son allèle normal. *Experientia* 14:274-276.
- JENNING, H. S. (1916) — The numerical results of diverse systems of breeding. *Genetics* 1:53-89.
- KARLIN, S. & SCUDO, F. M. (1969) — Assostative mating based on phenotype: II Two autosomal alleles without dominance. *Genetics* 63:499-510.
- KAUL, D. & PARSONS, P. A. (1965) — The genotypic control of mating speed and duration of copulation in *Drosophila pseudoobscura*. *Heredity (London)* 20:381-392.
- & ——— (1966) — Competition between males in the determination of mating speed in *Drosophila pseudoobscura*. *Aust. J. Biol. Sci.* 19:945-947.
- KESSLER, S. (1968) — Speed of mating and sexual isolation in *Drosophila*. *Nature* 220:1044-1045.
- (1969) — The genetics of *Drosophila* mating behaviour II. The genetic architecture of mating speed in *D. pseudoobscura*. *Genetics* 62:421-433.
- LEVENE, H. (1949) — A new mesure of sexual isolation. *Evolution* 3:315-321.

- MAGALHÃES, L. E. (1962) — Notes on the taxonomy, morphology and distribution of the saltans group of *Drosophila*, with description of four new species. *Studies in Genetics* II:135-154. The University of Texas Publication.
- MAGALHÃES, L. E.; TEDESCHI, M. V.; MIZUGUCHI, Y.; VILELA, C. & QUERUBIM, M. A. (1972) — Mating speed and duration of copulation in "ebony" mutant of *Drosophila melanogaster*. *Ciência e Cultura* 23(6):679-632.
- MANNING, A. (1961) — The effects of artificial selection for mating speed in *Drosophila melanogaster*. *Anim. Behav.* 9:82-92.
- (1963) — Selection for mating speed in *Drosophila melanogaster* based on the behaviour of one sex. *Anim. Behav.* 11:116-120.
- MAYR, E. & DOBZHANSKY, Th. (1945) — Experiments on sexual isolation in *Drosophila*. IV Modification of the degree of isolation between *Drosophila pseudoobscura* and *Drosophila persimilis* and of sexual preferences in *Drosophila prosaltans*. *Proc. Natl. Acad. Sci. US* 31:75-82.
- MERRELL, D. (1950) — Measurement of sexual isolation and selective mating. *Evolution* 4:326-336.
- (1953) — Selective mating as a cause of gene frequency changes in laboratory populations of *Drosophila melanogaster*. *Evolution* 7:287-296.
- MIZUGUCHI, Y. & MAGALHÃES, L. E. (1972) — Velocidade de cruzamento em machos de *Drosophila melanogaster* portadores de genes letais no cromossomo II. *Ciência e Cultura* 24 (supl.):183-184.
- MOPURGO, G. & NICOLETTI, B. (1956) — Sull'importanza del matrimonio selettivo per la evoluzione di popolazioni artificiali di *Drosophila melanogaster*. *Atti II. Riun. Ass. Genet. Ital. La Ricerca Scientifica* 26 (suppl.):61-69.
- PARSONS, P. A. (1964) — A diallele cross for mating speed in *Drosophila melanogaster*. *Genetica* 35:141-151.
- & KAUL, D. (1966) — Mating speed and duration of copulation in *Drosophila pseudoobscura*. *Heredity* (London) 21:219-225.
- PARSONS, P. A. & KAUL, D. (1967) — Variability within and between strains for mating behaviour parameters in *Drosophila pseudoobscura*. *Experientia* 23:121-132.
- PEARSON, K. & LEE, A. (1903) — Assortative mating in man. *Biometrika* 2:481-498.
- PETIT, C. (1951) — Le rôle de l'isolement sexuel dans l'évolution des populations de *Drosophila melanogaster*. *Bull. Biol. France Belg.* 85:392-418.
- (1958) — Le déterminisme génétique et psycho-physiologique de la compétition sexuelle chez *Drosophila melanogaster*. *Bull. Biol. France Belg.* 92:248-329.
- PETIT, C. & EHRMAN, L. (1969) — Sexual selection in *Drosophila*. *Evolutionary Biology* III:177-217.
- PRAKASH, S. (1967) — Association between mating speed and fertility in *Drosophila robusta*. *Genetics* 57:655-663.

- (1968) — Chromosome interactions affecting mating speed in *Drosophila robusta*. *Genetics* 60:589-600.
- REED, S. C. & REED, E. W. (1950) — Natural selection in laboratory populations of *Drosophila*. II. Competition between a white eye gene and its white allele. *Evolution* 4:34-42.
- SALZANO, F. M. (1955) — O problema das espécies crípticas. Estudos no sub-grupo Bocainensis (*Drosophila*). Boletim n.º 4. Universidade do Rio Grande do Sul.
- SCHAFFER, H. E. (1969) — Analysis of sequences of matings in *Drosophila* mating chamber experiments. *Genetics* 61:553.
- SCUDO, F. M. & KARLIN, S. (1969) — Assortative mating based on phenotype. I. Two alleles with dominance. *Genetics* 63:479-498.
- SOUZA, H. M. L.; CUNHA, A. B. & SANTOS, E. P. (1972) — Assortative mating in polymorphic laboratory populations of *Drosophila willis toni*. *Egypt. J. Genet. Cytol.* 1:225-230.
- SPIESS, E. B. (1968) — Low frequency advantage in mating of *Drosophila pseudoobscura* karyotype. *The American Naturalist* 102:363-379.
- (1970) — Mating propensity and its genetics basis in *Drosophila*. *Essays in Evolution and Genetics in honor of Th. Dobzhansky. Evolutionary Biology (suppl.):*315-379.
- & LANGER, B. (1961) — Chromosomal adaptative polymorphism in *Drosophila persimilis*. III. Mating propensity of homokaryotypes. *Evolution* 15:535-544.
- SPIETH, H. T. (1952) — Mating behaviour within the genus *Drosophila* (Diptera). *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.* 99:395-474.
- (1968) — Evolutionary implications of sexual behaviour in *Drosophila*. *Evolutionary Biology* II:157-193.
- STALKER, H. (1942) — Sexual isolation in the species complex *Drosophila virilis*. *Genetics* 27:238-257.
- WRIGHT, S. (1921) — Systems of mating I-V. *Genetics* 6:111-178.

