

ECOLOGIA, COMPORTAMENTO E BIONOMIA

Variações Fenotípicas em *Musca domestica* L. (Diptera: Muscidae) em Resposta à Competição Larval por Alimento

CECÍLIA LOMÔNACO E ÉRIKA GERMANOS

Curso de Pós Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais, Instituto de Biologia, Universidade Federal de Uberlândia, 38.400-902, Uberlândia, MG, e-mail: lomonaco@ufu.br

Neotropical Entomology 30(2): 223-231 (2001)

Phenotypic Variation of *Musca domestica* L. (Diptera: Muscidae) as a Response to Larval Competition for Food

ABSTRACT - Phenotypic variations on developmental period, size and fluctuating asymmetry (FA) of *Musca domestica* L., induced by larval competition for food were described and correlated. Ten densities, varying from 100 to 1000 larvae per 75 g of wheat medium, were established in the laboratory and observed until adult emergence. The adjusted curve of survival was similar to a hyperbola. The developmental period extended with increasing densities, and the size was inversely proportional to the degree of larval crowding. Males and females responded differently to the selection pressures of competition, being size of the males much more variable than those of the females. Although morphological and physiological adjustments caused by environmental interaction were detected, the levels of fluctuating asymmetry remained invariable. Genetic correlation between these types of phenotypic variation was not detected. It can be supposed, however, that levels of FA, which are stress indicative, were minimized by the considerably plastic potential of the species. Thus, physiological and morphological adjustments reduced developmental difficulties and promoted survival of a greater number of individuals.

KEY WORDS: Insecta, developmental noise, phenotypic plasticity, fluctuating asymmetry, genetic correlation.

RESUMO - Foram descritas e correlacionadas as variações fenotípicas no período de desenvolvimento, tamanho e variações causadas por assimetria flutuante em *Musca domestica* L., induzidas por seleção para competição larval por alimento. Dez densidades de 100 a 1000 larvas por 75 g de farelo de trigo umedecido foram estabelecidas em laboratório e acompanhadas até a emergência dos adultos. A curva ajustada de sobrevivência foi semelhante a uma hipérbole. O período de desenvolvimento se estendeu com o aumento da densidade, mas o tamanho foi inversamente proporcional ao grau de agregação larval. Machos e fêmeas respondem de modo distinto às pressões de seleção para competição, sendo machos mais variáveis que fêmeas quanto ao tamanho. Embora ajustes morfológicos e fisiológicos provocados por ação ambiental tenham sido detectados, os níveis de assimetria flutuante permaneceram invariáveis. Não foram, portanto, detectadas correlações genéticas entre estes tipos de variações fenotípicas. Pode-se supor, entretanto, que níveis de assimetria flutuante, que podem ser indicativos de estresse, tenham sido minimizados pelo grande potencial plástico da espécie. Assim, ajustes fisiológicos e morfológicos estariam diminuindo dificuldades no desenvolvimento e promovendo a sobrevivência de maior número de indivíduos.

PALAVRAS-CHAVE: Insecta, assimetria flutuante, correlação genética, plasticidade fenotípica, ruído ambiental.

Populações tendem a ser controladas biologicamente ou reguladas em função de sua densidade e por isso pode-se considerar a densidade como sendo um mecanismo de auto-

regulação. A regulação da densidade populacional em torno do equilíbrio envolve complexos e profundos mecanismos de ajustes fisiológicos e morfológicos decorrentes de seleção

para sobrevivência em ambientes com competição elevada (Miller & Thomas 1958, Morin *et al.* 1997, Ribeiro 1998). Estes ajustes requerem coordenações de muitos eventos, de modo que, mudanças na determinação fenotípica de um caráter podem ser compensadas por modificações em outros caracteres ou padrões de desenvolvimento (Roper *et al.* 1996, Peters & Barbosa 1997). Boa parte das respostas fenotípicas aos efeitos do ambiente são devidas à plasticidade fenotípica. Plasticidade fenotípica é a habilidade do organismo de alterar sua fisiologia/morfologia em resposta às condições ambientais, sem que mudanças genéticas sejam necessárias (Scheiner 1993). É considerada uma ferramenta fundamental na adaptação a ambientes heterogêneos e instáveis, visto que permite a manutenção do vigor, embora nem todas as respostas plásticas sejam adaptativas (Gotthard & Nylin 1995, Via *et al.* 1995).

Há, entretanto, outra fonte de variação fenotípica, denominada ruído ambiental, que se refere às modificações nos padrões normais de desenvolvimento devido a distúrbios de natureza genética ou ambiental (Scheiner *et al.* 1991, Markow 1995). Assimetria flutuante (AF), que denota pequenos desvios da simetria perfeita de qualquer caráter de organismo com simetria bilateral (Palmer & Strobeck 1986, Parsons 1990), tem sido o índice mais comumente utilizado para descrever variações fenotípicas causadas por ruído ambiental. Se a expressão de um caráter bilateral é produzida por um mesmo genoma, então qualquer assimetria entre os lados é uma consequência de distúrbio ambiental (Woods *et al.* 1998). Assim, a ocorrência de AF pode refletir a instabilidade no desenvolvimento causada por estresse (Clarke *et al.* 1992, Clarke 1995 a e b, Markow 1995). Espera-se, portanto, que níveis de AF sejam negativamente correlacionados com valor adaptativo ("fitness" e seus componentes), embora haja dados contraditórios (Markow & Ricker 1992, Ueno 1994).

Se houver um mecanismo genético coordenando ajustes fenotípicos, então correlações genéticas entre caracteres plásticos poderão ser detectadas. Correlações genéticas entre dois caracteres informam como a alteração de um caráter sob seleção interfere na variação de outros caracteres, determinados pelos mesmos grupos de genes (Falconer 1989). O estudo das correlações genéticas é de interesse para a biologia evolutiva porque possibilita a elaboração de modelos preditivos de trajetória evolutiva de populações naturais ou populações que precisam ser controladas para fins sanitários ou econômicos.

Este estudo tem como objetivo descrever as variações fenotípicas causadas por plasticidade morfológica, fisiológica e AF em *Musca domestica* L. em resposta às pressões de seleção por competição larval por alimento. Também será verificada a ocorrência de correlações genéticas entre estes tipos de variações fenotípicas.

Material e Métodos

Desenho Experimental. Ovos de *M. domestica* foram obtidos no laboratório de criação de larvas para suplementação alimentar de rãs da Fazenda Experimental do Glória, situada no Município de Uberlândia, MG, (18° 57'

S; 48° 12' W). A produção de larvas era feita a partir de uma população endogâmica, confinada em gaiola de tela de nylon de, aproximadamente, 1m³. As larvas foram criadas em substrato composto de 100 g de farelo de trigo, adicionado a 100 ml de água destilada. Foram colocados, aproximadamente, 75 g deste substrato dentro de 10 recipientes de vidro de 500 ml, previamente autoclavados. As larvas recém-eclodidas foram contadas e distribuídas em dez densidades diferentes: 100, 200, 300, 400, 500, 600, 700, 800, 900 e 1.000 indivíduos por frasco (i/f), com três repetições para cada tratamento. Após a adição das larvas, estes recipientes de vidro foram fechados com organza e mantidos em câmara de germinação a uma temperatura constante de 27°C. Os frascos foram observados diariamente e umedecidos quando necessário, até a empupação das larvas.

Os indivíduos que emergiram a cada 24h, após o primeiro dia de emergência, foram retirados dos frascos e preservados em álcool 70%. Posteriormente, foram contados e sexados.

Plasticidade Fenotípica. Foram medidas respostas plásticas na sobrevivência, período de desenvolvimento (tempo decorrido entre o início do experimento até a emergência dos adultos) e tamanho dos indivíduos nas diferentes densidades.

Dados relativos ao número total de indivíduos sobreviventes em cada densidade foram padronizados na razão de sobrevivência ($RS=N/D$), sendo: N o número de sobreviventes e D a densidade. Por se tratar de amostras heteroscedásticas, utilizou-se o teste não paramétrico Kruskal-Wallis para verificar se havia diferenças na razão de sobrevivência em cada densidade. Além disto, foram feitas comparações múltiplas com o teste de Kolmogorov-Smirnov (Zar 1984).

Diferenças no período de desenvolvimento nas diferentes densidades e entre os sexos foram testadas por análise de variância (ANOVA para dois fatores).

O tamanho dos indivíduos foi estimado por meio de índice multivariado obtido por análise de componente principal (Manly 1994). As estimativas de tamanho foram feitas em duas situações: nas diferentes densidades e considerando indivíduos com distintos períodos de desenvolvimento. No primeiro caso, dez indivíduos de cada sexo e de cada densidade foram pegos ao acaso dentre aqueles com período de desenvolvimento de 11 dias. No segundo caso, considerando apenas as densidades de 500 e 600 i/f, cerca de 7,7 ($\pm 4,1$) indivíduos com diferentes períodos de emergência foram pegos ao acaso para cada sexo. Indivíduos assim selecionados tiveram suas asas (direita e esquerda) destacadas e montadas em lâminas. Foram escolhidos quatro pontos nas asas para a medição das distâncias entre o ponto O e os pontos A, B, C (Fig. 1). As medições foram feitas sob microscópio óptico (Axioscope, Zeiss), com auxílio de ocular micrométrica, num aumento de 40x. Coeficientes do primeiro componente principal (índice multivariado de tamanho) foram submetidos à análise de variância (ANOVA para dois fatores), para se verificar diferenças no tamanho dos indivíduos nas diferentes densidades (fator 1) e entre sexos (fator 2). Comparações múltiplas com o teste de Tukey foram também efetuadas neste caso. As diferenças de tamanho entre

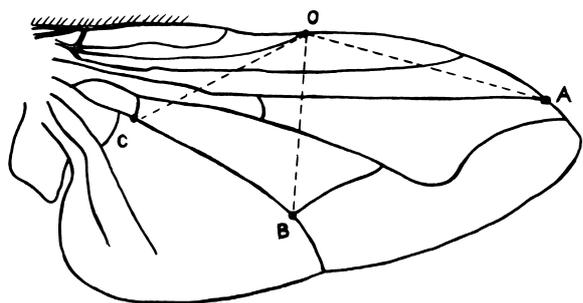


Figura 1. Esquema da asa de *M. domestica* mostrando os pontos a partir dos quais foram feitas as medidas morfométricas.

indivíduos com distintos períodos de desenvolvimento foram verificadas utilizando-se o teste não paramétrico de Kruskal-Wallis e, nos casos em que tais diferenças foram significativas, efetuou-se, em seguida, o teste de Kolmogorov-Smirnov (Zar 1984).

Assimetria Flutuante. A assimetria flutuante (AF) foi medida em todos os indivíduos utilizados para determinação de tamanho. Índices de AF, para cada tratamento, foram obtidos pela média das diferenças absolutas entre medidas da asa esquerda pelas medidas da asa direita, ou seja, $AF = \sum |D-E|/N$. Para confirmação de ocorrência de AF os dados obtidos pela diferença das medidas de asa esquerda pelas medidas da asa direita de *M. domestica* foram submetidos ao test-t para se verificar se as distribuições eram normais com médias iguais a zero (Swaddle *et al.* 1994, Palmer & Strobeck 1986).

A relação de dependência entre a assimetria flutuante e a medida de cada variável, ou seja, a correlação fenotípica entre estes caracteres (Falconer 1989) foi verificada utilizando-se o teste de correlação simples de Pearson (Zar 1984). Se esta relação de dependência for encontrada, uma medida relativa de AF deve ser obtida (Palmer & Strobeck 1986, Eggert & Sakaluk 1994). Esta relativização foi feita dividindo o valor de AF pela medida do caráter obtida na asa direita de cada indivíduo, ou seja, $AF_{(R)} = AF / D$.

Para verificar diferenças na assimetria flutuante das medidas morfométricas entre as densidades, sexos e períodos de desenvolvimento, os dados foram submetidos aos testes não paramétricos de Kruskal-Wallis (quando $K > 2$) e Mann Whitney (quando $K = 2$) (Zar 1984).

Correlações genéticas entre níveis de AF e tamanho, período de desenvolvimento e razão de sobrevivência foram obtidas por meio do coeficiente de correlação simples de Pearson.

Resultados

Respostas Plásticas. Não foram verificadas diferenças significativas entre os sexos no número de indivíduos de

Musca domestica que emergiram nos diferentes dias ($F=0,1$; $P=0,731$). Por este motivo, as análises que seguem agrupam os indivíduos independentemente do sexo. A Fig. 2 mostra a média da razão de sobrevivência nas diferentes densidades que, segundo o teste Kruskal-Wallis, são significativamente diferentes ($H=20,9$; $P=0,013$). Comparações múltiplas feitas com o teste de Kolmogorov-Smirnov indicam que as razões de sobrevivência nas densidades de 200, 300, 400, 500, 600 e 700 i/f são significativamente diferentes das razões de sobrevivência nas densidades de: 100, 800, 900, 1000 i/f. Assim, larvas criadas em baixas densidades (100 i/f) ou altas densidades (800, 900 e 1000 i/f) apresentam razões de sobrevivência significativamente menores do que aquelas criadas em densidades intermediárias (400 a 800 i/f). Desse modo, a curva ajustada de sobrevivência é semelhante a uma hipérbole.

O tempo gasto para emergência dos indivíduos também diferiu nas diferentes densidades ($F=4,3$; $P<0,0001$). À medida que a densidade aumenta, o período de desenvolvimento dos adultos também aumenta (Fig. 2). Entretanto, o décimo primeiro dia parece ser aquele com maior número de indivíduos emergentes em todas as densidades). Não houve diferenças entre os sexos quanto ao período de desenvolvimento ($F<0,0001$; $P=1,0$) nem interação significativa entre estes dois fatores ($F<0,0001$; $P=1,0$).

Os primeiros componentes principais da matriz de correlação entre medidas das asas de *M. domestica*, criadas em dez densidades diferentes, mostram que 93% das variações podem ser explicadas pelo tamanho, e que os remanescentes 7% podem ser explicados por variações na forma dos indivíduos. Uma vez que a maior parte das variações encontradas deveram-se a diferenças de tamanho entre os indivíduos, os coeficientes do primeiro componente principal foram considerados bons estimadores de um índice multivariado de tamanho. Observa-se que há diferença no tamanho dos indivíduos entre as densidades ($F=42,3$; $P=0,0001$) e entre os sexos ($F=11,4$; $P=0,0010$). Fêmeas são significativamente maiores que os machos. Os efeitos do sexo e da densidade ocorrem de modo independente, ou seja, não há interação entre estes dois fatores sobre os coeficientes do primeiro componente principal de tamanho ($F=0,7$; $P=0,689$). A Fig. 2 apresenta o tamanho dos indivíduos de *M. domestica* nas dez densidades estudadas, mostrando que maiores indivíduos emergiram nas menores densidades e indicando ser o tamanho inversamente proporcional ao aumento da densidade. O teste de Tukey reúne os indivíduos criados nas diferentes densidades em dois grupos, segundo suas diferenças de tamanho. Um grupo cujo tamanho dos indivíduos é maior (100 a 500 i/f) e outro grupo cujo tamanho dos indivíduos é menor (600 a 1000 i/f).

Os primeiros componentes principais da matriz de correlação dos indivíduos de ambos os sexos com diferentes períodos de emergência das densidades de 500 e 600 i/f também atribuíram ao tamanho a maior parte das variações encontradas (86,5%). Mais uma vez, diferenças no tamanho dos indivíduos criados nas densidades de 500 e 600 i/f foram significativas ($F=221,6$; $P=0,001$; $N=245$). Também neste caso, fêmeas foram maiores que machos ($F=7,1$; $P<0,0001$;

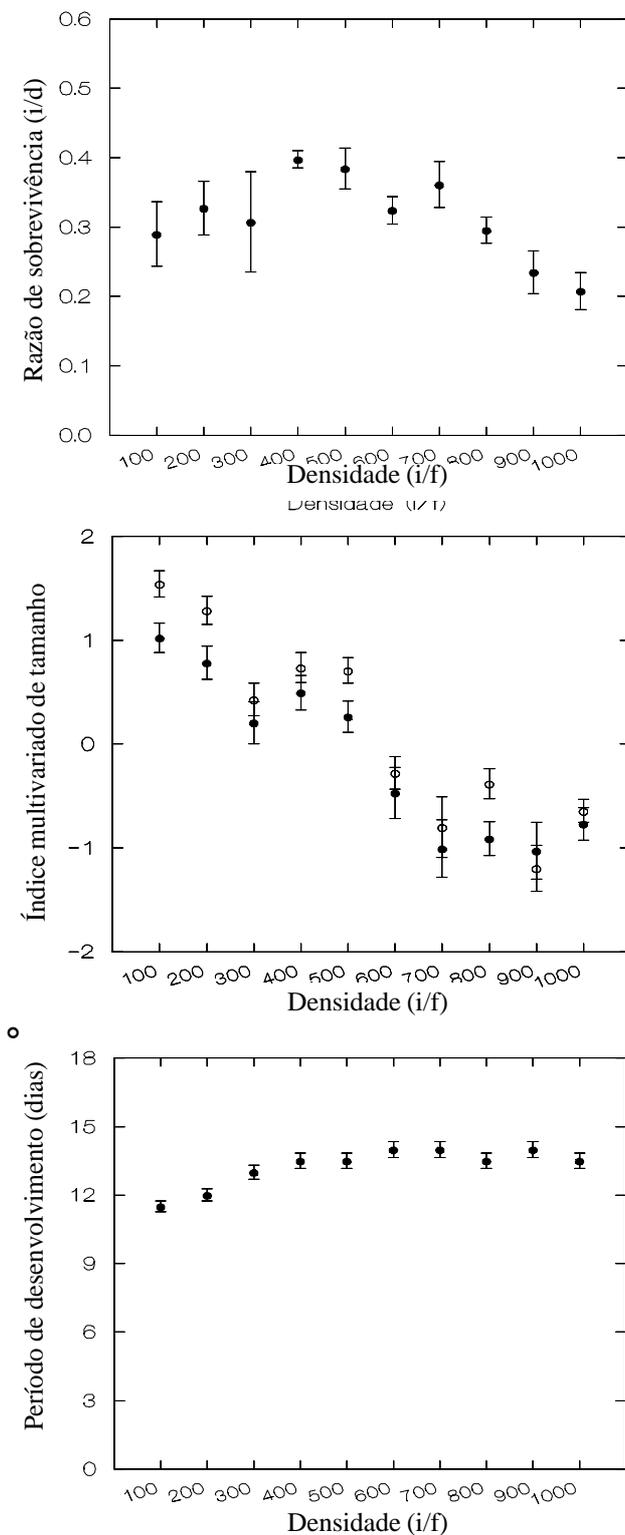


Figura 2. Média (\pm erro padrão) da razão de sobrevivência (indivíduos/densidade), índice multivariado de tamanho e período de desenvolvimento de *M. domestica*, criadas em diferentes densidades (indivíduos por frasco) (● machos, ○ fêmeas).

N=245). Entretanto, o tamanho de machos e fêmeas com diferentes períodos de desenvolvimento varia de modo distinto. O tamanho de fêmeas não muda significativamente com a variação do período de desenvolvimento tanto na densidade de 500 i/f (H=6,4; P=0,492; GL=7) quanto na densidade de 600 i/f (H=9,3; P=0,318; GL=8). Mas, o tamanho de machos é significativamente afetado pelo período de desenvolvimento (H=15,7; P=0,015; GL=6 para 500 i/f e H=27,6; P<0,0001; GL=7 para 600 i/f). Em ambos os casos, o aumento no período de desenvolvimento implicou na redução de tamanho dos indivíduos adultos (Fig. 3).

Correlações genéticas entre tamanho e período de desenvolvimento não foram significativas ($r=-0,59$; P=0,078).

Distúrbios no Desenvolvimento. Apenas as distribuições dos dados relativos à AF das medidas OA e OB nas diferentes densidade e das medidas de OB nos distintos períodos de desenvolvimento foram normais, com médias iguais a zero (Tabela 1). Por isso, apenas essas variáveis foram consideradas nas análises que se seguem.

Não foi verificada relação de dependência entre a medida da variável OA e sua flutuação assimétrica ($r=-0,18$; P=0,803; N=200) em dados provenientes de análises entre densidades. Entretanto, o teste de correlação de Pearson indicou ser a AF de OB diretamente proporcional ao seu valor numérico de medida ($r=0,168$; P=0,018; N=200). Neste caso foi obtida a medida relativa de FA para as análises posteriores. Não houve correlação entre AF de OB e a medida da asa direita de OB, para os dados obtidos nos distintos períodos de desenvolvimento, nas densidades de 500 i/f ($r=0,119$; P>0,05, N=118) e de 600 i/f ($r=-0,128$; P>0,05; N=118).

Variações entre indivíduos quanto a AF foram pequenas e independentes da densidade (H=12,89; P=0,168), do sexo (U=5105,00; P=0,089) e do período de desenvolvimento (H=6,37; P=0,497 para 500 i/f e H=7,51; P=0,483 para 600 i/f). Além disto, não foi demonstrada tendência sistemática de variação (Fig. 4).

Correlações genéticas entre níveis de AF e tamanho, período de desenvolvimento e razão de sobrevivência não foram significativas (Tabela 2).

Discussão

O grande potencial plástico de *M. domestica* quanto à sobrevivência, duração do período de desenvolvimento e determinação do tamanho em resposta à competição larval por alimento aponta a densidade populacional como fator limitante à sobrevivência do grupo. De fato, outros trabalhos, usando dípteros como modelos, já haviam verificado a ação da densidade influenciando a determinação fenotípica de vários caracteres bionômicos e alterando componentes determinantes do valor adaptativo dos organismos estudados (Ribeiro *et al.* 1993, Reis *et al.* 1994, Roper *et al.* 1996, Ribeiro, 1998). Parece haver consenso de que a densidade constitui fator causador de estresse não somente porque promove competição explorativa por recursos, mas também por causa das alterações químicas no substrato alimentar decorrentes do metabolismo larval (Khazaeli *et al.* 1993, Bublil *et al.* 1998).

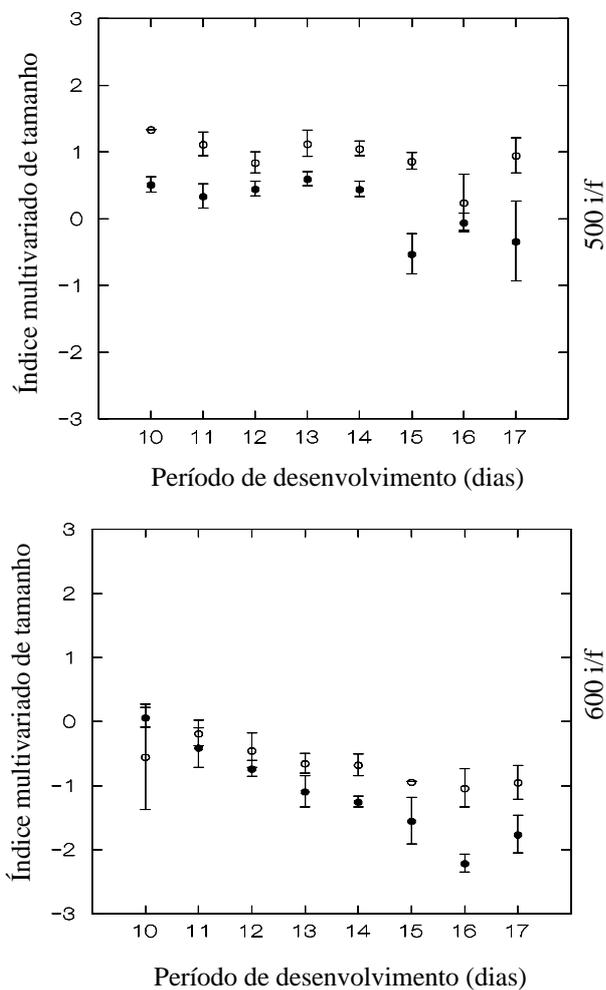


Figura 3. Relação entre tamanho (índice multivariado) e período de desenvolvimento de machos e fêmeas de *M. domestica* criadas nas densidades de 500 indivíduos por frasco (i/f) e 600 i/f. (● machos, ○ fêmeas).

Normas de reação para os caracteres analisados exibindo distintos padrões de variação podem indicar diferentes modos e intensidades de ação por meio dos quais o ambiente influencia a determinação dos caracteres nas densidades testadas. Por exemplo, aumento no período de desenvolvimento pode ter ocorrido por atraso em se obter peso crítico no qual a larva pode empupar (Roper *et al.* 1996), considerando maiores dificuldades para a aquisição de alimento. Analogamente, o custo adicional para obtenção de recursos nutritivos pode ter sido compensado por redução de tamanho (Barker & Krebs 1995).

Por outro lado, as variações observadas nestes caracteres também poderiam ter sido resultantes de seleção indireta, estabelecidas por mecanismos pleiotrópicos, detectáveis por correlações genéticas. A relação entre período de desenvolvimento e tamanho de *M. domestica* parece ter tido

componente genético de variação, dependente do sexo, pois machos apresentaram-se mais variáveis que fêmeas e tendência à redução de tamanho em função do aumento no período de desenvolvimento. Contrariamente, Roper *et al.* (1996) detectaram, para *Drosophila melanogaster* Meigen, correlação positiva entre tamanho e período de desenvolvimento, mas apenas em baixas densidades.

Outras respostas correlacionadas sob efeito da pressão da densidade já foram estudadas e descritas em dípteros. Por exemplo, seleção para sobrevivência em densidades larvais extremas afetou significativamente o tamanho e a resistência à concentração de uréia no meio de cultura de *D. melanogaster*, embora não houvesse correlação genética entre estes dois caracteres (Bubli *et al.* 1998, Shiotsugu *et al.* 1997). Assim, a seleção estaria induzindo mudanças similares nestes fenótipos por diferentes mecanismos genéticos e fisiológicos. Barker & Krebs (1995) e Azevedo *et al.* (1998) verificaram a ação da temperatura e da densidade como agentes seletivos não do tamanho propriamente dito, mas para a razão entre tamanho de asa e tamanho de tórax de *Drosophila*, visto que estes dois caracteres estavam altamente correlacionados e apresentavam padrões de desenvolvimento similares. Noach *et al.* (1996) verificaram respostas correlatas no tempo de desenvolvimento, tamanho do adulto e fertilidade de fêmeas de *D. melanogaster*, submetidas a densidades diferentes e Roper *et al.* (1996) descreveram variações morfométricas correlacionadas em duas populações desta mesma espécie.

A ausência de correlações genéticas significativas entre as respostas plásticas e níveis de FA dos caracteres analisados em *M. domestica* neste trabalho parece reforçar a idéia de que estas duas fontes de variação fenotípica possuem mecanismos genéticos distintos. Entretanto, esta afirmação deve ser tomada com cautela. Em primeiro lugar, mecanismos pleiotrópicos nem sempre causam correlação detectável (Falconer 1989). Além disto, como a AF é específica para o caráter (Palmer & Strobeck 1986, Parsons 1990) e, podendo haver variação de AF entre caracteres para um mesmo indivíduo e até entre caracteres relacionados ao desenvolvimento de uma mesma estrutura morfológica (Klingenberg & MacIntyre 1998), os caracteres selecionados podem não ter sido sensíveis às condições ambientais manipuladas (Siikamaki & Lammi 1998).

Outra possibilidade se relaciona ao fato de a AF ser também indicativa da habilidade do organismo em tamponar distúrbios ambientais ou qualquer outro problema durante seu desenvolvimento (Parson, 1991, Clarke *et al.* 1992, Markow 1995, Rowe *et al.* 1997). Assim, a ausência de significativa variação na AF dos caracteres analisados poderia ser resultante do fato de que as condições manipuladas nas diferentes densidades não tivessem se constituído em distúrbios suficientemente intensos, que não pudessem ser tamponados ou neutralizados com ajustes metabólicos capazes de garantir a estabilidade homeostática nos padrões de desenvolvimento.

Moller e Pomiankowski (1993) discutem, ainda, que é esperada baixa variabilidade nos padrões de AF em caracteres morfológicos que estejam sujeitos por várias gerações à seleção balanceadora. Nestas circunstâncias, o favorecimento de genes modificadores que limitassem a variação na

Tabela 1. Testes t para uma amostra, relativos à distribuição das diferenças das medidas OA AB e OC de asa de *M. domestica* (direita menos a esquerda) criadas em diferentes densidades e com distintos períodos de desenvolvimento.

Distribuição	Densidade		Período de desenvolvimento	
	t	P	t	P
OA	-0,490	0,625	-3,408	0,001
OB	0,000	1,000	-1,908	0,058
OC	-4,467	<0,001	-2,694	0,008

expressão do caráter sob seleção, também reduziria os níveis de AF para estes mesmos caracteres. Restrição na variabilidade de um caráter pode ser vantajosa, especialmente

assimetria nas asas, que foi objeto de análise neste estudo, poderia estar sendo minimizada por comprometer performance no voo, o que segundo Azevedo *et al.* (1998)

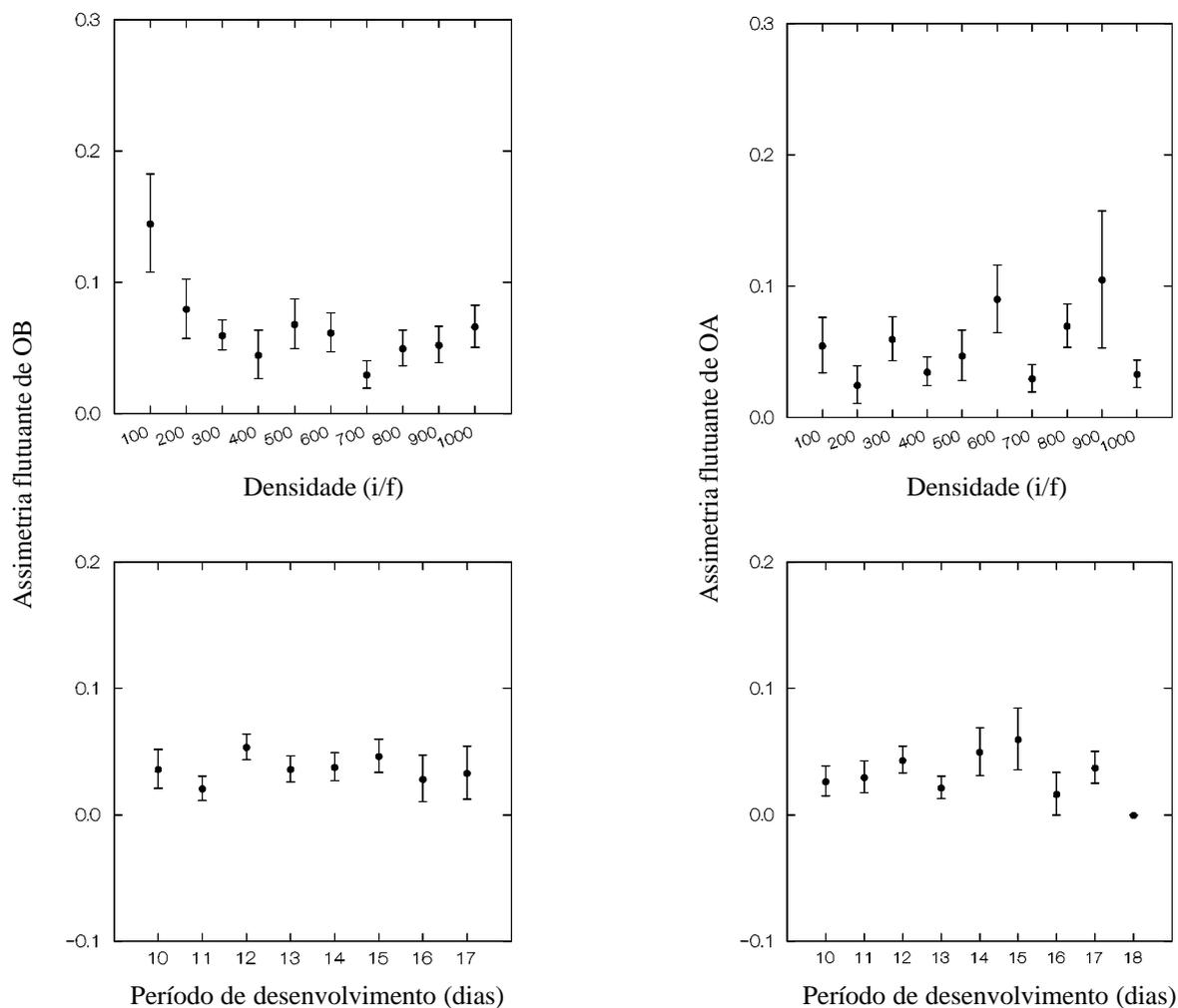


Figura 4. Assimetria flutuante média (\pm erro padrão) de medidas de asa de *M. domestica*, criadas em diferentes densidades.

se houver forte relação entre o caráter sob seleção e elementos importantes na determinação da sobrevivência ou potencial reprodutivo do organismo (Falconer 1989). Deste modo,

teria implicações diretas na regulação térmica, além de estar negativamente correlacionada a importantes funções que garantem a sobrevivência.

Tabela 2. Correlações genéticas entre a assimetria flutuante das medidas OA e OB feitas em asa de *M. domestica* e valores médios de tamanho, período de desenvolvimento e razão de sobrevivência, obtidos em dez diferentes densidades de criação de larvas e considerando indivíduos com diferentes períodos de desenvolvimento, nas densidades de 500 e 600 indivíduos por frasco (i/f)

	OA		OB	
	r	P	r	P
Tamanho	-0,419	0,229	0,556	0,095
Período de desenvolvimento	0,184	0,612	-0,590	0,073
Razão de sobrevivência	-0,371	0,291	-0,353	0,318

	OB			
	500 i/f		600 i/f	
Tamanho	0,272	0,309	0,001	0,997
Período de desenvolvimento	-0,050	0,854	-0,073	0,780

Embora alguns experimentos não tenham encontrado evidências da existência de um processo gênico especial controlando a AF de um caráter, outros revelam herdabilidade para AF, mesmo que pequena (Scheiner *et al.* 1991, Klingenberg & McIntire 1998, Woods *et al.* 1998). Há ainda autores que desenvolveram modelos que se embasam em componentes genéticos regendo a estabilidade do desenvolvimento (Moller & Thornhill 1997, Thornhill & Sauer 1992). A diversidade de resultados, aparentemente contraditórios, pode ser decorrente dos inúmeros fatores que hipoteticamente poderiam atuar promovendo a AF, tais como o grau de heterozigidade, endogamia, parasitas e doenças, além do estresse ambiental (Markow 1995, Rowe *et al.* 1997).

M. domestica apresentou variações fenotípicas na expressão de diversos caracteres, como resposta ao aumento na densidade populacional. Alterações no período de emergência e no tamanho dos organismos foram adequados não somente para minimizar dificuldades ocorridas durante o desenvolvimento, mas também garantir a sobrevivência de um maior número de indivíduos. Apesar de todos estes ajustes de natureza plástica provocados por ação ambiental, os níveis de AF dos indivíduos permaneceram invariáveis e muitos fatores poderiam estar, simultaneamente, contribuindo para a canalização de variação nos níveis de ruído ambiental encontrados. Embora as correlações genéticas não tenham sido detectadas, pode-se supor que os distúrbios no desenvolvimento, provocados pelos efeitos de altas densidades foram satisfatoriamente contornados nos organismos sobreviventes, dada sua capacidade de ajuste às condições ambientais. Ajustes desta natureza descrevem o potencial plástico da espécie, que pode ser considerado adaptativo, visto que apresenta vantagens seletivas.

Literatura Citada

- Azevedo, R.B.R., A.C. James, J. McCabe & L. Partridge. 1998.** Latitudinal variation of wing-thorax size ratio and wing-aspect ratio in *Drosophila melanogaster*. *Evolution* 52: 1353-1362.
- Barker, J.S.F. & R.A. Krebs. 1995.** Genetic variation and plasticity of thorax length and wing length in *Drosophila aldrichi* and *D. buzzatii*. *J. Evol. Biol.* 8: 689-709.
- Bubli, O.A., A.G. Imasheva & V. Loeschke. 1998.** Selection for knockdown resistance to heat in *Drosophila melanogaster* at high and low larval densities. *Evolution* 52: 619-625.
- Clarke, G.M., B.P. Oldroyd & P. Hunt. 1992.** The genetic basis of developmental stability in *Apis mellifera*: heterozigosity versus genetic balance. *Evolution* 46: 753-762.
- Clarke, G.M. 1995a.** The genetic basis of developmental stability II. Asymmetry of extreme phenotypes revisited. *Amer. Nat.* 146: 708-725.
- Clarke, G.M. 1995b.** Relationship between developmental stability and fitness: application for conservation biology. *Conserv. Biol.* 9: 18-24.
- Eggert, A.K. & S.K. Sakaluck. 1994.** Fluctuating asymmetry and variation in the size of courtships food gifts in decorated crickets. *Amer. Nat.* 144: 708-716.
- Gotthard, K. & S. Nylin. 1995.** Adaptive plasticity and plasticity as an adaptation: a selective review of plasticity in animal morphology and life history. *Oikos* 74: 3-17.
- Falconer, D.S. 1989.** Introduction of quantitative genetics. 3rd ed., Harlow, Longman Sci & Tech, 438p.
- Khazaeli, A.A., H.H. Fukvi & J.W. Curtsinger. 1993.** Egg and larval densities and survival rates in an inbred line of *Drosophila melanogaster*. *Drosoph. Inform. Serv.* 72: 142-143.
- Klingenberg, C.P. & G.S. MacIntyre. 1998.** Geometric

- morphometrics of developmental instability: analysing patterns of fluctuating asymmetry with procrustes methods. *Evolution* 52: 1363-1375.
- Manly, B.F.J. 1994.** Multivariate statistical methods. 2nd. ed., London, Chapman & Hall, 215p.
- Markow, T.A. 1995.** Evolutionary ecology and developmental instability. *Annu. Rev. Entomol.* 40: 105-120.
- Markow, T.A. & J.P. Ricker. 1992.** Male size, developmental stability and mating success in natural populations of three *Drosophila* species. *Heredity* 69: 122-127.
- Miller, R.S. & J.L. Thomas. 1958.** Effects of larval crowding and body size on the longevity of adult *Drosophila melanogaster*. *Ecology* 39: 118-125.
- Moller, A.P. & A. Pomiankowski. 1993.** Fluctuating asymmetry and sexual selection. *Genetica* 89: 267-279.
- Moller, A.P. & R. Thornhill. 1997.** Developmental instability is heritable. *J. Evol. Biol.* 10: 69-76.
- Morin, J.P., B. Moreteau, G. Petavy, R. Parkash & J.R. David. 1997.** Reaction norms of morphological traits in *Drosophila*: adaptive shape changes in a stenotherm circutropical species? *Evolution* 51: 1140-1148.
- Noach, E.J.K., G. de Jong & W. Scharloo. 1996.** Phenotypic plasticity in morphological traits in two populations of *Drosophila melanogaster*. *J. Evol. Biol.* 9: 831-844.
- Palmer, R.A. & C. Strobeck. 1986.** Fluctuating asymmetry: measurement analysis, patterns. *Annu. Rev. Ecol.* 17: 391-421.
- Parsons, P.A. 1990.** Fluctuating asymmetry: an epigenetic measure of stress. *Biol. Rev.* 65: 131-145.
- Parsons, P.A. 1991.** Fluctuating asymmetry: a biological monitor of environmental and genomic stress. *Heredity* 68: 361-364.
- Peters, T.M. & P. Barbosa. 1977.** Influence of population density on size, fecundity, and developmental rate of insects in culture. *Annu. Rev. Entomol.* 22: 431-450.
- Reis, S.F., G. Stangenhuis, W.A.C. Godoy, C.J. Von Zuben & O.B. Ribeiro. 1994.** Variação em caracteres bionômicos em função da densidade larval em *Chrysomya megacephala* e *Chrysomya putoria* (Diptera: Calliphoridae). *Rev. Bras. Entomol.* 38: 33-46.
- Ribeiro, O.B., A.P. Prado & J.H. Guimarães. 1993.** Competição intra-específica em *Chrysomya putoria* (Wiedemann, 1983) (Díptera, Calliphoridae) em meio artificial. *Rev. Bras. Entomol.* 37: 641-652.
- Ribeiro, O.B. 1998.** Dynamics of equilibrium in experimental populations of *Cochliomya macellaria* (Diptera: Calliphoridae). *Rev. Bras. Entomol.* 42: 43-51.
- Roper, C., P. Pignatelli & Partridge, L. 1996.** Evolutionary responses of *Drosophila melanogaster* life history to differences in larval density. *J. Evol. Biol.* 9: 609-622.
- Rowe, L., R.R. Repasky & R. Palmer. 1997.** Size-dependent asymmetry: fluctuating asymmetry versus antisymmetry and its relevance to condition-dependent signalling. *Evolution* 51: 1401-1408.
- Siikamaki P. & A. Lammi. 1998.** Fluctuating asymmetry in central and marginal populations of *Lychmus viscaria* in relation to genetic and environmental factors. *Evolution* 52: 1285-1292.
- Scheiner, S.M., R.L. Caplan & R.F. Lyman. 1991.** The genetics of phenotypic plasticity III genetic correlations and fluctuating asymmetries. *J. Evol. Biol.* 4: 51-68.
- Scheiner, S.M. 1993.** Genetics and evolution of phenotypic plasticity. *Annu. Rev. Ecol.* 24: 35-68.
- Shiotsugu, J., A.M. Lerol, H. Yashiro, M.R. Rose & L.D. Mueller. 1997.** The symmetry of correlated selection responses in adaptive evolution: an experimental study using *Drosophila*. *Evolution* 51: 163-172.
- Swaddle, J.P., M.S. Whitter & I.C. Cuthill. 1994.** The analysis of fluctuating asymmetry. *Anim. Behav.* 48: 986-989.
- Thornhill R. & K.P. Sauer. 1992.** Genetic sire effects on the fighting ability of sons and daughters and the mating success of sons in a scorpionfly. *Anim. Behav.* 34: 255-264.
- Ueno, H. 1994.** Fluctuating asymmetry in relation to two fitness components, adult longevity and male mating success in a ladybird beetle, *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). *J. Ecol. Entomol.* 19: 87-88.
- Via, S. R. Gomulkiewicz, G. de Jong, S.M., Scheiner, C.D. Schilichting & P.H. VanTinderen. 1995.** Adaptive phenotypic plasticity concensus and controversy. *Tree*

10: 212-217.

Zar, J.H. 1984. Biostatistical analysis. New Jersey, Prentice Hall, 718p.

Woods, R.E., M.J. Hercus, A.A. Hoffmann. 1998. Estimating the heritability of fluctuating asymmetry in field *Drosophila*. *Evolution* 52: 816-824.

Recebido em 27/06/2000. Aceito em 19/05/2001.
