

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA

INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS

CÂMPUS DE BOTUCATU

**Interações Interespecíficas e Comportamentais entre
Moscas-Varejeiras: Abordagens Ecológicas e Médico-Legais
Envolvendo Populações Naturais**

LUCIANE ALMEIDA GALINDO

Tese apresentada ao Instituto de Biociências,
Câmpus de Botucatu, UNESP, para obtenção
do título de Doutor no Programa de PG em
Biologia Geral e Aplicada

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
CÂMPUS DE BOTUCATU

**Interações Interespecíficas e Comportamentais entre
Moscas-Varejeiras: Abordagens Ecológicas e Médico-Legais
Envolvendo Populações Naturais**

LUCIANE ALMEIDA GALINDO

Prof. Dr. Wesley Augusto Conde Godoy

Tese apresentada ao Instituto de Biociências,
Câmpus de Botucatu, UNESP, para obtenção
do título de Doutor no Programa de PG em
Biologia Geral e Aplicada

BOTUCATU – SP
2009

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉCNICA DE AQUISIÇÃO E TRATAMENTO
DA INFORMAÇÃO
DIVISÃO TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CAMPUS DE BOTUCATU - UNESP
BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: SELMA MARIA DE JESUS

Galindo, Luciane Almeida.

Interações interespecíficas e comportamentais de moscas-varejeiras:
abordagens ecológicas e médico-legais envolvendo populações naturais /
Luciane Almeida Galindo. – Botucatu : [s.n.], 2009.

Tese (doutorado) – Universidade Estadual Paulista, Instituto de
Biotecnologia de Botucatu, 2009

Orientador: Wesley Augusto Conde Godoy

Assunto CAPES: 20100000

1. Mosca varejeira - Comportamento 2. Entomologia forense

CDD 595.3842

Palavras-chave: Calliphoridae; Dinâmica populacional; Ovipostura;
Predação intraguilda; Substratos de ocupação

Dedico este trabalho às pessoas mais importantes da minha vida...

*... aos meus amados pais Nelson e Marly, por me orientarem no grandioso projeto chamado "vida".
Obrigada pelos ensinamentos, dedicação, compreensão e carinho. Se hoje eu cheguei até aqui é porque vocês me deram esse privilégio. Admiro-os muito!!!*

*... as minhas amadas avós Jorcelina e Margarida (in memoriam),
irmã Regiane e sobrinhos Monique e Júnior,
pelo incentivo, amor e apoio incondicional...*

*Dedico ainda ao meu marido Ivan...
... que esteve ao meu lado em todos os momentos.
Você, que me ofereceu sempre o melhor através do
olhar de apoio e de sua palavra de incentivo.
Nos momentos importantes suportou minha ausência;
nos dias de fracasso, respeitou meus sentimentos.
Obrigada por caminhar ao meu lado!!!*

AGRADECIMENTOS

Primeiramente a *Deus*, conhecedor de todas as ciências, por se fazer presente em todos os momentos da minha vida, especialmente nos mais difíceis.

À minha *família*, pelo amor, compreensão e apoio em todos os momentos.

Ao meu marido *Ivan* que sempre esteve ao meu lado me apoiando nos momentos mais difíceis.

A todos do laboratório, especialmente à *Andressa, Helton, Ju Gião, Paula e Renata*, que deram suas valiosas contribuições para que esse trabalho pudesse ser realizado.

Ao prof. *Reinaldo*, por sua prontidão em compartilhar um programa estatístico, que possibilitou a realização de análises do trabalho.

Aos membros da banca examinadora, por gentilmente se disporem a ler este trabalho.

A todos do departamento de Parasitologia, que de forma direta ou indireta contribuíram para a execução deste trabalho.

Às Bibliotecárias *Selma* e *Tais* pela elaboração da ficha catalográfica e revisão das referências bibliográficas da tese, respectivamente.

Agradeço imensamente à *FAPESP*, pela bolsa de estudo concedida para a realização deste trabalho.

Agradeço especialmente:

À *Patrícia Jacqueline Thyssen*, pela preciosa ajuda na revisão do meu projeto, nas sugestões, bem como no auxílio à identificação das espécies, que foi fundamental no meu trabalho.

Ao pós-doutorando *Anderson Augusto Ferreira* (Instituto de Física Teórica – Unesp de São Paulo), pela valiosa ajuda na elaboração do modelo matemático aplicado ao trabalho, que muito contribuiu para o enriquecimento e a finalização deste.

À prof^a *Claudia Pio Ferreira* (Instituto de Biociências – Unesp de Botucatu), pela prontidão e imprescindível ajuda ao dar sugestões sobre o modelo matemático do meu trabalho, o que trouxe significativas contribuições à este.

À *Carolina Reigada*, pela inestimável ajuda ao dar sugestões e analisar parte dos meus resultados, que foram essenciais para a realização deste trabalho.

E por fim, desejo expressar meu agradecimento ao meu orientador Prof. Dr. *Wesley Augusto Conde Godoy*, pelo apoio, amizade, incentivo e por sua brilhante orientação na execução e concretização deste trabalho. Foi um grande privilégio tê-lo como meu orientador. Seus ensinamentos contribuíram imensamente para o meu crescimento não apenas profissional como pessoal.

“Uns são professores, poucos são mestres.

Aos primeiros, escuta-se; aos segundos, respeita-se e segue-se.”

... De tudo, ficaram três coisas:

A certeza de que estamos sempre começando...

A certeza de que precisamos continuar...

A certeza de que seremos interrompidos antes de terminar...

Portanto devemos:

Fazer da interrupção um caminho novo...

Da queda, um passo de dança...

Do medo, uma escada...

Do sonho, uma ponte...

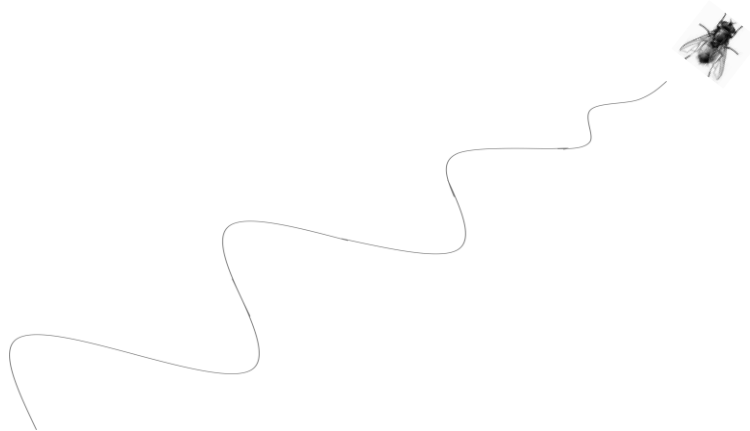
Da procura, um encontro...

(Fernando Pessoa)

SUMÁRIO

	Página
RESUMO, ABSTRACT E INTRODUÇÃO GERAL.....	01
RESUMO.....	02
ABSTRACT.....	03
INTRODUÇÃO GERAL.....	04
OBJETIVOS.....	07
1. CAPÍTULO 1 – Abundância e diversidade de dípteros califorídeos, associadas à presença de larvas de <i>C. albiceps</i> , <i>C. megacephala</i> e <i>C. putoria</i>	08
Resumo.....	09
1.1 Introdução.....	09
1.2 Material e Métodos.....	13
1.2.1 Obtenção de populações larvais para introdução em armadilhas.....	13
1.2.2 Levantamento populacional de dípteros califorídeos na presença de larvas de <i>C. albiceps</i> , <i>C. megacephala</i> e <i>C. putoria</i>	14
1.2.2.1 Dado meteorológico.....	15
1.2.2.2 Análise estatística.....	15
1.2.3 Análise do comportamento de oviposição de dípteros califorídeos obtidos na presença de larvas de <i>C. albiceps</i> , <i>C. megacephala</i> e <i>C. putoria</i>	15
1.2.3.1 Análise Estatística.....	16
1.3 Resultados.....	16
1.3.1 Levantamento Populacional.....	16
1.3.2 Comportamento de oviposição.....	20
1.4 Discussão.....	22
1.4.1 Levantamento Populacional.....	22
1.4.2 Comportamento de oviposição.....	28
2. CAPÍTULO 2 – Proposição de um modelo para ocupação de substratos de oviposição, considerando a presença prévia de larvas de <i>C. albiceps</i> , <i>C. megacephala</i> e <i>C. putoria</i>	34
Resumo.....	35
2.1 Introdução.....	35
2.2 Modelo com duas presas e um predador para um substrato de oviposição.....	40
2.3 Modelo com duas presas e um predador para dois substratos de oviposição.....	42
2.4 Breve histórico da modelagem espacial em moscas-varejeiras e considerações finais..	46
CONCLUSÕES.....	48
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	50

RESUMO, ABSTRACT E INTRODUÇÃO GERAL



Resumo

As interações interespecíficas entre dípteros califorídeos de importância forense resultam de processos biológicos complexos, envolvendo comportamentos específicos capazes de influenciar tanto a abundância como a diversidade de insetos presentes nos substratos orgânicos em decomposição. Nesse sentido, a presença de determinadas espécies com forte ação interativa, como por exemplo, predadores, competidores ou parasitóides, pode interferir substancialmente na composição da fauna decompositora de cadáveres, com sérias implicações para a estimativa de intervalo pós-morte em investigações criminais. Em estudo prévio foi investigado em laboratório o comportamento de oviposição em *Lucilia eximia* (Wiedemann), *Chrysomya megacephala* (Fabricius) e *Chrysomya albiceps* (Wiedemann) na tentativa de esclarecer se a postura de ovos em moscas-varejeiras ocorre meramente ao acaso, ou se a presença prévia de diferentes espécies pode influenciar a desova por parte das espécies que chegaram ao local subsequentemente. Os resultados encontrados indicam que as espécies *L. eximia* e *C. megacephala* escolhem sítios de oviposição em que não há a presença prévia de larvas de *C. albiceps*, uma espécie predadora intraguilda. Esses resultados sugerem estudos mais aprofundados, preferencialmente em populações naturais, focalizando sobre a interação entre larvas e adultos de moscas-varejeiras, já que há evidências de que fêmeas adultas são capazes de detectar a presença de larvas predadoras, o que influi na decisão oviposicional. Este estudo teve o objetivo geral de investigar a abundância, diversidade e dinâmica comportamental em populações de moscas-varejeiras no contexto de recursos alimentares efêmeros e limitados, considerando a ação da predação intraguilda. A proposta do estudo é criar duas frentes de investigação no contexto de ecologia comportamental, experimentação em campo e modelagem matemática populacional.

Palavras-chave: Calliphoridae; Dinâmica populacional; Ovipostura; Predação intraguilda; Substratos de ocupação.

Abstract

Interspecific interactions among calliphorid flies of forensic importance result of complex biological processes, involving specific behaviors capable of influencing both the abundance and the diversity of insects in decomposing organic substrates. The presence of certain species with a strong interactive action, such as predators, competitors or parasitoids, can interfere substantially in the composition of the fauna of corpse decomposers, with serious implications for the postmortem interval estimate in criminal inquiries. In a previous study, the oviposition behavior of *Lucilia eximia* (Wiedemann), *Chrysomya megacephala* (Fabricius) and *Chrysomya albiceps* (Wiedemann) was investigated in laboratory, attempting to clarify if the egg laying in blowflies is a random process, or whether the previous presence of eggs of a different species may influence the oviposition of the species that had subsequently arrived at the substrate. The results suggest that the species *L. eximia* and *C. megacephala* prefer oviposition substrates without the presence of *C. albiceps* larvae, an intraguild predator species. These results suggest the further studies are needed, preferably in natural populations, focusing on the interaction between larvae and adult of blowflies, since there is evidence that females are able to detect the presence of predator. This study had the general objective of investigating the abundance, diversity and behavioral dynamic in populations of blowflies in the context of limited and ephemeral food resources, considering the effect of intraguild predation. The proposal of the study is to create two fronts of investigation in the context of behavioral ecology, experimentation in field and population mathematical modeling.

Key words: Calliphoridae, intraguild predation, oviposition, substrates of occupation, population dynamics.

1. INTRODUÇÃO GERAL

As interações interespecíficas constituem importantes mecanismos ecológicos capazes de influenciar a dinâmica comportamental das espécies e em especial caracterizar padrões de trajetória temporal, incluindo o surgimento de ciclos populacionais (BERRYMAN, 2002). Há uma diversidade de interações interespecíficas que naturalmente ocorrem em artrópodes, dentre as quais podem ser destacados os processos competitivos, a predação e o parasitismo (STILING, 1996).

Dentre os artrópodes, os insetos ocupam lugar de destaque pela abundância e diversidade e como tal representam parcela considerável dos organismos sujeitos às interações tróficas (BERRYMAN, 2002). A ordem Diptera aparece como uma das mais importantes da Classe Insecta, dada a abundância e variedade de espécies (STILING, 1996; BERRYMAN, 2002), e também por abrigar entre elas as moscas-varejeiras, califorídeos de grande importância médico-sanitária por causarem míases, além de veicularem patógenos causadores de importantes enfermidades tanto no homem como nos animais (GREENBERG, 1971, 1973; GUIMARÃES & PAPAVERO, 1999). A família Calliphoridae é historicamente abundante no Velho Mundo e nos trópicos, porém, mais recentemente algumas espécies, sobretudo as do gênero *Chrysomya*, tem ocupado áreas novas em diversos continentes (GUIMARÃES & PAPAVERO, 1999; ANDERSON, 2001).

O sistema formado pelas espécies de moscas-varejeiras também é caracterizado por intensas interações interespecíficas incluindo competição, predação intraguilda e parasitismo (WELLS & GREENBERG, 1992b; FARIA et al., 1999; ROSA et al., 2004). *Chrysomya albiceps* (Wiedemann) é uma das espécies exóticas que exhibe hábitos predatórios durante a fase larval e seu comportamento vem sendo sistematicamente estudado em populações experimentais (FARIA et al., 1999; FARIA et al., 2004b; REIGADA & GODOY, 2005). Os principais resultados destes estudos revelam que a predação larval por *C. albiceps* influencia sobremaneira a sobrevivência das outras espécies de moscas-varejeiras (FARIA et al., 1999).

O comportamento larval em moscas-varejeiras vem sendo intensamente investigado em laboratório, seja com estudos focados principalmente na migração de larvas, análises aplicadas à ecologia comportamental e/ou abordagens centradas em investigações criminais, estudos estes inseridos em uma área conhecida como Entomologia Forense (GREENBERG, 1990; GODOY et al., 1995; GOMES et al., 2006). A Entomologia Forense utiliza dados de desenvolvimento e aspectos ecológicos de insetos que se alimentam de corpos em decomposição com o objetivo de auxiliar em investigações criminais, podendo efetuar, por exemplo, a estimativa do intervalo pós-

morte ou IPM – tempo transcorrido desde a morte até a descoberta do corpo (BYRD & CASTNER, 2001).

Já o comportamento de adultos de moscas-varejeiras, sobretudo direcionado para a oviposição por fêmeas, não tem sido sistematicamente avaliado, exceto nos incipientes estudos realizados por Von Zuben (1998) e Gião & Godoy (2007). A ausência de estudos nessa área deve-se provavelmente à priorização de aspectos relacionados à ecologia nutricional das espécies, os quais exibem alta complexidade tanto para imaturos como para adultos (LEVOT et al., 1979; GODOY et al., 1996a). Diversos aspectos comportamentais das fêmeas adultas estão estreitamente relacionados à biologia larval, já que a decisão de ovipositar em locais favoráveis ou não ao crescimento larval depende delas (SMITH, 1986).

Recentemente, Gião & Godoy (2007) analisaram o comportamento de oviposição em *Lucilia eximia* (Wiedemann), *Chrysomya megacephala* (Fabricius) e *C. albiceps* na tentativa de esclarecer se a postura de ovos em moscas-varejeiras ocorre ao acaso, ou se a presença prévia de diferentes espécies pode influenciar o comportamento de postura por parte das espécies que chegam ao local subsequentemente. Os resultados encontrados indicam que as espécies *L. eximia* e *C. megacephala* escolhem sítios de oviposição em que não há a presença prévia de larvas de *C. albiceps*, uma espécie predadora intraguilda (GIÃO & GODOY, 2007). Esses resultados sugerem estudos mais aprofundados, preferencialmente em populações naturais, focalizando a interação larvas-adultos, o que influiria na decisão oviposicional. O estudo também chama a atenção para as possíveis implicações desses resultados para as interações interespecíficas em moscas-varejeiras, no que diz respeito à dinâmica de sucessão ecológica em carcaças animais.

Pode-se pressupor que, se fêmeas adultas são capazes de identificar substratos em que larvas predadoras estão presentes, é provável que a distribuição de espécies de dípteros necrófagos em carcaças seja influenciada pela presença prévia de determinadas espécies de califórídeos, já que nas situações em que outras espécies não predadoras estavam presentes a postura das presas não foi evitada com a mesma intensidade (GIÃO & GODOY, 2007). Esta pressuposição também serve como embasamento para inferir que é possível uma redução na intensidade das interações interespecíficas, sobretudo entre espécies envolvidas em predação intraguilda (FARIA et al., 1999; ROSA et al., 2004).

Atkinson & Shorrocks (1981) e Hanski (1981) propuseram um modelo de agregação para explicar a coexistência de espécies que exploram recursos efêmeros, tais como frutas em decomposição, carcaças ou fezes. O modelo foi fundamentado na premissa de que se competidores superiores estão distribuídos de forma agregada em determinados recursos alimentares, os competidores inferiores podem ser capazes de manter suas populações em sítios em que os

recursos sejam menos explorados (ATKINSON & SHORROCKS, 1981). Suporte empírico e teórico tem sido obtido para sustentar este modelo, através de diversos estudos, que fazem uso de sítios experimentais e naturais (SHORROCKS et al., 1990; IVES, 1991; TODA et al., 1999).

A ocupação de diferentes habitats por determinada espécie geralmente produz variações na dinâmica das populações locais, uma vez que o tipo e a força das interações inter e intraespecíficas vivenciadas pela espécie, bem como as condições ambientais, podem variar entre os diferentes habitats (GUREVITCH et al., 2002; SAVAGE, et al., 2004).

Até mesmo do ponto de vista médico-legal, as relações ecológicas se tornam importantes objetos de investigação. Para a correta estimativa do intervalo pós-morte (IPM), da determinação do local do óbito e do deslocamento do corpo, é de fundamental importância considerar a influência dos fatores ecológicos como competição, densidade populacional e migrações que podem interferir direta ou indiretamente no desenvolvimento dos insetos e sobre a população (HANSKI, 1987; GOODBROOD & GOFF, 1990).

2. OBJETIVOS

Este estudo teve como objetivo geral investigar a dinâmica interespecífica em populações naturais de moscas-varejeiras, no contexto de recursos alimentares efêmeros e limitados, considerando comparativamente a influência da predação intraguilda sobre o comportamento oviposicional de califorídeos. Assim, os objetivos específicos deste estudo são:

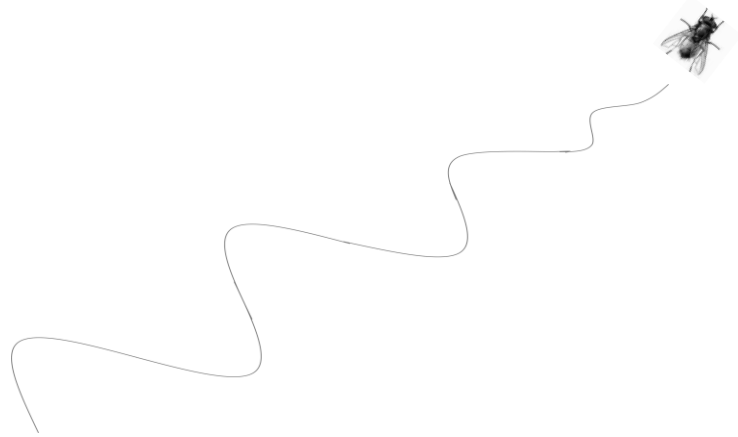
1. Investigar a abundância e diversidade temporal de dípteros necrófagos, pela obtenção de ovipostura das espécies capturadas em sítios de oviposição, com a presença prévia de larvas de *C. albiceps*, *C. megacephala* e *Chrysomya putoria* (Wiedmann);
2. Analisar o comportamento de oviposição, especialmente de dípteros califorídeos, em substratos previamente ocupados por larvas de *C. albiceps*, *C. megacephala* e *C. putoria*;
3. Propor modelagem matemática para descrever as relações interativas, no contexto de ocupação de substratos, com fundamentação na teoria de metapopulações.

CAPÍTULO 1:

Abundância e diversidade de dípteros

Califorídeos, associadas à presença de larvas de

Chrysomya albiceps, Chrysomya megacephala e Chrysomya putoria



Resumo:

A proposta deste estudo pode ser subdividida em duas abordagens planejadas para analisar a presença e o comportamento de dípteros califorídeos considerando o levantamento faunístico, bem como o comportamento de oviposição associados à presença prévia de larvas de *C. albiceps*, *C. megacephala* e *C. putoria*. A primeira abordagem do estudo envolveu a realização de um censo populacional com o objetivo de avaliar a diversidade e flutuação populacional de dípteros califorídeos em ambientes previamente ocupados por *C. albiceps*, *C. megacephala* e *C. putoria*, correlacionando as flutuações às variações de temperatura, umidade relativa do ar e precipitação. O estudo subsequente foi delineado para investigar se a presença prévia de imaturos (presa e predador) pode influenciar o comportamento de oviposição em populações naturais de moscas-varejeiras. As coletas foram realizadas no Campus da UNESP de Botucatu-SP, compreendendo o período de julho de 2006 a junho de 2007. Foram utilizados recipientes plásticos contendo 100g de carne moída e 100 larvas de *Chrysomya albiceps* ou *C. megacephala* ou *C. putoria*, além de um quarto recipiente controle, apenas com a carne moída. Os recipientes foram suspensos em árvores e examinados durante 4 dias, para a pesquisa de oviposturas por outros dípteros. Os ovos encontrados foram separados em frascos e após a eclosão, as larvas receberam carne moída como dieta. Com a obtenção dos adultos, procedeu-se a identificação segundo a espécie. Os resultados do censo populacional demonstraram a presença de 163.468 dípteros de diferentes espécies, sendo *C. megacephala* a espécie mais abundante. Outras espécies obtidas foram *Chrysomya albiceps*, *Lucilia sericata* (Meigen), *C. putoria*, *Lucilia eximia*, *Cochliomyia macellaria* (Fabricius), *Lucilia cuprina* (Wiedemann), *Ophyra chalcogaster* (Wiedemann), *Musca domestica* L., *Fannia* sp. (grupo pusio) (Wiedemann), *Fannia scalaris* (Fabricius), *Piophilha casei* L. e dípteros das famílias Sarcophagidae (Diptera), Eupelmidae (Hymenoptera) e Chalcididae (Hymenoptera). Na investigação do comportamento de oviposição, os resultados mostraram que fêmeas de califorídeos evitam desovar em substratos previamente ocupados por larvas de *C. albiceps*. Assim, é possível concluir que a presença de larvas de *C. albiceps* pode influenciar o comportamento de oviposição, principalmente em espécies da família Calliphoridae.

1.1 Introdução

As relações ecológicas envolvendo dípteros se tornam importantes objetos de investigação do ponto de vista médico-legal. Segundo Catts (1992) há duas maneiras de determinar o IPM: uma

dada pela oviposição de dípteros no substrato poucas horas depois da morte, sendo este intervalo estabelecido pela determinação da idade dos imaturos coletados nos cadáveres; e outra, é estabelecida pela coleta dos espécimes e a análise do seu padrão de sucessão nos corpos. Além da estimativa do IPM, os insetos ou parte do corpo deles, bem como o conhecimento de sua distribuição geográfica, podem ser úteis na determinação do local do óbito (HALL, 1990). O transporte do corpo pode resultar na condução da fauna adquirida no mesmo local. Assim, a discrepância entre a composição de insetos presentes no momento da análise forense e a composição de espécies situadas na região geográfica onde o corpo foi encontrado, pode fornecer evidências de que a vítima foi deslocada (HALL, 1990).

De qualquer forma, para a correta estimativa do IPM, da determinação do local do óbito e do deslocamento do corpo, deve-se considerar a influência dos fatores ecológicos como competição, densidade populacional e migrações que podem interferir direta ou indiretamente no desenvolvimento dos insetos e sobre a população (HANSKI, 1987; GOODBROOD & GOFF, 1990). A exclusão ou ausência de determinada espécie obtida em um cadáver, por exemplo, poderia gerar uma falsa ou inadequada interpretação de uma cena criminal, fato que torna essencial o conhecimento da entomofauna local e das interferências ecológicas envolvidas.

Os dípteros califorídeos, popularmente conhecidos como varejeiras, revestem-se de importância ecológica, médico-sanitária e veterinária, em virtude de serem decompositores de matéria orgânica, causadores de miíases, podendo atuar na veiculação de enteropatógenos, além de contribuírem para a estimativa do intervalo pós-morte (IPM) na área das ciências forenses (ZUMPT, 1965; FURLANETTO et al., 1984; HANSKI, 1987; GUIMARÃES & PAPAVERO, 1999; VON ZUBEN, 2001).

A dinâmica populacional e o padrão de distribuição espacial de dípteros muscóides vêm sofrendo modificações nas Américas, nas últimas três décadas, especialmente com a introdução de espécies exóticas do gênero *Chrysomya* Robineau-Desvoidy (MELLO et al., 2007). As espécies exóticas *Chrysomya albiceps*, *C. megacephala*, *C. putoria* e *Chrysomya rufifacies* (Macquart) têm sido objeto de inúmeros estudos, em razão de seu envolvimento no processo de invasão biológica ocorrida no continente americano na década de 70 (GUIMARÃES et al., 1978, 1979).

Com exceção de *C. rufifacies*, as espécies colonizaram a América do Sul e dispersaram-se rapidamente pelo Continente (BAUMGARTNER & GREENBERG, 1984), causando impacto na comunidade nativa de dípteros necrófagos, aparentemente deslocando espécies como *Lucilia eximia* e *Cochliomyia macellaria* (GUIMARÃES et al., 1979; PRADO & GUIMARÃES, 1982; BAUMGARTNER & GREENBERG, 1984; DEAR, 1985). O aparente deslocamento, principalmente de *C. macellaria*, parece estar associado a interações ecológicas (GUIMARÃES et

al., 1979; D'ALMEIDA & LOPES, 1983; FERREIRA, 1983; GUIMARÃES, 1984). De fato, o sistema formado pelas espécies de moscas-varejeiras é caracterizado por intensas interações interespecíficas como competição e predação intraguilida (FARIA et al., 1999; ROSA et al., 2004), sendo *C.albiceps* uma espécie de destaque nessas interações, uma vez que exibe hábitos predatórios durante o estágio larval (FARIA et al., 1999).

Estudos têm sido conduzidos, de forma sistemática para uma melhor compreensão das interações interespecíficas envolvendo adultos e imaturos das espécies do gênero *Chrysomya* com espécies nativas (FARIA et al., 1999; REIS et al., 1999; FARIA & GODOY, 2001; ANDRADE et al. 2002; GIÃO & GODOY, 2006). A influência negativa que as espécies exóticas exercem sobre as nativas, sobretudo em *C. macellaria*, parece irrefutável (GUIMARÃES et al., 1978, 1979; PRADO & GUIMARÃES, 1982; FARIA et al., 1999). Esse cenário pode ser facilmente explicado, pelo fato do substrato freqüentemente receber mais ovos do que pode suportar (KNEIDEL, 1984a,b), o que resulta em intensas competições por alimento ou predações facultativas por parte dos imaturos (LEVOT et al., 1979; GOODBROD & GOFF, 1990; FARIA et al., 1999) (WELLS & GREENBERG, 1992a, b, c; REIS et al., 1999). Competição intra e interespecífica pode ter importantes implicações para as populações de moscas-varejeiras, podendo resultar em mortalidade larval, redução no tamanho e peso individual da larva e pupa, com adultos menores, fecundidade e longevidade limitados (ULLYETT, 1950; PUTMAN, 1977; WILLIAMS & RICHARDSON, 1983; SHAHEIN, 1986; GOODBROD & GOFF, 1990; OMAR, 1992; REIS et al., 1994; VON ZUBEN et al., 2001).

Compreender os mecanismos que envolvem o comportamento de oviposição, principalmente a seleção de substratos de oviposição também é de fundamental importância, visto que em muitos sistemas, a seleção do habitat determina o contexto de interações individuais, afeta a distribuição e abundância das populações locais, e influencia a assembléia e a manutenção de comunidades e ecossistemas (YANG, 2006). Uma vez que decisões como esta afetam indivíduo, população, comunidade e processos do ecossistema, o interesse tanto nas conseqüências como nos mecanismos relacionados à seleção do habitat tem aumentado entre ecologistas (YANG, 2006).

A seleção de um local adequado de oviposição por parte das fêmeas é crucial para assegurar a sobrevivência e sucesso de sua prole, uma vez que as larvas têm, relativamente, pouca mobilidade e dependem dos recursos selecionados pelas fêmeas adultas no momento da oviposição (SINGER, 1986; RENWICK, 1989; NAVARRO-SILVA et al., 2009). Múltiplos fatores podem interagir determinando assim a atratividade do substrato de oviposição, o que pode influenciar diretamente o comportamento de oviposição. A escolha do sítio de oviposição é um processo complexo e pode ser influenciada por vários fatores como luz, temperatura, umidade, condição do

substrato, densidade de fêmeas e substâncias químicas (MAINARDI, 1968; DEL SOLAR & PALOMINO, 1970; MARKOW, 1975; TAKAMURA, 1980; JAENIKE, 1982; WOGAMAN & SEIGER, 1983; BENTLEY & DAY, 1989; SRIVASTAVA & SINGH, 1996, 1998).

Um aspecto importante a ser considerado no comportamento de oviposição é a existência e utilização de pistas visuais ou químicas pela fêmea, que indique algum tipo de risco, como por exemplo, a presença de um potencial predador (FREITAS & OLIVEIRA, 1996; DICKE & GROSTAL, 2001; BLAUSTEIN et al. 2004; BLAUSTEIN et al. 2005; MUNGA et al. 2006; ECHEVERRY, 2007; NAVARRO-SILVA et al., 2009). Os estímulos sensoriais, portanto, desempenham um importante papel na seleção do sítio de oviposição (ALLAN et al., 1987; BENTLEY & DAY, 1989; RENWICK & CHEW, 1994; NAVARRO-SILVA et al., 2009), minimizando a taxa de encontro da futura prole a ser depositada pela fêmea com possíveis predadores.

Estudos têm demonstrado que fêmeas de diversas espécies de insetos são capazes de modificar seu comportamento de escolha em função da presença de competidores e/ou predadores. Echeverry (2007) demonstrou que a presença de formigas na planta hospedeira afeta a oviposição de *Eunica bechina* (Hewitson) (Lepidoptera: Nymphalidae), reduzindo a frequência de desova da espécie. Fêmeas de *E. bechina* parecem reconhecer visualmente características morfológicas específicas de formigas que têm comportamento agressivo, evitando a oviposição em plantas visitadas por esses predadores.

O parasitóide de afídeos *Aphidius ervi* (Haliday) (Hymenoptera: Aphidiidae) evita ovipositar onde o predador de afídeos *Coccinella septempunctata* (Linnaeus) (Coleoptera: Coccinellidae) está presente (TAYLOR et al., 1998; NAKASHIMA & SENOO, 2003). Os predadores de afídeos, por sua vez, parecem avaliar cuidadosamente as colônias de afídeos e evitam ovipor quando larvas conspecíficas já estão presentes (HEMPTINNE et al., 1992). Experimentos laboratoriais têm demonstrado que fêmeas de várias espécies de afidófagos são capazes de identificar inclusive resíduos larvais de potenciais predadores intraguilda para seus ovos, evitando a oviposição (RŮŽIČKA, 1997; DOUMBIA et al., 1998; RŮŽIČKA & HAVELKA, 1998; RŮŽIČKA & ZEMEK, 2003).

O sistema formado por califorídeos é extremamente complexo em razão dos muitos processos e interações intra e interespecíficas que ocorrem simultaneamente. *Chrysomya albiceps* é uma das espécies exóticas que se destaca por exibir hábitos predatórios facultativos em larvas de terceiro instar (FARIA et al., 1999). Estes hábitos têm sido sistematicamente investigados em populações experimentais, através de delineamentos direcionados para analisar taxas de predação, influência da predação sobre a migração larval, predação intraguilda e resposta funcional (FARIA

et al.,1999; FARIA et al., 2004b; REIGADA & GODOY, 2005). Os principais resultados destes estudos revelam que a predação larval por *C. albiceps* de fato influencia a sobrevivência das outras espécies de moscas-varejeiras.

Recentemente foi investigado em laboratório o comportamento de oviposição em *Lucilia eximia*, *Chrysomya megacephala* e *C. albiceps*, na tentativa de esclarecer se a postura de ovos por moscas-varejeiras ocorre ao acaso, ou se a presença prévia de imaturos (larvas) de diferentes espécies no substrato pode influenciar a desova de espécies que chegam ao local subsequentemente. Os resultados encontrados sugerem que as espécies *L. eximia* e *C. megacephala* escolhem sítios de oviposição sem a presença prévia de larvas de *C. albiceps*, uma espécie predadora intraguilida (GIÃO & GODOY, 2007). Esses resultados sugerem estudos mais aprofundados, preferencialmente, em populações naturais, focalizando a interação larvas-adultos, o que influiria na decisão oviposicional.

O presente estudo teve por objetivo estimar a diversidade, abundância e distribuição de dípteros califorídeos na presença de larvas de *C. albiceps*, *C. megacephala* e *C. putoria* e investigar se a presença prévia de imaturos (presa e predador) pode influenciar o comportamento de oviposição em populações naturais de espécies da família Calliphoridae.

1.2 Material e Métodos

1.2.1 Obtenção de populações larvais para introdução em armadilhas

Exemplares de *C. albiceps*, *C. megacephala* e *C. putoria* foram coletados nas proximidades do Departamento de Parasitologia – Campus da Universidade Estadual Paulista, Botucatu, São Paulo, com a finalidade de formar as populações larvais que foram introduzidas nas armadilhas, para coleta de dípteros califorídeos. Os adultos coletados de cada espécie foram mantidos no laboratório, em gaiolas revestidas com tela de nylon (30 x 30 x 30 cm), sob condições controladas ($25 \pm 1^\circ \text{C}$, 70 % de UR, 12/12h ciclo claro/escuro), recebendo água e açúcar *ad libitum*. Às fêmeas foi fornecido fígado bovino como fonte protéica suplementar para permitir o completo desenvolvimento do ciclo gonotrófico (LINHARES, 1988). As posturas obtidas de cada espécie foram colocadas em frascos contendo carne moída bovina e após a eclosão, as larvas foram transferidas para as armadilhas.

1.2.2 Levantamento populacional de dípteros califorídeos na presença de larvas de *C. albiceps*, *C. megacephala* e *C. putoria*

O levantamento foi feito no Campus de Rubião Júnior, da Universidade Estadual Paulista, Botucatu, São Paulo, Brasil. Coletas mensais foram realizadas entre julho de 2006 a junho de 2007. Foram utilizados 4 recipientes plásticos (11 x 9 cm) por tratamento (substratos de oviposição). Cada substrato era constituído de 100 g de carne moída e 100 larvas de *C. albiceps* ou *C. megacephala* ou *C. putoria* e um quarto recipiente controle, somente com a carne moída. Os recipientes eram plásticos transparentes, com perfurações na tampa e na base para permitir a entrada de moscas e o escoamento de água, respectivamente (Fig. 1).

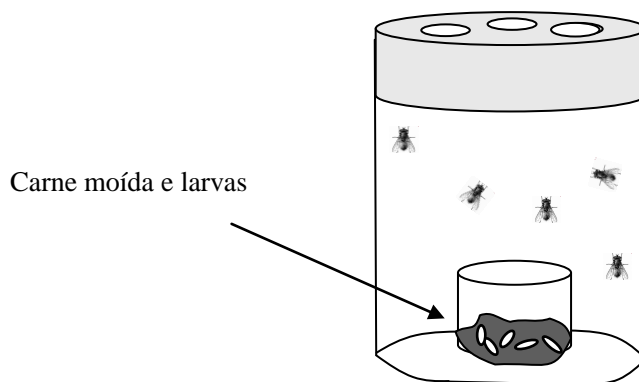


Figura 1. Armadilha para obtenção das oviposturas

Os recipientes com os substratos foram suspensos em árvores e examinados periodicamente durante 4 dias em cada mês, durante o período de 12 meses para a pesquisa de oviposturas por outros dípteros. Os ovos encontrados foram separados em frascos e, após a eclosão, as larvas receberam como dieta grande quantidade de carne moída e foram mantidas sob condições ótimas até atingirem a fase adulta. Com a obtenção dos adultos, procedeu-se a identificação e quantificação dos dípteros por espécie.

1.2.2.1 Dado meteorológico

Os dados de temperatura, compreendendo o período de julho de 2006 a junho de 2007, para a cidade de Botucatu, foram fornecidos pelo Departamento de Recursos Naturais - Setor de Ciências Ambientais da Faculdade de Ciências Agrônômicas – Unesp – Campus do Lageado/Botucatu.

1.2.2.2 Análise Estatística

O coeficiente de correlação de Spearman foi aplicado para estimar a correlação entre a temperatura (médias mensais) e a abundância de dípteros obtidos nos quatro tratamentos, no período compreendido entre julho de 2006 e junho de 2007 (ZAR, 1984).

1.2.3 Análise do comportamento de oviposição de dípteros califorídeos obtidos na presença de larvas de *C. albiceps*, *C. megacephala* e *C. putoria*

A partir das coletas mensais realizadas entre julho de 2006 a junho de 2007 (item 1.2.2), foram obtidos dípteros provenientes de diferentes substratos de oviposição, permitindo investigar se a presença prévia de imaturos (presa e predador) pode influenciar o comportamento de oviposição em populações naturais de moscas-varejeiras.

1.2.3.1 Análise Estatística

A variação no número de dípteros obtidos nos quatro tratamentos foi comparada através de modelos lineares generalizados (GLM), pelo ajuste de modelo de regressão binomial negativa (função link = log), com auxílio do software estatístico R (R version 2.8.1, 2008) (IHAKA & GENTLEMAN, 1996).

1.3 Resultados

1.3.1 Levantamento populacional

O levantamento populacional compreendeu o período de julho de 2006 a junho de 2007, obtendo-se um total de 163.468 indivíduos de 15 espécies, representando 7 famílias de dípteros (Tab. 1). Da família Calliphoridae, *Chrysomya megacephala* foi a espécie mais abundante (68,9%), seguida por *Chrysomya albiceps* (12,7%), *Lucilia sericata* (4,1%), *Chrysomya putoria* (2,6%), *Lucilia eximia* (0,9%), *Cochliomyia macellaria* (0,2%) e *Lucilia cuprina* (0,05%). Espécimes pertencentes às outras famílias também foram registrados neste estudo: da família Muscidae foram obtidas as espécies *Ophyra chalcogaster* (5,5%) e *Musca domestica* (0,3%) e da família Fanniidae foram *Fannia* sp. (grupo pusio) (1,6%) e *Fannia scalaris* (1,5%). Foram obtidos ainda exemplares da família Sarcophagidae (1,5%), da família Piophilidae: *Piophila casei* (0,1%), da família Eupelmidae (0,006%) e da família Chalcididae (0,0006%).

Tabela 1. Levantamento da abundância de dípteros, atraídos por carne moída, na presença de larvas de *C. albiceps*, *C. megacephala* e *C. putoria*, compreendendo o período de julho de 2006 a junho de 2007.

Família/ Espécie obtida	Tratamentos				Frequência Absoluta	Frequência Relativa (%)
	<i>Chrysomya albiceps</i>	<i>Chrysomya megacephala</i>	<i>Chrysomya putoria</i>	Controle		
Calliphoridae						
<i>Chrysomya megacephala</i>	12141	30173	33144	37152	112610	68.9
<i>Chrysomya albiceps</i>	3750	6038	2870	8029	20687	12.7
<i>Lucilia sericata</i>	652	1082	1208	3751	6693	4.1
<i>Chrysomya putoria</i>	212	1645	1207	1186	4250	2.6
<i>Lucilia eximia</i>	74	338	180	921	1513	0.9
<i>Cochliomyia macellaria</i>	68	2	137	131	338	0.2
<i>Lucilia cuprina</i>	24	29	5	21	79	0.05
Muscidae						
<i>Ophyra chalcogaster</i>	1845	2327	4171	699	9042	5.5
<i>Musca domestica</i>	107	47	167	171	492	0.3
Fanniidae						
<i>Fannia</i> (grupo pusio)	872	784	777	248	2681	1.6
<i>Fannia scalaris</i>	895	705	721	184	2505	1.5
Sarcophagidae						
spp.	678	400	234	1075	2387	1.5
Piophilidae						
<i>Piophila casei</i>	122	0	6	53	181	0.1
Eupelmidae						
spp.	9	0	0	0	9	0.006
Chalcididae						
spp.	0	1	0	0	1	0.0006
Total	21449	43571	44827	53621	163468	100

Conforme a tabela 1, *Chrysomya megacephala* foi a espécie mais abundante (68,9%). Sua frequência foi observada durante todo o período de estudo, atingindo seus maiores picos populacionais nos meses de janeiro, fevereiro e principalmente junho, mês cuja frequência correspondeu a 37,9% do total obtido dessa espécie. *Chrysomya albiceps* foi a segunda espécie em abundância (12,7%), sendo o mês de março o de maior abundância da espécie. Apesar de apresentar oscilações temporais ao longo dos meses, de abril a junho mostrou-se constante. *Lucilia sericata* foi a terceira espécie em abundância (4,1%) dentre os califorídeos. Essa espécie esteve presente em todo período observado, atingindo seu maior nível populacional no mês de agosto, apresentando suas menores abundâncias nos meses de outubro de 2006 e janeiro de 2007. *Chrysomya putoria* representou 2,6% dos dípteros obtidos. Fevereiro foi o mês de maior abundância dessa espécie, enquanto que nos outros meses, não foi observado um padrão populacional constante. A ocorrência dessa espécie não foi registrada nos meses de setembro de 2006 e maio de 2007. *Lucilia eximia* foi observada em 0,9% dos indivíduos coletados. A maior abundância dessa espécie ocorreu no mês de março, estando ausente nos meses de julho a setembro de 2006 e em junho de 2007. Do total de dípteros obtidos neste estudo, apenas 0,2% foi composto por *C. macellaria*, cuja ocorrência foi observada principalmente nos meses de setembro e novembro de 2006 e abril de 2007. Dos dípteros califorídeos, *Lucilia cuprina* foi a espécie menos abundante (0,05%), sendo observada principalmente no mês de setembro de 2006 e junho de 2007. *Ophyra chalcogaster* representou 5,5% do total de dípteros obtidos nesse estudo, apresentando seu maior nível populacional no mês de março, estando ausente nos meses de julho a setembro. *Musca domestica* apresentou baixa prevalência (0,3%), estando ausente nos meses de agosto e setembro de 2006 e de março a junho de 2007. Sua maior ocorrência foi registrada nos meses de dezembro de 2006 e janeiro de 2007. A espécie *Fannia* sp. (grupo *pusio*) foi pouco frequente (1,6%), bem como *Fannia scalaris* (1,5%). Ambas as espécies apresentaram um padrão semelhante de comportamento, as quais estiveram ausentes nos meses de agosto e setembro e nos meses seguintes apresentaram oscilações temporais, sendo mais frequentes no mês de dezembro. Do total de dípteros, 1,5% foi representado por indivíduos da família Sarcophagidae, os quais apresentaram maior pico populacional de fevereiro a junho, sendo menos frequentes, porém constantes nos demais meses. A maior abundância de *Piophilina casei* foi registrada no mês de novembro (0,1%), estando praticamente ausente nos outros meses. Indivíduos das Famílias Eupelmidae (0,006%) e Chalcididae (0,0006%) foram observados esporadicamente, ambos com uma única ocorrência no mês de fevereiro.

De acordo com os dados de temperatura, compreendendo o período de julho de 2006 a junho de 2007, observou-se que esta apresentou variações entre 17,9 a 24,8°C, com as maiores

temperaturas entre os meses de dezembro de 2006 a março de 2007 e as menores observadas nos meses de julho e setembro de 2006 e maio e junho de 2007 (Fig. 2).

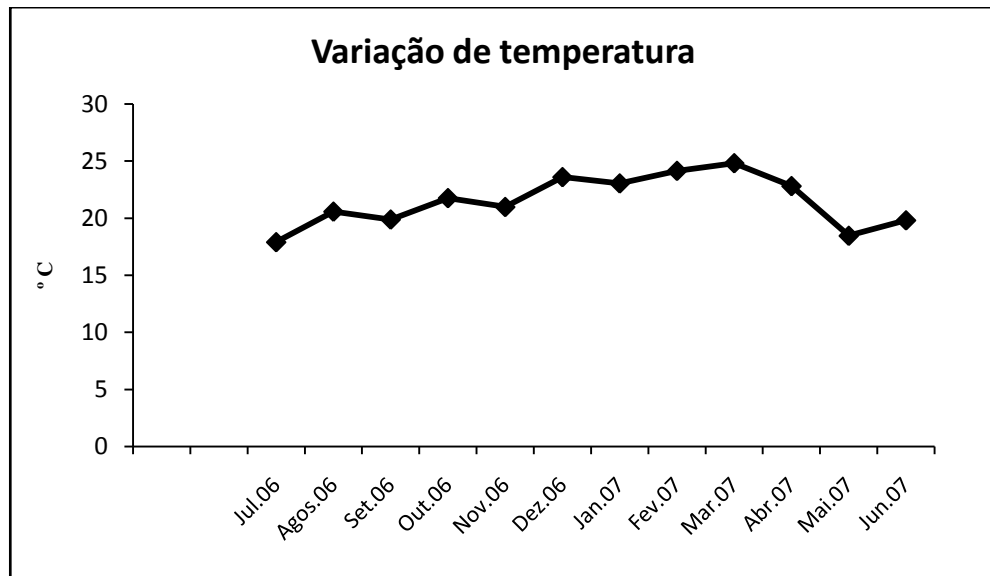


Figura 2. Dado meteorológico descrevendo a variação de temperatura, o qual foi fornecido pelo Departamento de Recursos Naturais – Setor de Ciências Ambientais da Faculdade de Ciência Agronômica – Unesp – Campus do Lageado/ Botucatu, referente ao período de julho de 2006 a junho de 2007.

Ao se correlacionar a presença de dípteros obtidos nos quatro tratamentos com a temperatura (Tab. 2), constatou-se uma correlação positiva significativa entre a abundância de *Lucilia eximia* e temperatura ($r= 0,737$; $p<0,05$; $n=12$). A análise indicou também correlação positiva significativa entre a abundância de *Ophyra chalcogaster* e temperatura ($r= 0,789$; $p<0,05$; $n=12$).

Tabela 2. Análise de correlação de Spearman entre a temperatura (médias mensais) e a abundância de dípteros obtidos nos quatro tratamentos, no período compreendido entre julho de 2006 e junho de 2007.

Espécies	Correlação de Spearman
	Coefficiente de correlação
	Temperatura
<i>Chrysomya megacephala</i>	0,294
<i>Chrysomya albiceps</i>	0,200
<i>Lucilia sericata</i>	-0,385
<i>Chrysomya putoria</i>	0,497
<i>Lucilia eximia</i>	0,737 *
<i>Cochliomyia macellaria</i>	-0,0156
<i>Lucilia cuprina</i>	-0,236
<i>Ophyra chalcogaster</i>	0,789 *
<i>Musca domestica</i>	0,381
<i>Fannia pusio</i>	0,431
<i>Fannia scalaris</i>	0,452
Sarcophagidae spp.	0,0839
<i>Piophilha casei</i>	0,473

Para pares de variáveis com coeficiente de correlação positivo e valor de $p < 0,05$, tende a aumentar juntos. Para os pares com coeficiente de correlação negativo e valor de $p < 0,05$, uma variável tende a diminuir enquanto a outra aumenta. E para pares com valor de $p > 0,05$, não há relação significativa entre as duas variáveis. * $p < 0,05$.

1.3.2 Comportamento de oviposição

Na tabela 1 é apresentada a abundância de dípteros obtidos nos diferentes substratos de oviposição. Dos 163.468 dípteros obtidos no presente trabalho, observou-se que 13,1% eram provenientes do substrato contendo larvas de *C. albiceps*, 26,7% de *C. megacephala*, 27,4% de *C. putoria* e 32,8% originados do tratamento controle.

Chrysomya albiceps apresentou uma maior tendência oviposicional para o tratamento controle (sem a presença de larvas), enquanto que um dos tratamentos menos procurados para a

ovipostura foi aquele contendo larvas da sua própria espécie. *Chrysomya megacephala* também exibiu preferência pelo tratamento controle para depositar seus ovos, ovipositando com menor frequência em substratos contendo larvas predadoras (*C. albiceps*). Embora *C. putoria* tenha preferido substratos contendo larvas de *C. megacephala* para a oviposição, a exemplo de outras espécies, também apresentou inibição oviposicional a substratos contendo larvas de *C. albiceps*.

A espécie *Lucilia eximia* mostrou um padrão de comportamento similar ao das espécies do gênero *Chrysomya*, depositando relativamente poucos ovos em substratos contendo larvas de *C. albiceps*, exibindo preferência oviposicional ao tratamento controle, o qual apresentou 921 espécimes, enquanto que no tratamento contendo larvas predadoras foram observados apenas 74 exemplares de *L. eximia*. É importante ressaltar nesse caso que o substrato com a presença prévia de larvas de *C. putoria* foi o segundo menos visitado por fêmeas de *L. eximia*. Fêmeas de *Lucilia sericata* apresentaram um padrão de comportamento similar ao de outras espécies, ao evitarem ovipositar em substratos contendo larvas predadoras, preferindo o tratamento controle como substrato de oviposição. Ao analisar a espécie *L. cuprina*, observou-se que o substrato menos atraente para a oviposição foi aquele contendo larvas de *C. putoria* e o mais visitado por essa espécie foi o substrato ocupado previamente por larvas de *C. megacephala*, embora este tenha apresentado número de espécimes pouco maior que o tratamento contendo larvas predadoras e tratamento controle.

Cochliomyia macellaria evitou substratos de oviposição previamente ocupados com larvas de *C. megacephala*. O segundo substrato menos atraente para *C. macellaria* foi aquele ocupado por larvas de *C. albiceps*, exibindo maior tendência oviposicional a substratos contendo larvas de *C. putoria*.

Quanto aos dípteros da família Sarcophagidae, apresentaram inibição oviposicional a substratos contendo larvas de *C. putoria*, preferindo ovipositar em substratos onde a presença de larvas era inexistente. Ambas as espécies *Fannia scalaris* e *Fannia pusio* depositaram menos ovos no tratamento controle, preferindo substratos de oviposição previamente ocupados por larvas predadoras. Para fêmeas de *Musca domestica*, o substrato previamente ocupado por larvas de *C. megacephala* foi o menos atrativo, seguido pelo substrato previamente ocupado com larvas de *C. albiceps*. O controle exibiu o maior número de indivíduos dessa espécie. *Ophyra chalcogaster* desovou relativamente pouco no controle, quando comparado aos outros tratamentos. O substrato com larvas predadoras foi o segundo em menor número dessa espécie, enquanto que o tratamento contendo larvas de *C. putoria* foi nitidamente o mais atraente para atividade oviposicional de *Ophyra chalcogaster*. A espécie *Piophilina casei* demonstrou maior tendência oviposicional a substratos com larvas de *C. albiceps*, evitando tratamento ocupado por larvas de *C. putoria* e

principalmente com larvas de *C. megacephala*, cujo tratamento não apresentou uma única ocorrência dessa espécie. Nesse estudo, indivíduos da família Eupelmidae foram observados esporadicamente, com uma única ocorrência registrada no substrato previamente ocupado por larvas de *C. albiceps* e apenas um espécime de Chalcididae foi observado no tratamento contendo larvas de *C. megacephala*. De modo geral, fêmeas adultas evitaram substratos previamente ocupados por larvas de *C. albiceps*, sendo significativa a redução de ovipostura nestes substratos, quando comparada aos demais (Tab. 3).

Tabela 3. Estimativas do parâmetro de modelos de regressão binomial negativa comparando o substrato contendo larvas de *C. albiceps* com substratos com larvas de *C. megacephala*, *C. putoria* e controle.

	Parâmetro Estimado (±erro padrão)	Valor Z	Pr (> z)
(Intercepto)	5,28 (± 0.25)	21,068	< 2e-16***
Substrato M	0,71 (± 0.35)	2,016	0,0438 *
Substrato P	0,74 (± 0.35)	2,100	0,0358 *
Substrato C	0,91 (± 0.35)	2,566	0,0103 *

Nota: Substrato M (carne moída e larvas de *C. megacephala*); Substrato P (carne moída e larvas de *C. putoria*); Substrato C (apenas carne moída). * (p < 0,05) df= 431

1.4 Discussão

1.4.1 Levantamento populacional

Neste trabalho, *C. megacephala* foi a espécie mais abundante (68,9%) (Tab. 1). Sua ocorrência foi constante durante o período observado, atingindo seu maior nível populacional nos

meses de janeiro, fevereiro e principalmente junho, mês cuja frequência correspondeu a 37,9% do total obtido dessa espécie. Oliveira et al. (1999) também observaram o predomínio dessa espécie em área urbana da região metropolitana do Rio de Janeiro. Em levantamento realizado em três municípios do estado de São Paulo: Agudos, Bauru e Piratininga, Carrara (2007) também constatou *C. megacephala* como a espécie de maior abundância. Segundo Guimarães et al. (1978), a alta frequência de *C. megacephala* pode ser explicada pela capacidade da espécie em colonizar vários habitats (PIANKA, 1970). De acordo com Vianna et al. (2004) e Costa et al. (1992), as espécies do gênero *Chrysomya* apresentaram maior abundância no outono, o que não foi observado no presente estudo com relação à *C. megacephala*. *Chrysomya megacephala*, conhecida como “mosca-das-latrinas” na África, é uma espécie pertencente à família Calliphoridae e foi introduzida no Brasil na década de 70. Juntamente com outras espécies do gênero *Chrysomya*, dispersou-se rapidamente, causando aparentemente um declínio em populações de espécies nativas (GUIMARÃES et al., 1978, 1979; BAUMGARTNER & GREENBERG, 1984; DEAR, 1985). *Chrysomya megacephala* é uma espécie de hábito alimentar generalista, fato que justifica a sua fácil adaptação em variados ambientes. De acordo com Didham et al. (1996), as espécies generalistas e oportunistas respondem melhor às mudanças ambientais do que as especialistas.

No presente estudo, *C. albiceps* foi a segunda espécie em abundância (12,7%) (Tab. 1), sendo superada apenas por *C. megacephala*. Originária da região etiópica, *Chrysomya albiceps* (Diptera: Calliphoridae) é uma espécie predadora intraguilada de fácil adaptação e vasta distribuição geográfica. Seu estabelecimento nas Américas, porém, tem afetado a densidade de califorídeos nativos. Hanski (1977) levanta a hipótese de que a extinção de *Phaenicia caesar* (L.) nas ilhas Canárias seja devido à competição com *C. albiceps*. Trabalhos como os das décadas de 70 e 80, revelam o predomínio das espécies invasoras do gênero *Chrysomya* e a interferência das mesmas sobre as espécies nativas *C. macellaria* e *L. eximia* na maioria dos ambientes amostrados das regiões brasileiras (BAUMGARTNER & GREENBERG, 1984). Em anos mais recentes, Souza & Linhares (1997) trabalhando na zona urbana da região de Campinas e Carvalho & Linhares (2001) na região de mata registraram *C. albiceps* como a espécie mais abundante.

Vianna et al. (2004) em Pelotas-RS observaram que a maior abundância populacional das espécies de *Chrysomya* ocorreu nos meses com temperaturas entre 18,5°C e 23,5°C (outono), ou seja, nos meses de março, abril e maio, enquanto que nos meses de junho a novembro a população foi muito reduzida ou ausente. Costa et al. (1992) também constataram que— populações das espécies do gênero *Chrysomya*, em Capão do Leão-RS, alcançaram pico populacional no outono. No presente estudo, nos meses correspondentes ao outono, a temperatura variou entre 18,5° C e

24,8° C e de forma similar aos resultados obtidos por Vianna et al. (2004) e Costa et al. (1992), *C. albiceps* apresentou sua maior abundância populacional nos meses de março, abril, maio (outono), e também no mês de junho, apresentando oscilações temporais nos demais meses. No levantamento realizado por Carrara (2007), esta espécie também foi a segunda mais abundante nos municípios de Agudos, Bauru e Piratininga. Um fator que provavelmente contribuiu para a sua alta abundância é o fato de consumir intensamente o alimento, em um período curto de tempo (PRADO & GUIMARÃES, 1982).

Segundo Linhares (1981) e Mendes & Linhares (1993), *Chrysomya* ssp. têm colonizado novas áreas nas Américas com sucesso, causando um impacto sobre a entomofauna brasileira, o que inclui espécies do gênero *Lucilia*, ainda que em menor proporção que *C. macellaria*. Apesar disso, neste estudo observou-se uma considerável abundância de *Lucilia sericata* (4,1%), sendo a terceira espécie mais coletada dentre os califorídeos (Tab. 1). A maior abundância dessa espécie foi observada no mês de agosto, apresentando menor número nos meses de outubro de 2006 e janeiro de 2007. Tantawi et al. (1996) observaram em estudos de campo que, embora a população adulta de *L. sericata* tenha sido abundante no verão, pouca ou nenhuma reprodução ocorreu em carcaça por parte dessa espécie. Esse comportamento exibido por *L. sericata* no verão evitou intensa predação de suas larvas pelas de *C. albiceps*, já que nessa época do ano o desenvolvimento larval de ambas as espécies ocorre sincronicamente. De fato, no presente estudo, no mês de janeiro principalmente, que corresponde ao verão brasileiro, foram obtidos poucos exemplares de *L. sericata*.

Chrysomya putoria representou 2,6% dos exemplares obtidos (Tab. 1), diferindo das observações feitas por Vianna et al. (2004) e Costa et al. (1992), em que espécies do gênero *Chrysomya* apresentaram maior abundância durante os meses de março, abril e maio (outono). Neste trabalho, a maior abundância de *C. putoria* foi registrada nos meses de julho de 2006, janeiro e principalmente fevereiro de 2007. As frequências observadas nos meses do outono não estiveram entre as maiores ou não foram registradas. Embora *C. putoria* tenha sido a terceira espécie mais abundante em dois dos três levantamentos realizados por Carrara (2007), sua ocorrência foi relativamente pequena, quando comparada às espécies *C. megacephala* e *C. albiceps*. De acordo com Ferreira (1978), *C. putoria* teria dispersão mais rápida que outras espécies do gênero *Chrysomya*, entretanto talvez não seja a mais abundante pelos tipos de estratégia por ela adotada.

Neste estudo, *Lucilia eximia* foi observada em apenas 0,9% dos indivíduos coletados (Tab. 1). A ocorrência dessa espécie não foi registrada nos meses de julho a setembro de 2006 e em

junho de 2007, e a maior abundância dessa espécie ocorreu no mês de março (outono). Embora Mello et al. (2007), também não tenham registrado a ocorrência de *Lucilia eximia* no mês de junho no estado do Rio de Janeiro, essa espécie exibiu a maior densidade populacional nos meses correspondentes ao inverno e primavera, diferindo dos resultados obtidos no presente estudo. Um dos motivos que talvez explique as diferenças apresentadas na flutuação populacional das espécies dentro do mesmo país seja as características climáticas distintas entre as regiões estudadas. A espécie *L. eximia*, segundo Mello (1961), seria na década de 1950, a espécie mais abundante, com maior população em todo o Brasil, principalmente em ambientes florestais. No entanto, a introdução das espécies do gênero *Chrysomya* no Brasil resultou no declínio de espécies nativas como *L. eximia* em algumas regiões (GUIMARÃES et al., 1978; MADEIRA et al., 1989).

No presente trabalho, do total de dípteros obtidos, apenas 0,2% foi composto por *C. macellaria* (Tab. 1), ocorrendo nos meses de setembro e novembro de 2006 e abril de 2007. A pouca ocorrência desta espécie se deve, provavelmente, às interações interespecíficas comumente observadas na presença de espécies do gênero *Chrysomya* (FARIA et al., 1999; ROSA et al., 2004, 2006). Linhares (1981) em Campinas-SP e Ferreira (1983) em Goiânia-GO, ao estudarem o comportamento de *C. macellaria*, notaram que *C. putoria* reduziu drasticamente a população local desta espécie. A distribuição original de *C. macellaria* se limita às Américas, ocorrendo na região neotropical, desde o México até a Patagônia e, na região Ártica até o sul do Canadá (GUIMARÃES, 1983). Após a introdução do gênero *Chrysomya* no Brasil, *C. macellaria*, antes muito comum nas áreas urbanas e rurais, tornou-se rara nesses ambientes (GUIMARÃES et al., 1978). Mesmo no Peru, há relatos de que essa espécie tenha sido suprimida (BAUMGARTNER & GREENBERG, 1984).

A espécie menos abundante dentre os califorídeos foi *Lucilia cuprina* (0,05%), sendo observada principalmente no mês de setembro de 2006 e junho de 2007. A baixa ocorrência dessa espécie está de acordo com as observações feitas por Carrara (2007).

Ophyra chalcogaster representou 5,5% do total de dípteros obtidos nesse estudo (Tab. 1), sendo a terceira espécie mais abundante neste trabalho. Espécies do gênero *Ophyra* (Muscidae) são freqüentemente associadas à granjas avícolas, pocilgas e lixos urbanos, aparentemente sem hábitos domiciliares (RIBEIRO et al., 2000). Segundo Skidmore (1985), o gênero *Ophyra* possui espécies coprófagas/saprófagas, assim como muitas espécies predadoras facultativas ou obrigatórias no estágio larval, como *O. capensis* (OLCKERS & HULLEY, 1984) e *O. aenescens* (GEDEN et al., 1988), que predam larvas de *Musca domestica*. De acordo ainda com este autor, poucas espécies de *Ophyra* são sinantrópicas, atuando principalmente como reguladoras de populações de moscas, sendo, portanto, primariamente benéficas ao homem. Em estudos conduzidos na Alemanha, Stein

& Knoll (1972) *apud* Skidmore (1985), constataram que as populações de *Ophyra* alcançaram pico populacional em setembro e outubro (outono), o que foi confirmado por trabalhos posteriores. No presente estudo, *Ophyra chalcogaster* apresentou seu maior nível populacional no mês de março, que também corresponde ao outono, corroborando os achados de Stein & Knoll (1972).

Apesar de Ribeiro et al. (2000) constatarem baixas frequências de *Ophyra chalcogaster* (0,45%) em seu estudo, observaram que a maior frequência dessa espécie (77,24%) ocorreu na faixa de temperatura média mensal entre 19,5°C e 23,4°C. As temperaturas médias mensais baixas (< 15,4°C) são limitantes para as populações das espécies de *Ophyra*, sendo que nestes meses, a ocorrência de adultos não foi registrada ou foi muito pequena (Ribeiro et al., 2000). De modo similar, no presente trabalho, no mês de maior ocorrência (março) de *Ophyra chalcogaster*, a temperatura mensal média foi registrada como a mais alta (24,8°C), enquanto que nos meses de julho a setembro de 2006 e maio e junho de 2007, em que a temperatura média mensal se apresentou mais baixa (17,9°C a 20,6°C) a ocorrência de *O. chalcogaster* não foi registrada ou foi pequena.

Outra representante da família Muscidae, *Musca domestica*, apresentou baixa prevalência no presente estudo (0,3%) (Tab. 1), estando ausente nos meses de agosto e setembro de 2006 e de março a junho de 2007. O pico de ocorrência apresentado por essa espécie foi observado nos meses de dezembro e janeiro, o que está de acordo com as constatações feitas por Lomônaco & Prado (1994), em Uberlândia, MG.

A família Fanniidae foi representada nesse estudo por espécies de *Fannia* do grupo pusio, com 1,6% e *Fannia scalaris* (1,5%) (Tab. 1). Observou-se um padrão semelhante de comportamento para ambas as espécies, as quais estiveram ausentes nos meses de agosto e setembro e nos meses seguintes apresentaram oscilações temporais, tendo maior abundância no mês de dezembro.

Do total de espécimes obtidos no presente estudo, 1,5% foi representado por indivíduos da família Sarcophagidae (Tab. 1), os quais exibiram a maior densidade populacional nos meses de fevereiro a junho, sendo menos abundantes, porém constantes nos demais meses. Sarcófagídeos são insetos vivíparos e, raramente, ovovivíparos (LOPES & LEITE, 1989), sendo conhecidas cerca de 600 espécies na região Neotropical (SHEWELL, 1987).

No presente estudo, a maior abundância de *Piophilidae casei* foi registrada no mês de novembro (0,1%) (Tab. 1), estando praticamente ausente nos outros meses. *Piophilidae casei* (Diptera: Piophilidae), é uma espécie cosmopolita (McALPINE, 1977). Normalmente suas larvas preferem desenvolver-se em substratos com alto teor protéico, como carcaças expostas, incluindo corpos humanos em avançado estágio de decomposição (McALPINE, 1977; SMITH, 1986; van

der LOUW & van der LINDE, 1993). No entanto, *P. casei* com frequência assume uma elevada importância econômica, devido aos graves danos causados por suas larvas em produtos armazenados como queijo, derivados lácteos, presunto, carne, e peixes curados (SIMMONS, 1927; LECLERCQ, 1946; ZUSKA & LESTOVKA, 1965; DOMENICHINI, 1978; HEGAZI et al., 1978; BUSVINE, 1980; HAINES & REES, 1989). Curiosamente, larvas de *P. casei* são fundamentais na produção de alguns queijos na Itália (OTTOGALLI, 2001) e Croácia (MIOKOVIC et al., 1997). São espécies de interesse médico, veterinário e forense, podendo causar miíase e podendo ser utilizadas na determinação do intervalo pós-morte (ZUMPT, 1965; PEREZ INIGO, 1971; EARLY & GOFF, 1986; SMITH, 1986; LIU & GREENBERG, 1989; el SEROUGI, 1991; SALEH & EL SIBAE, 1993; SCHOENLY et al., 1996; DE JONG & CHADWICK, 1999).

De modo atípico, indivíduos da Família Eupelmidae (0,006%) e Chalcididae (0,0006%) estiveram dentre os exemplares obtidos, ambos com uma única ocorrência, no mês de fevereiro. A família Eupelmidae apresenta maior diversidade na região Neotropical e é composta por três subfamílias, sendo que algumas espécies de Eupelminae, especialmente aquelas que atacam ovos de insetos, desenvolvem-se como endoparasitóides idibiontes. Várias espécies têm sido utilizadas em programas de controle biológico atuando como reguladores da densidade populacional de vários insetos (GRISSELL & SCHAUFF, 1990; PERIOTO & TAVARES, 1999). Espécies da família Chalcididae atuam como parasitóides de diversas ordens de holometábolos. A maioria é parasitóide primária de Lepidoptera, Diptera, Coleoptera ou Hymenoptera, e atacam seus hospedeiros no estágio de larva madura ou de pupa. Algumas são hiperparasitóides obrigatórios de Ichneumonoidea (Hymenoptera) e Tachinidae (Diptera). Biologia peculiar é a de espécies de *Chalcis* que se desenvolvem como parasitóides primários, solitários e cenobiontes de Stratiomyidae (Diptera), atacando o hospedeiro na fase de ovo, ou larva jovem, e emergindo na fase de pupa (COWAN, 1979). Periotto & Tavares (1999) mencionam que, apesar da maioria de seus gêneros estar restrita ao Velho Mundo, esta família apresenta maior riqueza de espécies no Novo Mundo. A família conta com 86 gêneros e 1743 espécies nominais distribuídas ao redor do mundo (ARIAS & DELVARE, 2003). A ocorrência de indivíduos da Família Eupelmidae e Chalcididae não era esperada nessa sessão experimental, visto não se tratarem de espécies necrófagas. Assim, a presença dessas espécies poderia ser justificada por um possível parasitismo de imaturos de dípteros ainda na área de coleta ou eventualmente no laboratório.

Ao analisar a influência da temperatura sobre a flutuação populacional dos dípteros, observou-se correlação positiva significativa entre esse fator climático e a abundância de *Lucilia eximia*, indicando que, quanto maior a temperatura, maior a chance de ocorrência desta espécie. Neste estudo, *L. eximia* apresentou o maior pico populacional no mês de março, mês de

temperatura mais elevada (24,8° C). Nos meses em que pouca ou nenhuma ocorrência foi registrada (julho a outubro de 2006 e junho de 2007), as temperaturas registradas nesse período estavam entre as mais baixas (17,9° C a 21,8° C), confirmando a análise de correlação realizada para essa espécie (Tab. 2).

Quanto a *Ophyra chalcogaster*, foi observada correlação positiva significativa entre a abundância desta espécie e a temperatura. A espécie *O. chalcogaster* apresentou sua maior abundância no mês de março, mês em que a temperatura foi a mais alta registrada (24,8° C). Nos meses de julho a setembro, não foi observada ocorrência dessa espécie, período em que a temperatura esteve entre as mais baixas (17,9° C a 20,6° C) (Tab. 2).

A composição e flutuação das populações de muscóideos sinantrópicos podem sofrer influência de fatores bióticos e abióticos (NUORTEVA, 1963; DAJOZ, 1983). Diferentes espécies de dípteros são regidas por fatores ambientais e suas populações alteradas em função da sazonalidade (VIANNA et al., 1997). É importante considerar as características climáticas distintas entre as regiões estudadas e a interferência antrópica na oscilação populacional das espécies, visto que a presença de humanos desempenha um papel importante na distribuição e diversidade de dípteros muscóides, o que pode influenciar a abundância de algumas espécies em detrimento de outras (MELLO et al., 2007).

Sobre os resultados obtidos nesse estudo, ficou demonstrado que de fato, a abundância de muitas espécies pode ser influenciada por diversos fatores, como os ambientais, sazonais, especialmente no Brasil, um país de grande dimensão territorial, que apresenta consideráveis variações climáticas e vegetativas entre suas regiões. Contudo, um fator relevante que não pode ser desconsiderado é a invasão por parte de espécies do gênero *Chrysomya*, que interferiu substancialmente nos níveis populacionais da fauna necrófaga do Brasil (GUIMARÃES et al., 1978, 1979; PRADO & GUIMARÃES, 1982).

1.4.2 Comportamento de oviposição

Dos 163.468 dípteros obtidos no presente trabalho, constatou-se que o substrato contendo larvas de *C. albiceps* (predadora intraguilda), apresentou o menor percentual de moscas (13,1%), seguido pelos substratos contendo larvas de *C. megacephala* (26,7%), larvas de *C. putoria* (27,4%) e controle (32,8%) (Tab. 1).

Analisando o comportamento de oviposição das espécies separadamente (Tab. 1), observou-se que *C. albiceps* apresentou uma tendência oviposicional em relação ao controle e curiosamente, o tratamento contendo larvas da própria espécie foi um dos menos atraentes. No tratamento controle foram obtidos 8.029 insetos, enquanto que no substrato contendo larvas de *C. albiceps* foram obtidos 3.750. *Chrysomya megacephala* foi outra espécie que exibiu preferência pelo controle para depositar seus ovos, produzindo 37.152 espécimes no referido tratamento. O substrato contendo larvas de *C. albiceps* foi o menos visitado por essa espécie, sendo observados 12.141 indivíduos. *Chrysomya putoria* depositou mais ovos no tratamento contendo larvas de *C. megacephala*, produzindo 1.645 moscas. De forma similar ao comportamento exibido por *C. albiceps* e *C. megacephala*, também apresentou inibição oviposicional a substratos contendo larvas de *C. albiceps*, sendo obtidos neste tratamento 212 dípteros. Apesar das espécies do gênero *Chrysomya* ovipositarem em todos os quatro tratamentos, demonstraram evitar substratos previamente ocupados por larvas de *C. albiceps*, uma espécie predadora intraguilda.

Lucilia eximia mostrou um padrão de comportamento similar ao das espécies do gênero *Chrysomya*, depositando relativamente pouco em substratos contendo larvas de *C. albiceps* (74 indivíduos) e exibindo preferência oviposicional para o controle (921 espécimes). Analisando os aspectos comportamentais de *Lucilia sericata*, novamente observa-se um padrão de comportamento similar ao apresentado por outras espécies. Ao que parece, fêmeas de *L. sericata* evitaram ovipositar em substratos contendo larvas predadoras, tratamento em que foram observados 652 dípteros, preferindo o tratamento controle como substrato de oviposição (3.751 moscas obtidas). Ao analisar a ovipostura realizada por *L. cuprina*, observou-se que o substrato com o menor número de indivíduos dessa espécie foi aquele contendo larvas de *C. putoria* (com 05 moscas obtidas), e o maior número dessa espécie foi observado no substrato ocupado previamente por larvas de *C. megacephala* (apresentando 29 dípteros), embora este tenha apresentado número de espécimes pouco maior que o tratamento contendo larvas predadoras e tratamento controle.

A espécie nativa *C. macellaria*, ao que parece, evitou substratos com a presença prévia de larvas de *C. megacephala*, ovipositando muito pouco nestes (02 espécimes obtidos). O segundo substrato menos atraente para *C. macellaria* foi aquele ocupado por larvas de *C. albiceps* (com 68 indivíduos obtidos), exibindo maior tendência oviposicional a substratos contendo larvas de *C. putoria* (137 espécimes).

Quanto aos insetos pertencentes à família Sarcophagidae, não foi observada nenhuma inibição oviposicional do grupo em relação aos substratos contendo larvas predadoras (com 678 indivíduos obtidos), e sim aos substratos contendo larvas de *C. putoria* (234 espécimes). Contudo,

os insetos exibiram preferência por substratos onde a presença de larvas era inexistente, apresentando 1.075 espécimes no controle.

As espécies *Fannia scalaris* e *Fannia pusio* apresentaram padrões semelhantes de comportamento entre si. Ao contrário das outras espécies, *Fannia scalaris* e *Fannia pusio* depositaram menos ovos no substrato controle (184 e 248 indivíduos, respectivamente), indicando assim não se importarem com a prévia ocupação por *C. albiceps* nos substratos, (apresentando 895 e 872 espécimes, respectivamente). Os mecanismos envolvidos no comportamento de oviposição dessas espécies em relação a substratos ocupados por larvas predadoras ainda não são conhecidos. Uma hipótese que talvez explicasse esse fato é que tais espécies não apresentem a mesma percepção (talvez química) que as outras em detectar a presença de um possível predador. Talvez estudos considerando a ecologia química em larvas possam revelar aspectos que esclareçam o ponto em questão.

Para fêmeas de *Musca domestica*, o substrato previamente ocupado por larvas de *C. megacephala* foi o menos atrativo, apresentando 47 indivíduos, seguido pelo substrato com larvas predadoras com 107 espécimes. O controle foi o tratamento com o maior número de moscas dessa espécie apresentando 171 espécimes, quando comparado ao substrato contendo larvas de *C. putoria*, com 167 indivíduos obtidos.

O tratamento sem a presença de larvas apresentou o menor número de espécimes de *Ophyra chalcogaster* (699 moscas). O substrato com larvas predadoras foi o segundo em menor número dessa espécie (1.845 espécimes), enquanto que o tratamento contendo larvas de *C. putoria* foi nitidamente o mais atraente para atividade oviposicional de *Ophyra chalcogaster* (com 4.171 indivíduos obtidos). O gênero *Ophyra* tem sido apresentado como um dos grupos taxonômicos em Diptera capaz de exibir comportamento predatório potencial sobre outras espécies da mesma ordem, particularmente sobre *M. domestica* (KRÜGER et al., 2003). Os resultados do presente estudo sugerem que *O. chalcogaster* parece exibir preferência por *C. putoria* na comparação com os outros tratamentos.

Piophilha casei demonstrou maior tendência oviposicional a substratos com larvas predadoras, com 122 espécimes obtidos, evitando tratamento ocupado por larvas de *C. putoria* (apresentando 6 indivíduos) e principalmente com larvas de *C. megacephala*, tratamento em que não foi registrada uma única ocorrência da espécie. Este resultado sugere comportamento similar às espécies do gênero *Fannia*, caracterizado pela co-ocorrência com *C. albiceps*. Da mesma forma que para as espécies do gênero *Fannia*, *P. casei* parece não se importar com a presença de *C. albiceps*, porém estudos envolvendo interações entre *C. albiceps* e estas espécies não são existentes até o momento.

Indivíduos da família Eupelmidae foram observados esporadicamente, com uma única ocorrência registrada no substrato previamente ocupado por larvas predadoras (com 09 exemplares obtidos) e apenas um espécime da família Chalcididae foi observado no tratamento contendo larvas de *C. megacephala*.

Exceto para os casos mencionados, fêmeas adultas de várias espécies evitaram ovipositar em substratos previamente ocupados por larvas de *C. albiceps*. Os resultados de Gião e Godoy (2007) foram confirmados no presente estudo, ao descrever que tanto *C. megacephala* como *L. eximia* ovipuseram relativamente pouco em substratos contendo larvas de *C. albiceps*. Confrontando os resultados do presente trabalho com os de Gião & Godoy (2007), é possível afirmar que a presença prévia de larvas de *C. albiceps* interfere no comportamento de oviposição em moscas-varejeiras. O comportamento de oviposição em artrópodes vem sendo regularmente estudado sob a pressuposição que escolha de habitat, preferência por sítios de oviposição e produção de ovos são comumente influenciados pela presença de potenciais competidores e/ou predadores (WALZER et al., 2006). Estudos mostraram que fêmeas de *Phytoseiulus persimilis* (Acari: Phytoseiidae), uma espécie de ácaro predador, exibiram preferência oviposicional por substratos onde a presença do predador era inexistente (WALZER et al., 2006). Vários estudos têm relatado a habilidade de dípteros para a seleção de sítios de oviposição, como por exemplo, fêmeas de sirfídeos (CHANDLER, 1968; SADEGHI & GILBERT, 2000; SCHOLZ & POEHLING, 2000; VANHAELEN et al., 2001). Fêmeas de *Episyrphus balteatus* (Diptera: Syrphidae) são altamente seletivas quanto à oviposição, podendo detectar diferentes espécies de inimigos naturais, sobretudo afídeos (SADEGHI & GILBERT, 2000) ou mesmo a presença de ovos conspecíficos (SCHOLZ & POEHLING, 2000). Em *Culiseta longiareolata* Macquart (Diptera: Culicidae) e outros mosquitos, a oviposição não é aleatória quando detectada a presença de predadores e conspecíficos (CHESSON, 1984; BLAUSTEIN et al., 1995; ONYABE & ROITBERG, 1997; BLAUSTEIN, 1998; EDGERLY et al., 1998; STAV et al., 1999). As larvas de *C. longiareolata* são extremamente vulneráveis à predação pelo hemíptero aquático *Notonecta maculata* Fabricius (Heteroptera: Notonectidae). Assim, fêmeas de *C. longiareolata* evitam ovipositar em poças contendo *N. maculata* (BLAUSTEIN et al., 1995; BLAUSTEIN, 1998). A teoria da oviposição ótima (FRECHETTE et al., 2006) prediz que fêmeas devem preferencialmente depositar seus ovos em habitats com presas mais adequadas.

A seleção do local de oviposição adequado, que inclui a detecção da presença de um potencial predador/competidor é um processo mediado por estímulos visuais, olfativos ou táteis. Vários estudos descritos na literatura demonstram que fêmeas adultas são capazes de identificar quimicamente potenciais predadores e modificar seu comportamento de oviposição em função da

presença deles (PETRANKA & FAKHOURY 1991; ANGELON & PETRANKA, 2002; EITAM et al. 2002; McCALL, 2002; BLAUSTEIN et al. 2004; BLAUSTEIN et al. 2005; MUNGA et al., 2006). As pistas olfativas, por exemplo, não apenas possibilitam a localização e seleção do sítio adequado para oviposição, mas são fundamentais para o desempenho de outras atividades comportamentais do inseto, como a localização de presas, seleção de plantas hospedeiras, defesa, corte, acasalamento e diversos outros comportamentos (BIRCH & HAYNES, 1982; VILELA & LÚCIA, 2001; TEGONI et al., 2004).

O comportamento de *Phormia regina* (Meigen) (Diptera: Calliphoridae) foi investigado por Barton-Browne (1960), o qual observou que o estímulo olfativo para esta espécie era suficiente para que realizasse a ovipostura. Ao estudar o estímulo olfativo e a oviposição desta mesma espécie, Wallis (1962) salientou que os estímulos que influenciam a oviposição podem desempenhar dois papéis. Primeiramente, eles podem ajudar na orientação da mosca a um local adequado para a oviposição e em segundo lugar eles podem realmente induzir à oviposição. O estímulo olfativo influencia os dois comportamentos, sendo o estímulo mais importante. O estímulo tátil age principalmente sobre o estímulo gustativo podendo atuar em ambos os comportamentos (WALLIS, 1962).

West (1951) descreveu um estudo sobre a importância relativa do olfato, paladar e visão em orientar *Musca domestica* para locais adequados de oviposição. Ele concluiu que o estímulo olfativo foi indiscutivelmente o mais importante, embora o paladar tenha sido necessário para a deposição dos ovos. Ficou demonstrada neste estudo a pequena importância da visão, seja na orientação da mosca a um sítio de oviposição apropriado, seja na indução da oviposição.

Para muitos dípteros, no entanto, a pista visual pode tornar-se importante na direção do pouso e na pesquisa de um local para alimentação e oviposição (TORR, 1988; PAYNTER & BRADY, 1993; SCHOFIELD & BRADY, 1997). Estudos conduzidos por Gomes et al. (2007) demonstraram que a existência de odor pode melhorar a indução do pouso de *Chrysomya megacephala* e que pistas visuais são importantes para selecionar o local de pouso final. Trabalhos sobre a morfologia e a fisiologia dos órgãos olfativos e táteis das moscas são bem documentados (CRAGG, 1956a, b; BARTON-BROWNE, 1960; BAY & PITTS, 1976; QUATTRO & WASTI, 1978). Entretanto, o aspecto comportamental das moscas-varejeiras, principalmente relacionado à oviposição é ainda pouco conhecido.

A despeito da intensidade de trabalhos realizados na área de ecologia de moscas-varjeiras, as investigações laboratoriais têm se concentrado no comportamento larval (GREENBERG, 1990; GODOY et al., 1995; GOMES et al., 2006). Em contrapartida, o comportamento de adultos de moscas-varejeiras, sobretudo direcionado para a oviposição por fêmeas não tem sido

freqüentemente avaliado, exceto nos incipientes estudos realizados por Von Zuben (1998) e Gião & Godoy (2007). Von Zuben (1998) investigou o comportamento de oviposturas individuais, a percentagem de eclosão e o peso larval mínimo para pupariação em populações de *C. megacephala* (VON ZUBEN, 1998). Já Gião & Godoy (2007) analisaram o comportamento de oviposição em *L. eximia*, *C. megacephala* e *C. albiceps* e constataram que as espécies *L. eximia* e *C. megacephala* evitaram ovipor principalmente em *patches* com a presença prévia de larvas de *C. albiceps*.

Diante do comportamento predatório apresentado por esta espécie, seria natural esperar que *C. albiceps* preferisse locais para oviposição abundantes de presas potenciais. Contudo, este resultado não foi observado no presente estudo. Não há hipóteses claras para explicar este comportamento, contudo, é fato conhecido que *C. albiceps* não exibe boa performance enquanto competidora (ROSA et al, 2004, 2006). A baixa performance de *C. albiceps* poderia induzi-la a evitar o confronto competitivo com outras espécies, especialmente no momento da postura.

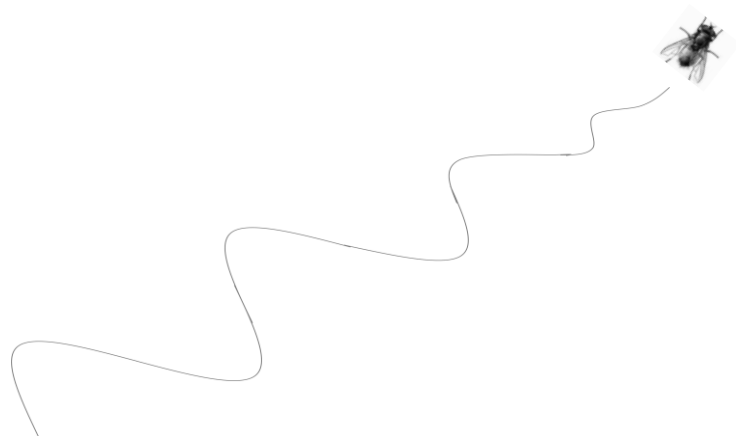
Por outro lado, as espécies consideradas “presas” parecem perceber facilmente a presença de larvas de *C. albiceps* no local, sendo dessa forma, altamente sensíveis à presença prévia de outras espécies. Em outros grupos taxonômicos como Hymenoptera, Diptera e Lepidoptera, as fêmeas são capazes de distinguir em termos qualitativos substratos com e sem ovipostura (ROTHSCHILD & SCHOONHOVEN, 1977; ROITBERG & PROKOPY, 1981; IKAWA & SUZUKI, 1982). No presente estudo, ficou demonstrada uma alta sensibilidade por parte das fêmeas em relação à presença de imaturos, o que explicaria a preferência por não depositarem os seus ovos em substratos previamente ocupados por larvas predadoras.

Outros fatores como estímulos sensoriais também podem interferir consideravelmente no comportamento de oviposição de um inseto (BENTLEY & DAY, 1989; RENWICK & CHEW, 1994; ROJAS et al., 2003; KNOLS et al., 2004; HATANO et al., 2008; NAVARRO-SILVA et. al., 2009). Entretanto, o mecanismo pelo qual as fêmeas de moscas-varejeiras são capazes de detectar outras espécies ainda necessita ser explorado. É possível que seja de natureza química, ou talvez pela própria movimentação das larvas que ocupam o local de postura. Estudos adicionais, considerando os diversos aspectos envolvidos no comportamento de oviposição em moscas-varejeiras poderão indicar tendências e evidências para a confirmação dos resultados e explicações apresentados neste trabalho.

Certamente, estudos dessa natureza, focando o comportamento adulto, oferecem uma valiosa contribuição para a base de dados aplicada à Ecologia Populacional e Ciência Forense, considerando que o potencial populacional para futuras gerações depende essencialmente do comportamento de oviposição das moscas.

CAPÍTULO 2:

*Proposição de um modelo para ocupação de
substratos de oviposição, considerando a presença prévia
de larvas de C. albiceps, C. megacephala e C. putoria*



Resumo:

A modelagem matemática tem sido uma valiosa ferramenta empregada para estudar o comportamento de sistemas biológicos, permitindo uma melhor compreensão do papel das diferentes interações sobre a dinâmica de comunidades. A modelagem, aliada à observação empírica e experimentação possibilita descrever e prever padrões de abundância e de distribuição das espécies. O sistema biológico que inclui as moscas-varejeiras é caracterizado por uma variedade de processos, migração e interações intra e interespecíficas, o que o torna altamente complexo, interferindo na dinâmica de cada espécie. A interação interespecífica, especialmente a predação intraguilda no caso de moscas-varejeiras, figura como um dos mais importantes processos biológicos do sistema, visto que influencia as taxas de extinção e colonização local. Os mecanismos envolvidos nesse processo não são absolutamente conhecidos, especialmente no que diz respeito a interações no contexto de ocupação de substratos. Assim, o objetivo do presente estudo foi desenvolver um modelo matemático envolvendo duas presas e um predador, que descreva as relações interativas entre populações naturais de moscas-varejeiras, no contexto de ocupação de substratos, com fundamentação na teoria de metapopulações.

2.1 Introdução

As bases dos modelos ecológicos com dimensão espaço-temporal reportam-se aos estudos pioneiros propostos por Levins com motivação em problemas de controle de pragas em áreas amplas (LEVINS, 1969). A recomendação científica advinha, pelo menos em parte, de estudos teóricos pautados nos problemas causados por pragas e incluía medidas de controle a serem aplicadas de forma sincrônica, mesmo para grandes áreas (LEVINS, 1969). Este modo de pensamento foi sofisticado com novos estudos enfatizando a estocasticidade ambiental no contexto da biologia da conservação (HARRISON & QUINN, 1989; HANSKI, 1989, 1991). O termo metapopulação foi introduzido a partir de 1970 para descrever uma população de populações (HANSKI & GILPIN, 1997). A argumentação era justificada com base no fato de que populações não são estáticas e as mudanças temporais não podem ser a única dimensão capaz de explicar a variação dos organismos (HANSKI & GILPIN, 1997).

Dentre os fatores essenciais para a compreensão dos mecanismos responsáveis pelo comportamento dinâmico de populações naturais, destaca-se a complexidade introduzida pela migração entre populações locais (VANACE, 1984; HANSKI, 1999). A conexão entre populações locais pode esclarecer possíveis relações entre o nível de dispersão, a dependência da densidade e o papel estabilizador da dispersão em modelos potencialmente caóticos, com repercussão para a probabilidade de extinção local e global (VANACE, 1984; HANSKI & GILPIN, 1997).

O estudo quantitativo dos efeitos resultantes da distribuição espaço-temporal de espécies em seus habitats, tem se tornado foco de interesse por diversos autores (TILMAN & KAREIVA, 1997; DESHARNAIS, 2005). A modelagem, considerando a dimensão espaço-temporal é, portanto a descrição de um sistema que considera a posição e distribuição dos diversos componentes populacionais, quantificados ao longo do tempo. Assim, ao invés de uma análise que considera apenas as densidades populacionais em função do tempo, a estrutura espacial também é levada em conta. O conceito de estrutura espacial em modelos populacionais é relativamente recente, já que somente após o acesso a uma tecnologia computacional adequada, foi possível quantificar sistematicamente os efeitos gerados pela dimensão espacial sobre as populações (GURNEY & NISBET, 1998).

A estrutura espacial tem importantes implicações para a coexistência competitiva (TILMAN & KAREIVA, 1997), a persistência de interações hospedeiro-parasitóide e predador-presa (GURNEY & NISBET, 1998; COMINS et al., 1992) e a persistência regional de pequenas populações sujeitas à extinção local. Portanto a estrutura espacial é a característica dominante de modelos de metapopulações (GILPIN & HANSKI, 1991; HANSKI, 1999).

Em populações locais isoladas, a dinâmica de persistência é completamente diferente da dinâmica encontrada em populações acopladas (HANSKI, 1999). A migração de indivíduos entre populações pode favorecer a persistência de cada população local ou ainda permitir a recolonização de habitats onde tenha ocorrido extinção local (VANACE, 1984; GODOY, 2007). Ray et al. (1998) observaram que baixas taxas de migração entre ambientes iguais possibilitam um retardo no tempo de extinção de populações experimentais de *Tribolium*. Dessa forma, populações acopladas por migração entre ambientes homogêneos podem persistir por mais tempo que populações isoladas.

É no âmbito da biologia populacional que se pode compreender e analisar padrões populacionais no contexto de ecologia e genética populacional (GURNEY & NISBET, 1998), necessitando para tal, de tratamento formal dada a sua natureza quantitativa a qual só pode ser tratada por meio de modelos expressos em linguagem matemática (HASTINGS, 1997). O comportamento dinâmico de populações biológicas tem sido analisado com maior grau de profundidade, em função do uso de ferramentas analíticas, tais como as simulações numéricas e os

modelos matemáticos (HASTINGS & POWELL, 1991; ROUGHGARDEN, 1998; GODOY, 2007).

A despeito da importância e complexidade inerente da estrutura espacial em populações de insetos, poucos estudos tem focado esta dimensão, combinando modelos estruturados espacialmente com dados reais, sobretudo em programas de análise populacional. Maior ênfase tem sido dada aos problemas muito mais no âmbito teórico, com enfoques ecológicos centrados na análise de padrões de comportamento dinâmico para sistemas hipotéticos, ou mesmo com aplicações sobre populações de diferentes grupos taxonômicos de insetos, ainda que realizados com alto grau de sofisticação, envolvendo proposições elegantes (DESHARNAIS, 2005).

Os modelos com base na ecologia teórica vêm sendo aplicados historicamente para investigar comportamentos populacionais em alguns grupos de insetos, dos quais se destacam os besouros do gênero *Tribolium*, as moscas do gênero *Drosophila* e as moscas-varejeiras (DESHARNAIS, 2005; GODOY, 2007). Contudo, a distância entre a teoria e a aplicação ainda permanece ocupada pela ausência de estudos capazes de fazer a interface entre as áreas. De forma análoga ao que vem ocorrendo nas subáreas da ecologia, classificadas como ecologia teórica e ecologia aplicada, não são abundantes os estudos que combinam teoria populacional com experimentação, como já afirmado em diversos fóruns científicos, dentre os quais destaca-se o clássico pronunciamento de Kareiva sobre a interface entre experimentação e teoria ecológica (KAREIVA, 1989).

Substratos de oviposição são sistemas essenciais para diversos grupos taxonômicos de insetos, visto a importância que tem no tocante à viabilização das gerações subsequentes (HOLLAND et al., 2004). Diversos grupos de insetos têm o hábito de ovipositar em substratos discretos e efêmeros, como por exemplo, vespas parasitóides sobre seus hospedeiros, moscas sobre frutos caídos, borboletas sobre folhas, ou ainda moscas-varejeiras sobre substratos em decomposição como, por exemplo, carcaças animais ou fezes (IVES, 1989). O sucesso das gerações de insetos nestes substratos depende de vários fatores, dos quais se destacam as condições químicas e físicas deles (NANSEN et al., 2006; DELPHIA et al., 2007), estratégias de acasalamento quando o substrato é atrativo para machos e fêmeas (KOSHIO, 1997), performance reprodutiva no substrato (JALLOW et al., 2001) e riscos de predação ou parasitismo sobre a futura prole (BLAUSTEIN, 1999; PETERSEN & HUNTER, 2002; GIRLING et al., 2006).

Em moscas-varejeiras, o período em que ocorre a maior limitação de recursos alimentares é durante o estágio larval, com indivíduos competindo intensamente pelos recursos na tentativa de ingerir o maior volume alimentar antes da exaustão dos recursos (GOODBROD & GOFF, 1990). Assim, o padrão de distribuição de ovos por fêmeas adultas pode determinar níveis de competição,

taxas de predação intraguilda e a viabilidade geral dos indivíduos resultantes do processo de ocorrência (VON ZUBEN et al., 2000; ROSA et al., 2006).

Os estudos desenvolvidos com ênfase em modelagem de comportamento oviposicional em substratos têm sido focados em diversos aspectos ecológicos importantes para os insetos, tais como, otimização no tamanho da prole (IVES, 1989), competição, agregação, coexistência e sazonalidade (ATKINSON & SHORROCKS, 1981; IVES & MAY, 1985; HANSKI, 1987; IVES, 1991). A agregação de imaturos durante a exploração dos recursos nos substratos efêmeros parece reduzir a sobreposição na distribuição entre diferentes espécies (SHORROCKS et al., 1979). Contudo, os processos interativos comuns em comunidades de moscas-varejeiras extrapolam muitas vezes a mera competição por recursos, dando lugar a interações mais complexas, como por exemplo, a predação intraguilda.

Interações como a predação têm grande impacto sobre processos evolutivos (BERNAYS & GRAHAM, 1988; WILLIAMS et al., 1993) e funcionais de ecossistemas (SIH et al., 1985; McLAREN & PETERSON, 1994; KREBS et al., 1995). Além da redução direta da população de presas (ROSENZWEIG & MACARTHUR, 1963), os predadores têm mostrado efeitos indiretos, incluindo a elevação de populações de presas potenciais (SIH et al., 1985; MORIN et al., 1988). Há casos de relações tróficas que, dada a complexidade das interações, não seriam adequadamente analisados com a particularidade característica de pequenas redes (HOLLAND & HASTINGS, 2008).

Há relações tróficas, como por exemplo, a predação intraguilda (IGP), que apesar de serem complexas no tocante à diversidade de efeitos produzidos na comunidade, podem ser vistas também em sistemas ecológicos mais simples, como por exemplo, a comunidade de dípteros necrófagos (POLIS et al. 1989; ROSA et al. 2006). Neste tipo de relação trófica os predadores generalistas podem competir por recursos e também exercer o canibalismo (POLIS, 1981; POLIS et al., 1989; WISE, 1993; HURD et al., 1994; FAGAN et al., 1996).

Larvas de *C. albiceps* são predadoras facultativas, ocupando primeiro e segundo níveis tróficos simultaneamente, quando em interação com outras larvas de moscas necrófagas, como, por exemplo, *Chrysomya megacephala* ou *Lucilia sericata*. Estudos prévios mostram que larvas de *C. albiceps* não são boas competidoras (ROSA et al., 2004), entretanto, em contrapartida podem ser predadoras vorazes (FARIA et al., 1999, ROSA et al., 2004), causando forte efeito negativo sobre populações de presas (FARIA et al., 2004a; ROSA et al., 2004). Depois de passado o período larval, em que as presas, *C. megacephala* e *L. sericata* podem sofrer a ação da predação intraguilda por *C. albiceps*, as sobreviventes chegam ao estágio de pupa. Nesta fase as pupas, tanto das

espécies presas quanto da predadora intraguilida são susceptíveis ao ataque por parasitóides (LEGNER, 1977), também produzindo no sistema uma dimensão tritrófica.

A predação intraguilida vem sendo analisada particularmente no contexto de dípteros necrófagos por meio de experimentos laboratoriais investigando a força das interações frente a diferentes espécies de presas (FARIA et al., 1999; FARIA & GODOY, 2001), o impacto da interação sobre processos biológicos associados à fase imatura dos insetos, como por exemplo, a dispersão larval pós-alimentar (ANDRADE et al., 2002; REIGADA & GODOY, 2005), a influência da IGP sobre a sobrevivência da espécie predadora e de suas presas (ROSA et al., 2004), bem como a influência da IGP sobre o comportamento oviposicional de presas e da própria predadora (GIÃO & GODOY, 2007).

O desafio para a implementação de estudos combinando ocupação de substratos e interações interespecíficas advêm da complexidade estrutural do sistema (GODOY, 2007). O sistema constituído por substratos discretos e efêmeros como as carcaças animais são essencialmente dinâmicos, pela constante chegada e saída de insetos a todo o momento (ROSA et al., 2006). Esta característica, associada à complexidade da exploração de modelos em escala bidimensional, ou seja, considerando tempo e espaço ao mesmo tempo, demandam ferramentas analíticas eficientes, capazes de descrever a dinâmica do sistema com mútuas influências, do espaço e do tempo.

A exploração de recursos em diversos substratos ao mesmo tempo, associada à interação entre diferentes espécies, seja em posições tróficas diferentes ou não, trazem uma nova dimensão ao sistema. O conceito de metacomunidade é relativamente recente e tem recebido até então mais atenção dos ecologistas teóricos, com poucos estudos experimentais conectados a ele (LEIBOLD et al., 2004). De acordo com HANSKI & GILPIN (1991) se duas ou mais espécies co-ocorrem em um mesmo fragmento do habitat, ali ocorre uma interação em nível de metacomunidade. Na visão deles, mesmo que as espécies não estejam interagindo o conceito é ainda válido por se poder considerar a dinâmica de ocupação de fragmentos (HANSKI & GILPIN, 1991). Por outro lado, se as espécies interagem entre si através da competição ou predação, a presença de uma espécie pode influenciar a probabilidade de colonização ou extinção de outra (HANSKI & GILPIN, 1991).

O presente estudo tem a finalidade de apresentar subsídios iniciais para a construção de um modelo de ocupação de substratos, capaz de descrever o processo de movimentação de indivíduos em função da presença de outros, assumindo que a presença de uma espécie pode influenciar a ocupação do substrato por outra. Com base na teoria apresentada acima, o modelo assume uma série de premissas básicas para a simulação do processo experimental apresentado no capítulo anterior.

2.2 Modelo com duas presas e um predador para um substrato de oviposição

A metamorfose em moscas é caracterizada pelo desenvolvimento observado em insetos holometábolos, ou seja, estágios imaturos que se desenvolvem seqüencialmente como ovo, larva e pupa e estágio adulto, caracterizado pelo surgimento de machos e fêmeas. Por conveniência matemática serão descritos neste estudo apenas dois estágios de vida, como sendo os mais importantes para o sistema, a larva e o adulto. Ambos foram escolhidos como representantes do sistema para que a biologia seja introduzida no formalismo matemático assumindo que larvas se desenvolvem em pupas e dão origem a adultos e os adultos por sua vez produzem ovos, que darão origem às larvas. As larvas permanecem em seus substratos de alimentação e quando atingem o estágio adulto as fêmeas podem migrar entre os substratos à procura de locais adequados para ovipositar. Contudo, neste sistema os substratos podem estar previamente ocupados por larvas de moscas (Fig. 1).

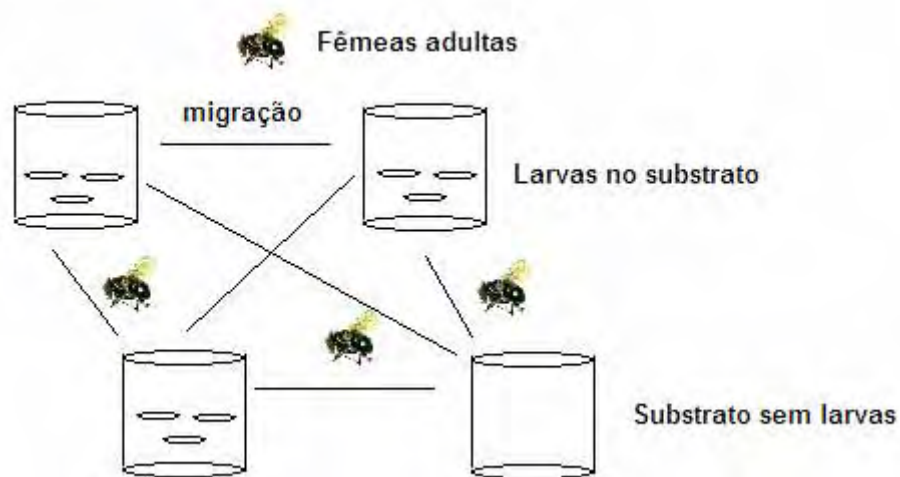


Fig. 1. Esquema ilustrativo para a migração de fêmeas adultas entre substratos locais contendo larvas

A seguir descreve-se formalmente o sistema. Inicialmente, denomina-se:

- x_t como o número de presas (1), na fase larval;
- X_t : número de presas (1), na fase adulta;
- y_t : o número de presas (2), na fase larval;
- Y_t : número de presas (2), na fase adulta;
- z_t : número de predadoras na fase larval;
- Z_t : número de predadoras na fase adulta;

Para simplificação do sistema assume-se que o intervalo de tempo $t \rightarrow t+1$ é tal, que uma larva é capaz de produzir uma mosca adulta e esta por sua vez deposita seus ovos, que darão origem às larvas em outra geração, como representado abaixo:



Assim, considera-se que no instante do tempo t , as larvas se convertem em moscas adultas após terem passado pelo estágio de pupa, ou seja:

$$x_t \rightarrow X_t \quad (1.0)$$

$$y_t \rightarrow Y_t \quad (1.1)$$

$$z_t \rightarrow Z_t \quad (1.2)$$

O qual pode ser descrito pelo seguinte sistema de equações:

$$X_t = S_x^* e^{-s_x x_t - \gamma_x z_t} x_t \quad (2.0)$$

$$Y_t = S_y^* e^{-s_y y_t - \gamma_y z_t} y_t \quad (2.1)$$

$$Z_t = S_z^* e^{-(s_z z_t - \beta_x x_t - \beta_y y_t)} z_t \quad (2.2)$$

Onde S_x^* , S_y^* e S_z^* são as taxas de sobrevivência das presas x (1), y (2) e da predadora z . s_x , s_y e s_z representam a capacidade de suporte. γ_x , γ_y são as constantes da predação entre x_t e z_t e y_t e z_t (efeito negativo da predação na evolução das larvas), respectivamente e β_x e β_y são as constantes da predação (efeito positivo da predação na evolução da predadora) entre z_t e x e z_t e y . Para interações simétricas:

$$\gamma_x = \beta_x$$

$$\gamma_y = \beta_y$$

A partir desse processo, as moscas se convertem em larvas no instante $t+1$:

$$X_t \rightarrow x_{t+1} \quad (3.0)$$

$$Y_t \rightarrow y_{t+1} \quad (3.1)$$

$$Z_t \rightarrow z_{t+1} \quad (3.2)$$

O qual pode ser descrito pelo seguinte sistema de equações:

$$x_{t+1} = F_x^* e^{-f_x x_t} X_t \quad (4.0)$$

$$y_{t+1} = F_y^* e^{-f_y y_t} Y_t \quad (4.1)$$

$$z_{t+1} = F_z^* e^{-(f_z z_t - \beta_x x_t - \beta_y y_t)} Z_t \quad (4.2)$$

Onde F_x^* , F_y^* e F_z^* são as taxas de fecundidade e f_x , f_y e f_z são as capacidades de suporte.

2.3 Modelo com duas presas e um predador para dois substratos de oviposição

Substituindo o conjunto de equações de 2 em 4, obtemos:

$$x_{t+1}^{(i)} = F_{x,i}^* e^{-f_x x_t^{(i)}} \cdot S_{x,i}^* e^{-s_x x_t^{(i)} - \gamma_x z_t^{(i)}} x_t^{(i)} \quad (5.0)$$

$$y_{t+1}^{(i)} = F_{y,i}^* e^{-f_y y_t^{(i)}} \cdot S_{y,i}^* e^{-s_y y_t^{(i)} - \gamma_y z_t^{(i)}} y_t^{(i)} \quad (5.1) \quad i = 1, 2$$

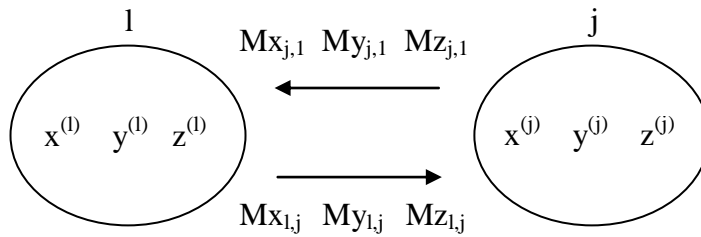
$$z_{t+1}^{(i)} = F_{z,i}^* e^{-f_z z_t^{(i)} + \beta_x x_t^{(i)} + \beta_y y_t^{(i)}} \cdot S_{z,i}^* e^{-s_z z_t^{(i)} + \beta_x x_t^{(i)} + \beta_y y_t^{(i)}} z_t^{(i)} \quad (5.2)$$

Onde $i = 1, 2$ representa os substratos 1 e 2, respectivamente.

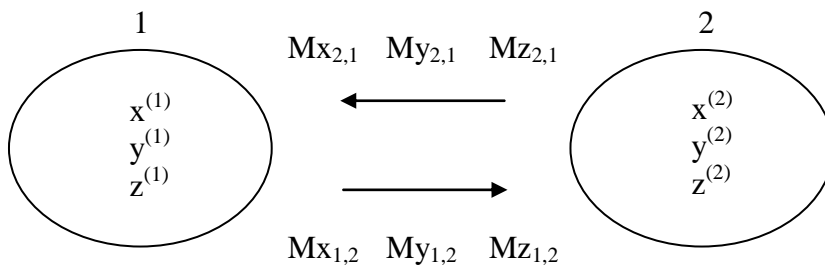
A seguir, serão descritas as equações que permitem a conexão entre os dois substratos.

Considere:

$M_{x_{1,j}}$ a probabilidade da presa x presente no substrato 1, migrar para o substrato j .



Da mesma forma, $M_{x_{j,1}}$ é a probabilidade da presa x presente no substrato j migrar para o substrato 1. Na existência de dois substratos, onde cada uma das populações pode migrar, temos:



Onde:

$$M_{x_{1,2}} + M_{x_{1,1}} = 1 \quad M_{y_{1,2}} + M_{y_{1,1}} = 1 \quad M_{z_{1,2}} + M_{z_{1,1}} = 1 \quad (6.0)$$

$$M_{x_{2,1}} + M_{x_{2,2}} = 1 \quad M_{y_{2,1}} + M_{y_{2,2}} = 1 \quad M_{z_{2,1}} + M_{z_{2,2}} = 1 \quad (6.1)$$

Sendo:

$M_{x_{1,1}}$, $M_{y_{1,1}}$ e $M_{z_{1,1}}$ a probabilidade da presa x , y e do predador z , presentes no substrato 1, não migrarem para o substrato 2.

$M_{x_{2,2}}$, $M_{y_{2,2}}$ e $M_{z_{2,2}}$ a probabilidade da presa x , y e do predador z não migrarem do substrato 2 para o substrato 1.

Portanto,

Considerando que é maior a probabilidade de presas e predadoras migrarem para substratos com menor número de larvas predadoras, a probabilidade de migração pode ser descrita da seguinte forma:

$$Mx_{1,2} = \frac{e^{-\lambda_{1,2}z^{(2)}}}{H_1^x} \quad (7.0)$$

$$Mx_{2,1} = \frac{e^{-\lambda_{2,1}z^{(1)}}}{H_2^x} \quad (7.1)$$

$$My_{1,2} = \frac{e^{-\varepsilon_{1,2}z^{(2)}}}{H_1^y} \quad (7.2)$$

$$My_{2,1} = \frac{e^{-\varepsilon_{2,1}z^{(1)}}}{H_2^y} \quad (7.3)$$

$$Mz_{1,2} = \frac{e^{-\eta_{1,2}z^{(2)}}}{H_1^z} \quad (7.4)$$

$$Mz_{2,1} = \frac{e^{-\eta_{2,1}z^{(1)}}}{H_2^z} \quad (7.5)$$

Onde:

$$H_i^x = \sum_{j=1}^2 e^{-\lambda_{i,j}z^{(j)}} \quad (8.0)$$

$$H_i^y = \sum_{j=1}^2 e^{-\varepsilon_{i,j}z^{(j)}} \quad (8.1) \quad i = 1, 2$$

$$H_i^z = \sum_{j=1}^2 e^{-\eta_{i,j}z^{(j)}} \quad (8.2)$$

As equações que descrevem a migração entre os substratos 1→2 e 2→1, são:

$$x_{t+1}^{(1)} = [M_{x_{1,1}} x_t^{(1)} + M_{x_{2,1}} x_t^{(2)}]$$

$$x_{t+1}^{(2)} = [M_{x_{2,2}} x_t^{(2)} + M_{x_{1,2}} x_t^{(1)}]$$

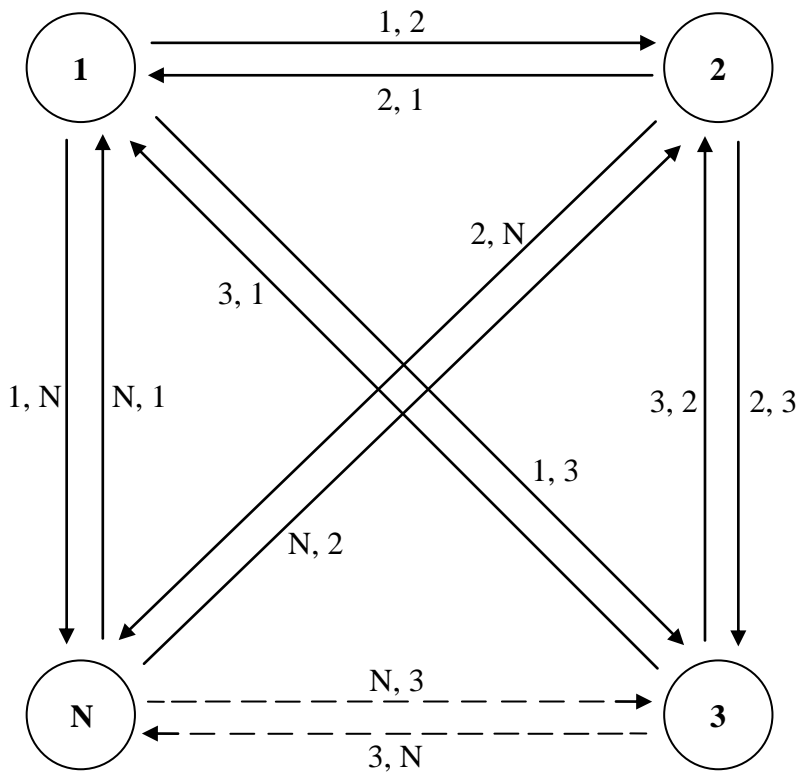
$$y_{t+1}^{(1)} = [M_{y_{1,1}} y_t^{(1)} + M_{y_{2,1}} y_t^{(2)}]$$

$$y_{t+1}^{(2)} = [M_{y_{2,2}} y_t^{(2)} + M_{y_{1,2}} y_t^{(1)}]$$

$$z_{t+1}^{(1)} = [M_{z_{1,1}} z_t^{(1)} + M_{z_{2,1}} z_t^{(2)}]$$

$$z_{t+1}^{(2)} = [M_{z_{2,2}} z_t^{(2)} + M_{z_{1,2}} z_t^{(1)}]$$

O modelo com duas presas e um predador, desenvolvido para dois substratos de oviposição pode ser agora aplicado a um número arbitrário de substratos, considerando todas as possíveis interações:



Como demonstrado anteriormente, esse modelo apresenta três equações por substrato, as quais possibilitam a conexão entre esses substratos e a migração das espécies entre eles, permitindo dessa forma, mensurar com maior profundidade o efeito das interações tróficas sobre o sistema formado por moscas-varejeiras.

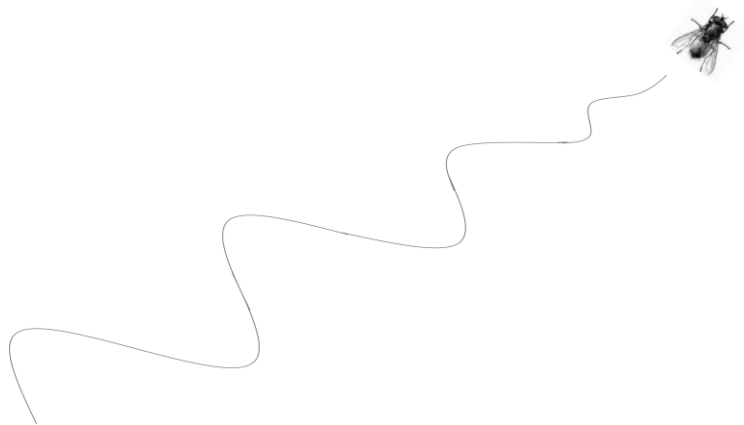
2.4 Breve histórico da modelagem espacial em moscas-varejeiras e considerações finais

A estrutura espacial foi inicialmente investigada em algumas das espécies de moscas-varejeiras mencionadas no presente estudo, tais como *C. megacephala*, *C. putoria*, *C. albiceps* e *C. macellaria* (GODOY et al., 1997), pela combinação do modelo de Prout & McChesney (1985) com o formalismo dos mapas acoplados em reticulados (BASCOMPTE & SOLÉ, 1994). A estrutura espacial foi incorporada como um “lattice” de pontos discretos, com arranjos em “nós”, onde cada “nó” era ligado por dispersão entre quatro sítios vizinhos (GODOY et al., 1997, 2001). O principal resultado encontrado foi a estabilização dos sistemas cíclicos como resultado da migração entre populações locais (GODOY et al., 1997, 2001).

Subseqüentemente, surgiram estudos combinando a dimensão estocástica sob a perspectiva ambiental e demográfica, nos estudos desenvolvidos por Castanho et al. (2006), com aplicação de subconjuntos *Fuzzy*. Neste estudo, foi possível a aplicação de lógica *Fuzzy* para descrever com regras o processo dinâmico populacional em moscas-varejeiras, com a dimensão espacial incluída, além da inclusão da heterogeneidade ambiental, que incluía condições ambientais favoráveis e desfavoráveis no sistema (CASTANHO et al., 2006). A modelagem usando o incremento *Fuzzy* reproduziu fielmente os resultados nos estudos anteriores, contudo considerando ao mesmo tempo a heterogeneidade do ambiente e a migração espacial. Ficou claro dos resultados obtidos que os comportamentos dinâmicos exibidos naturalmente pelas moscas provavelmente incorporam a dimensão espacial.

Em estudo recente Serra et al. (2007) focou a dispersão entre dois “patches”, considerando parâmetros demográficos estocásticos, para investigar a susceptibilidade à extinção local e global de populações de moscas-varejeiras. Os resultados encontrados sugerem que o efeito resgate é resultante dos processos de migração, que certamente conferem às populações de moscas a habilidade para persistirem em meio às variações populacionais ocasionadas pela estocasticidade demográfica. Apesar da aplicação dos estudos acima ter trazido substancial incremento para a dinâmica populacional em moscas-varejeiras, as interações interespecíficas não foram incorporadas em nenhum dos estudos, em razão de não se ter na ocasião as informações disponíveis na literatura sobre competição e predação intraguilda em moscas-varejeiras. O presente estudo é então pioneiro na área, principalmente por levar em conta a dinâmica de movimentação entre “patches”, com vista ao desenvolvimento de modelos de metacomunidades. O modelo aqui apresentado é apenas o primeiro passo para a estruturação de um modelo mais elaborado, com parâmetros estimados experimentalmente, combinando assim estimativas laboratoriais com teoria populacional.

CONCLUSÕES



- O levantamento populacional realizado no presente estudo confirma alguns resultados obtidos em estudos prévios sobre a dominante presença das espécies do gênero *Chrysomya* nos substratos, sobretudo *C. megacephala*.

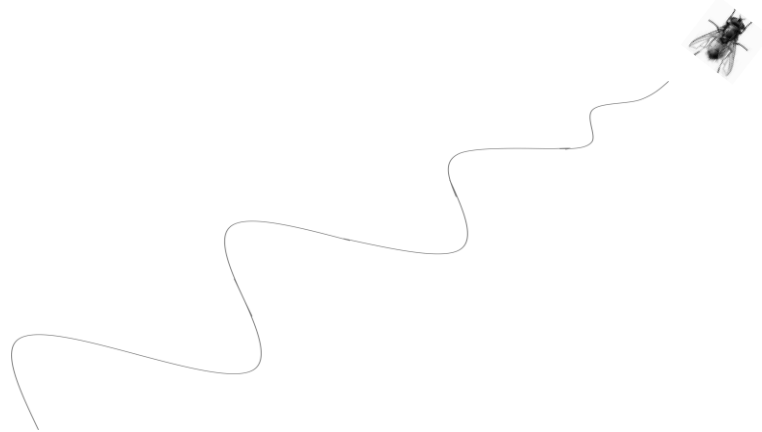
- Os resultados obtidos neste estudo reforçaram o fato de que a abundância de muitas espécies pode ser influenciada por diversos fatores exógenos, como os ambientais, sazonais, especialmente no Brasil, um país de grande dimensão territorial, que apresenta consideráveis variações climáticas e vegetativas entre suas regiões. E, aparentemente, a presença prévia de outras espécies no substrato pareceu exercer importante influência sobre a abundância geral.

- Ficou claro dos resultados que o substrato contendo larvas de *C. albiceps* (predadora intraguilda), apresentou o menor percentual de moscas (13,1%), seguido pelos substratos contendo larvas de *C. megacephala* (26,7%), larvas de *C. putoria* (27,4%) e controle (32,8%).

- Na investigação do comportamento de oviposição, os resultados mostraram que fêmeas de dípteros califorídeos evitam ovipositar em substratos previamente ocupados por larvas de *C. albiceps*. Assim, é possível concluir que a presença de larvas de *C. albiceps* pode influenciar o comportamento de oviposição, principalmente em espécies da família Calliphoridae.

- O presente estudo apresentou os subsídios iniciais para a elaboração de um modelo de ocupação de substratos, capaz de descrever as relações interativas entre populações naturais de moscas-varejeiras, considerando a presença prévia de larvas de *C. albiceps*, *C. megacephala* e *C. putoria*.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS



- ALLAN, S.A.; DAY, J.F.; EDMAN, J.D. Visual ecology of biting flies. **Annual Review of Entomology**, v.32, p. 297-316, 1987.
- ANDERSON, G.S. Insect succession on carrion and its relationship to determining time of death. In: BYRD, J.H.; CASTNER, J.L. (Eds.). **Forensic entomology: The utility of arthropods in legal investigations**. Boca Raton: CRC Press, 2001. p. 143-176.
- ANDRADE, J.B. *et al.* Larval dispersal and predation in experimental populations of *Chrysomya albiceps* and *Cochliomyia macellaria* (Diptera: Calliphoridae). **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v.97, p. 1137-1140, 2002.
- ANGELON, K.A.; PETRANKA, J.W. Chemicals of predatory mosquitofish (*Gambusia affinis*) influence selection of oviposition site by *Culex* mosquitoes. **Journal of Chemical Ecology**, v.28, p.797-806, 2002. doi: 10.1023/A:1015292827514.
- ARIAS, D.C.; DELVARE, G. Lista de los géneros y especies de la familia Chalcididae (Hymenoptera: Chalcidoidea) de la región Neotropical. **Biota Colombiana**, v.4, p.123-145, 2003.
- ATKINSON, W.D.; SHORROCKS, B. Competition on a divided and ephemeral resource: A simulation model. **Journal of Animal Ecology**, v.50, p. 461-471, 1981.
- BARTON-BROWNE, L. The role of olfaction in the stimulation of oviposition in the blowfly, *Phormia regina*. **Journal of Insect Physiology**, v.5, p. 16-22, 1960.
- BASCOMPTE, J.; SOLÉ, R.V. Spatially induced bifurcations in single-species population dynamics. **Journal of Animal Ecology**, v.63, p.256-264, 1994.
- BAUMGARTNER, D.L.; GREENBERG, B. The genus *Chrysomya* (Diptera: Calliphoridae) in the New World. **Journal of Medical Entomology**, v.21, p.105-113, 1984.
- BAY, D.E.; PITTS, C.W. Olfactory responses of face flies *Musca autumnalis* to bovine faeces. **Annals of the Entomological Society of America**, v.69, p. 933-936, 1976.
- BENTLEY, M.D.; DAY, J.F. Chemical Ecology and Behavioral Aspects of Mosquito Oviposition. **Annual Review of Entomology**, v.34, p. 401-421, 1989.
- BERNAYS, E.A.; GRAHAM, E. On evolution of host specificity in phitophagous arthropods. **Ecology**, v.69, p. 886-892, 1988.
- BERRYMAN, A.A. **Population cycles: The case for trophic interactions**. Oxford University Press. Oxford. 2002.
- BIRCH, M.C.; HAYNES, K.F. **Insect pheromones. Studies in Biology**. London: Edward Arnold, 1982. 58p.
- BLAUSTEIN, L.; KOTLER, B.P.; WARD, D. Direct and indirect effects of a predatory backswimmer (*Notonecta maculata*) on community structure of desert temporary pools. **Ecological Entomology**, v. 20, p. 311-318, 1995.
- BLAUSTEIN, L. Influence of the predatory backswimmer, *Notonecta maculata*, on invertebrate community structure. **Ecological Entomology**, v. 23, p. 246-252, 1998.

BLAUSTEIN, L. Oviposition site selection in response to risk of predation: Evidence from aquatic habitats and consequences for population dynamics and community structure. In: WASSER, S.P. (Ed.). **Evolutionary theory and processes: Modern perspectives, papers in honour of Eviatar Nevo**. Kluwer Academic Dordrecht. The Netherlands, 1999. p.441–456.

BLAUSTEIN, L. *et al.* Oviposition habitat selection in response to risk of predation in temporary pools: Mode of detection and consistency across experimental venue. **Oecologia**, v.138, p. 300-305, 2004.

BLAUSTEIN, L.; BLAUSTEIN, J.; CHASE, J. Chemical detection of the predator *Notonecta irrorata* by ovipositing *Culex* mosquitoes. **Journal of Vector Ecology**, v.30, p. 299-301, 2005.

BYRD, J.H.; CASTNER, J.L. Insects of forensic importance. In: BYRD, J.H.; CASTNER, J.L. (Eds.) **Forensic entomology: The utility of arthropods in legal investigations**. Boca Raton: CRC Press, 2001.p.43-80.

BUSVINE, J.R. **Houseflies and blowflies. Insect and hygiene. The biology and control of insect pests of medical and domestic importance**. Chapman & Hall, London, 1980.

CARRARA, J.A. **Dinâmica populacional, acoplamento e variação sazonal em dípteros califorídeos**. 2007. 90f. Tese (Doutorado) - Universidade Estadual Paulista, Botucatu.

CARVALHO, L.M.L.; LINHARES, A.X. Seasonality of insect succession and pig carcass decomposition in a natural forest area in southeastern Brazil. **Journal of Forensic Science**, v. 46, p. 604–608, 2001.

CASTANHO, M.J.P. *et al.* Fuzzy subset approach in coupled population dynamics of blowflies. **Biological Research**. v.39, p. 341-352, 2006.

CATTS, E.P. Problems in estimating the PMI in death investigations. **Journal of Agricultural Entomology**, v.9, p. 245-255, 1992.

CHANDLER, A.E.F. Some factors influencing the occurrence and site of oviposition by aphidophagous Syrphidae (Diptera). **Annals of Applied Biology**, v.61, p. 435-446, 1968.

CHESSON, J. Effect of notonectids (Hemiptera: Notonectidae) on mosquitoes (Diptera: Culicidae): predation or selective oviposition? **Environmental Entomology**, v.13, p. 531-538, 1984.

COMINS, H.N.; HASSELL, M.P.; MAY, R.M. The spatial dynamics of host-parasitoid systems. **Journal of Animal Ecology**, v.61, p. 735-748, 1992.

COSTA, P.R.P.; WIEGAND, M.M.; BRUM, J.G.W.; RIBEIRO, P.B. Flutuação populacional das espécies de *Chrysomya* (Diptera: Calliphoridae) no município do Capão do Leão, RS. **Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia**, v.44, p.289-296, 1992.

COWAN, D. P. The function of enlarged hind legs in oviposition and aggression by *Chalcis canadensis* (Hymenoptera: Chalcididae). **The Great Lakes Entomologist**, v.12, p.133-136, 1979.

CRAGG, J.B. The olfactory behaviour of *Lucilia* species (Diptera) under natural conditions. **Annals of Applied Biology**, v.44, p. 467-477, 1956a.

- CRAGG, J.B. The action of climate on the larva, prepupae and pupae of certain blowflies. In: **Proc. International Congress of Zoology**, 1953, Copenhagen, 1956b. p.387-389.
- D'ALMEIDA, J.M.; LOPES, H.S. Sinantropia de dípteros caliptrados (Calliphoridae), no estado do Rio de Janeiro. **Arquivos da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro**, v. 6, p. 31-38, 1983.
- DAJOZ, R. **Ecologia geral**. 4. ed. Petrópolis, Vozes, 1983. 472p.
- DEAR, J.P. A revision of the New World *Chrysomyini* (Diptera: Calliphoridae). **Revista Brasileira de Zoologia**, v.3, p. 109-169, 1985.
- DE JONG, G.D.; CHADWICK, J.W. Decomposition and arthropod succession on exposed rabbit carrion during summer at high altitude in Colorado, USA. **Journal of Medical Entomology**, v.36, p. 833-845, 1999.
- DEL SOLAR, E.; PALOMINO, H. Choice of oviposition sites by *Drosophila pseudoobscura* females among areas with different number of eggs. **Drosophila Information Service**, v.45, p.132, 1970.
- DELPHIA, C.M.; MESCHER, M.C.; DE MORAES, C.M. Induction of plant volatiles by herbivores with different feeding habits and the effects of induced defenses on host-plant selection by thrips. **Journal of Chemical Ecology**, v.33, p. 997-1012, 2007.
- DESHARNAIS, R.A. **Advances in Ecological Research**. Elsevier Academic Press, 2005. 274p.
- DICKE, M.; GROSTAL, P. Chemical detection of nature enemies by arthropods: an ecological perspective. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v.32, p. 1-23, 2001.
- DIDHAM, R.K. *et al.* Insects in fragmented forests: A functional approach. **Trends in ecology and evolution**, v.11, p. 255-260, 1996.
- DOMENICHINI, G. La contaminazione biotica nei formaggi pecorini in stagionatura. Scienza e tecnica lattierocasearia. In: **Giornata di studio su nuovi aspetti della produzione del formaggio fiore sardo**. Sassari, Italy, 1978. p.182-193.
- DOUMBIA, M.; HEMPTINNE, J.L.; DIXON, A.F.G. Assessment of patch quality by ladybirds: role of larval tracks. **Oecologia**, v.113, p. 197-202, 1998.
- EARLY, M.; GOFF, M.L. Arthropod succession patterns in exposed carrion on the island of O'ahu, Hawaiian Islands, USA. **Journal of Medical Entomology**, v.23, p. 520-531, 1986.
- ECHEVERRY, S.F.S. **Behavioral ecology at the insect-plant interface: Oviposition by *Eunica bechina* butterflies on ant-visited plant**. 2007. 60f. Dissertação (Mestrado). Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- EDGERLY, J.S. *et al.* A seasonal shift in egg-laying behaviour in response to cues of future competition in a treehole mosquito. **Journal of Animal Ecology**, v.67, p. 805-818, 1998.

EITAM, A.; BLAUSTEIN, L.; MANGEL, M. Effects of *Anisops sardea* (Hemiptera: Notonectidae) on oviposition habitat selection by mosquitoes and other dipterans and on community structure in artificial pools. **Hydrobiologia**, v.485, p. 183-189, 2002.

el SEROUGI, A.O. A case of urinary myiasis due to *Piophilha casei*. **Journal of the Egyptian Society of Parasitology**, v.21, p. 595-596, 1991.

FAGAN, W.F.; ODELL, G.M. Size-dependent cannibalism in praying mantids: using biomass flux to model size-structured populations. **American Naturalist**, v.147, p. 230-268, 1996.

FARIA, L.D.B. *et al.* Larval predation by *Chrysomya albiceps* on *Cochliomyia macellaria*, *Chrysomya megacephala* and *Chrysomya putoria*. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v.90, p. 149-155, 1999.

FARIA, L.D.B.; GODOY, W.A.C. Prey choice by facultative predator larvae of *Chrysomya albiceps* (Diptera: Calliphoridae). **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v.96, p. 875-878, 2001.

FARIA, L.D.B.; GODOY, W.A.C.; REIS, S.F. Larval predation on different instars in blowfly populations. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v.47, p. 887-894, 2004a.

FARIA, L.D.B.; GODOY, W.A.C.; TRINCA, L.A. Dynamics of handling time and functional response by larvae of *Chrysomya albiceps* (Diptera: Calliphoridae) on different prey species. **Journal of Applied Entomology**, v.128, p. 432-436, 2004b.

FERREIRA, M.J.M. Sinantropia de dípteros muscóides de Curitiba, Paraná. I. Calliphoridae. **Revista Brasileira de Biologia**, v.38, p. 445-454, 1978.

FERREIRA, M.J.M. Sinantropia de Calliphoridae (Diptera) em Goiânia, Goiás. **Revista Brasileira de Biologia**, v.43, p. 199-210, 1983.

FRECHETTE, B. *et al.* Should aphidophagous ladybirds be reluctant to lay eggs in the presence of unsuitable prey? **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v.118, p. 121-127, 2006.

FREITAS, A.V.L.; OLIVEIRA, P.S. Ants as selective agents on herbivore biology: effects on the behaviour of a non-myrmecophilous butterfly. **Journal of Animal Ecology**, v.65, p. 205-210, 1996.

FURLANETTO, S.M.P. *et al.* Microrganismos enteropatogênicos em moscas africanas pertencentes ao gênero *Chrysomya* (Diptera: Calliphoridae) no Brasil. **Revista de Microbiologia**, v.15, p. 170-174, 1984.

GEDEN, C.J.; STINNER, R.E.; AXTELL, R.C. Predation by predators of the housefly in poultry manure: Effects of predator density feeding history, interspecific interference, and field conditions. **Environmental Entomology**, v.17, p.320-329, 1988.

GIÃO, J.Z.; GODOY, W.A.C. Seasonal population dynamics in *Lucilia eximia* (Diptera: Calliphoridae). **Neotropical Entomology**, v.35, p.753-756, 2006.

GIÃO, J.Z.; GODOY, W.A.C. Ovipositional behavior in predator and prey blowflies. **Journal of Insect Behavior**, v.20, p. 77-86, 2007.

GILPIN, M.; HANSKI, I. **Metapopulation dynamics: empirical and theoretical investigations.** Academic Press: London, 1991. 313p.

GIRLING, R.D. *et al.* Behavioural responses of the aphid parasitoid *Diaeretiella rapae* to volatiles from *Arabidopsis thaliana* induced by *Myzus persicae*. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v.120, p.1-9, 2006.

GODOY, W.A.C. *et al.* Larval dispersion in *Chrysomya megacephala*, *Chrysomya putoria* and *Cochliomyia macellaria* (Diptera: Calliphoridae). **Journal of Applied Entomology**, v.119, p. 263-266, 1995.

GODOY, W.A.C.; VON ZUBEN, C.J.; REIS, S.F. Theoretical estimates of consumable food and probability of acquiring food in larvae of *Chrysomya Putoria* (Diptera: Calliphoridae). **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v.91, p. 257-264, 1996.

GODOY, W.A.C. *et al.* The spatial dynamics of native and introduced blowflies (Diptera: Calliphoridae). **Journal of Applied Entomology**, v.121, p. 305-309, 1997.

GODOY, W.A.C. *et al.* Spatio-temporal dynamics and transition from asymptotic equilibrium to bounded oscillations in *Chrysomya albiceps* (Diptera: Calliphoridae). **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v.96, p. 627-634, 2001.

GODOY, W.A.C. Dynamics of blowfly populations. **Functional Ecosystems and Communities**, v.1, p. 129-139, 2007.

GOMES, L.; ZUBEN, C.J.V.; GODOY, W.A.C. A review of post-feeding larval dispersal in blowflies: implications for forensic entomology. **Naturwissenschaften**, v.93, p. 207-215, 2006.

GOMES, L. *et al.* Interação entre fatores visuais e olfativo em localização de recursos pela mosca-varejeira, *Chrysomya megacephala* (Fabricius) (Diptera: Calliphoridae), em condições naturais. **Neotropical Entomology**, v.36, p. 633-639, 2007.

GOODBROD, J.R.; GOFF, M.L. Effects of larval population density on rates of development and interactions between two species of *Chrysomya* (Diptera: Calliphoridae) in laboratory culture. **Journal of Medical Entomology**, v.27, p. 338-343, 1990.

GREENBERG, B. **Flies and disease - ecology, classification and biotic association.** New Jersey: Princeton University Press, 1971.

GREENBERG, B; POVOLNY, D. Bionomics of flies. In: GREENBERG, B. **Flies and disease.** Ecology, classification and biotic associations. Princeton University Press, New Jersey, 1971. p.56-83.

GREENBERG, B. **Flies and disease. Biology and disease transmission.** New Jersey: Princeton University Press, 1973.

GREENBERG, B. Behavior of postfeeding larvae of some Calliphoridae and muscid (Diptera). **Annals of Entomological Society of America**, v.83, p. 1210-1214, 1990.

GRISSELL, E.E.; SCHAUFF, M.E. **A handbook of the families of Nearctic Chalcidoidea (Hymenoptera).** Entomological Society of Washington, 1990. 86p.

GUIMARÃES, J.H.; PRADO, A.P.; LINHARES, A.X. Three newly introduced blowfly species in Southern Brazil (Diptera: Calliphoridae). **Revista Brasileira de Entomologia**, v.22, p. 53-60, 1978.

GUIMARÃES, J.H.; PRADO, A.P.; BURALLI, G.M. Dispersal and distribution of three newly introduced species of *Chrysomya* Robineau-Desvoidy in Brazil (Diptera, Calliphoridae). **Revista Brasileira de Entomologia**, v.23, p. 245-255, 1979.

GUIMARÃES, J.H. Moscas: biologia, ecologia e controle. **Agroquímica Ciba Geigy**, v.21, p. 20-26, 1983.

GUIMARÃES, J.H. Considerações gerais sobre moscas dos gêneros *Chrysomya* no Brasil. **Agroquímica Ciba-Geigy**, v.24, p. 8-12, 1984.

GUIMARÃES, J.H.; PAPAVERO, N. **Myiasis in man and animals in the neotropical region: bibliographic database**. São Paulo: Plêide/ Fapesp, 1999. 308p.

GUREVITCH, J.; SCHEINER, S.M.; FOX, G.A. **The ecology of plants**. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, 2002.

GURNEY, W.S.C.; NISBET, R.M. **Ecological dynamics**. Oxford University Press: New York, USA, 1998. 335p.

HAINES, C. P.; REES, D. P. **A field guide to the types of insects and mites infesting cured fish**. FAO Fisheries, Rome, Italy, 1989.

HALL, R.D. Medico criminal entomology. In: CATTS, E. P.; HASKELL, N. H.(Ed.). **Entomology and Death: a procedural guide**. Joyce's Print Shop: USA, 1990. p.1-8.

HANSKI, I. Biogeography and ecology of carrion flies the Canary Island. **Annales Entomologici Fenici**, v.43, p 101-107, 1977.

HANSKI, I. Coexistence of competitors in patchy environment with and without predation. **Oikos**, v. 37, p. 306-312, 1981.

HANSKI, I. Carrion fly community dynamics: patchiness, seasonality and coexistence. **Ecological Entomology**, v.12, p. 257-266, 1987.

HANSKI. Metapopulation dynamics: does it help to have more of the same? **Trends in Ecology & Evolution**, v. 4, p.113–114, 1989.

HANSKI. Single-species metapopulation dynamics: concepts, models and observations. **Biological Journal of the Linnean Society**, 42: 17-38, 1991.

HANSKI, I. **Metapopulation ecology**. Oxford University Press, Oxford, 1999.

HANSKI, I.; GILPIN, M. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. **Biological Journal of the Linnean Society**, v.42, p. 3-16, 1991.

HANSKI, I.A.; GILPIN, M.E. **Metapopulation biology, ecology genetics and evolution**. Academic Press, San Diego, 1997.

- HARRISON, S.; QUINN J.F. Correlated environments and the persistence of metapopulations. **Oikos**, v. 56, p.293-298, 1989.
- HASTINGS, A.; POWELL, T. Chaos in a three-species food chain. **Ecology**, v.72, p. 896-903, 1991.
- HASTINGS, A. **Population biology**. Springer: New York, 1997.
- HATANO, E. *et al.* Chemical cues mediating aphid location by natural enemies. **European Journal of Entomology**, v.105, p. 797–806, 2008.
- HEGAZI, E.M. *et al.* Factors affecting the bionomics of *Piophilha casei* (L.). **Zeitschrift fuer Angewandte Entomologie**, v.85, p. 327-335, 1978.
- HEMPTINNE, J.L.; DIXON, A.F.G.; COFFIN, J. Attack strategy of ladybird beetles (Coccinellidae): factors shaping their numerical response. **Oecologia**, v.90, p. 238–245, 1992.
- HOLLAND, J.N.; BUCHANAN, A.L.; LOUBEAU, R. Oviposition choice and larval survival of an obligately pollinating granivorous moth. **Evolutionary Ecology Research**, v. 6, p.607–618, 2004.
- HOLLAND, M.D.; HASTINGS, A. Strong effect of dispersal network structure on ecological dynamics. **Nature**, v.456, p. 792-794, 2008. doi:10.1038/nature07395.
- HURD, L.E. *et al.* Cannibalism reverses male-biased sex ratio in adult mantids: female strategy against food limitation? **Oikos**, v.69, p. 193-198, 1994.
- IHAKA, R.; GENTLEMAN, R. R: A language for data analysis and graphics. **Journal of Computational and Graphical Statistics**, v.5, p. 299-314, 1996.
- IKAWA, T.; SUZUKI, Y. Ovipositional experience of the gregarious parasitoid *Apanteles glomeratus* (Hymenoptera: Braconidae) influencing her discrimination of the host larvae *Pieris rapae* crucivora. **Applied Entomology and Zoology**, v.17, p. 119-126, 1982.
- IVES, A.R. The optimal clutch size of insects when many females oviposit per patch. **American Naturalist**, v.133, p. 671-687, 1989.
- IVES, A.R. Aggregation and coexistence in a carrion fly community. **Ecological Monographs**, v.61, p. 75-94, 1991.
- IVES, A.R.; MAY, R.M. Competition within and between species in a patchy environment: relation between microscopic and macroscopic models. **Journal of Theoretical Biology**, v.115, p. 65-92, 1985.
- JAENIKE, J. Environmental modification of oviposition behaviour in *Drosophila*. **American Naturalist**, v.119, p. 784-802, 1982.
- JALLOW, M.F.A.; MATSUMURA, M.; SUZUKI, Y. Oviposition preference and reproductive performance of Japanese in *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae). **Applied Entomology and Zoology**, v.36, p. 419-426, 2001.

KAREIVA, P. Renewing the dialogue between theory and experiments in population ecology. In: ROUGHGARDEN, J.; MAY, R.M.; LEVIN, S.A. (Eds.). **Perspectives in ecological theory**. Princeton, Princeton University Press, 1989.

KNEIDEL, K.A. Competition and disturbance in communities of carrion breeding diptera. **Journal of Animal Ecology**, v.53, p. 849-865, 1984a.

KNEIDEL, K.A. The influence of carcass taxon and size on species composition of carrion-breeding Diptera. **The American Midland Naturalist**, v.111, p. 57-63, 1984b.

KNOLS, B.G.J. *et al.* Mediation of oviposition site selection in the Africa malaria mosquito *Anopheles gambiae* (Diptera: Culicidae) by semiochemicals of microbial origin. **International Journal of Tropical Insect Science**, v. 24, p. 260–265, 2004.

KOSHIO, C. Mating strategies and variable mate guarding behavior of gypsy moth, *Lymantria dispar japonica* L., males (Lepidoptera: Lymantriidae). **Applied Entomology and Zoology**, v.32, p. 273-281, 1997.

KREBS, C.J. *et al.* Impact of food and predators on the snowshoe hare cycle. **Science**, v.269, p. 112-115, 1995.

KRÜGER, R.F.; RIBEIRO, P.B.; CARVALHO, C.J.B. Desenvolvimento de *Ophyra albuquerquei* Lopes (Diptera, Muscidae) em condições de laboratório. **Revista Brasileira de Entomologia**, v.47, p. 643-648, 2003.

LECLERCQ, M. Observation écologiques sur les mouches de nos habitations. **Revue Française d'Entomologie**, v.13, p. 76-79, 1946.

LEGNER, E.F. Temperature, humidity and depth of habitat influencing host destruction and fecundity of muscoid fly parasites. **Entomophaga**, v.22, p. 199-206, 1977.

LEIBOLD, M.A. *et al.* The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. **Ecology Letters**, v.7, p. 601–613, 2004.

LEVINS, R. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. **Bulletin of the Entomological Society of America**, v. 15, p.237–240, 1969.

LEVOT, G.W., BROWN, K.R., SHIPP, E. Larval growth of some calliphorid and sarcophagid Diptera. **Bulletin of Entomological Research**, v.69, p. 469-475, 1979.

LINHARES, A.X. Synanthropy of Calliphoridae and Sarcophagidae (Diptera) in the city of Campinas, São Paulo, Brazil. **Revista Brasileira de Entomologia**, v.25, p. 189-215, 1981.

LINHARES, A.X. The gonotrophic cycle of *Chrysomya megacephala* (Diptera, Calliphoridae) in the laboratory. **Revista Brasileira de Entomologia**, v.32, p. 383-392, 1988.

LIU, D.; GREENBERG, B. Immature stages of some flies of forensic importance. **Annals of the Entomological Society of America**, v.82, p. 80-93, 1989.

- LOMÔNACO, C.; PRADO, A.P. Estrutura comunitária e dinâmica populacional da fauna de dípteros e seus inimigos naturais em granjas avícolas. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, v.23, p.71-80, 1994.
- LOPES, H.S.; LEITE, A.C.R. Morphology of the egg of *Sarcodexia lambens* (Diptera: Sarcophagidae). **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro**, v.84, p. 497-500, 1989.
- MADEIRA, N.G.; SILVEIRA, G.A.R.; PAVAN, C. The occurrence of primary myiasis in cats caused by *Phaenicia eximia* (Diptera: Calliphoridae). **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v.84, p. 341, 1989.
- MAINARDI, M. Gregarious oviposition and pheromones in *Drosophila melanogaster*. **Bolletino di Zoologia**, v.36, p. 101-103, 1968.
- MARKOW, T.A. Effect of light on egg laying rate and mating speed in phototactic strains of *Drosophila*. **Nature**, v.258, p. 712-714, 1975.
- McALPINE, J.F. A revised classification of the Piophilidae, including “Neottiophilidae” and “Thyreophoridae” (Diptera: Schizophora). **Memoirs of the Entomological Society of Canada**, v.103, p. 1-66, 1977.
- McCALL, P.J. Chemoecology of oviposition in insects of medical and veterinary importance. In: HILKER, M.; MEINERS, T. (Eds.). **Chemoecology of Insect Eggs and Egg Deposition**. Blackwell, Berlin, 2002. p.265-290.
- McLAREN, B.E.; PETERSON, R.C. Wolves, moose and tree rings on Isle Royale. **Science**, v.266, p. 1555-1558, 1994.
- MELLO, R.P. Contribuição ao estudo do gênero *Phaenicia* (R.D., 1963) (Diptera, Calliphoridae). **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v.59, p. 259-278, 1961.
- MELLO, R.S.; QUEIROZ, M.M.C.; AGUIAR-COELHO, V.M. Population fluctuations of calliphorid species (Diptera, Calliphoridae) in the Biological Reserve of Tinguá, state of Rio de Janeiro, Brazil. **Iheringia, Série Zoologia**, v.97, p. 481-485, 2007.
- MENDES, J.; LINHARES, A.X. Atratividade por iscas e estágios de desenvolvimento ovariano em várias espécies sinantrópicas de Calliphoridae (Díptera). **Revista Brasileira de Entomologia**, v.37, p. 157-166, 1993.
- MIOKOVIC, B.; ZIVKOVIC, J.; KOZACINSKI, L. Autochthonous Croatian “rotten” cheese. **Veterinarski Arhiv**, v.67, p. 25-32, 1997.
- MORIN, P.J.; LAWLER, S.P.; JOHSON, E.A. Competition between aquatic insects and vertebrates: interaction strength and higher order interactions. **Ecology**, v.69, p. 1401-1409. 1988.
- MUNGA, S. *et al.* Effects of larval competitors and predators on oviposition site selection of *Anopheles gambiae* sensu stricto. **Journal of Medical Entomology**, v.43, p. 221-224, 2006.

- NAKASHIMA, Y., SENOO, N. Avoidance of ladybird trails by an aphid parasitoid *Aphidius ervi*: active period and effects of prior oviposition experience. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v.109, p. 163-166, 2003.
- NANSEN, C.; MEIKLE, W.G.; PHILLIPS, T.W. Ovipositional response of indianmeal moth (Lepidoptera: Pyralidae) to size, quality, and number of food patches. **Annals of the Entomological Society of America**, v.99, p. 253-260, 2006.
- NAVARRO-SILVA, M.A.; MARQUES, F.A.; DUQUE L, J.E. Review of semiochemical that mediate the oviposition of mosquitoes: a possible sustainable tool for the control and monitoring of culicidae. **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 53, p.1-6, 2009.
- NEE, S.; MAY, R.M. Dynamics of metapopulations: habitat destruction and competitive coexistence. **Journal of Animal Ecology**, v.61, p. 37-40, 1992.
- NUORTEVA, P. Synantropy of blowflies (Diptera, Calliphoridae) in Finland. **Annals of Entomology Fennici**, v.29, p.1-49, 1963.
- OLIVEIRA, V.C. *et al.* Dinâmica populacional dos dípteros Calliphoridae na Fundação Rio-Zoo, Rio de Janeiro, RJ, Brasil. **Entomologia y Vectores**, v.6, p. 264-276, 1999.
- OLCKERS, T.; HULLEY, P.E. Facultative predation of house fly larval by larvae of *Ophyra capensis* (Wiedemann) (Diptera: Muscidae). **Journal of Entomology Society of South African**, v.47, p.231-237, 1984.
- OMAR, A.H. Effect of larval population density on the dynamics of growth in *Chrysomya albiceps* (Wiedemann) II-Effect on the variations observed in subsequent development of pupae and adults. **Journal of the Egyptian German Society for Zoology**, v.9, p. 17-29, 1992.
- ONYABE, D.Y.; ROITBERG, B.D. The effect of conspecifics on oviposition site selection and oviposition behavior in *Aedes togoi* (Theobald) (Diptera: Culicidae). **Canadian Entomologist**, v.129, p. 1173-1176, 1997.
- OTTOGALLI, G. **Atlante dei formaggi**. Hoepli, Milano, Italy, 2001.
- PAYNTER, Q.; BRADY, J. Flight responses of tsetse flies (*Glossina*) to octenol and acetone vapour in a wind-tunnel. **Physiological Entomology**, v.18, p. 102-108, 1993.
- PEREZ INIGO, C. Dipterous and Coleopterous pseudoparasites of the human intestine. **Graellsia**, v. 27, p. 161-176, 1971.
- PERIOTO, N.W.; TAVARES, M.T. Chalcidoidea. In: BRANDÃO, C.R.F, CANCELLO, E.M. (Eds.). **Invertebrados terrestres**, vol. V. Biodiversidade do Estado de São Paulo. Síntese do conhecimento ao final do século XX. São Paulo: FAPESP, SP, 1999. p.153-168.
- PETERSEN, M.K.; HUNTER, M.S. Ovipositional preference and larval-early adult performance of two generalist lacewing predators of aphids in pecans. **Biological Control**, v.25, p. 101-109, 2002.
- PETRANKA, J.W.; FAKHOURY, K. Evidence of a chemically mediated avoidance response of ovipositing insects to blue gills and green frog tadpoles. **Copeia**, v.1, p. 234-239, 1991.

- PIANKA, E.R. On r and k selection. **American Naturalist**, v.104, p. 592-597, 1970.
- POLIS, G.A. The evolution and dynamics of intraspecific predation. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v.12, p. 225-251, 1981.
- POLIS, G.A.; MYERS, C.A.; HOLT, R.D. The ecology and evolution of intraguild predation: Potential competitors that eat other. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v.20, p. 297-330, 1989.
- PRADO, A.P.; GUIMARÃES, J.H. Estado atual de dispersão e distribuição do gênero *Chrysomya* Robineau-Desvoidy na região Neotropical (Diptera: Calliphoridae). **Revista Brasileira de Entomologia**, v.26, p. 225-231, 1982.
- PROUT, T.; McCHESNEY, F. Competition among immatures affects their adult fertility: Population dynamics. **The American Naturalist**, v.126, p. 521-558, 1985.
- PUTMAN, R.J. Dynamics of the blow fly, *Calliphora erythrocephala*, within carrion. **Journal of Animal Ecology**, v.46, p. 853-866, 1977.
- QUATTRO, M.J.; WASTI, S.S. Olfactory and oviposition responses of the green bottle fly, *Phaenicia sericata* to a variety of natural baits (Diptera: Calliphoridae). **Revista Brasileira de Biologia**, v.8, p. 115-119, 1978.
- RAY, C.; HASTINGS, A.; COSTANTINO, R.A. Dynamics and persistence of coupled populations: A test of corridor function. In: **Dynamics and persistence of spatially structured populations**: Theoretical and empirical studies. Unpublished Ph. D. thesis. UC Davis, CA, 1998.
- REIGADA, C.; GODOY, W.A.C. Dispersal and Predation Behavior in Larvae of *Chrysomya albiceps* and *Chrysomya megacephala* (Diptera: Calliphoridae). **Journal of Insect Behavior**, v.18, p. 543-555, 2005.
- REIS, S.F. *et al.* Variação em caracteres bionômicos em função de densidade larval em *Chrysomya megacephala* e *Chrysomya putoria* (Diptera: Calliphoridae). **Revista Brasileira de Entomologia**, v.38, p. 33-46, 1994.
- REIS, S.F.; VON ZUBEN, C.J.; GODOY, W.A.C. Larval aggregation for food in experimental population of *Chrysomya putoria* (Wied.) and *Cochliomyia macellaria* (F.) (Dipt. Calliphoridae). **Journal Applied Entomology**, v.123, p.485-489, 1999.
- RENWICK, J.A.A. Chemical ecology of oviposition in phytophagous insects. **Experientia**, v.45, p. 223-228, 1989.
- RENWICK, J.A.A.; CHEW, F. S. Oviposition behavior in lepidoptera. **Annual Review of Entomology**, v.39, p. 377-400, 1994.
- RIBEIRO, P.B. *et al.* Flutuação populacional das espécies de *Ophyra* Robineau-Desvoidy (Diptera, Muscidae, Azeliinae), em Pelotas, RS. **Arquivos do Instituto Biológico**, v.67, p. 205-214, 2000.
- ROITBERG, B.D.; PROKOPY, R.J. Experience required for pheromone recognition by the apple maggot fly. **Nature**, v.292, p. 352-355, 1981.

ROJAS, J.C.; VIRGEN, A.; CRUZ-LÓPEZ, L. Chemical and tactile cues influencing oviposition of a generalist moth, *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). **Environmental Entomology**, v.32, p. 1386-1392, 2003.

ROSA, G.S.; CARVALHO, L.R.; GODOY, W.A.C. Survival rate, body size and food abundance in pure and mixed blowfly cultures. **African Entomology**, v.12, p. 97-105, 2004.

ROSA, G.S. *et al.* The dynamics of intraguild predation in *Chrysomya albiceps* (Diptera: Calliphoridae): Interactions between instars and species under different abundances of food. **Neotropical Entomology**, v.35, p. 775-780, 2006.

ROSENZWEIG, M.L.; MACARTHUR, R.H. Graphical representation and stability conditions of predator-prey interactions. **American Naturalist**, v.102, p. 67-74, 1963.

ROTHSCHILD, M.; SCHOONHOVEN, L.M. Assessment of egg load by *Pieris brassicae* (Lepidoptera: Pieridae). **Nature**, v.266, p. 352-355, 1977.

ROUGHGARDEN, J. **Primer of ecological theory**. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey, 1998.

RŮŽIČKA, Z. Recognition of oviposition-detering allomones by aphidophagous predators (Neuroptera: Chrysopidae, Coleoptera: Coccinellidae). **European Journal of Entomology**, v.94, p. 431-434, 1997.

RŮŽIČKA, Z.; HAVELKA, J. Effects of oviposition-detering pheromone and allomones on *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera: Cecidomyiidae). **European Journal of Entomology**, v.95, p. 211-216, 1998.

RŮŽIČKA, Z.; ZEMEK, R. Effects of conspecific and heterospecific larval tracks on mobility and searching patterns of *Cycloneda limbifer* Say (Coleoptera: Coccinellidae) females. **Arquipélago, Life and Marine Science**, v.5, p. 85-93, 2003.

SADEGHI, H., GILBERT, F. Oviposition preferences of aphidophagous hoverflies. **Ecological Entomology**, v.25, p. 91-100, 2000.

SALEH, M.S.; EL SIBAE, M.M. Urino-genital myiasis due to *P. casei*. **Journal of the Egyptian Society of Parasitology**, v.23, p. 737-739, 1993.

SAVAGE, V.M. *et al.* Effects of body size and temperature on population growth. **The American Naturalist**, v.163, p. 429-441, 2004.

SCHOENLY, K. *et al.* Quantifying statistical uncertainty in succession-based entomological estimates of the postmortem interval in death scene investigations: a simulation study. **American Entomologist**, v.42, p. 106-112, 1996.

SCHOFIELD, S.; BRADY, J. Effects of carbon-dioxide, acetone and 1-octen-3-ol on the flight response of the stable-fly, *Stomoxys calcitrans*, in a wind tunnel. **Physiological Entomology**, v.22, p. 380-386, 1997.

- SCHOLZ, D.; POEHLING, H.M. Oviposition site selection of *Episyrphus balteatus*. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v.94, p. 149–158, 2000.
- SCHOOF, H.F.; MAIL, C.A.; SAVAGE, E.P. Fly production sources in urban communities. **Journal of Economic Entomology**, v.47, p. 245-253, 1954.
- SERRA, H. *et al.* Stochastic dynamics in exotic and native blowflies: an analysis combining laboratory experiments and a two-patch metapopulation model. **Ecological Research**, v.22, p. 686-695, 2007.
- SHAHEIN, A. Effect of intraspecific competition between larvae of *Calliphora erythrocephala* (Meig.) (Calliphoridae, Diptera). **Zeitschrift für Angewandte Zoologie**, v.73, p. 245-248, 1986.
- SHEWELL, G.E. Sarcophagidae. In: McALPINE, J.F. *et al.* (Eds.). **Manual of nearctic Diptera**. Ottawa: Agriculture Canada, 1987. p.1159-1186.
- SHORROCKS, B.; ATKINSON, W.; CHARLESWORTH, P. Competition on a divided and ephemeral resource. **Journal of Animal Ecology**, v.48, p. 899–908, 1979.
- SHORROCKS, B.; ROSEWELL, J.; EDWARDS, K. Competition on a divided and ephemeral resource: Testing the assumptions. II. Association. **Journal of Animal Ecology**, v.59, p. 1003–1017, 1990.
- SIH, A. *et al.* Predation, competition and prey communities: A review of field experiments. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v.16, p. 269-311, 1985.
- SIMMONS, P. The cheese skipper as a pest in cured meats. **Department Bulletin, US Department of Agriculture, Washington, DC**, v.1453, p. 1-55, 1927.
- SINGER, M.C. The definition and measurement of oviposition preference in plant-feeding insects. In: MILLER, J. R.; MILLER, T. A. (Eds.). **Insect-plant interactions**, New York, Springer-Verlag, 1986. p.66-94.
- SKIDMORE, P. **The biology of the Muscidae of the world**. Dordrecht: Junk Publishers, 1985. 550p.
- SMITH, K.G.V. **A manual of forensic entomology**. Oxford, University Printing House, 1986. 205p.
- SOUZA, A.M.; LINHARES, A.X. Diptera and Coleoptera of potential forensic importance in Southeastern Brazil: Relative abundance and seasonality. **Medical and Veterinary Entomology**, v. 11, p. 8-12, 1997.
- SRIVASTAVA, T.; SINGH, B.N. Rhythmicity in oviposition pattern in light and darkness in four Indian species of *Drosophila*. **Biological Research**, v.29, p. 355-360, 1996.
- SRIVASTAVA, T.; SINGH, B.N. Effect of temperature on oviposition in four species of the *melanogaster* group of *Drosophila*. **Revista Brasileira de Biologia**, v.58, p. 491-495, 1998.

- STAV, G.; BLAUSTEIN, L.; MARGALITH, J. Experimental evidence for predation risk sensitive oviposition by a mosquito, *Culiseta longiareolata*. **Ecological Entomology**, v.24, p. 202–207, 1999.
- STEIN, W.; KNOLL, K.H. Zum Auftreten Von *Ophyra aenescens* (Wiedmann) (Dipt.Muscidae) in Deustechland I. Phänologie aufeiner Mülldeponie. **Zeitschrift für Angewandte Zoologie**, v.59, p.433-438, 1972.
- STILING, P.D. **Ecology: Theories and applications**. Prentice Hall, New Jersey, NJ, 1996.
- TAKAMURA, T. Behaviour genetics of choice of oviposition site in *Drosophila melanogaster*. II. Analysis of natural populations. **The Japanese Journal of Genetics**, v.55, p. 91-97, 1980.
- TANTAWI, T.I. *et al.* Arthropod succession on exposed rabbit carrion in Alexandria, Egypt. **Journal of Medical Entomology**, v.33, p. 566-580, 1996.
- TAYLOR, A.J.; MÜLLER, C.B.; GODFRAY, H. C. J. Effect of aphid predators on oviposition behavior of aphid parasitoids. **Journal of Insect Behavior**, v.11, p. 297–302, 1998.
- TEGONI, M.; CAMPANACCI, V.; CABBILLAU, C. Structural aspects of sexual attraction and chemical communication in insects. **Trends in Biochemical Sciences**, v.29, p. 257-264, 2004.
- TILMAN, D., KAREIVA, P. **Spatial ecology: the role of space in population dynamics and interspecific interactions**. Princeton University Press, Princeton, NJ, 1996.
- TODA, M.J.; KIMURA, M.T.; TSUNO, N. Coexistence mechanisms of mycophagous drosophilids on multi-species fungal hosts: Aggregation and resource partitioning. **Journal of Animal Ecology**, v.68, p. 794-803, 1999.
- TORR, S.J. The activation of resting tsetse flies (*Glossina*) in response to visual and olfactory stimuli in the field. **Physiological Entomology**, v.13, p. 315-325, 1988.
- ULLYETT, G.C. Competition for food and allied phenomena in sheep-blowfly population. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London (B)**, v.234, p. 77-174, 1950.
- van der LOUW, S.; van der LINDE, T.C. Insects frequenting decomposing corpses in Central South Africa. **African Entomology**, v.1, p. 265-269, 1993.
- VANCE, R. R. The effect of dispersal on population stability in one-species, discrete-space population growth models. **The American Naturalist**, v.123, v. 230-254, 1984.
- VANHAELLEN, N. *et al.* Oviposition preferences of *Episyrphus balteatus*. **Medical Faculty Landbouww, University Gent**, v.66/2a, p. 269–275, 2001.
- VIANNA, E.E.S. *et al.* Synanthropy of Calliphoridae (Diptera) in Pelotas, Rio Grande do Sul State, Brazil. **Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária**, v.7, p.141-147, 1997.
- VIANNA, E.E.S. *et al.* Abundância e flutuação populacional das espécies de *Chrysomya* (Diptera, Calliphoridae) em Pelotas, Rio Grande do Sul, Brasil. **Iheringia**, v.94, p. 231-234, 2004.

VILELA, E.F.; LÚCIA, M.T.D. **Feromônios de insetos: biologia, química e emprego no manejo de pragas**. Editora Holos, 2001, 206p.

VON ZUBEN, C.J. Comportamento de oviposturas individuais, percentagem de eclosão e peso larval mínimo para pupariação em populações de *Chrysomya megacephala* (F.). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, v.4, p. 525-533, 1998.

VON ZUBEN, C.J.; STANGENHAUS, G.; GODOY, W.A.C. Competição larval em *Chrysomya megacephala* (F.) (Diptera: Calliphoridae): efeitos de diferentes níveis de agregação larval sobre estimativas de peso, fecundidade e investimento reprodutivo. **Revista Brasileira de Biologia**, v.60, p.195-203, 2000.

VON ZUBEN, C.J. Zoologia aplicada: recentes avanços em estudos de entomologia forense. **Entomologia y Vectores**, v.8, p. 173-183, 2001.

VON ZUBEN, C.J.; VON ZUBEN, F.J.; GODOY, W.A.C. Larval competition for patchy resources in *Chrysomya megacephala* (Diptera: Calliphoridae): Implications of the spatial distribution of immatures. **Journal of Applied Entomology**, v.125, p. 537-541, 2001.

WALLIS, D.I. Olfactory stimuli and oviposition in the blowfly, *Phormia regina* Meigen. **Journal of Experimental Biology**, v.39, p. 603-615, 1962.

WALZER, A.; PAULUS, H.F.; SCHAUSBERGER, P. Oviposition behavior of interacting predatory mites: Response to the presence of con-and heterospecific eggs. **Journal of Insect Behavior**, v.19, p. 305-320, 2006.

WELLS, J.D.; GREENBERG, B. Rates of predation by *Chrysomya rufifacies* (Macquart) on *Cochliomyia macellaria* (Fabr.) (Diptera: Calliphoridae) in the laboratory: Effect of predator and prey development. **Pan-Pacific Entomologist**, v.68, p. 12-14, 1992a.

WELLS, J.D.; GREENBERG, B. Laboratory interaction between introduced *Chrysomya rufifacies* and native *Cochliomyia macellaria* (Diptera: Calliphoridae). **Environmental Entomology**, v.21, p. 640-645, 1992b.

WELLS, J.D.; GREENBERG, B. Interaction between *Chrysomya rufifacies* and *Cochliomyia macellaria* (Diptera:Calliphoridae): the possible consequences of an invasion. **Bulletin of Entomological Research**, v.82, p. 133-137, 1992c.

WEST, L.S. **The Housefly, its Natural History, Medical Importance, and Control**. Comstock Publishing Company Ithaca, N.Y., 1951. 584p.

WILLIAMS, H; RICHARDSON, A.M. Life history responses to larval food shortages in four species of necrophagous flies (Diptera: Calliphoridae). **Australian Journal of Ecology**, v.8, p. 257-263, 1983.

WILLIAMS, K.S.; SMITH, K.G.; STEPHEN, F.M. Emergence of 13-year periodical cicadas (Cicadadae: Magicicada): phenology, mortality and predator satiation. **Ecology**, v.74, p. 1143-1182, 1993.

WISE, D.H. **Spiders in ecological webs**. Cambridge University Press, Cambridge: New York, 1993. 328p.

WOGAMAN, D.J.; SEIGER, M.B. Light intensity as a factor in the choice of oviposition site by *Drosophila pseudoobscura* and *Drosophila persimilis*. **Canadian Journal of Genetics and Cytology**, v. 25, p. 370-377, 1983.

YANG, L.H. Periodical cicadas use light for oviposition site selection. **Proceedings of the Royal Society (B)**, v.273, p. 2993-3000, 2006.

ZAR, J. **Biostatistical Analysis**. 2. ed. Illinois, Prentice Hall, 1984. 717p.

ZUMPT, F. **Myiasis in man and animals in the Old World**. London, Butterworths, 1965. 267p.

ZUSKA, J.; LESTOVKA, P. A review of the Czechoslovak species of the Piophilidae with special references to their importance to food industry (Diptera, Acaliptrata). **Acta Entomologica Bohemoslovaca**, v.62, p. 141-157, 1965.