

Força de interações interespecíficas e agregação larval em moscas-varejeiras

PAULA CORRÊA DIAS

WESLEY AUGUSTO CONDE GODOY

(orientador)

Dissertação apresentada ao Curso de Pós-graduação do Instituto de Biociências, Câmpus de Botucatu, UNESP, para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas, Área de concentração: Zoologia.

BOTUCATU – SP.

2011

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
“Júlio de Mesquita Filho”

INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS DE BOTUCATU

**Força de interações interespecíficas e agregação larval em
moscas-varejeiras**

PAULA CORRÊA DIAS

WESLEY AUGUSTO CONDE GODOY
(orientador)

Dissertação apresentada ao Curso de Pós-graduação do Instituto de Biociências, Câmpus de Botucatu, UNESP, para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas, Área de concentração: Zoologia.

BOTUCATU – SP.
2011

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO DE AQUIS. E TRAT. DA INFORMAÇÃO
DIVISÃO TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CAMPUS DE BOTUCATU - UNESP
BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: ROSEMEIRE APARECIDA VICENTE

Dias, Paula Corrêa.

Força de interações interespecíficas em moscas varejeiras: densidade e espaço /
Paula Corrêa Dias - Botucatu, 2011

Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual Paulista, Instituto de
Biociências de Botucatu, 2011

Orientador: Wesley Augusto Conde Godoy

Capes: 20400004

1. Entomologia. 2. *Chrysomya albiceps*.

Palavras-chave: Dípteros califorídeos; Entomologia; Predação intraguilda.

" Sonhe com o que você quiser.
Vá para onde você queira ir.
Seja o que você quer ser.
Porque você possui apenas uma vida!
E nela só temos uma chance de fazer aquilo que queremos.
Tenha felicidade bastante para fazê-la doce.
Dificuldades para fazê-la forte.
Tristeza para fazê-la humana.
E esperança suficiente para fazê-la feliz."

Clarice Lispector

Dedico essa dissertação de mestrado aos meus pais **Geraldo e Maria**, e irmãos **Marcos e Angélica**, por todo o amor e paciência, companheirismo e incentivo; que me permitiram sonhar e fizeram parte disto.

“ O momento que vivo agora é fascinante e só existe porque vocês se doaram em silêncio e aceitaram viver comigo o meu sonho. Presentearam-me com a riqueza do estudo e fizeram de mim não apenas profissional, mas sobretudo ser humano. A vocês, que num prelúdio de anos me fizeram vida e me ensinaram a vivê-la com dignidade, não bastam palavras para expressar meu mais sincero agradecimento. Portanto ofereço o sorriso que trago agora em minha face, fruto da esperança, da luta e da crença que vocês fizeram brotar em mim a partir de cada gesto de carinho e apoio. Queridos pais, a emoção me cala, ficando a certeza de que hoje lhes ofereço essa vitória.”

AGRADECIMENTOS

Agradeço a **Deus** pelo seu tão grande amor, pelos momentos que nos envolve com Sua presença e espírito e, por que não, pelos problemas e aflições que me concedeu para edificar o caráter.

Ao meu orientador **Wesley A. C. Godoy**, pelo enorme apoio, amizade, confiança, ensinamentos científicos e exemplo pessoal e profissional.

“ Ensinar é acreditar que se pode contribuir para a formação de um caráter, é compartilhar de sua própria existência. À você, meu mestre, que me guiou para além das teorias e técnicas, que me deu a consciência do valor da nossa profissão, alertando-me sobre as responsabilidades, mostrando-me que sempre há algo mais para se aprender a cada dia, o meu muito obrigada!”

Aos queridos amigos e colegas do laboratório de Ecologia populacional de insetos da UNESP-Botucatu, especialmente **Juliana** e **Carolina**, pela amizade, companheirismo, conselhos, ajuda e paciência. Obrigada pela nossa convivência tão maravilhosa!

Ao meu namorado **Marcel**, pelo amor e pelas palavras de afeto, incentivo e apoio que me ajudaram a transpor os momentos difíceis. Pelas horas em que, juntos, compartilhamos alegrias, sorrisos e mesmo pelos momentos em que não pudemos nos encontrar. Pelos votos de confiança em mim depositados, que me fizeram crescer e não desistir no meio do caminho.

Aos ilustres membros da banca de qualificação Prof. Dr. **Paulo Eduardo Martins Ribolla** (Departamento de Parasitologia – UNESP) e Prof. Dr. **Marcos Gomes Nogueira** (Departamento de Zoologia – UNESP).

Aos ilustres membros da banca de defesa de dissertação Dr^a. **Carolina Reigada** (Departamento de Física da Matéria Condensada – UNICAMP) e Prof. Dr^a. **Patrícia Jaqueline Thyssen** (Departamento de Biologia Animal – UNICAMP); e ilustres suplentes Prof. Dr. **Paulo Eduardo Martins Ribola**, Prof. Dr. **Arício Xavier Linhares** (Departamento de Biologia Animal – UNICAMP), Prof. Dr. **Alessandro F. Talamini do Amarante** (Departamento de Parasitologia – UNESP), Prof. Dr^a. **Lucia Helena**

O'Dwyer de Oliveira (Departamento de Parasitologia – UNESP), Prof. Dr.^a **Luciene Maura Mascarini Serra** (Departamento de Parasitologia – UNESP), Prof. Dr. **Newton Goulart Madeira** (Departamento de Parasitologia – UNESP), e Prof. Dr.^a **Cláudia Pio Ferreira** (Departamento de Bioestatística – UNESP).

Aos funcionários e corpo docente do Departamento de Parasitologia do Instituto de Biociências de Botucatu.

Ao programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas – Zoologia e todos os seus funcionários.

Aos animais de laboratório que participaram desse trabalho e de outros trabalhos científicos proporcionando o aprimoramento dos conhecimentos científicos e crescimento moral da sociedade.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), pela bolsa de estudos concedida para a realização deste trabalho (Processo nº 2008/56537-4).

Aos Amigos, presentes e distantes, pelas conversas e risadas, companheirismo, apoio e paciência: Laís, Bruno, Janaína e Adriano, Patrícia e Alex, Família Sartoreli, Rafael, Nelci, Robson, Flávia e Danilo

“Como poderia chegar ao fim dos desafios, se não estivessem ao meu lado? Como poderia ser uma pessoa melhor, se não houvesse alguém a me ajudar a todo instante? A certeza de poder chorar sabendo que alguém enxugará minhas lágrimas e mesmo rir tendo a certeza de que compartilhará esse momento comigo. Sem dúvida sei que são alguns dos meus alicerces nesta árdua jornada. A amizade é o alimento da alma, pois é o amor que não avassala, não destrói, não perturba, somente engrandece. É um sentimento puro e nobre que não cede mesmo ao mais forte dos abalos. E, neste momento, gostaria de compartilhar com vocês, meus Amigos, a alegria que sinto em saber que são as coisas simples da vida que me enchem o espírito com infinita vontade de viver e ser cada dia melhor, da forma como vocês me mostraram a cada oportunidade em que estivemos juntos.”

Enfim, a todos que de alguma forma contribuíram pra que eu chegasse até aqui.

“A todos aqueles que estiveram comigo, nos dias mais anônimos, nas horas mais simples, a todos os pequenos gestos, as pequenas atenções; a todos que contribuíram para a construção desta vitória, o meu carinho, reconhecimento e gratidão.”

ÍNDICE GERAL

Resumo.....	12
Abstract.....	13
1. Introdução.....	14
2. Objetivos gerais e específicos.....	19
3. Materiais e Métodos.....	19
3.1 Análise estatística.....	21
4. Resultados e Discussão.....	22
4.1 Resultados após 2 horas de observação.....	22
4.1a. Experimentos sem escolha de presas (SEM ESCOLHA).....	22
4.1b. Experimentos com opção de escolha entre duas presas (DUPLA ESCOLHA).....	25
4.1c. Experimentos com opção de escolha entre três presas (TRIPLA ESCOLHA).....	29
4.2 Resultados após 24 horas de observação.....	30
4.1a. Experimentos sem escolha de presas (SEM ESCOLHA)	30
4.1b. Experimentos com opção de escolha entre duas presas (DUPLA ESCOLHA).....	34
4.1c. Experimentos com opção de escolha entre três presas (TRIPLA ESCOLHA).....	40
5. Conclusões gerais.....	43
6. Referências bibliográficas.....	44

ÍNDICE DE TABELAS

Tabela 1. Porcentagem de predação de <i>C. albiceps</i> sobre <i>C. albiceps</i> (ALB), <i>C. megacephala</i> (MEGA), <i>C. putoria</i> (PUT) e <i>C. macellaria</i> (MAC) em diferentes densidades e disponibilidade de espaço.....	23
Tabela 2. Porcentagem de predação de <i>C. albiceps</i> sobre <i>C. megacephala</i> (MEGA) e <i>C. putoria</i> (PUT) em diferentes densidades e disponibilidade de espaço.....	26
Tabela 3. Porcentagem de predação de <i>C. albiceps</i> sobre <i>C. megacephala</i> (MEGA) e <i>C. macellaria</i> (MAC) em diferentes densidades e disponibilidade de espaço.....	27
Tabela 4. Comparação entre o número médio de larvas de <i>C. megacephala</i> (MEGA) e <i>C. macellaria</i> (MAC) predadas considerando as diferentes densidades.....	28
Tabela 5. Porcentagem de predação de <i>C. albiceps</i> sobre <i>C. macellaria</i> (MAC) e <i>C. putoria</i> (PUT) em diferentes densidades e disponibilidade de espaço.....	29
Tabela 6. Porcentagem de predação de <i>C. albiceps</i> sobre <i>C. macellaria</i> (MAC) e <i>C. putoria</i> (PUT) em diferentes densidades e disponibilidade de espaço.....	30
Tabela 7. Porcentagem de predação de <i>C. albiceps</i> sobre <i>C. albiceps</i> (ALB), <i>C. megacephala</i> (MEGA), <i>C. putoria</i> (PUT) e <i>C. macellaria</i> em diferentes densidades e disponibilidade de espaço.....	31
Tabela 8. Comparação entre o número médio de larvas predas de <i>C. albiceps</i> (ALB), <i>C. megacephala</i> (MEGA), <i>C. putoria</i> (PUT) e <i>C. macellaria</i> (MAC) predadas considerando a disponibilidade de espaço.....	32
Tabela 9. Comparação entre o número médio de larvas de <i>C. albiceps</i> , <i>C. megacephala</i> (MEGA), <i>C. putoria</i> (PUT) e <i>C. macellaria</i> (MAC) predadas considerando as diferentes densidades.....	33
Tabela 10. Porcentagem de predação de <i>C. albiceps</i> sobre <i>C. megacephala</i> (MEGA) e <i>C. putoria</i> (PUT) em diferentes densidades e disponibilidade de espaço.....	35

Tabela 11. Comparação entre o número médio de larvas de <i>C. megacephala</i> (MEGA) e <i>C. putoria</i> (PUT) predadas considerando as diferentes disponibilidades de espaço.....	36
Tabela 12. Comparação entre o número médio de larvas de <i>C. megacephala</i> (MEGA) e <i>C. putoria</i> (PUT) predadas considerando as diferentes densidades.....	36
Tabela 13. Porcentagem de predação de <i>C. albiceps</i> sobre <i>C. megacephala</i> (MEGA) e <i>C. macellaria</i> (MAC) em diferentes densidades e disponibilidade de espaço.....	37
Tabela 14. Comparação entre o número médio de larvas de <i>C. megacephala</i> (MEGA) e <i>C. macellaria</i> (MAC) predadas considerando as diferentes disponibilidade de espaço.....	38
Tabela 15. Porcentagem de predação de <i>C. albiceps</i> sobre <i>C. macellaria</i> (MAC) e <i>C. putoria</i> (PUT) em diferentes densidades e disponibilidade de espaço.....	39
Tabela 16. Comparação entre o número médio de larvas de <i>C. macellaria</i> (MAC) e <i>C. putoria</i> (PUT) predadas considerando as diferentes densidades.....	40
Tabela 17. Porcentagem de predação de <i>C. albiceps</i> sobre <i>C. megacephala</i> (MEGA), <i>C. putoria</i> (PUT) e <i>C. macellaria</i> (MAC) em diferentes densidades e disponibilidade de espaço.....	41
Tabela 18. Comparação entre o número médio de larvas de <i>C. macellaria</i> (MAC), <i>C. megacephala</i> (MEGA) e <i>C. putoria</i> (PUT) predadas considerando as diferentes densidades e disponibilidades de espaço.....	42

FORÇA DE INTERAÇÕES INTERESPECÍFICAS E AGREGAÇÃO LARVAL EM MOSCAS- VAREJEIRAS

RESUMO

A Entomologia Forense é uma área das ciências forenses, que usa informações sobre a biologia e a ecologia de insetos, principalmente dípteros necrófagos, para estimar o Intervalo Pós-morte (IPM). É possível estimar o IPM através do tempo de desenvolvimento da espécie de mosca encontrada em um corpo e identificação correta da espécie, considerando algumas variações abióticas e também outros fatores, sobretudo os de natureza ecológica como a densidade larval e as interações interespecíficas que podem interferir no tempo de desenvolvimento, tamanho, peso das espécies relacionadas, além da própria ocorrência e abundância de espécies.

Alterações na composição faunística dos grupos taxonômicos pertencentes ao guilda vem ocorrendo no Brasil em função da introdução de espécies exóticas do gênero *Chrysomya*, produzindo o deslocamento da espécie nativa *Cochliomyia macellaria* possivelmente devido às interações com as espécies exóticas. Tais alterações são fenômenos importantes para a base de dados na entomologia forense.

O presente estudo teve como objetivo investigar se diferentes espécies de presas intraguilda influenciam a força de interações entre predador e presa, considerando diferenças no espaço, no tempo de contato entre presas e predadoras e também na densidade total de indivíduos. Para a realização do estudo larvas de terceiro estágio de *Chrysomya albiceps*, *C. megacephala*, *C. putoria* e *Cochliomyia macellaria* (Díptera: Calliphoridae), foram confinadas em recipientes plásticos de tamanhos diferentes, em diferentes combinações e densidades. O instante da predação das larvas de *C. megacephala*, *C. putoria* e *C. macellaria* pelas larvas predadoras intraguilda de *C. albiceps*, foi observado durante 2 horas, a cada 15 minutos, e também após 24 horas do

início do experimento. A influência do fator espaço sobre a predação por *C. albiceps*, foi muito mais pronunciada após 24 horas, evidenciando a importância do tempo para o estudo. Os fatores espaço, densidade e espécie de presa produziram resultados similares aos estudos prévios no que diz respeito à escolha de presas, mantendo *C. macellaria* como a presa mais atacada por *C. albiceps*, seguida de *C. putoria*. De maneira geral pode-se concluir que as alterações encontradas na predação são oriundas de efeitos combinados entre os fatores e que a ação isolada de cada fator sobre o comportamento predatório somente ocorre sob circunstâncias específicas.

Palavras-chave: Dinâmica populacional, agregação larval, predação intraguilda, Calliphoridae, taxa de encontro.

ABSTRACT

The Forensic entomology is an area of forensic science which uses information on the biology and ecology of insects, mainly necrophagous flies, to estimate the postmortem interval (PMI). It is possible to estimate the PMI through the development time of the fly species found in a body and correct identification of species, considering some abiotic variations and also other factors, particularly those concerning ecology and larval density and interspecific interactions that can interfere with development time, size, weight of related species, besides the occurrence and abundance of species.

Changes in faunal composition of the taxa belonging to the guild has been occurring in Brazil due to the introduction of exotic species of the genus *Chrysomya*, producing the displacement of the native *Cochliomyia macellaria* possibly due to interactions with exotic species. Such changes are important phenomena for the database in forensic entomology.

The current study aimed to investigate if different intraguild prey species influence the interaction strength between predator and prey, considering differences in space, time of contact between prey and predator and total density of individuals. In order to perform the study, third instar larvae of *Chrysomya albiceps*, *C. megacephala*, *C. putoria* and *Cochliomyia macellaria* were confined in plastic recipients with different sizes, in different combinations and densities. Larval predation was observed every 15 minutes, during 2 h and also after 24h. The influence of the factors on the predation by *C. albiceps*, mainly influence of space, was much more visible after 24 h than after 2 h. This result makes evident the importance of the time for the study. The factors space, density and species produced similar results to the previous studies with respect to prey choice, maintaining *C. macellaria* as the most attacked prey by *C. albiceps*, followed by *C. putoria*. In general, we conclude that changes found in the

predation are originary from effects combined among the factors and the isolated action of each factor on the predatory behavior of *C. albiceps* occurs only under specific circumstances.

Key-words: Population dynamics, larval aggregation, intraguild predation, *Chrysomya albiceps*, encounter rate.

1. INTRODUÇÃO

A Entomologia Forense é uma área das ciências forenses, que usa informações sobre a biologia e a ecologia de insetos, principalmente dípteros necrófagos, para estimar o Intervalo Pós-morte (IPM), bem como para investigar outros aspectos legais, tais como o deslocamento de um corpo e associações com utilização de drogas (Nuorteva, 1977; Wells e Kurahashi, 1994; Catts e Goff, 1992; Von Zuben et al., 1996).

É possível estimar o IPM através do tempo de desenvolvimento da espécie de mosca encontrada em um corpo e identificação correta da espécie, considerando as variações abióticas como velocidade do vento, umidade relativa, variação de temperatura, cobertura do corpo (roupas), presença de substâncias ingeridas ou sobre o corpo (combustíveis, lubrificantes ou tintas) (Erzinçlioglu, 1983; Smith, 1986, Norris, 1965; Monteiro-Filho & Penereiro, 1987). Outros fatores, sobretudo os de natureza ecológica como a densidade larval e as interações interespecíficas também devem ser considerados por interferir no tempo de desenvolvimento, tamanho, peso das espécies relacionadas, além da própria ocorrência e abundância de espécies (Ulyett, 1950; Smith e Wall, 1997; Grassberger et al. 2003).

A fauna de dípteros necrófagos pode diferir significativamente entre as áreas geográficas, de acordo com características climáticas e físicas de cada região (Moura et al. 1997; Souza e Linhares 1997; Carvalho et al. 2004). No Brasil, a composição faunística dos grupos taxonômicos pertencentes ao guilda, vem sofrendo alterações significativas nas últimas décadas, em função da introdução de espécies exóticas do gênero *Chrysomya* (Robineau - Desvoidy) (Guimarães et al., 1978, 1979; Baumgartner e Greenberg, 1984; Laurence, 1986; Wells, 1991). As espécies *Chrysomya megacephala* (Fabricius), *C. putoria* (Wiedemann) e *C. albiceps* (Wiedemann) foram introduzidas no Brasil por volta de 1975, com a vinda de refugiados de Angola e

Moçambique (Guimarães et al. 1978, 1979). A introdução e rápida dispersão destas espécies pelas Américas têm produzido o deslocamento da espécie nativa *Cochliomyia macellaria* (Fabricius) (Baumgartner e Greenberg, 1984; Prado e Guimarães, 1982; Silva et al. 2003; Wells e Greenberg, 1992).

Alguns estudos têm mostrado que a principal causa do deslocamento deve estar ligada às interações com as espécies exóticas (Wells e Greenberg, 1992a, 1992b, 1992c; Faria et al., 1999; Gião e Godoy, 2007), tais como competição interespecífica entre espécies nativas e exóticas, e a predação intraguildd de *C. albiceps* e *C. rufifacies* (Macquart), espécie introduzida nas Américas, mas ainda não encontrada no Brasil (Wells e Greenberg, 1992a, 1992b, 1992c; Faria et al., 1999). Alterações na fauna necrófaga são fenômenos importantes para a base de dados na entomologia forense, visto que a presença destes organismos nos corpos é altamente influenciada pelas interações interespecíficas (Grassberger et al. 2003).

Os dípteros ocupam lugar de destaque entre os insetos por serem vetores mecânicos de enfermidades causadas por diferentes patógenos, por causarem miíase em humanos e seus animais domésticos (Zumpt 1965; Guimarães e Papavero, 1999). A biologia delas é caracterizada por duas fases do ciclo de vida, muito importantes para o sucesso dos adultos. A primeira, imatura, é a mais importante do ponto de vista ecológico, visto que nela o organismo obtém os recursos alimentares para o seu completo desenvolvimento (Godoy et al., 1995). Durante esta primeira fase, os ovos são deixados em grandes quantidades no substrato, onde as larvas que eclodiram podem vivenciar forte competição intra e interespecífica no momento em que elas necessitam adquirir uma quantidade mínima de alimento para empupar com sucesso (Levot et al., 1979; Kneidel, 1984; Reis et al., 1999).

Na segunda fase, as larvas que já atingiram o peso mínimo para o processo de pupariação, denominado estágio de pré-pupa, começam a dispersar pelo substrato em busca de locais apropriados para se enterrar e empupar (Levot et al., 1979; Greenberg, 1990; Godoy et al., 1995, 1996b). Esta fase é importante porque as larvas podem sofrer predação e estresse físico, como por exemplo dissecação (Legner, 1977; Peschke et al., 1987). Os adultos são responsáveis pela produção da prole, porém refletem o período vivenciado na fase larval (Godoy et al. 1995).

Parte dos recursos alimentares explorados por moscas-varejeiras são de natureza efêmera, tais como carcaças em decomposição e fezes (Kamal, 1958; Putman, 1977; Hanski, 1987b), fornecendo alimento para as espécies apenas durante uma única geração (De Jong, 1979; Ives e May, 1985; Turchin, 1998; Godoy et al. 2001), levando o sistema à escassez alimentar (Kneidel, 1984), desencadeando muitas vezes processos interativos intra ou interespecíficos (Hanski, 1987; Rosewell et al., 1990; Ives, 1988,1991). Durante esta fase, competição, canibalismo e predação podem ocorrer naturalmente, com implicações para a fase adulta das espécies, tanto no que diz respeito à bionomia, como no tocante à dinâmica populacional (Faria et al. 1999; Reis et al. 1999; Faria et al. 2004). Para *Chrysomya albiceps*, as interações durante a fase larval incluem a predação intraguilda, caracterizada pelo hábito predatório entre competidores (Wells e Greenberg, 1992 a; Faria et al. 1999; Rosa et al. 2006).

Chrysomya albiceps é uma espécie predadora facultativa de outras larvas de dípteros (Fuller, 1934; Coe, 1978; Gagné, 1981; Erzinçlioglu e Whitcombe, 1983) e este hábito tem importante influência sobre comunidades onde há redução no tamanho populacional de espécies nativas (Hanski, 1977; Wells e Greenberg, 1992a-c; Goodbrood e Goof, 1990). A predação intraguilda em *C. albiceps* vem sendo regularmente investigada em laboratório com experimentos enfatizando preferência por

presas, resposta funcional e forrageio ótimo (Faria et al., 1999, 2001, 2004, 2007). Os resultados encontrados nos estudos sugerem que a predadora intraguilda *C. albiceps* exibe maiores taxas de ataque sobre larvas de *C. macellaria* do que de outras espécies, com resposta funcional caracterizada pelo tipo II, onde a taxa de consumo de presas aumenta com o aumento da densidade de presas seguindo um padrão assintótico, com saturação nas densidades mais altas (Faria et al., 1999, 2001, 2004, 2007). Faria et al. (2004b) sugerem que a preferência por determinados tipos de presa pode estar relacionada às diferentes características individuais de cada espécie de presa, incluindo componentes físico-químicos capazes de tornar a larva mais ativa ou lenta em termos defensivos ou ainda pela densidade disponível.

As interações interespecíficas são caracterizadas por diferentes forças sobre as espécies que interagem nas diversas comunidades (McCann et al. 1998). A força da interação estima a magnitude do efeito de uma espécie sobre a outra (Laska e Wootton, 1998). Usualmente, em sistemas predador - presa, hospedeiro - patógeno, competidores e hospedeiro – parasitóide, a força da interação é dada pela chance de encontro entre os participantes do sistema (McCann et al. 1998). Sistemas ecológicos em que os organismos interagem intensamente são geralmente aqueles em que a taxa de encontro entre os indivíduos é alta (McCann et al. 1998). Sistemas fechados, como por exemplo, os substratos discretos - carcaça, fezes e frutos em decomposição – que somente são capazes de manter uma única geração, limitam a mobilidade dos indivíduos, tornando a taxa de encontro maior que em sistemas abertos (Reis et al. 1999; Rosa et al. 2004).

Moscas-varejeiras compõem grupos taxonômicos com a característica de sistemas fechados, já que durante a fase imatura as larvas permanecem em substratos efêmeros e discretos (Godoy, 2007). Além disso, algumas espécies de moscas varejeiras, tais como as espécies aqui estudadas, *C. putoria*, *C. megacephala*, *C. albiceps*

e *C. macellaria*, também possuem necessidades nutricionais e comportamento alimentar semelhantes, servindo como modelos de sistemas adequados para investigações sobre competição larval (Guimarães et al., 1979; Baumgartner e Greenberg, 1984).

Em decorrência disso, as larvas de moscas-varejeiras exploram os recursos alimentares com diferentes níveis de agregação espacial, dependendo de diversos fatores, tais como: tamanho da carcaça, presença de predadores e/ou competidores e densidade intra e interespecífica (Von Zuben et al., 2000). A agregação larval influencia significativamente o desempenho e a dinâmica populacional de moscas-varejeiras, seja alterando a fecundidade média e investimento reprodutivo, ou agindo sobre o peso corpóreo do indivíduo (Reis et al., 1999; Von Zuben et al., 2000). De acordo com Ives (1991), a agregação age como um mecanismo promotor da coexistência, alterando as taxas de competição intra e interespecífica.

Apesar dos estudos realizados demonstrarem a relação entre a agregação e a dinâmica intra e interespecífica, nenhum trabalho foi realizado para analisar possíveis relações entre predação intraguilda e espaço. Além disso, os estudos desenvolvidos para avaliar interações interespecíficas não têm examinado a influência de diferentes espécies, aumento de densidade de presas e tempo de contato entre presas e predadoras sobre a dinâmica de predação em *C. albiceps*.

2. OBJETIVOS GERAIS E ESPECÍFICOS

O objetivo geral deste estudo foi investigar se diferentes espécies de presas e diferentes densidades de presas influenciam a força de interações entre presas e predador intra - guilda, considerando diferenças no tamanho do agregado larval durante o comportamento predatório. Assim, os objetivos específicos do estudo foram:

1. Comparar a força de interação entre larvas predadoras e presas, considerando diferentes espécies e abundância de presas oferecidas
2. Avaliar a influência da agregação larval por meio de análise comparativa entre distintos ambientes com diferentes disponibilidades de espaço para encontros entre predadoras e presas

3. MATERIAIS E MÉTODOS

A criação em laboratório das espécies *Chrysomya albiceps*, *C. putoria*, *C. megacephala* e *C. macellaria* foi estabelecida a partir de espécimes coletados no Campus da Universidade Estadual Paulista, Botucatu, São Paulo, Brasil. As moscas-varejeiras adultas foram mantidas sob temperatura de 25°C, em gaiolas cobertas com nylon (30 x 30 x 30 cm), e tendo acesso a água e açúcar *ad libitum*. Fígado bovino fresco foi oferecido como substrato para estimular a oviposição.

As larvas recém eclodidas foram criadas em dieta oligídica, conforme proposição de Leal et al. (1982), acrescida de coração de frango, até atingirem o terceiro estágio larval.

A determinação do estágio larval foi realizada através de caracteres morfológicos utilizados para identificar os diversos estágios de desenvolvimento em moscas (Queiroz et al, 1985).

Após a determinação do estágio larval, todas as larvas utilizadas no experimento foram pesadas em balança analítica, padronizando o tamanho das larvas presas e predadoras (0,005 g) que seriam utilizadas, evitando assim uma possível preferência da predadora por larvas menores, o que poderia influenciar nas estimativas dos índices de predação.

Nesse estágio as larvas foram colocadas em recipientes plásticos sob diferentes combinações para estimativa dos índices de predação. Dois tratamentos foram propostos de acordo com os diferentes tamanhos dos recipientes plásticos: pequeno (6 x 5 cm) e grande (12 x 9,5 cm), simulando assim diferentes situações para intensidade de encontros entre predador e presa.

A predação foi avaliada em duas densidades (30 e 60 indivíduos) separadamente, em experimentos sem opções de escolha de presas (SEM ESCOLHA), experimentos com duas opções de escolha (DUPLA ESCOLHA) e experimentos com três opções de escolha (TRIPLA ESCOLHA). Nos experimentos sem opção de escolha, no tratamento com densidade total de 30 larvas, o número total de presas foi de 24 larvas para 6 larvas predadoras; no tratamento com densidade total de 60 larvas o número total de presas foi de 48 larvas para 12 predadoras. Deste modo foi possível avaliar a influência da abundância de presas e predadores sobre o comportamento predatório de *C. albiceps*.

Para os experimentos com dupla escolha na densidade total de 30 larvas, 6 larvas de *C. albiceps* (predadora) foram confinadas com 12 larvas de *C. megacephala* e 12 de *C. putoria*. O mesmo procedimento foi adotado para os experimentos com dupla

escolha para as outras combinações de duas presas, *C. macellaria* e *C. putoria* e *C. megacephala* e *C. macellaria*. No tratamento com densidade total de 60 larvas, os experimentos com dupla escolha seguiram as seguintes proporções entre predadoras e presas: 12 larvas de *C. albiceps* foram confinadas com: 24 larvas de *C. megacephala* e 24 de *C. putoria*; 24 larvas de *C. megacephala* e 24 larvas de *C. macellaria*; e 24 larvas de *C. putoria* e 24 larvas de *C. macellaria*.

Nos experimentos com tripla escolha, na densidade total de 30 larvas, 6 larvas de *C. albiceps* foram confinadas com 8 larvas de cada espécie de presa, ou seja, *C. putoria*, *C. megacephala* e *C. macellaria*; na densidade total de 60 larvas, 12 larvas de *C. albiceps* foram confinadas com 16 larvas de cada espécie de presa mencionada. Para todos os experimentos foram feitas 10 réplicas.

As larvas foram continuamente observadas por duas horas e o instante da predação sobre larvas de *C. macellaria*, *C. putoria* e *C. megacephala* por *C. albiceps* foi registrado. Após esse período, as larvas foram mantidas sob as mesmas condições e o número de larvas predadas foi registrado também após vinte e quatro horas, para posterior comparação. Tal como observado por Wells e Greenberg (1992a), o comportamento predatório foi considerado bem sucedido quando a larva predadora *C. albiceps* capturou, circundou e perfurou sua presa com seu aparato bucal até a morte.

3.1 ANÁLISE ESTATÍSTICA

Para a análise dos resultados obtidos, os números de larvas predadas e não predadas foi comparado entre os tratamentos, seguida de análise de variância. Para a análise foram consideradas como variáveis explicatórias a densidade de presas, o tamanho da área de confinamento (espaço) e a espécie da presa. As interações não significativas foram excluídas. Assim, as tabelas apresentadas são somente aquelas em

que os efeitos dos fatores foram significantes. Após a padronização das variáveis, os resultados foram comparados pelo teste t.

Considerando que um dos fatores analisados foi a disponibilidade de espaço para presas e predadores, o que pode resultar em diferentes taxas de encontro entre predador e presa, testes de distribuição de probabilidade foram aplicados visando analisar frequências observadas. Os testes foram aplicados em razão da natureza binomial dos dados, do ponto de vista estatístico seguindo a família binomial, que caracteriza binômios representativos de ação categórica e seu reverso. Neste estudo especificamente foi analisada a ação predatória das larvas de *C. albiceps* sobre outras espécies. Assim, a resposta à ação predatória pode ser binomialmente analisada por indivíduos predados ou não predados. Os testes estatísticos foram realizados empregando os módulos GLM do programa R (R Development Core Team 2006).

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

Os resultados obtidos são apresentados a seguir, respeitando-se os dois intervalos de observação (2 e 24 horas), e dentro destes intervalos cada tratamento está disposto separadamente: SEM ESCOLHA, DUPLA ESCOLHA e TRIPLA ESCOLHA.

4.1. DUAS HORAS DE OBSERVAÇÃO

4.1.1. EXPERIMENTOS SEM ESCOLHA DE PRESAS (SEM ESCOLHA)

A análise geral dos resultados da predação de *C. albiceps* sobre *C. megacephala*, *C. putoria* e *C. macellaria* para experimentos sem escolha, sugere que o número de larvas predadas é influenciado somente pelo confinamento da espécie de presa com a

predadora ($P = 0.0005092$; $\chi^2 = 12.082$). A densidade de predadoras ($P = 0.5323$; $\chi^2 = 0.39005$) e o espaço ($P = 0.4218$; $\chi^2 = 0.6451$) não tiveram efeito significativo sobre a taxa de predação. Examinando-se a **Tabela 1** é possível verificar a nítida preferência de *C. albiceps* por *C. macellaria*, corroborando os resultados já encontrados por Faria et al. (1999). Na ausência de *C. macellaria*, *C. putoria* é a espécie mais vulnerável ao ataque de *C. albiceps*, resultado também encontrado em estudo prévio (Faria e Godoy, 2001). Portanto, conclui-se que mesmo considerando outros fatores, como densidade e espaço, o padrão de escolha de presas para o confinamento entre espécies não muda.

Tabela 1. Porcentagem de predação de *C. albiceps* sobre *C. albiceps*, *C. megacephala*, *C. putoria* e *C. macellaria* em diferentes densidades e disponibilidade de espaço.

SEM ESCOLHA (2 horas)				
	ESPÉCIE	DENSIDADE	ESPAÇO	% Predação $\pm$ DESV PAD
<i>C. albiceps</i>	<i>C. albiceps</i>	30	PEQUENO	1,7 $\pm$ 0,51
			GRANDE	1,25 $\pm$ 0,48
		60	PEQUENO	0,21 $\pm$ 0,31
			GRANDE	0
	<i>C. megacephala</i>	30	PEQUENO	5,41 $\pm$ 0,67
			GRANDE	15,41 $\pm$ 0,69
		60	PEQUENO	6,87 $\pm$ 0,67
			GRANDE	5,62 $\pm$ 0,48
	<i>C. putoria</i>	30	PEQUENO	7,5 $\pm$ 0,42
			GRANDE	10,41 $\pm$ 0,72
		60	PEQUENO	10,21 $\pm$ 0,87
			GRANDE	8,96 $\pm$ 1,49
	<i>C. macellaria</i>	30	PEQUENO	15,83 $\pm$ 0,91
			GRANDE	18,75 $\pm$ 1,08
		60	PEQUENO	13,96 $\pm$ 1,70
			GRANDE	16,25 ($\pm$ 1,549)

Cabe salientar que apesar da ausência de significância para o fator espaço na análise geral, nota-se que na predação sobre *C. megacephala*, na densidade de 30, o percentual de predação no espaço maior foi cerca de três vezes maior que o valor para o espaço menor (**Tabela 1**). Este resultado sugere que sob tais condições específicas, com apenas *C. megacephala* como presa disponível para a predadora, o espaço pode influenciar a taxa de predação, com um número de larvas predadas três vezes maior no espaço maior em comparação com o espaço menor. É provável que, para esta espécie de presa, a maior agregação larval no espaço menor tenha favorecido o comportamento de fuga, e consequentemente um número menor de larvas foi capturada pela predadora. É importante lembrar ainda que o delineamento experimental permitiu que diversos fatores viessem a interagir simultaneamente aumentando assim a variância entre as médias.

Pode-se concluir então que, de maneira geral, quando a espécie predadora não tem opção de escolha sobre as presas, os fatores espaço e densidade podem não exercer influência sobre o seu comportamento predatório. Estes resultados contrastam com padrões de predação de outros grupos taxonômicos, como por exemplo, no sistema formado por *Myrmeleon crudelis* e *M. Immaculatus* (Neuroptera: Myrmeleontidae), estudado por Gotelli (1997), onde a ação predatória é influenciada pelo espaço físico.

A predação larval tem sido investigada em moscas-varejeiras (Faria et al. 1999; Faria et al. 2004, 2007) sem contudo considerar simultaneamente as variáveis densidade e espaço, como no presente estudo. Os estudos já realizados com moscas-varejeiras tiveram como motivação apenas a atuação diferenciada de *C. albiceps* como predadora intraguilda (Rosa et al. 2006). Este tipo de comportamento é de extrema importância, visto ser hábito transitório que muda as relações tróficas das comunidades (Faria et al. 2007).

No experimento, em que apenas larvas de *C. albiceps* estavam confinadas, o número de larvas predadas foi extremamente baixo se comparado aos outros tratamentos (Tabela 1). Entretanto, segundo Faria et al. (1999), embora o canibalismo em *C. albiceps* seja ocasionalmente reduzido, a interação é freqüente quando o alimento é escasso. Assim, é possível que o tipo de delineamento proposto para o presente estudo tenha influenciado a predação intraespecífica. Para *C. albiceps* a predação provavelmente ocorre antes do canibalismo, já que larvas presas de outras espécies são aparentemente mais fáceis de serem capturadas do que as co-específicas (Faria e Godoy, 2001). Este fato poderia explicar as baixas taxas de canibalismo encontradas neste estudo.

4.1.2. EXPERIMENTOS COM ESCOLHA ENTRE DUAS PRESAS (**DUPLA ESCOLHA**)

Os experimentos propostos para analisar a escolha entre duas presas foram realizados de acordo com o seguinte delineamento:

DUPLA ESCOLHA 1:

C. albiceps escolhendo entre *C. megacephala* e *C. putoria*;

DUPLA ESCOLHA 2:

C. albiceps escolhendo entre *C. megacephala* e *C. macellaria*;

DUPLA ESCOLHA 3:

C. albiceps escolhendo entre *C. macellaria* e *C. putoria*.

DUPLA ESCOLHA 1

Os resultados da predação de *C. albiceps* sobre *C. megacephala* e *C. putoria* quando havia opção de escolha (**Tabela 2**), sugerem que o número de larvas predadas é influenciado pelo confinamento da espécie de presa com a predadora ($P= 0.0006968$; $\chi^2= - 11.498$) e pela densidade ($P= 0.0001055$; $\chi^2= - 15.036$), porém, não pelo espaço ($P= 0.4343$; $\chi^2= - 0.61133$). Observando a Tabela 2 nota-se que *C. albiceps* exibiu maiores taxas de predação sobre *C. putoria* do que sobre *C. megacephala*. Este resultado confirma a tendência encontrada por Faria & Godoy (2001). *Chrysomya megacephala* tem mostrado melhores habilidades para desvencilhar-se de *C. albiceps* durante o ataque larval (Faria et al. 1999). Esta característica certamente é a principal razão pela qual as taxas de ataque de *C. albiceps* são diferentes entre as espécies de presa.

É interessante notar que as maiores taxas de predação deste experimento ocorreram sempre na densidade mais baixa, ou seja, densidade de 30. Aparentemente não há uma explicação lógica para este tipo de resultado. Contudo, este resultado também foi encontrado em estudos já realizados com outros grupos taxonômicos, em que se nota um decréscimo na taxa de alimentação com o aumento das densidades (Inouye e Johnson, 2005). O sinergismo entre os fatores foi utilizado para explicar este comportamento populacional (Inouye e Johnson, 2005). O estudo aqui realizado tem características intrínsecas de delineamento fatorial, tornando os efeitos dos fatores muitas vezes aditivos, mas não visíveis individualmente (Hansson, 2003). Isto pode possibilitar que as análises estatísticas deixem de evidenciar claramente o efeito de mais que um fator sobre a predação.

Tabela 2. Porcentagem de predação de *C. albiceps* sobre *C. megacephala* e *C. putoria* em diferentes densidades e disponibilidade de espaço.

DUPLA ESCOLHA 1 (2 horas)				
	ESPÉCIE	DENSIDADE	ESPAÇO	% Predação ± DESV PAD
<i>C. albiceps</i>	<i>C. megacephala</i>	30	PEQUENO	5 ± 1,23
			GRANDE	7,5 ± 0,63
		60	PEQUENO	3,9 ± 0,73
			GRANDE	1,45 ± 0,94
	<i>C. putoria</i>	30	PEQUENO	10,41 ± 0,97
			GRANDE	7,08 ± 1,25
		60	PEQUENO	5 ± 1,26
			GRANDE	6,04 ± 1,44

DUPLA ESCOLHA 2

Os resultados da predação de *C. albiceps* sobre *C. megacephala* e *C. macellaria* quando havia opção de escolha (**Tabela 3**), indicam que o número de larvas predadas não é influenciado pelo espaço ($P= 0.3642$; $\chi^2= -0.82336$). Há, provavelmente, um importante efeito sinérgico entre os fatores densidade e espécie ($P= 0.006299$; $\chi^2= -7.4628$), já que os percentuais de predação somente diferem estatisticamente quando as densidades são comparadas entre as espécies (**Tabela 4**).

Na **Tabela 3** podemos notar que os índices de predação foram muito mais intensos sobre *C. macellaria* do que sobre *C. megacephala*, confirmando a preferência da predadora por esta espécie de presa. A porcentagem de predação sobre *C. megacephala* ocorreu em índices muito mais baixos, conforme já esperado, por sua maior agilidade e habilidade de fuga, resultado também encontrado por Faria et al. (1999).

Tabela 3. Porcentagem de predação de *C. albiceps* sobre *C. megacephala* e *C. macellaria* em diferentes densidades e disponibilidade de espaço.

DUPLA ESCOLHA 2 (2 horas)				
	ESPÉCIE	DENSIDADE	ESPAÇO	% Predação ± DESV PAD
<i>C. albiceps</i>	<i>C. megacephala</i>	30	PEQUENO	3,75 ± 0,74
			GRANDE	5,41 ± 1,05
		60	PEQUENO	2,91 ± 1,25
			GRANDE	2,08 ± 0,84
	<i>C. macellaria</i>	30	PEQUENO	17,5 ± 1,13
			GRANDE	19,16 ± 1,64
		60	PEQUENO	22,92 ± 1,18
			GRANDE	25 ± 2,05

Tabela 4. Comparação entre o número médio de larvas de *C. megacephala* e *C. macellaria* predadas, considerando as diferentes densidades.

DUPLA ESCOLHA 2 (2 horas)			
	ESPÉCIE	DENSIDADE	MÉDIA ± DESV PAD
<i>C. albiceps</i>	<i>C. megacephala</i>	30	1,1 ± 0,91
		60	0,6 ± 1,05
	<i>C. macellaria</i>	30	4,4 ± 1,39
		60	5,75 ± 1,65

DUPLA ESCOLHA 3

Os resultados da predação de *C. albiceps* sobre *C. putoria* e *C. macellaria* quando havia opção de escolha (**Tabela 5**), mostram que o número de larvas mortas é neste caso influenciado somente pelo confinamento da espécie de presa com a predadora ($P < 2e-16$; $\chi^2 = -359.36$). Nem a densidade ($P = 0.3132$; $\chi^2 = -1.0170$) e nem o

espaço tiveram efeitos significativos sobre a predação ($P= 0.8213$; $\chi^2= -0.0510$). Estes resultados provavelmente se deram desta forma em razão da alta distância entre os percentuais de predação para *C. putoria* se comparados aos de *C. macellaria*. Comparando as Tabelas 3 e 5, conclui-se que o confinamento de *C. albiceps* com *C. macellaria* e *C. putoria* produz maior discrepância entre os percentuais de predação que no confinamento da predadora com *C. macellaria* e *C. megacephala*.

Tabela 5. Porcentagem de predação de *C. albiceps* sobre *C. macellaria* e *C. putoria* em diferentes densidades e disponibilidade de espaço.

DUPLA ESCOLHA 3 (2 horas)				
<i>C. albiceps</i>	ESPÉCIE	DENSIDADE	ESPAÇO	% Predação $\pm$ DESV PAD
	<i>C. macellaria</i>	30	PEQUENO	21,25 $\pm$ 1,1
			GRANDE	18,75 $\pm$ 1,5
		60	PEQUENO	33,75 $\pm$ 0,73
			GRANDE	37,08 $\pm$ 2,29
	<i>C. putoria</i>	30	PEQUENO	0,42 $\pm$ 0,32
			GRANDE	0,42 $\pm$ 0,32
		60	PEQUENO	1,25 $\pm$ 0,48
			GRANDE	1,67 $\pm$ 0,52

4.1.3. EXPERIMENTOS COM ESCOLHA ENTRE TRÊS PRESAS (TRIPLA ESCOLHA)

Os resultados da predação de *C. albiceps* sobre *C. megacephala*, *C. putoria* e *C. macellaria* quando havia opção de escolha (**Tabela 6**), evidenciam que o número de larvas mortas é também influenciado somente pelo confinamento da espécie de presa com a predadora ($P < 2.2e-16$; $\chi^2= -501.39$). Nem a densidade ($P= 0.1459$; $\chi^2= -$

2.1144), nem o espaço tiveram efeitos significativos sobre a predação ($P = 0.2185$; $\chi^2 = 1.5140$). Estes resultados provavelmente se deram desta forma também em razão da alta da distância entre os percentuais de predação para *C. putoria* e *C. megacephala* se comparados aos de *C. macellaria*. Destacamos aqui que na presença de três presas, *C. albiceps* continua a exibir a preferência por *C. macellaria*, porém a segunda espécie mais atacada não é mais *C. putoria* como já notado nos experimentos de DUPLA ESCOLHA e SEM ESCOLHA.

Tabela 6. Porcentagem de predação de *C. albiceps* sobre *C. macellaria* e *C. megacephala* e *C. putoria* em diferentes densidades e disponibilidade de espaço.

TRIPLA ESCOLHA (2 horas)				
	ESPÉCIE	DENSIDADE	ESPAÇO	% Predação $\pm$ DESV PAD
<i>C. albiceps</i>	<i>C. macellaria</i>	30	PEQUENO	20 $\pm$ 0,79
			GRANDE	21,25 $\pm$ 1,45
		60	PEQUENO	33,75 $\pm$ 1,6
			GRANDE	36,67 $\pm$ 2,1
	<i>C. megacephala</i>	30	PEQUENO	0,83 $\pm$ 0,42
			GRANDE	2,08 $\pm$ 0,52
		60	PEQUENO	1,67 $\pm$ 0,7
			GRANDE	2,91 $\pm$ 0,95
	<i>C. putoria</i>	30	PEQUENO	0
			GRANDE	0,417 $\pm$ 0,316
		60	PEQUENO	0
			GRANDE	0,83 $\pm$ 0,42

4.2. VINTE E QUATRO HORAS DE OBSERVAÇÃO

4.2.1. EXPERIMENTOS SEM ESCOLHA DE PRESAS (SEM ESCOLHA)

A análise de variância dos resultados da predação de *C. albiceps* sobre *C. megacephala*, *C. putoria* e *C. macellaria*, quando não havia opção de escolha, mostrou que as interações ESPAÇO x ESPÉCIE ($P = 0.0002462$; $\chi^2 = -19.220$) e DENSIDADE x ESPÉCIE ($P = 5.202 \times 10^{-7}$; $\chi^2 = -32.013$) tiveram efeito significativo sobre o número de larvas predadas. A variação da densidade também mostrou efeito significativamente diferente para as espécies de presa: *C. macellaria* ($p = 2.67 \times 10^{-8}$; $t = 5.562$), *C. megacephala* ($p = 1.11 \times 10^{-5}$; $t = 4.394$) e *C. putoria* ($p = 1.37 \times 10^{-7}$; $t = 5.270$). Examinando-se a **Tabela 7** é possível verificar que *C. macellaria* foi a espécie com maior incidência de predação por *C. albiceps*, para ambos os fatores, densidade e espaço.

Tabela 7. Porcentagem de predação de *C. albiceps* sobre *C. albiceps*, *C. megacephala*, *C. putoria* e *C. macellaria* em diferentes densidades e disponibilidade de espaço.

SEM ESCOLHA (24 horas)				
	ESPÉCIE	DENSIDADE	ESPAÇO	% Predação $\pm$ DESV PAD
<i>C. albiceps</i>	<i>C. albiceps</i>	30	PEQUENO	8,75 $\pm$ 0,87
			GRANDE	4,17 $\pm$ 0,94
		60	PEQUENO	2,71 $\pm$ 0,82
			GRANDE	0,83 $\pm$ 0,67
	<i>C. megacephala</i>	30	PEQUENO	18,33 $\pm$ 1,07
			GRANDE	15,41 $\pm$ 0,82
		60	PEQUENO	20,20 $\pm$ 1,15
			GRANDE	17,91 $\pm$ 1,58
	<i>C. putoria</i>	30	PEQUENO	17,08 $\pm$ 1,29
			GRANDE	20,83 $\pm$ 1,63
		60	PEQUENO	22,08 $\pm$ 1,71
			GRANDE	30,62 $\pm$ 5,3
	<i>C. macellaria</i>	30	PEQUENO	62,08 $\pm$ 2,23
			GRANDE	51,67 $\pm$ 2,06
		60	PEQUENO	67,71 $\pm$ 1,96
			GRANDE	68,33 $\pm$ 3,97

No caso da predação intra-específica (canibalismo) sobre *C. albiceps*, o espaço grande influenciou negativamente a predação. Este fato pode estar relacionado à menor taxa de encontro entre as larvas de presas e predadoras, provocada pelo aumento do espaço disponível, e também à maior dificuldade que a larva da espécie predadora intraguildda encontra ao tentar alimentar-se de uma larva da mesma espécie, por apresentarem cutícula mais resistente com espinhos, o que leva a um elevado custo energético para captura e ingestão da presa. Já a predação sobre *C. macellaria* foi bem mais elevada, também corroborando os estudos previamente realizados (Faria et al. 1999).

Nas **Tabelas 8 e 9** a predação de *C. albiceps* sobre as diferentes presas foi analisada separadamente para os fatores espaço e densidade respectivamente, através da comparação entre o número médio de larvas predadas. A interação foi significativa entre ESPAÇO x ESPÉCIE indicando que a variação do espaço teve efeito diferente para as espécies. Na **Tabela 8** nota-se que apenas em *C. putoria* a média de larvas predadas foi maior no espaço grande. Nas interações com as demais espécies de presas, *C. albiceps* comportou-se da maneira esperada, com maiores índices de predação no espaço menor, onde a agregação espacial é maior e a chance de encontro mais elevada.

Sob canibalismo, as médias de predação também diferiram entre os espaços maiores e menores. Para as demais presas, não houve diferença significativa e as médias de predação foram semelhantes independente da variação do espaço disponível. Na **Tabela 8** foi feita a comparação entre o número de larvas predadas no espaço pequeno e grande, dentro de cada espécie.

Tabela 8. Comparação entre o número médio de larvas de *C. albiceps*, *C. megacephala*, *C. putoria* e *C. macellaria* predadas considerando espaço pequeno e grande.

SEM ESCOLHA (24 horas)			
	ESPÉCIE	ESPAÇO	MÉDIA ± DESV PAD
<i>C. albiceps</i>	<i>C. albiceps</i>	PEQUENO	1,7 ± 0,92 a
		GRANDE	1 ± 0,86 b
	<i>C. megacephala</i>	PEQUENO	7,05 ± 2,93 c
		GRANDE	6,15 ± 2,80 c
	<i>C. macellaria</i>	PEQUENO	23,7 ± 9,26 d
		GRANDE	22,6 ± 10,90 d
	<i>C. putoria</i>	PEQUENO	7,35 ± 3,64 c
		GRANDE	9,85 ± 6,27 e

Letras diferentes (a, b, c, d, e) representam diferença significativa entre os tratamentos.

Na interação DENSIDADE x ESPÉCIE (**Tabela 9**), nota-se que as médias de larvas predadas diferem estatisticamente quando as densidades são comparadas entre as espécies, exceto para a espécie *C. albiceps* onde a predação ocorreu em índices muito baixos e estatisticamente semelhantes em ambos os tratamentos. *Chrysomya megacephala* novamente foi a presa com menores índices de predação, concordando com Shiu-Feng Shiao e Ta-Chuan Yeh (2008), que sugerem que *C. megacephala* tem sobrevivência relativamente estável quando interagindo interespecificamente.

Tabela 9. Comparação entre o número médio de larvas de *C. albiceps*, *C. megacephala*, *C. putoria* e *C. macellaria* predadas considerando as diferentes densidades.

SEM ESCOLHA (24 horas)			
	ESPÉCIE	DENSIDADE	MÉDIA ± DESV PAD
<i>C. albiceps</i>	<i>C. albiceps</i>	30	1,55 ± 1,05
		60	0,85 ± 0,87
	<i>C. megacephala</i>	30	4,05 ± 0,1
		60	9,15 ± 1,46
	<i>C. macellaria</i>	30	13,65 ± 2,45
		60	32,65 ± 3,05
	<i>C. putoria</i>	30	4,55 ± 1,5
		60	12,65 ± 4,37

Pode-se concluir que, quando *C. albiceps* é confinada com as três espécies de presas por 24 horas, a preferência por *C. macellaria* mantém-se; a variação da densidade é proporcional ao aumento do número de larvas predadas e o aumento do espaço disponível diminui as porcentagens de predação, exceto para *C. putoria*.

4.2.2. EXPERIMENTOS COM ESCOLHA ENTRE DUAS PRESAS (DUPLA ESCOLHA)

Os experimentos delineados para analisar a escolha entre duas presas são a seguir apresentados na seguinte forma:

DUPLA ESCOLHA 1:

C. albiceps escolhendo entre *C. megacephala* e *C. putoria*

DUPLA ESCOLHA 2:

C. albiceps escolhendo entre *C. megacephala* e *C. macellaria*

DUPLA ESCOLHA 3:

C. albiceps escolhendo entre *C. macellaria* e *C. putoria*.

DUPLA ESCOLHA 1

A análise de variância dos resultados da predação de *C. albiceps* quando havia opção de escolha entre *C. megacephala* e *C. putoria*, mostrou que as interações ESPAÇO x ESPÉCIE ($P = 1.835 \times 10^{-9}$; $\chi^2 = -36.141$), DENSIDADE x ESPÉCIE ($P = 0.001821$; $\chi^2 = -9.722$) e DENSIDADE x ESPAÇO ($P = 0.02643$; $\chi^2 = -4.9279$) tiveram efeito significativo sobre o número de larvas predadas. A **Tabela 10** mostra as porcentagens de predação de *C. albiceps* sobre as diferentes presas, de acordo com as variações da densidade e espaço disponível.

Tabela 10. Porcentagem de predação de *C. albiceps* sobre *C. megacephala* e *C. putoria* em diferentes densidades e disponibilidades de espaço.

DUPLA ESCOLHA 1 (24 horas)				
	ESPÉCIE	DENSIDADE	ESPAÇO	% Predação ± DESV PAD
<i>C. albiceps</i>	<i>C. megacephala</i>	30	PEQUENO	16,67 ± 1,49
			GRANDE	17,92 ± 1,83
		60	PEQUENO	22,5 ± 2,25
			GRANDE	11,67 ± 1,84
	<i>C. putoria</i>	30	PEQUENO	25,42 ± 1,8
			GRANDE	20,42 ± 1,8
		60	PEQUENO	6,04 ± 1,85
			GRANDE	22,71 ± 2,33

Observando-se a **Tabela 10** nota-se que, o padrão de predação foi o mesmo para esta combinação de presas, quando confinadas por 2 ou 24 hrs, onde *C. putoria* foi mais intensamente predada pela predadora intraguilda *C. albiceps*, resultado também encontrado por Faria e Godoy (2001).

Para a interação ESPAÇO x ESPÉCIE (**Tabela 11**), nota-se que a utilização do espaço disponível pode ser diferente entre as duas espécies de presas. Embora a média de larvas predadas seja estatisticamente semelhante nos diferentes espaços envolvidos, nota-se que para *Chrysomya megacephala* a predação foi mais intensa no espaço menor; já a outra presa, *C. putoria*, apresentou porcentagem de predação mais severa no espaço maior.

Tabela 11. Predação de *C. albiceps* sobre *C. megacephala* e *C. putoria* em diferentes disponibilidades de espaço.

DUPLA ESCOLHA 1 (24 horas)			
<i>C. albiceps</i>	ESPÉCIE	ESPAÇO	MÉDIA ± DESV PAD
	<i>C. megacephala</i>	PEQUENO	7,4 ± 3,95 a
		GRANDE	4,95 ± 1,9 b
	<i>C. putoria</i>	PEQUENO	4,5 ± 2,42 a,c
		GRANDE	7,9 ± 3,68 c

Letras diferentes (a, b, c) representam diferença significativa entre os tratamentos.

A **Tabela 12** mostra os valores obtidos para a interação DENSIDADE x ESPÉCIE, situação em que os percentuais de predação diferem estatisticamente quando as densidades são comparadas entre as espécies. Podemos notar que, nestas condições, a tendência que a predadora *C. albiceps* apresenta em preferir a presa *C. putoria* quando confinada com estes dois tipos de presas mostra-se aparentemente alterada, já que as médias de larvas predadas foram estatisticamente semelhantes para ambas as espécies.

Tabela 12. Predação de *C. albiceps* sobre *C. megacephala* e *C. putoria* nas diferentes densidades.

DUPLA ESCOLHA 1 (24 horas)

	ESPÉCIE	DENSIDADE	MÉDIA ± DESV PAD
<i>C. albiceps</i>	<i>C. megacephala</i>	30	4,15 ± 1,63
		60	8,2 ± 3,33
	<i>C. putoria</i>	30	5,5 ± 1,85
		60	6,9 ± 4,58

DUPLA ESCOLHA 2

A análise de variância dos resultados da predação de *C. albiceps* sobre *C. megacephala* e *C. macellaria*, mostrou que o número de larvas mortas também não é influenciado pelo espaço ($P = 0.1444$; $\chi^2 = -2.1301$). Apenas a interação DENSIDADE x ESPÉCIE ($P = 1.165 \times 10^{-7}$; $\chi^2 = -28.078$) mostra efeito significativo para este tratamento. A **Tabela 13** mostra as porcentagens de predação de *C. albiceps* sobre as diferentes presas, de acordo com as variações da densidade e espaço disponível.

Tabela 13. Porcentagem de predação de *C. albiceps* sobre *C. megacephala* e *C. macellaria* em diferentes densidades e disponibilidade de espaço.

DUPLA ESCOLHA 2 (24 horas)

	ESPÉCIE	DENSIDADE	ESPAÇO	% Predação ± DESV PAD
<i>C. albiceps</i>	<i>C. megacephala</i>	30	PEQUENO	15,83 ± 1,98
			GRANDE	14,17 ± 1,35
		60	PEQUENO	5,83 ± 1,07
			GRANDE	4,17 ± 0,94
	<i>C. macellaria</i>	30	PEQUENO	48,75 ± 0,49
			GRANDE	49,16 ± 0,42
		60	PEQUENO	74,58 ± 1,97
			GRANDE	65 ± 2,01

Podemos observar que, quando *C. albiceps* tem que escolher entre estas duas espécies de presa, a variação da densidade difere para as duas espécies, com *C. megacephala* exibindo um número maior de larvas predadas na densidade menor e *C. macellaria* sendo mais predada na densidade maior (**Tabela 14**). Mudanças comportamentais na aquisição de presas são comuns entre predadores (Faria et al. 1999). Este tipo de comportamento geralmente está associado ao tipo de resposta funcional, relação esta que permite ao predador regular seus níveis populacionais com base na disponibilidade de presas (Faria et al. 2004).

Tabela 14. Predação de *C. albiceps* sobre *C. megacephala* e *C. macellaria* nas diferentes densidades.

DUPLA ESCOLHA 2 (24 horas)			
<i>C. albiceps</i>	ESPÉCIE	DENSIDADE	MÉDIA ± DESV PAD
	<i>C. megacephala</i>	30	3,6 ± 1,67
		60	1,2 ± 1,005
	<i>C. macellaria</i>	30	11,75 ± 0,44
		60	16,75 ± 2,27

Reigada e Godoy (2005) em seus estudos sobre comportamento de dispersão e predação em moscas-varejeiras, mostraram que *C. megacephala* muda significativamente seu padrão de dispersão quando coexistindo com *Chrysomya albiceps*. A mudança comportamental pode ser atribuída à predação e/ou à habilidade de escape da presa. Além disso, *C. megacephala* movimenta-se melhor e tem maior habilidade de escalada. Conclui-se que *C. megacephala* é bem resistente à predação por *C. albiceps* conforme já evidenciado por Wells e Kurahashi (1997). Assim, é importante que ambos, a habilidade de predação e a atividade de defesa ou escape sejam levados em conta em estudos forenses (Shiu-Feng Shiao e Ta-Chuan Yeh, 2008).

Wells e Kurahashi (1997) também observaram que *C. megacephala* é mais resistente ao ataque de *C. rufifacies* do que *C. macellaria*. Eles acreditam que *C. megacephala* é mais rápida e luta mais vigorosamente quando em contato com a predadora. Estes resultados suportam a hipótese de que *C. megacephala* é um competidor mais forte do que *C. macellaria*, na presença da larva predadora.

DUPLA ESCOLHA 3

A análise de variância dos resultados da predação de *C. albiceps* sobre *C. putoria* e *C. macellaria*, mostrou que o número de larvas mortas é neste caso influenciado somente pela interação DENSIDADE x ESPÉCIE ($P= 0.04296$; $\chi^2= -4.0968$). A variação do espaço não teve efeito significativo sobre a predação ($P= 0.4854$; $\chi^2= -0.48664$). Os resultados apresentados na **Tabela 15** mostram que os percentuais de predação diferem estatisticamente quando as densidades são comparadas entre as espécies e dentro de cada espécie também.

Tabela 15. Porcentagem de predação de *C. albiceps* sobre *C. macellaria* e *C. putoria* em diferentes densidades e disponibilidade de espaço.

DUPLA ESCOLHA 3 (24 horas)				
	ESPÉCIE	DENSIDADE	ESPAÇO	% Predação ± DESV PAD
<i>C. albiceps</i>	<i>C. macellaria</i>	30	PEQUENO	38,75 ± 1,15
			GRANDE	38,33 ± 1,62
		60	PEQUENO	93,33 ± 1,50
			GRANDE	90 ± 1,65
	<i>C. putoria</i>	30	PEQUENO	1,67 ± 0,7
			GRANDE	1,67 ± 0,51
		60	PEQUENO	10,41 ± 1,72
			GRANDE	8,33 ± 2,98

Os resultados obtidos neste tratamento são semelhantes aos obtidos no tratamento **DUPLA ESCOLHA 2**, onde a variação do espaço também não mostrou efeito significativo para nenhuma espécie de presa (porcentagens de predação semelhantes para o espaço pequeno e grande). Porém, a variação da densidade (**Tabela 16**) mostrou efeito semelhante para as diferentes espécies de presa, elevando o número de larvas predadas

Na **Tabela 16**, observa-se que a variação da densidade mostrou efeitos semelhantes para ambas as espécies de presas, *C. macellaria* e *C. putoria*, que exibiram um número maior de larvas predadas na densidade maior.

Tabela 16. Predação de *C. albiceps* sobre *C. macellaria* e *C. putoria* e nas diferentes densidades.

DUPLA ESCOLHA 3 (24 horas)			
<i>C. albiceps</i>	ESPÉCIE	DENSIDADE	MÉDIA ± DESV PAD
	<i>C. macellaria</i>	30	9,25 ± 1,37
		60	22 ± 1,59
	<i>C. putoria</i>	30	0,4 ± 0,6
		60	2,25 ± 2,38

4.2.3. EXPERIMENTOS COM ESCOLHA ENTRE TRÊS PRESAS (**TRIPLA ESCOLHA**)

A análise de variância dos resultados da predação de *C. albiceps* sobre *C. megacephala*, *C. putoria* e *C. macellaria* (**Tabela 17**), mostrou que o número de larvas mortas é influenciado apenas pela interação ESPAÇO x ESPÉCIE ($P = 0.05038$; $\chi^2 = 5.9764$). A densidade não teve efeito significativo sobre a predação ($P = 0.1561$; $\chi^2 = 2.0116$).

A **Tabela 17** mostra as porcentagens de predação para esta combinação de presas, com as variações de espaço e densidade. Nota-se que quando as três espécies de presa são confinadas com a predadora, todas as larvas de *C. macellaria* são predadas, mostrando nitidamente a preferência alimentar da predadora inalterada.

Tabela 17. Porcentagem de predação de *C. albiceps* sobre *C. macellaria*, *C. megacephala* e *C. putoria* em diferentes densidades e disponibilidade de espaço.

TRIPLA ESCOLHA (24 horas)				
<i>C. albiceps</i>	ESPÉCIE	DENSIDADE	ESPAÇO	% Predação ± DESV PAD
	<i>C. macellaria</i>	30	PEQUENO	33,33 ± 0
			GRANDE	33,33 ± 0
		60	PEQUENO	66,67 ± 0
			GRANDE	66,67 ± 0
	<i>C. megacephala</i>	30	PEQUENO	12,08 ± 1,1
			GRANDE	11,25 ± 1,5
		60	PEQUENO	19,58 ± 1,83
			GRANDE	14,58 ± 1,58
	<i>C. putoria</i>	30	PEQUENO	2,5 ± 0,84
			GRANDE	4,17 ± 0,81
		60	PEQUENO	2,08 ± 0,7
			GRANDE	5,41 ± 1,63

Para a interação ESPAÇO x ESPÉCIE, foi observado que para a presa *C. putoria* a variação do espaço provocou mudança na porcentagem de predação proporcional ao aumento do espaço. Para as demais espécies de presa, *C. megacephala* e *C. macellaria*, o espaço não teve influência e todas as larvas de *C. macellaria* confinadas foram predadas (**Tabela 18**).

Tabela 18. Predação de *C. albiceps* sobre *C. macellaria*, *C. megacephala* e *C. putoria* em diferentes disponibilidade de espaço.

TRIPLA ESCOLHA (24 horas)			
	ESPÉCIE	ESPAÇO	MÉDIA ± DESV PAD
<i>C. albiceps</i>	<i>C. macellaria</i>	PEQUENO	12 ± 4,1 a
		GRANDE	12 ± 4,1 a
	<i>C. megacephala</i>	PEQUENO	3,8 ± 1,73 b
		GRANDE	3,1 ± 1,55 b
	<i>C. putoria</i>	PEQUENO	0,55 ± 0,75 c
		GRANDE	1,15 ± 1,26 d

Letras diferentes (a, b, c, d) representam diferença significativa entre os tratamentos.

O presente estudo valida os principais resultados encontrados em pesquisas prévias sobre predação intraguilida (Faria et al. 1999; Rosa et al. 2004, Reigada e Godoy, 2005), contudo, indica que outros fatores, tais como espaço, densidade e combinação entre espécies são de extrema importância para a dinâmica de predação larval por *C. albiceps*. Além disso, o estudo também descreve os efeitos produzidos individualmente por cada um dos fatores envolvidos. As questões respondidas com os experimentos realizados trazem importante contribuição científica para as áreas de atuação tanto no tocante à dinâmica de interações tróficas como no que diz respeito á subsídios para a entomologia forense no Brasil.

CONCLUSÕES GERAIS

- A combinação de fatores DENSIDADE e ESPAÇO e conseqüente ação sinérgica destes parece ser a maior causa de alteração no comportamento predatório em *C. albiceps*;
- O fator espaço influencia a taxa de predação de *C. albiceps*, mas dependendo de algumas circunstâncias, tais como: combinações entre densidades, espécies e tempo de predação, a variável pode ou não ter efeito sobre a interação;
- A preferência de *C. albiceps* por larvas de *C. macellaria* não é alterada quando se varia o espaço, a densidade ou mesmo a presença de diferentes espécies de presa;
- Na ausência de *C. macellaria*, a predadora *C. albiceps* comportou-se de maneira diferente na escolha entre as demais presas, *C. putoria* e *C. megacephala*, predando mais *C. putoria* quando não havia opção de escolha entre presas e quando confinada com ambas as espécies de presas *C. putoria* e *C. megacephala* (DUPLA ESCOLHA 1). Quando as larvas predadoras foram confinadas com as três espécies de presas, *C. macellaria*, *C. putoria* e *C. megacephala*, (TRIPLA ESCOLHA), a predadora mostrou preferência pela presa *C. megacephala*.
- O tempo parece ser fator importante para que o espaço seja significativamente influente sobre a taxa de predação, dadas as diferenças nos resultados dos experimentos de 2 e de 24 horas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Baumbartner, D. L. e Greenberg, B. (1984).** The genus *Chrysomya* (Diptera: Calliphoridae) in the New World. - J. Med. Entomol., 21: 105-113.
- Carvalho, L. M. L.; Thyssen, P. J.; Goff, M. L. e Linhares, A. X. (2004).** Observations on the Succession Patterns of Necrophagous Insects on a Pig Carcass in an Urban Area of Southeastern Brazil. Aggr. Inter. J. For. Med. Tox., 5: 33 - 39.
- Catts, E. e Goff, M. (1992).** Forensic entomology in criminal investigations. Ann. Rev. Entomol., 37:253-272.
- Coe, R. L. (1978).** The decomposition of elephant carcasses in the Tsavo (East) National, Kenya. Journal of Arid Environments. 1: 71-86.
- De Jong, G. (1979).** The influence of the distribution of juveniles over patches of food on the dynamics of a population. Neth. J. Zool., 29: 33-51.
- Erzinçlioglu, Y. Z. e Whitcombe, R. P. (1983).** *Chrysomya albiceps* (Wiedemann) (Dipt., Calliphoridae) in dung and causing myiasis in Oman. Ent. Mont. Mag., 119: 51-52.
- Erzinçlioglu, Y. Z. (1987).** The larvae of some blowflies of medical and veterinary importance. Med. and Vet. Entomol., 01: 121-125.
- Erzinçlioglu, Y. Z. (1990).** The larvae of two closely-related blowfly species of the genus *Chrysomya* (Diptera, Calliphoridae). Entomol. Fenn., 3: 151-153.
- Faria, L. D. B.; Orsi, L.; Trinca, L. A. e Godoy W. A. C. (1999).** Larval predation by *Chrysomya albiceps* on *Cochliomyia macellaria*, *Chrysomya megacephala* and *Chrysomya putoria*. Entomol. Exp. Appl., 90:149-155.
- Faria, L. D. B. e Godoy, W. A. C. (2001).** Prey choice by facultative predator larvae of *Chrysomya albiceps* (Diptera: Calliphoridae). Mem. I Oswaldo Cruz., 96:875-878.

- Faria, L. D. B.; Trinca, L. A. e Godoy, W. A. C. (2004).** Cannibalistic behavior and functional response in *Chrysomya albiceps* (Diptera:Calliphoridae). J. Insect Behavior, 17: 251-261.
- Faria, L. D. B.; Trinca, L. A. e Godoy, W. A. C. (2004b).** Cannibalistic behavior and functional response in *Chrysomya albiceps* (Diptera: Calliphoridae). J. Insect Behavior, 17: 251-261.
- Faria, L. D. B.; Reigada, C.; Trinca, L. A. e Godoy, W. A. C. (2007).** Foraging behaviour by an intraguild predator blowfly, *Chrysomya albiceps* (Diptera: Calliphoridae). J. Ethol., 25: 287-294.
- Fuller, M. E. (1934).** The insect inhabitants of carrion, a study in animal ecology. Bulletin of the Council for Scientific and Industrial Research, Melbourne 82: 5-62.
- Gagné, R. J. (1981).** *Chrysomya spp.*, Old World blowflies (Diptera, Calliphoridae), recently established in the Americas. Bulletin of Entomological Society of America, 27, 21-22.
- Gião, J. Z. e Godoy, W. A. C. (2007).** Ovipositional behavior in predator and prey blowflies. J. Insect Behavior, 20(1): 77-86.
- Godoy, W. A. C.; Fowler, H. G.; Von Zuben, C. J.; Ziti, L. e Ribeiro, O. B. (1995).** Larval dispersion in *Chrysomya megacephala*, *Chrysomya putoria* and *Cochliomyia macellaria* (Dipt., Calliphoridae). J. Appl. Entomol., 119: 263-266.
- Godoy, W. A. C.; Von Zuben, C. J.; Reis, S. F. e Von Zuben, F. J. (1996).** Dynamics of experimental blowflies (Diptera: Calliphoridae): Mathematical modelling and the transition from asymptotic equilibrium to bounded oscillations. Memórias do Instituto Oswaldo Cruz, 91: 641-648.
- Godoy, W. A. C.; Von Zuben, F. J.; Von Zuben, C. J.; e Reis, S. F. (2001).** Spatio-temporal dynamics and transition from asymptotic equilibrium to bounded

- oscillations in *Chrysomya albiceps* (Diptera, Calliphoridae). Mem. Inst. Oswaldo Cruz, 96: 627-634.
- Godoy, W. A. C. (2007).** Dynamics of blowfly populations. Func. Ecos. Comm., 1: 129-139.
- Goodbrod, J. R. e Goff, M. L. (1990).** Effects of larval population density on rates of development and interactions between two species of *Chrysomya* (Diptera: Calliphoridae) in laboratory culture. J. Med. Entomol., 27: 338-343.
- Gotelli, N. J. (1997).** Competition and coexistence of larval ant lions. Ecology, 78(6), pp.1761-1773, by the Ecological Society of America.
- Grassberger, M.; Fridrich, E. e Reiter, C. (2003).** The blowfly *Chrysomya albiceps* (Wiedemann) (Diptera: Calliphoridae) as a new forensic indicator in Central Europe. Int. J. Legal Med., 117:75-81.
- Greenberg, B. e Szyska, M. L. (1984).** Immature stages and biology of fifteen species of peruvian Calliphoridae (Diptera). Ann. Entomol. Soc. Amer., 77: 488-517.
- Greenberg, B. (1990).** Behavior of post-feeding larvae of some Calliphoridae and a muscid (Diptera). Annals of the Entomological Society of America 83, 1210-1214.
- Greenberg, B. (1991).** Flies as forensic indicators. J. Med. Entomol., 28: 565-577.
- Guimarães, J. H.; Prado, A. P. e Linhares, A. X. (1978).** Three newly introduced blowfly species in Southern Brazil (Diptera: Calliphoridae). Rev. Bras. Entomol., 22: 53-60.
- Guimarães, J. H.; Prado, A. P. e Buralli, G. M. (1979).** Dispersal and distribution of three newly introduced species *Chrysomya robinsoni*-Desvoidy in Brazil (Diptera, Calliphoridae). -Rev. Bras. Entomol., 23: 245-255.

- Guimarães, J. H. G. e Papavero, N. (1999).** Myiasis in Man and Animals in the Neotropical Region. Bibliographical Database. - Plêiade, São Paulo.
- Hanski, I. (1977).** An interpolation model of assimilation by larvae of the blowfly *Lucilia illustris* (Calliphoridae) in changing temperatures. Oikos 28: 187-195.
- Hanski, I. (1987a).** Carrion fly community dynamics: Patchiness, seasonality and coexistence. Ecol. Entomol., 12: 257-266.
- Hanski, I. (1987b).** Nutritional ecology of dung- and carrion-feeding insects. pp. 837-884. In: F. Slansky & F. G. Rodriguez (eds.), Nutritional ecology of insects, mites, spiders, and related invertebrates. John Wiley & Sons, New York.
- Hansson, B.; Bensch, S, e Hasselquist, D. (2003).** Heritability of dispersal in the great reed warbler. Ecology Letters, vol.6:290-294.
- Inouye, B. D. e Johnson, D. M. (1985).** Larval aggregation affects feeding rate in *Chlosyne poecile* (Lepidoptera: Nymphalidae). Florida Entomologist, 88 (3): 247-252.
- Ives, A. R. e May, R. M. (1985).** Competition within and between species in a patchy environment – Relations between microscopic and macroscopic models. J. Theor. Biol., 115: 65-92.
- Ives, A. R. (1988).** Aggregation and the coexistence of competitors. Ann. Zool. Fenn., 25: 75-88.
- Ives, A. R. (1991).** Aggregation and coexistence in a carrion fly community. Ecol. Monog., 61: 75-94.
- Kamal, A. S. (1958).** Comparative study of thirteen species of sarcosaprophagous *Calliphoridae* and *Sarcophagidae* (Diptera) I. Bionomics. Ann. Entomol. Soc. Am., 51: 261-271.

- Kneidel, K. A. (1984a).** Competition and disturbance in communities of carrion breeding diptera. *J. Anim. Ecol.*, 53: 849-865.
- Koenraadt, C.J.M.; Majambere, S.; Hemerik, L. e Takken, W. (2004).** The effects of food and space on the occurrence of cannibalism and predation among larvae of *Anopheles gambiae* s.l. The Netherlands Entomological Society *Entomologia Experimentalis et Applicata* 112: 125–134,200.
- Laska, M. S. e Wootton, J. T. (1998).** Theoretical concepts and empirical approaches to measuring interaction strength. *Ecol.*, 79: 461-476.
- Laurence, B. R. (1986).** Old World blowflies in the New World. *Parasito. Today* 2: 77-79.
- Leal, T. S.; Prado, A. P. e Antunes, A. J. (1982).** Rearing the larvae of the blowfly *Chrysomya chloropyga* (Wiedemann) (Diptera: Calliphoridae) on oligidic diets. *Rev. Bras. Zool.*, 1: 41-44.
- Legner, E. F. (1977).** Temperature, humidity and depth of habitat influencing host destruction and fecundity of muscoid fly parasites. *Entomophaga* 22: 199-206.
- Levot, G. W.; Brown, K. R. e Shipp, E. (1979).** Larval growth of some *Calliphorid* and *Sarcophagid* Diptera. *Bull. Entomology. Res.* 69: 469-475.
- McCann, K.; Hastings, A. e Huxel, G. R. (1998).** Weak trophic interactions and the balance of nature. *Nature*, 395: 794-797.
- Monteiro-Filho, E.L.A.; Peneireiro, J.L. (1987).** Estudo de decomposição e sucessão sobre uma carcaça animal numa área do Estado de São Paulo, Brasil. *Rev. Brasil. Biol.* 47 (3): 289-295.
- Moura, M. O.; Carvalho, C. J. B. e Monteiro, E. L. A. (1997).** A preliminary analysis of insects of medico-legal importance in Curitiba, State of Parana. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz.*, 92: 269-274.

- Norris, R. R. (1965).** The Bionomics of blow flies. *Am. Rev. Entomol.* 10: 47-68.
- Nuorteva, P. 1977.** Sarcosaprophagous insects as forensic indicators. In: Tedeschi GC, Eckert WG, Tedeschi LG, eds. *Forensic medicine: a study in trauma and environmental hazards*. Vol 2. Philadelphia, 1072-1095.
- Peschke, K.; Krapp, D. e Fuldner, D. (1987).** Ecological separation, functional relationships, and limiting resources in a carrion insect community. *Zoologische Jahrbucher, Abteilung fuer Systematik, Oekologie und Geographie der Tiere* 114, 241-265.
- Prado, A. P. e Guimarães, J.H. (1982).** Estado atual de dispersão e distribuição do gênero *Chrysomya* Robineau-Desvoidy na região neotropical (Diptera: Calliphoridae). *Rev. Bras. Entomol.*, 26:225-231.
- Prins, A. J. (1982).** Morphological and biological notes on six African blow-flies (Diptera: Calliphoridae) and their immature stages. *Ann. South. Africa. Mus.*, 90: 201-217.
- Putman, R.J. (1977).** Dynamics of the blowfly, *Calliphora erythrocephala*, within carrion. *J. Anim. Ecol.*, 46: 853-866.
- Reigada, C. e Godoy, W. A. C. (2005).** Seasonal fecundity and body size in *Chrysomya megacephala* (Fabricius) (Diptera: Calliphoridae). *Neotropical Entomology* 34: 163-168.
- Reis, S. F. dos; Von Zuben, C. J. e Godoy, W. A. C. (1999).** Larval aggregation and competition for food in experimental populations of *Chrysomya putoria* (Wied.) and *Cochliomyia macellaria* (F.) (Diptera: Calliphoridae). *J. Appl. Entomol.*, 123:485-489.
- Rosa, G. S.; Carvalho, L. R. e Godoy, W. A. C. (2004).** Survival rate, body size and food abundance in pure and mixed blowfly cultures. *Afric. Entomol.*, 12: 97-105.

- Rosa, G. S.; Carvalho, L. R.; Reis, S. F. e Godoy, W. A. C. (2006).** The Dynamics of intraguild predation in *Chrysomya albiceps* Wied. (Diptera: Calliphoridae): interactions between estádios and species under different abundances of food. *Neotropical Entomology*, 35:775-780.
- Rosewell, J.; Shorrocks, B. e Edwards, K. (1990).** Competition on a divided and ephemeral resource: testing the assumptions. I. Aggregation. *J. Anim. Ecol.*, 59: 977-1001.
- Shiuh-Feng Shiao e Ta-Chuan Yeh (2008).** Larval Competition of *Chrysomya megacephala* and *Chrysomya rufifacies* (Diptera: Calliphoridae): Behavior and Ecological Studies of Two Blow Fly Species of Forensic Significance. *Journal of Medical Entomology*, 45 (4): 785-799.
- Silva, I. C. R; Mancera P. F. A e Godoy W. A. C. (2003).** Population dynamics of *Lucilia eximia* (Diptera: Calliphoridae). *J. App. Entomol.*, 127: 2-6.
- Smith, K. G. V. (1986).** A manual of forensic entomology. – Univ. Printing House, Oxford.
- Smith, K.E. e Wall, R. (1997).** The use of carrion as breeding sites by blowfly *Lucilia sericata* and other *Calliphoridae*. *Med. Vet. Entomol.* 11: 38-44.
- Souza, M. A. e Linhares, A. X. (1997).** Diptera and Coleoptera of potential forensic importance in southeastern Brazil: relative abundance and seasonality. *Med. and Vet. Entomol.*, 11: 8-12.
- Tantawi, T. I. e Greenberg B. (1993).** *Chrysomya albiceps* and *C. rufifacies* (Diptera: Calliphoridae): Contribution to an Ongoing Taxonomic Problem. *J. Med. Entomol.*, 30: 646-648.
- Turchin, P. (1998).** Quantitative analysis of movement: measuring and modeling population redistribution in animals and plants. Sinauer Assoc.

- Ullyett, G. C. (1950).** Competition for food and allied phenomena in sheep-blowfly populations. - Phil. Trans. R. Soc. Lond. Ser. B., 234: 77-174.
- Von Zuben, C. J.; Bassanezi, R. C. ; Reis, S. F.; Godoy, W. A. C. e Von Zuben, F. J. (1996).** Theoretical approaches to forensic entomology: I. Mathematical model of postfeeding larval dispersal. J. App. Entomol., 120: 379-382.
- Von Zuben, C. J., Stangenhuis, G. e Godoy, W. A. C. (2000).** Competição larval em *Chrysomya megacephala* (F) (Diptera: Calliphoridae): efeito de diferentes níveis de agregação larval sobre estimativas de peso, fecundidade e investimento reprodutivo. Rev. Bras. Biol., 60: 195-203.
- Wells, J.D. (1991).** *Chrysomya megacephala* (Diptera: Calliphoridae) has reached the continental United States: review of its biology, pest status, and spread around the world. Journal of Medical Entomology, 28: 471-473.
- Wells, J. D. e Greenberg, B. (1992a).** Rates of predation by *Chrysomya rufifacies* (Macquart) on *Cochliomyia macellaria* (Fabr.). (Diptera: Calliphoridae) in the laboratory: Effect of predator and prey development. Pan-Pac. Entomol., 68: 12-14.
- Wells, J. D. e Greenberg, B. (1992b).** Laboratory interaction between introduced *Chrysomya rufifacies* and native *Cochliomyia macellaria* (Diptera: Calliphoridae). Envir. Entomol., 21:640-645.
- Wells, J. D. e Greenberg, B. (1992c)** Interaction between *Chrysomya rufifacies* and *Cochliomyia macellaria* (Diptera: Calliphoridae): the possible consequences of an invasion. Bulletin of Entomological Research 82: 133-137.
- Wells, J. D. e Kurahashi, H. (1994).** *Chrysomya megacephala* (Fabricius) (Diptera: Calliphoridae) development: rate, variation and the implications for the forensic entomology. Jpn. J. Sanit. Zool., 45: 303-309.

- Wells, J. D. e Kurahashi, H. (1997).** *Chrysomya megacephala* (Fabr.) is more resistant to attack by *Chrysomya rufifacies* (Marcquart) in laboratory arena than is *Cochliomyia macellaria* (Fabr.) (Diptera: Calliphoridae). Pan-Pacific Entomol., 73: 16-20.
- Zumpt, F. (1965).** Myiasis in man and animals in the Old World. London, Butterworths.

Botucatu, fevereiro de 2011.