UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"
INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS – RIO CLARO

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (ZOOLOGIA)

ASPECTOS DEMOGRÁFICOS DE *Chrysomya albiceps* (W.) (DIPTERA: CALLIPHORIDAE): ANÁLISE DE SENSIBILIDADE DOS FATORES DE MORTALIDADE NO ESTÁGIO IMATURO E PARÂMETROS DEMOGRÁFICOS DE ADULTOS

EVELINE DA COSTA SILVA

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências do Câmpus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas (Zoologia).

Novembro - 2013

EVELINE DA COSTA SILVA

ASPECTOS DEMOGRÁFICOS DE *Chrysomya albiceps* (W.) (DIPTERA: CALLIPHORIDAE): ANÁLISE DE SENSIBILIDADE DOS FATORES DE MORTALIDADE NO ESTÁGIO IMATURO E PARÂMETROS DEMOGRÁFICOS DE ADULTOS

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências do Campus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas (Zoologia).

Orientador: Claudio José Von Zuben

Rio Claro
2013

595.77 Silva, Eveline da Costa
S586a Aspectos demográficos de Chrysomya albiceps (W.) (Diptera: Calliphoridae) : análise de sensibilidade dos fatores de mortalidade no estágio imaturo e parâmetros demográficos de adultos / Eveline da Costa Silva. - Rio Claro, 2013
86 f. : il., figs., gráfs., tabs.

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências de Rio Claro
Orientador: Claudio José Von Zuben

1. Díptero. 2. Ecologia populacional. 3. Dendência da densidade. 4. Modelos matemáticos. I. Título.

Ficha Catalográfica elaborada pela STATI - Biblioteca da UNESP
Campus de Rio Claro/SP

EVELINE DA COSTA SILVA

ASPECTOS DEMOGRÁFICOS DE *Chrysomya albiceps* (W.) (DIPTERA: CALLIPHORIDAE): ANÁLISE DE SENSIBILIDADE DOS FATORES DE MORTALIDADE NO ESTÁGIO IMATURO E PARÂMETROS DEMOGRÁFICOS DE ADULTOS

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências do Campus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas (Zoologia).

Comissão Examinadora

Prof. Dr. Claudio José Von Zuben
Prof. Dr. Aricio Xavier Linhares
Prof. Dr. Wesley Augusto Conde Godoy

Rio Claro, 29 de novembro de 2013

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Deus, por minha vida e pela realização deste projeto, finalização da dissertação e obtenção do título de mestre. Também agradeço aos meus pais que sempre me incentivaram e apoiaram e por serem exemplos em tudo, e por sempre trabalharem muito para que meu irmão e eu pudéssemos estudar. Sem vocês NADA disso teria sido possível. Muito obrigada.

Agradeço ao meu orientador e professor Claudio José Von Zuben, por tudo que me ensinou, não só durante estes quase três anos, mas também durante minha graduação, pelo exemplo que sempre foi e também por sua amizade e paciência. Também agradeço a CNPq pelo apoio financeiro e aos funcionários da Unesp do campus de Rio Claro por toda assistência.

Agradeço aos meus colegas de laboratório, sobretudo ao Leo, ao Guilherme e a Fernanda que me auxiliaram nos experimentos e análises. Agradeço também às minhas amigas Laura, Babi, Natália, Fer, Rubi e Ingrid que me acompanharam de perto nesses anos de mestrado, e me apoiaram e incentivaram muito, vocês foram e são muito importantes pra mim.

Espero não ter esquecido ninguém!

A todos, muito obrigada!

RESUMO

Em seu ambiente natural, muitas espécies animais, invertebrados e vertebrados, utilizam substratos discretos e efêmeros para sua alimentação e postura de ovos ou larvas, e dentre elas está a espécie de mosca-varejeira *Chrysomya albiceps* (Wiedemann) (Diptera: Calliphoridae). Introduzida acidentalmente no continente americano em meados da década de 70, tem causado o declínio de populações de califorídeos nativos como *Lucilia eximia* e *Cochliomyia macellaria*. 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 a maior quantidade de alimento antes que os recursos se esgotem por completo. Os resultados da competição por recursos alimentares limitados durante o estágio imaturo podem ser vistos em parâmetros como sobrevivência, fecundidade e tamanho dos adultos resultantes, e estes têm efeitos diretos sobre a dinâmica populacional da espécie envolvida. Portanto, a densidade populacional de imaturos no substrato alimentar se torna um fator primordial nos estudos sobre a dinâmica populacional, pois influencia diretamente a competição e, consequentemente, a variação desses parâmetros. Neste estudo, foram analisados aspectos da ecologia populacional de *C. albiceps* utilizando populações experimentais. Os resultados do presente estudo indicam que a densidade larval inicial tem influência sobre aspectos da demografia e sobre a viabilidade e fecundidade de populações de *C. albiceps;* altas densidades iniciais podem melhorar o processo de alimentação nas larvas e diminuir o tempo de desenvolvimento no estágio imaturo. A mortalidade larval inicial tem grande influência na expectativa de vida no momento da emergência dos adultos. A densidade 200 foi a densidade ótima para o desenvolvimento da espécie. Adultos das densidades 800 e 100 apresentaram baixa sobrevivência e expectativa de vida. As fêmeas foram mais longevas que os machos (maior e_0 para as fêmeas), sendo que os machos tendem a morrer mais nas idades iniciais (maior valor para H). Na densidade 800, a escassez de alimento resultou em adultos pequenos e fêmeas com baixa fecundidade. Na situação oposta, densidade 100, em que a quantidade de alimento é suficiente, a baixa agregação larval não permitiu um processo alimentar eficiente, com isso, os adultos oriundos dessa população de imaturos possuem baixa capacidade reprodutiva e de crescimento.

Palavras-chave: Ecologia populacional, *Chrysomya albiceps*, dependência da densidade, Modelos matemáticos, demografia.

ABSTRACT

In their natural environment, many invertebrates and vertebrates use discrete and ephemeral substrates for feeding and laying their eggs or larvae, and among them, could be cited the blowfly *Chrysomya albiceps* (Wiedemann) (Diptera: Calliphoridae). Accidentally introduced in the Americas in the mid -1970s, *C. albiceps* has caused the population decline in native species as *Lucilia eximia* and *Cochliomyia macellaria*. For blowflies, the larval stage is the main period in which competition for limited food resources occurs, with individuals competing intensely for resources in an attempt to ingest as much food as possible before the complete depletion of the resources. The result of this competition is seen on population parameters as survival, fecundity and size of the resulting adults, with direct effects on the population dynamics of the species involved. Therefore, the population density of immature in the food substrate becomes a primary factor in studies about population dynamics, because it influences directly the competition and hence the variation of these population parameters. In this study were analyzed aspects of the ecology of *C. albiceps* using experimental populations. The results of this study indicate that the initial larval density influences the demography and the viability and fecundity of populations of *C. albiceps* ; initial high density can improve the feeding process and reduce development time at the immature stage. The initial larval mortality has great influence on life expectancy at the time of adult emergence. 200 was optimal density for developing species. Adults from the densities 800 and 100 had low values for survival and life expectancy. Females were longer-lived than males (e_0 higher for females), and males tend to die more in the early ages (H higher for males). At density 800, food shortages resulted in small adults and females with low fecundity. In the opposite situation, density 100, in which the quantity of food is enough, low larval aggregation did not allow an efficient feeding process; thereby the adults deriving from this immature population had low growth and reproductive capacity.

Keywords: Population ecology, *Chrysomya albiceps*, density dependence, Mathematical models, demography.

SUMÁRIO

Página

INTRODUÇÃO GERAL..... **7**

Objetivos..... **9**

Material e métodos..... **10**

Referências bibliográficas..... **11**

CAPÍTULO 1: Efeito da competição larval intraespecífica sobre parâmetros demográficos de imaturos e adultos de *C. albiceps*

Resumo..... **16**

Introdução..... **17**

Material e métodos..... **20**

Resultados..... **28**

Discussão..... **48**

Referências bibliográficas..... **52**

CAPÍTULO 2: Efeito da competição larval intraespecífica sobre tamanho e parâmetros reprodutivos de adultos de *C. albiceps*

Resumo..... **58**

Introdução..... **59**

Material e métodos..... **62**

Resultados..... **65**

Discussão..... **70**

Referências bibliográficas..... **74**

APÊNDICE 1

1.1 Tabelas de vida de fêmeas de *Chrysomya albiceps* em diferentes densidades larvais.... **78**

1.2 Tabelas de vida de machos de *Chrysomya albiceps* em diferentes densidades larvais... **82**

APÊNDICE 2

2.1 Tabelas de vida de imaturos de *Chrysomya albiceps* em diferentes densidades larvais.. **86**

INTRODUÇÃO GERAL

Em seu ambiente natural, muitas espécies animais, invertebrados e vertebrados, utilizam para sua alimentação e postura de ovos ou larvas, substratos discretos e efêmeros (CARVALHO; VON ZUBEN, 2006). Estes substratos, representados por fezes, carcaças, frutos, fungos e vegetais em decomposição, são considerados discretos por constituírem unidades separadas no espaço e caracterizados como efêmeros em virtude da rápida degradação que neles ocorrem (ATKINSON; SHORROCKS, 1981; SHORROCKS, 1991; TILMAN; KAREIVA, 1997) o que permite, na maioria dos casos, que apenas uma geração de cada espécie procrie antes da completa exaustão dos recursos (ATKINSON; SHORROCKS, 1981; IVES, 1988).

Moscas-varejeiras, pertencentes ao gênero *Chrysomya* (Robineau - Desvoidy), geralmente alimentam-se e procriam em substratos discretos e efêmeros. Na década de 70, três representantes deste gênero, dentre eles *Chrysomya albiceps* (Wiedemann, 1819), chegaram ao continente americano, introduzidos acidentalmente a partir de navios provenientes do continente africano (GUIMARÃES; PRADO; LINHARES, 1978). As três espécies introduzidas, *C. albiceps, C. megacephala, C. putoria*, rapidamente colonizaram a América do Sul e se espalharam por todo continente americano (BAUMGARTNER; GREENBERG, 1984), causando impacto na comunidade nativa de dípteros necrófagos, aparentemente deslocando espécies como *Lucilia eximia* e *Cochliomyia macellaria* (GUIMARÃES; PRADO; BURALLI, 1979; PRADO; GUIMARÃES, 1982; BAUMGARTNER; GREENBERG, 1984; DEAR, 1985).

Nas últimas três décadas, a dinâmica populacional e a distribuição espacial de espécies de moscas nativas tem se modificado como consequência da introdução de espécies exóticas do gênero *Chrysomya* (MELLO; QUEIROZ; AGUIAR-COELHO, 2007). Inúmeros têm sido os estudos e grande o interesse nesta linha investigativa (HENGEVELD, 1989; FARIA et al, 1999; 2007; FARIA; GODOY, 2001; FARIA; TRINCA; GODOY, 2004).

Por causa da associação com material orgânico em decomposição, as moscas do gênero *Chrysomya* são importantes vetoras mecânicas de microrganismos patogênicos ao homem, além de poderem causar miíases facultativas nos animais e em humanos, bem como serem utilizadas em estudos de medicina legal como indicadoras de tempo de decomposição de cadáveres humanos (ZUMPT, 1965; FURLANETTO; CAMPOS; HARSI, 1984; GREENBERG, 1991; WELLS; KURAHASHI, 1994; GOMES; VON ZUBEN; SANCHES, 2003; GOMES; SANCHES; VON ZUBEN, 2005; GOMES; GODOY; VON ZUBEN, 2006).

Destas espécies, *C. albiceps* merece uma atenção especial, pois em algumas situações durante o estágio imaturo esta espécie pode exercer papel como predadora intraguilda de larvas de outras espécies de moscas-varejeiras, além de realizar canibalismo (FARIA et al, 1999; FARIA; TRINCA; GODOY, 2004; FARIA; GODOY; TRINCA, 2004; FARIA; GODOY; REIS, 2004).

As fêmeas de *C. albiceps* depositam seus ovos preferencialmente entre massas de ovos de outras moscas-varejeiras (ZUMPT, 1965). 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 a maior quantidade de alimento antes que os recursos se esgotem por completo (DE JONG, 1976; LEVOT; BROWN; SHIPP, 1979; VON ZUBEN, 1993), este tipo de competição é chamado de exploratória, ou por exploração (GOODBROD; GOFF, 1990; REIS et al., 1994; 1996). Sendo assim, o padrão de distribuição de ovos pelas fêmeas adultas pode determinar os níveis de competição durante o estágio imaturo, taxas de predação intraguilda e a viabilidade geral dos indivíduos coexistentes (VON ZUBEN; STANGENHAUS; GODOY 2000; ROSA et al., 2006).

Os resultados da competição por recursos alimentares limitados durante o estágio imaturo podem ser vistos em parâmetros como sobrevivência, fecundidade, peso e tamanho dos adultos resultantes, e estes têm efeitos diretos sobre a dinâmica populacional da espécie envolvida (VON ZUBEN; VON ZUBEN; GODOY, 2001). Portanto, a densidade populacional de imaturos no substrato alimentar se torna um fator primordial nos estudos sobre a dinâmica populacional, pois influencia diretamente a competição e, consequentemente, a variação desses parâmetros populacionais (LEVOT; BROWN; SHIPP, 1979; VON ZUBEN; STANGENHAUS; GODOY, 2000; CARVALHO; VON ZUBEN, 2006, ZIMMER et al., 2006).

Neste estudo, foram analisados aspectos da ecologia populacional, como tempo de desenvolvimento, sobrevivência, fecundidade, tamanho corpóreo, expectativa de vida, parâmetros reprodutivos, de *C. albiceps* utilizando populações experimentais. Isto porque, sob condições experimentais, é possível controlar determinados fatores como temperatura, umidade e fotoperíodo, além da possibilidade de manipular diferentes densidades larvais em estudos de competição. Além disso, a utilização de populações experimentais permite a padronização do processo de alimentação dos insetos, tendo como reflexo uma maior uniformidade nos estágios de desenvolvimento ovariano, o que facilita a formação de gerações subsequentes.

OBJETIVOS

1. Investigar fenômenos biológicos, como competição larval e dependência da densidade, associados à ecologia populacional de *C. albiceps;*

2. Coletar dados populacionais para diferentes densidades larvais de *C. albiceps;*

3. Investigar aspectos demográficos, como tempo de desenvolvimento, sobrevivência, fecundidade, tamanho, expectativa de vida, de imaturos e adultos desta espécie sob condições de laboratório;

4. Implementar processos de modelagem matemática para investigar o ajuste dos modelos propostos aos dados de sobrevivência desta espécie.

MATERIAL E MÉTODOS

1. Coleta e manutenção dos indivíduos de *C. albiceps* sob condições controladas e formação das quatro densidades larvais

Com o auxílio de um puçá, adultos de *C. albiceps* foram coletados de populações naturais do campus da Unesp de Rio Claro (SP), utilizando-se como isca carne bovina moída em decomposição. Os adultos foram mantidos em gaiolas teladas (40x30x30 cm) em sala climatizada a temperatura de 27 ± 1 ^{o}C e fotoperíodo de 12 horas. Foram fornecidos aos insetos água e açúcar *ad libitum*, além de fígado bovino macerado, para permitir o completo desenvolvimento do ciclo gonotrófico das fêmeas (LINHARES, 1988) e posterior obtenção das posturas.

Para a obtenção dos ovos foram colocados nas gaiolas potes plásticos com carne bovina moída. Após a eclosão, as larvas foram mantidas em frascos contendo, como substrato alimentar, uma dieta artificial proposta por Leal, Prado e Antunes (1982) e complementada com fígado bovino moído (ESTRADA et al., 2009). Os frascos foram acondicionados em câmaras climáticas (Eletrolab® 102-FC) a 27 ± 1 ^{o}C e fotoperíodo de 12 horas.

Após o início da dispersão larval pós-alimentar, os frascos foram transferidos para potes plásticos contendo serragem de madeira como substrato de pupação e mantidos nas câmaras climáticas sob as mesmas condições de temperatura e fotoperíodo, até a emergência dos adultos (F_1). Os adultos foram transferidos para gaiolas de dimensões já citadas anteriormente, mantidas em sala climatizada também sob mesmas condições de temperatura e fotoperíodo.

Para a formação das densidades larvais, foram usadas posturas das fêmeas da geração F_1. Foram formadas quatro densidades larvais (100, 200, 400 e 800 larvas) com quatro repetições cada. As larvas (F_2) foram colocadas em frascos contendo 50g da dieta artificial já citada anteriormente. Os frascos foram acondicionados nas câmaras climáticas (Eletrolab® 102-FC), seguindo os mesmos procedimentos descritos acima.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ATKINSON, W. D.; SHORROCKS, B. Competition on a divided and ephemeral resource: simulation model. *J. Anim. Ecol.*, v.50, p. 461- 471, 1981.

BAUMGARTNER, D. L.; GREENBERG, B. The genus *Chrysomya* (Diptera: Calliphoridae) in the New World. *J. Med. Entomol.*, v. 21, n.1, p.105-113, 1984.

CAVALHO, M. H.; VON ZUBEN, C. J. Demographic aspects of *Chrysomya megacephala* (Diptera, Calliphoridae) adults maintained under experimental conditions: Reproductive rate estimates. *Brazil. Arch. Biol. Technol.*, v.49, n.2, p.457- 461, 2006.

DE JONG, G. A model of competition for food. I. Frequency-dependent viabilities. *Am. Nat.*, v. 110, n.976, p.1013-1027, 1976.

DEAR, J. P. A revision of the New World Chrysomyini (Diptera: Calliphoridae). *Rev. Bras. Zool.,* Curitiba, v. 3, n. 3, 1985. Disponível em: <http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S010181751985000300001&lng=en&nrm=iso>. Acesso em: 30 Set. 2013.

ESTRADA, D. A et al . Taxa de desenvolvimento de Chrysomya albiceps (Wiedemann) (Diptera: Calliphoridae) em dieta artificial acrescida de tecido animal para uso forense. *Neotrop. entomol.,* Londrina , v. 38, n. 2, Apr. 2009 . Disponível em: <http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1519566X2009000200006&lng=en&nrm=iso>. Acesso em: 30 Set. 2013.

FARIA, L. D. B. et al. Larval predation by *Chrysomya albiceps* on *Cochliomyia macellaria, Chrysomya megacephala* and *Chrysomya putoria*. *Entomol. Exp. Appl.*, v.90, n.2, p.149-155, 1999. Disponível em: <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046/j.1570-7458.1999.00433.x/pdf> Acesso em: 2 Out. 2013.

FARIA, L. D. B. et al. Foraging behaviour by na intraguild predator blowfly, *Chrysomya albiceps* (Diptera: Calliphoridae). *J. Ethol.*, v. 25, n.3, p.287-294, 2007.

FARIA, L. D. B.; GODOY, W. A. C. Prey choice by facultative predator larvae of *Chrysomya albiceps* (Diptera: Calliphoridae). *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, v.96, n.6, p.875-878, 2001,

FARIA, L. D. B., TRINCA, L. A., GODOY, W. A. C. Canniballistic behavior and functional response in *Chrysomya albiceps* (Diptera: Calliphoridae). *J. Insect Behav.*, v.17, n.2, p.251-261, 2004.

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. *J. Appl. Entomol.,* v.128, p. 432-436, 2004.

FARIA, L. D. B.; GODOY, W. A. C.; REIS, S. F. Larval predation on different instars in blowfly populations. *Braz. Arch. Biol .Techn.,* v.47, p. 887-894, 2004. Disponível em: <http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S151691320040006000008&lng=en&nrm=iso>. Acesso em: 02 Out. 2013.

FURLANETTO, S. M. P.; CAMPOS, M. L. C.; HARSI, C. M. Microrganismos enteropatogênicos em moscas africanas pertencentes ao gênero *Chrysomya* (Diptera: Calliphoridae) no Brasil. *Rev. Microbiol.*, v.15, p.170-174, 1984.

GOMES, L.; VON ZUBEN, C. J.; SANCHES, M. R. Estudo de dispersão larval radial pós-alimentar em *Chrysomya megacephala* (F.) (Diptera: Calliphoridae). *Rev. Bras. entomol.* [online]. 2003, vol.47, n.2, p. 229-234. Disponível em: <http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0085562620030002000 12&lng=en&nrm=iso> Acesso em: 2 Out. 2013.

GOMES, L.; SANCHES, M. R.; VON ZUBEN, C. J. Dispersal and burial behavior in larvae of *Chrysomya megacephala* and *Chrysomya albiceps* (Diptera: Calliphoridae). *J. Insect Behav.*, v.18, p.281-292, Mar. 2005.

GOMES, L.; GODOY, W. A. C.; VON ZUBEN, C. J. A review of postfeeding larval dispersal in blowflies: implications for forensic entomology. *Naturwinss.*, v.93, n.5, p.207-215, Mai. 2006.

GOODBROD, J. R.; GOFF, M. L. Effects of larval population density on rates of development and interactions between species of *Chrysomya* (Diptera: Calliphoridae) in laboratory culture. *J. Med. Entomol.*, v. 27, n.3, p.338-343, Mai. 1990.

GREENBERG, B. Flies as forensic indicators. *J. Med. Entomol.*, v. 28, n.5, p.565-577, Set. 1991.

GUIMARÃES, J. H.; PRADO, A. P.; LINHARES, A. X. Three newly introduced blowfly species in Southern Brazil (Diptera: Calliphoridae). *Rev. Bras. Entomol.*, 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. *Rev. Bras. Entomol.,* v.23, p. 245-255, 1979.

HENGEVELD, R. *Dynamics of biological invasions*. New York: Chapman & Hall, 1989.160 pp.

IVES, A. R. Aggregation and the coexistence of competitors. *Ann. Zool. Fenn.*, v.25, p.75-88, 1988.

LEAL, T. T. S.; PRADO, A. P.; ANTUNES, A. J. Rearing the larvae of the blowfly *Chrysomya chloropyga* (Wiedemann) (Diptera, Calliphoridae) on oligidic diets. *Rev. Bras. Zool.*, Curitiba, v. 1, n. 1, 1982. Disponível em: <http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0101817519820001000 06&lng=en&nrm=iso>. Acesso em: 30 Set. 2013.

LEVOT, G. W.; BROWN, K. R.; SHIPP, E. Larval growth of some calliphorid and sarcophagid Diptera. *Bull. Ent. Res.*, v.69, p.469-475, Set. 1979.

LINHARES, A. X. The gonotrophic cycle of *Chrysomya megacephala* (Diptera, Calliphoridae) in the laboratory. *Revta bras. Enomol*., v.32, p.383-392, 1988.

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, Sér. Zool.*, Porto Alegre, v. 97, n. 4, Dec. 2007. Disponível em:<http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S007347212007000400019&lng=en&nrm=iso>. Acesso em: 30 Set. 2013.

PRADO, A. P.; GUIMARÃES, J. H. Estado atual de dispersão e distribuição do gênero *Chrysomya* Robineau-Desvoidy na região Neotropical (Diptera: Calliphoridae). *Rev. Bras. Entomol.*, v.26, p. 225-231, 1982.

REIS, S. F. et al. Variação em caracteres bionômicos em função da densidade larval em *Chrysomya megacephala* e *Chrysomya putoria* (Diptera, Calliphoridae). *Revta Bras. Ent.*, v.38, p.33-46, 1994.

REIS, S. F. et al. Theoretical dynamics in experimental populations of introduced and native blowflies (Diptera: Calliphoridae). *J Med Entomol*. v. 33, n. 4, p. 537-44, 1996.

ROSA, G. S. et al. The dynamics of intraguild predation in Chrysomya albiceps Wied. (Diptera: Calliphoridae): interactions between instars and species under different abundances of food. *Neotrop. Entomol.,* Londrina, v. 35, n. 6, Dec. 2006. Disponível em: <http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1519566X2006000600009&lng=en&nrm=iso>. Acesso em: 30 Set. 2013.

SHORROCKS, B. Competition on a divided and ephemeral resource: a cage experiment. *Biol. J. Linn. Soc.*, v.43, n.3, p. 211-220, Jul. 1991.

TILMAN, D.; KAREIVA, P. *Spatial ecology*. The role of space in population dynamics and interspecific interactions. Guildford: Princeton University Press, 1997. 368p.

VON ZUBEN, C. J. Competição larval em *Chrysomya megacephala* (Diptera, Calliphoridae): Estimativa de perdas em biomassa e na fecundidade e cálculo de conversão de alimento em biomassa. *Revta Bras. Ent.*, v.37, p.793-802, 1993.

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. *Rev. Bras. Biol.,* São Carlos, v. 60, n. 2, Mai 2000. Disponível em: <http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S003471082000000200002&lng=en&nrm=iso>. Acesso em: 30 Set. 2013.

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

WELLS, J. D.; KURAHASHI, H. *Chrysomya megacephala* (Fabricius) (Diptera: Calliphoridae) development: Rate, variation, and the implications for forensic entomology. *Jpn. J. Sanit. Zool.,* v. 45, n. 4, p.303-309, 1994.

ZIMMER, C. R. et al. Efeitos da competição larval intra-específica sobre caracteres biométricos de *Muscina stabulans* (Fállen, 1817) (Diptera: Muscidae) em laboratório. *Arq. Inst. Biol*., v.73, n.2, p.203-209, 2006.

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

CAPÍTULO 1

EFEITO DA COMPETIÇÃO LARVAL INTRAESPECÍFICA SOBRE PARÂMETROS DEMOGRÁFICOS DE IMATUROS E ADULTOS DE *C. albiceps*

RESUMO

A invasão de espécies de insetos, como *Chrysomya albiceps*, tem interessado ecologistas e evolucionistas devido ao impacto ecológico dos organismos invasores e suas consequências para a comunidade nativa. Assim como outras espécies de mosca-varejeira, *C. albiceps* utiliza substratos discretos e efêmeros para alimentação e postura dos ovos, tais como fezes e carcaças em decomposição. É durante o estágio larval que ocorre o principal período de competição por recursos alimentares limitados nas moscas-varejeiras. Portanto, quando se estuda aspectos da ecologia populacional de moscas-varejeiras, é necessária a investigação do nível de competição larval por alimento, diretamente relacionado à agregação de imaturos nos substratos alimentares, e de seus efeitos sobre parâmetros demográficos que são importantes para a dinâmica populacional. Este estudo investigou a influência da densidade larval inicial sobre aspectos demográficos de imaturos e adultos de *C. albiceps.* Altas densidades iniciais podem melhorar o processo de alimentação e diminuir o tempo de desenvolvimento no estágio imaturo. A densidade 200 foi a densidade ótima para o desenvolvimento da espécie. A densidade larval inicial influencia a sobrevivência e a expectativa de vida dos adultos; esta influência pode ser positiva ou negativa, dependendo do nível de competição enfrentado pelos imaturos no substrato alimentar. Na densidade mais alta (800), a sobrevivência e expectativa de vida foram baixas, resultado da acirrada competição por alimento durante o estágio imaturo. Da mesma forma, na densidade mais baixa (100), a sobrevivência e expectativa de vida foram baixas, devido à baixa agregação larval, que não permitiu um processo alimentar eficiente. A mortalidade larval inicial tem grande influência na expectativa de vida no momento da emergência dos adultos. As fêmeas foram mais longevas que os machos (maior e_0 para as fêmeas), sendo que estes últimos tendem a morrer mais nos primeiros intervalos de tempo (maior valor para H).

INTRODUÇÃO

A invasão de espécies de inseto exóticas, como *Chrysomya albiceps* (Wiedemann), tem interessado ecologistas e evolucionistas devido ao impacto ecológico dos organismos invasores e suas consequências para a comunidade nativa (HENGEVELD, 1989). No caso de *C. albiceps*, é conhecido que sua chegada ao continente americano em meados da década de 70, junto a outras três espécies do mesmo gênero, tem causado declínio significativo em populações locais de espécies de califorídeos nativos como *Cochliomyia macellaria* e *Lucilia eximia* (GUIMARÃES; PRADO; LINHARES, 1978; BAUMGARTNER; GREENBERG, 1984; SILVA; MANCERA; GODOY, 2003).

Assim como outras espécies de mosca-varejeira, *C. albiceps* utiliza substratos discretos e efêmeros para alimentação e postura dos ovos, que são unidades pequenas e separadas no espaço, cuja degradação é rápida (BAUMGARTNER; GREENBERG, 1984; GUIMARÃES, 1984), tais como fezes, carcaças em decomposição e frutas. Essas mudanças rápidas e sucessivas nos substratos permitem, geralmente, o desenvolvimento somente de uma ou duas gerações, entre as populações ali existentes (ATKINSON; SHORROCKS, 1981; SHORROCKS, 1991).

Nas moscas-varejeiras o estágio larval é o principal período em que ocorre competição por recursos alimentares limitados (CARVALHO; VON ZUBEN, 2006). Na maioria destas espécies esta competição é considerada do tipo exploratória ou por exploração (GOODBROD; GOFF, 1990; REIS et al., 1994; 1996) em que cada larva busca ingerir, independentemente, o máximo de alimento possível no menor intervalo de tempo, antes do completo esgotamento dos recursos (DE JONG, 1976; LEVOT; BROWN; SHIPP, 1979; VON ZUBEN, 1993).

O reflexo da competição por recursos alimentares limitados durante o estágio imaturo pode ser visto em parâmetros como sobrevivência, fecundidade, peso e tamanho dos adultos resultantes, e estes têm efeitos diretos sobre a dinâmica populacional da espécie envolvida (VON ZUBEN; VON ZUBEN; GODOY, 2001). Sendo assim, a densidade populacional de imaturos no substrato alimentar se torna um fator primordial nos estudos sobre a dinâmica populacional, pois influencia diretamente a competição e, consequentemente, a variação desses parâmetros (LEVOT; BROWN; SHIPP, 1979; VON ZUBEN, 1995; VON ZUBEN; STANGENHAUS; GODOY, 2000; CARVALHO; VON ZUBEN, 2006, ZIMMER et al., 2006).

O padrão de dispersão das fêmeas adultas pode influenciar o nível de competição entre os imaturos por alimento e espaço, devido à distribuição dos imaturos no substrato, visto que os ovos geralmente são depositados de forma agregada (DE JONG 1979; 1981; IVES 1991). Portanto, o nível de competição no estágio imaturo, vai depender do comportamento de postura das fêmeas, sua fecundidade, quantidade de fêmeas depositando ovos no substrato, da ocorrência de posturas totais ou parciais por parte das fêmeas, além da quantidade de larvas que eclodirão no substrato (VON ZUBEN, 1998).

Se por um lado, a agregação larval pode aumentar a competição por recurso alimentar e espaço, por outro pode proporcionar maior eficiência no processo de alimentação devido às enzimas salivares e proteolíticas secretadas pelas larvas que se acumulam em maior concentração no substrato, e pelo exposto, a agregação larval pode representar um mecanismo biológico importante no desenvolvimento inicial nas moscas (GOODBROD; GOFF, 1990; IVES, 1991; YOUNG; MEEUSEN; BOWLES, 1996; REIS; VON ZUBEN; GODOY, 1999). Outro fator importante no que diz respeito à densidade de imaturos é o que se relaciona com o tamanho populacional mínimo viável para o desenvolvimento; para muitas espécies, a sobrevivência de indivíduos solitários pode ser baixa, e um grupo de tamanho mínimo pode ser necessário para o sucesso da reprodução (STEPHENS; SUTHERLAND, 1999).

Portanto, quando se estudam aspectos da ecologia populacional de moscas-varejeiras, é necessária a investigação do nível de competição larval por alimento, diretamente relacionado à agregação de imaturos nos substratos alimentares, e de seus efeitos sobre parâmetros demográficos que são importantes para a dinâmica populacional das espécies em questão (DE JONG, 1979, 1981; IVES; MAY, 1985; ROSEWELL; SHORROCKS; EDWARDS, 1990; AGUIAR-COELHO; MILWARD-AZEVEDO, 1998; VON ZUBEN; STANGENHAUS; GODOY, 2000; VON ZUBEN; VON ZUBEN, GODOY, 2001).

Um aspecto importante a respeito da dinâmica populacional de insetos é que seu estudo nos últimos anos tem sido feito através da descrição detalhada da mortalidade na população, utilizando tabelas de vida ecológica e específicas da idade (CAREY, 1993; PAPADOPOULOS; KATSOYANNOS; CAREY, 2002; ABOUT-ZIED; GABRE; CHI, 2003; GABRE; ADHAM; CHI, 2005; CARVALHO; VON ZUBEN, 2006; OLAYEMIA; ANDE, 2009; RUEDA et al, 2010). O estudo do padrão de mortalidade de insetos pode ser feito tanto para imaturos como para adultos (CAREY, 1993). As diferentes fases de mortalidade em imaturos determinam o número de indivíduos adultos emergentes, enquanto que em adultos, a esperança de vida da população geralmente depende de fatores de mortalidade que, muitas

vezes, atuam independentemente em idades distintas (ELANDT-JOHNSON; JOHNSON, 1980; CAREY, 1993). Estes problemas começaram a ser investigados em *C. megacephala* por Von Zuben (1995).

A mortalidade nos estágios imaturos em *C. albiceps* pode ser dividida em três fases distintas: mortalidade larval inicial, mortalidade larval no substrato de pupação, que pode incluir indivíduos atacados por coespecíficos, e mortalidade pupal. Apesar de a mortalidade larval inicial ter sido apontada como principal responsável pela queda nos valores de sobrevivência com o aumento dos níveis de competição por alimento em *C. megacephala* (REIS et al., 1994), também foi observado que nesta espécie pode ocorrer uma oscilação nos valores de mortalidade larval inicial e na maravalha com o aumento dos níveis de competição larval por alimento (VON ZUBEN, 1995). Assim sendo, é necessário que se analise em diferentes densidades larvais de outras espécies de moscas-varejeiras, o efeito de variações nos valores de mortalidade em cada fase do estágio imaturo sobre o número final de sobreviventes.

Em estudos demográficos também se faz necessário conhecer aspectos relacionados à sobrevivência dos adultos através de análises e modelos de sobrevivência, a fim de descrever a distribuição de mortalidade e aumentar o entendimento a respeito dos processos naturais envolvidos na mortalidade (CAREY, 1993; RIGGS, 1993).

O presente estudo permitiu conhecer melhor detalhes do tempo de desenvolvimento e da mortalidade nos estágios imaturos de *C. albiceps*, bem como a influência que a mortalidade nesta fase tem sobre o estágio adulto, determinando a variação no número de sobreviventes e quantificando esta influência sobre a expectativa de vida no momento da emergência do adulto.

MATERIAL E MÉTODOS

1. Análise de sobrevivência

Uma questão importante na análise de sobrevivência envolve a extensão pela qual uma pequena variação na sobrevivência em um determinado estágio imaturo x modifica a expectativa de vida no momento da emergência do adulto, e_0 (CAREY, 1993). Esta expectativa pode ser examinada em termos dos valores de l_x

$$e_0 = \sum_{x=0}^{w} l_x, \qquad (1)$$

em que l_x representa a proporção de indivíduos sobrevivendo até o estágio imaturo x.
A partir disto, segue-se que:

$$e_0 = 1 + p_0 + p_0 p_1 + p_0 p_1 p_2 + \ldots \qquad (2)$$

em que p_0, no presente caso para *C. albiceps*, corresponde à probabilidade de sobreviver à mortalidade larval inicial, p_1 à probabilidade de sobreviver à mortalidade larval no substrato de pupação e, finalmente, p_2 à probabilidade de sobreviver à mortalidade pupal. Para se determinar o efeito de uma pequena variação em, por exemplo, p_1 de uma classe de quatro estágios de mortalidade escreve-se e_0 como:

$$e_0 = 1 + p_0 + p_0 p_1 + p_0 p_1 p_2, \qquad (3)$$

sendo a variação avaliada pela derivada de e_0 com respeito a p_1.

$$\frac{de_0}{dp_1} = p_0 + p_0 p_2. \qquad (4)$$

Esta derivada pode também ser expressa como

$$\frac{de_0}{dp_1} = (1/p_1)\sum_{x=2}^{3} l_x. \qquad (5)$$

Para se determinar o efeito de uma variação em p_x, a fórmula geral usada é a seguinte (CAREY, 1993):

$$\frac{de_0}{dp_x} = (1/p_x)\sum_{y=x+1}^{w} l_y. \qquad (6)$$

No caso específico de *C. albiceps*, tem-se que as expressões para o cálculo do efeito da variação na probabilidade de sobrevivência nos imaturos sobre a expectativa de vida no momento da emergência são as seguintes:

$$\begin{cases} de_0 \big/ dp_0 = (1 \big/ p_0) \sum_{y=1}^{3} l_y \\ de_0 \big/ dp_1 = (1 \big/ p_1) \sum_{y=2}^{3} l_y \\ de_0 \big/ dp_2 = (1 \big/ p_2) \sum_{y=3}^{3} l_y . \end{cases} \qquad (7)$$

2. Determinação do tempo de desenvolvimento e análise de sensibilidade dos fatores de mortalidade no estágio imaturo

A partir das posturas das fêmeas da geração F_1, foram formadas quatro densidades larvais: 100, 200, 400 e 800, com quatro repetições para cada uma.

Com base nos adultos (F_2) de cada réplica, foi possível estimar o tempo de desenvolvimento em dias para a espécie *C. albiceps,* desde a fase de imaturo até a emergência dos adultos para cada uma das densidades e sob as condições propostas neste projeto.

Os dados sobre o número de indivíduos mortos nas três fases do estágio imaturo foram obtidos para cada réplica das densidades 100, 200, 400 e 800. Após cinco dias do pico de emergência dos adultos (F_2), foram realizadas contagens no substrato de pupação (serragem de madeira) do número de pupários (que indica o número de adultos emergentes), do número de larvas mortas na serragem (que representam os indivíduos sobreviventes às primeiras horas do processo de competição por alimento, mas que não atingiram o peso mínimo necessário para empupar ou que foram atacados por coespecíficos antes disso) e do número de pupas onde não ocorreu emergência do adulto. A partir da subtração da soma destes valores em relação à densidade larval inicial, foi possível obter o número de larvas mortas ainda no substrato de alimentação, as quais foram degradadas no meio artificial.

Para determinar o efeito de variação da mortalidade em um determinado estágio imaturo sobre a expectativa de vida no momento da emergência, foram usadas as equações (1) e (7) propostas por Carey (1993). Para isso foram confeccionadas tabelas de vida para os imaturos de cada densidade, em que foram consideradas quatro classes etárias: (0) corresponde a fase larval inicial; (1) fase larval no substrato de pupação; (2) fase de pupa e (3) fase adulta.

A partir dos cálculos de análise de sensibilidades, é possível se ter ideia de qual mortalidade (larval inicial, larval no substrato de pupação ou pupal) tem maior influência sobre o número de sobreviventes até o estágio adulto.

3. Confecção das tabelas de vida e cálculos da Expectativa de vida (e_o) e da Entropia (H)

Diariamente foram realizadas a contagem e a sexagem dos indivíduos adultos mortos em cada gaiola. Com estes dados foram confeccionadas tabelas de vida para machos e fêmeas de cada densidade, seguindo os parâmetros propostos por Carey (1993), em que *x* é a idade que vai desde o momento da emergência do adulto até a última morte. As notações encontram-se descritas na Tabela 1.

Tabela 1. Notações utilizadas para a confecção das tabelas de vida

Notação	Descrição	Cálculo
X	Idade a qual corresponde os dados da linha	
k_x	Total de indivíduos que sobreviveram até a idade *x*	$K_{x-1} - D_x$
D_x	Total de indivíduos que morreram da idade *x*-1 até a idade x	
l_x	Fração da coorte que sobrevive até a idade *x*	K_x/K_0
p_x	Proporção dos indivíduos vivos na idade *x* que sobrevivem até *x*+1	l_{x+1}/l_x
q_x	Proporção dos indivíduos vivos na idade *x* que morrem até *x*+1	$1 - p_x$
d_x	Fração da coorte que morre da idade *x*-1 até a idade x	$l_x - l_{x+1}$
L_x	Probabilidade média per capita de sobrevivência da idade x até *x*+1	$l_x - 1/2d_x$
T_x	Total de dias restantes dos indivíduos sobrevivente na idade *x*	$\sum_{y=x}^{\omega} L_y$
e_x	Expectativa de vida na idade *x*	T_x/l_x

Para calcular a expectativa de vida foi usada a equação (1), em que l_x, proveniente da tabela de vida, significa a fração da coorte que sobrevive até a idade x.

Para quantificar as curvas de sobrevivência para machos e fêmeas, foram feitos cálculos da estimativa de entropia (H), o que permite comparações mais detalhadas entre os padrões de sobrevivência entre os dois sexos (FERNANDES et al., 2003). A entropia (H) é

calculada através da fórmula proposta por Carey (1993):

$$H = \left\{ \sum_{X=0}^{\omega} e_x \, d_x \right\} \Big/ e_o \qquad (8)$$

em que e_o é a expectativa de vida na idade inicial da população e ω a idade máxima em dias alcançada pelo último indivíduo sobrevivente. Segundo Carey (1993), o somatório do produto $e_x \, d_x$ pode ser interpretado de três diferentes maneiras: i) a média ponderada da esperança de vida na idade x; ii) a média de dias de vida futura que são perdidos pela média de mortes observadas; ou iii) o número médio de dias que um indivíduo poderia viver, dada uma "segunda chance" de vida.

4. Faixas etárias responsáveis por diferenças na expectativa de vida no início da vida de machos e fêmeas

Se considerarmos que a expectativa de vida do adulto no momento da emergência pode ser diferente para machos e fêmeas e entre as densidades, é importante conhecer qual faixa etária é responsável por tais diferenças. Isto pode ser feito decompondo estas diferenças através da fórmula:

$$n\Delta_x = A\text{-}B \qquad (9)$$

em que

$$A = \left(e_x^f - e_x^m\right) \frac{l_x^f + l_x^m}{2}, \text{ e} \qquad (10)$$

$$B = \left(e_{x+1}^f - e_{x+1}^m\right) \frac{l_{x+1}^f + l_{x+1}^m}{2} \qquad (11)$$

e $n\Delta_x$ simboliza a diferença na expectativa de vida entre machos e fêmeas da idade x até a idade $x + n$; l_x e e_x indicam, respectivamente, as funções de sobrevivência da tabela de vida e a expectativa de vida na idade x, e os sobrescritos f e m indicam fêmea e macho, respectivamente.

Os intervalos de idade considerados para $n\Delta_x$ foram de 10 dias, com exceção do primeiro intervalo que tem onze dias, visto que o intervalo inicia na idade 0 (x=0) e termina na idade 10 (x+n = 10).

5. Modelos matemáticos

Para o ajuste da curva de sobrevivência foram usados dois modelos: Modelo de Gompertz e o Modelo Logístico-Weibull.

4.1 Modelo de Gompertz

Será considerada a seguinte proposta de modelo de sobrevivência:

$$l_x = \exp\left(\frac{A_0}{G}\left(1-\exp\left(Gx\right)\right)\right)$$

$$q_x = A_0 \exp\left(Gx\right)$$

em que:

- x: Intervalo de tempo;
- q_x: Proporção de indivíduos de x_i que morrem até x_i+1;
- l_x: Fração da corte que sobrevive até a idade X.
- A_0: Taxa de mortalidade inicial;
- G: Taxa de senescência.

Tomando a equação para q_x e aplicando o logaritmo natural aos dois lados da igualdade, resulta:

$$\ln q_x = \mathrm{G_x} + \ln \mathrm{A}$$

Esta será a equação a ser utilizada na obtenção dos parâmetros G e A_0.

Obtenção dos parâmetros G e A_0

1. Os parâmetros e os próprios resultados dos experimentos dependem da escolha do período (constante) entre duas coletas de dados, ou seja, do intervalo de tempo (constante) transcorrido entre dois valores de x consecutivos. Esse intervalo deve ser definido a priori.
2. Sendo N o número de intervalos de tempo até que todos os indivíduos estejam mortos, o acompanhamento dos indivíduos ao longo do tempo permite coletar dados e elaborar a seguinte tabela:

X	l_x	q_x
0	l_0	q_0
1	l_1	q_1
⋮	⋮	⋮
N	l_N	q_N

3. Como é preciso aplicar logaritmo aos valores de q_x, é necessário eliminar as linhas da tabela acima para as quais $q_x = 0$, que correspondem aos intervalos em que não houve morte de indivíduos. Isso é necessário, pois $\log_e 0 = -\infty$.
4. Feito isso, resta a seguinte tabela:

X	l_x	q_x
x_1	l_{x_1}	q_{x_1}
x_2	l_{x_2}	q_{x_2}
⋮	⋮	⋮
x_Z	l_{x_Z}	q_{x_Z}

Repare que Z é igual a N+1 menos o número de linhas eliminadas.

5. Aplica-se, então, o logaritmo natural à terceira coluna, produzindo:

X	l_x	$\log_e q_x$
x_1	l_{x_1}	$\log_e q_{x_1}$
x_2	l_{x_2}	$\log_e q_{x_2}$
⋮	⋮	⋮
x_Z	l_{x_Z}	$\log_e q_{x_Z}$

6. Tomando as colunas 1 e 3 da tabela acima, monta-se o seguinte sistema linear de equações:

$$Ap = b$$

em que:

- $A = \begin{bmatrix} x_1 & 1 \\ x_2 & 1 \\ \vdots & \vdots \\ x_Z & 1 \end{bmatrix}$;
- $p = \begin{bmatrix} G \\ \log_e A_0 \end{bmatrix}$;
- $b = \begin{bmatrix} \log_e q_{x_1} \\ \log_e q_{x_2} \\ \vdots \\ \log_e q_{x_Z} \end{bmatrix}$.

7. Este sistema tem um número bem maior de equações do que de incógnitas. Como as amostras na tabela não serão coincidentes com a proposta do modelo matemático, o modelo matemático não vai ser capaz de interpolar as amostras, mas sim aproximar a sua distribuição. Isso significa que o sistema linear de equações $Ap = b$ é inconsistente, não tendo solução exata. O que se busca, então, é a melhor aproximação, que equivale a minimizar a norma da diferença entre os vetores Ap e b. Em termos matemáticos, obter a melhor aproximação para os dados a partir do modelo de Gompertz equivale a resolver o seguinte problema de otimização:

$$\min_p \|Ap - b\|_2^2$$

Em que $\|\cdot\|_2$ representa a norma euclidiana.

8. Desde que os valores na primeira coluna da matriz A não sejam coincidentes (e jamais serão no contexto deste experimento), sempre existe uma solução na forma fechada para este problema de otimização, ou seja, sempre existem valores para o vetor de parâmetros p que levam à melhor aproximação.
9. E esta solução é dada na forma:

$$p^* = \left(A^T A\right)^{-1} A^T b.$$

10. Como p^* minimiza o somatório do quadrado do erro entre o que o modelo propõe e o que as amostras indicam, ele é denominado de solução de quadrados mínimos.

11. O valor ótimo de *G* corresponde ao primeiro elemento do vetor p^*, enquanto que o valor ótimo de A_0 é dado pela exponencial do segundo elemento de p^*.

4.2 Modelo Logístico-Weibull

O Modelo Logístico-Weibull é resultado da fusão de outras duas funções, o Modelo de Weibull e a Função Logística. Este procedimento foi adotado para melhor ajuste dos dados.

Será considerada a seguinte proposta de modelo de sobrevivência:

$$l_x = 1 - \frac{1}{1 + \exp\left[-a(x-p)\right]}$$

em que:

- *x*: Intervalo de tempo;
- l_x: Fração da corte que sobrevive até a idade *x*.
- *a*: taxa de decaimento de sobrevivência;
- *p*: ponto de inflexão (onde a curva muda de concavidade, ou seja, onde a derivada segunda muda de sinal, de negativa para positiva).

Como não tem como se chegar a um modelo de regressão linear, como foi o caso no modelo de Gompertz, adotou-se o método iterativo de otimização do gradiente descendente. Função de erro entre os dados observados e o modelo logístico:

$$J(a,p) = \frac{1}{2}\sum_{j=1}^{Z}\left\{\left[1 - \frac{1}{1+\exp\left[-a(x_j - p)\right]}\right] - l_{x_j}\right\}^2$$

Derivada parcial da função de erro em relação a *a*:

$$\frac{\partial J}{\partial a} = \sum_{j=1}^{Z}\left\{\left[1 - \frac{1}{1+\exp\left[-a(x_j - p)\right]}\right] - l_{x_j}\right\}\left\{\frac{-(x_j - p)\cdot\exp\left[-a(x_j - p)\right]}{\left[1+\exp\left[-a(x_j - p)\right]\right]^2}\right\}$$

Derivada parcial da função de erro em relação a *p*:

$$\frac{\partial J}{\partial p} = \sum_{j=1}^{Z}\left\{\left[1 - \frac{1}{1+\exp\left[-a(x_j - p)\right]}\right] - l_{x_j}\right\}\left\{\frac{a\cdot\exp\left[-a(x_j - p)\right]}{\left[1+\exp\left[-a(x_j - p)\right]\right]^2}\right\}$$

RESULTADOS

Com relação ao tempo de desenvolvimento, houve uma diminuição no tempo médio de desenvolvimento durante os estágios imaturos com o aumento da densidade larval (Tabela 2). O tempo de desenvolvimento nesse estágio foi menor na densidade 800 e maior na densidade 100. Em todas as densidades as fêmeas foram mais longevas que os machos; além disso, os adultos nas densidades 200 e 400 viveram, em média, por mais tempo que os adultos das densidades 100 e 800.

Tabela 2. Duração média em dias dos estágios de larva e pupa e do tempo de vida dos adultos para cada densidade larval.

Densidade		100		200		400		800	
	Estágio	N	média± DP*	N	média± DP	n	média± DP	n	média± DP
TD	Ovo		1		1		1		1
	Larva	400	9	800	8,5± 0,58	1600	8,25± 0,5	3200	7,75± 0,5
	Pupa	189		587		1192		714	
LA	Fêmea	62	27,2 ± 3,34	399	31,75± 7,27	594	28,75± 2,5	214	26,2± 2,75
	Macho	54	26± 2,94	151	27± 4,32	418	27,2± 1,89	242	24,5± 2,89

TD - tempo de desenvolvimento; LA - longevidade do adulto
n - número de indivíduos
* DP - desvio padrão

Na tabela 3 estão apresentados os parâmetros para a análise de sensibilidade dos fatores de mortalidade nos estágios imaturos de *C. albiceps*, em que de /dp refere-se à mortalidade larval inicial (no substrato de alimentação), de /dp_1 à mortalidade larval no substrato de pupação e de /dp_2 à mortalidade pupal.

Tabela 3. Análise de sensibilidade dos fatores de mortalidade nos estágios imaturos de *C. albiceps*.

Densidade	$e = \sum l_x$	de /dp	de /dp_1	de /dp_2
100	2.7525	2.556122	0.790741	0.4725
200	3.6925	2.903974	1.479131	0.73375
400	3.6775	2.771679	1.467774	0.745
800	2.631875	1.48018	1.258414	0.223125

Os valores de de /dp foram maiores que os valores de de /dp_1 e de /dp_2 em todas as densidades, o que indica que no presente estudo a expectativa de vida do adulto ao nascer é mais sensível a variações na mortalidade larval inicial que a variações na mortalidade larval final e mortalidade pupal.

Os resultados referentes à sobrevivência dos adultos, apresentados na Tabela 4, mostram maior sobrevivência na densidade 200, o que sugere, considerando o desenho experimental adotado neste estudo, que esta é uma densidade ótima para o desenvolvimento da espécie.

Tabela 4: Porcentagem de sobrevivência de adultos para cada densidade.

Densidade	Sobrevivência (%)
100	29
200	70,37
400	63,18
800	14,40

Na Tabela 5 encontram-se os resultados de expectativa de vida inicial (e_o) e Entropia (H) para fêmeas e machos de *C. albiceps*. A expectativa de vida no momento da emergência (e_o) variou de acordo com a densidade e entre os sexos, com maiores valores para as fêmeas em comparação aos machos para todas as densidades. A densidade 200 também apresentou maior e_o em relação às demais densidades, tanto para fêmeas quanto para machos.

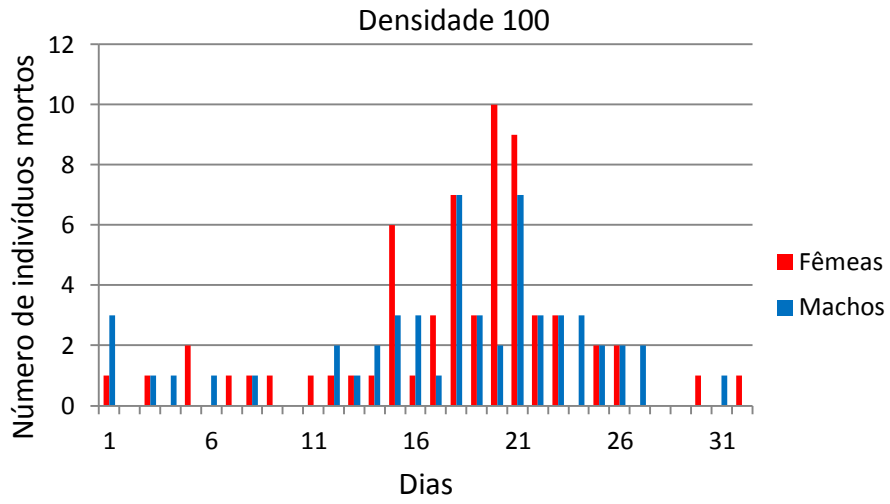
Tabela 5. Expectativa de vida inicial (e_o) e Entropia (H) para fêmeas e machos para cada densidade.

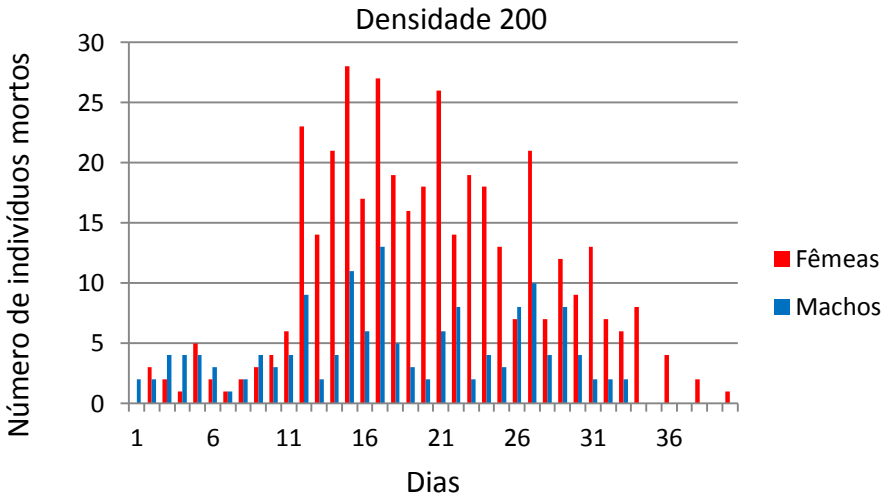
	Fêmeas		Machos	
Densidade	e_o	H	e_o	H
100	18,5	0,263	18,32	0,308
200	20,76	0,325	18,49	0,395
400	20,04	0,216	17,79	0,266
800	15,68	0,424	10,87	0,615

As fêmeas apresentaram valores menores para a Entropia (Tabela 5), o que indica que as mesmas tendem a viver mais que os machos, sendo que estes tendem a morrer mais nos intervalos iniciais após a emergência. Apesar do valor de e_o alto, fêmeas e machos da densidade 200 apresentaram valores para H maiores dos que os encontrados para fêmeas e machos das densidades 100 e 400, o que revela uma tendência de alguns indivíduos dessa densidade morrerem nos primeiros intervalos de tempo, mesmo com uma expectativa de vida inicial maior. Este padrão é o oposto do encontrado para os indivíduos da densidade 800, que apresentaram baixa expectativa de vida e alta entropia, o que mostra que os adultos nesta densidade tendem a viver menos e que a maior mortalidade ocorre nos primeiros intervalos de vida, sobretudo os machos, que apresentaram um grau de entropia superior a 0,5.

Estes padrões de mortalidade podem ser melhor observados na Figura 1, que apresenta o padrão de mortalidade dos adultos para as fêmeas e para os machos de *C. albiceps*. O padrão de mortalidade para os machos foi bastante regular em todas as densidades, com as primeiras mortes ocorrendo logo no primeiro dia após a emergência e as últimas ocorrendo entre o 28º e 33º dias. As fêmeas apresentam regularidade semelhante, com exceção das fêmeas da densidade 200, que alcançaram o 40º dia.

Nas densidades 100, 200 e 400 há um pico de mortalidade, tanto para as fêmeas quanto para os machos, nos intervalos de tempo intermediários, porém o mesmo não ocorre na densidade 800, em que são observados dois picos de mortalidade, um logo nos primeiros dias após a emergência dos adultos e outro nos intervalos intermediários. É importante ressaltar que nos experimentos realizados no presente estudo houve uma tendência de emergência de um maior número de fêmeas que de machos, com exceção da densidade 800, em que emergiram mais machos do que fêmeas. Os gráficos nos permitem observar a maior longevidade das fêmeas em todas as densidades





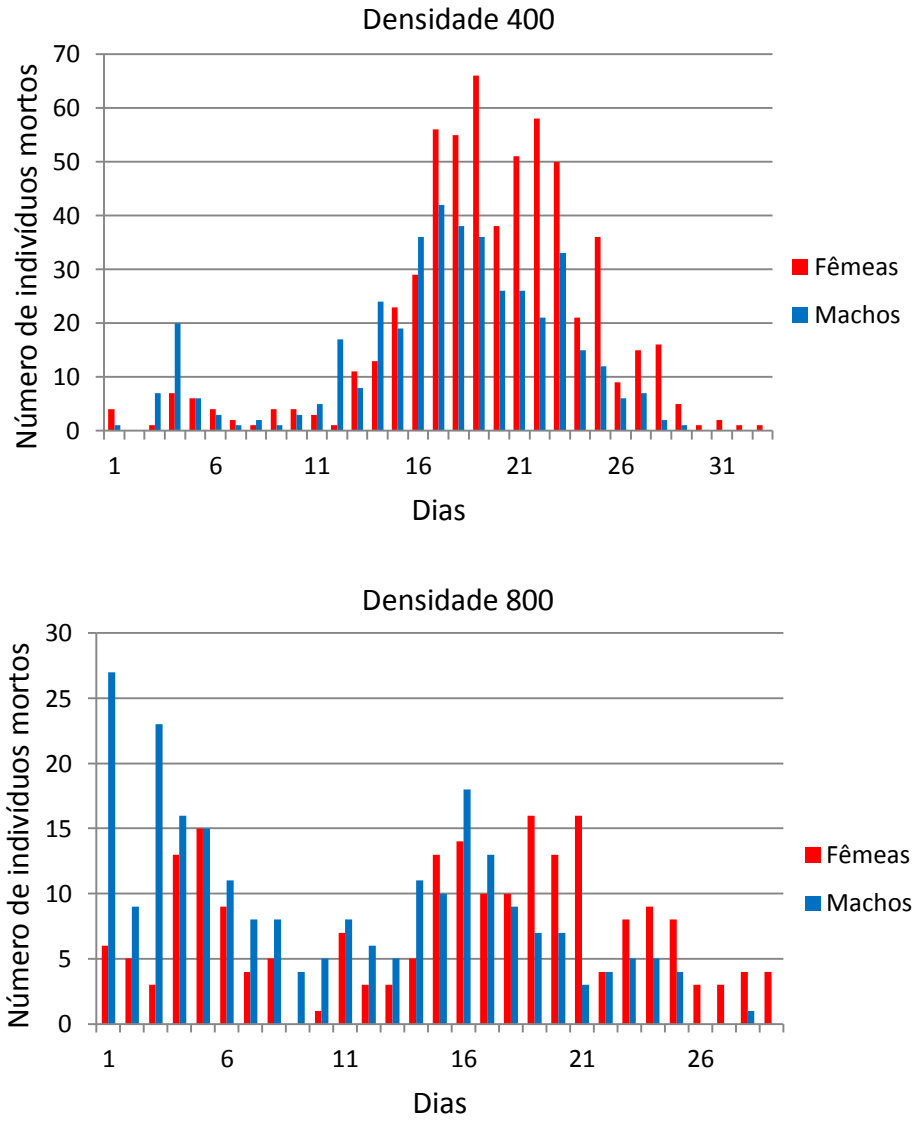


Figura 1. Padrões de mortalidade dos adultos de *C. albiceps* para cada densidade.

As diferenças na expectativa de vida (e) entre machos e fêmeas variaram entre 0,18 dia – 4,81 dias, como pode ser visto na Tabela 5, sempre em favor das fêmeas. A densidade 100 é a densidade que apresentou a menor diferença na expectativa de vida inicial entre machos e fêmeas. Os resultados das faixas etárias responsáveis pelas diferenças na e dos adultos ($n\Delta_x$) encontram-se na Tabela 6. Os valores positivos indicam uma diferença na expectativa de vida em favor das fêmeas e os valores negativos indicam uma diferença em favor dos machos.

Observa-se que, com exceção de uma faixa etária da densidade 100, todas as faixas etárias de todas as densidades tiveram valores positivos, ou seja, em favor das fêmeas, indicando que em todas as faixas etárias consideradas houve maior mortalidade de machos do

que de fêmeas. O último grupo etário da densidade 100 (21+) apresentou um valor para $n\Delta_x$ negativo, o que indica que nesta faixa etária houve maior mortalidade de fêmeas que de machos. Esta maior mortalidade das fêmeas nesta faixa etária compensou a taxa de mortalidade superior de machos nas idades anteriores, o que resultou em uma menor diferença entre as expectativas de vida para os dois sexos na densidade 100.

Tabela 6. Grupos etários responsáveis pelas diferenças na expectativa de vida para cada densidade

100			
Grupo de idade	$n\Delta_x$	Diferenças em %	Contribuição em favor de
0 a 10	0,499375	87,40550802	Fêmeas
11 a 20	0,180398	31,57510574	Fêmeas
21 +	-0,10844	-18,98061375	Machos
Total	**0,571331**	100	
200			
Grupo de idade	$n\Delta_x$	Diferenças em %	Contribuição em favor de
0 a 10	1,987549	87,87218215	Fêmeas
11 a 20	0,178831	7,906337852	Fêmeas
21 a 30	0,017287	0,764294629	Fêmeas
31 +	0,078197	3,457185365	Fêmeas
Total	**2,261864**	100	
400			
Grupo de idade	$n\Delta_x$	Diferenças em %	Contribuição em favor de
0 a 10	0,772472	35,61480617	Fêmeas
11 a 20	1,241038	57,21798924	Fêmeas
21 +	0,155454	7,16720459	Fêmeas
Total	**2,168964**	100	
800			
Grupo de idade	$n\Delta_x$	Diferenças em %	Contribuição em favor de
0 a 10	3,28743	71,5949857	Fêmeas
11 a 20	1,194828	26,02144691	Fêmeas
21 +	0,109446	2,383567388	Fêmeas
Total	**4,591704**	100	

A Figura 2 apresenta as curvas de sobrevivência dos adultos em cada densidade. As curvas de sobrevivência para as densidades 100 e 400 foram muito próximas, tanto para as fêmeas quanto para os machos.

As curvas de sobrevivência de fêmeas e machos da densidade 800 apresentaram um formato um pouco mais tendendo a linear em comparação às curvas das demais densidades, o que corresponde com os valores encontrados para a entropia nessa densidade (Tabela 5), cujos valores foram mais próximos de H=0.5; neste caso (H= 0,5), a probabilidade de morte não depende da idade.

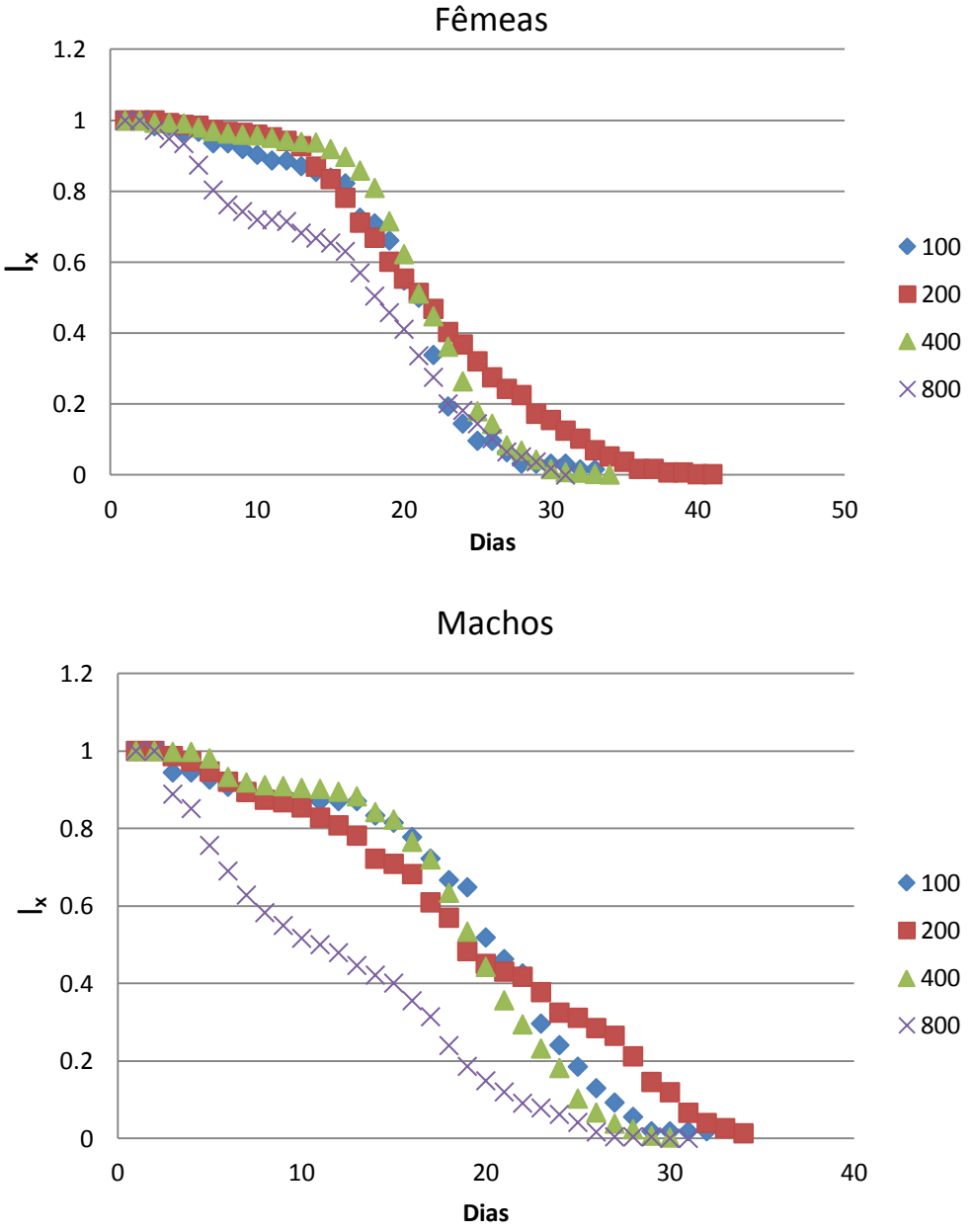


Figura 2: Curvas de sobrevivência (l_x em função do tempo) para fêmeas e para machos para cada densidade.

Para os dados de sobrevivência obtidos em cada uma das densidades, foram ajustados dois modelos matemáticos. Para cada função, Para cada função, valores dos parâmetros foram ajustados para permitir melhores ajustes.

Modelo de Gompertz

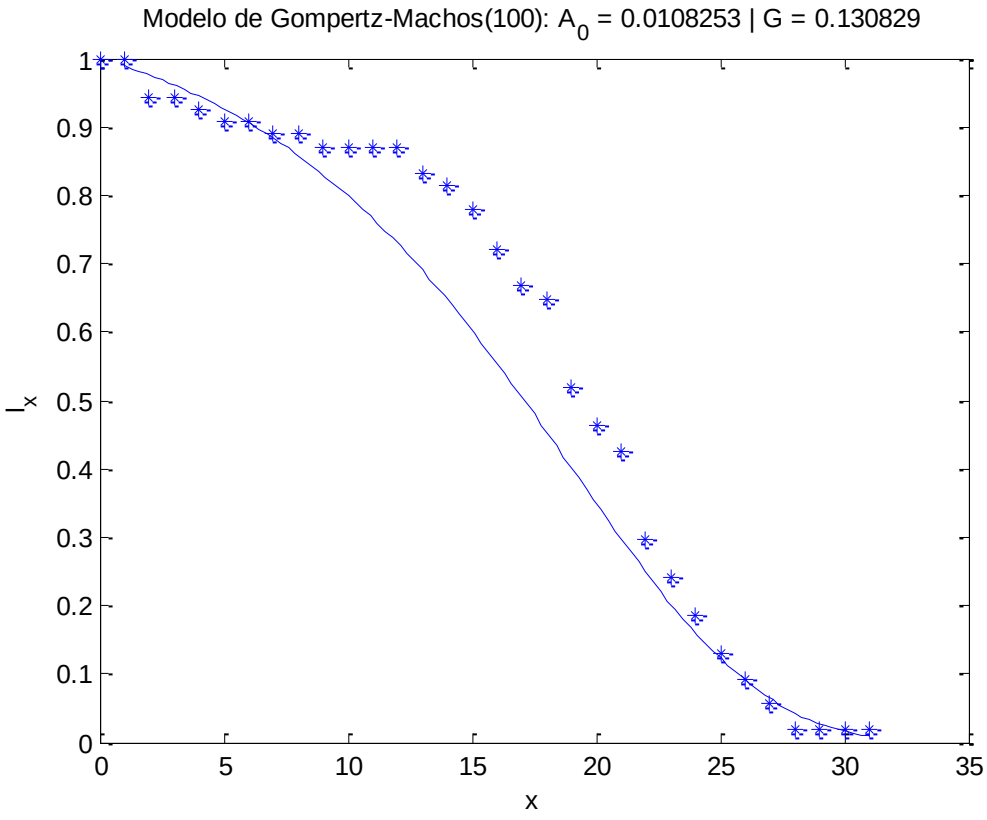
A aplicação do Modelo de Gompertz produz os seguintes resultados:

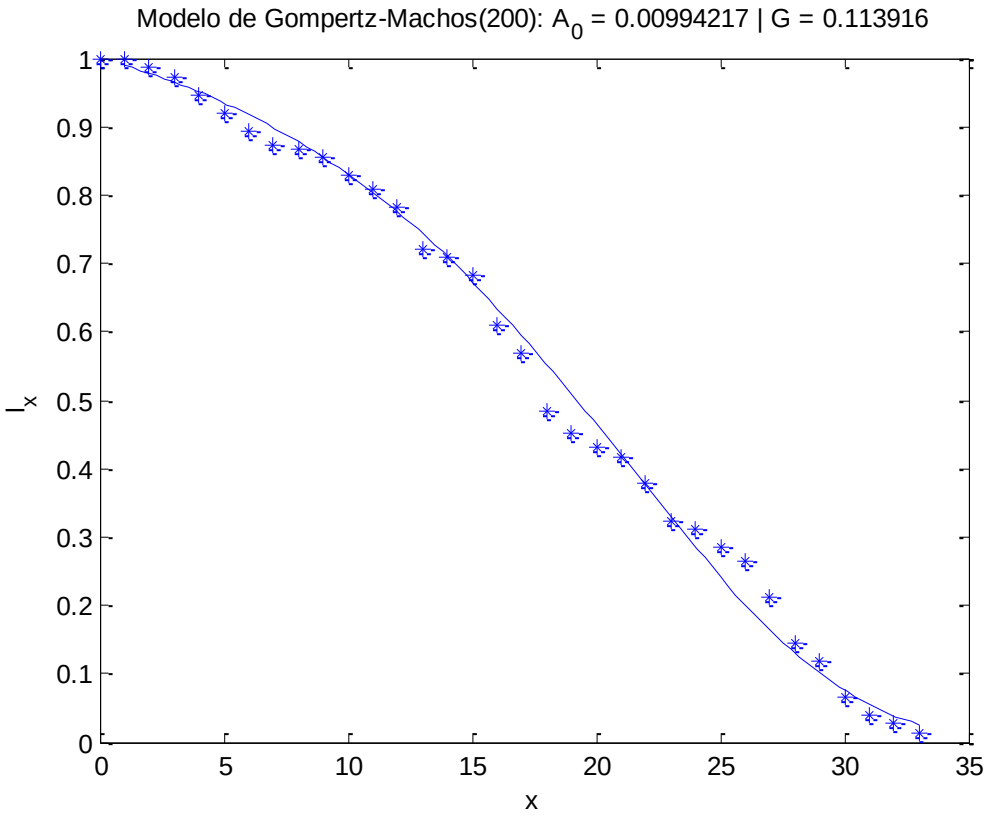
Tabela 7. Parâmetros ajustados aos dados de sobrevivência para cada densidade.

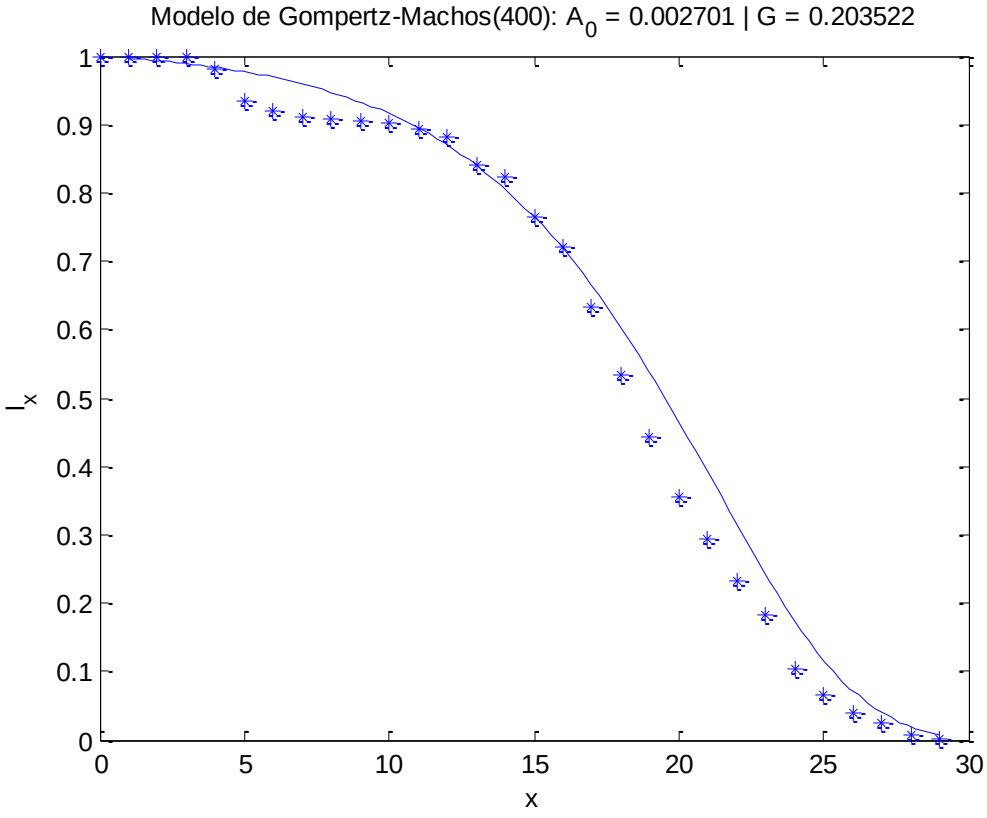
Densidades	Macho		Fêmea	
	A_o	G	A_o	G
100	0,0108253	0,130829	0,00621355	0,156407
200	0,00994217	0,113916	0,00389807	0,140712
400	0,002701	0,203522	0,0017672	0,194693
800	0,0361962	0,0934502	0,01422	0,115879

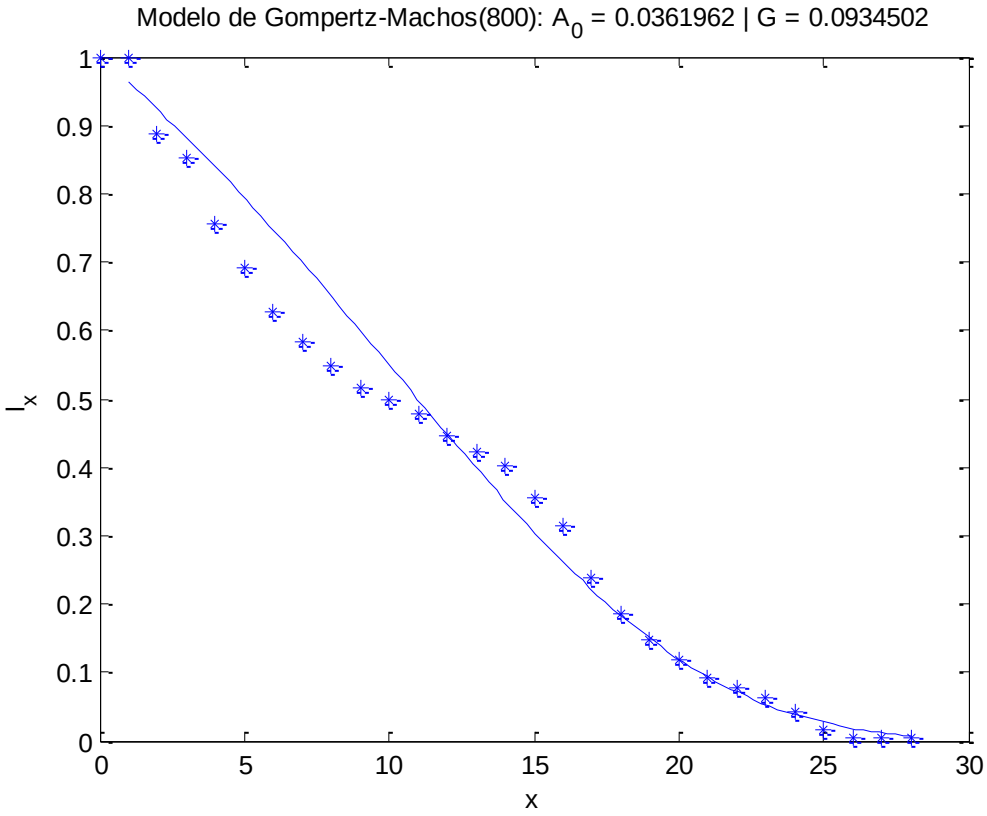
As curvas (linha contínua) que ilustram o quão bem o modelo se ajusta aos dados experimentais (asteriscos) são apresentadas a seguir, seguindo esta ordem: densidade 100, 200, 400 e 800.

Machos



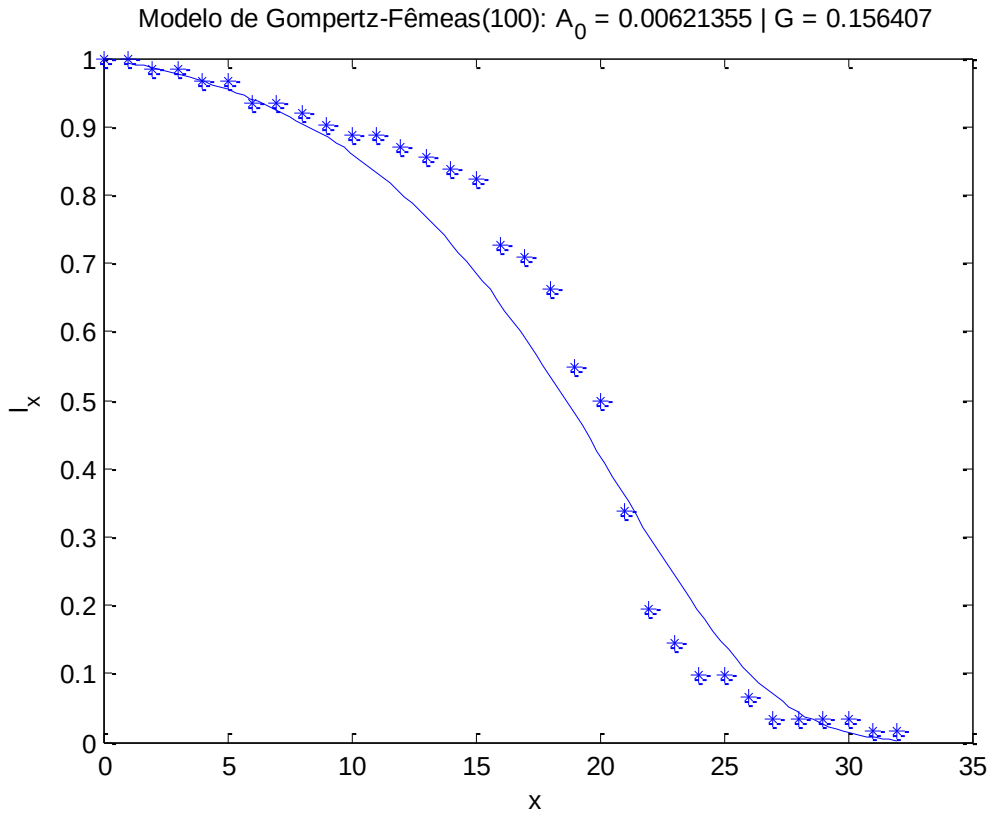

Modelo de Gompertz-Machos(200): A0 = 0.00994217 | G = 0.113916
lx
x
0
0.1
0.2
0.3
0.4
0.5
0.6
0.7
0.8
0.9
1
0
5
10
15
20
25
30
35

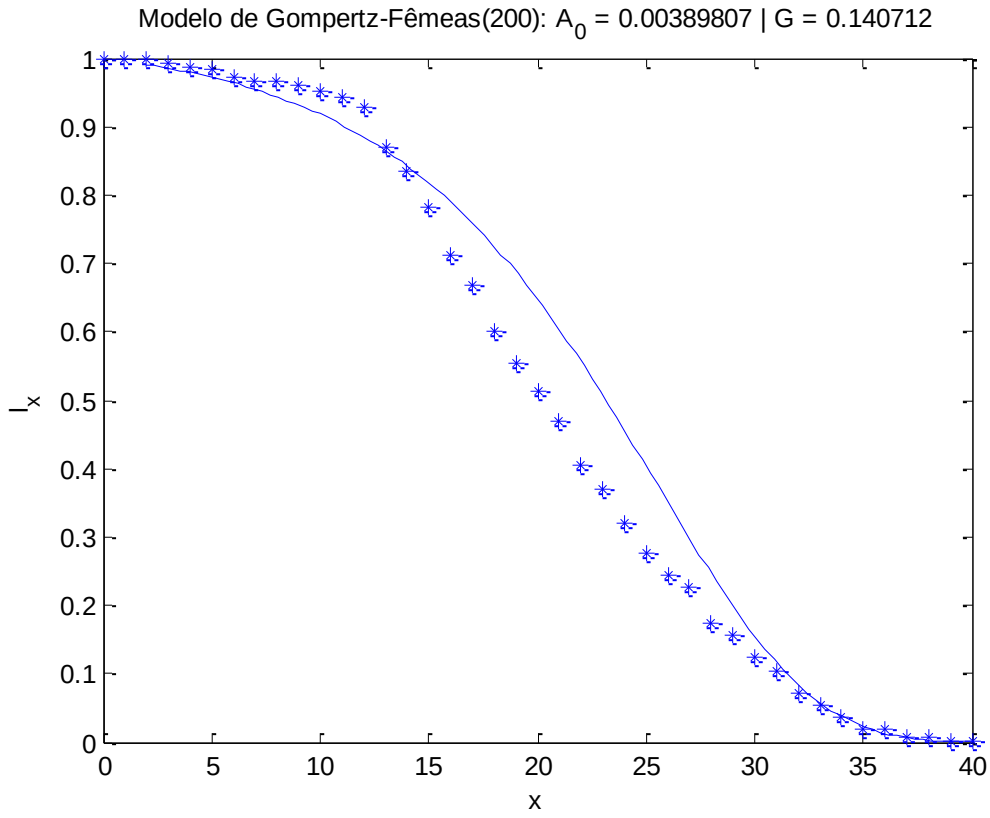

Modelo de Gompertz-Machos(400): A0 = 0.002701 | G = 0.203522
lx
x
0
0.1
0.2
0.3
0.4
0.5
0.6
0.7
0.8
0.9
1
0
5
10
15
20
25
30

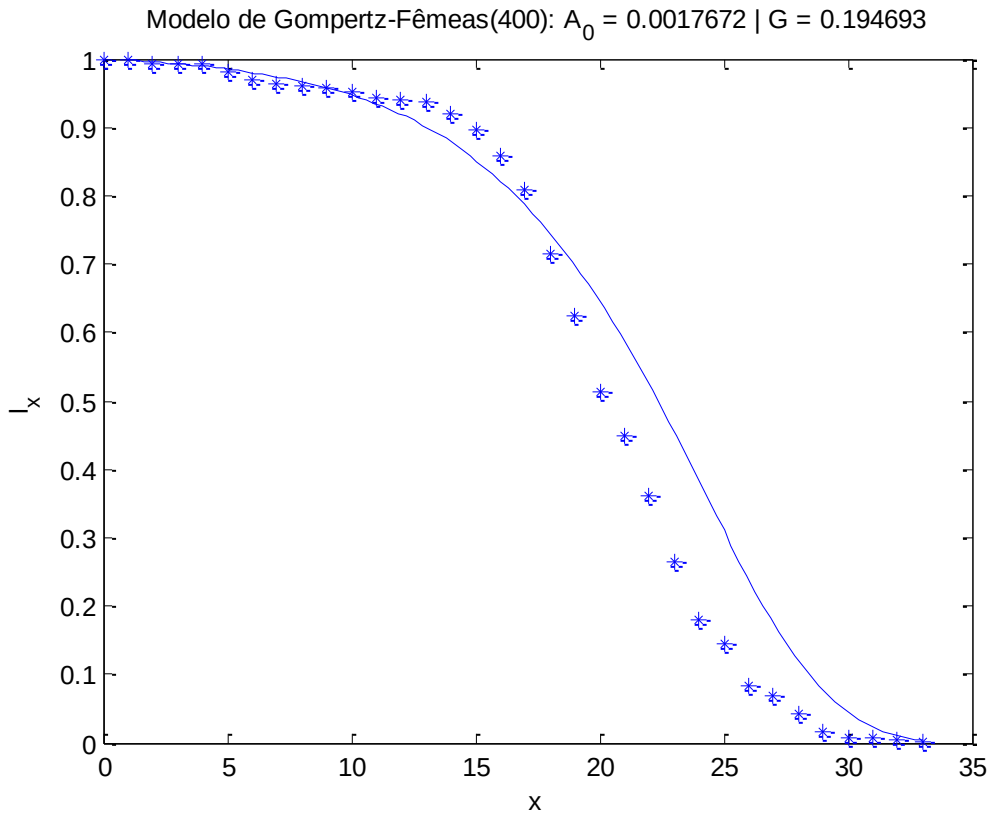


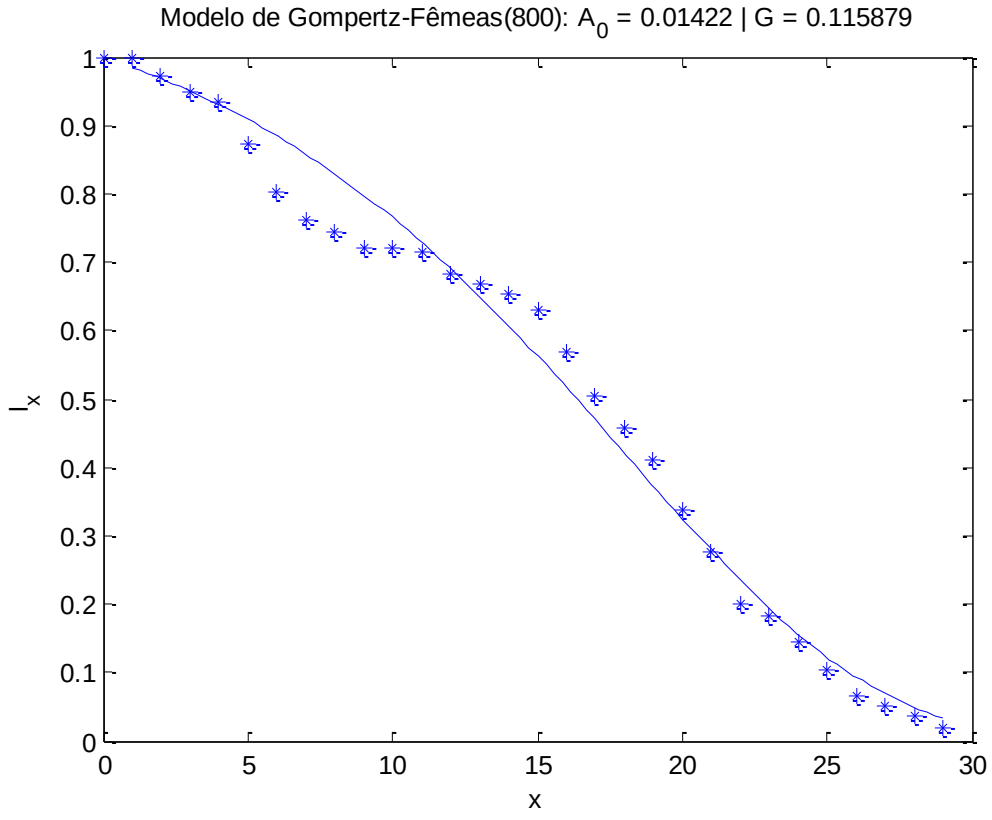
Analisando as curvas e os valores dos parâmetros apresentados na Tabela 7 para os machos de *C. albiceps* e considerando as diferentes densidades, pode-se concluir que os valores de l_x para x=15 apresentam variação contrária daquela dos valores de A . Considerando que A representa a taxa de mortalidade inicial e G a taxa de senescência, podemos inferir através da observação da tabela que os indivíduos da densidade 800 apresentaram a maior taxa de mortalidade inicial, seguidos das densidades 100, 200 e 400. Observando o padrão de mortalidade para machos da densidade 800, nota-se um grande número de indivíduos mortos nos primeiro dias após a emergência dos mesmos. A densidade 400 apresentou o maior valor para G, enquanto que a densidade 800 apresentou o menor valor. À medida que o valor de G diminuiu, a inclinação da curva se tornou menos acentuada na densidade 800.

Fêmeas


Modelo de Gompertz-Fêmeas(100): A0 = 0.00621355 | G = 0.156407
lx
x
0
0.1
0.2
0.3
0.4
0.5
0.6
0.7
0.8
0.9
1
0
5
10
15
20
25
30
35

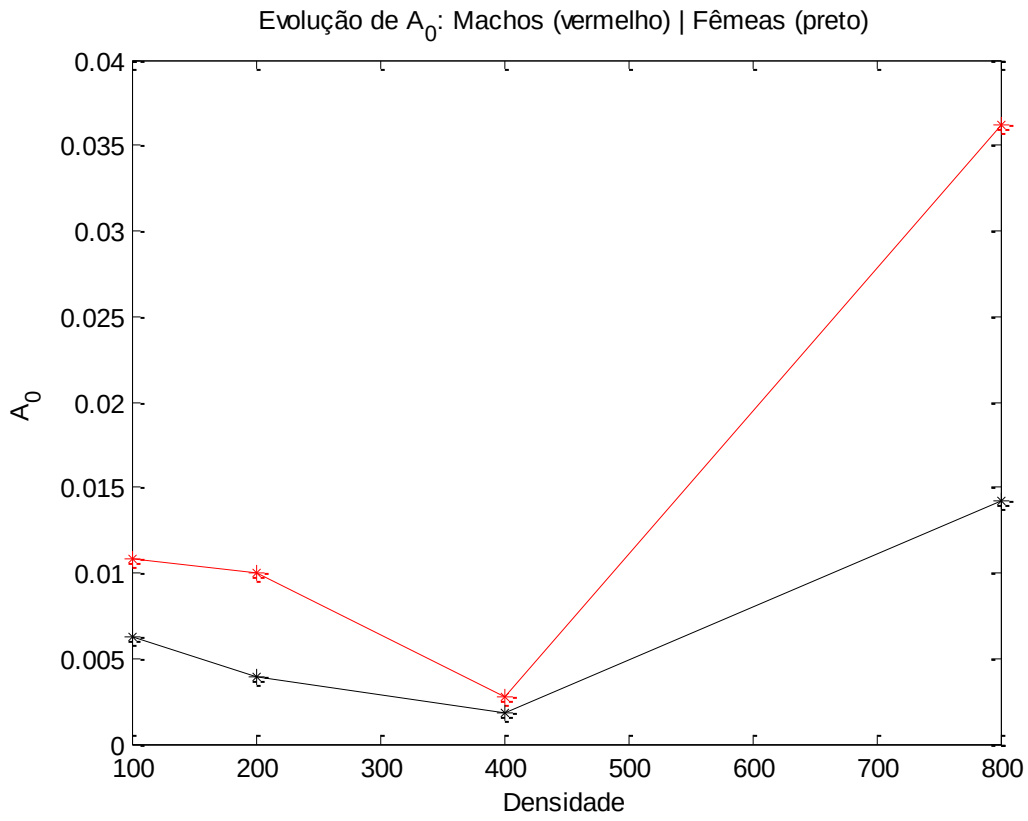

Modelo de Gompertz-Fêmeas(200): A0 = 0.00389807 | G = 0.140712
lx
x
0
0.1
0.2
0.3
0.4
0.5
0.6
0.7
0.8
0.9
1
0
5
10
15
20
25
30
35
40

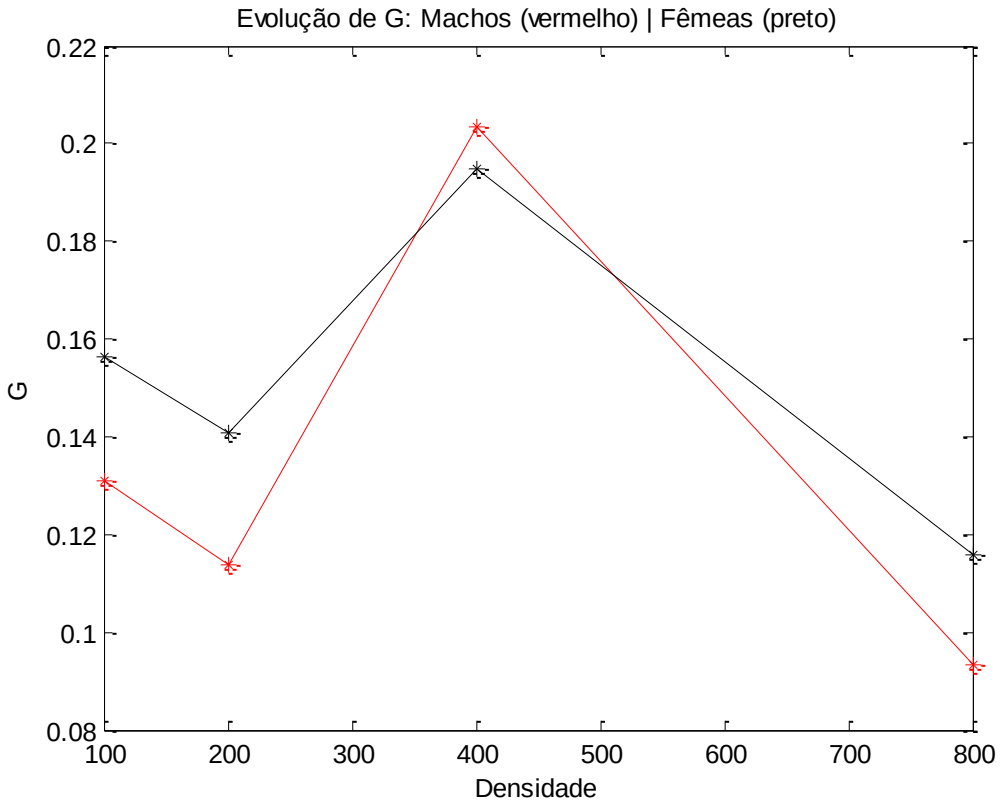

Modelo de Gompertz-Fêmeas(400): A0 = 0.0017672 | G = 0.194693
lx
x
0
0.1
0.2
0.3
0.4
0.5
0.6
0.7
0.8
0.9
1
0
5
10
15
20
25
30
35


Modelo de Gompertz-Fêmeas(800): A0 = 0.01422 | G = 0.115879
lx
x
0
0.1
0.2
0.3
0.4
0.5
0.6
0.7
0.8
0.9
1
0
5
10
15
20
25
30

A mesma comparação pode ser feita para as curvas das fêmeas. Analisando as curvas e os valores dos parâmetros apresentados na Tabela 7 e considerando as diferentes densidades, podemos concluir que os valores de l_x para x=15 apresentam variação contrária daquela dos valores de A . Considerando que A representa a taxa de mortalidade inicial e G a taxa de senescência, podemos inferir através da observação da tabela que os indivíduos da densidade 800 apresentaram a maior taxa de mortalidade inicial, seguidos das densidades 100, 200 e 400, como encontrado para os machos. A densidade 400 apresentou o maior valor para G, enquanto que a densidade 800 apresentou o menor valor. A mesma relação feita para os machos pode ser observada aqui: à medida que o valor de G diminuiu, a inclinação da curva se tornou menos acentuada na densidade 800.

Os gráficos a seguir mostram a evolução dos parâmetros com a densidade, em que A representa a Taxa de mortalidade inicial e G a Taxa de senescência.





Machos e fêmeas apresentam padrão semelhante de evolução dos parâmetros. Os gráficos mostram a relação inversa existente entre os dois parâmetros; à medida que A aumenta, G diminui. Os valores de A obtidos para os machos foram maiores que os obtidos para as fêmeas em todas as densidades, revelando maior mortalidade inicial nos machos. Diferente ocorreu com o parâmetro G, com exceção da densidade 400, a fêmeas apresentaram maior taxa de senescência que os machos, indicando que as fêmeas são, em geral, mais longevas que os machos.

Modelo Logístico-Weibull

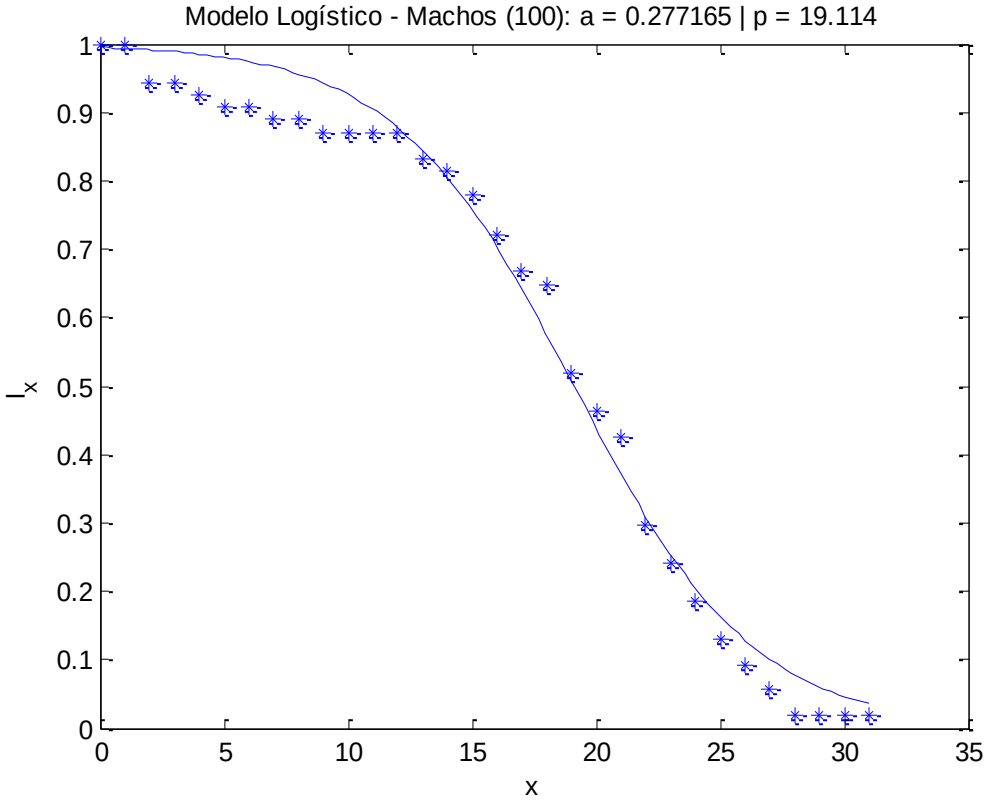
A aplicação do Modelo Logístico-Weibull produz os seguintes resultados:

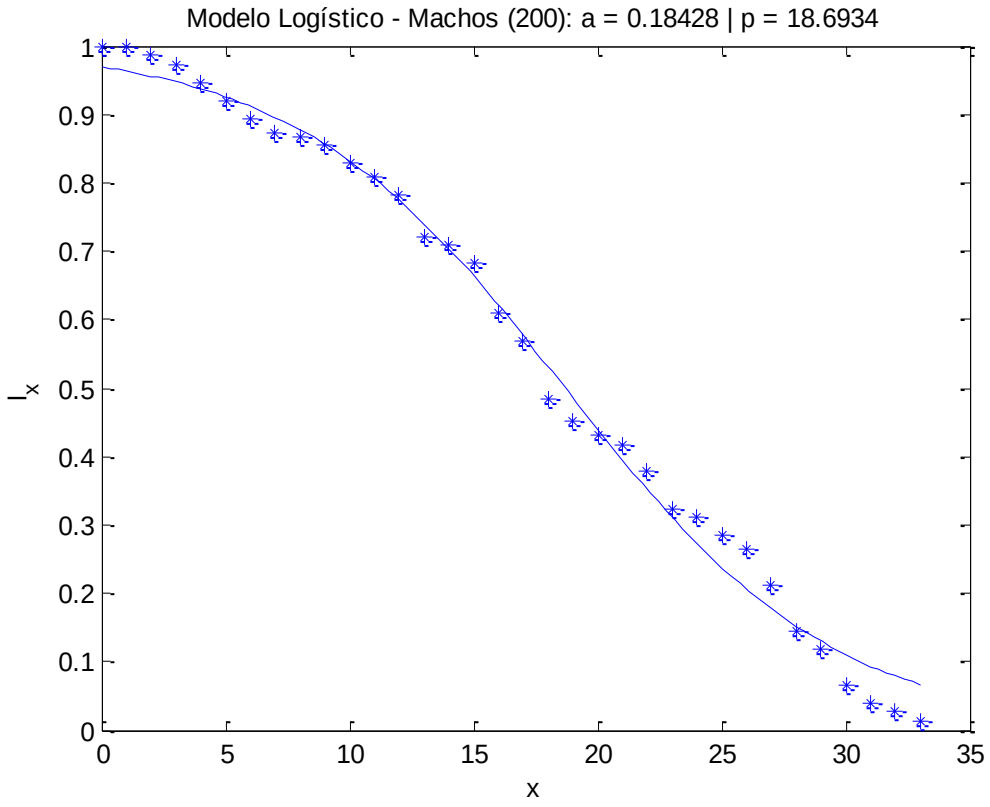
Tabela 8. Parâmetros ajustados aos dados de sobrevivência para cada densidade

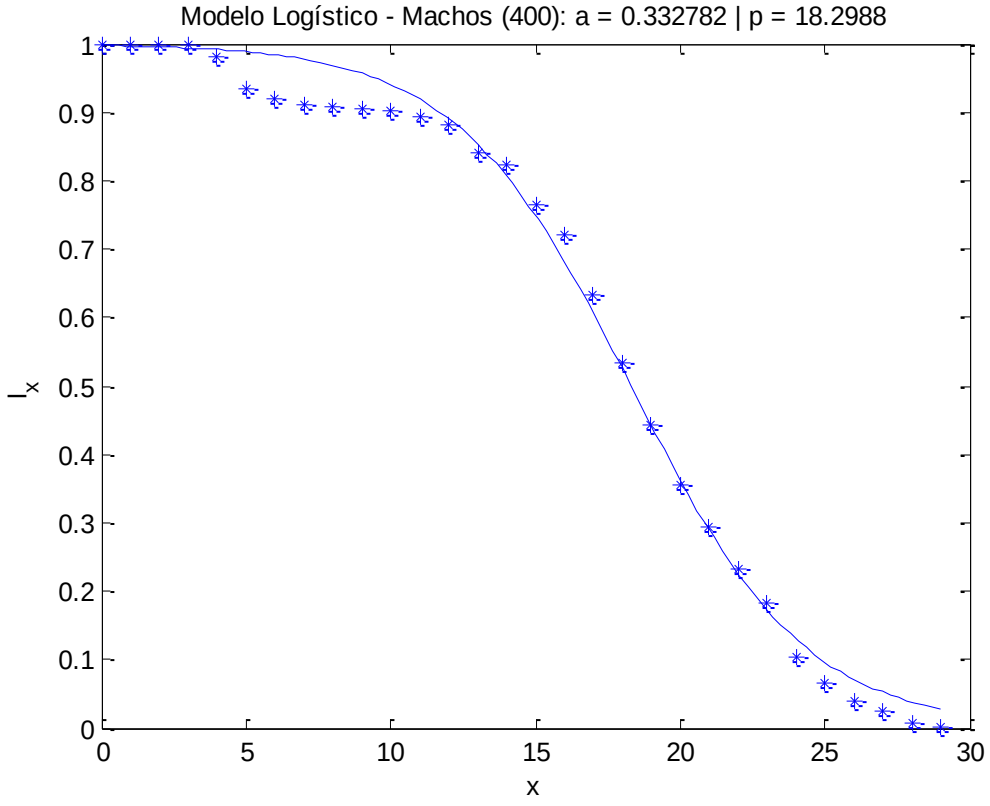
Densidades	Macho		Fêmea	
	a	*p*	*a*	*P*
100	0,277165	19,114	0,347944	19,0675
200	0,18428	18,6934	0,229272	20,5872
400	0,332782	18,2988	0,390332	20,3419
800	0,197726	10,4868	0,195911	16,0981

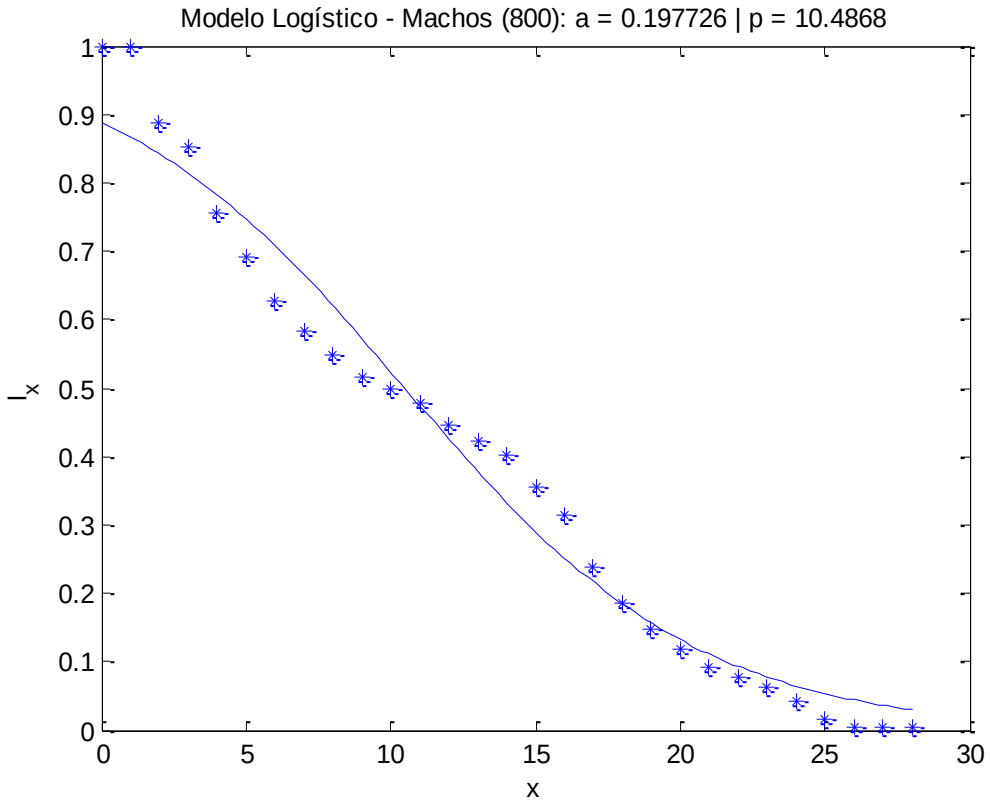
As curvas (linha contínua) que ilustram o quão bem o modelo se ajusta aos dados experimentais (asteriscos) são apresentadas a seguir, seguindo esta ordem: densidade 100, 200, 400 e 800.

Machos



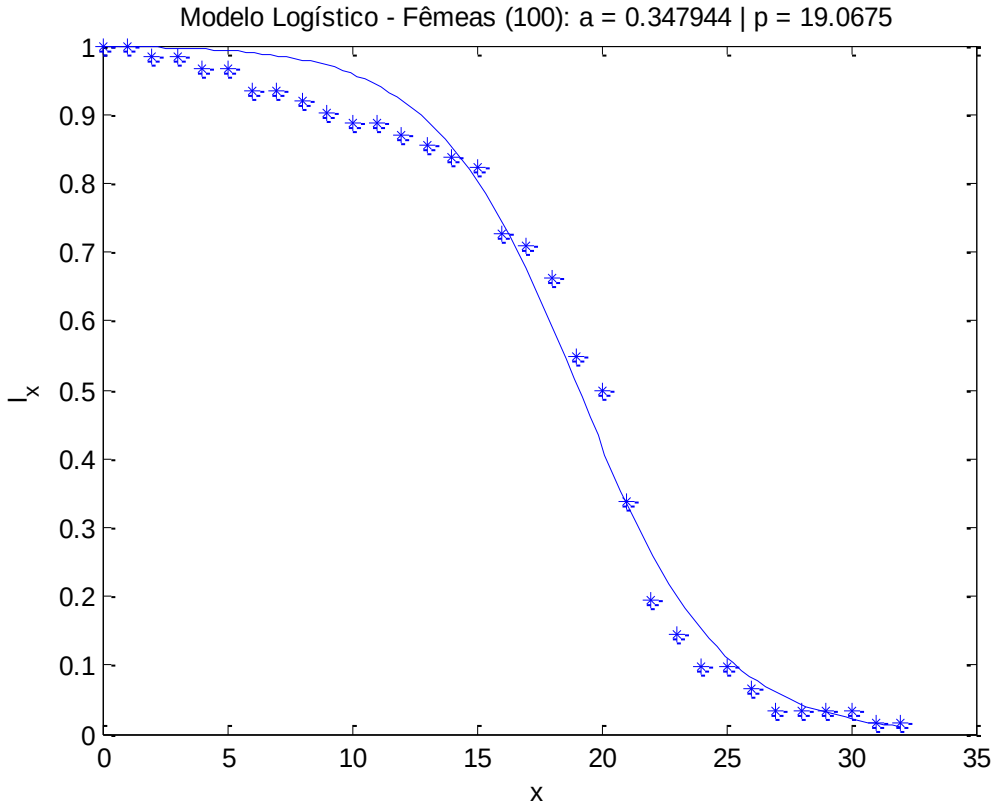

Modelo Logístico - Machos (200): a = 0.18428 | p = 18.6934
l_x
x
0
0.1
0.2
0.3
0.4
0.5
0.6
0.7
0.8
0.9
1
0
5
10
15
20
25
30
35

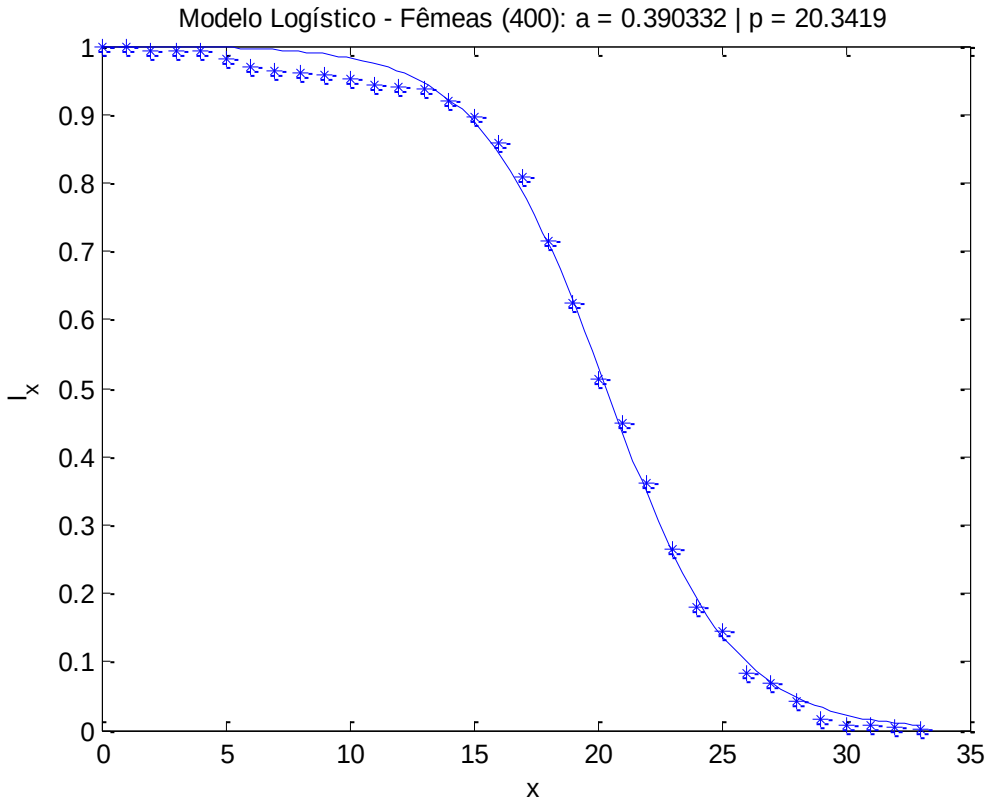

Modelo Logístico - Machos (400): a = 0.332782 | p = 18.2988
l_x
x
0
0.1
0.2
0.3
0.4
0.5
0.6
0.7
0.8
0.9
1
0
5
10
15
20
25
30

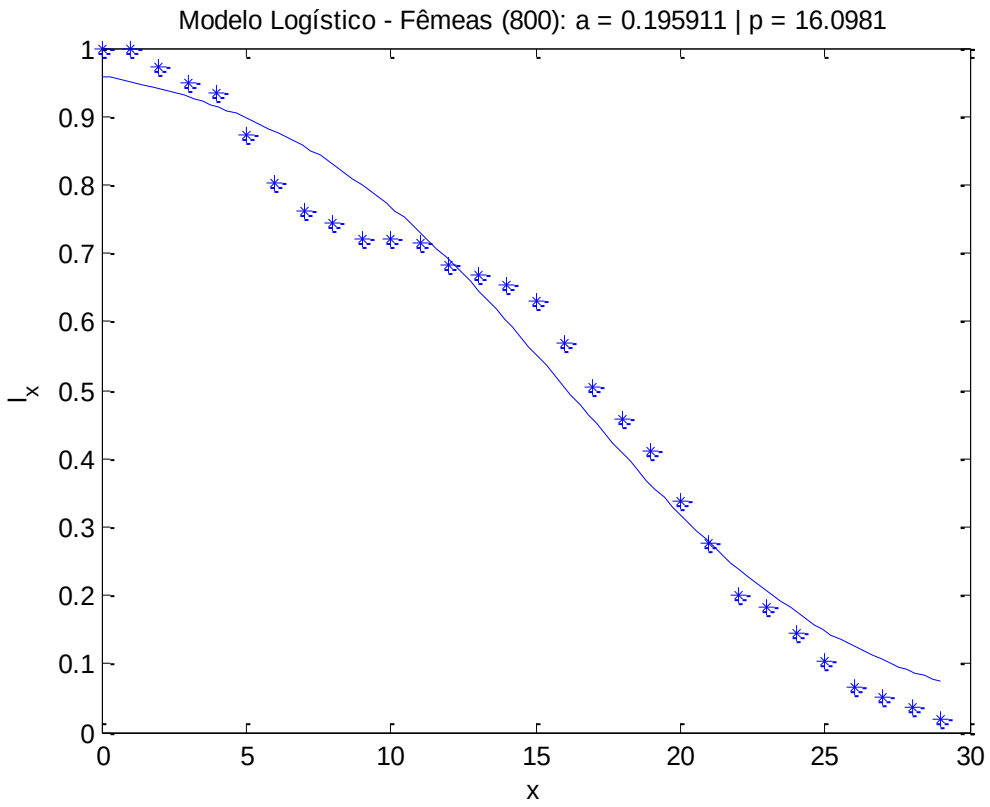


Analisando as curvas e os valores dos parâmetros apresentados na Tabela 8 para os machos de *C. albiceps* e considerando as diferentes densidades, observa-se que o declive da curva ajustada para as densidades 100 e 400 é mais acentuado que o observado nas curvas ajustadas para as densidades 200 e 800. Esta diferença também pode ser averiguada através dos valores para a taxa de decaimento de sobrevivência *a*, sendo que este parâmetro teve seu maior valor para a densidade 400, seguido das densidades 100, 800 e 200. Nestas duas últimas densidades, as curvas apresentam-se mais próximas de uma reta. Esta forma de curva apresentada pelas densidades 200 e 800 revela uma sobrevivência mais constante ao longo do tempo, enquanto que o tipo de curva apresentada pelas densidades 100 e 400 revela uma mortalidade maior nas idades mais avançadas. Em relação aos valores de *p*, que se refere ao ponto de inflexão da curva, estes diminuem com o aumento da densidade, ou seja, o ponto (ou o valor em x) em que a taxa de mortalidade supera a de sobrevivência, ou o instante em que a população atingiu 50% de sobreviventes, ocorre mais tardiamente nas menores densidades.

Fêmeas


Modelo Logístico - Fêmeas (100): a = 0.347944 | p = 19.0675
l_x
x
0
0.1
0.2
0.3
0.4
0.5
0.6
0.7
0.8
0.9
1
0
5
10
15
20
25
30
35

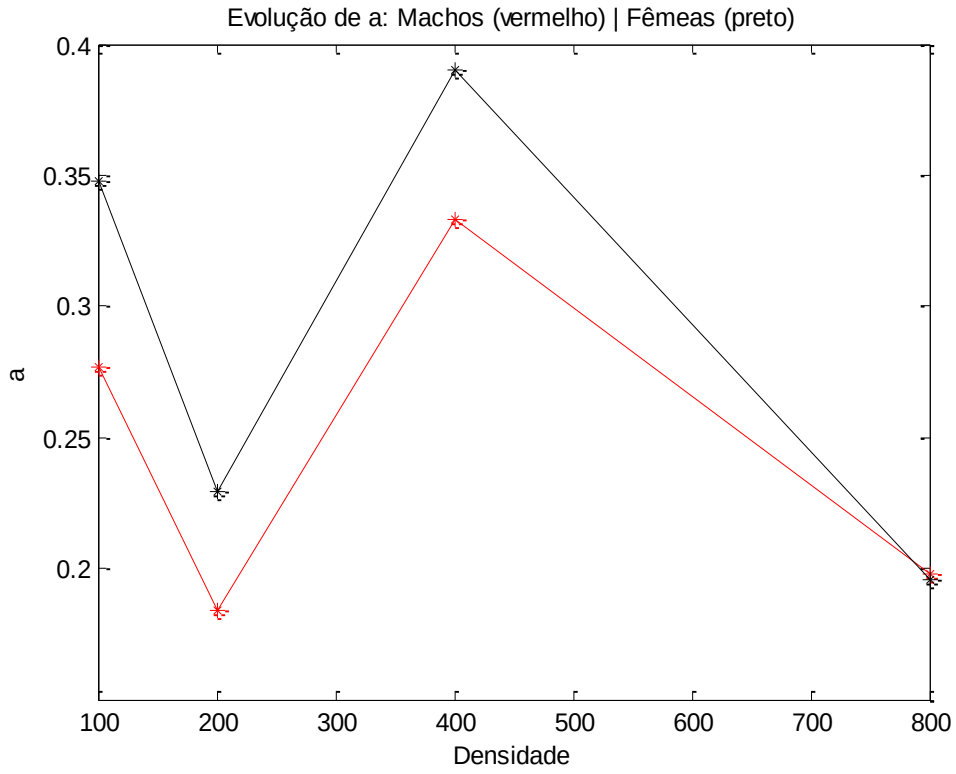

Modelo Logístico - Fêmeas (400): a = 0.390332 | p = 20.3419
l_x
x
0
0.1
0.2
0.3
0.4
0.5
0.6
0.7
0.8
0.9
1
0
5
10
15
20
25
30
35

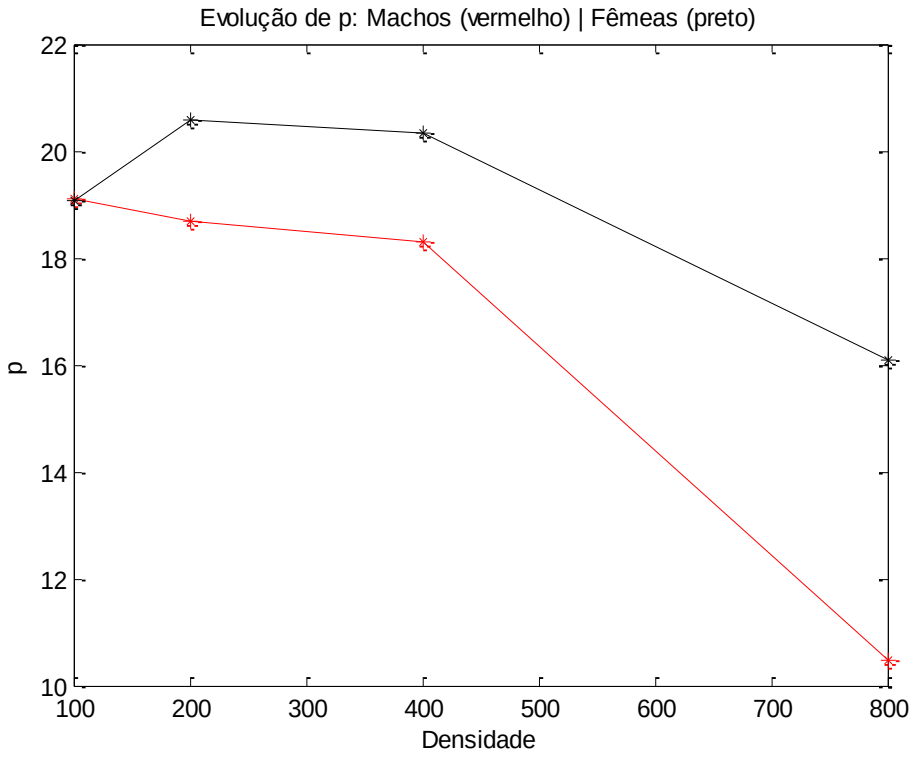


A mesma comparação pode ser feita para as curvas das fêmeas. Analisando as curvas e os valores dos parâmetros apresentados na Tabela 8 e considerando as diferentes densidades, observa-se que o declive da curva ajustada para as densidades 100 e 400 é mais acentuado que o observado nas curvas ajustadas para as densidades 200 e 800, semelhante ao ocorrido para os machos. Esta diferença também pode ser averiguada através dos valores para a taxa de decaimento de sobrevivência *a*, sendo que este parâmetro teve seu maior valor para a densidade 400, seguido das densidades 100, 200 e 800, e nesta última densidade, a curva apresenta-se mais linear em relação às demais, o que revela uma maior constância na sobrevivência ao longo da idade, enquanto que nas demais densidades esta mortalidade foi maior nas idades mais avançadas. Em relação ao ponto de inflexão da curva (*p*), o valor deste parâmetro não seguiu o mesmo padrão encontrado para os machos, já que nas fêmeas os maiores valores foram encontrados para as densidades intermediárias.

Os gráficos a seguir mostram a evolução dos parâmetros com a densidade, em que *a* representa a taxa de decaimento de sobrevivência e *p* o ponto de inflexão da curva de sobrevivência.

Em relação aos valores de *p*, que se referem ao ponto de inflexão da curva, estes diminuem com o aumento da densidade, ou seja, o ponto (ou o valor em *x*) em que a taxa de mortalidade supera a de sobrevivência, ocorre mais tardiamente nas menores densidades.





A evolução dos parâmetros foi semelhante para ambos os sexos e pode-se observar também que as fêmeas, quase na totalidade dos casos, apresentaram valores para os dois parâmetros superiores àqueles obtidos para os machos, o que revela que, de maneira geral, as curvas para as fêmeas apresentaram declive mais acentuado e um deslocamento maior à direita em relação às curvas obtidas para os machos, revelando a tendência das fêmeas apresentarem maior taxa de mortalidade nas idades mais avançadas.

Comparando os dois modelos para os machos, na densidade 100 o Modelo Logístico-Weibull apresentou melhor ajuste aos dados, enquanto que o Modelo de Gompertz apresentou um declínio mais acentuado em relação à curva de sobrevivência; já para os dados referentes à densidade 200, os dois modelos apresentaram bom ajuste, porém o Modelo de Gompertz mostrou um ajuste um pouco mais fino. Da mesma forma aconteceu na densidade 800, em que os dois modelos tiveram desempenho semelhante, porém o Modelo de Gompertz se ajustou melhor aos dados de sobrevivência no início e no final da curva; já na densidade 400, o Modelo Logístico-Weibull teve melhor desempenho.

Comparando as curvas para os dados das fêmeas, na densidade 100 os dois modelos tiveram desempenho semelhante, porém o Modelo Logístico-Weibull descreveu melhor o declive da curva; nas densidades 200 e 400, o Modelo Logístico se ajustou melhor aos dados, enquanto que na densidade 800 o modelo de Gompertz descreveu melhor a curva de sobrevivência.

DISCUSSÃO

Os resultados obtidos no presente estudos indicam que a densidade larval inicial tem influência sobre aspectos da demografia de *C. albiceps.*

Com o aumento da densidade, foi observada também uma diminuição do tempo desenvolvimento durante o estágio imaturo, sendo que isso pode ser resultado da maior competição larval por recurso alimentar ocasionado pelo aumento da densidade, levando a um desenvolvimento mais rápido dos indivíduos como forma de fugir da competição nesse estágio. Devido à efemeridade do substrato e da competição exploratória, em que cada larva busca ingerir o máximo de recurso alimentar no menor tempo possível (ULLYETT, 1950; LEVOT; BROWN; SHIPP, 1979; GOODBROD; GOFF, 1990; REIS et al., 1994; 1996), o sucesso das larvas dependerá de quão rápido elas alcançam o peso mínimo necessário para pupação (RIBEIRO; VON ZUBEN, 2010). Alguns trabalhos com dípteros têm comprovado que o aumento da densidade larval reduz o tempo de desenvolvimento dos imaturos (ULLYETT, 1950; SAUNDERS; BEE, 1995; GREEN; SIMMONDS; BLANEY, 2003; IRELAND; TURNER, 2006).

A longevidade dos adultos também variou com a densidade, sendo que os adultos viveram em média mais tempo nas densidades intermediárias e menos na maior densidade, com as fêmeas sendo mais longevas que os machos em todas as densidades. De acordo com Linhares (1998), fêmeas mais longevas podem apresentar mais que um ciclo gonotrófico, o que pode permitir a realização de posturas em mais substratos (ROFF, 1977; DE JONG, 1981), influenciando a dinâmica populacional da espécie.

Os resultados da análise de sensibilidade dos fatores de mortalidade no estágio imaturo mostraram que a mortalidade larval inicial (no substrato alimentar) em todas as densidades, influencia de maneira mais expressiva a expectativa de vida no momento da emergência. A equação da análise de mortalidade permite ilustrar dois aspectos da sensibilidade da e_o às mudanças no período de sobrevivência: (1) a medida que a classe etária aumenta (mortalidade larval inicial, final e mortalidade pupal), a soma de l_y diminui , o que faz com que a probabilidade de sobrevivência dos imaturos sobre e_o seja sempre maior nas classes etárias mais jovens do que nas mais velhas; e (2) e_o será mais afetado por menores valores de probabilidades de sobrevivência do que por maiores, uma vez que p_x aparece no denominador da equação (CAREY, 1993).

Em virtude do desenho experimental adotado no trabalho, foi possível conhecer somente a densidade larval inicial e final em cada experimento, não permitindo conhecer em exatamente qual instar larval as mortes ocorreram, porém o resultado da análise de

sensibilidade indica que a expectativa de vida no momento da emergência tem uma forte dependência da eficiência do processo de alimentação durante o estágio imaturo, sobretudo nas primeiras horas de desenvolvimento. Esta eficiência está intimamente relacionada à agregação larval no substrato alimentar, devido à maior concentração de enzimas salivares e proteolíticas secretadas pelas larvas; este é um mecanismo biológico importante no desenvolvimento inicial nas moscas e tem reflexos diretos nas taxas de mortalidade larval (GOODBROD; GOFF, 1990; IVES, 1991; YOUNG et al., 1996; REIS; VON ZUBEN; GODOY, 1999; GREEN; SIMMONDS; BLANEY, 2003). Rosa et al (2011) encontraram que o estágio mais vulnerável à agregação larval é a fase que vai do ovo à larva de primeiro instar, ou seja, nas primeiras horas de desenvolvimento.

De acordo com as densidades aqui propostas, a densidade larval 200 foi a densidade em que a espécie teve seu desenvolvimento ótimo, seguida das densidades 400, 100 e 800. Nesta última, a sobrevivência na fase adulta foi consideravelmente baixa, ficando abaixo dos 15%. O aumento da competição por alimento durante o estágio imaturo influenciou negativamente a sobrevivência (efeito negativo da densidade); por outro lado, em uma situação em que a competição por recurso foi menor (densidade 100), a sobrevivência também foi baixa. A baixa sobrevivência na densidade 100 deve estar relacionada com o tamanho populacional mínimo viável para o desenvolvimento da espécie. É conhecido que densidades populacionais inferiores a este valor mínimo em determinadas condições de competição por recursos alimentares podem apresentar menor sobrevivência, essa relação positiva entre o tamanho populacional e a sobrevivência é conhecida como Efeito de Allee (STEPHENS; SUTHERLAND, 1999; STEPHENS; SUTHERLAND; FRECKLETON, 1999).

Resultados semelhantes a este, ou seja, diminuição da sobrevivência com o aumento da densidade larval, têm sido descritos para *C. albiceps* e outras espécies de moscas-varejeiras (REIS et al, 1996; REIS; VON ZUBEN, GODOY, 1999; GODOY et al, 2001, IRELAND; TURNER, 2006; ROSA et al*,* 2006; KHEIRALLAH et al, 2007).

As diferentes densidades, e consequentemente diferentes níveis de competição larval, tiveram influência na expectativa de vida no momento de emergência do adulto (e) e no grau de entropia. Os adultos da densidade 200 alcançaram os maiores valores para e , enquanto que na densidade 800, esses valores foram menores. Como já discutido, as fêmeas foram mais longevas que os machos em todas as densidades. Reforçando o que já foi descrito anteriormente, fêmeas mais longevas têm grande importância na dinâmica populacional, pois isso pode permitir a produção de mais de um ciclo gonotrófico (LINHARES, 1988),

aumentando a chance de sucesso reprodutivo (VON ZUBEN; STANGENHAUS; GODOY, 2000).

De acordo com Carey (1993), a entropia reflete a heterogeneidade de uma população com relação à mortalidade em diferentes idades; quanto maior o valor de entropia (H), mais cedo os indivíduos tendem a morrer. Os valores de H encontrados indicam que em todas as densidades, os machos tendem a morrer nos intervalos de tempo iniciais. Com exceção da densidade 800, os valores de H encontrados no presente estudo foram semelhantes aos valores encontrados por Von Zuben, Godoy e Monteiro-filho (1996), Moura e Bonetto (1999), Fernandes et al (2003), Krüger e Erthal (2006) e Krüger et al (2008) para os dípteros *Chrysomya megacephala, Sarconesia chlorogaster, Lucilia cuprina, Muscina stabulans e Synthesiomyia nudiseta*, respectivamente, porém para *Sarconesia chlorogaster, Lucilia cuprina* e *Synthesiomyia nudiseta* as fêmeas apresentaram valores de H maiores que os machos, o que indica que não existe um único padrão para variação nos valores de entropia para dípteros.

Cabe ressaltar que a tendência apresentada de emergência de adultos de um sexo mais do que do outro, a exemplo das densidades 100, 200 e 400 em que emergiram mais fêmeas que machos, pode estar relacionada com um desvio natural na razão sexual em relação a proporção 1:1 aprsentada por esta espécie. *C. albiceps* é uma espécie monogênica, ou seja, em uma prole é produzido somente machos ou somente fêmeas (ÜLLERICH, 1971), sendo assim, ao se formar as densidades a partir dos ovos coletados, houve esta possibilidade de se formar agregados com mais indivíduos de um sexo que de outro.

Os dados de contribuição de mortalidades por intervalo de tempo demonstram que em todas as classes etárias das quatro densidades, com exceção da última classe etária da densidade 100, a mortalidade de machos foi maior que a de fêmeas, com uma tendência a mudança nesta diferença com o avanço da idade. Isto explica a diferença na expectativa de vida no momento da emergência entre machos e fêmeas, que na densidade 200 chega a quatro dias de vida a mais para as fêmeas. Como já discutido, fêmeas que vivem por mais tempo podem passar por mais de um ciclo gonotrófico, além de permitir a oviposição em mais de um substrato (ROFF, 1977; DE JONG, 1981, LINHARES, 1998).

As curvas de sobrevivência das fêmeas apresentaram-se levemente mais côncavas que as dos machos. Isto se deve aos valores de H obtidos para ambos. Segundo Demetrius (1978), o valor de H pode ser interpretado como um indicador quantitativo da concavidade da curva de sobrevivência, o que caracteriza o padrão de sobrevivência. À medida que o valor de H (que varia de 0 - 1) se aproxima de um, mais côncava é a curva, caracterizando uma maior

mortalidade nos intervalos iniciais, e à medida que H se aproxima de zero, menos côncava é a curva, tendendo a retangularização desta, em que H=0, ou seja, todos os indivíduos alcançam a máxima longevidade fisiológica.

As curvas de sobrevivência foram ajustadas por dois modelos, Modelo de Gompertz e Modelo Logístico-Weibull. Segundo Wilson (1993), funções tais como as destes modelos podem ser úteis para comparar características de sobrevivência de diferentes espécies, ou mesmo entre populações de uma mesma espécie em diferentes condições ambientais. Populações de uma mesma espécie são diferentes geneticamente, por isso podem ser melhor ajustadas por diferentes funções de sobrevivência (WILSON, 1994). No presente estudo, não foi possível indicar com precisão um modelo que teve melhor ajuste aos dados reais, uma vez que o desempenho variou entre as diferentes densidades e também entre os sexos. Porém, de maneira geral, pode-se dizer que o Modelo de Gompertz foi mais eficiente no ajuste aos dados dos machos, enquanto que o Modelo Logístico-Weibull teve melhor desempenho nos dados das fêmeas. Os resultados obtidos neste estudo reforçam a vantagem do uso de modelos matemáticos para comparar curvas de sobrevivência, bem como a necessidade do ajuste de mais de um modelo em estudos que geram dados de sobrevivência, a fim de englobar e compreender as diferenças existentes entre populações.

Os resultados obtidos neste trabalho permitem uma melhor compreensão da ecologia populacional de *C. albiceps* considerando o efeito da densidade larval inicial sobre parâmetros demográficos da espécie, que são importantes para a dinâmica populacional da mesma, bem como a compreensão do efeito da densidade larval inicial no desenvolvimento dos imaturos e seus reflexos nos adultos.

CONCLUSÃO

- Altas densidades iniciais podem melhorar o processo de alimentação e diminuir o tempo de desenvolvimento nos estágios imaturos de *C. albiceps*;
- 200 foi a densidade larval ótima para o desenvolvimento da espécie *C. albiceps* nas condições aqui propostas;
- A densidade larval inicial influencia a sobrevivência e a expectativa de vida dos adultos;
- Esta influência pode ser positiva ou negativa, do ponto de vista da sobrevivência e expectativa de vida dos adultos, dependendo do nível de competição enfrentado pelos imaturos no substrato alimentar;
- A mortalidade larval inicial tem grande influência na expectativa de vida no momento da emergência dos adultos.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABOU-ZEID M, GABRE R, CHI H. Life table of the Australian sheep blowfly *Lucilia cuprina* (Wiedemann) (Diptera: Calliphoridae). *Egypt J Zool*. v.41, p. 29-45, 2003.

AGUIAR-COELHO, V. M.; MILWARD-AZEVEDO, E. M. V. Combined rearing of *Cochliomyia macellaria* (Fabr.), *Chrysomya megacephala* (Fabr.) and *Chrysomya albiceps* (Wied.) (Dipt., Calliphoridae) under laboratory conditions. *J. Appl. Ent.*, v.122, p.551-554, 1998.

ATKINSON, W. D.; SHORROCKS, B. Competition on a divided and ephemeral resource: simulation model. *J. Anim. Ecol.*, v.50, p. 461- 471, 1981.

BAUMGARTNER, D. L.; GREENBERG, B. The genus *Chrysomya* (Diptera: Calliphoridae) in the New World. *J. Med. Entomol.*, v. 21, n.1, p.105-113, 1984.

CAREY, J. R. *Applied demography for biologists with special emphasis on insects*. New York: Oxford University Press, 1993. 206p.

CAVALHO, M. H.; VON ZUBEN, C. J. Demographic aspects of *Chrysomya megacephala* (Diptera, Calliphoridae) adults maintained under experimental conditions: Reproductive rate estimates. *Brazil. Arch. Biol. Technol.*, v.49, n.2, p.457- 461, 2006.

DE JONG, G. A model of competition for food. I. Frequency-dependent viabilities. *Am. Nat.*, v. 110, n.976, p.1013-1027, 1976.

DE JONG, G. The influence of dispersal pattern on the evolution of fecundity. *Neth. J. Zool.*,v.32, n.1, p. 1-30, 1981.

DEMETRIUS, Lloyd. Adaptative value, entropy and survivorship curve. *Nature***,** v.275, p. 213-214, Set. 1978.

ELANDT-JOHNSON, R. C.; JOHNSON, N. L. *Survival models and data analysis.* New York: John Wiley & Sons, 1980. 480p.

FERNANDES, F. M. et al . Curva de sobrevivência e estimativa de entropia em Lucilia cuprina (Diptera, Calliphoridae). *Iheringia, Sér. Zool.,* Porto Alegre , v. 93, n. 3, Set. 2003. Disponível em: <http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S007347212003000300010&lng=en&nrm=iso>. Acesso em: 30 Set. 2013.

GABRE, R. M.; ADHAM, F. K.; CHI, H. Life table of *Chrysomya megacephala* (Fabricius) (Diptera: Calliphoridae). *Acta Oecol*. v.27, p. 179-183, 2005.

GOODBROD, J. R.; GOFF, M. L. Effects of larval population density on rates of development and interactions between species of *Chrysomya* (Diptera: Calliphoridae) in laboratory culture. *J. Med. Entomol.*, v. 27, n.3, p.338-343, Mai. 1990.

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

GREEN, P. W. C., SIMMONDS, M. S. J.; BLANEY, W. M. Diet nutriment and rearing density affect the growth of black blowfly larvae, *Phormia regina* (Diptera: Calliphoridae). *Eur. J. Entomol.* 100: 39-42, 2003.

GUIMARÃES, J. H. Considerações gerais sobre moscas do gênero *Chrysomya* no Brasil. *Agroquimica*, v.24, p. 8-12, 1984.

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

IRELAND, S.; TURNER B. The effects of larval crowding and food type on the size and development of the blowfly *Calliphora vomitoria*. *Forensic Sci Int*, 159: 175-81, 2006.

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: relations between microscopic and macroscopic models. *J. theor. Biol.*, v.115, n.1, p.65-90, 1985.

KHEIRALLAH, A. M. et al. Competitive interaction between larvae of *Lucilia sericata* (Meigen) and *Chrysomya albiceps* (Wiedemann) (Diptera:Calliphoridae). *Pak. J. Biol. Sci.*v. 10, n. 7, p.1001-1010, 2007.

KRÜGER, R. F.; ERTHAL, S. G. Estimativa de entropia de *Muscina stabulans* (Fallén) (Diptera, Muscidae) em condições artificiais. *Revista Brasileira de Entomologia*, v. 50, n.2, p.275-279, Jun. 2006.

KRÜGER, Rodrigo F et al. Sobrevivência e reprodução de *Synthesiomyia nudiseta* (Diptera, Muscidae). *Iheringia, Sér. Zool.,* Porto Alegre, v. 98, n.1, p.45-49, Mar. 2008.

LEVOT, G. W.; BROWN, K. R.; SHIPP, E. Larval growth of some calliphorid and sarcophagid Diptera. *Bull. Ent. Res.*, v.69, p.469-475, Set. 1979.

LINHARES, A. X. The gonotrophic cycle of *Chrysomya megacephala* (Diptera, Calliphoridae) in the laboratory. *Revta bras. Ent*., v.32, p.383-392, 1988.

MOURA, M. O,; BONATTO, S. R. Análise de sobrevivência e estimativa de entropia para *Sarconesia chlorogaster* (Wiedemann) (Diptera, Calliphoridae). *Revista Brasileira de Zoologia* 16(Supl.1), p.221-226, 1999.

OLAYEMIA, I. K; ANDE, A. T. Life table analysis of *Anopheles gambiae* (Diptera: Culicidae) in relation to malaria transmission. *J Vector Borne Dis.* v. 46, p. 295–298, Dez. 2009.

PAPADOPOULOS, N. T.; KATSOYANNOS, B. I.; CAREY, J. R. Demographic parameters of the Mediterranean fruit fly (Dipetera: Tephritidae) reared in apples. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, v.95, n.5, p.564-569, 2002.

REIS, Sérgio F et al. Variação em caracteres bionômicos em função da densidade larval em *Chrysomya megacephala* e *Chrysomya putoria* (Diptera, Calliphoridae). *Revta Bras. Ent.*, v.38, p.33-46, 1994.

REIS, S. F. et al. Theoretical dynamics in experimental populations of introduced and native blowflies (Diptera: Calliphoridae). *J Med Entomol*. v. 33, n. 4, p. 537-44, 1996.

REIS, S. F; VON ZUBEN, C. J; GODOY, W. A. C. Larval aggregation and competition for food in experimental populations of *Chrysomya putoria* (Wied.) and *Cochliomyia macellaria* (F.) (Dipt., Calliphoridae). *J. Appl. Ent.* v.12 3, p.485-489,1999.

RIBEIRO, C. S; VON ZUBEN, C. J. Nutritional ecology of blowflies (Diptera, Calliphoridae): estimates of critical larval weight for pupation on two different. *Rev. Bras. entomol.,* São Paulo, v. 54, n. 4, 2010. Disponível em: <http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0085562620100004000019&lng=en&nrm=iso>. Acesso em: 30 Set. 2013.

RIGGS, J. E. The Gompertz function: distinguishing mathematical from biological limitation. *Mechanisms of Ageing and Development.* v. 69, p. 33-36, 1993.

ROFF, D. Dispersal in dipterans: its costs and consequences**.** *J. Anim. Ecol.,* Oxford, v.46, p.443-456. 1977.

ROSA, Gisele S. et al . The dynamics of intraguild predation in Chrysomya albiceps Wied. (Diptera: Calliphoridae): interactions between instars and species under different abundances of food. *Neotrop. Entomol.,* Londrina , v. 35, n. 6, Dec. 2006 . Disponível em: <http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1519-566X2006000600009&lng=en&nrm=iso>. Acesso em: 30 Set. 2013.

ROSA, Gisele S. et al. Population Dynamics, Life Stage and Ecological Modeling in *Chrysomya albiceps* (Wiedemann) (Diptera: Calliphoridae). *Neotrop Entomol*, v. 40, n.2, p.181-189, 2011.

ROSEWELL, J.; SHORROCKS, B.; EDWARDS, K. Competition on a divided and ephemeral resource: testing the assumptions. I. Aggregation. *J. Anim. Ecol*, v.59, p. 977-1001, 1990

RUEDA, Luis C et al. *Lucilia sericata* strain from Colombia: Experimental Colonization, Life Tables and Evaluation of Two Artificial Diets of the Blowfly *Lucilia sericata* (Meigen) (Diptera: Calliphoridae), Bogotá, Colombia Strain. *Biol Res.* v. *43*, p. 197-203, 2010.

SAUNDERS, D. S.; BEE, A. Effects of larval crowding on size and fecundity of the blow fly *Calliphora vicina* (Diptera: Calliphoridae). *Eur. J. Entomol.* 92: 615,622, 1995.

SHORROCKS, B. Competition on a divided and ephemeral resource: a cage experiment. *Biol. J. Linn. Soc.*, v.43, n.3, p. 211-220, Jul. 1991.

SILVA, I. C. R.; MANCERA, P. F. A.; GODOY, W. A. C. Population dynamics of *Lucilia eximia* (Diptera. Calliphoridae). *J. Appl. Entomol.* v.127, p**.** 2-6, 2003.

STEPHENS, P.; SUTHERLAND, W. J. Consequences of the Allee effect for behaviour, ecology and conservation. *TREE*, v. 14, n. 10, p. 401- 405, Out. 1999.
STEPHENS, P.; SUTHERLAND, W. J.; FRECKLETON, R. P. What is the Allee Effect?.*Oikos*. v. 87, n. 1, p. 185-190, Out. 1999.

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.

ÜLLERICH, F. H. Sex-linkage and sex determination in a monogenic blowfly. *Nature,* v. *58*, p.626-631, 1971.

VON ZUBEN, C. J. Competição larval em *Chrysomya megacephala* (Diptera, Calliphoridae): Estimativa de perdas em biomassa e na fecundidade e cálculo de conversão de alimento em biomassa. *Revta Bras. Ent.*, v.37, p.793-802, 1993.

VON ZUBEN, C. J. *Competição larval e efeitos sobre a dinâmica populacional de* Chrysomya megacephala *(F.) (Diptera: Calliphoridae)*. 1995. 132p. Tese (Doutorado em Zoologia) – Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 1995.

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.; GODOY; W. A. C.; MONTEIRO - FILHO, E. L. A. Curva de sobrevivência e estimativa de entropia em *Chrysomya megacephala* (Diptera, Calliphoridae). *Revista Brasileira de Entomologia*, v. 40, n. 221-224, 1996.

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. *Rev. Bras. Biol.,* São Carlos , v. 60, n. 2, Mai 2000. Disponível em: <http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0034-71082000000200002&lng=en&nrm=iso>. Acesso em: 30 Set. 2013.

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

WILSON, L. D. A comparison of methods for estimating mortality parameters from survival data. *Mech. Ageing Dev*., v.66, p. 269-281, 1993.

WILSON, L. D. The analysis of survival (mortality) data: Fitting Gompertz, Weibull, and Logistic functions. *Mech. Ageing Dev.,* v.74, p.15-33, 1994.

YOUNG, A. R. MEEUSEN, E. N. T.; BOWLES, V. M. Characterization of ES products involved in wound initiation by *Lucilia cuprina* larvae. *Int. J. for Parasit.,* 26, 248-252, 1996.

ZIMMER, C. R. et al. Efeitos da competição larval intra-específica sobre caracteres biométricos de *Muscina stabulans* (Fállen, 1817) (Diptera: Muscidae) em laboratório. *Arq. Inst. Biol*., v.73, n.2, p.203-209, 2006.

CAPÍTULO 2

EFEITO DA COMPETIÇÃO LARVAL INTRAESPECÍFICA SOBRE TAMANHO E PARÂMETROS REPRODUTIVOS DE ADULTOS DE *C. albiceps*

RESUMO

Chrysomya albiceps (Wiedemann) é uma espécie de mosca introduzida acidentalmente no Brasil em meados da década de 70. Assim como outras espécies de moscas-varejeiras deste gênero, *C. albiceps* utiliza substratos discretos e efêmeros para alimentação e postura de ovos. Nas moscas-varejeiras o estágio larval é o principal período em que ocorre competição por recursos alimentares limitados, sendo que na maioria das espécies esta competição é considerada do tipo exploratória, em que cada larva busca ingerir, independentemente, o máximo de alimento possível no menor intervalo de tempo, antes do completo esgotamento dos recursos. O reflexo desta competição durante o estágio imaturo pode ser visto em parâmetros populacionais e reprodutivos e no tamanho dos adultos resultantes, e estes têm efeitos diretos sobre a dinâmica populacional da espécie. Portanto, quando se estuda aspectos da ecologia populacional de moscas-varejeiras, é necessária a investigação do nível de competição larval por alimento, diretamente relacionado à agregação de imaturos nos substratos alimentares, e de seus efeitos sobre tais parâmetros. O objetivo deste estudo foi avaliar o efeito de diferentes níveis de densidade larval sobre o tamanho e parâmetros reprodutivos de adultos de *C. albiceps*. Os resultados mostram que houve um pequeno aumento seguido de uma diminuição no tamanho dos adultos de *C. albiceps* com o aumento da densidade larval. Isto pode ser explicado pelo fato de que, com o aumento da densidade, a competição torna-se cada vez mais acirrada e a quantidade de recurso alimentar *per capita* cada vez mais escassa para as larvas, reduzindo assim o tamanho dos indivíduos resultantes. Os resultados obtidos para os parâmetros reprodutivos mostram que o nível de agregação larval no substrato alimentar tem influência sobre a viabilidade e fecundidade de populações submetidas a tais condições. Isto pode ser observado através de parâmetros como PDM, TFL, R e λ que apresentaram valores menores nas densidades 100 e 800. Na densidade 800, a escassez de alimento resultou em adultos pequenos e fêmeas pouco fecundas. Na situação oposta, densidade 100, em que a quantidade de alimento é suficiente, a baixa agregação larval não permitiu um processo alimentar eficiente, com isso, a população oriunda desses imaturos possui baixa capacidade reprodutiva e de crescimento.

INTRODUÇÃO

Chrysomya albiceps (Wiedemann) é uma espécie de mosca varejeira que, junto com outras espécies do gênero *Chrysomya* (Robineau - Desvoidy), foi introduzida acidentalmente no Brasil em meados da década de 70, a partir do lixo de navios oriundos do continente africano (GUIMARÃES; PRADO; LINHARES, 1978). A distribuição geográfica do gênero restringia-se ao Velho Mundo, porém as espécies que aqui chegaram se espalharam rapidamente pelo continente americano, causando um declínio significativo em populações locais de espécies de califorídeos nativos como *Cochliomyia macellaria* e *Lucilia eximia* (GUIMARÃES; PRADO; LINHARES, 1978; BAUMGARTNER; GREENBERG, 1984; SILVA; MANCERA; GODOY, 2003).

A exemplo de outras espécies de moscas-varejeiras do gênero *Chrysomya*, *C. albiceps*, utiliza substratos discretos e efêmeros para alimentação e postura de ovos (BAUMGARTNER; GREENBERG, 1984; GUIMARÃES, 1984). Substratos discretos e efêmeros são unidades pequenas e separadas no espaço, como fezes, carcaças em decomposição, frutas; e que passam por mudanças rápidas e sucessivas, permitindo que somente uma ou duas gerações dos colonizadores se desenvolvam no substrato (ATKINSON; SHORROCKS, 1981; SHORROCKS, 1991). Em situações durante o estágio imaturo em que o alimento é escasso, larvas de *C. albiceps* podem predar larvas de outras espécies de moscas-varejeiras, inclusive de coespecíficos (FARIA et al., 1999; 2007; FARIA; GODOY, 2001; FARIA; TRINCA; GODOY, 2004). Alguns estudos sugerem que o comportamento predatório durante o estágio larval em *C. albiceps* pode afetar diretamente a dinâmica de espécies de califorídeos nativos e exóticos (FARIA et al., 1999; 2007; REIGADA; GODOY, 2005).

Nas moscas-varejeiras o estágio larval é o principal período em que ocorre competição por recursos alimentares limitados (CARVALHO; VON ZUBEN, 2006). Na maioria destas espécies esta competição é considerada do tipo exploratória ou por exploração (GOODBROD; GOFF, 1990; REIS et al., 1994; 1996) em que cada larva busca ingerir, independentemente, o máximo de alimento possível no menor intervalo de tempo, antes do completo esgotamento dos recursos (DE JONG, 1976; LEVOT; BROWN; SHIPP, 1979; VON ZUBEN, 1993).

O reflexo da competição por recursos alimentares limitados durante o estágio imaturo pode ser visto em parâmetros como sobrevivência, fecundidade, peso e tamanho dos adultos resultantes, e estes têm efeitos diretos sobre a dinâmica populacional da espécie envolvida (VON ZUBEN; VON ZUBEN; GODOY, 2001). Sendo assim, a densidade populacional de imaturos no substrato alimentar se torna um fator primordial nos estudos sobre a dinâmica

populacional, pois influencia diretamente a competição e, consequentemente, a variação desses parâmetros populacionais (LEVOT; BROWN; SHIPP, 1979; VON ZUBEN, 1995; VON ZUBEN; STANGENHAUS; GODOY, 2000; CARVALHO; VON ZUBEN, 2006, ZIMMER, et al., 2006).

O padrão de dispersão das fêmeas adultas pode influenciar o nível de competição entre os imaturos por alimento e espaço, sendo que isto acontece devido à distribuição dos imaturos no substrato, visto que os ovos geralmente são depositados de forma agregada (DE JONG 1978, 1981, IVES 1991). Portanto, o nível de competição no estágio imaturo, vai depender do comportamento de postura das fêmeas, sua fecundidade, quantidade de fêmeas depositando ovos no substrato, da ocorrência de posturas totais ou parciais por parte das fêmeas, além da quantidade de larvas que eclodirão no substrato (VON ZUBEN, 1998).

Se por um lado, a agregação larval pode aumentar a competição por recurso alimentar e espaço, por outro pode proporcionar maior eficiência no processo de alimentação devido às enzimas salivares e proteolíticas secretadas pelas larvas que se acumulam em maior concentração no substrato. Logo, a agregação larval pode representar um mecanismo biológico importante no desenvolvimento inicial nas moscas (GOODBROD; GOFF, 1990; IVES, 1991; YOUNG; MEEUSEN; BOWLES, 1996; REIS; VON ZUBEN; GODOY, 1999). Outro fator importante no que diz respeito à densidade de imaturos é o que se relaciona com o tamanho populacional mínimo viável para o desenvolvimento; para muitas espécies, a sobrevivência de indivíduos solitários pode ser baixa, e um grupo de tamanho mínimo pode ser necessário para o sucesso da reprodução (STEPHENS; SUTHERLAND, 1999).

Portanto, quando se estudam aspectos da ecologia populacional de moscas-varejeiras, é necessária a investigação do nível de competição larval por alimento, diretamente relacionado à agregação de imaturos nos substratos alimentares, e de seus efeitos sobre parâmetros demográficos que são importantes para a dinâmica populacional das espécies em questão (DE JONG, 1978, 1981; IVES; MAY, 1985; ROSEWELL; SHORROCKS; EDWARDS, 1990; AGUIAR-COELHO; MILWARD-AZEVEDO, 1998; VON ZUBEN; STANGENHAUS; GODOY, 2000; VON ZUBEN; VON ZUBEN; GODOY, 2001).

Uma das maneiras para se responder essas questões é através da confecção de tabelas de vida, que descrevem o desenvolvimento, sobrevivência e fecundidade de uma coorte e fornecem informações básicas sobre parâmetros de crescimento da população (GABRE; ADHAM; CHI, 2005). Tabelas de vida, em geral, são difíceis de construir, pois mapeiam a sobrevivência e reprodução de populações em campo sob condições ambientais que variam bastante, porém tabelas de vida podem ser construídas a partir de dados laboratoriais

coletados sob condições controladas e serem úteis em revelar o potencial máximo de crescimento de uma população (GABRE; ADHAM; CHI, 2005). Dados de fecundidade podem ser obtidos ao longo da vida das fêmeas e considerados juntamente com os dados de sobrevivência (CAREY, 1993). Estes procedimentos permitem calcular parâmetros reprodutivos de populações fechadas.

O objetivo deste estudo foi avaliar o efeito de diferentes níveis de densidade larval sobre o tamanho e parâmetros reprodutivos de adultos de *Chrysomya albiceps* sob condições de laboratório.

MATERIAL E MÉTODOS

1. Obtenção de dados para estimativa do tamanho do adulto

A partir das posturas das fêmeas da geração F_1, foram formadas quatro densidades larvais: 100, 200, 400 e 800, com quatro repetições para cada densidade.

Foram tomadas as medidas de asa direita (Figura 1) e tíbia posterior direita dos indivíduos (F_2) mortos de cada repetição com o uso de um estereomicroscópio (Zeiss® Stemi™ SV11), com ocular micrométrica acoplada. Quando não foi possível realizar as medidas dos apêndices direitos, foram usados os correspondentes esquerdos. Para a estimativa do tamanho do corpo dos adultos em cada uma das densidades, de acordo com as condições propostas neste trabalho, foram sorteados dados de 20 machos e 20 fêmeas de cada réplica, e na ausência de dados suficientes para o sorteio, foram usados todos os dados disponíveis.

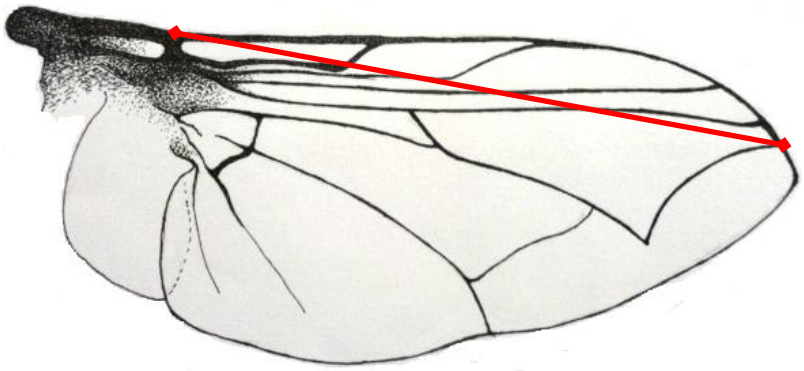


Figura 1. Medida da asa

Os dados do tamanho da asa e tíbia (variáveis dependentes) para cada densidade e sexo (variáveis independentes) foram submetidos à análise de variância de dois fatores.

2. Obtenção dos dados de fecundidade

No segundo dia após o início da emergência dos adultos (F_2), foi colocado em cada gaiola por um período de cinco dias, fígado bovino macerado para permitir o desenvolvimento completo das gônadas nas fêmeas. Após dez dias do início do período de alimentação com o fígado, foram colocados quatro pequenos potes plásticos, um em cada canto da gaiola, contendo carne bovina moída para a oviposição pelas fêmeas. Esse período entre o início da alimentação com fígado e o início do período de fornecimento do substrato para oviposição, permitiu o desenvolvimento das gônadas nas fêmeas, além disso, Linhares e Avancini (1989), em estudo realizado com *Chrysomya megacephala* utilizando-se a mesma dieta, observaram que todas as fêmeas estão grávidas no prazo de 10 dias após o início da

emergência dos adultos. A substituição dos potinhos foi realizada diariamente, até a morte da última fêmea. Na presença de posturas, foi realizada a contagem do número de ovos em cada potinho, com o auxílio de pinça, lupa e uma solução de Hipoclorito de Sódio a 2,5% para separar os ovos e facilitar a contagem.

Os dados sobre o número de ovos obtidos por dia em cada gaiola permitiram a obtenção de informações a respeito da fecundidade das fêmeas de *C. albiceps* sob as condições aqui propostas.

3. Cálculo dos parâmetros

A partir dos dados sobre o número de ovos produzidos diariamente foram confeccionadas tabelas de fecundidade para cada densidade, com as quais, em combinação com dados de sobrevivência, foi possível calcular os parâmetros reprodutivos e populacionais, seguindo os protocolos propostos por Carey (1993), em que *X* é a idade que vai desde o momento da emergência do adulto até a última morte. A seguir, encontram-se as notações usadas.

Para o cálculo dos parâmetros considere que:

M_x - média de ovos produzidos por uma fêmea no intervalo de x a x+1

m_x - número de ovos produzidos por fêmea na idade x

L_x - probabilidade média per capita de sobrevivência de x_i até x_i+1

l_x - a fração da coorte que sobrevive até a idade x

e - expectativa de vida

Parâmetros calculados (Carey 1993):

TFB - Taxa de Fecundidade bruta – pode ser definida como a quantidade de ovos produzidos ao longo da vida por uma fêmea que vive até o último dia de vida possível da coorte

TFL - Taxa de fecundidade líquida – pode ser entendida como a contribuição reprodutiva de fêmeas recém-nascidas para a próxima geração

PDM - Produção diária média de ovos

MIFB - Média de idade de fecundidade bruta

MIFL - Média de idade de fecundidade líquida

R - Taxa reprodutiva líquida

r - Taxa intrínseca de crescimento – taxa de crescimento por indivíduo/por dia

λ - Taxa finita de crescimento

TD - Tempo de duplicação – tempo necessário pra uma população dobrar de tamanho

T - Tempo médio de geração - pode ser definido de duas maneiras: (i) idade média de reprodução, que caracteriza T como o intervalo médio que separa o nascimento de uma geração do nascimento da próxima, (ii) tempo necessário para uma população crescer por um fator igual a R

RESULTADOS

O tamanho dos adultos de *C. albiceps* variou significativamente em função da densidade (asa F= 228,93; p<0,0001 e tíbia F=226,56; p<0,0001). Os adultos da densidade 200 apresentaram os maiores valores para o tamanho da asa e comprimento da tíbia (em mm), enquanto que os adultos da densidade 800 apresentaram os menores valores (Figuras 2 e 3). O tamanho de asa e tíbia dos adultos da densidade 100 foi próximo dos valores obtidos para os adultos da densidade 200.

As fêmeas apresentaram maior tamanho de asa e comprimento de tíbia que os machos em todas as densidades (asa F= 4,4; p= 0,004 e tíbia F= 2,8; p= 0,038 – Figuras 4 e 5).

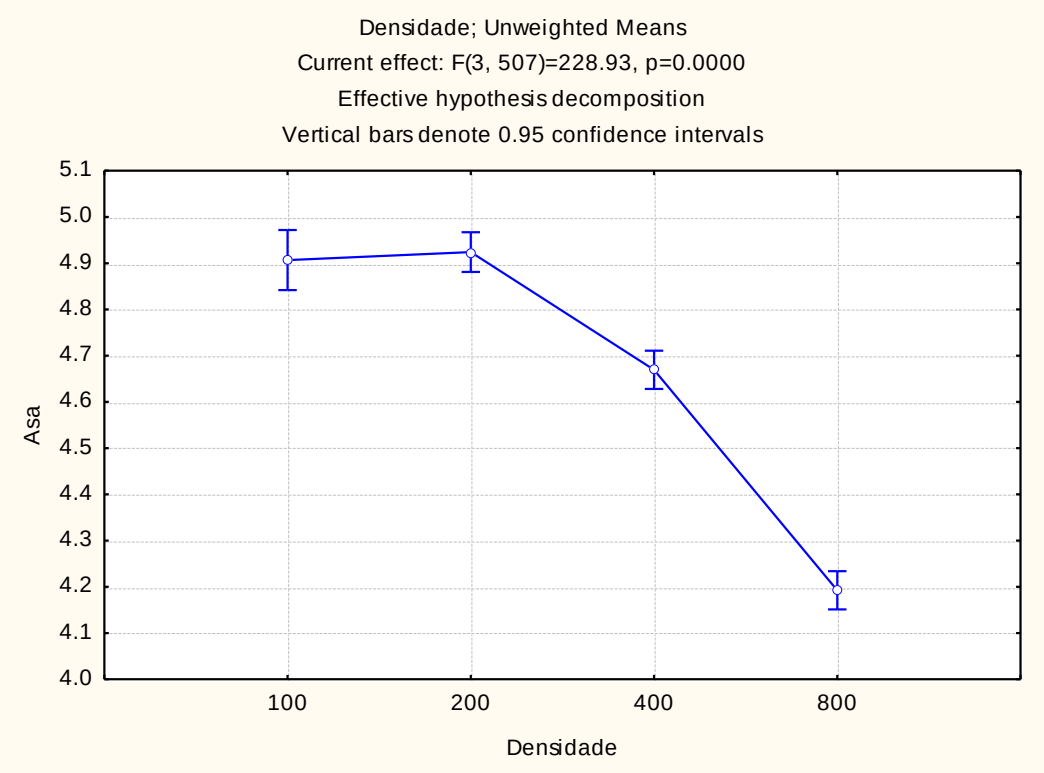


Figura 2: Tamanho da asa (em mm) dos adultos (machos e fêmeas) em cada densidade

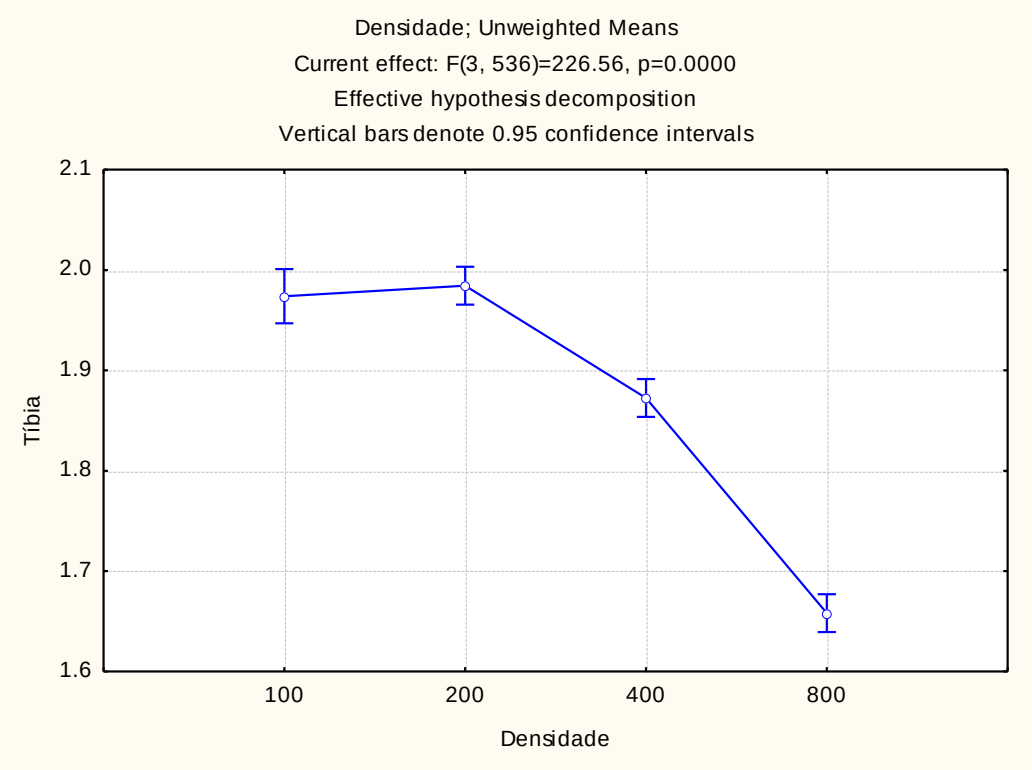


Figura 3: Tamanho da tíbia (em mm) dos adultos (machos e fêmeas) em cada densidade

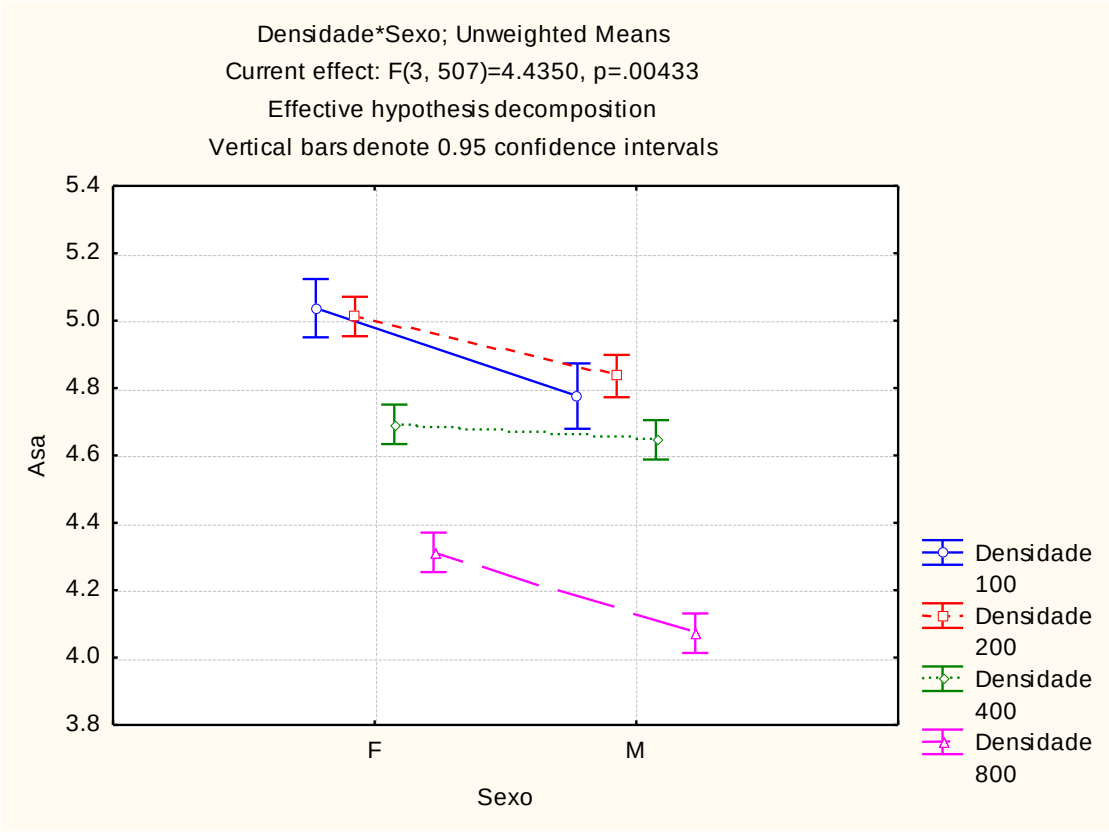


Figura 4. Tamanho da asa (em mm) de fêmeas e machos para cada densidade

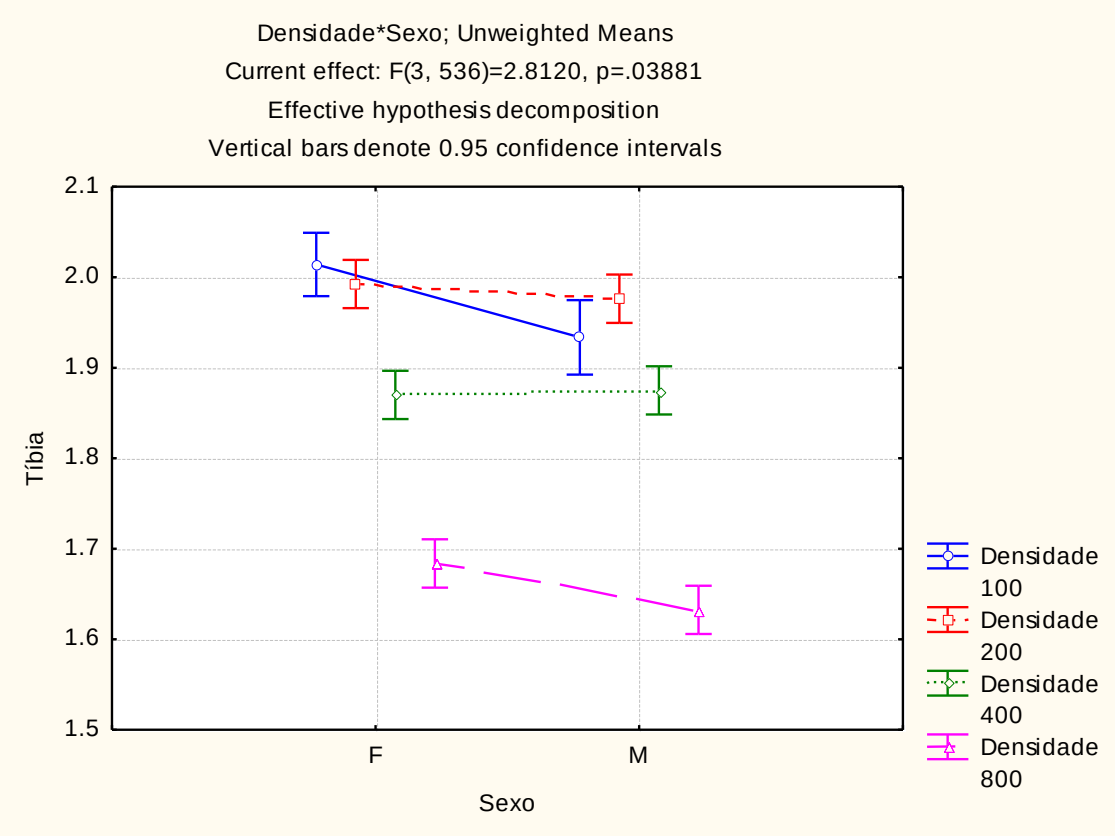


Figura 5. Tamanho da tíbia (em mm) de fêmeas e machos para cada densidade

A partir dos dados de sobrevivência das fêmeas e número de ovos produzidos diariamente foi possível calcular parâmetros reprodutivos de *C. albiceps* para cada uma das densidades larvais aqui propostas.

Seguindo o desenho experimental adotado neste trabalho, o substrato para a oviposição foi fornecido apenas no décimo segundo dia após o início da emergência dos adultos, ou seja, dez dias após o início da alimentação com fígado. O início do período de oviposição das fêmeas de *C. albiceps* variou entre o décimo segundo (densidades 400 e 800) e o décimo quinto (densidade 100) dias após o início da emergência dos adultos, sendo que na densidade 200 esse período teve início no décimo terceiro dia de vida dos adultos.

Em relação à Fecundidade Bruta (TFB) e à Fecundidade Líquida (TFL), os maiores valores foram encontrados para as densidades 200 e 400, respectivamente, enquanto que os menores valores para ambas as taxas foram obtidos na densidade 800 (Tabela 1). Os dados sugerem uma diferença marcante na fecundidade das fêmeas de *C. albiceps* entre as densidades, sobretudo na densidade 800 em relação às demais.

Uma vez que a TFL dá a contribuição per capita ao longo da vida da fêmea, essa taxa dividida pelo número de dias vividos pela média de fêmeas fornece a Produção diária média

de ovos (PDM). A PDM variou pouco entre as densidades 200 e 400, sendo um pouco maior nesta última, sendo que o menor valor foi encontrado para a densidade 800, como esperado, visto que a TFL nesta densidade foi consideravelmente mais baixa em comparação com as demais densidades.

A Média de idade de fecundidade bruta (MIFB) será sempre maior do que Média de idade de fecundidade líquida (MIFL) devido à mortalidade de fêmeas que é inserida no cálculo da segunda. Essa diferença entre a MIFB e MIFL foi maior na densidade 200, o que nos mostra que a mortalidade de fêmeas nessa densidade teve maior importância na idade reprodutiva das fêmeas. A MIFB foi maior na densidade 200, porém, quando consideramos a MIFL, a densidade 100 apresentou o maior valor, indicando que nesta densidade as fêmeas se reproduzem mais tarde.

Tabela 1. Parâmetros reprodutivos (Carey, 1993)

	Cálculo	Densidade			
		100	200	400	800
e	$\sum_{\times=\alpha}^{\beta} L_x$	18,5	20,76	20,05	15,69
TFB	$\sum_{\times=\alpha}^{\beta} M_x$	240,7263	391,2609	348,5487	84,41125
TFL	$\sum_{\times=\alpha}^{\beta} L_x M_x$	185,0161	277,3709	299,4192	56,47664
PDM	$\frac{\sum_{\times=\alpha}^{\beta} L_x M_x}{e_o}$	10,00087	13,35719	14,9345	3,600238
MIFB	$\frac{\sum_{x=\alpha}^{\beta} xM_x}{\sum_{x=\alpha}^{\beta} M_x}$	15,13629	15,66184	13,85241	11,90359
MIFL	$\frac{\sum_{x=\alpha}^{\beta} xL_xM_x}{\sum_{x=\alpha}^{\beta} L_xM_x}$	15,02528	14,82761	13,41785	11,61733

e - expectativa de vida das fêmeas, TFB - taxa de fecundidade bruta (ovos), TFL- taxa de fecundidade líquida (ovos), PDM - produção de ovos diária média (ovo/fêmea/dia), MIFB - média de idade de fecundidade bruta (dias), MIFL - média de idade de fecundidade líquida (dias).

Os demais parâmetros encontram-se na Tabela 2. A Taxa reprodutiva líquida (R) foi maior na densidade 400 e menor na densidade 800. Este parâmetro expressa a taxa de

crescimento por geração de uma população e está relacionada à Taxa de crescimento finito (λ). R é o fator pelo qual a população aumentou após o período de uma geração.

Da mesma maneira, a taxa intrínseca de crescimento (r), que define a taxa de crescimento natural em uma população fechada, foi maior na densidade 400 e menor na densidade 800. Quanto à Taxa de crescimento finito (λ), o valor encontrado na densidade 400 foi substancialmente maior do que os valores encontrados nas outras densidades. Este parâmetro é a multiplicação por fêmea por semana, que uma população com distribuição etária estável teria se crescesse em um ambiente constante em que o espaço é ilimitado (BIRCH, 1953).

Tabela 2. Parâmetros populacionais (Carey, 1993)

	Cálculo	Densidade			
		100	200	400	800
R	$\sum_{\times=\alpha}^{\beta} l_x m_x$	176,4265	267,6716	289,3226	54,97294
r	$\frac{\ln(R_o)}{T}$	0,322796	0,3329	0,369549	0,294246
λ	e	0,322796	1,395008	0,369549	0,294246
TD	$\frac{\ln(2)}{r}$	2,14732	2,082145	1,875658	2,355674
T	$\frac{\sum_{\times=\alpha}^{\beta} x l_x m_x}{\sum_{x=\alpha}^{\beta} l_x m_x}$	16,025281	16,79109	15,33638	13,61733

R - Taxa reprodutiva líquida, r - taxa intrínseca de crescimento, λ - taxa finita de crescimento, TD - tempo de duplicação, T - tempo médio de geração.

A densidade 800 apresentou maior valor para o Tempo de duplicação (TD), visto que a Taxa de crescimento intrínseca foi menor nesta densidade. Por outro lado, o Tempo médio de geração (T) foi menor na densidade 800 e maior na densidade 200.

Para exemplificar o real significado dos parâmetros populacionais, consideremos a densidade 100. Nas condições deste experimento e nesta densidade, a coorte aumentou, a partir do seu tamanho inicial, 174,42 vezes (R), em 16 semanas (T), com um acréscimo de 0, 322 fêmea por semana (λ), e a contribuição por indivíduo para o crescimento da coorte foi de 0,322 (r).

DISCUSSÃO

Os resultados obtidos no presente estudo sugerem que a densidade larval interfere substancialmente no tamanho e nos parâmetros reprodutivos de adultos de *C. albiceps* criados sob condições controladas.

Os resultados aqui apresentados mostram que houve um pequeno aumento seguido de uma diminuição no tamanho dos adultos de *C. albiceps* com o aumento da densidade larval, e consequente aumento da competição durante o estágio imaturo. Isto pode ser explicado pelo fato de que, com o aumento da densidade, a competição torna-se cada vez mais acirrada e a quantidade de recurso alimentar *per capita* cada vez mais escassa para as larvas, reduzindo assim o tamanho dos indivíduos resultantes à medida que a agregação larval aumentou (KAMAL, 1958). Da mesma forma que a alta densidade larval inicial, a baixa densidade pode ser um fator limitante do desenvolvimento larval (COURCHAMP; CLUTTON-BROCK; GRENFELL, 1999). É conhecido que um grande número de indivíduos no substrato alimentar aumenta a concentração de enzimas digestivas que são secretadas pelas larvas, tornando o processo de alimentação mais eficiente, melhorando assim a assimilação de nutrientes pelas larvas (GOODBROD; GOFF, 1990; REIS; VON ZUBEN; GODOY, 1999). Como observado por Mackerras e Freney (1933), as larvas sozinhas não são capazes de produzir secreção digestiva suficiente para a obtenção de quantidades adequadas de alimento para si.

Isto pode explicar porque os adultos da densidade 100 alcançaram tamanhos menores que os adultos da densidade 200, porém próximos a estes, e maiores que os adultos das demais densidades. Como visto no capítulo 1, a sobrevivência dos adultos foi baixa na densidade 100, e ótima na densidade 200. Embora a quantidade de recurso alimentar disponível para as larvas tenha sido maior na primeira densidade (2 larvas/g de alimento) e, portanto, a competição não ter sido tão acirrada, a maioria dos indivíduos provavelmente não alcançaram o peso mínimo necessário para empupar e morreram no substrato alimentar (OCHIENG' ODERO, 1992; DAVIDOWITZ; D'AMICO; NIJHOUT, 2003). Assim, os indivíduos que alcançaram a fase adulta na densidade 100 são indivíduos que sobreviveram à mortalidade larval inicial, sendo que estes encontraram um substrato previamente digerido pelas larvas que morreram e assim puderam se alimentar de maneira mais eficaz. Alguns estudos anteriores com moscas demonstram que a redução do tamanho do adulto é consequência da limitação de alimento e espaço, sendo, portanto, reflexo da quantidade e qualidade do alimento consumido pelas larvas (KAMAL, 1958; SULLIVAN; SOKAL, 1963; GOODBROD; GOFF, 1990; REIS et al, 1994; VON ZUBEN; STANGENHAUS; GODOY,

2000). Reigada e Godoy (2006) e Ireland e Turner (2006), em estudos com *C. megacephala* e *Calliphora vomitoria*, respectivamente, também observaram uma tendência à produção de indivíduos de tamanho inferior com o aumento da agregação larval no substrato alimentar.

Uma análise conjunta dos parâmetros reprodutivos e populacionais permite inferir que o nível de agregação larval no substrato alimentar tem influência sobre a viabilidade e fecundidade dos adultos e em quanto e com que velocidade a população cresce. Na condição de maior agregação larval, neste caso na densidade 800, a quantidade de alimento disponível para as larvas não foi suficiente para o crescimento das mesmas, resultando em adultos pequenos e fêmeas pouco fecundas. Na situação oposta, densidade 100, em que a quantidade de alimento é mais do que suficiente, a baixa agregação larval não permite um processo alimentar eficiente, e com isso, os imaturos que alcançam a fase adulta até possuem tamanhos grandes, mas as fêmeas produzem poucos ovos. Nestas duas situações, as populações crescerão menos e em menor velocidade que nas situações intermediárias (densidades 200 e 400). Segundo Godoy et al (1996), a fecundidade é o parâmetro mais sensível em populações experimentais de *Chrysomya megacephala, Chrysomya putoria* e *Cochliomya macellaria*, e mudanças neste parâmetro podem alterar o comportamento dinâmico destas espécies, podendo levar uma população de um ciclo limite de dois pontos a um equilíbrio estável de um ponto.

Sabe-se que indivíduos de muitas espécies se beneficiam da presença de coespecíficos, fato conhecido como Efeito de Allee (STEPHENS; SUTHERLAND, 1999). Allee afirma que muitos organismos não são capazes de apresentar um crescimento populacional ótimo em baixas densidades populacionais, mesmo havendo boa disponibilidade de recursos (ALLEE, 1931 apud ETIENNE et al., 2002). Ainda que os adultos da densidade 100 tenham alcançado tamanho compatível aos indivíduos da densidade ótima, os parâmetros relacionados à taxa de desenvolvimento tiveram valores menores do que os encontrados para as densidades 200 e 400.

Níveis altos de competição durante o estágio imaturo geralmente produzem um grande número de adultos de pequeno tamanho e baixa fecundidade em populações naturais de moscas-varejeiras (VON ZUBEN; STANGENHAUS; GODOY, 2000). Este decréscimo na produção de ovos pelas fêmeas em função da densidade larval foi observado para algumas espécies de califorídeos, como *Cochliomya macellaria, Chrysomya putoria, Chrysomya megacephala* e *Lucilia eximia* (VON ZUBEN, 1993; REIS et al ,1996; GODOY et al 2001, VON ZUBEN; STANGENHAUS; GODOY, 2000, SILVA; MANCERA; GODOY, 2003, CARVALHO; VON ZUBEN, 2006). Isto se deve à viabilidade e tamanho dos adultos, que

são diretamente dependentes das condições de alimentação dos indivíduos durante o estágio larval, que vão ter reflexos na fecundidade das fêmeas adultas, interferindo no tamanho da prole para a próxima geração (PROUT; MCCHESNEY, 1985; SILVA; MANCERA; GODOY, 2003).

Existe na literatura, um consenso geral de que a densidade constitui um fator de estresse, por causa dos efeitos da competição por recursos, aliado às alterações químicas que ocorrem no substrato alimentar devido ao metabolismo larval (BUBLI; IMASHEVA; LOESCHCKE, 1998).

A obtenção de dados demográficos em ambientes naturais é geralmente difícil, por isso é importante considerar estudos demográficos que combinem dados de sobrevivência e fecundidade, sob condições experimentais, permitindo um melhor entendimento do crescimento populacional e dando base a futuras investigações em campo (CARVALHO; VON ZUBEN, 2006).

Os resultados obtidos neste trabalho permitem compreender melhor aspectos demográficos de *C. albiceps*, podendo embasar estudos futuros sobre demografia de dípteros e estratégias para controle populacional da espécie, visto que esta é uma espécie considerada praga de ovinos em algumas regiões (ZUMPT, 1965; MARICONI; GUIMARÃES; FILHO, 1999; STEVENS; WALLMAN, 2006), além de ser predadora intraguilda durante o estágio larval, podendo atuar inclusive como canibal em situações de escassez de alimento (FARIA et al., 1999; 2007; FARIA; GODOY, 2001; FARIA; TRINCA; GODOY, 2004). Alguns estudos têm mostrado que *C. albiceps* causa importante impacto em larvas de terceiro instar de *Cochliomyia macellaria*, além de predar larvas de outras espécies de mosca, sugerindo que seu comportamento predatório pode afetar diretamente a dinâmica de espécies nativas e exóticas (FARIA et al., 1999; 2007; REIGADA; GODOY, 2005). Assim sendo, novos estudos com densidades larvais mais altas, levando em conta a possibilidade de ocorrência de canibalismo entre as larvas de *C. albiceps*, podem permitir uma melhor compreensão da dinâmica populacional da espécie.

CONCLUSÕES

- A densidade larval inicial exerce influência sobre o tamanho dos adultos resultantes e sobre parâmetros demográficos de *C. albiceps*;

- Esta influencia pode ser positiva ou negativa, dependendo do nível de competição enfrentado pelos imaturos no substrato alimentar;

- Adultos oriundos de larvas que enfrentaram níveis severos de competição no substrato alimentar são menores e pouco fecundos;
- Baixas densidades iniciais também podem originar adultos com baixa fecundidade.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AGUIAR-COELHO, V. M.; MILWARD-AZEVEDO, E. M. V. Combined rearing of *Cochliomyia macellaria* (Fabr.), *Chrysomya megacephala* (Fabr.) and *Chrysomya albiceps* (Wied.) (Dipt., Calliphoridae) under laboratory conditions. *J. Appl. Ent.*, v.122, p.551-554, 1998.

ALLEE, W. C. *Animal aggregations, a study in general sociology*. Chicago: University of Chicago Press, 1931. 431p.

ATKINSON, W. D.; SHORROCKS, B. Competition on a divided and ephemeral resource: simulation model. *J. Anim. Ecol.*, v.50, p. 461- 471, 1981.

BAUMGARTNER, D. L.; GREENBERG, B. The genus *Chrysomya* (Diptera: Calliphoridae) in the New World. *J. Med. Entomol.*, v. 21, n.1, p.105-113, 1984.

BIRCH, L. C. Experimental Background to the Study of the Distribution and Abundance of Insects: I. The Influence of Temperature, Moisture and Food on the Innate Capacity for Increase of Three Grain Beetles. *Ecology.* v. 34, n. 4, p. 698-711, Out. 1953.

BUBLI, O. A.; IMASHEVA, A.G.; LOESCHCKE, V. Selection for knockdown resistance to heat in *Drosophilamelanogaster* at high and low larval densities. *Evolution*, v.52, p.619- 625, 1998.

CAREY, J. R. *Applied demography for biologists with special emphasis on insects*. New York: Oxford University Press, 1993. 206p.

CARVALHO, M. H.; VON ZUBEN, C. J. Demographic aspects of *Chrysomya megacephala* (Diptera, Calliphoridae) adults maintained under experimental conditions: Reproductive rate estimates. *Brazil. Arch. Biol. Technol.*, v.49, n.2, p.457- 461, 2006.

COURCHAMP, F.; CLUTTON-BROCK, T.; GRENFELL, B. Inverse density dependence and the Allee effect. *Trends Ecol. Evol.*, v.14, p. 405-410, 1999.

DAVIDOWITZ, G.; D'AMICO, L. J.; NIJHOUT, H. F. Critical weight in the development of insect body size. *Evol. Dev.* v. 5, p. 188-197, 2003.

DE JONG, G. A model of competition for food. I. Frequency-dependent viabilities. *Am. Nat.*, v. 110, n.976, p.1013-1027, 1976.

DE JONG, G. The influence of the distribution of juveniles over patches of food on the dynamics of a population. *Neth. J. Zool.*, v.29, p.33-51, 1978.

DE JONG, G. The influence of dispersal pattern on the evolution of fecundity. *Neth. J. Zool.*,v.32, n.1, p. 1-30, 1981.

ETIENNE, R. et al. The interaction between dispersal, the Allee effect and scramble competition affects population dynamics. *Ecol. Model*. v.148, p.153–168, 2002.

FARIA, L. D. B. et al. Larval predation by *Chrysomya albiceps* on *Cochliomyia macellaria, Chrysomya megacephala* and *Chrysomya putoria*. *Entomol. Exp. Appl.*, v.90, n.2, p.149-155, 1999.

FARIA, L. D. B. et al. Foraging behaviour by na intraguild predator blowfly, *Chrysomya albiceps* (Diptera: Calliphoridae). *J. Ethol.*, v. 25, n.3, p.287-294, 2007.

FARIA, L. D. B.; GODOY, W. A. C. Prey choice by facultative predator larvae of *Chrysomya albiceps* (Diptera: Calliphoridae). *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, v.96, n.6, p.875-878, 2001,

FARIA, L. D. B., TRINCA, L. A., GODOY, W. A. C. Canniballistic behavior and functional response in *Chrysomya albiceps* (Diptera: Calliphoridae). *J. Insect Behav.*, v.17, n.2, p.251-261, 2004.

GABRE, R. M.; ADHAM, F. K.; CHI, H. Life table of *Chrysomya megacephala* (Fabricius) (Diptera: Calliphoridae). *Acta Oecologica*. v.27, p. 179-183, 2005.

GODOY, W. A. C et al. Dynamics of Experimental Populations of Native and Introduced Blowflies (Diptera: Calliphoridae): Mathematical Modelling and the Transition from Asymptotic Equilibrium to Bounded Oscillations. *Mem Inst Oswaldo Cruz,* Rio de Janeiro, v. 91, n.5, p. 641-648, Set./Out. 1996.

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

GOODBROD, J. R.; GOFF, M. L. Effects of larval population density on rates of development and interactions between species of *Chrysomya* (Diptera: Calliphoridae) in laboratory culture. *J. Med. Entomol.*, v. 27, n.3, p.338-343, Mai. 1990.

GUIMARÃES, J. H. Considerações gerais sobre moscas do gênero *Chrysomya* no Brasil. *Agroquimica*, v.24, p. 8-12, 1984.

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

IRELAND, S.; TURNER B. The effects of larval crowding and food type on the size and development of the blowfly *Calliphora vomitoria*. *Forensic Sci Int*, 159: 175-81, 2006.

IVES, A. R. Aggregation and coexistence in a carrion fly community. *Ecol. Monogr.*, v.61, p. 75-94, 1991.

IVES, A. R.; MAY, R. M. Competition within and between species in a patchy environment: relations between microscopic and macroscopic models. *J. theor. Biol.*, v.115, n.1, p.65-90, 1985.

KAMAL, A. S. Comparative study of thirteen species of Sarcosaprophagous Calliphoridae and Sarcophagidae (Diptera) I. Bionomics. *Ann. Entomol. Soc. Am*. v.51, n.3, p. 261-271, Mai. 1958.

LEVOT, G. W.; BROWN, K. R.; SHIPP, E. Larval growth of some calliphorid and sarcophagid Diptera. *Bull. Ent. Res.*, v.69, p.469-475, Set. 1979.

LINHARES, A. X.; AVANCINI, R. Ovarian development in the blowflies *Chrysomya putoria* and *Chrysomya megacephala* on natural diets. *Med. Vet. Entomol*. v. 3, n. 3, p. 293-295, 1989.

MACKERRAS, M. J.; FRENEY, M. R. Observations on the nutrition of maggots of Australian blow-flies. . *Exp. Biol.* v.10. n. 1933, p. 237–246, 1933. Disponivel em: <http://jeb.biologists.org/content/10/3/237.full.pdf+html>. Acesso em: 2 Out. 2013.

MARICONI, F. A. M.; GUIMARÃES, J. H.; FILHO, E. B. *A mosca doméstica e outras moscas nocivas*. Piracicaba: FEALQ, 1999. 135 p.

OCHIENG' ODERO, J. P. R. The effect of three constant temperatures on larval critical weight, latent feeding period, larval maximal weight and fecundity of *Cnephasia jactatana* (Walker) (Lepidoptera: Tortricidae). *J. Insect Physiol,* v.38, p. 127−130, 1992.

PROUT, T.; MCCHESNEY, F. Competition among immatures affects their adult fertility: population dynamics. *Am. Nat.*, v.126, p. 521-558, 1985.

REIGADA, C.; GODOY, W. A. C. Dispersal and predation behavior in larvae of *Chrysomya albiceps* and *Chrysomya megacephala* (Diptera: Calliphoridae). *J. Insect Behav.*, v.18, n.4, p.543-555, 2005.

REIGADA, C.; GODOY, W. A. C. Larval density, temperature and biological aspects of *Chrysomya megacephala* (Diptera: Calliphoridae). *Arq. Bras. Med. Vet. Zootec*., v.58, n.4, p.562-566, 2006.

REIS, S. F. et al. Variação em caracteres bionômicos em função da densidade larval em *Chrysomya megacephala* e *Chrysomya putoria* (Diptera, Calliphoridae). *Revta Bras. Ent.*, v.38, p.33-46, 1994.

REIS, S. F. et al. Theoretical dynamics in experimental populations of introduced and native blowflies (Diptera: Calliphoridae). *J Med Entomol*. v. 33, n. 4, p. 537-44, 1996.

REIS, S. F; VON ZUBEN, C. J; GODOY, W. A. C. Larval aggregation and competition for food in experimental populations of *Chrysomya putoria* (Wied.) and *Cochliomyia macellaria* (F.) (Dipt., Calliphoridae). *J. Appl. Ent.* v.12 3, p.485-489, 1999.

ROSEWELL, J.; SHORROCKS, B.; EDWARDS, K. Competition on a divided and ephemeral resource: testing the assumptions. I. Aggregation. *J. Anim. Ecol*, v.59, p. 977-1001, 1990.

SHORROCKS, B. Competition on a divided and ephemeral resource: a cage experiment. *Biol. J. Linn. Soc.*, v.43, n.3, p. 211-220, Jul. 1991.

SILVA, I. C. R.; MANCERA, P. F. A.; GODOY, W. A. C. Population dynamics of *Lucilia eximia* (Diptera. Calliphoridae). *J. Appl. Entomol.* v.127, p**.** 2-6, 2003.

STEPHENS, P.; SUTHERLAND, W. J. Consequences of the Allee effect for behaviour, ecology and conservation. *TREE*, v. 14, n. 10, Out. 1999.

STEVENS, J. R.; WALLMAN, J. F. The evolution of Myiases in humans and other animal in the Old and New Worlds (part I): phylogenetic analyses. *Tren. Paras.,* v.22, p. 129-136, 2006.

SULLIVAN, R. L.; SOKAL, R. R. The effects of larval density on several strains of the housefly. *Ecology*. v. 44, n.1, p. 120-130, Jan. 1963.

VON ZUBEN, C. J. Competição larval em *Chrysomya megacephala* (Diptera, Calliphoridae): Estimativa de perdas em biomassa e na fecundidade e cálculo de conversão de alimento em biomassa. *Revta Bras. Ent.*, v.37, p.793-802, 1993.

VON ZUBEN, C. J. *Competição larval e efeitos sobre a dinâmica populacional de Chrysomya megacephala (F.) (Diptera: Calliphoridae)*. 1995. 132p. Tese (Doutorado em Zoologia) – Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 1995.

VON ZUBEN, C. J. Comportamento de oviposturas individuais, percentagem de eclosão e peso larval mínimo para pupariação em populações de *Chrysomya megacephala* (F.). *An. Soc. Entomol. 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. *Rev. Bras. Biol.,* São Carlos, v. 60, n. 2, Mai 2000. Disponível em: <http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S003471082000000200002&lng=en&nrm=iso>. Acesso em: 30 Set. 2013.

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

YOUNG, A. R. MEEUSEN, E. N. T.; BOWLES, V. M. Characterization of ES products involved in wound initiation by *Lucilia cuprina* larvae. *Int. J. for Parasit.,* 26, 248-252, 1996.

ZIMMER, C. R. et al. Efeitos da competição larval intra-específica sobre caracteres biométricos de *Muscina stabulans* (Fállen, 1817) (Diptera: Muscidae) em laboratório. *Arq. Inst. Biol*., v.73, n.2, p.203-209, 2006.

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

Apêndice 1

1.1 Tabelas de vida de fêmeas de *Chrysomya albiceps* em diferentes densidades larvais.

Densidade 100

x	K_x	Dx	l_x	p_x	q_x	d_x	L_x	T_x	e_x
0	62	0	1	1	0	0	1	18.5	18.5
1	62	1	1	0.983871	0.016129	0.016129	0.991935	17.5	17.5
2	61	0	0.983871	1	0	0	0.983871	16.50806	16.77869
3	61	1	0.983871	0.983607	0.016393	0.016129	0.975806	15.52419	15.77869
4	60	0	0.967742	1	0	0	0.967742	14.54839	15.03333
5	60	2	0.967742	0.966667	0.033333	0.032258	0.951613	13.58065	14.03333
6	58	0	0.935484	1	0	0	0.935484	12.62903	13.5
7	58	1	0.935484	0.982759	0.017241	0.016129	0.927419	11.69355	12.5
8	57	1	0.919355	0.982456	0.017544	0.016129	0.91129	10.76613	11.71053
9	56	1	0.903226	0.982143	0.017857	0.016129	0.895161	9.854839	10.91071
10	55	0	0.887097	1	0	0	0.887097	8.959677	10.1
11	55	1	0.887097	0.981818	0.018182	0.016129	0.879032	8.072581	9.1
12	54	1	0.870968	0.981481	0.018519	0.016129	0.862903	7.193548	8.259259
13	53	1	0.854839	0.981132	0.018868	0.016129	0.846774	6.330645	7.40566
14	52	1	0.83871	0.980769	0.019231	0.016129	0.830645	5.483871	6.538462
15	51	6	0.822581	0.882353	0.117647	0.096774	0.774194	4.653226	5.656863
16	45	1	0.725806	0.977778	0.022222	0.016129	0.717742	3.879032	5.344444
17	44	3	0.709677	0.931818	0.068182	0.048387	0.685484	3.16129	4.454545
18	41	7	0.66129	0.829268	0.170732	0.112903	0.604839	2.475806	3.743902
19	34	3	0.548387	0.911765	0.088235	0.048387	0.524194	1.870968	3.411765
20	31	10	0.5	0.677419	0.322581	0.16129	0.419355	1.346774	2.693548
21	21	9	0.33871	0.571429	0.428571	0.145161	0.266129	0.927419	2.738095
22	12	3	0.193548	0.75	0.25	0.048387	0.169355	0.66129	3.416667
23	9	3	0.145161	0.666667	0.333333	0.048387	0.120968	0.491935	3.388889
24	6	0	0.096774	1	0	0	0.096774	0.370968	3.833333
25	6	2	0.096774	0.666667	0.333333	0.032258	0.080645	0.274194	2.833333
26	4	2	0.064516	0.5	0.5	0.032258	0.048387	0.193548	3
27	2	0	0.032258	1	0	0	0.032258	0.145161	4.5
28	2	0	0.032258	1	0	0	0.032258	0.112903	3.5
29	2	0	0.032258	1	0	0	0.032258	0.080645	2.5
30	2	1	0.032258	0.5	0.5	0.016129	0.024194	0.048387	1.5
31	1	0	0.016129	1	0	0	0.016129	0.024194	1.5
32	1	1	0.016129	0	1	0.016129	0.008065	0.008065	0.5

Densidade 200

x	K_x	Dx	l_x	p_x	q_x	d_x	L_x	T_x	e_x
0	399	0	1	1	0	0	1	20.76566	20.76566
1	399	0	1	1	0	0	1	19.76566	19.76566
2	399	3	1	0.992481	0.007519	0.007519	0.996241	18.76566	18.76566
3	396	2	0.992481	0.994949	0.005051	0.005013	0.989975	17.76942	17.90404
4	394	1	0.987469	0.997462	0.002538	0.002506	0.986216	16.77945	16.99239
5	393	5	0.984962	0.987277	0.012723	0.012531	0.978697	15.79323	16.03435
6	388	2	0.972431	0.994845	0.005155	0.005013	0.969925	14.81454	15.23454
7	386	1	0.967419	0.997409	0.002591	0.002506	0.966165	13.84461	14.31088
8	385	2	0.964912	0.994805	0.005195	0.005013	0.962406	12.87845	13.34675
9	383	3	0.9599	0.992167	0.007833	0.007519	0.95614	11.91604	12.41384
10	380	4	0.952381	0.989474	0.010526	0.010025	0.947368	10.9599	11.50789
11	376	6	0.942356	0.984043	0.015957	0.015038	0.934837	10.01253	10.625
12	370	23	0.927318	0.937838	0.062162	0.057644	0.898496	9.077694	9.789189
13	347	14	0.869674	0.959654	0.040346	0.035088	0.85213	8.179198	9.404899
14	333	21	0.834586	0.936937	0.063063	0.052632	0.808271	7.327068	8.779279
15	312	28	0.781955	0.910256	0.089744	0.070175	0.746867	6.518797	8.336538
16	284	17	0.711779	0.940141	0.059859	0.042607	0.690476	5.77193	8.109155
17	267	27	0.669173	0.898876	0.101124	0.067669	0.635338	5.081454	7.593633
18	240	19	0.601504	0.920833	0.079167	0.047619	0.577694	4.446115	7.391667
19	221	16	0.553885	0.927602	0.072398	0.0401	0.533835	3.868421	6.984163
20	205	18	0.513784	0.912195	0.087805	0.045113	0.491228	3.334586	6.490244
21	187	26	0.468672	0.860963	0.139037	0.065163	0.43609	2.843358	6.066845
22	161	14	0.403509	0.913043	0.086957	0.035088	0.385965	2.407268	5.965839
23	147	19	0.368421	0.870748	0.129252	0.047619	0.344612	2.021303	5.486395
24	128	18	0.320802	0.859375	0.140625	0.045113	0.298246	1.676692	5.226563
25	110	13	0.275689	0.881818	0.118182	0.032581	0.259398	1.378446	5
26	97	7	0.243108	0.927835	0.072165	0.017544	0.234336	1.119048	4.603093
27	90	21	0.225564	0.766667	0.233333	0.052632	0.199248	0.884712	3.922222
28	69	7	0.172932	0.898551	0.101449	0.017544	0.16416	0.685464	3.963768
29	62	12	0.155388	0.806452	0.193548	0.030075	0.140351	0.521303	3.354839
30	50	9	0.125313	0.82	0.18	0.022556	0.114035	0.380952	3.04
31	41	13	0.102757	0.682927	0.317073	0.032581	0.086466	0.266917	2.597561
32	28	7	0.070175	0.75	0.25	0.017544	0.061404	0.180451	2.571429
33	21	6	0.052632	0.714286	0.285714	0.015038	0.045113	0.119048	2.261905
34	15	8	0.037594	0.466667	0.533333	0.02005	0.027569	0.073935	1.966667
35	7	0	0.017544	1	0	0	0.017544	0.046366	2.642857
36	7	4	0.017544	0.428571	0.571429	0.010025	0.012531	0.028822	1.642857
37	3	0	0.007519	1	0	0	0.007519	0.016291	2.166667
38	3	2	0.007519	0.333333	0.666667	0.005013	0.005013	0.008772	1.166667
39	1	0	0.002506	1	0	0	0.002506	0.003759	1.5
40	1	1	0.002506	0	1	0.002506	0.001253	0.001253	0.5

Densidade 400

x	K_x	Dx	l_x	p_x	q_x	d_x	L_x	T_x	e_x
0	594	0	1	1	0	0	1	20.04882	20.04882
1	594	4	1	0.993266	0.006734	0.006734	0.996633	19.04882	19.04882
2	590	0	0.993266	1	0	0	0.993266	18.05219	18.17458
3	590	1	0.993266	0.998305	0.001695	0.001684	0.992424	17.05892	17.17458
4	589	7	0.991582	0.988115	0.011885	0.011785	0.98569	16.0665	16.20289
5	582	6	0.979798	0.989691	0.010309	0.010101	0.974747	15.08081	15.39175
6	576	4	0.969697	0.993056	0.006944	0.006734	0.96633	14.10606	14.54688
7	572	2	0.962963	0.996503	0.003497	0.003367	0.961279	13.13973	13.6451
8	570	1	0.959596	0.998246	0.001754	0.001684	0.958754	12.17845	12.69123
9	569	4	0.957912	0.99297	0.00703	0.006734	0.954545	11.2197	11.71265
10	565	4	0.951178	0.99292	0.00708	0.006734	0.947811	10.26515	10.79204
11	561	3	0.944444	0.994652	0.005348	0.005051	0.941919	9.31734	9.865419
12	558	1	0.939394	0.998208	0.001792	0.001684	0.938552	8.375421	8.915771
13	557	11	0.93771	0.980251	0.019749	0.018519	0.928451	7.436869	7.93088
14	546	13	0.919192	0.97619	0.02381	0.021886	0.908249	6.508418	7.080586
15	533	23	0.897306	0.956848	0.043152	0.038721	0.877946	5.600168	6.241088
16	510	29	0.858586	0.943137	0.056863	0.048822	0.834175	4.722222	5.5
17	481	56	0.809764	0.883576	0.116424	0.094276	0.762626	3.888047	4.801455
18	425	55	0.715488	0.870588	0.129412	0.092593	0.669192	3.125421	4.368235
19	370	66	0.622896	0.821622	0.178378	0.111111	0.56734	2.456229	3.943243
20	304	38	0.511785	0.875	0.125	0.063973	0.479798	1.888889	3.690789
21	266	51	0.447811	0.808271	0.191729	0.085859	0.404882	1.409091	3.146617
22	215	58	0.361953	0.730233	0.269767	0.097643	0.313131	1.004209	2.774419
23	157	50	0.26431	0.681529	0.318471	0.084175	0.222222	0.691077	2.61465
24	107	21	0.180135	0.803738	0.196262	0.035354	0.162458	0.468855	2.602804
25	86	36	0.144781	0.581395	0.418605	0.060606	0.114478	0.306397	2.116279
26	50	9	0.084175	0.82	0.18	0.015152	0.076599	0.191919	2.28
27	41	15	0.069024	0.634146	0.365854	0.025253	0.056397	0.11532	1.670732
28	26	16	0.043771	0.384615	0.615385	0.026936	0.030303	0.058923	1.346154
29	10	5	0.016835	0.5	0.5	0.008418	0.012626	0.02862	1.7
30	5	1	0.008418	0.8	0.2	0.001684	0.007576	0.015993	1.9
31	4	2	0.006734	0.5	0.5	0.003367	0.005051	0.008418	1.25
32	2	1	0.003367	0.5	0.5	0.001684	0.002525	0.003367	1
33	1	1	0.001684	0	1	0.001684	0.000842	0.000842	0.5

Densidade 800

x	K_x	Dx	l_x	p_x	q_x	d_x	L_x	T_x	e_x
0	594	0	1	1	0	0	1	20.04882	20.04882
1	594	4	1	0.993266	0.006734	0.006734	0.996633	19.04882	19.04882
2	590	0	0.993266	1	0	0	0.993266	18.05219	18.17458
3	590	1	0.993266	0.998305	0.001695	0.001684	0.992424	17.05892	17.17458
4	589	7	0.991582	0.988115	0.011885	0.011785	0.98569	16.0665	16.20289
5	582	6	0.979798	0.989691	0.010309	0.010101	0.974747	15.08081	15.39175
6	576	4	0.969697	0.993056	0.006944	0.006734	0.96633	14.10606	14.54688
7	572	2	0.962963	0.996503	0.003497	0.003367	0.961279	13.13973	13.6451
8	570	1	0.959596	0.998246	0.001754	0.001684	0.958754	12.17845	12.69123
9	569	4	0.957912	0.99297	0.00703	0.006734	0.954545	11.2197	11.71265
10	565	4	0.951178	0.99292	0.00708	0.006734	0.947811	10.26515	10.79204
11	561	3	0.944444	0.994652	0.005348	0.005051	0.941919	9.31734	9.865419
12	558	1	0.939394	0.998208	0.001792	0.001684	0.938552	8.375421	8.915771
13	557	11	0.93771	0.980251	0.019749	0.018519	0.928451	7.436869	7.93088
14	546	13	0.919192	0.97619	0.02381	0.021886	0.908249	6.508418	7.080586
15	533	23	0.897306	0.956848	0.043152	0.038721	0.877946	5.600168	6.241088
16	510	29	0.858586	0.943137	0.056863	0.048822	0.834175	4.722222	5.5
17	481	56	0.809764	0.883576	0.116424	0.094276	0.762626	3.888047	4.801455
18	425	55	0.715488	0.870588	0.129412	0.092593	0.669192	3.125421	4.368235
19	370	66	0.622896	0.821622	0.178378	0.111111	0.56734	2.456229	3.943243
20	304	38	0.511785	0.875	0.125	0.063973	0.479798	1.888889	3.690789
21	266	51	0.447811	0.808271	0.191729	0.085859	0.404882	1.409091	3.146617
22	215	58	0.361953	0.730233	0.269767	0.097643	0.313131	1.004209	2.774419
23	157	50	0.26431	0.681529	0.318471	0.084175	0.222222	0.691077	2.61465
24	107	21	0.180135	0.803738	0.196262	0.035354	0.162458	0.468855	2.602804
25	86	36	0.144781	0.581395	0.418605	0.060606	0.114478	0.306397	2.116279
26	50	9	0.084175	0.82	0.18	0.015152	0.076599	0.191919	2.28
27	41	15	0.069024	0.634146	0.365854	0.025253	0.056397	0.11532	1.670732
28	26	16	0.043771	0.384615	0.615385	0.026936	0.030303	0.058923	1.346154
29	10	5	0.016835	0.5	0.5	0.008418	0.012626	0.02862	1.7
30	5	1	0.008418	0.8	0.2	0.001684	0.007576	0.015993	1.9
31	4	2	0.006734	0.5	0.5	0.003367	0.005051	0.008418	1.25
32	2	1	0.003367	0.5	0.5	0.001684	0.002525	0.003367	1
33	1	1	0.001684	0	1	0.001684	0.000842	0.000842	0.5

1.2 Tabelas de vida de machos de *Chrysomya albiceps* em diferentes densidades larvais.

Densidade 100

x	K_x	Dx	l_x	p_x	q_x	d_x	L_x	T_x	e_x
0	54	0	1	1	0	0	1	18.32407	18.32407
1	54	3	1	0.944444	0.055556	0.055556	0.972222	17.32407	17.32407
2	51	0	0.944444	1	0	0	0.944444	16.35185	17.31373
3	51	1	0.944444	0.980392	0.019608	0.018519	0.935185	15.40741	16.31373
4	50	1	0.925926	0.98	0.02	0.018519	0.916667	14.47222	15.63
5	49	0	0.907407	1	0	0	0.907407	13.55556	14.93878
6	49	1	0.907407	0.979592	0.020408	0.018519	0.898148	12.64815	13.93878
7	48	0	0.888889	1	0	0	0.888889	11.75	13.21875
8	48	1	0.888889	0.979167	0.020833	0.018519	0.87963	10.86111	12.21875
9	47	0	0.87037	1	0	0	0.87037	9.981481	11.46809
10	47	0	0.87037	1	0	0	0.87037	9.111111	10.46809
11	47	0	0.87037	1	0	0	0.87037	8.240741	9.468085
12	47	2	0.87037	0.957447	0.042553	0.037037	0.851852	7.37037	8.468085
13	45	1	0.833333	0.977778	0.022222	0.018519	0.824074	6.518519	7.822222
14	44	2	0.814815	0.954545	0.045455	0.037037	0.796296	5.694444	6.988636
15	42	3	0.777778	0.928571	0.071429	0.055556	0.75	4.898148	6.297619
16	39	3	0.722222	0.923077	0.076923	0.074074	0.685185	4.148148	5.74359
17	36	1	0.666667	0.972222	0.027778	0.018519	0.657407	3.462963	5.194444
18	35	7	0.648148	0.8	0.2	0.12963	0.583333	2.805556	4.328571
19	28	3	0.518519	0.892857	0.107143	0.055556	0.490741	2.222222	4.285714
20	25	2	0.462963	0.92	0.08	0.037037	0.444444	1.731481	3.74
21	23	7	0.425926	0.695652	0.304348	0.12963	0.361111	1.287037	3.021739
22	16	3	0.296296	0.8125	0.1875	0.055556	0.268519	0.925926	3.125
23	13	3	0.240741	0.769231	0.230769	0.055556	0.212963	0.657407	2.730769
24	10	3	0.185185	0.7	0.3	0.055556	0.157407	0.444444	2.4
25	7	2	0.12963	0.714286	0.285714	0.037037	0.111111	0.287037	2.214286
26	5	2	0.092593	0.6	0.4	0.037037	0.074074	0.175926	1.9
27	3	2	0.055556	0.333333	0.666667	0.037037	0.037037	0.101852	1.833333
28	1	0	0.018519	1	0	0	0.018519	0.064815	3.5
29	1	0	0.018519	1	0	0	0.018519	0.046296	2.5
30	1	0	0.018519	1	0	0	0.018519	0.027778	1.5
31	1	1	0.018519	0	1	0.018519	0.009259	0.009259	0.5

Densidade 200

x	K_x	Dx	l_x	p_x	q_x	d_x	L_x	T_x	e_x
0	151	0	1	1	0	0	1	18.49338	18.49338
1	151	2	1	0.986755	0.013245	0.013245	0.993377	17.49338	17.49338
2	149	2	0.986755	0.986577	0.013423	0.013245	0.980132	16.5	16.72148
3	147	4	0.97351	0.972789	0.027211	0.02649	0.960265	15.51987	15.94218
4	143	4	0.94702	0.972028	0.027972	0.02649	0.933775	14.5596	15.37413
5	139	4	0.92053	0.971223	0.028777	0.02649	0.907285	13.62583	14.80216
6	135	3	0.89404	0.977778	0.022222	0.019868	0.884106	12.71854	14.22593
7	132	1	0.874172	0.992424	0.007576	0.006623	0.870861	11.83444	13.53788
8	131	2	0.86755	0.984733	0.015267	0.013245	0.860927	10.96358	12.6374
9	129	4	0.854305	0.968992	0.031008	0.02649	0.84106	10.10265	11.82558
10	125	3	0.827815	0.976	0.024	0.019868	0.817881	9.261589	11.188
11	122	4	0.807947	0.967213	0.032787	0.02649	0.794702	8.443709	10.45082
12	118	9	0.781457	0.923729	0.076271	0.059603	0.751656	7.649007	9.788136
13	109	2	0.721854	0.981651	0.018349	0.013245	0.715232	6.897351	9.555046
14	107	4	0.708609	0.962617	0.037383	0.02649	0.695364	6.182119	8.724299
15	103	11	0.682119	0.893204	0.106796	0.072848	0.645695	5.486755	8.043689
16	92	6	0.609272	0.934783	0.065217	0.039735	0.589404	4.84106	7.945652
17	86	13	0.569536	0.848837	0.151163	0.086093	0.52649	4.251656	7.465116
18	73	5	0.483444	0.931507	0.068493	0.033113	0.466887	3.725166	7.705479
19	68	3	0.450331	0.955882	0.044118	0.019868	0.440397	3.258278	7.235294
20	65	2	0.430464	0.969231	0.030769	0.013245	0.423841	2.817881	6.546154
21	63	6	0.417219	0.904762	0.095238	0.039735	0.397351	2.39404	5.738095
22	57	8	0.377483	0.859649	0.140351	0.05298	0.350993	1.996689	5.289474
23	49	2	0.324503	0.859649	0.140351	0.013245	0.317881	1.645695	5.071429
24	47	4	0.311258	0.914894	0.085106	0.02649	0.298013	1.327815	4.265957
25	43	3	0.284768	0.930233	0.069767	0.019868	0.274834	1.029801	3.616279
26	40	8	0.264901	0.8	0.2	0.05298	0.238411	0.754967	2.85
27	32	10	0.211921	0.6875	0.3125	0.066225	0.178808	0.516556	2.4375
28	22	4	0.145695	0.818182	0.181818	0.02649	0.13245	0.337748	2.318182
29	18	8	0.119205	0.555556	0.444444	0.05298	0.092715	0.205298	1.722222
30	10	4	0.066225	0.6	0.4	0.02649	0.05298	0.112583	1.7
31	6	2	0.039735	0.666667	0.333333	0.013245	0.033113	0.059603	1.5
32	4	2	0.02649	0.5	0.5	0.013245	0.019868	0.02649	1
33	2	2	0.013245	0	1	0.013245	0.006623	0.006623	0.5

Densidade 400

x	K_x	Dx	l_x	p_x	q_x	d_x	L_x	T_x	e_x
0	418	0	1	1	0	0	1	17.79904	17.79904
1	418	1	1	0.997608	0.002392	0.002392	0.998804	16.79904	16.79904
2	417	0	0.997608	1	0	0	0.997608	15.80024	15.83813
3	417	7	0.997608	0.983213	0.016787	0.016746	0.989234	14.80263	14.83813
4	410	20	0.980861	0.95122	0.04878	0.047847	0.956938	13.8134	14.08293
5	390	6	0.933014	0.984615	0.015385	0.014354	0.925837	12.85646	13.77949
6	384	3	0.91866	0.992188	0.007813	0.007177	0.915072	11.93062	12.98698
7	381	1	0.911483	0.997375	0.002625	0.002392	0.910287	11.01555	12.0853
8	380	2	0.909091	0.994737	0.005263	0.004785	0.906699	10.10526	11.11579
9	378	1	0.904306	0.997354	0.002646	0.002392	0.90311	9.198565	10.17196
10	377	3	0.901914	0.992042	0.007958	0.007177	0.898325	8.295455	9.197613
11	374	5	0.894737	0.986631	0.013369	0.011962	0.888756	7.397129	8.26738
12	369	17	0.882775	0.95393	0.04607	0.04067	0.86244	6.508373	7.372629
13	352	8	0.842105	0.977273	0.022727	0.019139	0.832536	5.645933	6.704545
14	344	24	0.822967	0.930233	0.069767	0.057416	0.794258	4.813397	5.848837
15	320	19	0.76555	0.940625	0.059375	0.045455	0.742823	4.019139	5.25
16	301	36	0.720096	0.880399	0.119601	0.086124	0.677033	3.276316	4.549834
17	265	42	0.633971	0.841509	0.158491	0.100478	0.583732	2.599282	4.1
18	223	38	0.533493	0.829596	0.170404	0.090909	0.488038	2.01555	3.778027
19	185	36	0.442584	0.805405	0.194595	0.086124	0.399522	1.527512	3.451351
20	149	26	0.356459	0.825503	0.174497	0.062201	0.325359	1.12799	3.16443
21	123	26	0.294258	0.788618	0.211382	0.062201	0.263158	0.802632	2.727642
22	97	21	0.232057	0.783505	0.216495	0.050239	0.206938	0.539474	2.324742
23	76	33	0.181818	0.565789	0.434211	0.078947	0.142344	0.332536	1.828947
24	43	15	0.102871	0.651163	0.348837	0.035885	0.084928	0.190191	1.848837
25	28	12	0.066986	0.571429	0.428571	0.028708	0.052632	0.105263	1.571429
26	16	6	0.038278	0.625	0.375	0.014354	0.0311	0.052632	1.375
27	10	7	0.023923	0.3	0.7	0.016746	0.01555	0.021531	0.9
28	3	2	0.007177	0.333333	0.666667	0.004785	0.004785	0.005981	0.833333
29	1	1	0.002392	0	1	0.002392	0.001196	0.001196	0.5

Densidade 800

x	K_x	Dx	l_x	p_x	q_x	d_x	L_x	T_x	e_x
0	242	0	1	1	0	0	1	10.87603	10.87603
1	242	27	1	0.88843	0.11157	0.11157	0.944215	9.876033	9.876033
2	215	9	0.88843	0.95814	0.04186	0.03719	0.869835	8.931818	10.05349
3	206	23	0.85124	0.88835	0.11165	0.095041	0.803719	8.061983	9.470874
4	183	16	0.756198	0.912568	0.087432	0.066116	0.72314	7.258264	9.598361
5	167	15	0.690083	0.91018	0.08982	0.061983	0.659091	6.535124	9.47006
6	152	11	0.628099	0.927632	0.072368	0.045455	0.605372	5.876033	9.355263
7	141	8	0.582645	0.943262	0.056738	0.033058	0.566116	5.270661	9.046099
8	133	8	0.549587	0.93985	0.06015	0.033058	0.533058	4.704545	8.56015
9	125	4	0.516529	0.968	0.032	0.016529	0.508264	4.171488	8.076
10	121	5	0.5	0.958678	0.041322	0.020661	0.489669	3.663223	7.326446
11	116	8	0.479339	0.931034	0.068966	0.033058	0.46281	3.173554	6.62069
12	108	6	0.446281	0.944444	0.055556	0.024793	0.433884	2.710744	6.074074
13	102	5	0.421488	0.95098	0.04902	0.020661	0.411157	2.27686	5.401961
14	97	11	0.400826	0.886598	0.113402	0.045455	0.378099	1.865702	4.654639
15	86	10	0.355372	0.883721	0.116279	0.041322	0.334711	1.487603	4.186047
16	76	18	0.31405	0.763158	0.236842	0.07438	0.27686	1.152893	3.671053
17	58	13	0.239669	0.775862	0.224138	0.053719	0.21281	0.876033	3.655172
18	45	9	0.18595	0.8	0.2	0.03719	0.167355	0.663223	3.566667
19	36	7	0.14876	0.805556	0.194444	0.028926	0.134298	0.495868	3.333333
20	29	7	0.119835	0.758621	0.241379	0.028926	0.105372	0.36157	3.017241
21	22	3	0.090909	0.863636	0.136364	0.012397	0.084711	0.256198	2.818182
22	19	4	0.078512	0.789474	0.210526	0.016529	0.070248	0.171488	2.184211
23	15	5	0.061983	0.666667	0.333333	0.020661	0.051653	0.10124	1.633333
24	10	5	0.041322	0.4	0.6	0.024793	0.028926	0.049587	1.2
25	5	4	0.016529	0.25	0.75	0.012397	0.010331	0.020661	1.25
26	1	0	0.004132	1	0	0	0.004132	0.010331	2.5
27	1	0	0.004132	1	0	0	0.004132	0.006198	1.5
28	1	1	0.004132	0	1	0.004132	0.002066	0.002066	0.5

Apêndice 2

2.1 Tabelas de vida de imaturos de *Chrysomya albiceps* em diferentes densidades larvais

Densidade 100

Estágio	K_x	D_x	l_x	p_x	q_x	d_x	L_x	T_x	e_x
Larval inicial	400	0	1	1	0	0	1	2.7525	2.7525
Larval inicial 0	400	204	1	0.49	0.51	0.51	0.745	1.7525	1.7525
Larval final 1	196	7	0.49	0.964286	0.035714	0.0175	0.48125	1.0075	2.056122
Pupa 2	189	73	0.4725	0.613757	0.386243	0.1825	0.38125	0.52625	1.113757
	116		0.29	0	1	0.29	0.145	0.145	0.5

Densidade 200

Estágio	K_x	D_x	l_x	p_x	q_x	d_x	L_x	T_x	e_x
Larval inicial	800	0	1	1	0	0	1	3.6925	3.6925
Larval inicial	800	196	1	0.755	0.245	0.245	0.8775	2.6925	2.6925
Larval final	604	17	0.755	0.971854	0.028146	0.02125	0.744375	1.815	2.403974
Pupa	587	24	0.73375	0.959114	0.040886	0.03	0.71875	1.070625	1.459114
	563		0.70375	0	1	0.70375	0.351875	0.351875	0.5

Densidade 400

Estágio	K_x	D_x	l_x	p_x	q_x	d_x	L_x	T_x	e_x
Larval inicial	1600	0	1	1	0	0	1	3.6775	3.6775
Larval inicial	1600	343	1	0.785625	0.214375	0.214375	0.892813	2.6775	2.6775
Larval final	1257	65	0.785625	0.94829	0.05171	0.040625	0.765313	1.784688	2.271679
Pupa	1192	157	0.745	0.868289	0.131711	0.098125	0.695938	1.019375	1.368289
	1035		0.646875	0	1	0.646875	0.323438	0.323438	0.5

Densidade 800

Estágio	K_x	D_x	l_x	p_x	q_x	d_x	L_x	T_x	e_x
Larval inicial	3200	0	1	1	0	0	1	2.631875	2.631875
Larval inicial	3200	753	1	0.764688	0.235313	0.235313	0.882344	1.631875	1.631875
Larval final	2447	1733	0.764688	0.291786	0.708214	0.541563	0.493906	0.749531	0.98018
Pupa	714	253	0.223125	0.645658	0.354342	0.079063	0.183594	0.255625	1.145658
	461		0.144063	0	1	0.144063	0.072031	0.072031	0.5