

Carolina Reigada

**Dinâmica tritrófica experimental em populações
de moscas varejeiras**

Botucatu
2009

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
INSTITUTO DE BIOCENCIAS
CAMPUS DE BOTUCATU

**Dinâmica tritrófica experimental em populações
de moscas varejeiras**

Carolina Reigada

Orientador: Prof. Dr. Wesley Augusto Conde Godoy

Tese apresentada ao Curso de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, Área de Concentração: Zoologia, do Instituto de Biociências de Botucatu- UNESP, como parte dos requisitos para obtenção do título de doutor em Ciências Biológicas (Zoologia).

Botucatu
Março de 2009

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

Reigada, Carolina.

Dinâmica tritrófica experimental em populações de moscas varejeiras / Carolina Reigada. – Botucatu : [s.n.], 2009.

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

Orientador: Wesley Augusto Conde Godoy

Assunto CAPES: 20400004

1. Mosca varejeira - Ecologia 2. Parasitismo 3. Díptero 4. Zoologia

CDD 597.7

Palavras-chave: Escolha de hospedeiros; Parasitóides de dípteros califorídeos; Relações tróficas; Resposta funcional e numérica

Dedico este trabalho ao meu marido, Felipe e aos meus pais, Antônio Eduardo e Maria Júlia pelo incentivo, confiança e apoio dado durante todo o tempo.

Agradecimentos

Agradeço á Deus por ter me proporcionado vitórias, capacidade e a oportunidade de crescimento ao longo destes anos.

Sou muito grata ao Prof. Dr. Wesley A.C. Godoy pela orientação, paciência, atenção, incentivo e amizade! Obrigada por me ajudar a trilhar meus caminhos futuros e pelas oportunidades de aprendizagem oferecidas!

Agradeço ao meu marido, Felipe pela paciência, compreensão e companheirismo em todos os momentos: bons, tristes e de stress. Obrigada pela ajuda com “meus bichinhos”, mesmo nas tardes ensolaradas de sábado!

Agradeço aos meus pais pelo apoio e incentivo. Obrigada por acreditarem em mim, mesmo nas muitas horas em que vocês não entendiam minhas atitudes!

Agradeço á Sabrina B.L.Araújo e ao Dr. Marcus A. M de Aguiar pela ajuda com a programação e modelagem matemática do sistema de interação tritrófica do trabalho.

Grata ao Dr. Gary A. P Gibson (Canadian National Collection of Insects (CNC) – Agriculture and Agri-Food Canada.) pela ajuda com a identificação dos parasitóides.

Agradeço o pessoal do laboratório: Juliana Gião, Luciane, Thais, Wanderley, Giu, Juliana Neves, Paula, Ana Rita, Helton, Andressa, Thiago, Zeca e Patricia. Obrigada pela ajuda nos experimentos, apoio, amizade e por tornar o trabalho divertido e prazeroso!

Agradeço aos professores Dr. Sérgio Furtado dos Reis, Dr.Marcus A.M. de Aguiar, Dr. José Roberto P. Parra e Dr. Marcelo Nogueira Rossi por se disporem a ler este trabalho.

Aos funcionários e professores do Departamento de Parasitologia, que sempre se dispuseram a ajudar quando precisei.

Agradeço á CAPES pela oportunidade do estágio Sanduíche (PDEE) na University of Helsinki e a FAPESP pela bolsa de estudos concedida para a realização deste trabalho (Processo 04/ 13350-0).

SUMÁRIO

Resumo	9
Introdução Geral	10
Referências Bibliográficas	14

Capítulo 1- Levantamento da fauna de parasitóides associada a moscas varejeiras em Botucatu, São Paulo, Brazil

Resumo	18
Introdução	20
Material e Métodos	22
Resultados	25
Discussão	33
Referências Bibliográficas	42
Figuras e Tabelas	47
Apêndice	60

Capítulo 2 - Implicações da escolha do hospedeiro para parasitóides generalistas

Resumo	62
Introdução	64
Materiais e Métodos.....	65
Resultados	67
Discussão	75
Referências Bibliográficas	79
Figuras e Tabelas	82

Capítulo 3 - O papel de parasitóides generalistas na regulação de hospedeiros: resposta funcional e numérica

Resumo	89
Introdução	91
Materiais e Métodos.....	93
Resultados	95
Discussão	101
Referências Bibliográficas	106
Figuras e Tabelas	108

Capítulo 4 - Relações tróficas e efeito cascata: proposta experimental com meta-análise

Resumo	120
Introdução	122
Materiais e Métodos.....	124
Resultados e Discussão.....	130
Referências Bibliográficas	135
Figuras e Tabelas	141

**Capítulo 5 - Intraguild predation governs persistence modulating cannibalism
and parasitism in tritrophic interactions**

Resumo	149
Introdução	150
Materiais e Métodos.....	152
Resultados	159
Discussão	160
Referências Bibliográficas	165
Figuras e Tabelas	171

Dinâmica tritrófica experimental em populações de moscas-varejeiras

Resumo geral

Este estudo teve a finalidade de analisar empírica e teoricamente a dinâmica de sistemas bi e tritróficos constituídos por dípteros e parasitóides, sob condições experimentais. Para tanto, cinco capítulos foram organizados para a apresentação dos resultados: (1) Sobrevivência da fauna de parasitóides associada a moscas varejeiras em Botucatu, São Paulo, Brazil; (2) Implicações da escolha do hospedeiro para parasitóides generalistas; (3) O papel de parasitóides generalistas na regulação de hospedeiros: resposta funcional e numérica; (4) Relações tróficas e efeito cascata: proposta experimental com meta-análise e (5) Predação intraguilda governa persistência modulando canibalismo e parasitismo em interações tritróficas. Os dípteros hospedeiros foram as espécies da família Calliphoridae *Cochiliomya macellaria*, *Chrysomya megacephala*, *Chrysomya putoria*, *Chrysomya albiceps* e *Lucilia sericata*. Um levantamento faunístico foi realizado para se conhecer os parasitóides associados aos dípteros califorídeos da região de Botucatu. Foram encontradas nove espécies parasitóides durante dois anos de coleta. Dos parasitóides amostrados, quatro espécies foram selecionadas para investigar aspectos ecológicos da interação hospedeiro-parasitóide, tais como: escolha de hospedeiros, resposta funcional e numérica, relações tróficas e potencial dos parasitóides como agentes reguladores da população de hospedeiros. Uma análise da dinâmica tritrófica foi feita com auxílio de modelagem matemática adequada aos dados obtidos na experimentação. As relações entre predador e presa intraguilda, canibalismo do predador e ação do parasitóide sobre presa e predador intraguilda foram analisados sob a ótica empírica e teórica, valendo-se de experimentos laboratoriais e modelagem ecológica. Os resultados apresentados nos cinco capítulos mostram aspectos ecológicos importantes para a relação hospedeiro-parasitóide, além de tornar conhecida parte principal da fauna de parasitóides associados aos dípteros califorídeos. Além disso, descrevem situações hipotéticas por intermédio de simulações computacionais, auxiliando na elucidação de padrões de comportamento dinâmico inerentes de sistemas complexos, sobretudo no tocante à dinâmica de persistência de hospedeiros frente às ações do canibalismo, predação intraguilda e parasitismo.

Palavras chave: parasitóides de dípteros califorídeos, relações tróficas, resposta funcional e numérica, escolha de hospedeiros.

Introdução geral

Os sistemas ecológicos naturais são geralmente caracterizados por teias extremamente complexas, contendo uma grande diversidade de espécies interagindo entre si de diferentes formas (Hastings & Powell, 1991). A complexidade destes sistemas pode em parte ser atribuída aos efeitos de longas escalas temporais evolutivas a que se submeteram (Levin, 1992; Levin & Pacala, 1997). Compreender e modelar tais sistemas são desafios crescentes em ciências naturais (Paine, 1988). A complexidade de sistemas tritróficos é evidenciada pela sua natureza multi interativa, já que uma única espécie pode receber e exercer influência sobre outros integrantes da teia, sucessiva ou simultaneamente (Paine, 1966; Polis, 1991). Dessa forma, a dinâmica populacional de cada participante do sistema trófico não se limita a uma condição estática, em que os padrões de variação temporal no tamanho populacional são somente influenciados por um conjunto restrito de fatores biológicos e ambientais (May, 1971, 1973, Holt, 2002). Sob essa perspectiva, a estrutura de sistemas tróficos apresenta-se como base determinante dos padrões de comportamento dinâmico das espécies envolvidas, e como tal depende de um arcabouço analítico revestido de instrumentos capazes de investigar detalhadamente o resultado de tão complexas interações (Hastings & Powell, 1991).

Os recursos computacionais atuais disponibilizados por meio de *hardware* ou *software* têm facilitado o registro e a manipulação de grande quantidade de informações biológicas destinadas ao estudo comportamental, ecológico e também aplicadas ao controle de qualidade e produção de agentes de controle biológico (Wajnberg & Haccou, 2008). Contudo, o volume e a natureza das informações coletadas atualmente, por experimentos laboratoriais ou de campo, exibem alta complexidade no que tange à análise de dados. Isto é decorrente das facilidades para manipulação de dados, oriundas da eficiente tecnologia de software disponível (Wajnberg & Haccou, 2008). Porém, os resultados obtidos a partir de análises que demandam testes criteriosos, como as ferramentas estatísticas adequadas para análise de ecologia comportamental, vêm sendo ainda utilizados com alguma restrição, dependendo da área de conhecimento (Wajnberg & Haccou, 2008). Dentre as dificuldades encontradas no tocante à escolha do melhor método analítico, destacam-se por exemplo, os problemas associados à não normalidade na distribuição de dados (van Alphen &

Bernstein, 2008; Haccou & Alphen, 2008; Wajnberg & Haccou, 2008). Face aos desafios encontrados é importante conhecer e aplicar técnicas capazes de auxiliar na interpretação correta dos processos e mecanismos inerentes dos sistemas tróficos, sobretudo aqueles que requerem investigações no âmbito da ecologia comportamental (Wajnberg & Haccou, 2008). Para tanto, aplicações estatísticas condizentes com problemas associados ao forrageio ótimo, às decisões sobre escolha de hospedeiros e às interações interespecíficas, são recomendadas (Wajnberg & Haccou, 2008).

Os modelos matemáticos ecológicos estruturados para analisar interações tróficas têm mais frequentemente investigado a relação entre duas espécies, ou dois níveis tróficos (May, 1973; Hassell, 1978). Geralmente são aplicados a sistemas vegetais e animais, em ambientes aquáticos e terrestres, focando sobre grande diversidade taxonômica (Roughgarden *et al.*, 1989). Todavia, esse tipo de ferramenta tem se mostrado limitada na abordagem de sistemas ecológicos populacionais, visto que incorpora poucos fenômenos e/ou processos naturais, em razão da restrição interativa (Hastings & Powell, 1991). Os resultados desta abordagem são muitas vezes insuficientes para uma análise em nível de comunidade, situação em que a essência do comportamento de um sistema complexo pode somente ser compreendida quando interações entre maior número de espécies são incorporadas (Pimm, 1982; Paine, 1988).

A teoria empregada no estudo das teias alimentares é comumente voltada para considerar o nível de conexão de um considerável número de espécies interagindo entre si (May, 1973; Pimm, 1982). A dinâmica de toda a comunidade é de certa forma influenciada pela interação entre as espécies (McCann *et al.*, 1998). Contudo, o comportamento muitas vezes considerado crítico para a comunidade pode emergir unicamente pela interação de três ou mais espécies (Price *et al.* 1980; Carpenter *et al.* 1987). Determinados comportamentos só emergem sob determinadas circunstâncias, as quais frequentemente incluem a existência de mais que dois níveis tróficos (Rosenzweig, 1973; Wollkind, 1976; Hastings & Powell, 1991; McCann *et al.*, 1998).

As moscas-varejeiras do gênero *Chrysomya* foram introduzidas nas Américas há cerca de 30 anos e desde então têm colonizado com sucesso novas áreas (Guimarães *et al.* 1978, 1979; Prado & Guimarães, 1982; Baumgartner & Greenberg, 1984). Quatro espécies foram introduzidas, *C. albiceps*, *C. rufifacies*, *C. megacephala* e *C. putoria*, das quais

apenas *C. rufifacies* não foi encontrada no Brasil (Guimarães *et al.* 1978, 1979; Mendes & Linhares, 1993; Carvalho *et al.* 2000, 2004). Estas espécies são importantes do ponto de vista médico-veterinário por causarem miíase no homem e nos animais, além de veicularem diversos patógenos causadores de enfermidades (Greenberg, 1971, 1973). A introdução das espécies do gênero *Chrysomya* nas Américas tem causado impacto negativo sobre espécies nativas em razão dos processos interativos das espécies, o que envolve mecanismos competitivos e predatórios durante a fase larval (Prado & Guimarães, 1982; Wells & Greenberg, 1992a, b, c; Reis *et al.*, 1999; Faria *et al.* 1999; Rosa *et al.*, 2004).

As invasões biológicas, como a ocorrida pelo gênero *Chrysomya* nas Américas, são fenômenos que vêm se tornando cada vez mais freqüentes, refletindo em grande parte a intensa movimentação humana intercontinental, em resposta aos fenômenos sócio-econômicos inerentes de necessidades e/ou conflitos sociais freqüentemente registrados na história da humanidade (Elton, 1958; Hengeveld, 1989; Shigesada & Kawasaki, 1997). As espécies invasoras têm atravessado facilmente as barreiras físico-biológicas estabelecendo-se em grandes amplitudes das áreas invadidas (Ehrlich, 1986). Após atingirem novas áreas, as populações invasoras geralmente expandem o seu domínio rapidamente, alcançando ambientes com características diferentes dos nativos (MacArthur & Wilson, 1967). Os processos de invasão biológica facilitam geralmente uma diversidade de interações interespecíficas, que nem sempre é notada antes da introdução das espécies exóticas (Orians 1986, Shigesada and Kawasaki 1997). Por essa razão a invasão biológica de certa forma proporciona oportunidade única para testar empírica e teoricamente, hipóteses emergentes de diversas teorias ecológicas, incluindo as que envolvem interações interespecíficas (Williamson & Fitter, 1996). Das interações interespecíficas importantes em processos de invasão biológica, a predação, a competição e o parasitismo têm sido reconhecidos como componentes chaves para o equilíbrio populacional das comunidades (Hengeveld, 1989, Berryman, 2002).

Os três processos interativos mencionados acima são extremamente importantes para diversos grupos de insetos (Hassell, 1978; Kot, 2001), mas particularmente para moscas-varejeiras parecem representar forças significativamente influentes sobre a dinâmica populacional das espécies (Faria *et al.* 1999, 2004, Rosa *et al.* 2004). A presença simultânea das espécies de insetos de diferentes níveis taxonômicos sugere investigações

capazes de avaliar as interações interespecíficas em esfera capaz de ultrapassar os limites bitróficos. As pupas de moscas-varejeiras são susceptíveis ao ataque por parasitóides (Legner, 1977), produzindo no sistema uma dimensão tritrófica se a predação intraguilda for considerada no processo. Pode-se postular, baseado no conhecimento da biologia de insetos necrófagos, que os três tipos de interação, competição, predação intraguilda e parasitismo, são capazes de influenciar significativamente a dinâmica de cada espécie integrante de um sistema constituído por moscas-varejeiras e insetos parasitóides.

Este estudo teve a finalidade de analisar empírica e teoricamente a dinâmica de um sistema tritrófico constituído por predador, presa intraguilda e parasitóide, sob condições experimentais. Com isso, avaliou-se o impacto das conexões entre predador e presa intraguilda, seus recursos alimentares e seus parasitóides em populações de moscas-varejeiras. Os resultados obtidos auxiliam na elucidação de padrões de comportamento dinâmico inerentes de sistemas complexos, como o aqui investigado, com relevância para duas áreas, biologia populacional de artrópodes e controle biológico de pragas.

O estudo foi dividido em cinco capítulos. O capítulo 1 se refere ao levantamento faunístico de parasitóides associados a dípteros califorídeos de três áreas, rural, mata e urbana da região de Botucatu e de suas relações com as espécies hospedeiras no ambiente natural. O capítulo 2 refere-se à análise do comportamento de escolha dos parasitóides por seus hospedeiros. O capítulo 3 descreve como é dada a relação de parasitismo entre quatro espécies parasitóides e cada uma das espécies de dípteros hospedeiros, comparando quantitativamente os padrões de resposta funcional e numérica, bem como o potencial de agente regulador de cada espécie parasitóide. O capítulo 4 diz respeito ao estudo das relações interespecíficas no contexto de cascatas tróficas. O capítulo 5 discute conseqüências de processos ecológicos inerentes da comunidade de dípteros e seus parasitóides, sobre a interação hospedeiro-parasitóide, dentro de um contexto tritrófico. O estudo foi desenvolvido de forma a combinar modelagem ecológica com estimativas demográficas obtidas em laboratório, produzindo simulações computacionais com ênfase na dinâmica de persistência populacional.

Referências Bibliográficas

- BAUMGARTNER, D. L. & GREENBERG, B., 1984. The genus *Chrysomya* (Diptera: Calliphoridae) in the New World. **Journal Medical Entomology** **21**: 105-113.
- BERRYMAN, A. A. 2002. **Population Cycles: The Case for Trophic Interactions**. Oxford University Press. Oxford.
- CARPENTER, S.R.; KITCHELL, J.R.; HODGSON, P.A.; COCHARAN, J.J.; ELSER, D.M. LODGE, D.KRETCHMER.; X. HE. 1987. Regulation of lake primary productivity by food-web structure. **Ecology** **68**: 1873-1876.
- CARVALHO, L. M. L.; THYSSEN, P. J.; LINHARES, A. X. & PALHARES, F. A. B. 2000. A checklist of arthropods associated with pig carrion and human corpses in Southeastern Brazil. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, **95**: 135-138.
- CARVALHO, L. M. L.; THYSSEN, P. J.; GOFF, M. L. & LINHARES, A. X. 2004. Observations on the succession patterns of necrophagous insects on a pig carcass in an urban area of southeastern Brazil. **Aggrwal's Internet Journal of Forensic Medicine and Toxicology**. **5**: 33-39.
- ELTON, C.S. 1958. **Ecology of invasions by animals and plants**. Chapman & Hall, London.
- EHRlich, P.R. 1986. Which animal will invade? Pages 79-95 in: Mooney, G.A. and J.A. Drake (eds.), **Ecology of Biological Invasions of North America and Hawaii, Ecological Studies**. Springer-Verlag: New York.
- FARIA, L.D.B.; ORSI, L.; TRINCA, L.A.; GODOY, W.A.C. 1999. Larval predation by *Chrysomya albiceps* on *Cochliomyia macellaria*, *Chrysomya megacephala* and *Chrysomya putoria*. **Entomologia Experimentalis et Applicata** **90**: 149-155.
- FARIA, L. D. B.; GODOY, W. A. C.; REIS, S. F. .2004. Larval predation on different instars in blowfly populations. **Brazilian Archives of Biology and Technology** **47**: 887-894.
- GREENBERG, B. 1971. **Flies and disease - ecology, classification and biotic association**. Vol. 1. New Jersey: Princeton Univ. Press.
- _____. 1973. **Flies and disease. Biology and disease transmission**. Vol. 1. New Jersey: Princeton Univ. Press.

- HACCOU, P.; VAN ALPHEN, J.J.M. 2008 - Competition and asymmetric wars of attrition in insect parasitoids. In WAJNBERG, E.; BERNSTEIN C.; VAN ALPHEN J.J.M. (Eds), **Behavioral Ecology of Insect Parasitoids: from theoretical approaches to field applications**. Blackwell Publishing, Molder - , 193-211.
- HASSELL, M. P., 1978. **The dynamics of arthropod predator-prey systems**. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.
- HASTING, A., POWELL, T. 1991. Chaos in three-species food chain. **Ecology** **72**:896-903.
- HENGEVELD, R. 1989. **Dynamics of biological invasions**. New York, Chapman & Hall, 160 p.
- HOLT, R. D. 2002. Food webs in space: On the interplay of dynamic instability and spatial processes. **Ecological Research** **17**: 261-273.
- GUIMARÃES, J. H.; PRADO A.P. & LINHARES A.X. 1978. Three newly introduced blowfly species in Southern Brazil (Diptera: Calliphoridae). **Revista Brasileira de Entomologia**. 22, p. 53-60.
- GUIMARÃES, J. H., A. P. PRADO & G. M. BURALLI, 1979. Dispersal and distribution of three newly introduced species of *Chrysomya* Robineau-Desvoidy in Brazil (Diptera, Calliphoridae). **Revista Brasileira de Entomologia**, **23**:245-255.
- KOT, M. 2001. **Elements of mathematical ecology**. Cambridge University Press, UK.
- LEGNER, E. F. 1977. Temperature, humidity and depth of habitat influencing host destruction and fecundity of muscoid fly parasites. **Entomophaga** **22**: 199-206.
- LEVIN, S. A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. **Ecology** **73**:1943-1967.
- LEVIN, S. A. AND PACALA, S. W. 1997. Theories of simplification and scaling of spatially distributed processes. - In: Tilman, D. and Kareiva, P. (eds), **Spatial ecology: the role of space in population dynamics and interspecific interactions**. Princeton Univ. Press, pp. 271-296.
- MACARTHUR, R. H. & E. O. WILSON. 1967. **The theory of island biogeography**. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.

- McCANN, K.; HASTINGS, A.; HUXEL, G.R. 1998. Weak trophic interactions and the balance of nature. **Nature**. **395**: 794-798.
- MAY, R.M. 1971. Stability in multi-species community models. **Math. Biosci** **12**:59-79.
- ___ 1973. **Stability and complexity in model ecopssystems**. Princeton Univ. Press, Princeton.
- MENDES, J.; LINHARES, A.X. 1993. Atratividade por iscas, sazonalidade e desenvolvimento ovariano em várias espécies de Muscidae (Diptera). **Ver. Brás. Entomol** **37**:289-297.
- ORIAN, G.H. 1986. Site characteristics favoring invasion. Pages 133-148 in: Mooney, G.A. and J.A. Drake (Eds.), **Ecology of Biological Invasions of North America and Hawaii, Ecological Studies** **58**. Springer-Verlag: New York.
- PAINE, R.T. 1966. Food web complexity and species diversity. **American Naturalist** **100**: 65-75.
- ___ 1988. Food webs: road maps of interaction or grist for theoretical development? **Ecology** **69**: 1648-1654.
- PIMM, S.L. 1982. **Food webs**. Chapman & Hall, London.
- POLIS, G.A. 1991. Complex desert food webs: an empirical critique of food web theory. **American Naturalist**. **138**:123-155.
- PRADO, A.P. & GUIMARÃES, J.H., 1982. Estado atual de dispersão e distribuição do gênero *Chrysomya* Robineau-Desvoidy na região Neotropical (Diptera: Calliphoridae). **Revista Brasileira de Entomologia** **26**: 225-231.
- PRICE, P.W.C.E.; BOUTON, P.; GROSS, B.A.; McPHERON, J.N.; THOMPSON, WEIS.E. 1980. Interactions among three throphic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. **Annual Review of Ecology and Systematics** **11**: 41-65.
- ROSA, G.S.; CARVALHO, L.R.; GODOY, W.A.C. 2004. Survival rate, body size and food abundance in pure and mixed blowfly cultures. **African Entomology**. **12(1)**:97-105.
- ROSENZWEIG, M.L. 1973. Exploitation in three trophic levels. **American Naturalist** **107**: 275-294.

- ROUGHGARDEN, J.; MAY, R.M.; LEVIN, S.A. 1989. **Perspectives in ecological theory**. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- SHIGESADA, N. & KAWASAKI, K. 1997. **Biological invasions: theory and practice**. Oxford University Press, Oxford.
- VAN ALPHEN, J.J.M.; BERNSTEIN, C. 2008. Information acquisition, Information processing and patch time allocation in insect parasitoids. In: WAJNBERG, E.; BERNSTEIN, C.; J.J.M.; VAN ALPHEN, J.J.M (Editors) **Behavioural Ecology of Insect Parasitoids**, Blackwell Publishing Ltd, Oxford.
- WAJNBERG, E. & HACCOU, P. 2008. Statistical tools for analyzing data on behavioral ecology of insect parasitoids. In: **Behavioural Ecology of Insect Parasitoids - From theoretical approaches to field applications**. WAJNBERG, E.; Bernstein, C ; van Alphen J (eds.) Blackwell Publishing, 402-429.
- WELLS, J. D. & B. GREENBERG, 1992a. Rates of predation by *Chrysomya rufifacies* (Macquart) on *Cochliomyia macellaria* (Fabr.) (Diptera: Calliphoridae) in the laboratory: Effect of predator and prey development. **Pan-Pacific Entomologist** **68**:12-14.
- ___ 1992b. Laboratory interaction between introduced *Chrysomya rufifacies* and native *Cochliomyia macellaria* (Diptera: Calliphoridae). **Environmental Entomology** **21**:640-645.
- ___ 1992c. Interaction between *Chrysomya rufifacies* and *Cochliomyia macellaria* (Diptera: Calliphoridae): the possible consequences of an invasion. **Bulletin of Entomological Research** **82**:133-137.
- WILLIAMSON, M. & FITTER, A. 1996. The varying success of invaders. **Ecology** **77**: 1661-1666.
- WOLLKIND, D.J. 1976. Exploitation in three trophic levels: an extension allowing intraspecific carnivore interaction. **American Naturalist** **110**: 431-447.

**Levantamento da fauna de parasitóides associada a moscas varejeiras em Botucatu,
São Paulo, Brasil**

Resumo

Foi realizado um levantamento da fauna de parasitóides associados a dípteros califorídeos em três áreas, rural, urbana e silvestre na região do município de Botucatu, Estado de São Paulo, durante dois anos (2005-2007). Para o levantamento das espécies parasitóides, larvas e pupas de cinco espécies de moscas varejeiras foram oferecidas como hospedeiras: *Chrysomya albiceps*, *C. megacephala*, *C. putoria*, *Cochliomya macellaria* e *Lucilia sericata*. Foram encontradas nove espécies de parasitóides, sendo oito representantes da superfamília Chalcidoidea *Nasonia vitripennis*, *Pachycrepoideus vindemiae*, *Tachinaephagus zealandicus*, *Spalangia endius*, *Eurytoma* sp, *Spalangia dozieri* e duas espécies de *Tachinobia*. Foi encontrada também espécie da família Diapriidae (Proctotrupoidea). De maneira geral, as espécies parasitóides foram mais abundantes durante o inverno e primavera, períodos correspondentes à baixa temperatura, umidade e precipitação. Entretanto, a frequência geral de parasitismo se mostrou somente sobre influencia negativa da umidade, ou seja, quando a umidade foi baixa, foram encontradas maiores frequências de parasitóides. *Chrysomya albiceps*, *L. sericata* e *C. putoria* foram as espécies hospedeiras mais parasitadas. A maior ocorrência de parasitóides se deu na área rural e as espécies parasitóides mais abundantes foram *N. vitripennis*, *P. vindemiae* e *T. zealandicus*.

Palavras chave: dinâmica de ocupação de sítios oviposicionais, parasitismo, atratividade de hospedeiros á parasitóides, moscas varejeiras.

Abstract

A survey of the parasitoid fauna associated with blowflies was carried out in one rural, one urban, and one wild area of the municipality of Botucatu, State of São Paulo, Brazil, over two years (2005-2007). For the survey, larvae and pupae of five blowfly species, *Chrysomya albiceps*, *C. megacephala*, *C. putoria*, *Cochliomya macellaria*, and *Lucilia sericata* were offered as hosts in traps. The following species of Chalcidoidea were found: *Nasonia vitripennis*, *Pachycrepoideus vindemiae*, *Tachinaephagus zealandicus*, *Spalangia endius*, *Spalangia dozieri*, two species of *Tachinobia* and *Eurytoma* sp. Also was found a species of Diapriidae (Proctotrupeoidea). In general, parasitoid species were more abundant during winter and spring, periods with low temperature, humidity, and rainfall. The general parasitism frequency was influenced only by the humidity, i.e., when humidity was low, the parasitoid occurrence was high. *Chrysomya albiceps*, *L. sericata*, and *C. putoria* were the most parasitized species. The highest parasitoid occurrence was in the rural area, and the most abundant species were *N. vitripennis*, *P. vindemiae*, and *T. zealandicus*.

Levantamento da fauna de parasitóides associada a moscas varejeiras em Botucatu, São Paulo, Brasil

Introdução

Conhecer a diversidade de insetos tropicais, bem como aspectos bio-ecológicos importantes para a sua persistência é um dos maiores desafios que estudiosos enfrentam na atualidade (Strong, Lawton & Southwood, 1984; La Salle & Gauld, 1993). Além do conhecimento das espécies presentes nos biomas terrestres é também tarefa desafiadora entender a maneira como as espécies se relacionam e como estão estruturadas no nível de comunidades, gerando a biodiversidade (Godfray, Lewis & Memmott, 1999). As relações tróficas estabelecidas entre os animais, sobretudo em insetos, é certamente um dos principais fatores capazes de influenciar a diversidade animal. Entretanto, a presença simultânea de espécies de diferentes níveis taxonômicos compondo cadeias tróficas, apresenta alto grau de complexidade, dificultando o pleno conhecimento da biologia funcional do sistema (Paine, 1988; Polis, 1991).

A ordem Diptera seguramente está entre os grupos taxonômicos com maior diversidade e abundância na Classe Insecta (Borror & DeLong, 1988). Dentre as famílias pertencentes à Ordem Diptera, as moscas-varejeiras são notoriamente destacadas por sua habilidade de adaptação a novas áreas em processos de invasão biológica e colonização (Baumgartner & Greenberg, 1984). A invasão e recente sucesso de colonização dos dípteros califorídeos do gênero *Chrysomya* no Brasil, fez com que a comunidade nativa de dípteros fosse acometida por processos interativos com estas espécies (Prado & Guimarães, 1982; Reis *et al.*, 1999; Faria *et al.* 1999; Rosa *et al.*, 2004). A invasão biológica ocorrida parece ter criado condições para que interações biológicas entre as espécies de moscas exóticas e nativas, emergissem com a força já constatada nos continentes em que se deu a introdução (Wells & Greenberg, 1992a, b, c; Faria *et al.*, 1999; Rosa *et al.*, 2004).

Além disso, a fauna local de parasitóides teve após a invasão biológica, acesso à nova diversidade de hospedeiros, potencializando assim o uso de novos recursos para a sua sustentação e expansão, com provável reflexo sobre o crescimento e a dinâmica

populacional das espécies. Dessa maneira, tanto a diversidade como a abundância de espécies pertencentes à comunidade de dípteros necrófagos estão sujeitas a alterações, de acordo com a presença das espécies que se relacionam na cadeia trófica.

Insetos parasitóides estão entre os mais abundantes animais, compreendendo cerca de 10% de todas as espécies e ocorrendo em diferentes grupos de insetos, particularmente nas ordens Diptera e Hymenoptera (Hassel, 1978). O termo parasitóide surgiu há menos de 100 anos atrás e somente há três décadas tem sido sistematicamente aceito pelos cientistas.

Estudos mostram que parasitóides himenópteros possuem importante papel na redução da densidade média de seus hospedeiros dípteros, causando irreparável mortalidade, com predominância de ataque no estágio pupal do hospedeiro (Wylie, 1967; Rutz & Axtell, 1980; Smith & Rutz, 1991). Entretanto, a maioria do que se conhece hoje sobre biologia populacional de parasitóides diz respeito ao comportamento de parasitóides em laboratório (Godfray, 1994; Quicke, 1997). Estudos de comportamento em parasitóides no campo são raros, principalmente envolvendo mecanismos de procura e localização de hospedeiros (Waage, 1983; Thompson, 1986; Casas, 1989; Eilers *et al.*, 1998). Em comunidades de dípteros necrófagos, a escolha por determinada espécie hospedeira pode fazer com que a população seja reduzida frente às demais, alterando relações interespecíficas, estrutura e diversidade em determinados ambientes.

O presente estudo teve como objetivo conhecer a fauna de parasitóides associados às espécies exóticas de moscas varejeiras *Chrysomya albiceps*, *C. putoria*, *C. megacephala*, e às espécies nativas *C. macellaria* e *L. sericata*, para três áreas: rural, silvestre e urbana, no município de Botucatu, Estado de São Paulo. A diversidade e abundância de espécies parasitóides foram observadas através da emergência de parasitóides de pupas das cinco espécies de dípteros califorídeos, visando evidenciar se houve diferenças quantitativas e qualitativas na composição faunística de parasitóides, considerando espécies hospedeiras nativas e exóticas, tipo de ambiente e período do ano.

Materiais e métodos

O levantamento da fauna de parasitóides associados aos dípteros califorídeos de três áreas: urbana, rural e silvestre da região de Botucatu foi realizado entre o período de abril de 2005 a abril de 2007. Para o levantamento das espécies parasitóides, foram expostas em armadilhas de captura, larvas em fase pré-pupal de cinco espécies de califorídeos mais abundantes no município de estudo: *Lucilia sericata*, *Chrysomya megacephala*, *Chrysomya albiceps*, *Chrysomya putoria* e *Cochiliomya macellaria*.

As armadilhas da área urbana foram colocadas no Campus da UNESP, em área próxima ao Hospital Veterinário, Jardim Botânico e Faculdade de Medicina, onde o fluxo de pessoas é contínuo. As armadilhas da área rural foram colocadas junto à criação de ovinos, na Fazenda Experimental da UNESP, localizada próxima ao Campus Lageado, no município de Botucatu. A área silvestre é caracterizada por floresta estacional semi-decidual, também próxima à Fazenda Experimental da UNESP, Campus Lageado. As armadilhas foram penduradas em árvores e outros objetos, permanecendo a aproximadamente 1,5 metros de altura do chão. Dados meteorológicos correspondentes ao período de estudo foram fornecidos pelo Departamento de Ciências Ambientais da Faculdade de Ciências Agrônômicas, UNESP, Campus Lageado, Botucatu.

Metodologia para coleta dos espécimes

a) Moscas-varejeiras

As populações experimentais de *C. albiceps*, *C. megacephala*, *C. putoria*, *C. macellaria* e *L. sericata* foram obtidas a partir de exemplares coletados nas proximidades do Departamento de Parasitologia do Instituto de Biociências e na área silvestre da Fazenda Experimental do Lageado, UNESP. Foram utilizadas carcaças de roedores em decomposição como substrato atrativo durante as coletas. Os exemplares coletados foram anestesiados com baixa temperatura, identificados segundo a espécie e colocados em gaiolas com armação de madeira e tela de “nylon” (30x30x30 cm), formando assim as populações em laboratório. As populações experimentais receberam água e açúcar *ad*

libitum e foram mantidas em sala com temperatura a $25 \pm 1^\circ\text{C}$, fotoperíodo de 12 horas e umidade relativa de 70%. Às fêmeas adultas foi fornecido fígado bovino como fonte protéica suplementar, por serem espécies anautógenas (Linhares, 1988). As posturas foram obtidas e separadas por espécie em frascos contendo carne bovina moída, suficiente para o crescimento natural das populações. As larvas foram mantidas em câmara climática nas condições já citadas anteriormente.

b) *Parasitóides*

Em cada área de estudo foram colocados recipientes plásticos (20 cm de altura por 15 cm de diâmetro) contendo larvas criadas em laboratório até o último instar, carne putrefata da quais as larvas de moscas foram criadas e pó de serra para possibilitar a pupação (Carvalho *et al*, 2003, 2004). Para cada área havia três recipientes de cada espécie de mosca hospedeira, totalizando 15 recipientes por área. Um total de 2700 indivíduos de cada espécie hospedeira foi oferecido mensalmente.

Os recipientes permaneceram nas áreas por sete dias. Este período foi suficiente para as larvas contidas nos recipientes passarem ao estágio de pupa. Dessa forma foi dada aos parasitóides a chance de entrarem em contato com larvas e pupas de moscas varejeiras hospedeiras, visando conhecer parasitóides de moscas na fase larval e de pupa. Findado este período, o conteúdo dos recipientes foi peneirado e as pupas levadas para o Laboratório de Ecologia Populacional, no Departamento de Parasitologia UNESP - Campus de Botucatu, e colocadas individualmente em cápsulas de gelatina (número 00) para a obtenção de moscas e/ou parasitóides (Carvalho *et al*, 2003). As cápsulas sem emergência de moscas permaneceram em câmaras climáticas por aproximadamente 35 dias a fim de assegurar que realmente as pupas não eram viáveis (Carvalho *et al*, 2003).

Mesmo sabendo que parasitóides podem usar seus hospedeiros não somente para fins de reprodução, mas também para alimentação, foi considerado neste estudo como parasitismo somente o uso de hospedeiros (larvas e pupas) para fins reprodutivos, o qual foi registrado pela contagem de pupas das quais eclodiram os parasitóides. Os exemplares de parasitóides coletados foram identificados com auxílio do Dr. Gary A. P. Gibson do Canadian National Collection of Insects (CNC) – Agriculture and Agri-Food Canada. O

material testemunho foi depositado no Laboratório de Ecologia Populacional, Departamento de Parasitologia - UNESP - Botucatu.

Análise estatística

As taxas de parasitismo sobre as cinco espécies hospedeiras foram analisadas através de Modelos Lineares Generalizados (GLM), usando a regressão binomial negativa (função link = log), com auxílio do software estatístico R (R version 2.8.1, 2008). A distribuição binomial negativa foi empregada em razão dos dados não seguirem a distribuição normal, exibindo distribuição agregada em função da presença de diversas unidades amostrais vazias. Foram analisadas as influências das variáveis: área, estação do ano, fatores climáticos (temperatura, umidade relativa do ar, precipitação), espécie hospedeira, número de pupas das espécies hospedeiras disponíveis ao ataque de parasitóides e número de pupas parasitadas por outras espécies parasitóides, sobre as taxas de parasitismo encontradas durante o período de coletas (2005-2007). Diferenças na taxa de parasitismo entre as diferentes variáveis foram detectadas por análise de máxima verossimilhança. As interações e as variáveis não significativas foram excluídas.

Análises para cada espécie parasitóide foram feitas levando em consideração características da relação de cada uma com o ambiente, seus hospedeiros e demais espécies parasitóides. O número de larvas de cada espécie hospedeira oferecida durante a amostragem de parasitóides sobreviventes até o estágio de pupa foi mensurado pela contagem do número de pupas fechadas (parasitadas ou não) e moscas no final de cada triagem das coletas, as quais corresponderam ao número de pupas que as espécies parasitóides tinham disponíveis.

As abundâncias das espécies parasitóides diferiram nas pupas hospedeiras (Tab.1, Fig.1), razão pela qual, para cada espécie foram usadas diferentes variáveis para estudar o parasitismo (taxa de oviposição), facilitando o entendimento e os ajustes dos modelos estáticos empregados.

Resultados

Nove espécies parasitóides foram encontradas nas três áreas, durante o período de abril de 2005 a abril de 2007: *Nasonia vitripennis* (Walker), *Pachycrepoideus vindemiae* (Rondani), *Spalangia endius* (Walker) e *Spalangia dozieri* (Burks), pertencentes à família Pteromalidae; *Eurytoma* sp, pertencente à família Eurytomidae; espécie da família Diapriidae, *Tachinaephagus zealandicus* (Ashmead) representante da família Encyrtidae e *Tachinobia* sp1, *Tachinobia* sp2 da família Eulophidae (Tab.1, Ap.1). Dentre estas espécies, somente *T. zealandicus* é parasitóide de dípteros califorídeos no estágio larval.

Do total de 324.000 larvas de califorídeos oferecidas nos dois anos de estudo, foram recuperadas 208.802 (64,4%) pupas. Houve no total, a eclosão de espécies parasitóides em 18.986 (9,1%) dentre as pupas recuperadas. Espécies do gênero *Chrysomya* foram as hospedeiras que apresentaram maiores taxas de sobrevivência larval, expressa pela contagem de pupas (parasitadas ou não) e moscas adultas no final das triagens. Dessa maneira, o número de pupas e adultos refletiu a quantidade de indivíduos hospedeiros que as espécies parasitóides tiveram acesso. *Chrysomya putoria* representou 23,2% do total de hospedeiros disponíveis aos parasitóides. Em seguida, *C. albiceps* com 22,4% e *C. megacephala* com 22,1%. Os percentuais de *L. sericata* e *C. macellaria* representam respectivamente 16,8% e 15,6% do total de hospedeiros disponíveis aos insetos parasitóides. A análise da variação da frequência de parasitóides em pupas levou em consideração o número de pupas parasitadas por cada espécie de parasitóide. Embora muitas vezes mais de uma espécie tenha emergido de uma mesma pupa, estas associações não foram consideradas neste capítulo.

As espécies parasitóides mais frequentes durante os dois anos de estudo nas cinco espécies hospedeiras foram *N. vitripennis* (41,6%), *P. vindemiae* (28,1%) e *T. zealandicus* (16,9%). A frequência de *S. endius* (1,7%), *Eurytoma* sp (4,4%), espécie da família Diapriidae (2%) e *Tachinobia* sp1 (5,2%) nos hospedeiros foi baixa. A espécie *Tachinobia* sp2 foi encontrada somente no segundo ano de pesquisa em pupas de *L. sericata* e *C. albiceps*, representando apenas 0,02% do total de pupas com eclosão de parasitóides. *Spalangia dozieri* foi encontrada somente em pupas de *L. sericata*, *C. albiceps* e *C. putoria*, representando somente 0,1% das pupas parasitadas (Tab.1).

As taxas de parasitismo destas duas últimas espécies não foram analisadas separadamente como as demais, devido à baixa taxa de encontro durante o levantamento faunístico. *Chrysomya albiceps*, *L. sericata* e *C. putoria* foram as espécies hospedeiras mais parasitadas, com respectivamente 29,4%, 24,7% e 22,1% do total das pupas recuperadas com eclosão de parasitóides. A porcentagem de eclosão de parasitóides em pupas de *C. megacephala* foi 13,8% e de *C. macellaria* foram 10 %. As variáveis atuaram de maneira conjunta sobre as taxas de parasitismo, sendo significativas as interações entre elas. Dessa maneira, foi constatado que o número de pupas parasitadas variou em função das interações entre área × estação ($p < 0,05$, $gl = 16$), área × espécie hospedeira ($p < 0,05$, $gl = 8$), estação × espécie hospedeira ($p < 0,05$, $gl = 32$) e estação × número de pupas disponíveis ($p < 0,05$, $gl = 8$).

A área rural foi o local onde foi encontrado maior número de pupas com emergência de parasitóides, correspondendo a 58,8% do total das pupas parasitadas. Na área silvestre a eclosão total de parasitóides correspondeu a 15,3% e a área urbana 25,8%. A variação do número de pupas parasitadas entre as áreas e estações apresentou conseqüências para a variação das taxas de parasitismo nas três áreas, na maioria das estações (Fig.2). Os períodos correspondentes ao inverno e primavera exibiram maiores taxas de eclosão de parasitóides em cada ano de estudo e as menores taxas se deram no verão (Fig.2).

A taxa de parasitismo sobre as cinco espécies hospedeiras também variou entre as áreas (Fig.3). As taxas de parasitismo sobre *L. sericata* nas áreas rural, silvestre e urbana foram respectivamente 17%, 63,7% e 16%. Não houve diferença significativa entre as taxas de parasitismo entre as áreas silvestre e urbana e rural e urbana (Fig.3). A taxa de parasitismo em pupas de *C. albiceps* mostrou diferença significativa entre áreas (Fig.3). A maior taxa de parasitismo ocorreu na área urbana (15,5%), mas não houve diferença significativa na comparação da área urbana com as áreas rural (14,2%) e silvestre (0,5%) (Fig.3).

A taxa de parasitismo sobre *C. megacephala* não mostrou diferença significativa entre as três áreas, rural (27,6%), silvestre (15,1%) e urbana (40,1%). Para *C. putoria* não houve diferença significativa entre as taxas de oviposição das áreas silvestre (11,5%) e urbana (17,1%). A área rural (29,6%) foi a área com maior taxa de parasitismo sobre pupas

desta espécie hospedeira (Fig.3). As taxas de parasitismo sobre *C. macellaria* nas áreas rural (11,5%) e silvestre (5%) não foram estatisticamente diferentes. A taxa de parasitismo sobre esta espécie hospedeira na área urbana (11,2%) também não diferiu da taxa da área silvestre (Fig.3).

Foi observada a variação no número de pupas disponíveis no decorrer das estações do ano (Fig.4). A variação do número total de pupas entre as estações foi reflexo da variação do número de pupas de cada espécie hospedeira disponível. A variação da quantidade de pupas hospedeiras (tamanho do agregado de hospedeiros) também influenciou a escolha dos parasitóides para o parasitismo cada espécie de díptero (Fig.5).

A análise estatística mostrou que somente o efeito da umidade relativa do ar exerceu influencia significativa e negativa sobre o parasitismo (Tab. 2). Os períodos correspondentes ao verão, caracterizados por altas temperaturas, umidade e precipitação corresponderam aos períodos com menores taxas de eclosão de parasitóides (Fig.6). Todas as espécies parasitóides, com exceção de *Tachinobia* sp2 e *S. dozieri*, foram encontradas nas três áreas de estudo. *Tachinobia* sp2 não foi observada na área urbana e *S. dozieri* foi encontrada somente na área rural (Tab.1). A seguir são apresentados os resultados das análises individuais, exceto para *Tachinobia* sp2 e *S. dozieri*:

Nasonia vitripennis

A taxa de parasitismo de *N. vitripennis* sobre hospedeiros se mostrou sob influencia das interações entre as variáveis: área × estação ($p < 0,001$; gl = 16), área × número de pupas disponíveis ($p < 0,05$; gl = 2) e espécie hospedeira × número de pupas disponíveis ($p < 0,05$, gl = 4). A análise de máxima verossimilhança mostrou que a taxa de parasitismo de *N. vitripennis* diferiu significativamente entre as áreas de estudo, dentro de cada estação (Fig. 7). Não foi observada a presença de *N. vitripennis* em pupas durante os meses correspondentes ao outono de 2005 e outono de 2007. No verão de 2007 apenas houve a ocorrência de 2 pupas parasitadas por *N. vitripennis* (Fig.7). O número de pupas de califorídeos das quais eclodiram *N. vitripennis* foi maior entre os períodos correspondentes ao inverno e a primavera (Fig.7).

O número de pupas parasitadas por *N. vitripennis* não ultrapassou 5% do total das pupas disponíveis nas três áreas de estudo (Fig.8). As taxas de oviposição diferiram devido à variação do número de pupas disponíveis em cada área. Foi observada maior taxa de parasitismo na área rural, comparado às demais áreas. O parasitismo foi menos intenso nas áreas silvestre e urbana, não diferindo entre si (Fig. 8).

A taxa de parasitismo de *N. vitripennis* mostrou diferença significativa sobre cada espécie hospedeira devido à variação da quantidade de pupas disponíveis de cada uma delas (Fig. 9). Pupas das espécies do gênero *Chrysomya* foram as mais abundantes durante o estudo, entretanto, as maiores taxas de parasitismo por fêmeas de *N. vitripennis* não coincidiram exatamente com o maior número de hospedeiros disponíveis. As maiores taxas de parasitismo encontradas se deram sobre pupas de *L. sericata* e *C. albiceps*, que apresentaram diferença significativa entre elas e entre as demais (Fig.9). Não houve diferença significativa entre as espécies hospedeiras com menores taxas de parasitismo (Fig.9).

A influência da presença de outras espécies parasitóides sobre as taxas de parasitismo de *N. vitripennis* nas espécies hospedeiras também foi analisada. Houve interação entre as variáveis: espécie hospedeira × número de pupas disponíveis, número de pupas disponíveis × número de pupas parasitadas por outras espécies parasitóides ($p < 0,001$; $gl = 1$) e espécie hospedeira × número de pupas parasitadas por outras espécies parasitóides ($p < 0,001$; $gl = 4$).

A interação entre o número de pupas disponíveis e pupas parasitadas por outras espécies de parasitóides mostrou efeito negativo sobre a atividade de oviposição de *N. vitripennis* (Tab.3). O número de pupas das espécies hospedeiras com presença de outras espécies parasitóides variou e conseqüentemente fez com que as taxas de oviposição em pupas por *N. vitripennis* fossem diferentes entre as espécies de califorídeos estudadas (Fig.10). Foi observado maior sucesso reprodutivo de *N. vitripennis*, comparado as demais espécies parasitóides, em hospedeiros com menor taxa de oviposição por outras espécies parasitóides, ou seja, em pupas de *C. putoria*, *C. macellaria* e *C. megacephala* respectivamente (Fig.10). Não houve diferença significativa entre o parasitismo destes hospedeiros (Fig.10). As taxas de oviposição de *N. vitripennis* sobre as cinco pupas de espécies hospedeiras foram altas comparadas ao conjunto da eclosão das demais espécies

parasitóides, variando de 35% a quase 50% do total de pupas parasitadas por hospedeiros (Fig.10).

Pachycrepoideus vindemiae

As interações área × estação ($p < 0,05$; $gl = 16$) e estação × número de pupas disponíveis ($p < 0,05$; $gl = 8$) exerceram influencia sobre as taxas de parasitismo de *P. vindemiae* durante o período de estudo (2005-2007). As taxas de parasitismo de fêmeas de *P. vindemiae* também estiveram sob influencia das interações estação × número de pupas com oviposição de outras espécies ($p < 0,05$, $gl = 8$) e espécie hospedeira × número de pupas com oviposição de outras espécies ($p < 0,05$, $gl = 4$).

As taxas de parasitismo de *P. vindemiae* entre as áreas de estudo diferiram significativamente no outono de 2005 e no outono e primavera de 2006 (Fig.11). A área rural foi o local com maior número de pupas com eclosão da espécie, correspondendo a 71,8% do total das pupas com emergência de *P. vindemiae*. O percentual de pupas da área silvestre foi 14,7% e da área urbana 13,4% do total de pupas parasitadas pela espécie.

A variação do número de pupas disponíveis aos parasitóides nas estações resultou, conseqüentemente, na variação das taxas de oviposição. As maiores taxas de parasitismo em cada ano de coleta corresponderam ao inverno e a primavera. Já as menores taxas se deram no verão, nos dois anos de estudo (Fig.12). A presença de pupas com oviposição por outras espécies parasitóides dentre as cinco espécies hospedeiras também contribuiu para a variação das taxas de parasitismo de *P. vindemiae* (Fig.13), indicando que a escolha da oviposição em hospedeiros foi influenciada pela presença das demais espécies parasitóides nos sítios de oviposição.

Maior sucesso reprodutivo das fêmeas de *P. vindemiae*, comparadas as demais espécies parasitóides, se deu em pupas de *C. putoria*, *C. macellaria* e *C. megacephala*, entre as quais não houve diferença significativa (Fig.13). *Lucilia sericata* e *C. albiceps* foram as espécies mais parasitadas de maneira geral, sendo nestas hospedeiras constatado menor sucesso reprodutivo de *P. vindemiae* (Fig.13). As taxas de parasitismo das demais espécies parasitóides sobre as espécies hospedeiras também variaram ao longo das estações.

Esta variação também fez com que as taxas de parasitismo de *P. vindemiae* diferissem entre as estações (Fig.14).

Tachinaephagus zealandicus

Por esta espécie ser parasitóide de califorídeos no estágio larval, não foram consideradas para a análise as variáveis: disponibilidade de pupas susceptíveis e presença de outras espécies parasitóides competindo pelo mesmo sítio de oviposição, pois todas as demais espécies são parasitóides de pupa, utilizando-se dos indivíduos hospedeiros num período posterior à oviposição por *T. zealandicus*.

A interação área × estação × espécie hospedeira ($p < 0,05$, $gl=96$) foi significativamente influente sobre o parasitismo de *T. zealandicus*, ou seja, a taxa de parasitismo desta espécie nas três áreas de estudo variou com a espécie hospedeira, ao longo das estações (Fig.15). A área urbana foi a área onde houve maior número de pupas com eclosão de *T. zealandicus*, onde foram encontradas 58,5 % das pupas parasitadas. Na área silvestre foram encontradas 20% e na rural 21,5% das pupas com eclosão de *T. zealandicus*. *Lucilia sericata* e *C. albiceps* foram as espécies hospedeiras com maior número de pupas parasitadas, representando 49,7% e 22,6% respectivamente das pupas hospedeiras com emergência de *T. zealandicus* (Fig.1). A quantidade de pupas de *C. megacephala*, *C. macellaria* e *C. putoria* parasitadas foram 14,8%, 7,4% e 5,4% respectivamente (Fig.15).

Spalangia endius

Spalangia endius foi pouco freqüente em pupas hospedeiras durante as coletas, representando apenas 1,7% das espécies parasitóides presentes nos hospedeiros oferecidos. A área rural foi o local onde houve maior eclosão de *S. endius*, sendo encontradas 64% das pupas parasitadas pela espécie. O percentual de pupas parasitadas por *S. endius* na área silvestre foi 7,1% e na área urbana 28,9%. *Lucilia sericata* foi a hospedeira com maiores taxas de parasitismo, representando 44,9% do total de pupas parasitadas pela espécie

(Fig.1). As taxas de parasitismo sobre *C. putoria*, *C. albiceps*, *C. macellaria* e *C. megacephala* foram respectivamente 25%, 14%, 14% e 2,1%.

Devido à baixa frequência em pupas durante as coletas, foi considerado o parasitismo total em cada área para a análise da frequência de parasitismo de *S. endius*, ou seja, não foi considerada a variável espécie hospedeira.

A interação área × estação ($p < 0,05$, $gl = 16$) apresentou efeito significativo sobre o parasitismo de fêmeas de *S. endius*, ou seja, a oviposição por fêmeas de *S. endius* durante o período de estudo esteve sob efeito somente da variação das estações em cada área. Entretanto, não houve diferença significativa entre as taxas de oviposição ocorridas em cada uma das áreas, dentro de cada estação (Fig.16). *Spalangia endius* não esteve presente em pupas oferecidas durante o inverno e outono de 2005 (Fig.16). A taxa de parasitismo de *S. endius* em relação às demais espécies parasitóides correspondeu a 0,3% na área rural, 0,03% na área silvestre e 0,14% na área urbana.

Eurytoma sp

A frequência de *Eurytoma* sp nas pupas hospedeiras de califorídeos oferecidos durante o período de coleta foi baixa, representando 4,4% do total de pupas com emergência de parasitóides. A área rural foi o local de maior ocorrência de pupas com emergência da espécie, correspondendo a 61,5% do total, seguida pela área urbana com 36,7% . A área silvestre foi o local de menor ocorrência da espécie, com apenas 1,8% do total de pupas parasitadas durante o período de coleta. A espécie hospedeira mais utilizada como sítio de oviposição por fêmeas de *Eurytoma* sp foi *C. albiceps*, representando 56,3% das pupas com eclosão do parasitóide (Fig.1). *Chrysomya putoria*, *C. macellaria*, *L. sericata* e *C. megacephala* apresentaram respectivamente 23,8%, 12,2%, 5,4% e 2,3% do total de pupas parasitadas pela espécie parasitóide.

Devido à baixa frequência desta espécie parasitóide, o parasitismo sobre as cinco espécies hospedeiras foi considerado em conjunto. Dessa maneira, a variável espécie hospedeira não foi considerada na análise.

A análise mostrou significância somente para as interações área × estação ($p < 0,05$, $gl = 16$), e área × número de pupas disponíveis ($p < 0,05$, $gl = 2$) sobre a taxa de oviposição

de fêmeas de *Eurytoma* sp. O parasitismo desta espécie variou entre as áreas e dentro de cada estação (Fig. 17). Considerando a oviposição das três áreas, a espécie somente não esteve presente no período de estudo no outono de 2005 (Fig.17).

A presença de *Eurytoma* sp nas pupas hospedeiras foi diferente entre as áreas, devido à variação na quantidade de pupas disponíveis (Fig.18). As taxas de parasitismo na área silvestre e rural não diferiram entre si, entretanto, o parasitismo das duas áreas diferiu do parasitismo da área urbana (Fig.18).

Diapriidae

A espécie da família Diapriidae foi também pouco abundante em pupas hospedeiras, representando apenas 2% do parasitismo total durante o período de estudo. Pupas parasitadas por estes parasitóides foram mais frequentemente encontradas na área urbana (59,6%), comparadas às áreas silvestre (18,7%) e rural (21,7%). As espécies hospedeiras com maiores taxas de parasitismo foram *C. putoria*, *C. albiceps* e *L. sericata*, com respectivamente 37,9%, 26,3% e 24,5% do percentual total de pupas parasitadas. *Chrysomya megacephala* apresentou 8,1% de suas pupas parasitadas e *C. macellaria* apenas 3,3% (Fig.1).

A variável espécie hospedeira não foi considerada devido à baixa frequência de parasitismo sobre cada espécie de díptero califorídeo estudado. Somente a variável estação apresentou efeito significativo sobre a taxa de oviposição da espécie, ou seja, o parasitismo de indivíduos da família Diapriidae não esteve sob influencia das características de cada área de estudo, do número de pupas disponíveis e da presença de outras espécies parasitóides competindo pelo mesmo sítio de oviposição.

A abundância de pupas com eclosão de Diapriidae foi maior no outono de 2007 e menor no verão de 2006 (Fig. 19). Houve diferença significativa das taxas de oviposição somente entre estas duas estações (Fig.19). Não houve eclosão da espécie durante o outono e inverno do primeiro ano de estudo (Fig.19).

Tachinobia sp1

Parasitóides da espécie *Tachnobia* sp1 foram pouco freqüentes em pupas de califorídeos durante o período de coleta, representando apenas 5,2% do total das pupas parasitadas. Diferentemente das demais espécies parasitóides, esta espécie se mostrou mais freqüente na área silvestre, onde foram encontradas 92,4% do total das pupas com emergência deste parasitóide. Nesta área, as demais espécies sempre se apresentaram em menor freqüência, comparada às demais localidades do estudo. As áreas rural e urbana apresentaram somente 2,8% e 4,8% do total de pupas parasitadas por esta espécie, respectivamente. A espécie hospedeira mais parasitada foi *L. sericata*, com 85,1% das pupas parasitadas por *Tachinobia* sp1 (Fig.1).

Devido à baixa freqüência em pupas dos dípteros hospedeiros oferecidos, para as análises da freqüência de parasitismo a variável espécie hospedeira não foi considerada, mas sim o parasitismo total em cada área. Dentre as variáveis consideradas, somente as interações área × estação ($P < 0,05$, $gl = 16$) e área × pupas parasitadas por outros parasitóides ($P < 0,05$, $gl = 3$) foram significativas.

A análise de máxima verossimilhança indicou diferença nas taxas de oviposição de *Tachinobia* sp1 entre algumas estações (Fig.20). Embora em baixa freqüência, a espécie esteve presente durante todo período de estudo (Fig.20). Esta espécie foi influenciada pela fauna de parasitóides presentes durante a escolha de hospedeiros para oviposição. Interessante notar que as maiores taxas de oviposição da espécie em questão se deram na área silvestre, local onde a presença de outras espécies foi mais baixa (Fig.21). Não houve diferença significativa para as taxas de parasitismo entre as áreas rural e urbana (Fig.21).

Discussão

Os resultados mostram que o parasitismo de maneira geral foi dependente de vários fatores. Muitos fatores bióticos e abióticos atuaram sobre a atividade de reprodução dos parasitóides. Entre os fatores abióticos destacou-se a umidade relativa do ar, que atuou na atividade reprodutiva dos parasitóides. Entre os fatores bióticos destacaram-se: (1) variação

na taxa de sobrevivência de larvas das espécies hospedeiras (2) sobrevivência da população de parasitóides e (3) presença de predadores das espécies hospedeiras. A ação dos fatores bióticos se refletiu na disponibilidade de indivíduos de cada espécie hospedeira presente em cada área de estudo ao longo do tempo e através do número de parasitóides emergentes destas pupas.

A variação da sobrevivência de larvas hospedeiras refletiu o número de larvas dos dípteros que se adaptaram de maneira diferente às condições ambientais as quais foram expostas, fazendo com que houvesse diferenças no número de pupas susceptíveis a cada parasitóide e conseqüentemente diferentes tamanhos de agregados de hospedeiros. A sobrevivência de parasitóides tem como conseqüência o aumento da quantidade de fêmeas parasitóides competindo por sítios de oviposição no período de coleta. A presença de outros predadores, principalmente formigas, pode ter afetado as taxas de parasitismo, contribuindo para a redução de pupas disponíveis e eliminação de pupas já parasitadas.

Com exceção de *Tachinobia* sp2 e *S. dozieri*, todas as outras espécies parasitóides foram encontradas nas três localidades de estudo, sendo as diferenças constatadas somente com respeito à abundância de pupas parasitadas. Isto mostra quão generalistas estas espécies parasitóides de dípteros podem ser na escolha seus hospedeiros.

A área rural foi o local com a maior abundância de pupas utilizadas como sítio de oviposição, seguida pela área urbana. A área silvestre apresentou menor abundância de pupas parasitadas. Os resultados sugerem que a área rural foi o local onde as fêmeas parasitóides estiveram sob maior efeito da competição por hospedeiros, refletindo em menor sucesso reprodutivo para as espécies. As taxas de oviposição para todas as espécies se mostraram influenciadas pelas variações entre as áreas e estações. Os principais fatores responsáveis por esta variação podem ter sido os fatores climáticos, que atuaram de forma indireta sobre estas variáveis. Os resultados mostraram quão importantes são as variações climáticas no decorrer das estações para a reprodução dos parasitóides de maneira geral, sendo observado que as maiores taxas de reprodução das espécies foram associadas aos períodos de baixa umidade relativa do ar, temperatura e precipitação. As espécies hospedeiras mais parasitadas foram *L. sericata*, *C. albiceps* e *C. putoria* respectivamente. Dentre as cinco espécies de dípteros hospedeiros estudadas, somente *L. sericata* sofreu menor taxa de ataque na área rural, diferindo das demais espécies hospedeiras.

Nasonia vitripennis (Walker), ectoparasitóide gregário, conhecido por parasitar pupas de dípteros ciclorrafos (Whiting, 1967), foi a espécie parasitóide mais abundante entre as espécies coletadas durante o período de estudo, principalmente na área rural. Entretanto, nos períodos correspondentes ao verão e outono, a frequência desta espécie em pupas recuperadas foi praticamente nula.

Os resultados também mostraram que a escolha por hospedeiros para oviposição foi influenciada pelo balanço entre pupas disponíveis e pupas parasitadas por outras espécies em cada sítio de hospedeiros. Foi observado maior sucesso reprodutivo de *N. vitripennis* frente às demais espécies parasitóides em pupas de hospedeiros menos parasitados, ou seja, em *C. putoria*, *C. megacephala* e *C. macellaria*. Nestas espécies hospedeiras o número de indivíduos de *N. vitripennis* foi maior comparado às demais espécies, sugerindo a ocorrência de alta taxa de competição por sítio de oviposição em *L. sericata* e *C. albiceps*.

Pachycrepoideus vindemiae (Rondani) é um ectoparasitóide solitário generalista, que coloca normalmente apenas um ovo por hospedeiro. Esta espécie exibe comportamento de hiperparasitismo facultativo, ou seja, quando presentes ovos ou larvas de outros parasitóides no interior das pupas, as larvas de *P. vindemiae* podem matar seus competidores (Crandell, 1939). Estudos têm relatado o parasitismo desta espécie em diversas espécies de dípteros califorídeos, muscídeos e moscas das frutas (Crandell, 1939, Rueda & Axtell, 1985). Esta espécie esteve presente em pupas recuperadas das coletas durante todo o período de estudo, embora sua frequência tenha sido maior durante o inverno e primavera e menor durante o verão. As taxas de parasitismo em espécies hospedeiras estiveram sob influência de variações das estações e das áreas de estudo. Embora tenha havido diferenças entre as taxas de parasitismo a variação entre as áreas foi pequena ao longo das estações.

O número de pupas disponíveis de cada espécie hospedeira não mostrou diferença significativa sobre a escolha do hospedeiro, mas, o efeito da presença das demais espécies parasitóides foi significativo sobre as taxas de parasitismo, sobre cada uma das espécies de dípteros oferecidos. Foi observado que pupas das espécies com menores taxas de parasitismo, corresponderam a pupas que as fêmeas de *P. vindemiae* exibiram maior sucesso reprodutivo frente às demais espécies parasitóides. Isso indica que, embora ocorra

o hiperparasitismo facultativo, a competição entre fêmeas por sítio de oviposição também afeta populações de *P. vindemiae*.

Tachinaephagus zealandicus (Ashmead) é uma espécie endoparasita gregária de larvas de dípteros das famílias Calliphoridae, Sarcophagidae e Muscidae (Silveira *et al.*, 1989). *Tachinaephagus zealandicus* foi a única espécie parasitóide de dípteros no estágio larval encontrada durante o estudo. Diferente do que foi observado em outras áreas para outras espécies, o maior número de pupas parasitadas por *T. zealandicus* foi encontrado na área urbana.

A maior taxa de parasitismo se deu em *L. sericata*, espécie hospedeira menos abundante durante as coletas, representando apenas 16,8% do número de hospedeiros disponíveis. A competição por sítio de oviposição com os demais parasitóides pode não ter sido um fator tão influente para fêmeas de *T. zealandicus* devido à oviposição ocorrer em estágio anterior à ação dos demais parasitóides de pupa. A maior taxa de parasitismo sobre *L. sericata*, portanto, pode não ter sido influenciada pelas demais espécies parasitóides.

O tempo que *L. sericata* permanece no estágio larval é maior, comparado às demais larvas das espécies de califorídeos estudadas (Wall *et al.*, 1992). Este pode ter sido um fator importante para as maiores taxas de oviposição de *T. zealandicus* ter se dado em *L. sericata*, pois esta espécie hospedeira permanece mais tempo no estágio susceptível ao parasitismo. Consequentemente, quando as larvas de *L. sericata* passam para o estágio de pupa, as demais espécies encontram maior número de pupas hospedeiras parasitadas e acabam por parasitar maior número de pupas de outras espécies. Este fato pode, em parte, explicar porque as espécies parasitóides mais abundantes durante as coletas não exibiram as altas taxas de parasitismo, comparada a *T. zealandicus*. Isto também sugere como pode se dar a interação desta espécie com as demais espécies parasitóides de pupa, mostrando a complexidade de se avaliar a ação de parasitóides no campo, onde as variáveis atuantes sobre o parasitismo das espécies são muitas (Godfray, 1994)

Spalangia endius é um ectoparasitóide solitário de várias espécies de dípteros (Rueda & Axtell, 1985). Esta espécie parasitóide apresentou baixa frequência de pupas parasitadas ao longo do estudo. Apesar do maior número de pupas com oviposição ter se dado na área rural, as taxas de parasitismo não variaram entre as áreas no decorrer de cada estação. A espécie hospedeira mais parasitada por *S. endius* foi *L. sericata*, seguida de *C.*

putoria e *C. albiceps*, que juntas representam 83,9% das pupas parasitadas pela espécie. Estas espécies hospedeiras foram também as mais parasitadas pelas demais espécies parasitóides. A análise para a oviposição de *S. endius* mostrou que a oviposição não foi influenciada pelo número de pupas disponíveis ou presença de outras espécies nas pupas hospedeiras, justificando as maiores taxas de parasitismo sobre os hospedeiros mais parasitados. Isto sugere que fêmeas de *S. endius* sempre estiveram sob maior pressão da competição por sítios de oviposição. A baixa frequência de eclosão em pupas pode ser conseqüência do baixo sucesso reprodutivo da espécie ao competir com os demais parasitóides.

Espécies do gênero *Eurytoma* apresentam biologia extremamente variada, incluindo indivíduos fitófagos e na maioria entomófagos (Hanson & Gauld, 1995). Os hospedeiros atacados incluem coleópteros e himenópteros, formadores de galhas e Diptera. A maioria são ectoparasitóides solitários, se alimentando externamente de seus hospedeiros e idiobiontes, ou seja, matam os hospedeiros assim que ovipositam (Hanson & Gauld, 1995). A espécie *Eurytoma* sp encontrada foi pouco freqüente em pupas hospedeiras durante o estudo. O maior número de pupas com eclosão da espécie se deu na área rural. A variação das taxas de parasitismo foi diferente entre as três áreas de estudo na maior parte do tempo. A maior taxa de oviposição se deu sobre pupas de *C. albiceps*, seguidas de *C. putoria*, o que representou 80,1% do total de pupas parasitadas. Como em *S. endius*, isto sugere que o baixo sucesso reprodutivo das fêmeas de *Eurytoma* sp se deu devido à escolha de sítios de hospedeiros, onde a competição por pupas para oviposição foi maior.

Os Diapriidae são endoparasitóides de reprodução solitária ou gregária de larvas e pupas de dípteros (Masner 1993, Chambers 1971). As fêmeas da espécie encontradas nas coletas são parasitóides de reprodução gregária de pupas hospedeiras. Fêmeas da espécie apresentaram maior número de pupas parasitadas na área urbana, diferentes da maioria das demais espécies parasitóides. As taxas de parasitismo entre as áreas diferiram na maioria das estações. Os resultados mostraram que somente a variação das estações exerceu influência sobre a reprodução da espécie.

Os resultados mostram ainda que o número de pupas disponíveis e a presença de outras espécies parasitóides em pupas hospedeiras não exerceram efeito na atividade de reprodução de Diapriidae. As maiores taxas de oviposição se deram sobre *C. albiceps*, *C.*

putoria e *L. sericata*, que juntas representaram 88,7% das pupas parasitadas pelas fêmeas Diapriidae. De igual modo à *S. endius* e *Eurytoma* sp, o baixo sucesso reprodutivo pode ter sido, em parte, devido a conseqüências geradas pela alta competição entre fêmeas parasitóides nos sítios com estas hospedeiras.

Tachinobia sp pertence à família Eulophidae, na qual a maior parte de seus representantes são parasitóides de insetos minadores de folhas e galhas, mas existem espécies parasitóides de ovos, coleópteros e moscas (Boucek, 1977; La Salle, 1994). As duas espécies de *Tachinobia* encontradas em pupas dos dípteros oferecidos apresentaram reprodução gregária. *Tachinobia* sp1, mesmo em baixa freqüência ao longo das estações, esteve presente durante todo o período de estudo. A reprodução desta espécie esteve sob influencia das variações entre as estações nas áreas bem como da variação das espécies presentes em cada área. O número de pupas disponíveis não exerceu influencia sobre a oviposição de *Tachinobia* sp1. *Lucilia sericata* foi a espécie mais parasitada, entretanto, 97% das pupas com oviposição por *Tachinobia* sp1 corresponderam a pupas presentes na área silvestre.

Como ocorrido com *S. endius*, *Eurytoma* sp e Diapriidae, o baixo sucesso reprodutivo da espécie pode ter recebido influencia da escolha por sítios de hospedeiros mais visitados pelas espécies parasitóides encontradas, com intensa competição por sítios de oviposição. Interessante notar o fato de que as maiores taxas de parasitismo desta espécie foram encontradas na área silvestre, localidade com menores índices de parasitismo. Este fato sugere que a espécie tem baixa habilidade competitiva para o uso de pupas em localidades com maior abundância de fêmeas parasitóides disputando sítios de oviposição.

Tipicamente, hospedeiros e parasitóides não estão distribuídos homogeneamente dentro de uma área e a habilidade dos parasitóides em responder à distribuição de seus hospedeiros provavelmente influencia a dinâmica de persistência do sistema (Hassel & May, 1974). Normalmente, na natureza é comum a ocorrência de maior agregação de parasitóides em áreas com altas densidades de hospedeiros e a permanência dos parasitóides no local é dada em tempos variáveis, dependendo da quantidade e qualidade da população de hospedeiros (Wajnberg, 2006). Entretanto, a presença de outros parasitóides no local pode causar variações nas decisões de permanência dos parasitóides nos agregados de hospedeiros (Goubault, *et al.*, 2005; Hamelin, *et al.*, 2007a, b).

Segundo a teoria do forrageio ótimo (Charnov, 1976), a fêmea parasitóide seleciona um agregado de hospedeiros, o que pode trazer benefícios (reprodutivos ou alimentares). Entretanto, com o passar do tempo, o decréscimo de hospedeiros parasitados aumenta até um limiar no qual este sítio oviposicional passa a não ser mais atrativo ao parasitóide, pela dificuldade e alto gasto energético despendido na procura por hospedeiros sadios (Charnov, 1976; Hamelin, *et al.*, 2007 b). Dessa maneira, o custo da migração e procura de outro agregado de hospedeiros passa a ser menor comparado ao gasto energético usado na procura de hospedeiros sadios e então a fêmea opta por deixar o sítio (Charnov, 1976; Hamelin, *et al.*, 2007 b).

Teoricamente, os parasitóides permanecem no local de agregação de hospedeiros até a taxa de encontro com os sadios atingir um valor médio menor do que a média de encontro de hospedeiros no ambiente como um todo (Hassel, 1978). O desempenho no ganho de recursos do ambiente está relacionado com a quantidade de recurso obtido (Hamelin, *et al.*, 2007 b). O ganho de recursos no caso de parasitóides é representado pela quantidade de hospedeiros parasitados. O tempo investido por fêmeas parasitóides em diferentes locais de agregados de hospedeiros tem sido uma das questões mais estudadas pela ecologia comportamental nas últimas décadas (van Alphen *et al.*, 2003). Dependendo das condições encontradas no local, a fêmea parasitóide pode permanecer ou se mudar do local, sendo a decisão de permanecer no sítio dada em termos de benefício reprodutivo ou alimentar no forrageio da fêmea (Wajnberg, 2006).

Durante o forrageio também é bastante comum o encontro entre várias fêmeas ao mesmo tempo no sítio oviposicional. Isto faz surgir a competição por hospedeiros, quando exploram o mesmo recurso, com conseqüências para o ganho de todos os competidores (Van Der Meer & Ens, 1997). Diversos estudos de campo mostram que a maior abundância de fêmeas parasitóides está associada aos agregados de hospedeiros de melhor qualidade (Hassel, 1978). Neste caso, parasitóides que forrageiam sincronicamente no mesmo local podem entrar em conflitos e a otimização da exploração dos hospedeiros ser prejudicada (Hamelin, *et al.*, 2007 a, b).

A presença de competidores pode modificar o comportamento de forrageio da fêmea parasitóide no sítio de oviposição. Esta interferência pode ser direta, por meio de agressividade, comportamentos de ameaça ou indireta, quando a presença de competidores

reduz a taxa de ganho entre os competidores (Goubault *et al.*, 2005). Neste caso uma fêmea forrageadora se beneficiará da partida de suas competidoras, iniciando assim uma “guerra de atritos” (Maynard-Smith, 1974). Neste caso, a fêmea tentará ficar mais tempo no sítio do que suas competidoras. Assim o tempo de permanência é maior comparado ao tempo que ela permaneceria no sítio se estivesse sozinha. Nesta situação pode surgir um fenômeno muito comum, o superparasitismo (Goubault, *et al.*, 2005).

O superparasitismo é definido como a utilização de hospedeiros previamente parasitados por outras fêmeas como sítio de oviposição entre fêmeas parasitóides (Hamelin, *et al.*, 2007). Estudos mostram que parasitóides podem evitar o superparasitismo detectando através de feromônios de seus precessores as pupas já parasitadas (Roitber & Mangel, 1988) ou no momento do ataque às pupas, perceber as pupas já atacadas (Hubbard *et al.*, 1987).

Os resultados obtidos para a distribuição das espécies parasitóides em pupas hospedeiras trouxeram interessantes questionamentos no que diz respeito ao desempenho reprodutivo das fêmeas parasitóides. Foi observado que a maior quantidade de parasitóides em mesmo agregado de sítios oviposicionais influencia o sucesso reprodutivo de algumas espécies. Este resultado sugere que a competição por sítio de oviposição entre as fêmeas pode ter tornado sítios de agregados de *C. albiceps*, *C. putoria* e *L. sericata* menos benéficos comparados aos sítios de *C. megacephala* e *C. macellaria*.

Pouco se sabe sobre a estratégia das espécies parasitóides encontradas frente à competição por hospedeiros. Como mencionado acima, durante alta competição, fêmeas podem responder agressivamente à presença de outras. Assim, indiretamente, permanecem maior tempo possível no sítio oviposicional à espera da desistência de competidoras, ou simplesmente deixando o local para evitar a competição, procurando outro agregado de hospedeiros. A decisão depende da estratégia reprodutiva, tipo de reprodução, agregada ou solitária (Goubault *et al.*, 2005), condições fisiológicas tais como idade e número de ovos (Charnov, 1976; Sirot *et al.*, 1997; Rosenheim, 1999; Outreman *et al.*, 2005).

Em estudo sobre o tempo de permanência em sítios de oviposição, Goubault *et al.* (2005) mostraram que fêmeas de *P. vindemiae* gastam menos tempo em locais com maior número de competidores, evitando a “guerra de atrito”. As fêmeas de *P. vindemiae* foram capazes de acessar a qualidade geral do sítio não somente pela competição direta,

mas também pela competição indireta, percebendo a presença de hospedeiros já parasitados, tendendo a deixar rapidamente locais com alta competição.

Os resultados do presente estudo sugerem que as estratégias adotadas por *N. vitripennis*, *P. vindemiae* e *T. zealandicus* garantiram maior sucesso reprodutivo. O fator que pode ter aumentado o sucesso reprodutivo de *T. zealandicus* foi utilizar hospedeiros em fase não susceptível às demais espécies. Estudos mostram que o sucesso na competição larval da prole de parasitóides no superparasitismo de hospedeiros parasitados há mais de 24h é baixo (Goubault *et al.*, 2005)

Nasonia vitripennis e *P. vindemiae* apresentaram maior diversidade de sítios explorados. Embora as maiores taxas de parasitismo tenham sido encontradas em pupas com maior abundância de parasitóides, a exploração de sítios oviposicionais de *C. megacephala* e *C. macellaria* sugere que os parasitóides exploram uma área maior durante o forrageio, visitando maior número de locais para oviposição. Isto indica que a permanência no sítio oviposicional pode ter sido mais rápida do que as demais espécies, evitando a pressão da competição por hospedeiro. Entre as estratégias para deixar maior número de descendentes destaca-se o hiperparasitismo facultativo de fêmeas de *P. vindemiae*. Estudos mostram que suas larvas, ainda no primeiro instar, são capazes de matar ovos e larvas mais velhas presentes no hospedeiro (Crandell, 1939). Suas larvas não permanecem fixas no tecido do hospedeiro, mas sim ativas, explorando ativamente a superfície do hospedeiro, procurando competidores potenciais para eliminá-los com suas mandíbulas super desenvolvidas (Crandell, 1939).

Os resultados mostram que muitos fatores podem influenciar o forrageio e a decisão de uma espécie parasitóide em utilizar espécies hospedeiras, não somente esta relacionada com a densidade de hospedeiros. A interação com outras espécies que disputam pupas hospedeiras leva à necessidade de se conhecer mais sobre o comportamento de forrageio de parasitóides, principalmente frente à competição por sítios de oviposição, que determinará as conseqüências para a dinâmica de sua população e as freqüências de parasitismo sobre diferentes espécies hospedeiras.

Referencias Bibliográficas

- BAUMGARTNER D. L. & GREENBERG B. 1984. The genus *Chrysomya* (Diptera: Calliphoridae) in the New World. **Journal Medical Entomology** **21**: 105-113.
- BORROR, D.J.; DELONG, D.M. 1988. **Introdução ao estudo dos insetos**. Editora Edgard Blucher LTDA. 653 pp.
- BOUCEK,Z. 1977. Descriptions of *Tachinobia* gen.n. and species of Tetrastichine (Hymenoptera: Eulophidae), with a tentative to genera. **Bulletin of Entomological Research**, **67**. 17-30.
- CARVALHO, A.R.; MELLO, R.P.; ALMEIDA, J.M. 2003. Microhimenópteros parasitóides de *Chrysomya megacephala*. **Revista de Saúde Pública** **37**(6): 810-812.
- CARVALHO, L. M. L.; THYSSEN, P. J.; GOFF, M. L. & LINHARES, A. X. 2004. Observations on the succession patterns of necrophagous insects on a pig carcass in an urban area of southeastern Brazil. **Aggrwal's Internet Journal of Forensic Medicine and Toxicology**. **5**: 33-39.
- CASAS, J. 1989. Foraging behaviour of a leaf miner parasitoid in the field. **Ecological Entomology** **14**: 257-65.
- CHAMBERS, V.H. 1971. Large populations of Belytinae (Hymenoptera, Diapriidae). **Entomologist's Monthly Magazine**, **106**: 149-154.
- CHARNOV, E.L. Optimal foraging, the marginal value theorem. **Theoretical Population Biology**. **9**, p. 129-136. 1976.
- CRANDELL, H.A. 1939. The biology of *Pachycrepoideus vindemiae* Ashmead (Hymenoptera), a pteromalid parasite of *Piophilina casei* Linne. **Annals of the Entomological Society of America** **32**: 632-654.
- ELLERS, J.; VAN ALPHEN, J.J.M.; SEVENSTER, J.G. 1998. A field study of size-fitness relationships in the parasitoid *Asobara tabida*. **Journal of Animal Ecology**.**67**: 318-24.
- FARIA, L.D.B., ORSI, L., TRINCA, L.A. & GODOY, W.A.C. 1999. Larval predation by *Chrysomya albiceps* on *Cochliomyia macellaria*, *Chrysomya megacephala* and *Chrysomya putoria*. **Entomologia Experimentalis et Applicata** **90**: 149-155.

- GODFRAY, H.C.J. 1994. **Parasitoids. Behavioral and evolutionary ecology.** Princeton University Press.
- GODFRAY, H. C. J.; LEWIS, O. T.; MEMMOTT, J. 1999. Studying insect diversity in the tropics. **Philos. Trans. R. Soc. London Ser. B Biol. Sci.** **354**:1811–24.
- GOUBAULT, M.; OUTREMAN, Y.; POINSOT, D.; CORTESERO, A.M. 2005. Patch exploitation strategies of parasitic wasps under intraspecific competition. **Behavioral Ecology**: 693-701.
- HANSON, P. E. & I. D. GAULD. 1995. The biology of hymenoptera. Natural history, p. 20-28. *In*: P. E. HANSON & I. D. GAULD (Eds.). **The Hymenoptera of Costa Rica.** New York, Oxford University Press, 893 p.
- HAMELIN, F.; BERNHARD, P.; WAJNBERG, E. 2007a. Superparasitism as a differential game. **Theoretical Population Biology.** **72**: 366-378.
- HAMELIN, F.; BERNHARD, P.; SHAIJU, A.J.; WAJNBERG, E. 2007b. Foraging under competition: Evolutionary stable patch-leaving strategies with random arrival times. JORGENSEN, S.; QUINCAMPOIX, M.; VINCENT, L.T. (eds) *In*: **Advances in Dynamic Game Theory: Numerical Methods, Algorithms and Applications to Ecology and Economics.** Boston, Basel, Berlin.
- HASSELL, M. P. 1978. **The dynamics of arthropod predator-prey systems.** Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.
- HASSELL, M. P. & MAY, R.M. 1974. Aggregation in predators and insect parasites and its effect on stability. **Journal of Animal Ecology.** **43**: 567-594.
- HUBBARD, S.; MARRIS, G.; REYNOLDS, A.; ROWE, G. 1987. Adaptive patterns in the avoidance of superparasitism by solitary parasitic wasps. **Journal of Animal Ecology.** **56**: 387-401.
- LA SALLE, J.; GAULD, I. D. 1993. **Hymenoptera and biodiversity.** Wallingford, UK: CAB International.
- MASNER, L. 1993. Superfamily Proctotrupoidea. pp.537-557. *In*: HUBER, J.T.; GOULET, H.H. (Eds), **Hymenoptera of the world: An identification guide to families,** Agriculture Canada, Ottawa, 668 pp.
- MAYNARD-SMITH, J. 1974. The theory of games and evolution of animal conflicts. **Journal of Theoretical Biology.** **47** 209-221.

- OUTREMAN, Y.; LE RALEC, A.; WAJNBERG, E.; PIERRE, J.S. 2005. Effect of within and among patch experiences on the patch leaving decisions rules in insect parasitoids. **Behav. Ecol. Sociobiol.** **58**: 208-217.
- PAINE, R.T. 1988. Food webs: road maps of interaction or grist for theoretical development? **Ecology** **69**: 1648-1654.
- POLIS, G.A. 1991. Complex desert food webs: an empirical critique of food web theory. **American Naturalist.** **138**:123-155.
- PRADO, A.P. & GUIMARÃES, J.H., 1982. Estado atual de dispersão e distribuição do gênero *Chrysomya* Robineau-Desvoidy na região Neotropical (Diptera: Calliphoridae). **Revista Brasileira de Entomologia** **26**: 225-231.
- QUICKE, D.L.J. 1997. **Parasitic Wasps**. London: Chapman and Hall.
- REIS, S. F., VON ZUBEN C. J., & GODOY W. A. C., 1999. Larval aggregation for food in experimental population of *Chrysomya putoria* (Wied.) and *Cochliomyia macellaria* (F.) (Dipt. Calliphoridae). **Journal Applied Entomology** **123**: 485-489.
- ROITBERG, B.; MANGEL, M. 1988. On the evolutionary ecology of marking pheromones. **Evol. Ecol.** **2**: 289-315.
- ROSA, G.S.; CARVALHO, L.R.; GODOY, W.A.C. 2004. Survival rate, body size and food abundance in pure and mixed blowfly cultures. **African Entomology.** **12(1)**:97-105.
- ROSENHEIM, J.A. 1999. The relative contributions of time and eggs to the cost of reproduction. **Evolution** **53**: 376-385.
- RUEDA, L.M. & AXTELL, R.C. 1985. Guide to common species of pupal parasites (Hymenoptera: Pteromalidae) of the house fly and other muscoid flies associated with poultry and livestock manure. **Tech. Bull. N.C. Agric. Res. Serv** 88p.
- RUTZ, D. A.; AXTELL, R. C. 1980. Invasion and establishment of house fly, *Musca domestica* (Diptera: Muscidae) parasites (Hymenoptera: Pteromalidae) in new caged-layer poultry houses. **J. Med. Entomol.** **17**: 151-155.
- SILVEIRA, G.A.R.; MADEIRA, N.G.; AZEVEDO-ESPIN, A.M.L. et al. 1989. Levantamento de microhimenópteros parasitóides de dípteros de importância médico-veterinária no Brasil. **Mem. Inst. Oswaldo Cruz.** **84**: 505-510

- SIROT, E.; PLOYE, H.; BERNSTEIN, C. 1997. State dependent superparasitism in solitary parasitoid: egg load and survival. **Behav Ecol** **8**: 226-232.
- SMITH, L. D.; RUTZ, D. A. 1991. Seasonal and relative abundance of hymenopterous parasitoids attacking house fly pupae at dairy farms central New York. **Environ. Entomol.** **20**: 661-668.
- STRONG, D. R.; LAWTON, J. H.; SOUTHWOOD, S. R. 1984. **Insects on Plants: Community Patterns and Mechanisms**. Oxford: Blackwell Sci. 313 pp.
- THOMPSON, J.N. 1986. Oviposition behaviour and searching efficiency in a natural population of braconid parasitoid. **Journal of Animal Ecology**. **55**: 351-60.
- VAN ALPHEN, J.J.M; BERNSTEIN, C.; DRIESSEN, G. 2003. Information acquisition and time allocation in insect parasitoids. **Trends Ecol Evol** **18**: 81-87.
- VAN DER MEER, J.; ENS, B.J. 1997. Models of interference and their consequences for the spatial distribution of ideal and free predators. **Journal of Animal Ecology**. **66**: 846-858.
- WAAGE, J.K. 1983. Aggregation in field parasitoids populations: foraging time allocation by population of *Diadegma* (Hymenoptera: Ichneumonoidea). **Ecological Entomology** **8**: 447-53.
- WAJNBERG, E. 2006. Time allocation strategies in insect parasitoids: from ultimate predictions to proximate behavioral mechanisms. **Behavioral Ecology & Sociobiology** **60**: 589-611.
- WALL, R.; FRENCH, N.; MORGAN, K.L. 1992. Effects of temperature on the development and abundance of the sheep blowfly *Lucilia sericata* (Diptera: Calliphoridae). **Bulletin of Entomological Research**, **82**: 125-131.
- WELLS, J. D. & B. GREENBERG, 1992a. Rates of predation by *Chrysomya rufifacies* (Macquart) on *Cochliomyia macellaria* (Fabr.) (Diptera: Calliphoridae) in the laboratory: Effect of predator and prey development. **Pan-Pacific Entomologist** **68**:12-14.
- ____ 1992b. Laboratory interaction between introduced *Chrysomya rufifacies* and native *Cochliomyia macellaria* (Diptera: Calliphoridae). **Environmental Entomology** **21**:640-645.

- ___ 1992c. Interaction between *Chrysomya rufifacies* and *Cochliomyia macellaria* (Diptera: Calliphoridae): the possible consequences of an invasion. **Bulletin of Entomological Research** **82**:133-137.
- WHITING, A.R. 1967. Biology of parasitic wasp *Moroniella vitripennis* [= *Nasonia brevicornis*] (Walker). **Quarterly Review of Biology** **42**:333-406.
- WYLIE, H. G. 1967. Some effects of host size on *Nasonia vitripennis* and *Muscidifurax raptor* (Hymenoptera: Pteromalidae). **Can. Entomol.** **99**: 742-748.

Figuras

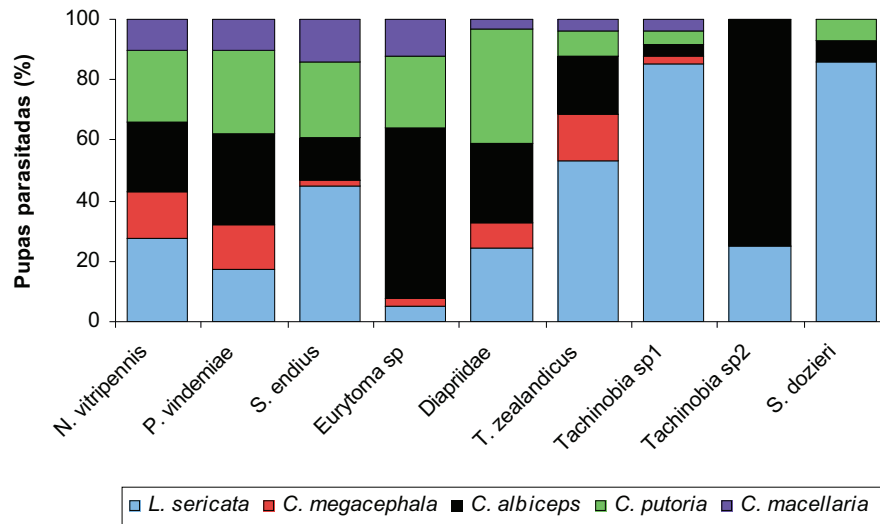
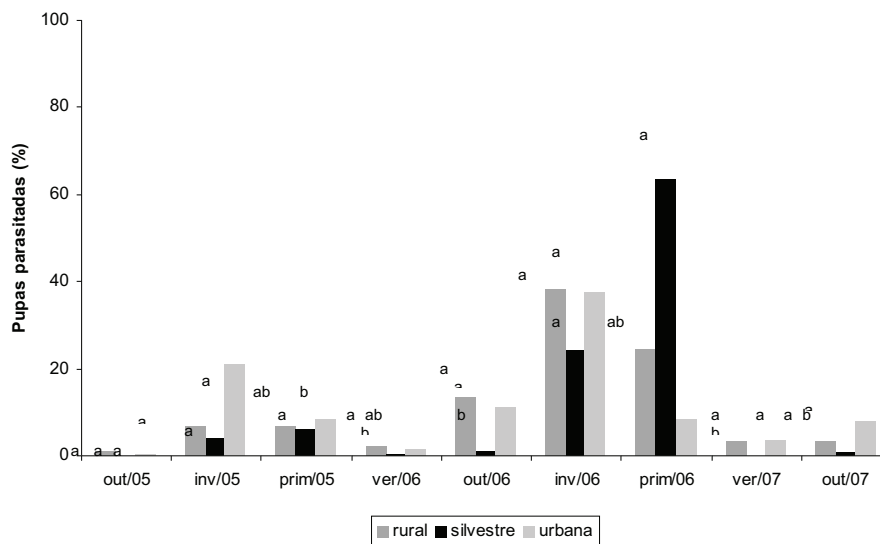
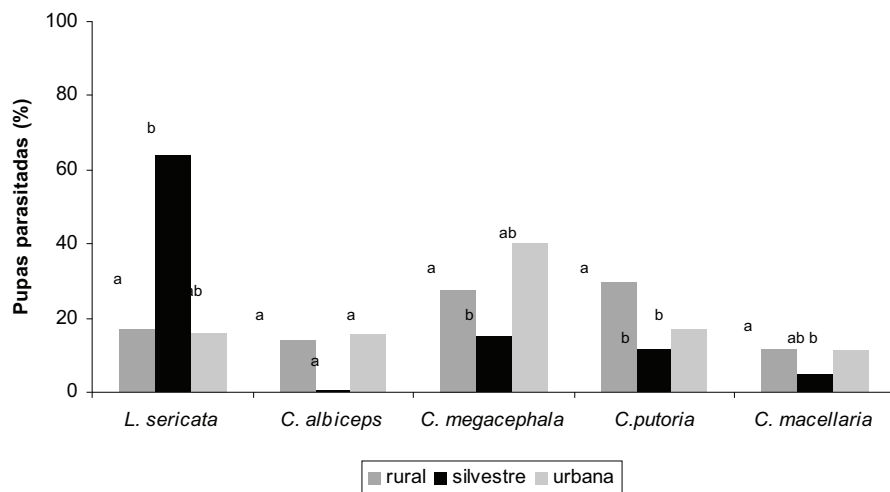


Fig.1. Abundância (%) das espécies parasitoides em pupas recuperadas das cinco espécies de dípteros hospedeiros oferecidos durante o estudo (2005 a 2007).



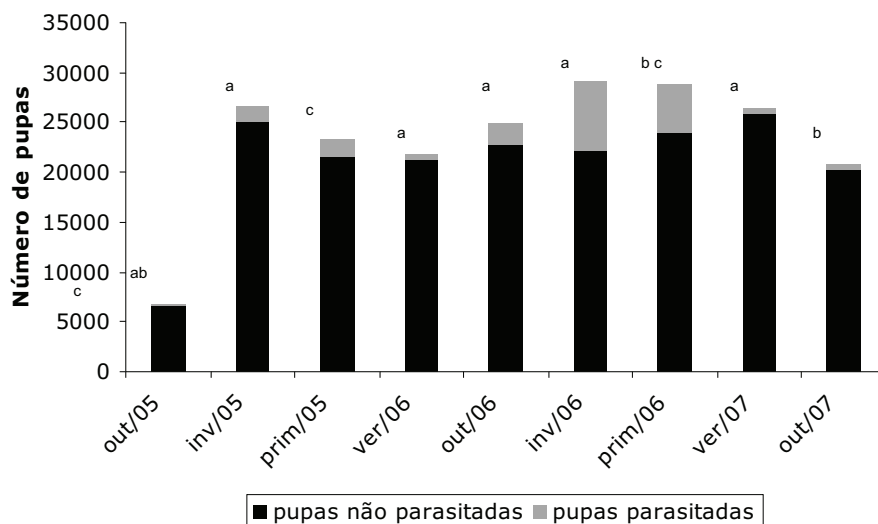
As letras minúsculas indicam diferença estatisticamente significativa da taxa de parasitismo total sobre moscas hospedeiras entre as áreas, dentro de cada estação ($P < 0,05$).

Fig. 2. Variação da taxa de parasitismo total nas áreas rural, silvestre e urbana, ao longo das estações do ano (2005-2007).



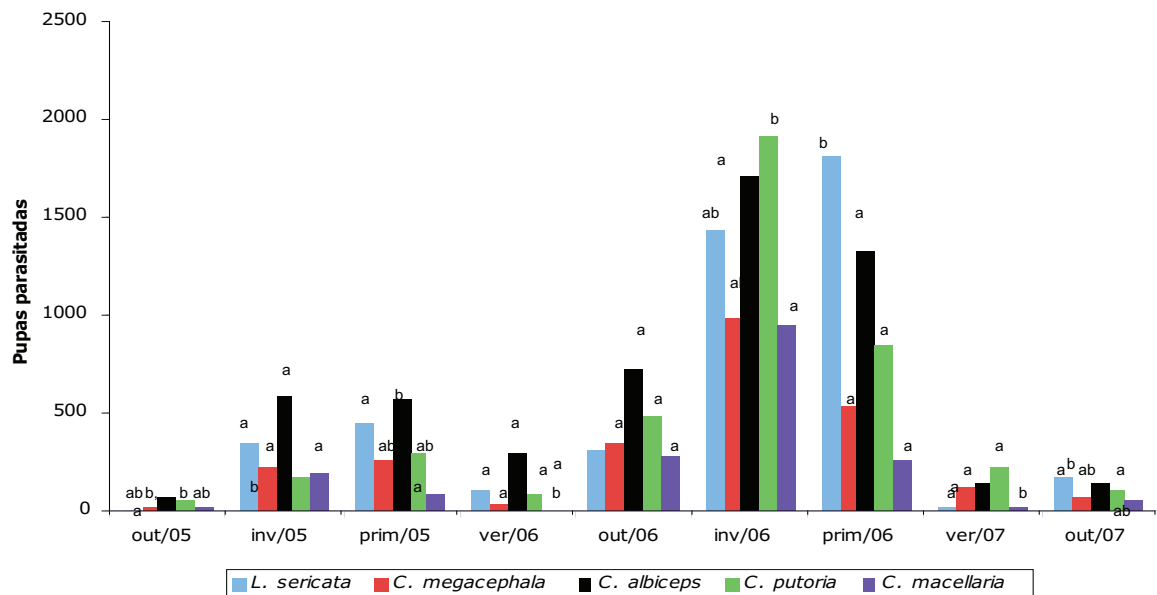
As letras minúsculas indicam diferença estatisticamente significativa da taxa de parasitismo total entre as áreas para cada espécie de díptero hospedeiro ($P < 0,05$).

Fig. 3. Taxa de pupas hospedeiras com eclosão de parasitóides nas três áreas de estudo (2005-2007).



As letras minúsculas indicam diferença estatisticamente significativa da taxa de parasitismo total sobre pupas hospedeiras disponíveis nas estação ($P < 0,05$).

Fig.4. Variação do número de pupas parasitadas devido ao número de pupas disponíveis ao longo das estações (2005-2007).



As letras minúsculas indicam diferença estatisticamente significativa do parasitismo total entre as espécies hospedeiras dentro de cada estação ($P < 0,05$).

Fig.5. Variação da taxa de oviposição das espécies parasitoides em pupas das cinco espécies de califorídeos dentro de cada estação (2005-2007).

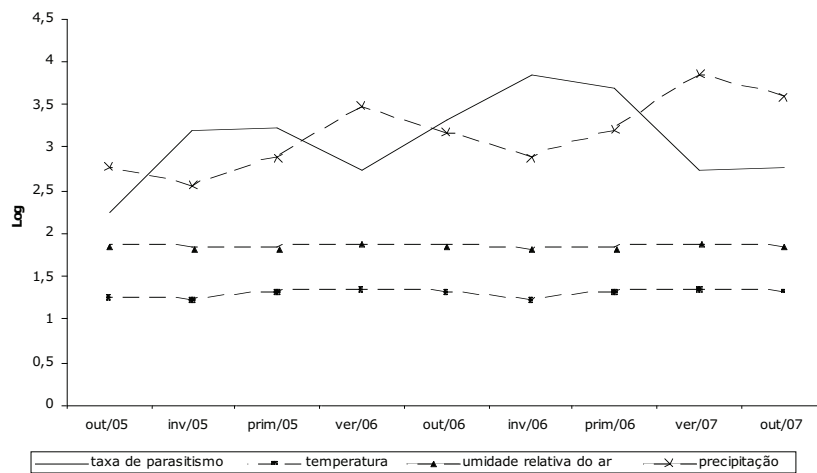
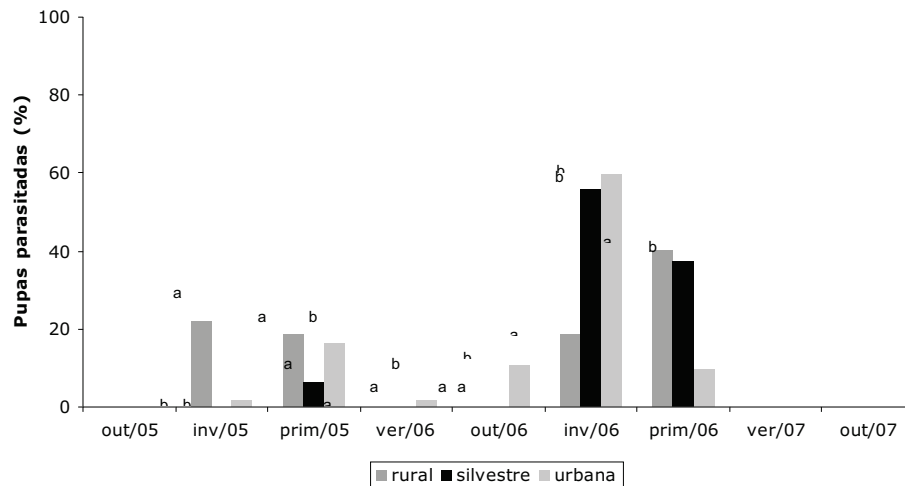
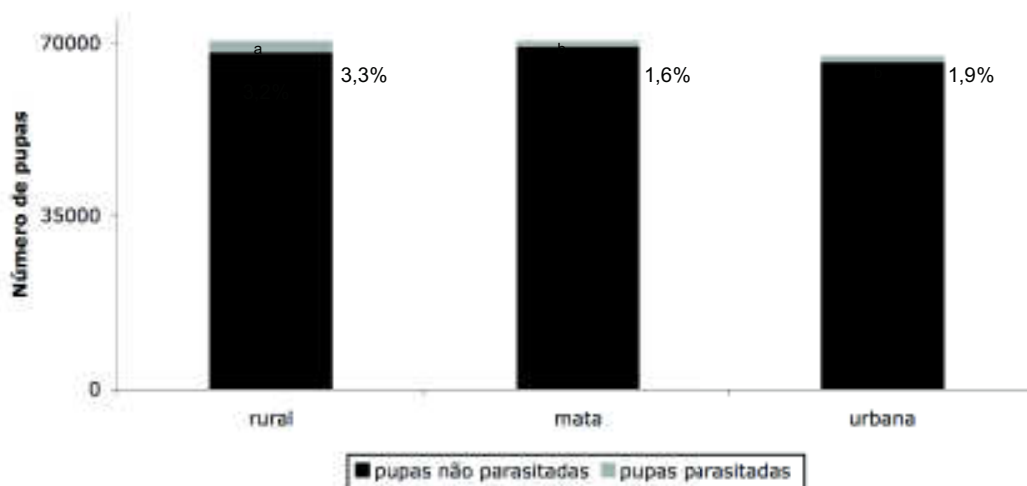


Fig. 6. Variação dos fatores climáticos e da taxa de parasitismo sobre dípteros califorídeos ao longo das estações (2005-2007).



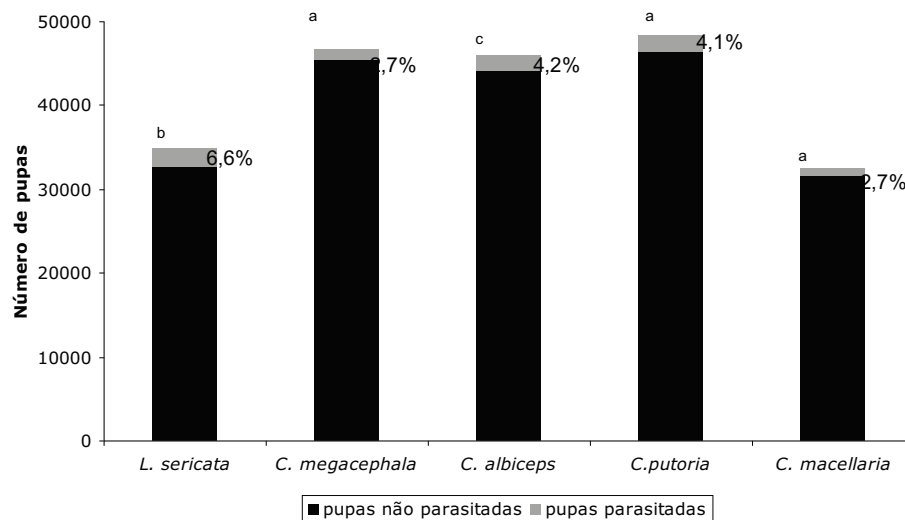
As letras minúsculas indicam diferença estatisticamente significativa da taxa de parasitismo de *N. vitripennis* entre as áreas, dentro de cada estação ($P < 0,05$).

Fig. 7. Variação da taxa de parasitismo de *Nasonia vitripennis* nas áreas rural, silvestre e urbana, ao longo das diferentes estações do ano (2005-2007).



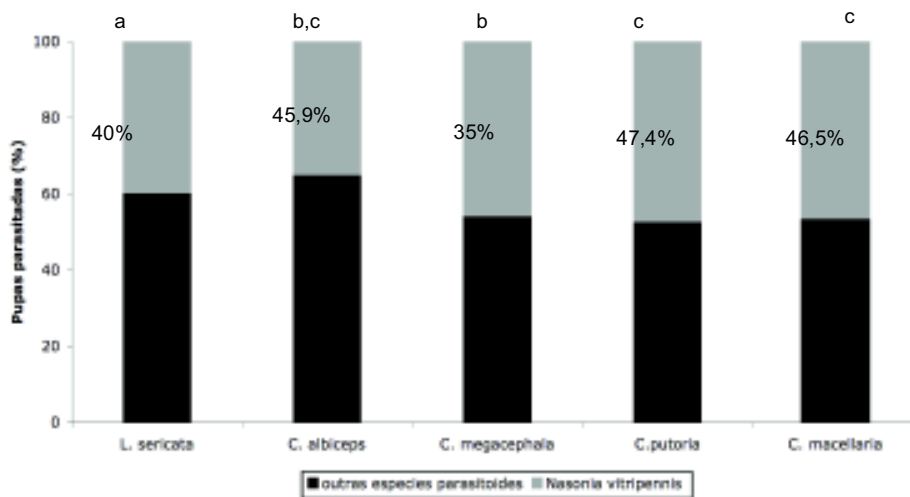
As letras minúsculas indicam diferença estatisticamente significativa entre a taxa de parasitismo de *N. vitripennis* nas três áreas de estudo em interação com o número de pupas disponíveis ($P < 0,05$).

Fig.8. Número de pupas disponíveis e parasitadas por *Nasonia vitripennis* nas três áreas de estudo (2005-2007).



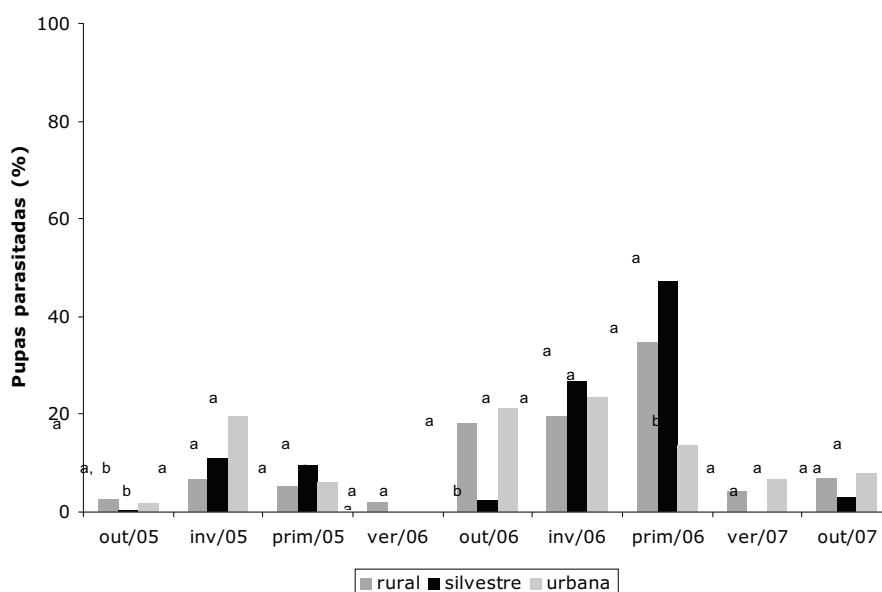
As letras minúsculas indicam diferença estatisticamente significativa entre a taxa de parasitismo de *N. vitripennis* sobre o efeito do número de pupas disponíveis de cada espécie hospedeira ($P < 0,05$).

Fig. 9. Taxa de parasitismo de *Nasonia vitripennis* sobre pupas de cinco espécies hospedeiras disponíveis durante o período de estudo (2005-2007).



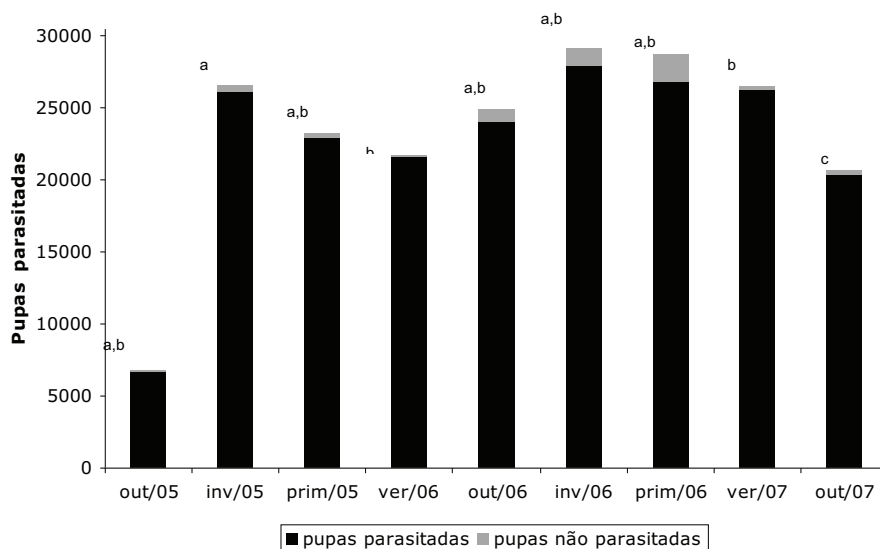
As letras minúsculas indicam diferença estatisticamente significativa entre as taxas de parasitismo de *N. vitripennis* sobre o efeito da interação espécie hospedeira x pupas parasitadas por outras espécies parasitóides ($P < 0,05$).

Fig.10. Taxa de parasitismo por *Nasonia vitripennis* e por outras espécies parasitóides em pupas das cinco espécies hospedeiras (2005-2007).



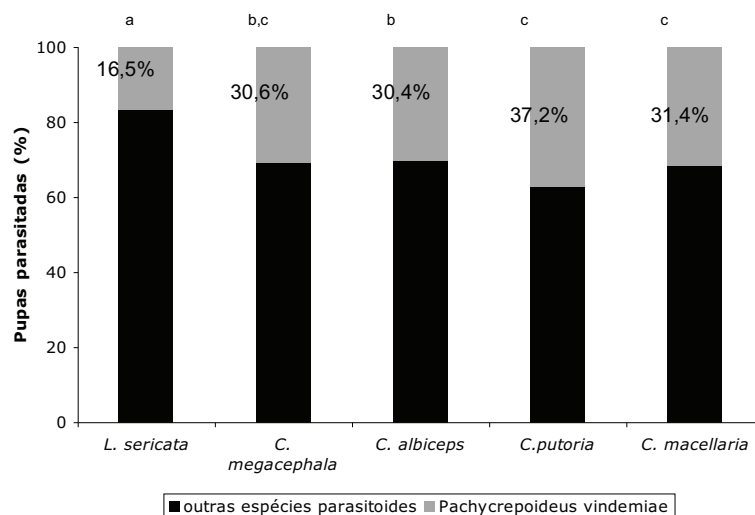
As letras minúsculas indicam diferença estatisticamente significativa da taxa de parasitismo de *P. vindemiae* entre as áreas, dentro de cada estação ($P < 0,05$).

Fig.11. Taxa de pupas parasitadas por *Pachycrepoideus vindemiae* nas áreas rural, silvestre e urbana, ao longo das diferentes estações do ano (2005-2007).



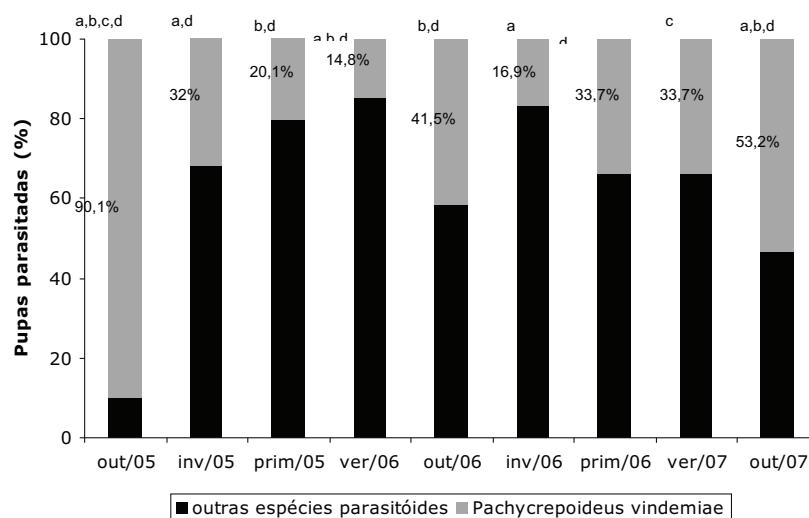
As letras minúsculas indicam diferença estatisticamente significativa da taxa de parasitismo de *P. vindemiae* sobre pupas hospedeiras disponíveis nas estações ($P < 0,05$).

Fig.12. Variação do número de pupas parasitadas por *Pachycrepoideus vindemiae* devido ao número de pupas disponíveis em cada estação (2005-2007).



As letras minúsculas indicam diferença estatisticamente significativa entre as taxas de parasitismo de *P. vindemiae* sobre o efeito da interação espécie hospedeira x pupas parasitadas por outras espécies parasitoides ($P < 0,05$).

Fig.13. Taxa de parasitismo por *Pachycrepoideus vindemiae* e por outras espécies parasitoides em pupas das cinco espécies hospedeiras (2005-2007).



As letras minúsculas indicam diferença estatisticamente significativa entre as taxas de parasitismo de *P. vindemiae* sobre o efeito da interação espécie hospedeira x estações do ano ($P < 0,05$).

Fig. 14. Taxa de parasitismo por *P.vindemiae* e outras espécies parasitoides em pupas hospedeiras ao longo das estações (2005-2007).

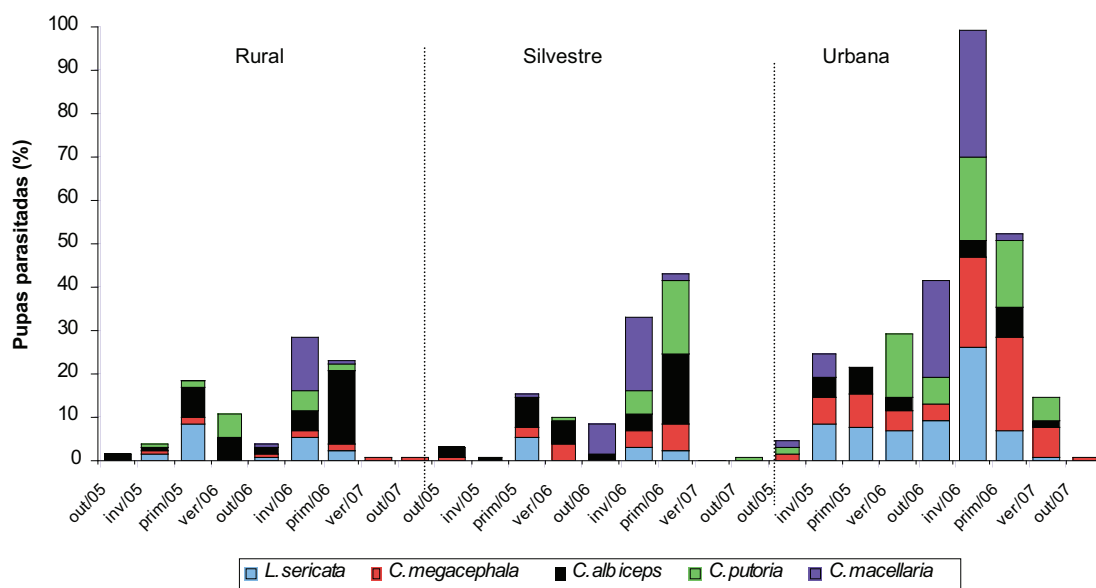
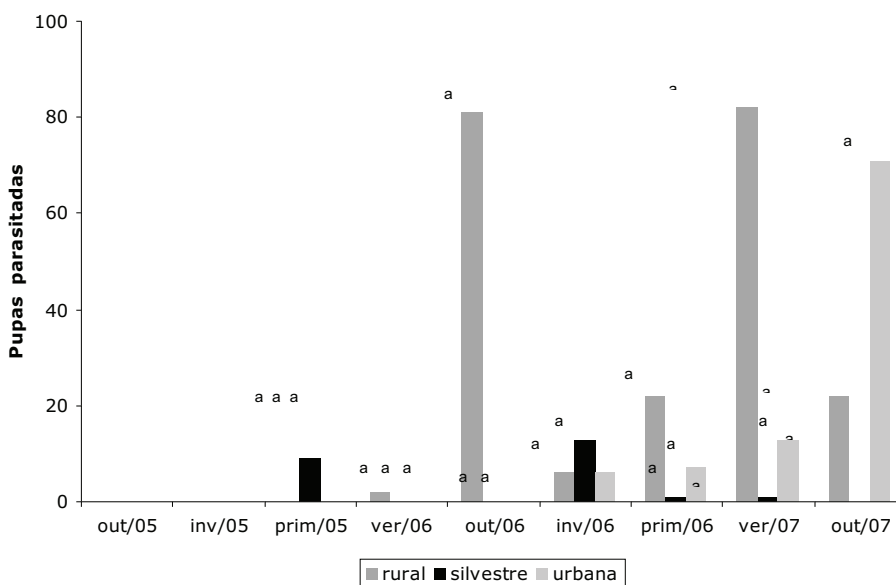
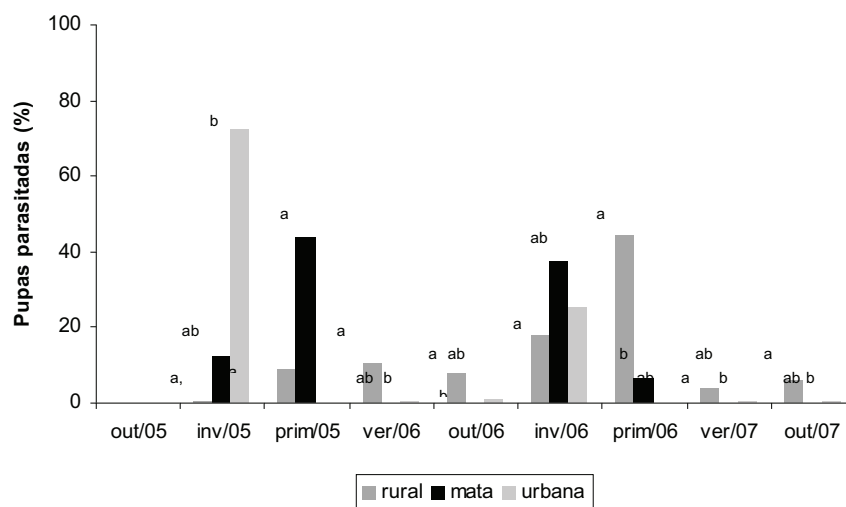


Fig.15. Variação da taxa de parasitoides sob pupas de espécies hospedeiras parasitadas por *Tachinaephagus zealandicus* nas três áreas de estudo, ao longo das estações (2005-2007).



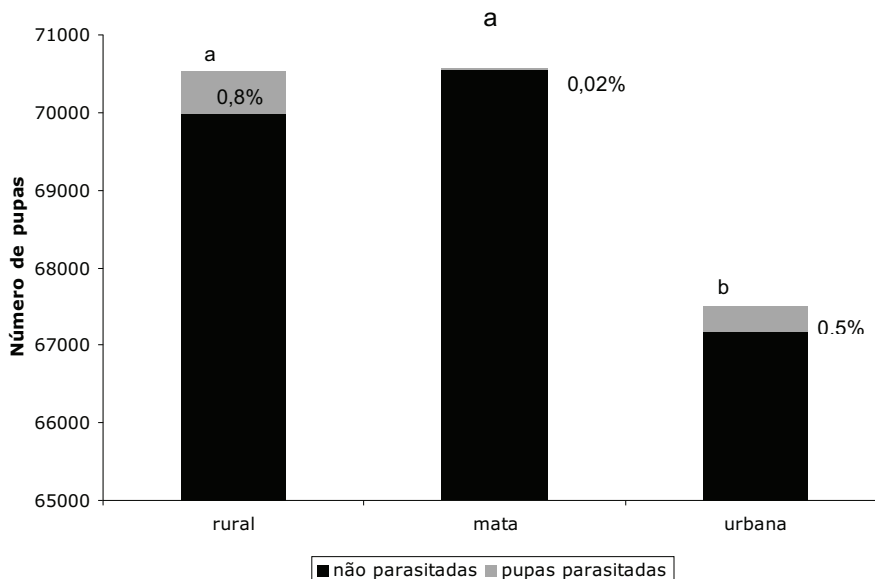
As letras minúsculas indicam diferença estatisticamente significativa da taxa de parasitismo de *S. endius* entre as áreas, dentro de cada estação ($P < 0,05$).

Fig.16. Variação da taxa de oviposição de *Spalangia endius* nas áreas rural, silvestre e urbana, ao longo das diferentes estações do ano (2005-2007).



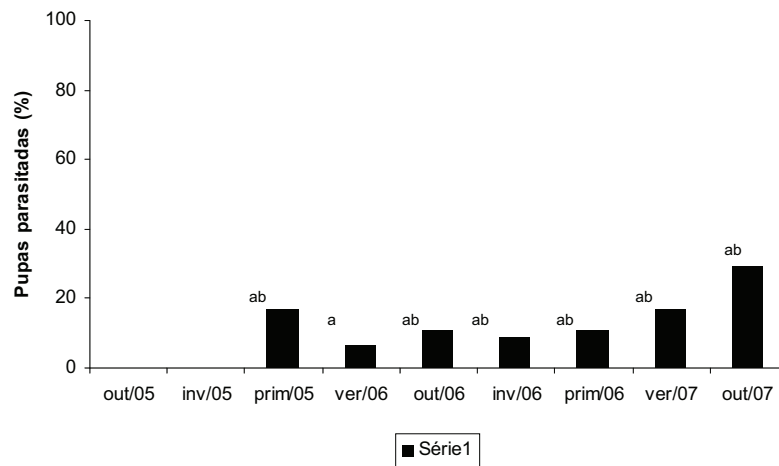
As letras minúsculas indicam diferença estatisticamente significativa da taxa de parasitismo de *Eurytoma* sp entre as áreas, dentro de cada estação ($P < 0,05$).

Fig.17. Variação da taxa de parasitismo de *Eurytoma* sp nas áreas rural, silvestre e urbana, ao longo das diferentes estações do ano (2005-2007).



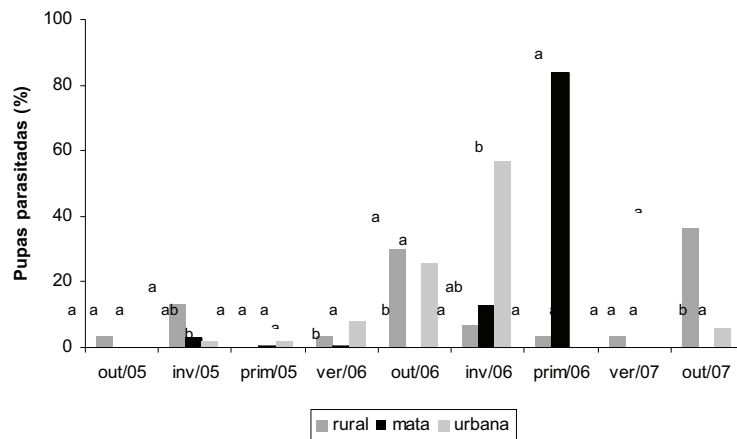
As letras minúsculas indicam diferença estatisticamente significativa entre a taxa de parasitismo de *Eurytoma* sp nas três áreas de estudo em interação com o número de pupas disponíveis ($P < 0,05$).

Fig.18. Variação da taxa de oviposição de *Eurytoma* sp com o número de pupas disponíveis em cada área (2005-2007).



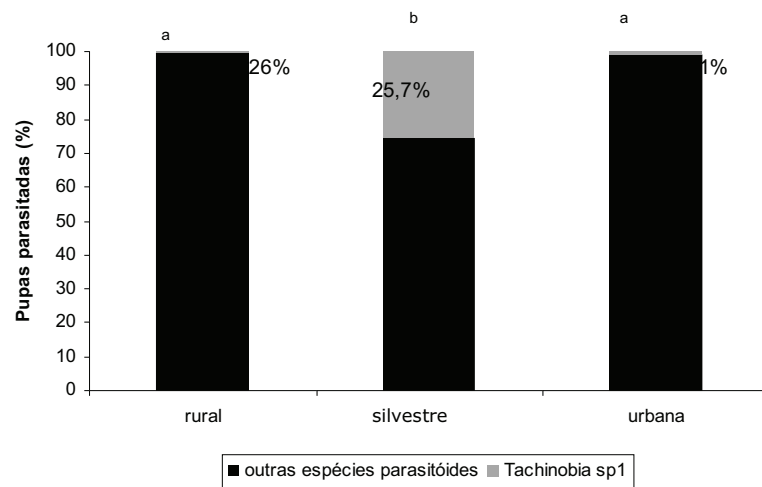
As letras minúsculas indicam diferença estatisticamente significativa entre a taxa de parasitismo de espécies da família Diapriidae ao longo do período de estudo ($P < 0,05$).

Fig.19. Taxa de parasitismo por espécie da família Diapriidae ao longo das diferentes estações do ano (2005-2007).



As letras minúsculas indicam diferença estatisticamente significativa da taxa de parasitismo de *Tachinobia* sp entre as áreas, dentro de cada estação ($P < 0,05$).

Fig.20. Taxa de parasitismo por *Tachinobia* sp1 nas áreas rural, silvestre e urbana ao longo das diferentes estações do ano (2005-2007).



As letras minúsculas indicam diferença estatisticamente significativa do parasitismo de *Tachinobia* sp entre as áreas, devido à variação do número de pupas parasitadas por outras espécies ($P < 0,05$).

Fig.21. Variação taxa de parasitismo de *Tachinobia* sp nas áreas rural, silvestre e urbana durante o período de estudo (2005-2007).

Tabelas

Tab.1. Percentual de pupas de dípteros califorídeos hospedeiros parasitadas por espécies parasitóides no primeiro ano (abril de 2005 a abril de 2006) e no segundo ano (maio de 2006 a abril de 2007) de estudo.

Abril/05 a Abril/06

Maio/06 a Abril/07

Espécie hospedeira

<i>L. sericata</i>	<i>C. megacepha</i>	<i>C. albiceps</i>	<i>C. putoria</i>	<i>C. macellaria</i>	<i>L. sericata</i>	<i>C. megacepha</i>	<i>C. albiceps</i>	<i>C. putoria</i>	<i>C. macellaria</i>
230 (20,3%)	298 (42,6%)	428 (21,3%)	299 (35,1%)	153 (36,4%)	2088 (43,8%)	974 (50,5%)	1523 (42,6%)	1685 (50,5%)	734 (49,3%)
223 (19,7%)	237 (33,9%)	709 (35,4%)	399 (46,8%)	167 (39,8%)	749 (15,7%)	611 (31,7%)	986 (27,6%)	1161 (34,8%)	432 (29,0%)
3 (0,3%)	0	15 (0,7%)	18 (2,1%)	25 (6,0%)	148 (3,1%)	7 (0,4%)	32 (0,9%)	66 (2,0%)	22 (1,5%)
15 (1,3%)	4 (0,6%)	309 (15,4%)	49 (5,7%)	15 (3,6%)	33 (0,7%)	17 (0,9%)	195 (5,5%)	164 (4,9%)	94 (6,3%)
27 (2,4%)	5 (0,7%)	40 (2,0%)	38 (4,5%)	3 (0,7%)	70 (1,5%)	27 (1,4%)	64 (1,8%)	112 (3,4%)	10 (0,7%)
596 (52,7%)	142 (20,3%)	309 (24,7%)	43 (5,0%)	52 (12,4%)	800 (16,8%)	273 (14,2%)	739 (20,7%)	110 (3,3%)	157 (10,6%)
30 (2,7%)	13 (1,9%)	9 (0,4%)	7 (0,8%)	5 (1,2%)	872 (18,3%)	19 (1,0%)	30 (0,8%)	36 (1,1%)	39 (2,6%)
0	0	0	0	0	1 (0,02%)	0	3 (0,1%)	0	0
7 (0,6%)	0	0	0	0	5 (0,1%)	0	1 (0,03%)	1 (0,03%)	0
1131 (22,1%)	699 (13,7%)	2005 (39,3%)	853 (16,7%)	420 (8,2%)	4766 (31,6%)	1928 (12,8%)	3573 (23,7%)	3335 (22,1%)	1488 (9,9%)

Espécie Parasitóide	<i>Nasonia vitripennis</i>	<i>Pachycrepoides vindemiae</i>	<i>Spalangia endius</i>	<i>Eurytoma</i> sp	Diapriidae	<i>Tachinaephagus zealandicus</i>	<i>Tachinobia</i> sp1	<i>Tachinobia</i> sp2	<i>Spalangia dozieri</i>	Total de pupas parasitadas
---------------------	----------------------------	---------------------------------	-------------------------	--------------------	------------	-----------------------------------	-----------------------	-----------------------	--------------------------	----------------------------

Tab.2. Valores estimados pela regressão binomial negativa para os efeitos de variáveis climáticas sobre a taxa de parasitismo das espécies parasitóides encontradas.

	Valor estimado (efeito)	Z	P
Intercepto	0,2 ($\pm 2,72$)	7,437	< 0,001*
Temperatura	$-5,26 \times 10^{-2}$ ($\pm 7,03 \times 10^{-2}$)	-0,748	0,455
Umidade	$-1,81 \times 10^{-1}$ ($\pm 4,3 \times 10^{-2}$)	-4,242	< 0,001*
Precipitação	$-1,85 \times 10^{-5}$ ($\pm 6,7 \times 10^{-5}$)	-0,276	0,783

Tab.3. Valores estimados pela regressão binomial negativa para os efeitos da interação entre o número de pupas disponíveis e o número de pupas parasitadas por outras espécies parasitóides sobre a taxa de parasitismo de *Nasonia vitripennis*.

Pupas parasitadas- reprodução	Valor estimado (efeito)	Z	P
Intercepto	-0,5893 ($\pm 1,95$)	-0,302	> 0,05
Pupas disponíveis x Pupas parasitadas por outras espécies	$-1,34 \times 10^{-4}$ ($\pm 3,23 \times 10^{-5}$)	-4,141	< 0,001*

Apêndice

Espécies parasitóides coletadas nas três áreas de estudo, durante abril de 2005 à abril de 2007 em pupas de dípteros califorídeos.



Nasonia vitripennis (♀)



Pachycrepoideus vindemiae (♂)



Tachinaephagus zealandicus (♂)



Spalangia endius (♂)



Eurytoma sp (♀)



espécie da família Diapriidae (♂)



Spalangia dozieri (♀)



Tachinobia sp2 (♀)



Tachinobia sp1 (♀)

Implicações da escolha do hospedeiro para parasitóides generalistas

Resumo

Neste estudo foi analisado como se deu o parasitismo de quatro espécies parasitóides, *Nasonia vitripennis*, *Spalangia endius*, *Pachycrepoideus vindemiae* e espécie da família Diapriidae sobre pupas de cinco espécies de moscas varejeiras: *C. megacephala*, *C. putoria*, *C. albiceps*, *C. macellaria* e *Lucilia sericata* nas primeiras 24 horas de contato. Inicialmente, para experimentos sem opção de escolha entre hospedeiros, foram analisadas a frequência de parasitismo, a taxa de oviposição e a taxa de parasitismo para fins não reprodutivos (alimentação). Para este caso, o delineamento foi feito para investigar pupas atacadas em experimentos em que a fêmea da espécie parasitóide era confinada com pupas de apenas uma espécie hospedeira. Posteriormente, em experimentos com opção de escolha entre hospedeiros, as fêmeas parasitóides foram confinadas com as cinco espécies hospedeiras ao mesmo tempo. A proporção de pupas utilizada para reprodução e para alimentação foi comparada. Os resultados mostraram que parasitóides de reprodução solitária exibem maiores taxas de parasitismo e oviposição em pupas, comparados aos parasitóides de reprodução gregária. Isto indica a existência de diferentes estratégias para a otimização da produção de prole. A comparação entre as frequências de parasitismo nos dois experimentos sugere que a escolha de hospedeiro nem sempre resulta em maior desempenho reprodutivo para os parasitóides.

Palavras chave: escolha de hospedeiros, oviposição e alimentação de parasitóides, dípteros califorídeos, parasitóides.

Abstract

In this study, the parasitism of four parasitoid species, *Nasonia vitripennis*, *Spalangia endius*, *Pachycrepoideus vindemiae*, and a species of Diapriidae on the pupae of five blowfly species, *C. megacephala*, *C. putoria*, *C. albiceps*, *C. macellaria*, and *Lucilia sericata*, was analyzed over a 24-hour period. Initially, for host no-choice experiments, the parasitism frequency, oviposition rate, and non-reproductive parasitism were analyzed. For this experiment, the design was set up to investigate attacked pupae on only one host species. In host-choice experiments, parasitoid females were confined simultaneously with five host species. Parasitism rate and pupae used for reproduction or as food were compared. The results showed that solitary parasitoids exhibited higher parasitism rates and oviposition compared to gregarious parasitoids, indicating the existence of different strategies for offspring optimization. Comparison between the choice and no-choice experiments suggests that host choice is not always related to the best reproductive performance.

Implicações da escolha do hospedeiro para parasitóides generalistas

Introdução

As respostas evolutivas às pressões da seleção natural de fêmeas parasitóides podem resultar em comportamentos de forrageio e estratégia de otimização do tempo que levam à maior produção de prole (MacArthur & Pianka, 1966). Dessa forma, o forrageio em sítios oviposicionais de diferentes agregados de hospedeiros pode ser explorado de diferentes formas, dependendo da qualidade e quantidade de hospedeiros (van Alphen, *et al.*, 2003). A alimentação para fêmeas parasitóides é de extrema importância para a sua longevidade e desempenho reprodutivo. Parasitóides que vivem mais têm mais tempo disponível para parasitar hospedeiros e com uma boa alimentação têm mais energia disponível para o vôo, aumentando sua área de forrageio e taxa de encontro com seus hospedeiros (Siekman, 2002). Dessa maneira, os parasitóides devem otimizar seu tempo, fazendo um balanço entre forrageio por alimento e forrageio para reprodução, pois quanto maior o tempo gasto na procura por hospedeiros, maior o gasto energético (Charnov, 1976).

Fêmeas parasitóides adultas não somente se alimentam de néctar e outras substâncias açucaradas, mas também podem se alimentar de líquidos internos e até mesmo tecidos de seus hospedeiros (Godfray, 1994). Estudos mostram que os parasitóides da família Pteromalidae, tais como *P. vindemiae*, *S. endius* e *N. vitripennis* se alimentam dos fluidos do hospedeiro através da construção de um tubo (Fulton, 1933; Askew, 1971). A vespa insere seu ovipositor dentro da cavidade pupal e um fluido viscoso chega à ponta de seu ovipositor. Este fluido forma um tubo ao redor do ovipositor depois de seco. Por capilaridade o fluido do hospedeiro sai e a vespa pode se alimentar (Godfray, 1994). A maneira como é dada a interação reprodutiva e alimentar de parasitóides e seus hospedeiros ao longo do tempo motiva o delineamento de estudos voltados para a investigação dos padrões de escolha de hospedeiros (Hawkins and Sheehan, 1994; Quicke, 1997).

Como mostrado no capítulo 1, durante o levantamento da fauna de parasitóides associados aos dípteros califorídeos, as espécies parasitóides mostraram comportamento reprodutivo generalista sobre seus hospedeiros. Entende-se como parasitóide generalista aquele que utiliza de uma diversidade de espécies como hospedeiros para o parasitismo

(Hassel, 1978, Godfray, 1994). Neste estudo, as quatro espécies parasitóides *N. vitripennis*, *P. vindemiae*, *S. endius* e uma espécie da família Diapriidae foram encontradas nas cinco espécies de dípteros oferecidas durante o levantamento faunístico, mostrando sua característica generalista de parasitismo. Entretanto, diferenças nas frequências de parasitismo das espécies parasitóides nas pupas das cinco espécies de dípteros chamaram a atenção, levantando questões, como por exemplo: fêmeas parasitóides atacam em igual frequência todas as espécies hospedeiras? Pode o parasitóide alterar o seu comportamento de escolha frente às diferentes opções de hospedeiros? Neste capítulo foi investigado se o comportamento agregado do parasitóide se dá da mesma forma para diferentes hospedeiros e se diferentes padrões de agregação podem ser traduzidos em performances reprodutivas. Além disso, foi analisado o comportamento do parasitóide mediante a opção de escolha entre hospedeiros de diferentes espécies.

Materiais e métodos

Metodologia para coleta dos espécimes

Moscas e parasitóides provenientes das populações naturais durante o levantamento faunístico foram utilizadas para estabelecer colônias em laboratório. Insetos produzidos nas colônias foram utilizados nos experimentos para investigar a existência de padrões comportamentais na escolha de hospedeiros.

Estimativa de frequência de parasitismo

Parasitismo em delineamento sem opção na escolha de hospedeiros

As frequências de parasitismo foram estimadas a partir do acondicionamento de uma fêmea parasitóide e vinte e cinco pupas da espécie de díptero. Para o experimento foram utilizadas quatro espécies parasitóides: espécie da família Diapriidae, *N. vitripennis*, *P. vindemiae* e *S. endius*. Foram utilizadas fêmeas nulíparas (1^a. geração) provenientes das populações laboratoriais, previamente alimentadas com mel e água. As fêmeas foram individualizadas em recipientes plásticos (20 cm de altura por 15 cm de diâmetro) contendo

cinco placas de Petri com cinco pupas de hospedeiros cada, totalizando 25 pupas hospedeiras. As pupas tinham aproximadamente 24 horas de idade. Os recipientes plásticos foram colocados em bancadas iluminadas e mantidos em sala com temperatura a $25\pm 1^{\circ}\text{C}$, fotoperíodo de 12 horas e umidade relativa de 70%. Foram utilizadas pupas de *C. albiceps*, *C. putoria*, *C. macellaria*, *L. sericata* e *C. megacephala* como hospedeiras. As diferentes espécies de parasitóides foram confinadas com as pupas hospedeiras por 24 h, com a finalidade de estimar a frequência de parasitismo de cada espécie de parasitóide sobre os hospedeiros, bem como conhecer o comportamento reprodutivo das espécies parasitóides nas primeiras 24 horas de contato com seus hospedeiros. Para cada interação hospedeiro/parasitóide foram feitas 10 réplicas e a quantidade de pupas parasitadas foi quantificada. Foram consideradas pupas parasitadas aquelas em que não ocorreu eclosão de moscas adultas. A alimentação e oviposição de parasitóides sobre seus hospedeiros são comuns (Godfray, 1994). Assim, foram feitas análises separadas para pupas em que se observou a eclosão de novos parasitóides (reprodução) e pupas sem eclosão, seja de parasitóides ou moscas.

Parasitismo em delineamento com opção na escolha de hospedeiros

Neste experimento foi introduzida nos recipientes plásticos uma fêmea parasitóide e cinco pupas de cada espécie de díptero, a fim de se analisar a escolha de hospedeiros, através da comparação entre as frequências de parasitismo sobre cada uma. Para cada recipiente havia cinco placas de Petri e cada uma continha cinco pupas. Assim, as pupas em cada placa eram da mesma espécie, mas as cinco placas continham diferentes espécies, totalizando cinco no experimento. Foram estabelecidas 10 repetições para cada combinação. As fêmeas parasitóides foram também confinadas durante 24 horas com as pupas das espécies hospedeiras.

Análise estatística

Os resultados para os experimentos de parasitismo sem opção de escolha foram analisados por regressão logística, através do procedimento GLM do SAS (SAS, Realise

9.01), com transformação arco-seno, visando comparar possíveis diferenças entre as frequências de parasitismo sobre as espécies hospedeiras, por diferentes parasitóides.

Para a análise da frequência do parasitismo com opção de escolha foi aplicado teste estatístico considerando proporções de parasitismo sobre cada hospedeiro e a formulação das hipóteses estatísticas foi baseada no teste T (Hotelling's T^2). As frequências de parasitismo com opção de escolha também foram analisadas por regressão logística, através do procedimento GLM do SAS (SAS, Realise 9.01). Para análises em que se encontrou diferença significativa entre as comparações, foram estabelecidos grupos contrastes para investigar a variação entre grupos por análise *post hoc*.

Resultados

Parasitismo sem opção de escolha

A análise de variância por regressão logística realizada com os resultados de parasitismo indicou diferença significativa para a interação entre as variáveis: espécie hospedeira × espécie parasitóide ($p < 0,05$, $F = 14,53$). A tabela 1 mostra a frequência de parasitismo para a interação de cada espécie hospedeira com as espécies parasitóides. As frequências de parasitismo por Diapriidae foram maiores sobre pupas de *C. megacephala*, com *C. putoria* exibindo em seguida a maior vulnerabilidade (Fig. 1). A menor frequência de parasitismo foi dada sobre pupas de *C. macellaria* e a diferença nas frequências de parasitismo foi significativa ($p < 0,05$) apenas quando as hospedeiras *C. megacephala* e *C. macellaria* foram comparadas (Tab.1). A análise para *N. vitripennis* não revelou diferença significativa para o parasitismo sobre diferentes espécies hospedeiras ($p > 0,05$) (Tab. 1).

A análise para *P. vindemiae* mostrou diferença significativa na comparação do parasitismo entre *C. macellaria*, *C. albiceps* e *C. megacephala* e entre *L. sericata*, *C. albiceps* e *C. megacephala* ($p < 0,05$). As demais comparações não mostraram diferença significativa ($p > 0,05$) (Tab.1). As maiores frequências de parasitismo foram observadas sobre *L. sericata*, *C. macellaria* e *C. putoria* respectivamente, mas a diferença não foi

significativa entre as três espécies (Tab.1). *Spalangia endius* não exibiu diferença significativa entre as espécies hospedeiras ($p > 0,05$) (Tab.1).

Em alguns experimentos foram observadas pupas nas quais não houve eclosão nem de parasitóides, nem de moscas. Por este motivo foram realizadas análises de variância para a comparação do desempenho das quatro espécies parasitóides sobre as espécies hospedeiras, considerando duas atividades durante o parasitismo: utilização de pupas como sítio de oviposição e utilização de pupas para alimentação. Este tipo de enfoque analítico foi feito com a finalidade de avaliar a tendência de escolha de hospedeiros para diferentes atividades da fêmea parasitóide.

Utilização de pupas como sítio de oviposição

A tabela 2 mostra a frequência de parasitismo sobre pupas de diferentes espécies de moscas varejeiras utilizadas como sítio de oviposição, por quatro espécies de fêmeas parasitóides. Não foi observada atividade reprodutiva sobre pupas de *C. macellaria* (Tab. 2). A análise não mostrou diferença significativa entre *C. macellaria*, *C. putoria*, *C. albiceps* e *L. sericata* ($p > 0,05$). *Chrysomya megacephala* foi a espécie sobre a qual se observou a frequência de oviposição mais alta, evidenciando a diferença significativa na comparação com as outras espécies ($p < 0,05$), com exceção da comparação com *L. sericata*.

A análise para as taxas de oviposição de *N. vitripennis* não revelou diferença significativa entre os diferentes hospedeiros ($p > 0,05$), embora as maiores frequências de oviposição tenham ocorrido sobre *C. megacephala* e *C. macellaria* (Tab.2). As fêmeas parasitóides de *P. vindemiae* mostraram maior frequência de oviposição em *L. sericata*, seguida por *C. putoria* e *C. macellaria* (Tab 2). As menores frequências recaíram sobre *C. megacephala* e *C. albiceps*. A análise de variância mostrou diferença significativa entre a frequência de oviposição sobre *C. albiceps* quando comparada com as frequências de oviposição sobre *L. eximia*, *C. putoria* e *C. macellaria* ($p < 0,05$). *Spalangia endius* mostrou maior frequência de oviposição sobre *C. megacephala*, seguida por *C. macellaria* e *L. sericata* (Tab. 2). As menores frequências ocorreram sobre *C. albiceps* e *C. putoria*,

que apresentaram diferença significativa quando comparadas a oviposição sobre *C. megacephala* ($p < 0,05$).

Pupas sem eclosão de parasitóides

A Tabela 3 mostra a frequência de pupas sem eclosão de parasitóides, encontrada para cada interação parasitóide/ hospedeiro. A ocorrência de pupas sem eclosão de parasitóides sugere a utilização de pupas para alimentação, bem como pode refletir, a tentativa de oviposição sem sucesso. A análise de variância para Diapriidae não mostrou diferença significativa entre as frequências de pupas sem eclosão de parasitóides ($p > 0,05$) (Tab.3). A análise de variância por regressão logística das frequências de mortalidade entre os hospedeiros para *N. vitripennis* também não demonstrou diferença significativa ($p > 0,05$) (Tab.3). *Pachycrepoideus vindemiae* mostrou diferença significativa entre a frequência de pupas de *C. macellaria* e *C. megacephala* utilizadas para alimentação ($p < 0,05$). A maior frequência de pupas sem eclosão de parasitóides foi observada em *C. macellaria* e a menor sobre *C. megacephala* (Tab.3). *Spalangia endius* exibiu maior frequência de parasitismo não reprodutivo sobre *C. albiceps* e *C. macellaria* e menor sobre *C. megacephala* (Tab. 3). Houve diferença significativa somente entre *C. megacephala* e *C. albiceps* ($p < 0,05$).

Impacto dos parasitóides sobre pupas das cinco espécies hospedeiras

A comparação do parasitismo sobre pupas hospedeiras pelas diferentes espécies de parasitóides também foi analisada, a fim de avaliar qual espécie de parasitóide pode causar maior impacto sobre populações de hospedeiros com o parasitismo nas primeiras 24 horas. Além disso, a análise permitiu observar que hospedeiro traz mais vantagens em termos de sobrevivência e prole aos parasitóides. As maiores taxas de parasitismo foram encontradas em parasitóides de reprodução solitária, *S. endius* e *P. vindemiae*, nos quais normalmente ocorre a emergência de apenas um parasitóide por pupa. De maneira geral, *S. endius* exibiu as maiores taxas de ataque às espécies hospedeiras dentro do período de 24h de contato (Tab.1).

Entretanto, a maior parte das pupas parasitadas não foi utilizada para sua reprodução (Fig.4). De maneira contrária, *P. vindemiae* também exibiu altas taxas de parasitismo sobre as espécies hospedeiras e a maior parte das pupas parasitadas foi utilizada para a reprodução. As espécies de reprodução gregária, parasitóide da família Diapriidae e *N. vitripennis*, apresentaram menores taxas de parasitismo sobre pupas quando comparada às espécies de reprodução solitária (Tab.1). O parasitismo das quatro espécies parasitóides sobre pupas de *C. megacephala* sempre indicou maior aproveitamento reprodutivo (Figs. 1-4), diferindo do resultado observado sobre as demais pupas hospedeiras, as quais na maioria das situações exibiram maiores taxas de parasitismo não reprodutivo dentre as pupas atacadas.

Confinamento com *C. macellaria*

O confinamento durante 24 horas, das quatro espécies parasitóides com *C. macellaria* mostrou que, fêmeas de *P. vindemiae* e *S. endius* exibem maiores taxas de ataque sobre esta espécie hospedeira (Tab.1), indicando 47% e 67% de pupas atacadas em relação ao total de pupas disponíveis. Entretanto, o parasitismo para alimentação foi dado em maior proporção comparado ao parasitismo reprodutivo (Figs. 3,4). As figuras 1 a 4 mostram a proporção de pupas utilizadas para reprodução dentre as pupas parasitadas por Diapriidae, *N. vitripennis*, *P. vindemiae* e *S. endius*, respectivamente. Não foi observada atividade reprodutiva de fêmeas de Diapriidae em pupas de *C. macellaria* (Fig.1). As taxas de oviposição em pupas das demais espécies hospedeiras não diferiram entre si (Tab.2). Somente *N. vitripennis* exibiu melhor aproveitamento de pupas de *C. macellaria* para sua reprodução, sendo que em 50% do total de pupas parasitadas foi observada a eclosão de novos parasitóides (Fig.2).

Confinamento com *C. putoria*

As taxas de ataque exibidas por *S. endius* e *P. vindemiae* no confinamento de 24 horas com pupas de *C. putoria* diferiram das taxas de ataque das demais espécies parasitóides (Tab.1), representando 45,6% e 42,4% do total de pupas disponíveis. Para *S.*

endius o maior número de pupas atacadas não se deu para a atividade reprodutiva (Fig.4), entretanto, para *P. vindemiae* a maior parte das pupas atacadas foram utilizadas para a reprodução (Fig.3). Embora o número de pupas parasitadas tenha sido diferente entre as espécies parasitóides, as taxas de oviposição em pupas de *C. putoria* não diferiram significativamente entre *N. vitripennis*, *P. vindemiae* e *S. endius* (Tab.2). As maiores taxas de pupas atacadas sem eclosão de parasitóides foram observadas sobre *S. endius*, Diapriidae e *P. vindemiae*, porém a diferença não foi significativa entre as três espécies (Tab.3). Com exceção de *P. vindemiae*, as espécies parasitóides utilizaram maior número de pupas de *C. putoria* para atividades não reprodutivas (Figs.1-4).

Confinamento com *C. albiceps*

Fêmeas de *S. endius* exibiram as maiores taxas de parasitismo, correspondendo a 55,6% de pupas de *C. albiceps* oferecidas no confinamento de 24 horas, diferindo das taxas de ataque dos demais parasitóides (Tab.1). Entretanto, 48,4% das pupas parasitadas não foram utilizadas para reprodução (Fig.3). As taxas de oviposição dentre as pupas parasitadas pelas quatro espécies parasitóides não diferiram entre si (Tab.2). As pupas parasitadas de *C. albiceps* foram utilizadas em maior proporção para atividades não reprodutivas (Figs. 1-4).

Confinamento com *C. megacephala*

As maiores taxas de ataque às pupas de *C. megacephala* foram encontradas no parasitismo de fêmeas de Diapriidae e para *S. endius*, sem porém exibir diferença significativa entre si e com taxas de 37,2% e 62,4% respectivamente (Tab1). Dentre as pupas parasitadas por Diapriidae e *S. endius*, a maior parte foi utilizada para reprodução (Fig.1,4). As taxas de oviposição em pupas de *C. megacephala* não diferiram entre as espécies parasitóides (Tab.2). Contudo, é interessante observar que para todas as espécies parasitóides, pupas foram utilizadas em maior proporção para a reprodução (Figs. 1- 4).

Confinamento com *Lucilia sericata*

As maiores taxas de ataque exibidas sobre pupas de *L. sericata* foram observadas em *S. endius* e *P. vindemiae*, que diferiram significativamente das demais, representando 48% e 62,4% do total de pupas parasitadas durante o (Tab.1). Dentre as pupas parasitadas, a maior parte foi utilizada para a reprodução por fêmeas de *P. vindemiae* (Fig.3). Entretanto, para *S. endius* a maioria das pupas parasitadas não se deu para fins reprodutivos (Fig.4). As maiores taxas de oviposição sobre pupas de *L. sericata* foram observadas em *P. vindemiae*, diferindo das demais espécies parasitóides (Tab.2). Pupas de *L. sericata* tiveram parasitismo superior a 50% por Diapriidae (Fig.1) e *P. vindemiae* (Fig.3).

Parasitismo com opção de escolha

A Tabela 4 mostra o parasitismo com opção de escolha por espécies parasitóides sobre pupas hospedeiras. Neste experimento cada fêmea parasitóide foi confinada com as pupas das cinco espécies hospedeiras ao mesmo tempo. As fêmeas parasitóides da família Diapriidae não mostraram diferença significativa em termos de parasitismo, quando puderam escolher entre as espécies de hospedeiros ($p > 0,05$, $F = 2,16$, $T^2 = 0,192$), embora as maiores taxas de parasitismo tenham sido observadas sobre *C. megacephala* e *C. putoria* (Tab. 4, Fig.5).

A análise para *N. vitripennis* mostrou diferença significativa no parasitismo entre as espécies hospedeiras ($p < 0,05$; $F = 59,89$; $T^2 = 5,32$). A taxa de parasitismo foi maior sobre *C. putoria* e *C. megacephala*. Pupas de *C. macellaria* não foram parasitadas (Tab.4, Fig.5). A análise dos contrastes pareados para espécies não revelou diferença significativa, porém somente entre *C. macellaria* e *L. sericata* ($p > 0,05$, $F = 0,78$) e *C. albiceps* e *L. sericata* ($p > 0,05$, $F = 1,39$). A análise para *P. vindemiae* mostrou diferença significativa entre o parasitismo sobre as espécies hospedeiras ($p < 0,05$, $F = 5,02$, $T^2 = 0,446$). A tabela 4 mostra que esta espécie exibe maior parasitismo sobre pupas de *C. putoria*. A comparação entre o parasitismo sobre pupas de *C. putoria* e as demais espécies indica diferença significativa ($p < 0,05$) (Tab.4, Fig5). *Spalangia endius* não mostrou diferença

significativa entre as frequências de parasitismo quando pôde escolher entre as espécies de hospedeiros ($p > 0,05$, $F = 1,59$, $T^2 = 0,141$) (Tab. 4, Fig.5).

Escolha por sítio de oviposição

A tabela 5 mostra a frequência de oviposição sobre pupas de moscas varejeiras para as diferentes espécies de parasitóides. Neste experimento as fêmeas parasitóides puderam escolher entre diferentes sítios de oviposição caracterizados pelo acondicionamento de cinco pupas por placa de Petri. A figura 6 mostra que de maneira geral, *P. vindemiae* e *S. endius*, parasitóides de reprodução solitária, exibiram maiores taxas de reprodução, acima de 50%, se comparadas às taxas de reprodução das espécies gregárias.

A análise para Diapriidae não mostrou diferença significativa entre a atividade de oviposição ($p > 0,05$, $F = 0,87$, $T^2 = 0,077$) nos diferentes hospedeiros. Pupas de *C. macellaria* não foram utilizadas na reprodução de Diapriidae (Tab.5). *Nasonia vitripennis* também não mostrou diferença significativa para a oviposição nas diferentes espécies de pupas de moscas varejeiras ($p > 0,05$, $F = 2,31$, $T^2 = 0,204$), não sendo observada a utilização de pupas de *L. sericata* e *C. macellaria* para a reprodução (Tab.5). Não houve diferença significativa entre a oviposição de *P. vindemiae* sobre as pupas das hospedeiras ($p > 0,05$, $F = 2,36$, $T^2 = 0,2101$) (Tab.5). A análise para a atividade reprodutiva de *S. endius* também não mostrou diferença significativa entre as espécies hospedeiras ($p > 0,05$, $F = 1$, $T^2 = 0,089$) (Tab.5).

Pupas sem eclosão de parasitóides

A tabela 6 mostra a mortalidade de pupas devido ao parasitismo não reprodutivo. A figura 7 mostra pupas de *C. putoria* e *C. megacephala* foram as mais utilizadas no parasitismo não reprodutivo. A análise de variância por regressão logística para o número de pupas sem eclosão de parasitóides de Diapriidae mostrou diferença significativa ($p < 0,05$, $F = 5,86$, $T^2 = 0,521$). As pupas de *C. putoria* e *C. megacephala* sofreram maior taxa de ataque se comparadas às demais pupas (Tab.6), mas não foi constatada diferença

significativa entre as taxas de ataque sobre estas espécies ($p > 0,05$, $F= 1,74$). As demais não diferiram significativamente entre si nas comparações pareadas ($p > 0,05$).

A taxa de parasitismo sem eclosão de parasitóides apresentou diferença significativa para a ação de *N. vitripennis* sobre as espécies hospedeiras ($p < 0,05$, $F=50,39$, $T^2= 4,48$). A tabela 6 mostra que a mortalidade de pupas de *C. putoria* e *C. megacephala* foi maior na presença deste parasitóide (Fig. 7). A análise de variância pareada mostrou diferença significativa na comparação de *C. putoria* com todas as outras espécies hospedeiras ($p < 0,05$). O mesmo ocorreu para *C. megacephala*, que também diferiu das demais espécies hospedeiras ($p < 0,05$) (Tab.6).

Pachycrepoideus vindemiae também exibiu diferentes taxas de parasitismo não reprodutivo sobre as diferentes espécies de pupas hospedeiras ($p < 0,05$, $F= 24,33$, $T^2= 2,16$). As maiores freqüências de mortalidade recaíram sobre *C. putoria* e *C. megacephala* (Tab.6, Fig.7). A mortalidade entre as demais espécies de pupas não diferiu significativamente ($p > 0,05$). Houve diferença significativa na comparação de *C. putoria* com todas as outras espécies hospedeiras (Tab.6) e também para *C. megacephala* ($p < 0,05$). Não houve diferença significativa para o parasitismo entre *C. macellaria*, *C. albiceps* e *L. sericata* ($p > 0,05$).

Foi encontrada diferença significativa entre as taxas de parasitismo não reprodutivo sobre pupas na presença de *S. endius* ($p < 0,05$, $F= 3,58$, $T^2= 0,318$). *Chrysomya megacephala* e *C. macellaria* apresentaram as maiores freqüências de parasitismo, porém a diferença não foi significativa entre elas ($p > 0,05$ $F=6,62$) (Fig.7). As demais espécies hospedeiras apresentaram as menores freqüências de pupas sem eclosão de parasitóides e não apresentaram diferença entre si ($p > 0,05$). As taxas de parasitismo sobre *C. megacephala* e *C. macellaria* utilizadas para fins não reprodutivos diferiram das demais espécies hospedeiras ($p < 0,05$) (Fig.7).

Discussão

Foi observado neste estudo que o ataque a hospedeiros não somente se deu para fins reprodutivos, sendo observada a ocorrência de pupas sem eclosão de parasitóides ou moscas. O número de pupas sem eclosão de moscas foi comparado a um experimento controle, onde pupas das cinco espécies hospedeiras não entraram em contato com parasitóides. As taxas de mortalidade destas pupas corresponderam a taxas menores que 1%. Dessa maneira, a freqüente ocorrência de pupas sem eclosão de moscas e/ou parasitóides observadas nos experimentos esteve provavelmente relacionada à atividade dos parasitóides durante a interação com seus hospedeiros.

A mortalidade de pupas pode ter causas diversas tais como: alimentação do parasitóide sobre as pupas ou simplesmente pela tentativa frustrada de oviposição durante o manuseio da pupa (Godfray, 1994; Heimpel, 1996). Apoiando-se neste fato, a ocorrência de pupas sem eclosão de parasitóides e/ou moscas esteve provavelmente associada ao uso de pupas com a finalidade de manutenção e ganho energético das fêmeas parasitóides durante o forrageio. As mais altas taxas de parasitismo sobre espécies hospedeiras nem sempre se traduzem em melhor desempenho reprodutivo e conseqüente vantagens para o crescimento populacional dos parasitóides. Neste caso, a atividade alimentar, com conseqüências diretas principalmente para o parasitóide, pode ter influenciado na escolha de espécies hospedeiras. Nos experimentos com e sem opção de escolha de hospedeiros, parasitóides da família Diapriidae não utilizaram pupas de *C. macellaria* para reprodução (Tab1, Fig.1). Em ambos os casos, as maiores taxas de parasitismo se deram sobre pupas de *C. megacephala*.

Nasonia vitripennis não mostrou especificidade parasitária dentre as espécies hospedeiras oferecidas, tanto para as taxas de parasitismo total quanto para oviposição. Entretanto, quando a espécie podia escolher entre hospedeiras, a escolha recaía sobre pupas de *C. megacephala* e *C. putoria* (Fig.5). Apesar da tendência observada, a escolha por sítio de oviposição não diferiu entre os hospedeiros, sugerindo que a diferença é dada por atividades não reprodutivas. Nos experimentos em que fêmeas de *P. vindemiae* não tinham opção por hospedeiros foram observadas maiores taxas de parasitismo sobre *L. sericata*, *C. macellaria* e *C. putoria* (Fig.3). As maiores taxas de oviposição também corresponderam a estas espécies hospedeiras (Fig.3 Tab.2). Entretanto, quando as fêmeas puderam escolher

seus hospedeiros, as maiores taxas de parasitismo não corresponderam às maiores taxas de oviposição (Tab.4,5, Fig.5), sugerindo que a agregação de parasitóides em locais com diversidade de hospedeiros pode não indicar maior desempenho reprodutivo. As taxas de parasitismo de fêmeas de *S. endius* foram altas sobre todas as pupas hospedeiras, não apresentando diferença entre elas (Tab.1). Entretanto, pupas de *C. macellaria* e *C. megacephala*, com altas taxas de parasitismo, também exibiram as maiores taxas de oviposição (Tab.2, Fig.4). Quando as fêmeas passaram a ter opção por escolha de hospedeiros, as maiores taxas de parasitismo, embora não tenham diferido entre as espécies hospedeiras, não corresponderam às maiores taxas de oviposição.

O parasitismo é uma interação complexa por envolver estímulos sensoriais como: olfato (substâncias voláteis do hospedeiro ou do substrato), visão, som, além de domínio do hospedeiro, alimentação de seus fluidos e comportamento de oviposição (Hassel, 1978). A localização das presas em sítios oviposicionais geralmente irá depender dos sentidos visuais e olfativos do parasitóide e pode ou não estar relacionado com a densidade de presas no ambiente (Hassel, 1978). Este processo de encontro e seleção de hospedeiros ocorre em curta escala de tempo, tipicamente em minutos, e requer observação direta do comportamento forrageador de fêmeas. O processo comportamental envolve aspectos tais como: abundância de hospedeiros detectados por parasitóides; forrageio incompleto e tempo disponível para forrageio (Hassel, 1978).

Como foi observado nos resultados deste estudo, o parasitismo não se limitou apenas à oviposição, pois pupas mortas foram observadas após o contato com os parasitóides. A causa da mortalidade é provavelmente variada, podendo ser atribuída à utilização do hospedeiro como item alimentar ou ainda à tentativa frustrada de oviposição (Godfray, 1994; Heimpel, 1996). Alguns parasitóides se alimentam e ovipõe no mesmo hospedeiro (Godfray, 1994). Neste caso, as vespas podem consumir hemolinfa através de pequenas incisões feitas pelo ovipositor, mas sem remover grandes quantidades de fluido do hospedeiro. Já outros parasitóides usam alguns hospedeiros para se alimentar e outros para colocar seus ovos (Godfray, 1994). Nestes casos, o processo de alimentação também leva os hospedeiros geralmente à morte. Quando houve possibilidade de escolha de hospedeiros, as maiores taxas de pupas utilizadas para alimentação nem sempre corresponderam às maiores taxas de pupas utilizadas para reprodução, sugerindo que as atividades de

alimentação e oviposição foram dadas em tempos diferentes pelos parasitóides e consequentemente em hospedeiros diferentes.

A alimentação pode ter dois propósitos: fonte de energia ou fonte de nutrientes para a maturação dos ovos. Algumas espécies são incapazes de ovipositar sem ter se alimentado de nutrientes essenciais para a maturação dos ovos (Godfray, 1994). Dessa forma, a alta taxa de pupas sem emergência pode ter ocorrido para a maturação de ovos e não somente alimentação. Estudos mais detalhados sobre o investimento reprodutivo das espécies necessitam ser feitos para o esclarecimento destes aspectos. Insetos parasitóides têm sido amplamente utilizados para o desenvolvimento de teorias em ecologia comportamental e evolutiva. A procura dos parasitóides por hospedeiros e as estratégias de oviposição estão diretamente ligadas à produção de prole e ao ganho energético, o que faz do grupo taxonômico bom modelo biológico para testes de otimização em teorias de comportamento reprodutivo (van Alphen and Vet, 1986; Godfray, 1994).

Alguns parasitóides têm número limitado de ovos devendo esgotá-los antes de morrer (Driessen and Hemerik, 1992; Seventer *et al.*, 1998; Roseheim, 1999). Dessa forma, o parasitóide deve maximizar seu ganho de prole por unidade de tempo. O tempo pode ser considerado o único mediador do custo da reprodução (Charnov and Skinner, 1984; Skinner, 1985; Visser *et al.*, 1992, Roseheim, 1999), sendo a principal variável que guia as respostas evolutivas da limitação de ovos de insetos parasitóides mediante a pressão da seleção natural (Wajnberg *et al.*, 2006). Assim, os comportamentos de forrageio e especialmente as estratégias de distribuição de tempo dos parasitóides estão entre os atributos selecionados para a alta produção de prole (Emlen, 1966; MacArthur and Pianka, 1966).

De maneira geral foi observado que os parasitóides com maiores taxas de ataque e oviposição sobre as espécies hospedeiras foram *S. endius* e *P. vindemiae* (Tab.1), espécies de reprodução solitária. Este fato sugere que, devido ao número de indivíduos por pupa parasitada ser baixo, há um maior esforço por parte das fêmeas para aumentar a prole, comportamento análogo a das fêmeas de parasitóides de reprodução gregária, onde cada evento de oviposição significa aumento populacional para a próxima geração. As diferenças das taxas de reprodução e alimentação entre os parasitóides gregários e solitários sugerem duas diferentes estratégias adaptativas para a otimização da reprodução no tempo. Fêmeas

parasitóides de reprodução solitária necessitam parasitar maior número de pupas por unidade de tempo, bem como garantir seu desempenho reprodutivo se alimentando mais intensamente para garantir ganho energético durante o forrageio.

O comportamento do parasitóide determina a estrutura de organização em nível populacional e de comunidade, podendo passar por diferentes fases (Godfray, 1994) como, por exemplo: procura por hospedeiros, oviposição sobre, dentro ou próximo ao hospedeiro e desenvolvimento larval sobre ou dentro dos hospedeiros. Durante o forrageio, a fêmea parasitóide normalmente deve escolher da melhor forma o hospedeiro a ser explorado. Os hospedeiros geralmente detêm diferentes qualidades e, assim são capazes de conferir diferentes vantagens para as fêmeas parasitóides. Dessa maneira, entender como as fêmeas parasitóides distribuem seu tempo de forrageio em cada hospedeiro antes de deixá-lo, tem estado entre os grandes desafios dos estudiosos da ecologia comportamental de parasitóides (van Alphen *et. al.*, 2003).

Spalangia endius demonstrou ser o parasitóide mais eficaz para a diminuição da população de todas as espécies hospedeiras em geral. A característica generalista deste parasitóide foi mantida nos dois tipos de experimento, com e sem escolha. *Nasonia vitripennis* também manteve sua característica generalista tanto na presença de uma espécie hospedeira quanto na presença das cinco. Diapriidae mostrou maior ataque sobre pupas de *C. megacephala* nas duas condições. *Pachycrepoideus vindemiae* foi a única espécie que mudou a tendência por escolha de hospedeiros nos experimentos com e sem escolha. Estes resultados sugerem a possibilidade de mudança de comportamento entre as espécies parasitóides.

Experimentos laboratoriais são ideais para investigar como parasitóides efetivamente lidam com problemas de forrageio. Estudos centrados na dinâmica hospedeiro-parasitóide sob a dimensão da interação entre dois níveis tróficos não são raros (Askew & Shaw, 1986; Hawkins & Lawton, 1987; Hawkins, 1988). Entretanto, muitos sistemas naturais envolvem redes de interações entre espécies. Recentes trabalhos quantificando teias alimentares hospedeiro-parasitóides têm trazido importantes informações no contexto de estrutura de comunidades (Memmott *et.al.*, 1994; Schonrogge *et. al.*, 1999; Muller *et al.*, 1997).

Chrysomya albiceps, tem preferência por espécies nativas durante as interações, exercendo grande peso na redução populacional delas, quando comparadas às espécies introduzidas (Wells & Greenberg, 1992 a, b; Faria *et al.* 1999, 2001). A dinâmica de interação predatória de *C. albiceps* com outras espécies de moscas já foi estudada sob o aspecto bi-trófico (Faria *et al.* 1999, 2001). A introdução de parasitóides que atuam com diferentes intensidades de parasitismo sobre pupas hospedeiras pode mudar padrões populacionais em espécies de moscas que participam desta interação trófica. A compreensão dos mecanismos que governam a dinâmica populacional em espécies que utilizam a predação e o parasitismo como estratégia de forrageio pode contribuir com um melhor entendimento do funcionamento da estrutura da comunidade de insetos necrófagos, influenciada por processos de invasão biológica, como os registrados com moscas-varejeiras no Brasil.

Referências Bibliográficas

- ASKEW, R.R. 1971. **Parasitic Insects**. Heinemann, London.
- ASKEW, R.R.; SHAW, M.R. 1986. parasitoid communities: their size, structure and development. In: WAAGE, J.K.; GREATHEAD, D. (eds). **Insects Parasitoids**, 225-264. London: Academic Press. (chapter 9-13).
- Bras. Ent. 39**: 779-786.
- CHARNOV, E.L. 1976. Optimal foraging: the marginal value theorem. **Theoretical Population Biology. 9**: 126-136.
- CHARNOV, E.L.; SKINNER, S.W. 1984. Evolution of host selection and clutch size in parasitoid wasp. **Fla Entomol 67**: 5-21.
- EMLLEN, J.M. 1966. The role of time and energy in food preference. **American Naturalist 100**: 611-617.
- FARIA, L.D.B., ORSI, L., TRINCA, L.A. & GODOY, W.A.C., 1999. Larval predation by *Chrysomya albiceps* on *Cochliomyia macellaria*, *Chrysomya megacephala* and *Chrysomya putoria*. **Entomologia Experimentalis et Applicata 90**: 149-155.

- FARIA, L.D.B. & GODOY W.A.C., 2001. Prey choice by facultative predator larvae of *Chrysomya albiceps* (Diptera: Calliphoridae). **Men. Inst. Oswaldo Cruz** **96**: (6) 875-878.
- FULTON, B.B. 1933. Notes on *Habrocystus cerealellae*. **Annals of the Entomological Society of America** **26**: 536-553.
- GODFRAY, H.C.J. 1994. **Parasitoids. Behavioral and evolutionary ecology**. Princeton University Press.
- HASSELL, M. P., 1978. **The dynamics of arthropod predator-prey systems**. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.
- HAWKINS, B.A. 1988. Species diversity in third and fourth trophic levels: Patterns and mechanisms. **Journal of Animal Ecology** **57**: 137-162.
- HAWKINS, B.A.; LAWTON, J.H. 1987. Species richness for parasitoids of British phytophagous insects. **Nature** **326**: 788-790.
- HAWKINS, B.A.; SHEEHAN, W. 1994. **Parasitoid Community Ecology**. Oxford University Press.
- HEIMPEL, G.E.; ROSENHEIM, J.A.; MANGEL, M. 1996. Egg limitation, host quality, and dynamic behavior by a parasitoid in the field. **Ecology** **77**: 2410-2420.
- MACARTHUR, R.H.; PIANKA, E.R. 1966. On optimal use of a patchy environment. **American Naturalist** **100**: 603-609.
- MEMMOTT, J.; GODFRAY, H.C.J. 1994. The use and construction of parasitoid webs. In: HAWKINS, B.A.; SHEEHAN, W. (eds). **Parasitoid community Ecology**, 301-318. New York: Oxford University Press.
- MULLER, C.B.; GODFRAY, H.C.J. 1997. Apparent competition between two aphid species. **Journal of Animal Ecology** **66**: 57-64.
- QUICKE, D.L.J. 1997. **Parasitic Wasps**. London: Chapman and Hall.
- ROSENZWEIG, M.L. 1973. Exploitation in three trophic levels. **American Naturalist** **107**: 275-294.
- ROSENHEIM, J. A. 1999. The relative contributions of time and eggs to the cost of reproduction. **Evolution** **53**: 376-385.
- SAS Institute Inc. 2001. SAS/STAT Software, Release 9.01. Cary: SAS Institute Inc.

- SCHONROGGE, K.; WALKER, P.; CRAWLEY, M.J. 1999. Complex life cycles in *Andricus kollari* (Hymenoptera: Cynipidae) and their impact on associated parasitoid and inquiline species. **Oikos** **84**: 293-301.
- SEVENTER, J.G.; ELLERS, J.; DRIESSEN, G. 1998. An evolutionary argument for time limitation. **Evolution** **52**:1241-1244.
- SHIGESADA, N. & KAWASAKI, K. 1997. **Biological invasions: theory and practice**. Oxford University Press, Oxford.
- SIEKMANN, G. 2002. Food foraging in adult parasitoid *Cotesia rubecula*: how sugar sources contribute to survival and reproduction. **Dept Appl. Mol. Ecol. Adelaide Univ.**, p.148.
- SKINNER, S.W. 1985. Clutch size as an optimal foraging problem for insects. **Behav Ecol Sociobiol** **17**: 231-238.
- VAN ALPHEN J.J.M.; VET LEM. 1986. An evolutionary approach to host finding and selection. In: Waage J, Greathead, D (eds). **Insects parasitoids**. Academic Press, pp 23-61.
- VAN ALPHEN, J.J.M; BERNSTEIN, C.; DRIESSEN, G. 2003. Information acquisition and time allocation in insect parasitoids. **Trends Ecol Evol** **18**: 81-87.
- VISSER, M.E.; VAN ALPHEN, J.J.M.; HEMERICK, L. 1992. Adaptive superparasitism and patch time allocation in solitary parasitoids: an ESS model. **Journal of Animal Ecology** **61**: 93-101.
- WAJNBERG, E.; BERNHARD, P.; HAMELIN, F.; BOIVIN, G. 2006. Optimal patch time allocation for time-limited foragers. **Behav Ecol Sociobiol** **60**: 1-10.
- WELLS, J. D. & B. GREENBERG, 1992a. Rates of predation by *Chrysomya rufifacies* (Macquart) on *Cochliomyia macellaria* (Fabr.) (Diptera: Calliphoridae) in the laboratory: Effect of predator and prey development. **Pan-Pacific Entomologist** **68**:12-14.
- ____ 1992b. Laboratory interaction between introduced *Chrysomya rufifacies* and native *Cochliomyia macellaria* (Diptera: Calliphoridae). **Environmental Entomology** **21**:640-645.

Figuras

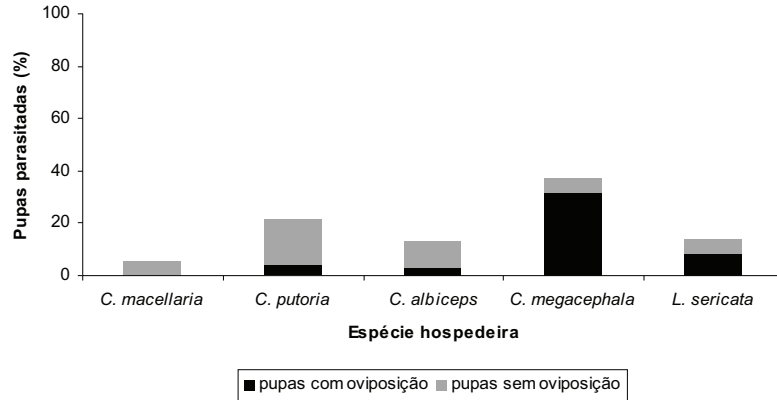


Fig. 1. Taxa de parasitismo e taxa de oviposição (%) em pupas de dípteros hospedeiros por fêmeas de espécie da família Diapriidae em experimentação sem opção de escolha.

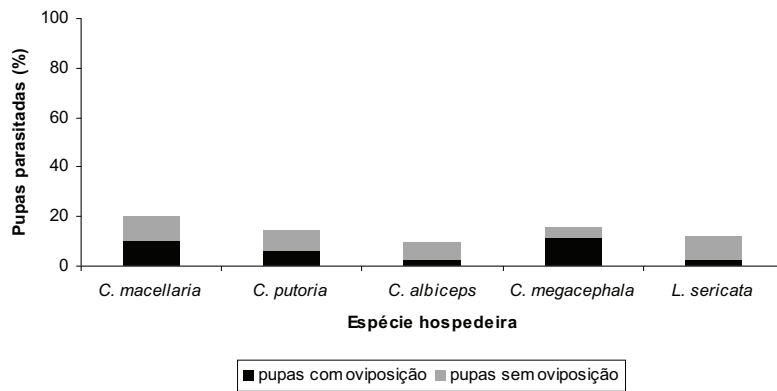


Fig. 2. Taxa de parasitismo e taxa de oviposição (%) em pupas de dípteros hospedeiros por fêmeas de *Nasonia vitripennis* em experimentação sem opção de escolha.

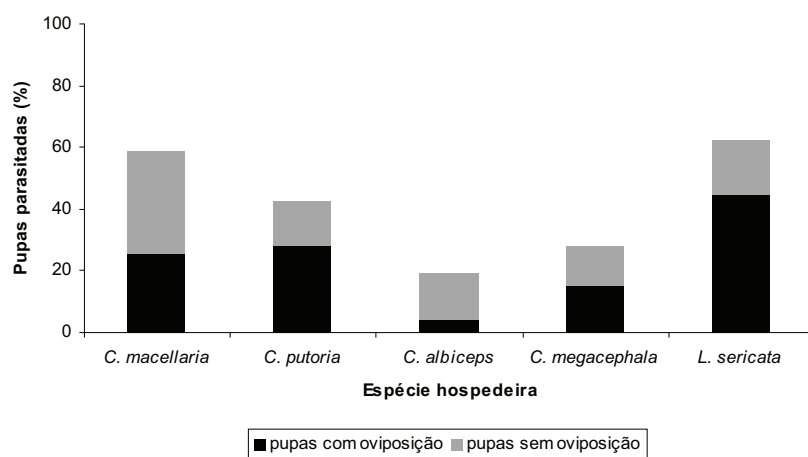


Fig. 3. Taxa de parasitismo e taxa de oviposição (%) em pupas de dípteros hospedeiros por fêmeas de *Pachycrepoideus vindemiae* em experimentação sem opção de escolha.

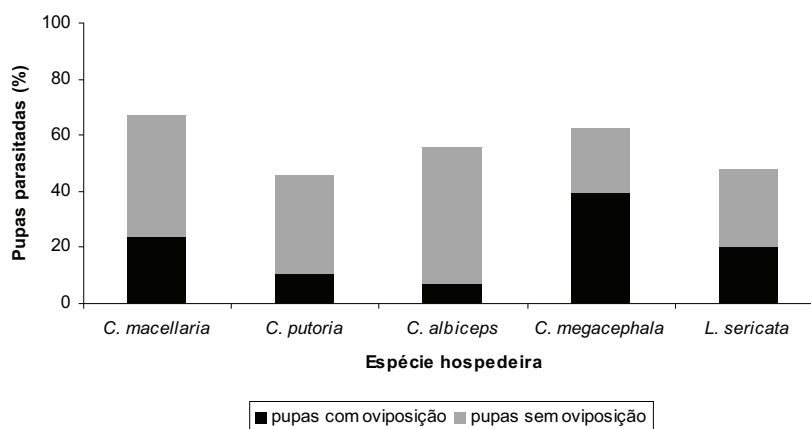


Fig. 4. Taxa de parasitismo e taxa de oviposição (%) em pupas de dípteros hospedeiros por fêmeas de *Spalangia endius* em experimentação sem opção de escolha.

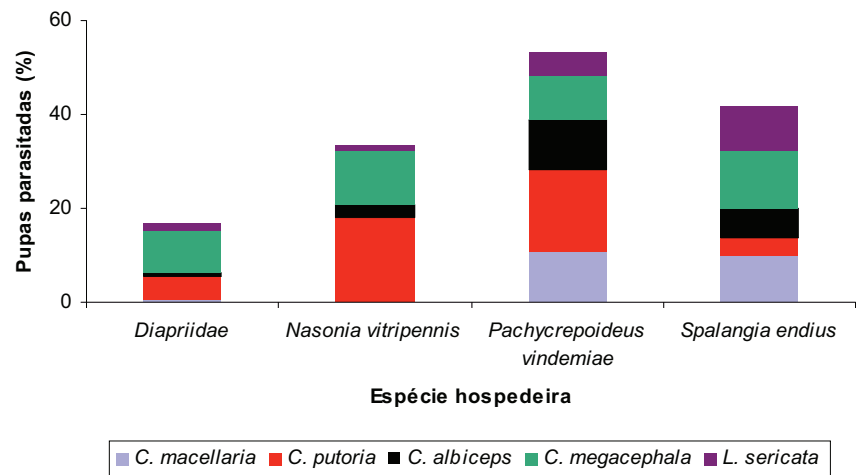


Fig.5. Estimativa da preferência no ataque sobre pupas de dípteros califorídeos dada pelas taxas de parasitismo de quatro espécies de parasitóides.

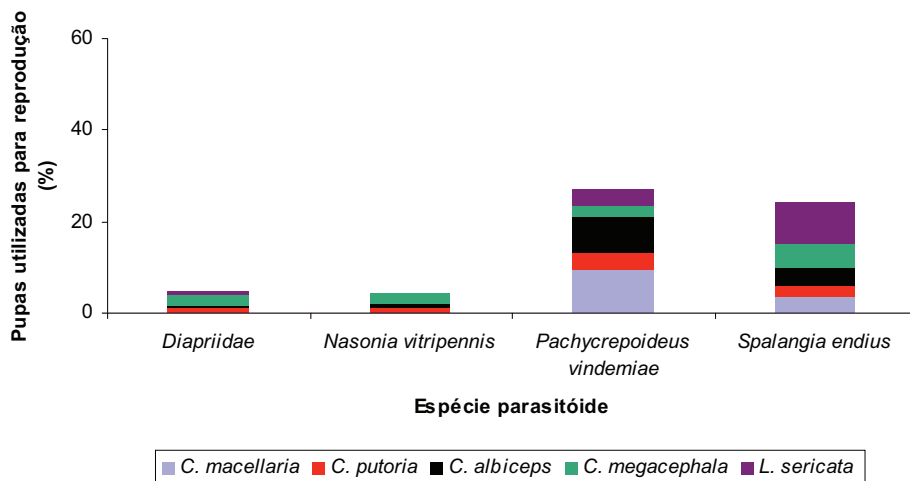


Fig.6. Estimativa da escolha de pupas de dípteros califorídeos como sítio de oviposição, dada pelas taxas de parasitismo de quatro espécies de parasitóides.

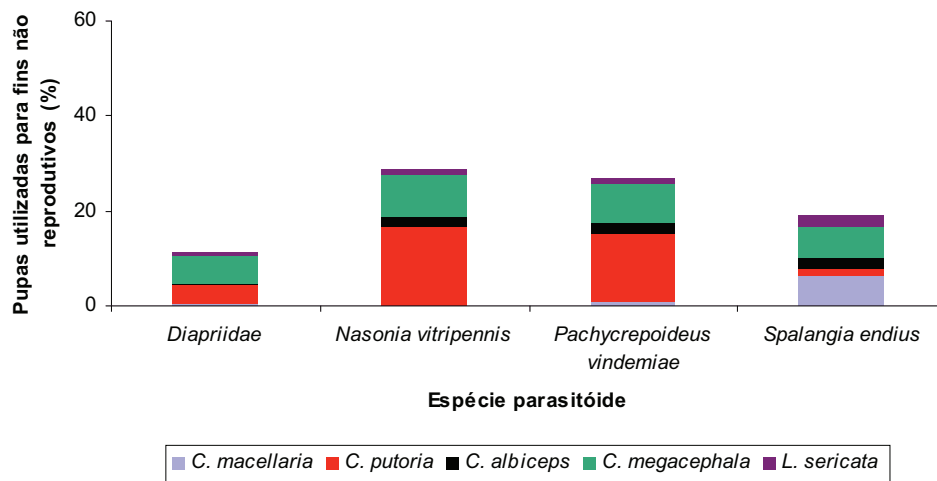


Fig.7. Estimativa da escolha de pupas de dípteros califorídeos dada pelas taxas de parasitismos de quatro espécies de parasitóides.

Tabelas

Tab.1. Freqüência de parasitismo sobre pupas de diferentes espécies de dípteros califorídeos em experimentos onde não houve opção de escolha por hospedeiros.

Espécie parasitóide	Espécie hospedeira				
	<i>C. macellaria</i>	<i>C. putoria</i>	<i>C. albiceps</i>	<i>C. megacephala</i>	<i>L. sericata.</i>
Diapriidae	A 13 a (5,2%)	A 56 a b (21,6%)	A 32 a b (12,8%)	AB 91 b (37,2%)	A 34 a b (13,6%)
<i>Nasonia vitripennis</i>	A 51 a (20,4%)	A 36 a (14,4%)	A 24 a (9,2%)	A 40 a (16%)	A 30 a (12%)
<i>Pachycrepoideus vindemiae</i>	B 146 a (58,4%)	B 106 a b (42,4%)	A 48 b (19,2%)	A 70 b (28%)	B 157 a (62,4%)
<i>Spalangia endius</i>	B 167 a (66,8%)	B 114 a (45,6%)	B 139 a (55,6%)	B 156 a (62,4%)	B 120 a (48%)

As letras minúsculas diferentes indicam diferença significativa entre hospedeiros ($P < 0,05$)

As letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa entre espécies parasitóides ($P < 0,05$)

n= 250 para cada espécie hospedeira

Tab. 2. Freqüência de parasitismo sobre pupas de diferentes espécies de dípteros califorídeos utilizadas como sítio de oviposição em experimentos onde não houve opção de escolha por hospedeiros.

Espécie parasitóide	Espécie hospedeira				
	<i>C. macellaria</i>	<i>C. putoria</i>	<i>C. albiceps</i>	<i>C. megacephala</i>	<i>L. sericata.</i>
Diapriidae	0 a (0%)	A 11 a (4,4%)	A 8 a (3,2%)	A 79 b (31,6%)	A 21 a b (8,4%)
<i>Nasonia vitripennis</i>	A25 a (10%)	AB 16 a (6,4%)	A 7 a (2,8%)	A 29 a (11,6%)	A 7 a (2,8%)
<i>Pachycrepoideus vindemiae</i>	A 63 a c (25,2%)	B 70 a c (28%)	A 11 b (4,4%)	A 37 c b (14,8%)	B 112 a (44,8%)
<i>Spalangia endius</i>	A 59 a b (23,6%)	AB 26 a (10,4%)	A 18 a (7,2%)	A 98 b (39,2%)	A 51 a b (20,4%)

As letras minúsculas diferentes indicam diferença significativa entre hospedeiros ($P < 0,05$)

As letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa entre espécies parasitóides ($P < 0,05$)

n= 250 para cada espécie hospedeira

Tab. 3. Frequência de pupas parasitadas de diferentes espécies de dípteros califorídeos utilizados para alimentação de parasitóides sem opções de escolha de hospedeiro

Espécie parasitóide	Espécie hospedeira				
	<i>C. macellaria</i>	<i>C. putoria</i>	<i>C. albiceps</i>	<i>C. megacephala</i>	<i>L. sericata</i>
Diapriidae	A 13 a (5,2%)	AB 43 a (17,2%)	A 24 a (9,6%)	A 14 a (5,6%)	A 13 a (5,2%)
<i>Nasonia vitripennis</i>	A 26 a (10,4%)	A 20 a (8%)	A 16 a (6,4%)	A 11 a (4,4%)	B 23 a (9,2%)
<i>Pachycrepoideus vindemiae</i>	B 83 a (33,2%)	AB 34 a b (14,4%)	A 37 a b (14,8%)	AB 33 b (19,2%)	B 44 a b (17,6%)
<i>Spalangia endius</i>	B 108 a b (43,2%)	B 88 a b (35,2%)	B 121 a (48,2%)	B 58 b (23,2%)	B 69 a b (27,6%)

As letras minúsculas diferentes indicam diferença significativa entre hospedeiros ($P < 0,05$)

As letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa entre espécies parasitóides ($P < 0,05$)
n= 250 para cada espécie hospedeira

Tab.4. Escolha de pupas em diferentes espécies de dípteros califorídeos por quatro espécies de parasitóides.

Espécie parasitóide	Espécie hospedeira					Parasitismo total
	<i>C. macellaria</i>	<i>C. putoria</i>	<i>C. albiceps</i>	<i>C. megacephala</i>	<i>L. sericata.</i>	
Diapriidae	1 a (0,4%)	13 a (5,2%)	2 a (0,8%)	22 a (8,8%)	4 a (1,6%)	42 (16,8%)
<i>Nasonia vitripennis</i>	0 (0%)	45 b (18%)	7 a (2,8%)	28 d (11,2%)	3 a (1,2%)	83 (33,2%)
<i>Pachycrepoideus vindemiae</i>	26 a (10,4%)	45 b (18%)	26 a (10,4%)	24 a (9,6%)	12 a (4,8%)	133 (53,2%)
<i>Spalangia endius</i>	25 a (10%)	9 a (3,6%)	16 a (6,4%)	30 a (12%)	24 a (9,6%)	104 (41,6%)

As letras diferentes indicam diferença significativa ($P < 0,05$)
n= 50 para cada espécie hospedeira, n total=250

Tab. 5. Escolha de pupas em diferentes espécies de dípteros califorídeos utilizadas como sítio de oviposição por quatro espécies de parasitóides.

Espécie parasitóide	Espécie hospedeira					Total de pupas com oviposição
	<i>C. macellaria</i>	<i>C. putoria</i>	<i>C. albiceps</i>	<i>C. megacephala</i>	<i>L. sericata</i>	
Diapriidae	0 (0%)	3 a (1,2%)	1 a (0,4%)	6 a (2,4%)	2 a (0,8%)	12 (4,8%)
<i>Nasonia vitripennis</i>	0 (0%)	3 a (1,2%)	2 a (0,8%)	6 a (2,4%)	0 (0%)	11 (4,4%)
<i>Pachycrepoideus vindemiae</i>	24 a (9,6%)	9 a (3,6%)	20 a (8%)	6 a (2,4%)	9 a (3,6%)	68 (27,2%)
<i>Spalangia endius</i>	9 a (3,6%)	6 a (2,4%)	10 a (4%)	13 a (5,2%)	23 a (9,2%)	61 (24,4%)

As letras diferentes indicam diferença significativa ($P < 0,05$)
 $n = 50$ para cada espécie hospedeira, $n \text{ total} = 250$

Tab. 6. Escolha de pupas de dípteros califorídeos para alimentação por quatro espécies parasitóides.

Espécie parasitóide	Espécie hospedeira					Total de pupas sem oviposição
	<i>C. macellaria</i>	<i>C. putoria</i>	<i>C. albiceps</i>	<i>C. megacephala</i>	<i>L. sericata</i>	
Diapriidae sp.	1 a (0,4%)	10 b (4%)	1 a (0,4%)	14 b (5,6%)	2 a (0,8%)	28 (11,2%)
<i>Nasonia vitripennis</i>	0 (0%)	42 b (16,8%)	5 a (2%)	22 c (8,8%)	3 a (1,2%)	72 (28,8%)
<i>Pachycrepoideus vindemiae</i>	2 a (0,8%)	36 b (14,4%)	6 a (2,4%)	20 c (8%)	3 a (1,2%)	67 (26,8%)
<i>Spalangia endius</i>	16 a (6,4%)	3 b (1,2%)	6 b (2,4%)	17 a (6,8%)	6 b (2,4%)	48 (19,2%)

As letras diferentes indicam diferença significativa ($P < 0,05$)
 $n = 50$ para cada espécie hospedeira, $n \text{ total} = 250$

O papel de parasitóides generalistas na regulação de hospedeiros: resposta funcional e numérica

Resumo

Foram analisadas a resposta funcional e numérica de *Nasonia vitripennis*, *Pachycrepoideus vindemiae*, *Spalangia endius* e espécie da família Diapriidae, sobre densidades de pupas dos dípteros hospedeiros *Chrysomya albiceps*, *C. putoria*, *C. megacephala*, *Cochliomya macellaria* e *Lucilia sericata*. Os parasitóides apresentaram um padrão sigmóide de resposta funcional conhecido como resposta do tipo III. Embora tenha ocorrido o aumento do número de pupas atacadas em resposta à densidade de hospedeiros oferecidos, o acréscimo nem sempre se refletiu nas taxas de oviposição e produção de prole pelas fêmeas parasitóides. Os resultados foram discutidos de forma a analisar o possível potencial dos parasitóides na regulação de hospedeiros.

Palavras chave: Resposta funcional, resposta numérica, parasitóides, regulação populacional.

Abstract

Functional and numerical responses of *Nasonia vitripennis*, *Pachycrepoideus vindemiae*, *Spalangia endius*, and a species of Diapriidae were analyzed for densities of pupae in *Chrysomya albiceps*, *C. putoria*, *C. megacephala*, *Cochliomya macellaria*, and *Lucilia sericata*. Parasitoids exhibited a sigmoid functional-response pattern known as a type III response. Although an increase in numbers of the attacked pupae occurred in response to the increase in host density, this increase was not always reflected in the oviposition rates and number of parasitoid offspring. The results are discussed to analyze the potential of the parasitoids for host regulation.

O papel de parasitóides generalistas na regulação de hospedeiros: resposta funcional e numérica

Introdução

Interações competitivas, predação e parasitismo têm sido consideradas potencialmente reguladoras de populações de insetos (Hassel, 1976), entretanto, a efetividade dos parasitóides na regulação de seus hospedeiros já foi questionada (Hassel & May, 1986). Um dos principais questionamentos surge de estudos focados em interações com gerações discretas e sincronizadas. Neste contexto, assume-se que parasitóides são especialistas, negligenciado a ampla categoria de parasitóides polífagos, que possuem interação dinâmica com seus hospedeiros diferente dos parasitóides especialistas. Na verdade, alguns parasitóides que possuem um amplo número de espécies hospedeiras podem exibir dinâmica totalmente independente de uma particular população de hospedeiros (Hassel & May, 1986). Assim sendo, a diferenciação entre parasitóides generalistas e especialistas pode ser importante fator a ser considerado em análises de regulação populacional em hospedeiros (Hassel & May, 1986).

Boa parte das espécies parasitóides de dípteros são generalistas por apresentarem diversidade de espécies que podem ser utilizadas como hospedeiros (Whiting, 1967; Rueda & Axtell, 1985). Neste caso, o processo regulatório deve ser analisado considerando a dinâmica populacional dos parasitóides e das espécies hospedeiras, como dependente da relação entre cada espécie parasitóide em diferentes densidades populacionais de hospedeiros (Hassel, 2002). O primeiro passo para a compreensão da regulação da população de hospedeiros pelos seus parasitóides é investigar a resposta funcional e numérica do parasitóide (Oaten & Murdoch, 1975; Turchin, 2001, Hassel & May, 1986). A resposta funcional pode ser definida como o número médio de hospedeiros parasitados por uma única fêmea parasitóide em função da abundância de hospedeiros ao longo do tempo (Holling, 1959, 1965; Hassell, 1978; Gotelli, 1995; Turchin, 2001).

A resposta funcional traz informações sobre mecanismos básicos do sistema presa-predador ou hospedeiro-parasitóide (Lipcius & Hines, 1986). Ela foi inspirada no modelo

clássico de Lotka-Volterra, com proposições adicionais incorporando padrões denominados tipo I, II e III (Holling, 1959; Hassell, 1978). O primeiro tipo de resposta funcional, tipo I, é pouco comum na natureza. Nele, o número de presas atacadas pelo predador em função da densidade das presas segue uma trajetória linear. O segundo tipo de resposta, tipo II, é provavelmente o mais comum. Neste tipo de resposta o predador atinge o ponto de saturação a partir de determinada densidade, com trajetória assintótica. A resposta do tipo III é caracterizada por um período inicial com baixa captura de presas, sugerindo um padrão sigmóide de ataque de presas, até a densidade de saturação (Hassell *et al.*, 1977; Hassell, 1978). A resposta do tipo III difere da resposta do tipo II, principalmente nas densidades iniciais. Esse tipo de resposta ocorre geralmente quando predadores trocam de presas em função do ganho energético ou pela facilidade de captura (Holling, 1959; Hassell, 1978; Gotelli, 1995). O padrão tipo III de resposta funcional é característica bastante comum em parasitóides generalistas, que trocam de hospedeiros conforme suas disponibilidades (Murdoch, 1975; Hassel, 1978, 1986).

A resposta funcional determina se o parasitóide pode ou não regular a densidade populacional de seus hospedeiros (Murdoch & Oaten, 1975; Hassel & May, 1986). Se o comportamento do parasitóide for caracterizado pela dependência da densidade, o resultado será o aumento da taxa de parasitismo em resposta ao aumento do número de hospedeiros disponíveis, sendo possível neste caso que parasitóides atuem como agentes reguladores da população hospedeira (Hassel & May, 1986).

A resposta numérica representa a taxa de variação populacional do parasitóide em função das densidades de hospedeiros e parasitóides (Hassell, 1978). Ela é, de certa forma, a conversão de hospedeiros em prole (Hassel, 1978). A resposta numérica de inimigos naturais generalistas tem recebido pouca atenção no meio científico, mas, de maneira geral, pode-se assumir que parasitóides generalistas têm rápida resposta em relação às mudanças da abundância de seus hospedeiros (Murdoch, 1975; Hassel & May, 1986). Dessa maneira, a resposta numérica também pode gerar dependência da densidade em sistemas hospedeiro-parasitóide, pois a prole proveniente da maior taxa de parasitismo em altas densidades de hospedeiros pode tender a se agregar mais em sítios com maior número de hospedeiros (Schenk & Bacher, 2002).

Este capítulo tem a finalidade de apresentar os resultados da investigação experimental sobre a resposta funcional e numérica dos parasitóides: *Nasonia vitripennis*, *Pachycrepoideus vindemiae*, *Spalangia endius* e espécie da família Diapriidae sobre os dípteros hospedeiros: *Chrysomya albiceps*, *C. putoria*, *C. megacephala*, *Cochliomya macellaria* e *Lucilia sericata*. Também foi analisado o possível potencial das espécies parasitóides em regular as populações de seus hospedeiros.

Materiais e Métodos

Metodologia para coleta dos espécimes

Moscas varejeiras e parasitóides provenientes das populações naturais durante o levantamento faunístico foram utilizadas para estabelecer colônias experimentais, que foram mantidas sob condições laboratoriais ($25^{\circ}\text{C} \pm 1$, UR de 70% e fotoperíodo 12h). Indivíduos provenientes destas colônias foram utilizados para investigar a resposta funcional e numérica dos parasitóides sobre espécies de dípteros hospedeiros. Os procedimentos para a coleta dos espécimes já foram descritos no capítulo 1.

Estimativa da resposta funcional

A estimativa da resposta funcional foi feita a partir da formação de diferentes densidades de pupas hospedeiras, 5, 15, 25, 35, 50, 75 e 100, oferecidas para quatro espécies parasitóides: *N. vitripennis*, *P. vindemiae*, *S. endius* e espécie da família Diapriidae. As espécies hospedeiras foram *C. macellaria*, *C. putoria*, *C. albiceps*, *C. megacephala* e *L. sericata*. Para cada densidade uma fêmea parasitóide estava presente. Foram utilizadas fêmeas nulíparas (1ª. geração) provenientes das populações laboratoriais, previamente alimentadas. Foram estabelecidas 10 réplicas para cada densidade. As fêmeas parasitóides foram acondicionadas em recipientes plásticos (20 cm de altura por 15 cm de diâmetro). Os recipientes plásticos foram mantidos sobre bancadas em condições experimentais citadas anteriormente. Após 48h de interação, as pupas hospedeiras foram

acondicionadas em cápsulas gelatinosas transparentes e o número de pupas sem emergência de moscas adultas foi registrado.

Estimativa da resposta numérica

A estimativa da resposta numérica foi feita a partir do registro do número de pupas parasitadas nas densidades 5, 15, 25, 35, 50, 75 e 100. Após 48h de exposição às fêmeas parasitóides, as pupas foram acondicionadas em cápsulas gelatinosas transparentes e após 35 dias, as cápsulas com eclosão de parasitóides foram separadas e o número de indivíduos presentes em cada pupa foi registrado.

Análise estatística

Para a determinação do tipo de resposta funcional das espécies parasitóides sobre pupas hospedeiras foi feita regressão logística da proporção de pupas parasitadas pela densidade de pupas oferecidas (Trexler *et al.*, 1988). A regressão logística envolveu o ajuste de uma função fenomenológica que prediz que a proporção de indivíduos em um grupo, é resposta de uma ou mais variáveis contínuas (Neter & Wasserman, 1974; SAS Institute 2001; Glantz & Slinker, 1990). A variável Y é dicotômica, representando as presas sobreviventes ($Y = 0$) ou mortas ($Y = 1$) no fim da observação. Neste caso, a variável contínua é a densidade de pupas oferecidas (No) e a forma geral da função é:

$$\frac{Ne}{No} = Prob\{Y = 1\} = \frac{\exp(Po + P1No + P2No^2 + P3No^3 + \dots + PzNo^z)}{1 + \exp(Po + P1No + P2No^2 + P3No^3 + \dots + PzNo^z)} \quad (7)$$

Onde: $Po, P1, P2, P3, \dots, Pz$ são parâmetros a serem estimados e Ne e o número de pupas parasitadas.

A estimativa dos parâmetros foi feita pelo método de máxima verossimilhança empregando o procedimento CATMOD do SAS (SAS Institute Inc, 2001). O objetivo foi encontrar a função polinomial que descrevesse a relação Ne/No por No . A proporção do número de presas consumidas para a resposta funcional do tipo II é representada por uma função exponencial negativa. Já para o tipo III, inicialmente há um aumento da proporção

de presas consumidas seguida de um decréscimo. Com isto, o sinal do coeficiente linear dado pelo ajuste da função polinomial através da regressão logística distingue a resposta do tipo II da resposta do tipo III. Quando o coeficiente linear é negativo a resposta é do tipo II e quando é positivo indica resposta funcional do tipo III (Trexler *et al.*, 1988).

A resposta funcional e numérica dos parasitóides foi analisada através de Modelos Lineares Generalizados (GLM), usando a distribuição Binomial negativa (função link = log), com auxílio do programa estatístico R (R version 2.8.1, 2008). Para a análise da resposta funcional foram testados os efeitos das variáveis: espécie hospedeira, espécie parasitóide e densidade de pupas disponíveis, bem como as interações entre elas. Análises de máxima verossimilhança foram feitas com a finalidade de detectar diferenças na resposta funcional entre as diferentes variáveis. As interações e as variáveis não significativas foram excluídas do modelo. Para a análise da resposta numérica foram testados os efeitos das variáveis: número de pupas parasitadas, espécie hospedeira e interações entre estas variáveis para cada espécie parasitóide separadamente, pois entre os parasitóides estudados existem espécies de reprodução gregária e solitária. Análises de máxima verossimilhança foram feitas com a finalidade de detectar diferenças na resposta numérica entre as diferentes variáveis. As interações e as variáveis não significativas foram excluídas do modelo.

Resultados

Os coeficientes lineares obtidos pela análise de regressão logística da proporção de pupas parasitadas em função da densidade de pupas disponíveis para *N. vitripennis*, *P. vindemiae*, *S. endius* e espécie da família Diapriidae foram positivos, indicando que a resposta funcional das quatro espécies parasitóides estudadas exhibe um padrão tipo III de resposta funcional (Tab.1). A regressão binomial negativa mostrou que a associação entre as variáveis: densidade de pupas hospedeiras disponíveis (N_o) \times espécies parasitóides exerceram efeito sobre o ataque a pupas hospedeiras (N_e) ($p < 0,001$; $gl = 18$). O efeito das espécies hospedeiras não foi significativo sobre a quantidade de pupas parasitadas ($p > 0,005$; $gl = 4$). Com isto pôde-se concluir que a resposta funcional das quatro espécies parasitóides estudadas se dá de igual forma sobre as pupas das cinco espécies hospedeiras.

Assim, foi analisada separadamente a resposta funcional de cada espécie parasitóide sobre o total de pupas das cinco espécies hospedeiras. A figura 1 mostra a variação do número de pupas parasitadas com a densidade de pupas oferecidas para cada uma das espécies parasitóides estudadas, dada pelo ajuste da regressão.

A análise de máxima verossimilhança mostrou que a quantidade de pupas parasitadas em cada densidade não diferiu entre as espécies *N. vitripennis*, *P. vindemiae* e a espécie da família Diapriidae. Entretanto, as taxas de parasitismo das três espécies parasitóides diferiram das taxas de parasitismo de *S. endius* (Tab2) (Fig.1). *Spalangia endius* exibiu as maiores taxas de ataque sobre pupas de dípteros califórídeos em todas as densidades de pupas oferecidas, quando comparada às taxas de ataque das demais espécies parasitóides (Fig.1). O número de pupas parasitadas correspondeu à soma das pupas das quais não houve eclosão de moscas. Entretanto, não foi observada a eclosão de parasitóides em todas as pupas parasitadas. A resposta numérica, representada pelo número de pupas que as fêmeas parasitóides usaram para reprodução dentre as pupas parasitadas, sofreu efeito da interação espécie parasitóide \times número de pupas parasitadas (Ne) \times espécie hospedeira ($p < 0,05$, $gl = 12$). Isto indica que a oviposição das fêmeas parasitóides em pupas foi dependente do número de pupas parasitadas e da espécie hospedeira utilizada. Visto que a resposta numérica diferiu entre as espécies parasitóides, a escolha em ovipositar ou não em pupas parasitadas das cinco espécies hospedeiras para cada espécie parasitóide foi analisada separadamente.

Nasonia vitripennis

A análise para *N. vitripennis* mostrou que a resposta numérica desta espécie foi influenciada pelo efeito da interação entre as variáveis espécies hospedeiras \times número de pupas parasitadas ($P < 0,05$, $gl = 4$), ou seja, o número de pupas usadas para reprodução é dependente do número de pupas atacadas de cada espécie hospedeira. A variação do número de pupas utilizadas para oviposição em função da variação do número de pupas parasitadas diferiu entre as espécies hospedeiras parasitadas. A variação da quantidade de pupas utilizadas para fins reprodutivos com o aumento do número de pupas atacadas por fêmeas de *N. vitripennis* não diferiu entre as hospedeiras *C. albiceps*, *L. sericata* e *C.*

megacephala. Houve diferença significativa nas taxas de oviposição entre pupas de *C. putoria*, *C. macellaria* e demais espécies hospedeiras (Tab.3, Fig.2).

A figura 2 mostra a relação entre a média de pupas com eclosão e pupas sem eclosão de parasitóides dentre a quantidade de pupas parasitadas por fêmeas de *N. vitripennis*. Foi observado o uso de pupas para reprodução mesmo quando o número de pupas atacadas foi baixo. A proporção de pupas de *C. macellaria* utilizadas para a reprodução diminuiu com o aumento da densidade de pupas parasitadas (Fig.2 a), sugerindo que, embora a quantidade de pupas atacadas de *C. macellaria* aumente com o aumento da oferta de pupas (Fig.1), este aumento no ataque não reflete o aumento da população da geração seguinte. De maneira geral, o parasitismo para fins reprodutivos sobre pupas de *C. macellaria* se manteve de maneira constante, ou seja, mesmo com o aumento do número de pupas parasitadas, o valor máximo de pupas com oviposição permaneceu constante ou diminuiu com o aumento da densidade de pupas atacadas. (Fig. 2a). Em geral, 53% do total das pupas atacadas de *C. macellaria* foram utilizadas para reprodução.

O número de pupas de *C. putoria* utilizadas para oviposição foi menor comparado ao número de pupas sem eclosão de parasitóides, dada a variação do número de pupas parasitadas (Fig.2b). O aumento do ataque às pupas correspondeu ao aumento do uso de pupas para oviposição, mas sempre em menor proporção comparada ao parasitismo não reprodutivo (Fig. 2b). Foram encontradas apenas 33% das pupas de *C. putoria* com oviposição. A quantidade de pupas com oviposição em *C. albiceps*, *C. megacephala* e *L. sericata* foi maior se comparada à quantidade de pupas sem oviposição (Fig. 2 c, d, e), indicando maior aproveitamento do parasitismo para a produção de prole. A proporção de pupas de *C. albiceps* e *L. sericata* utilizadas para oviposição apresentou um decréscimo nas duas densidades maiores (Fig.2 c,d). Entretanto, a quantidade de pupas de *C. megacephala* com oviposição permaneceu constante, mas maior se comparada à quantidade de pupas sem oviposição, indicando que o aumento de pupas com oviposição ocorre com o aumento de pupas parasitadas em igual proporção em todas as densidades de pupas oferecidas (Fig.2 c). Do total de pupas parasitadas de *C. albiceps*, *C. megacephala* e *L. sericata*, foram utilizadas para reprodução 56%, 62% e 64% pupas respectivamente.

Nasonia vitripennis é um ectoparasitóide de reprodução gregária, ou seja, coloca mais de um ovo por hospedeiro (Nagel & Pimentel,1964). Sendo assim, foi analisada se

houve variação no número de indivíduos nascidos por pupa parasitada entre as espécies hospedeiras. A análise de máxima verossimilhança mostrou diferença significativa da variação do tamanho de prole de *C. macellaria* e *C. putoria* e as demais espécies hospedeiras (Fig.3). A média de novos parasitóides que emergiram das pupas parasitadas foi de 10 para *C. macellaria*, 10 para *C. putoria*, 13 para *C. albiceps*, 11 para *C. megacephala* e 10 para *L. sericata*.

Pachycrepoideus vindemiae

O número de pupas utilizadas para oviposição durante o parasitismo por fêmeas de *P. vindemiae* esteve sob influência dos efeitos da interação: espécie hospedeira × número de pupas parasitadas ($P < 0,05$, $gl = 4$). A análise de máxima verossimilhança mostrou diferença significativa entre as hospedeiras *C. megacephala* e *C. macellaria* e as demais espécies (Tab.4, Fig.4). A figura 4 mostra as taxa de pupas das espécies hospedeiras com oviposição e sem oviposição por fêmeas de *P. vindemiae*. Para a maioria das espécies hospedeiras, *P. vindemiae* não apresentou oviposição com baixa quantidade de pupas atacadas. A taxa de oviposição dentre pupas parasitadas de *C. macellaria* permaneceu próxima à 50% até densidades médias de pupas atacadas, havendo decréscimo da taxa de oviposição durante o parasitismo em densidades maiores (Fig.4a). Sendo assim, não foi observado aumento das taxas de oviposição em função do aumento do número de pupas parasitadas. Em geral, 43% do total de pupas parasitadas foram utilizadas para oviposição.

As taxas de oviposição dentre pupas parasitadas de *C. putoria*, *C. albiceps* e *L. sericata* por fêmeas de *P. vindemiae* aumentaram com o aumento de pupas atacadas (Fig.4 b, c, e). Isto mostra que a atividade reprodutiva de fêmeas desta espécie parasitóide aumenta com o parasitismo. De maneira geral, 41%, 63% e 59% do total de pupas parasitadas de *C. putoria*, *C. albiceps* e *L. sericata*, respectivamente, apresentaram emergência de parasitóides. As taxas de oviposição em pupas de *C. albiceps* e *L. sericata* representaram mais de 50% das pupas parasitadas em todas as densidades de pupas atacadas (Fig. 4 c, e). As taxas de oviposição sobre pupas parasitadas de *C. megacephala* foram maiores ou próximas de 50% em grande parte das densidades de pupas desta espécie

hospedeira, com exceção das densidades maiores (Fig.4 d). As pupas com oviposição representaram 53% do total de pupas parasitadas.

Espécie da família Diapriidae

A interação espécie hospedeira × número de pupas parasitadas exerceu efeito significativo na resposta numérica de fêmeas de Diapriidae ($p < 0,05$, $gl = 4$). Fêmeas de Diapriidae apresentaram taxas de oviposição praticamente nulas sobre pupas de *C. macellaria* (Fig.5a). Devido a este fato, *C. macellaria* foi retirada da análise para comparação da resposta numérica entre as espécies hospedeiras. A resposta numérica de fêmeas de Diapriidae sobre pupas de *C. albiceps* e *C. megacephala* diferiu das demais pupas hospedeiras. (Tab.5, Fig.5). A figura 5 mostra as variações das taxas de pupas das cinco espécies hospedeiras utilizadas como sítio de oviposição por fêmeas de Diapriidae. De maneira geral foi observada a oviposição com baixo número de pupas atacadas. As fêmeas de Diapriidae mostraram baixa atividade reprodutiva sobre pupas de *C. macellaria*, embora tenha sido esta a espécie hospedeira com maior número de pupas parasitadas (Fig. 5a). A utilização das pupas para a reprodução correspondeu a apenas 0,1% do total das pupas de *C. macellaria* parasitadas.

As taxas de oviposição de Diapriidae sobre pupas de *C. putoria* e *L. sericata* variaram aleatoriamente com o aumento do número de pupas. Poucas vezes as taxas de oviposição em *C. putoria* atingiram 50% do total das pupas parasitadas (Fig. 5b). Não foi observada oviposição sobre pupas de *L. sericata* nas duas maiores densidades de pupas atacadas. Embora tenha ocorrido um aumento da atividade reprodutiva deste parasitóide com o aumento do número de pupas atacadas, as taxas de oviposição sobre pupas de *C. putoria* e *L. sericata* foram baixas, representando, respectivamente, 40,7% e 30% do total das pupas parasitadas. A atividade reprodutiva de fêmeas Diapriidae sobre pupas de *C. albiceps* resultou em parasitismo acima de 50% na maioria das densidades de pupas (Fig.5c). Foi observado um aumento da taxa de oviposição em maiores densidades de pupas parasitadas. Pupas de *C. albiceps* com oviposição por Diapriidae resultaram em 54% do total das pupas parasitadas. Diapriidae manteve as taxas de oviposição próximas à 50%

com o aumento do parasitismo, indicando que com o aumento das taxas de parasitismo sobre esta espécie hospedeira houve o aumento das taxas de oviposição.

A proporção entre pupas de *C. megacephala* com eclosão e pupas sem eclosão de parasitóides foi maior em densidades menores de pupas parasitadas (Fig.5d). Em densidades maiores de pupas parasitadas a taxa de oviposição diminuiu, ou seja, o número de pupas utilizadas para reprodução decaiu. As pupas utilizadas como sítio de oviposição representaram 43% do total de pupas parasitadas. Fêmeas de Diapriidae exibiram reprodução gregária, ou seja, foi observada a eclosão de mais de um indivíduo por pupa parasitada. Sendo assim, foi analisada se houve variação no número de indivíduos nascidos por pupa parasitada entre as espécies hospedeiras. Houve diferença significativa na variação do tamanho de prole de *C. macellaria* e *C. megacephala* com as demais espécies hospedeiras (Fig.6). A média de novos parasitóides que eclodiram das pupas parasitadas foi de 17 para *C. megacephala*, 13 para *C. putoria*, 18 para *C. albiceps*, 12 para *L. sericata* e 7 para *C. macellaria*.

Spalangia endius

O número de pupas utilizadas para oviposição durante o parasitismo de fêmeas de *S. endius* esteve sob influência dos efeitos da interação: espécie hospedeira × número de pupas parasitadas ($P < 0,05$, $gl = 4$). A análise de máxima verossimilhança mostrou diferença significativa entre *C. putoria* e *C. macellaria* e as demais espécies (Tab.6, Fig.7). A figura 7 mostra a variação da oviposição em pupas de hospedeiros parasitados. A oviposição se deu com baixo número de pupas atacadas. O aumento de pupas parasitadas levou a um aumento da utilização delas para reprodução. Entretanto, a proporção de pupas utilizadas para reprodução decaiu com o aumento do número de pupas atacadas. As taxas de oviposição em pupas de *C. macellaria*, *C. putoria*, *C. albiceps* e *C. megacephala* foram mais baixas se comparadas às pupas sem eclosão de parasitóides, representando respectivamente, 41%, 26,2%, 34% e 39% do total de pupas parasitadas. A taxa de oviposição sobre pupas de *L. sericata*, entretanto foi maior, representando 53% do total das pupas parasitadas.

Discussão

As quatro espécies parasitóides estudadas exibiram um padrão tipo III de resposta funcional. A resposta funcional tipo III demonstra um parasitismo dependente da densidade, indicando que quando o número de indivíduos da população de hospedeiros é baixo, estas espécies parasitóides apresentam baixa taxa de captura. O padrão tipo III de resposta funcional é caracterizado por exibir tendência sigmóide de variação da taxa de ataque, situação em que sob baixas densidades de hospedeiros a taxa de ataque dos parasitóides também é baixa, aumentando lentamente com o aumento da densidade de hospedeiros até decrescer novamente, quando o parasitismo se aproxima da saturação (Holling, 1959; Hassel, 1978).

A forma sigmoidal é resultante de mudanças na atividade de procura do parasitóide com o decorrer de mudanças da densidade de hospedeiros. O tipo III de resposta funcional é comum em parasitóides generalistas, sugerindo que eles atacam preferencialmente o hospedeiro temporariamente mais abundante. Este fato sugere um comportamento de “aprendizado” que é muito comum em parasitóides generalistas (Murdoch, 1975), que em baixas densidades populacionais de hospedeiros devem “aprender” como localiza-los. Em parasitóides que exibem resposta funcional tipo III, o tempo gasto por eles em sítios de hospedeiros, a taxa de ataque e o tempo de manuseio sobre seus hospedeiros, devem variar com a densidade de hospedeiros. O tempo total gasto nos sítios e a taxa de ataque têm mostrado crescimento com maiores densidades de hospedeiros (van Lenteren & Bakker, 1976; Hassel, Lawton & Beddington, 1977).

Ao considerar a variação do tempo de manuseio do parasitóide sobre seus hospedeiros, mudanças no tempo de permanência em sítios de oviposição ocorrerão conseqüentemente, sendo este um fator importante para o conhecimento da interação entre a população de determinada espécie parasitóide na regulação da população de seus hospedeiros. Segundo Collins *et al* (1981), o tempo total de permanência em sítios de hospedeiros e a taxa de ataque aumentam enquanto o tempo de manuseio diminui quando em altas densidades de hospedeiros.

Como tempo de manuseio entende-se o tempo gasto em atividades como procura pelo hospedeiro, domínio do hospedeiro, alimentação ou oviposição e repouso até o

próximo ataque (Holling, 1959). Dessa forma, a diferença entre a taxa de ataque e do tempo de manuseio no parasitismo para reprodução e alimentação, por exemplo, também pode causar diferenças na resposta funcional dos parasitóides. Em parasitóides da superfamília Chalcidoidea, a qual *N. vitripennis*, *P. vindemiae* e *S. endius* pertencem, é muito comum dois tipos de uso de hospedeiros pelas fêmeas parasitóides: elas podem ovipositar ou se alimentar dos seus hospedeiros (Collins *et al*, 1981). O mesmo comportamento foi observado em fêmeas da família Diapriidae. Sendo assim, o número de pupas atacadas pelas espécies parasitóides não correspondeu somente à atividade reprodutiva, pois em muitas pupas não foi observada a eclosão de novos parasitóides, com possíveis conseqüências para a variação do tempo de manuseio em cada atividade.

Os dois tipos de ataque, para reprodução e alimentação, têm diferentes tempos de manuseio, ou seja, a mudança na taxa de alimentação para oviposição pode alterar o tempo médio de manuseio (Collins *et al*, 1981). Dessa forma, a variação no tempo de manuseio pode influenciar a variação na taxa de ataque e no tempo total da permanência do parasitóide no sítio oviposicional, causando mudanças entre a resposta funcional dos parasitóides sobre as espécies hospedeiras estudadas. Collins *et al* (1981) observou que no parasitismo de *Aphelinus thomsoni* sobre afídeos, normalmente os primeiros ataques tendem a ser para alimentação e posteriormente ataques para oviposição. Entretanto, os ataques de oviposição são em maior proporção (1:5) e o tempo de manuseio para a alimentação é maior, comparado ao tempo de manuseio gasto para oviposição. Isto pode causar um decréscimo na média do tempo de manuseio com o aumento da densidade de hospedeiros, gerando uma resposta funcional tipo III.

Sendo assim, o conhecimento sobre a variação das taxas de oviposição em função do aumento do ataque de pupas pode ser uma importante ferramenta para comparar os padrões de resposta funcional tipo III de cada espécie parasitóide em questão, entre populações das cinco espécies de dípteros hospedeiros. A taxa de oviposição foi considerada como a resposta numérica dos parasitóides neste estudo.

A taxa de ataque às pupas das quatro espécies parasitóides não diferiu entre as espécies hospedeiras com o aumento da densidade de pupas, entretanto, a utilização das pupas como sítio de oviposição de cada parasitóide variou entre as espécies hospedeiras. Isto indica que embora a resposta funcional das quatro espécies parasitóides seja representada pelo mesmo

padrão sigmóide de taxa de ataque (tipo III), as conseqüências para as populações futuras, tanto dos parasitóides quanto dos hospedeiros podem ser diferentes.

Nasonia vitripennis, teve taxas de oviposição crescentes com o aumento do ataque às pupas hospedeiras. Entretanto, a utilização de pupas para a produção de prole de *C. macellaria* e *C. putoria* não se mostrou tão eficiente se comparada às taxas de oviposição sobre as demais espécies hospedeiras (Fig.2). O número de pupas atacadas de *C. macellaria* foi maior comparado aos demais hospedeiros, mas o parasitismo para fins reprodutivos em pupas de *C. macellaria* decresceu nas maiores densidades de pupas atacadas (Fig. 2). Dessa forma, os resultados da resposta numérica para a análise da relação entre *N. vitripennis* e *C. macellaria* sugerem que o decréscimo populacional da população desta espécie hospedeira, à curto prazo se dá mais intensamente se comparada à longo prazo.

A resposta numérica de *N. vitripennis* sobre as espécies hospedeiras mostrou maior dependência da densidade de pupas, sugerindo que este parasitóide pode contribuir mais intensamente com a regulação das populações destes hospedeiros, embora a resposta numérica deste parasitóide tenha se mostrado menos intensa sobre pupas de *C. putoria* (Fig.2). Mesmo havendo diferenças nas taxas de ataque, a média de emergência de novos indivíduos por pupa permaneceu em torno de 10 para todos os dípteros estudados, indicando que o desenvolvimento dos novos parasitóides de *N. vitripennis* em pupas das cinco espécies de dípteros apresenta mesmo desempenho e o fato da escolha pela utilização das pupas pode indicar preferência por utilizar diferentes hospedeiros para diferentes atividades durante o parasitismo. Foi também observado que mesmo em baixas densidades de pupas parasitadas, as fêmeas desta espécie de parasitóide apresentam altas taxas de oviposição, sugerindo que já em primeiro contato com hospedeiros, as fêmeas optam pela reprodução (Fig.2).

As fêmeas de *P. vindemiae* também aumentaram a utilização de pupas para a reprodução com o aumento do parasitismo, com exceção do parasitismo sobre pupas de *C. macellaria* (Fig.4). Em densidades maiores de pupas de *C. macellaria* atacadas houve o decréscimo das taxas de oviposição por *P. vindemiae* (Fig 4 a). Dessa maneira pode-se dizer que o parasitismo desta espécie parasitóide sobre *C. macellaria* também é mais eficiente à curto prazo. Sobre as demais espécies hospedeiras, *P. vindemiae* mostrou dependência da densidade, ou seja, mostrou maior agregação de novos parasitóides em

sítios com maiores densidades populacionais de hospedeiros, sugerindo maior força reguladora sobre estas populações no decorrer das gerações. Outro interessante aspecto observado foi que as fêmeas de *P. vindemiae* exibiram baixas taxas de oviposição quando o número de pupas parasitadas foi baixo. Isto sugere que fêmeas da espécie optam pelo ganho de energia antes de iniciarem a reprodução.

As taxas de oviposição das fêmeas de Diapriidae foram muito baixas em pupas de *C. macellaria* (Fig.5a), sugerindo baixa eficácia deste parasitóide no controle da população deste díptero. A resposta numérica sobre as demais espécies hospedeiras mostrou dependência da densidade, embora as taxas de pupas sem eclosão de parasitóides tenham sido maiores (Fig.5). Foi observado que em baixas densidades de pupas parasitadas houve baixa taxa de oviposição, sugerindo que as fêmeas parasitóides também optam primeiramente pela alimentação e ganho energético e posteriormente pela reprodução.

Os resultados da resposta numérica de *Spalangia endius* sugerem que este parasitóide pode atuar como agente regulador das populações dos cinco dípteros hospedeiros, pois com o aumento do número de pupas atacadas ocorreu o aumento do número de pupas com oviposição, para a maioria das densidades de pupas atacadas (Fig.7). Como observado em *P. vindemiae* e Diapriidae, as fêmeas de *S. endius* apresentaram baixas taxas de oviposição quando o número de pupas atacadas foi baixo, sugerindo que a estratégia destes parasitóides consiste primeiramente na manutenção e ganho energético da fêmea e posterior reprodução (Fig.7).

O fato de taxas de ataque de uma determinada espécie parasitóide não diferirem entre hospedeiros não significa semelhante relação de parasitismo com todos, pois à longo prazo, devido a diferenças nas taxas de produção de prole e conseqüente contribuição para o crescimento populacional dos parasitoides, as dinâmicas espécie hospedeira- parasitóide podem diferir. Uma população é considerada regulável quando tende a retornar ao estado de equilíbrio depois de ter sofrido algum tipo de distúrbio (Hassel & May, 1986). Populações reguláveis são aquelas que possuem tendência para retornar ao equilíbrio quando passam por processos dependentes da densidade, exibem baixa probabilidade de extinção e estão expostas a perturbações aleatórias (Hassel & May, 1986).

Uma população pode ser limitada por fatores dependentes, independentes ou inversamente dependentes da densidade. Entretanto, somente fatores dependentes da

densidade podem guiar populações ao equilíbrio (Hassel & May, 1973, 1974; Murdoch & Oaten, 1975; Beddington *et al*, 1978). A dependência da densidade pode surgir de fatores populacionais intrínsecos ou extrínsecos (Krebs, 1985). Como exemplo de fatores intrínsecos que regulam a população, pode-se citar mudanças no comportamento, taxas de mortalidade, fecundidade ou migração em altas densidades populacionais. Como exemplo de fatores extrínsecos pode se citar a disponibilidade de alimento ou locais para ninho, predadores e doenças (Krebs, 1985).

A avaliação do potencial regulador de inimigos naturais sobre hospedeiros é tarefa de algo grau de complexidade. O primeiro fator a ser avaliado é se a presença do parasitóide tem algum efeito direto sobre a população de hospedeiros. Para isso é necessária a observação da abundância média da população ao longo das gerações de interação. O Segundo passo é detectar e quantificar se há variabilidade do risco de parasitismo. Estudos de campo mais detalhados sobre como a natalidade e a mortalidade são distribuídas dentro das populações de hospedeiros e parasitóides em cada geração devem ser acoplados com experimentos de laboratório, gerando dados para avaliar as propriedades que cada fator contribui na dinâmica de populações de insetos (Hassel & May, 1986)

Hassel & May (1986) estudaram através de modelos matemáticos a dinâmica da interação hospedeiro-parasitóide e encontraram que parasitóides generalistas que causam mortalidade diretamente dependente da densidade em populações de hospedeiros, podem gerar regulação da população de hospedeiros. Neste caso, a eficiência do parasitóide generalista, dada em termos da taxa de ataque e da resposta numérica, deve aumentar quando a população de hospedeiros aumenta, ou quando há uma maior agregação de parasitóides em altas densidades de hospedeiros. Dessa forma, mesmo sendo generalistas e usando um amplo número de hospedeiros, devido à abundância de uma dada espécie hospedeira em determinado sítio, o parasitóide pode encontrar sucesso reprodutivo e, nestas condições, regular a população de hospedeiros.

Parasitóides têm recebido crescente atenção no meio científico e técnico, principalmente devido às suas ações como potenciais agentes no controle biológico de insetos considerados pragas (Mills & Getz, 1996; Hochberg & Holt, 1999). Quando atuam como efetivos agentes de controle biológico, podem regular os tamanhos populacionais de seus hospedeiros, respondendo efetivamente com a redução deles a despeito da magnitude

de suas densidades. Dessa forma a interação hospedeiro-parasitóide tende a um equilíbrio populacional, impedindo a explosão populacional das espécies hospedeiras (La Salle & Gauld, 1993).

Diversas espécies parasitóides, dentre elas *N. Vitripennis* e *S. endius*, têm mostrado potencial para o controle de moscas sinantrópicas e têm sido usadas em programas de controle de dípteros (Morgan, 1980; Greene *et al.*, 1998; Gibson & Floate, 2004). Os atributos de parasitóides generalistas necessários para regular populações de hospedeiros estão explícitos no modelo de Hassel & May (1986) e foram encontrados na relação entre os parasitóides estudados e a maioria dos dípteros hospedeiros. Os resultados encontrados podem auxiliar sob vários aspectos, a implantação de programas de controle de moscas-varejeiras. Entretanto, é preciso lembrar que a resposta funcional e numérica não devem ser os únicos fatores a serem considerados. Outros importantes fatores devem ser considerados, como a composição da fauna de parasitóides e hospedeiros, bem como as interações intra e interespecíficas que podem surgir durante a interação das espécies envolvidas, capazes de alterar comportamento, densidades populacionais e a dinâmica de cada espécie participante. No capítulo cinco será discutido mais detalhadamente, através do auxílio de modelo matemático, como processo ecológicos presentes nas interações entre as populações de hospedeiros e seus parasitóides generalistas podem alterar a dinâmica de interações em contexto tritrófico.

Referências Bibliográficas

- BEDDINGTON, J. R.; HASSELL, M. P. & LAWTON, J. H. 1976. The components of arthropod predation. 11. The predator rate of increase. **Journal of Animal Ecology**, **45**:165-185.
- COLLINS, M.D; WARD, S.A.; DIXON, A. F. G. 1981. Handling Time and the Functional Response of *Aphelinus thomsoni*, a Predator and Parasite of the *Aphid Drepanosiphum platanoidis*. **The Journal of Animal Ecology**. **50**(2): 479-487.
- GIBSON, G.A.P. AND FLOATE, K.D. 2004. Filth fly parasitoids on dairy farms in Ontario and Quebec, Canada. **The Canadian Entomologist** **136**: 407-417.
- GOTELLI, N. J. **A primer of ecology**. Sinauer Associates, Sunderland MA. 1995.

- GREENE, G.L.; GUO, Y.J.; CHEN, H.Y. 1998. Parasitization of house fly pupae (Diptera: Muscidae) by *Spalangia nigroaenea* (Hymenoptera: Pteromalidae) in cattle feedlot environment. **Biological Control** **12**(1): 7-13.
- HASSEL, M.P. **The dynamics of arthropod predator-prey systems**. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ. 1978.
- _____ 2002. Host-parasitoid population dynamics. **Journal of Animal Ecology** **69**: 543-566.
- HASSELL, M. P., LAWTON, J. H.; BEDDINGTON, J. R. 1977. The components of arthropod predation. I. The prey death-rate. **Journal of Animal Ecology**. **45**, p. 135-164.
- HASSELL, M. P., AND R. M. MAY. 1973. Stability in insect host-parasite models. **Journal of Animal Ecology**. **42**: 693-726.
- _____ 1974. Aggregation in predators and insect parasites and its effect on stability. **Journal of Animal Ecology**. **43**: 567-594.
- _____ 1986. Generalist and specialist natural enemies in insect predator-prey interactions. **Journal of Animal Ecology** **55**:923-940.
- HOCHBERG, M. E.; HOLT, H. D. 1999. The uniformity and density of pest exploitation as guide to success in biological control. In: HAWKINS, B. A.; CORNELL, H. V. EDS. **Theoretical approaches to biological control**. Cambridge, UK: Cambridge University Press. 71-88.
- HOLLING, C.S. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. **The Canadian Entomologist**. **91**, p. 385-398. 1959.
- _____ 1965. The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation. **Memoirs of the Entomological Society of Canada**. **45**, p. 6-60.
- KREBS, C. J. 1985 **Ecology**: the experimental analysis of distribution and abundance, 3rd edn. New York: Harper & Row.
- LA SALLE, J & GAULD, I.D. 1993. Hymenoptera and Biodiversity. **CAB International**, Wallingford, Inglaterra, 348p.
- LIPCIUS R.N. & HINES, A.H. Variable function responses of a marine predator in dissimilar homogeneous microhabitats. **Ecology**. **67** n 5, p. 1361-1371. 1986.

- MILLS, N. J.; GETZ, W. M. 1996. modelling the biological control of insect pests: a review of host-parasitoid models. **Ecological modelling** **92**: 121- 143.
- MORGAN, P.B.; WEIDHAAS, D.E.; LA BRECQUE, R.S. 1980. Programmed releases of *Spalangia endius* (Hymenoptera: Pteromalidae) against estimated populations of *Musca domestica* (Diptera: Muscidae). **Journal of Medical Entomological**, **18**: 264-176.
- MURDOCH, W.W., AVERY, S.; SMYTH, M.E.B.1975. Switching in predatory fish. **Ecology**. 56, p. 1094-1105.
- NETER, J.; WASSERMAN, W.1974. **Applied Linear Statistical Models**. Richard S Irwin, Homewood, California.
- OATEN, A.; MURDOCH, W.W.1975. Functional response and stability in predator-prey systems. **American Naturalist**. 109, p. 289-298.
- RUEDA, L.M.; AXTELL, R.C. 1985. Guide to common species of pupal parasites (Hymenoptera: Pteromalidae) of the house fly and other muscoid flies associated with poultry and livestock manure. **Technical Bulletin 278. North Carolina Agricultural Research Service, North Carolina State University**.
- SAS Institute. **SAS User's Guide: Statistics**. Version 8 Edition, North Carolina, Cary. 2001.
- SCHENK, D & BACHER, S. 2002. Functional response of a generalist insect predator to one of its prey species in the field. **Journal of Animal Ecology** **71**: 524–531.
- TREXLER, J.C.; McCULLOCH, C.E ; TRAVIS, J. 1988. How can functional response best be determined? **Oecologia**. 76, p. 206-214.
- TURCHIN, P. 2001. **Complex Population Dynamics: a Theoretical/ Empirical Synthesis**. . Chapman and Hall, NY.
- VAN LENTEREN, J. C. & BAKKER, K. (1976). Functional responses in invertebrates. **Netherlands Journal of ZOO**. **5**:67-572.
- WHITING, A.R. 1967. Biology of parasitic wasp *Moroniella vitripennis* [= *Nasonia brevicornis*] (Walker). **Quartely Rewiew of Biology** **42**:333-406.

Figuras

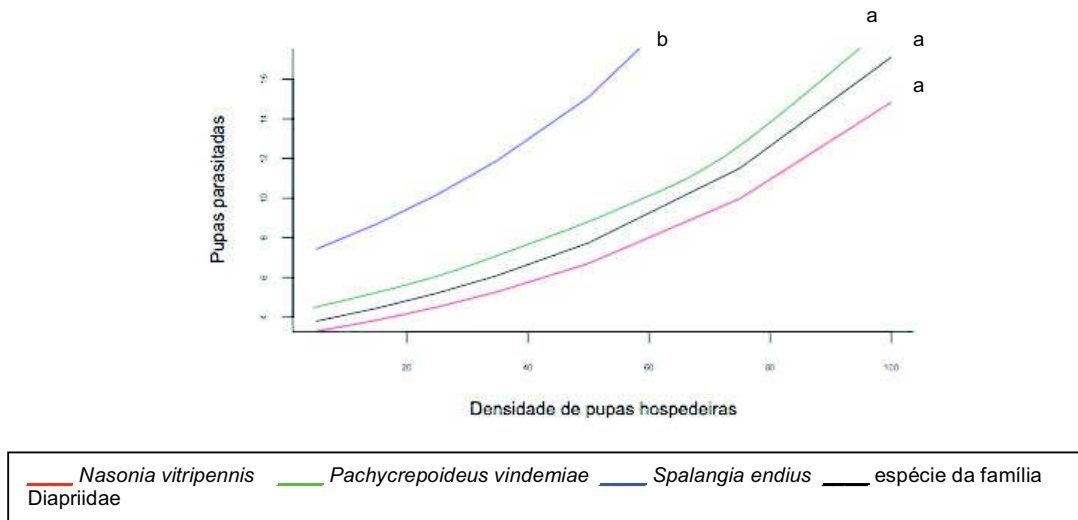
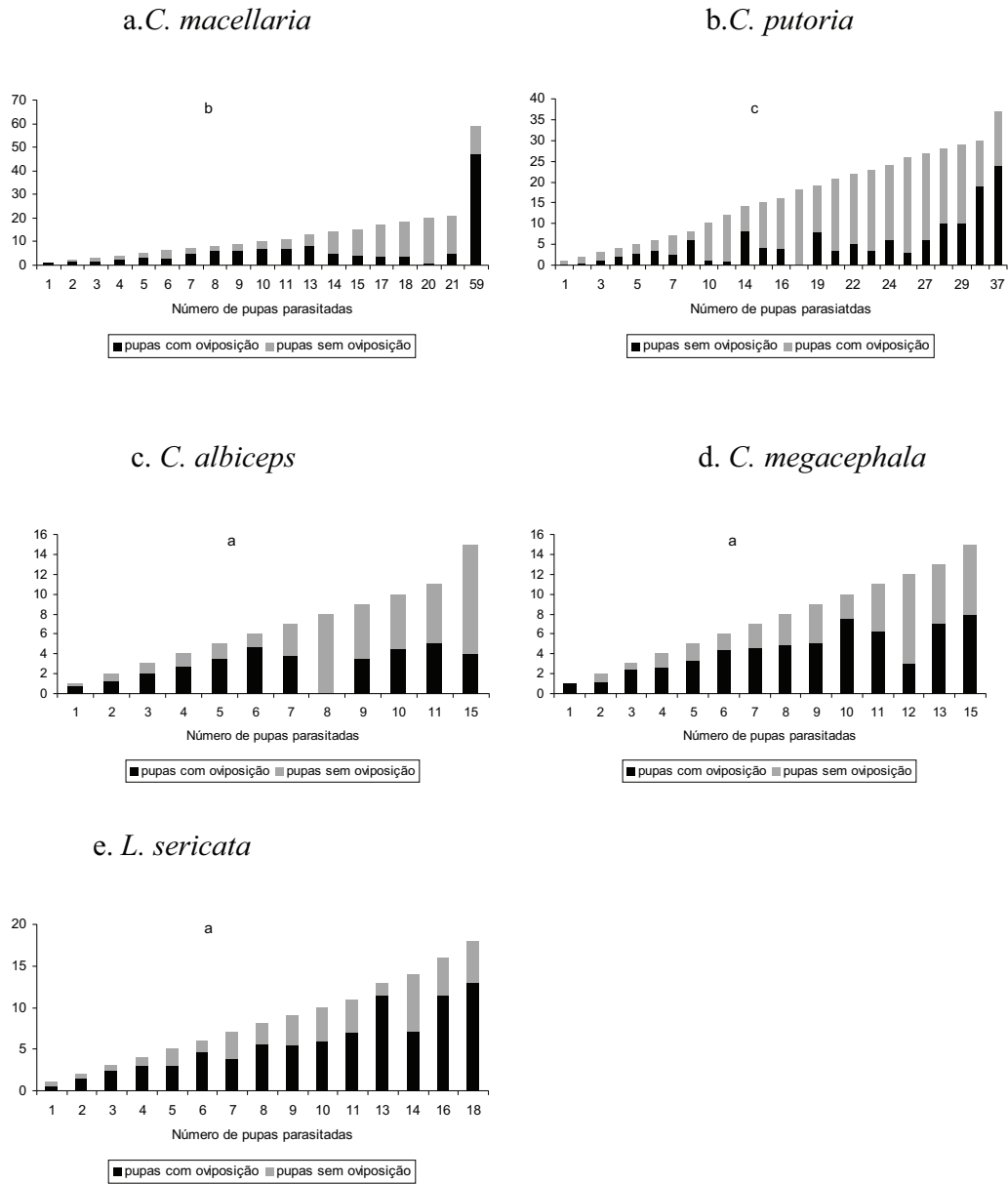
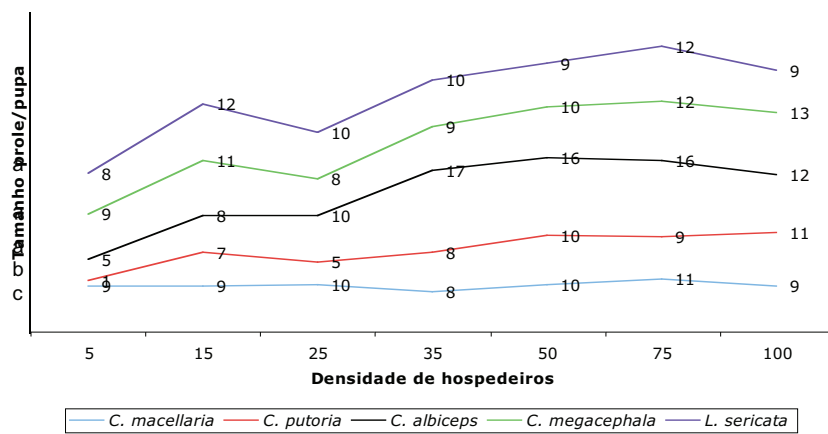


Fig.1. Variação do número de pupas parasitadas em função da densidade de pupas oferecidas por *Nasonia vitripennis*, *Pachycrepoideus vindemiae*, *Spalangia endius* e espécie da família Diapriidae dada pelo ajuste dos dados à regressão binomial negativa.



As letras minúsculas indicam diferença significativa ($P < 0,05$) entre a variação das taxas de oviposição por fêmeas de *N. vitripennis* em função da variação do número de pupas atacadas (para maiores detalhes ver tabela Tab.3).

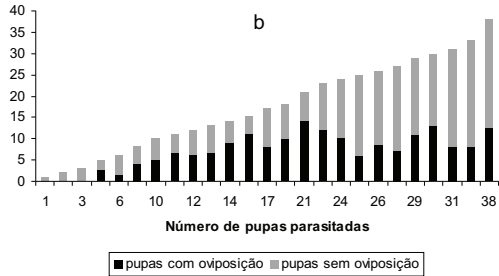
Fig.2. Variação média de pupas utilizadas para reprodução dentre pupas parasitadas por fêmeas de *Nasonia vitripennis*.



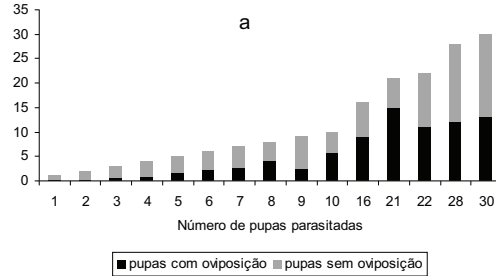
As letras minúsculas indicam diferença significativa entre a variação do número de parasitoides nascidos em pupas hospedeiras parasitadas em diferentes densidades de pupas disponíveis.

Fig.3. Variação do número de indivíduos nascidos de pupas (valores médios do tamanho de prole) do parasitismo de *Nasonia vitripennis* dado pelo número de pupas parasitadas nas diferentes densidades de pupas disponíveis.

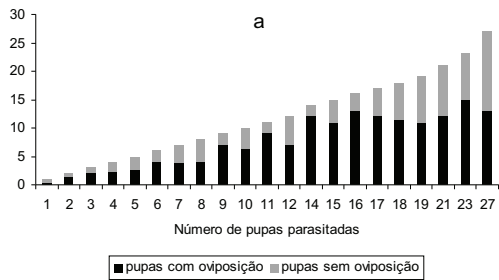
a. *C. macellaria*



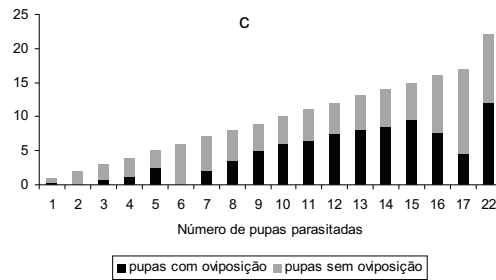
b. *C. putoria*



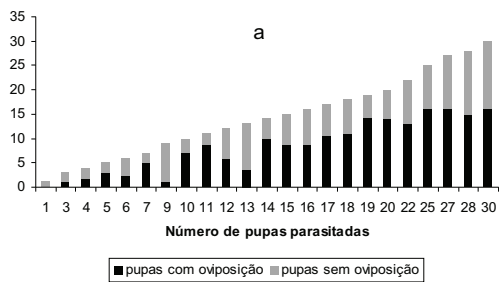
c. *C. albiceps*



d. *C. megacephala*



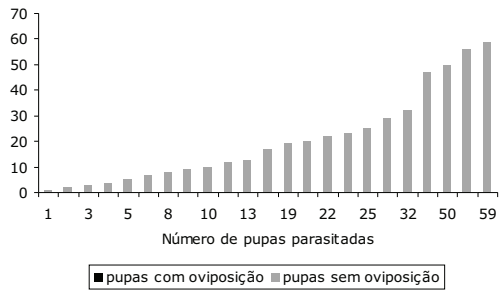
e. *L. sericata*



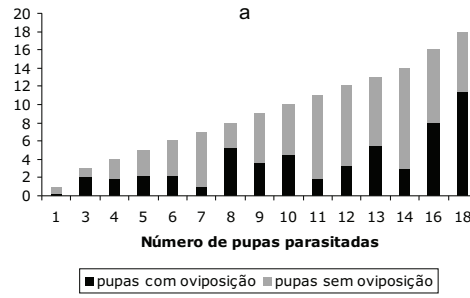
As letras minúsculas indicam diferença significativa ($P < 0,05$) entre a variação das taxas de oviposição por fêmeas de *P. vindemiae* em função da variação do número de pupas atacadas (para maiores detalhes ver tabela Tab.4).

Fig.4. Variação média de pupas utilizadas para reprodução dentre pupas parasitadas por fêmeas de *Pachycrepoideus vindemiae*.

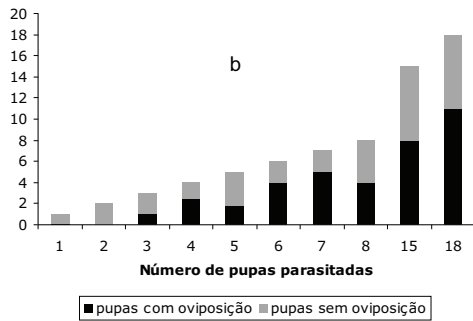
a. *C. macellaria*



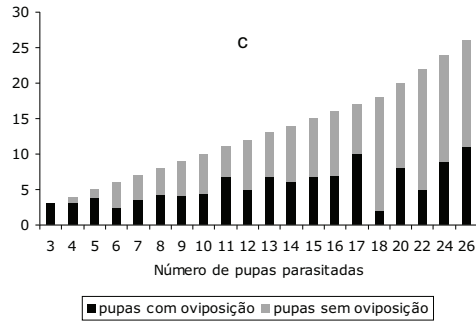
b. *C. putoria*



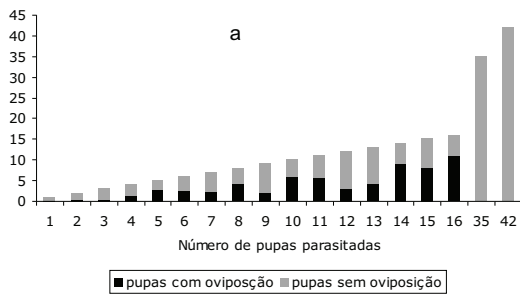
c. *C. albiceps*



d. *C. megacephala*

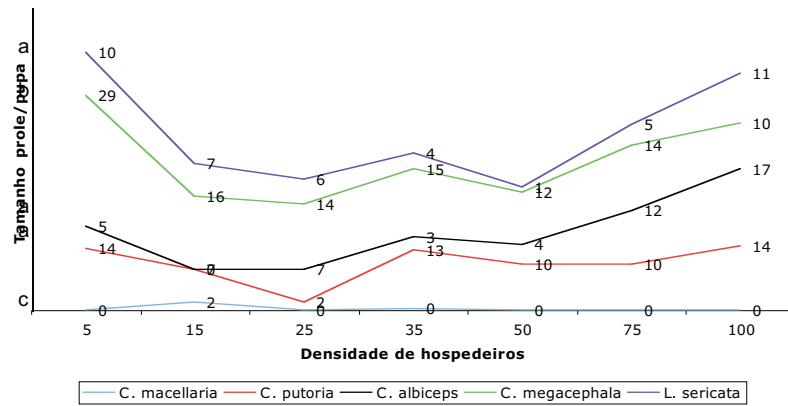


e. *L. sericata*



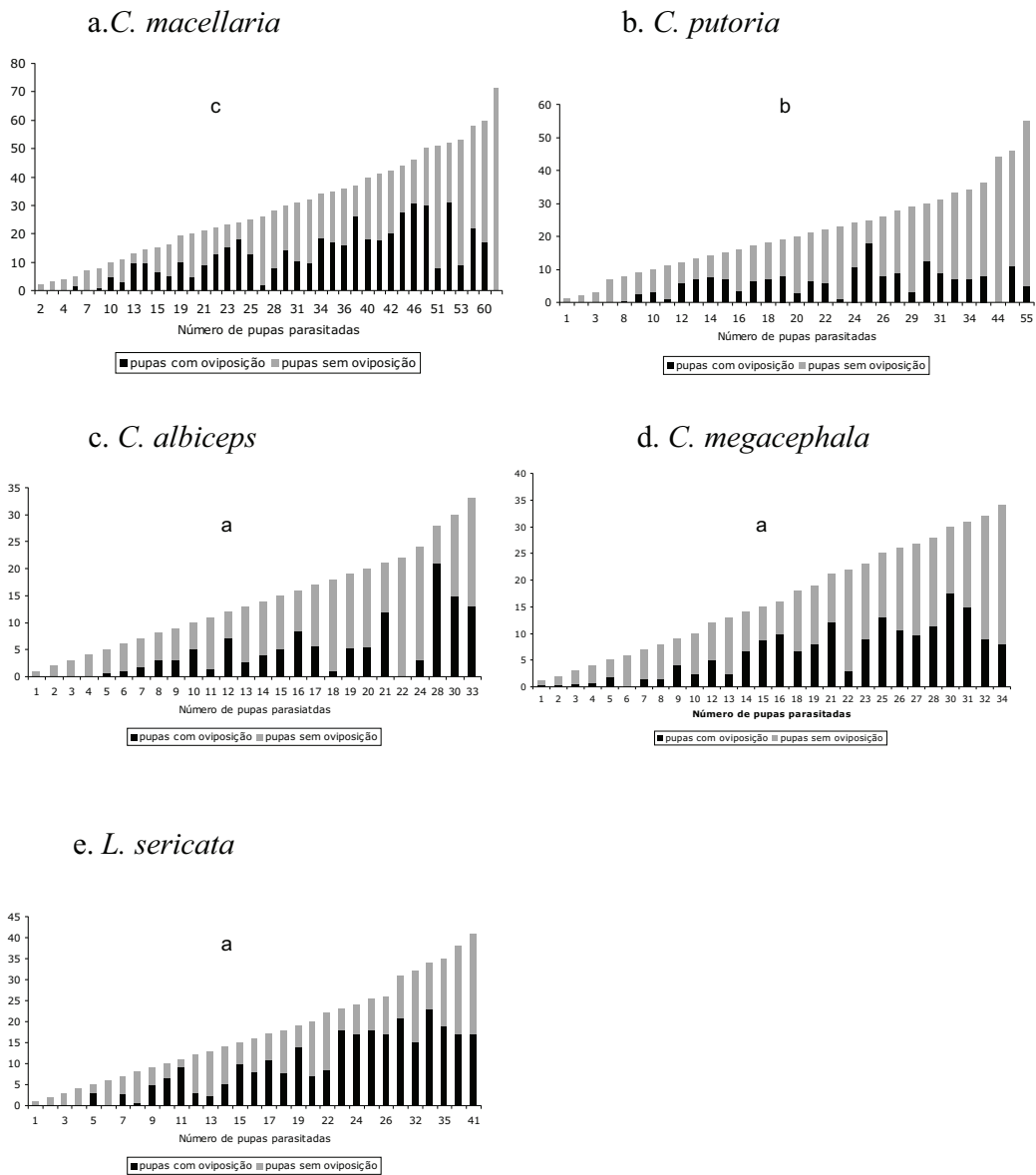
As letras minúsculas indicam diferença significativa ($P < 0,05$) entre a variação das taxas de oviposição por fêmeas da família Diapriidae em função da variação do número de pupas atacadas (para maiores detalhes ver tabela Tab.5).

Fig.5. Variação média de pupas utilizadas para reprodução dentre pupas parasitadas por fêmeas da espécie da família Diapriidae.



As letras minúsculas indicam diferença significativa entre a variação do número de parasitóides nascidos em pupas de espécies hospedeiras parasitadas em diferentes densidades de pupas disponíveis.

Fig.6. Variação do número de indivíduos nascidos de pupas (valores médios do tamanho de prole) do parasitismo de fêmeas da família Diapriidae dado pelo número de pupas parasitadas nas diferentes densidades de pupas disponíveis.



As letras minúsculas indicam diferença significativa ($P < 0,05$) entre a variação das taxas de oviposição por fêmeas de *S. endius* em função da variação do número de pupas atacadas (para maiores detalhes ver tabela Tab.5).

Fig.7. Variação média de pupas utilizadas para reprodução dentre pupas parasitadas por fêmeas de *S. endius*.

Tabelas

Tab.1. Análise de regressão logística da proporção de pupas hospedeiras parasitadas por parasitóides.

Espécie parasitóide	Valor estimado	χ^2	P
<i>Nasonia vitripennis</i>			
Intercepto	0,4387 ($\pm 0,09$)	23,03	<0,001*
No	0,04 ($\pm 0,004$)	120,67	<0,001*
No ²	-0,0003 ($\pm 3 \times 10^{-5}$)	77,04	<0,001*
<i>Pachycrepoideus vindemiae</i>			
Intercepto	-0,54 ($\pm 0,09$)	41,28	<0,001*
No	0,05 ($\pm 0,003$)	270,6	<0,001*
No ²	-0,0003 ($\pm 2,7 \times 10^{-5}$)	149,7	<0,001*
Espécie Diapriidae			
Intercepto	0,682 ($\pm 0,09$)	58,34	<0,001*
No	0,017 ($\pm 0,003$)	23,56	<0,001*
No ²	-0,5 $\times 10^{-4}$ ($\pm 0,3 \times 10^{-5}$)	2,69	0,10
<i>Spalangia endius</i>			
Intercepto	-0,82 ($\pm 0,08$)	105,34	<0,001*
No	0,03 ($\pm 0,003$)	142,7	<0,001*
No ²	-0,1 $\times 10^{-3}$ ($\pm 0,2 \times 10^{-3}$)	50,78	<0,001*

No= coeficiente linear da regressão, No²=coeficiente quadrático

Tab.2. Parâmetros estimados por regressão binomial negativa para a variação do número de pupas parasitadas por *Nasonia vitripennis*, *P. vindemiae*, *S. endius* e espécie da família Diapriidae em diferentes densidades de pupas de dípteros califorideos. Os resultados dizem respeito à comparação entre o número de pupas parasitadas (*Ne*) por *S. endius* em cada densidade de pupas oferecidas (*No*) e demais espécies parasitóides.

Densidade de pupas	Valor estimado	Z test	P
No=5			
Diapriidae	0,7(± 0,22)	3,46	< 0,05*
<i>N. vitripennis</i>	0,6(± 0,22)	2,54	< 0,05*
<i>P. vindemiae</i>	0,9(± 0,21)	4,27	< 0,05*
No=15			
Diapriidae	-0,9 (± 0,23)	-3,8	< 0,05*
<i>N. vitripennis</i>	-0,9(± 0,23)	-3,9	< 0,05*
<i>P. vindemiae</i>	-0,8 (± 0,22)	-3,8	< 0,05*
No=25			
Diapriidae	-0,8 (± 0,23)	-3,8	< 0,05*
<i>N. vitripennis</i>	-0,7 (± 0,23)	-3,1	< 0,05*
<i>P. vindemiae</i>	-0,7 (± 0,22)	-3,3	< 0,05*
No=35			
Diapriidae	-0,9 (± 0,22)	-3,9	< 0,05*
<i>N. vitripennis</i>	-0,8 (± 0,22)	-3,7	< 0,05*
<i>P. vindemiae</i>	-0,9 (± 0,21)	-4,2	< 0,05*
No=50			
Diapriidae	-0,5 (± 0,22)	-2,3	< 0,05*
<i>N. vitripennis</i>	-0,9 (± 0,23)	-4,1	< 0,05*
<i>P. vindemiae</i>	-1,23 (± 0,22)	-5,6	< 0,05*
No=75			
Diapriidae	-0,5 (± 0,22)	-2,3	< 0,05*
<i>N. vitripennis</i>	-0,6 (± 0,22)	-2,6	< 0,05*
<i>P. vindemiae</i>	-0,7 (± 0,21)	-3,0	< 0,05*
No=100			
Diapriidae	-0,7 (± 0,22)	-3,4	< 0,05*
<i>N. vitripennis</i>	-0,6 (± 0,22)	-2,5	< 0,05*
<i>P. vindemiae</i>	-0,9 (± 0,21)	-4,3	< 0,05*

Tab.3. Parâmetros estimados por regressão binomial negativa para a resposta numérica de *Nasonia vitripennis* sobre as cinco espécies de dípteros hospedeiros. Os resultados dizem respeito à comparação da variação do número de pupas de *C. putoria* (a) e *C. macellaria* (b) utilizadas para oviposição em função da quantidade e pupas parasitadas (*Ne*) com as variações obtidas para as demais espécies hospedeiras.

Espécie hospedeira	Valor estimado	Z-test	P
a) <i>C. putoria</i> x <i>Ne</i>			
<i>C. albiceps</i> x <i>Ne</i>	0,05 ($\pm 0,02$)	2,33	<0,05*
<i>C. megacephala</i> x <i>Ne</i>	0,04 ($\pm 0,02$)	-3,641	<0,05*
<i>L. sericata</i> x <i>Ne</i>	0,04 ($\pm 0,02$)	2,97	<0,05*
<i>C. macellaria</i> x <i>Ne</i>	0,04 ($\pm 0,02$)	2,01	<0,05*
b) <i>C. macellaria</i> x <i>Ne</i>			
<i>C. albiceps</i> x <i>Ne</i>	0,07 ($\pm 0,02$)	3,6	<0,05*
<i>C. megacephala</i> x <i>Ne</i>	0,06 ($\pm 0,02$)	3,465	<0,05*
<i>L. sericata</i> x <i>Ne</i>	0,07 ($\pm 0,01$)	4,98	<0,05*
<i>C. putoria</i> x <i>Ne</i>	0,02 ($\pm 0,006$)	3,641	<0,05*

Tab.4. Parâmetros estimados pela regressão binomial negativa para a resposta numérica de *Pachycrepoideus vindemiae* sobre diferentes espécies hospedeiras. Os resultados dizem respeito à comparação da variação do número de pupas de *C. megacephala* (a) e *C. macellaria* (b) utilizadas para oviposição em função da quantidade de pupas parasitadas (*Ne*) com as variações obtidas para as demais espécies hospedeiras.

Espécie hospedeira	Valor estimado	Z-test	P
a) <i>C. megacephala</i> x <i>Ne</i>			
<i>C. albiceps</i> x <i>Ne</i>	0,03 ($\pm 0,02$)	-1,97	<0,05*
<i>C. putoria</i> x <i>Ne</i>	0,04 ($\pm 0,02$)	-2,1	<0,05*
<i>L. sericata</i> x <i>Ne</i>	0,06 ($\pm 0,02$)	-3,3	<0,05*
<i>C. macellaria</i> x <i>Ne</i>	0,09 ($\pm 0,02$)	-5,4	<0,05*
b) <i>C. macellaria</i> x <i>Ne</i>			
<i>C. albiceps</i> x <i>Ne</i>	0,06 ($\pm 0,01$)	4,52	<0,05*
<i>C. putoria</i> x <i>Ne</i>	0,05 ($\pm 0,01$)	4,2	<0,05*
<i>L. sericata</i> x <i>Ne</i>	0,03 ($\pm 0,012$)	2,7	<0,05*
<i>C. megacephala</i> x <i>Ne</i>	0,09 ($\pm 0,02$)	5,4	<0,05*

Tab.5. Parâmetros estimados pela regressão binomial negativa para a resposta numérica de fêmeas da espécie Diapriidae sobre diferentes espécies hospedeiras. Os resultados dizem respeito à comparação da variação do número de pupas de *C. albiceps* (a) e *C. megacephala* (b) utilizadas para oviposição em função da quantidade de pupas parasitadas (*Ne*) com as variações obtidas para as demais espécies hospedeiras.

Espécie hospedeira	Valor estimado	Z-test	P
a) <i>C. albiceps</i> x <i>Ne</i>			
<i>C. megacephala</i> x <i>Ne</i>	-0,24(±0,035)	-6,8	<0,05*
<i>C. putoria</i> x <i>Ne</i>	-0,2 (±0,04)	-4,243	<0,05*
<i>L. sericata</i> x <i>Ne</i>	-0,24 (±0,035)	-6,8	<0,05*
b) <i>C. megacephala</i> x <i>Ne</i>			
<i>C. putoria</i> x <i>Ne</i>	0,07 (±0,03)	2,2	<0,05*
<i>C. albiceps</i> x <i>Ne</i>	0,2 (±0,03)	6,8	<0,05*
<i>L. sericata</i> x <i>Ne</i>	0,06 (±0,02)	2,9	<0,05*

Tab.6. Parâmetros estimados pela regressão binomial negativa para a resposta numérica de *Spalangia endius* sobre diferentes espécies hospedeiras. Os resultados dizem respeito à comparação da variação do número de pupas de *C. putoria* (a) e *C. macellaria* (b) utilizadas para oviposição em função da quantidade de pupas parasitadas (*Ne*) com as variações obtidas para as demais espécies hospedeiras.

Espécie hospedeira	Valor estimado	Z-test	P
a) <i>C. putoria</i> x <i>Ne</i>			
<i>C. albiceps</i> x <i>Ne</i>	0,05 (±0,02)	3,1	<0,05*
<i>C. megacephala</i> x <i>Ne</i>	0,03 (±0,015)	1,97	<0,05*
<i>L. sericata</i> x <i>Ne</i>	0,03 (±0,014)	2,05	<0,05*
<i>C. macellaria</i> x <i>Ne</i>	-0,03 (±0,01)	-2,5	<0,05*
b) <i>C. macellaria</i> x <i>Ne</i>			
<i>C. albiceps</i> x <i>Ne</i>	0,08 (±0,02)	4,9	<0,05*
<i>C. megacephala</i> x <i>Ne</i>	0,05 (±0,02)	4,3	<0,05*
<i>L. sericata</i> x <i>Ne</i>	0,05 (±0,01)	4,5	<0,05*
<i>C. putoria</i> x <i>Ne</i>	0,03 (±0,01)	2,5	<0,05*

Relações tróficas e efeito cascata: proposta experimental com meta-análise

Resumo

Neste estudo, buscou-se analisar parâmetros populacionais oriundos de interações larvais como predação intraguilda e canibalismo entre larvas de *C. albiceps*, *C. megacephala* e *L. sericata* na presença e ausência de fêmeas parasitóides de *Nasonia vitripennis*, investigando desta forma as interações sob a perspectiva tri-trófica. A relação de consumo de recurso também foi analisada em nível trófico, na presença e ausência de parasitóides. Para isto foram testadas várias interações interespecíficas dentro de diferentes sistemas tri-tróficos pré-determinados experimentalmente.

Palavras-chave: magnitude do efeito de interações tróficas, parasitóides, meta-análise

Abstract

In this study, population parameters estimated from larval interactions such as intraguild predation and cannibalism between larvae of *C. albiceps*, *C. megacephala*, and *L. sericata* in the presence and absence of *N. vitripennis*, were analyzed with metaanalysis in order to investigate their interactions from the tritrophic perspective. Resource consumption was also analyzed by trophic level, in the presence and absence of parasitoids. Several interspecific interactions were evaluated within different tritrophic systems, previously experimentally determined.

Relações tróficas e efeito cascata: proposta experimental com meta-análise

Introdução

Dentre os fatores ecológicos importantes para a ecologia de interações tróficas destaca-se a intensidade com que os organismos interagem na natureza através de gradientes ambientais e tipos de relações interespecíficas (Cooper *et al.*, 1994; Osenberg & Mittelbach, 1996; Schmitz *et al.*, 2000; Fagan *et al.*, 2002; Hebblewhite *et al.*, 2005). Predadores podem influenciar a estrutura e a dinâmica da comunidade através de efeitos diretos letais sobre a presa (Paine, 1969; Polis & Strong, 1996) e comportamentais que podem alterar a distribuição e a seleção de habitat pela presa (Schmitz *et al.*, 1997). Efeitos “topo-base”, dos predadores sobre as presas, podem aumentar diretamente a biomassa do recurso, através da redução do comportamento do consumidor (Terborgh *et al.*, 2001; Hebblewhite *et al.*, 2005). Assim, o efeito cascata ocorre quando mudanças na abundância do predador alteram a distribuição e abundância das comunidades base da cadeia trófica (Polis, 1999). Estes efeitos, “topo-base”, são conhecidos como cascata trófica (Carpenter *et al.*, 1985). A força das cascatas tróficas varia de acordo com o ecossistema, complexidade da cadeia trófica, diversidade, produtividade e “feedbacks” indiretos, como comportamentos e mecanismos anti-predatórios da presa, por exemplo (Polis & Strong, 1996).

A predação tem grande impacto sobre processos evolutivos (Bernays & Graham, 1988; Williams *et al.*, 1993) e funcionais de ecossistemas (Sih *et al.*, 1985; MacLaren & Peterson, 1994; Krebs *et al.*, 1995). Além da redução direta da população de presas (Rosenzweig & MacArthur, 1963), os predadores têm mostrado efeitos indiretos, incluindo a elevação de populações de presas potenciais (Sih *et al.*, 1985; Morin *et al.*, 1988). Diversos estudos voltados para redes tróficas vêm sendo propostos, contudo delineados para a investigação de grandes redes, com alto nível de complexidade e, portanto influência ecológica multifatorial (Montoya *et al.*, 2006; Duffy *et al.*, 2007). Estes estudos, entretanto, são capazes de analisar processos de grande magnitude e certamente, pela natureza da sua abrangência não focam sobre interações particularizadas, processos inerentes de redes pequenas (Montoya *et al.*, 2006).

Há casos de relações tróficas que, dada a complexidade das interações, não seriam adequadamente analisados com a particularidade característica de pequenas redes (Holland & Hastings, 2008). Há relações tróficas, como por exemplo, a predação intraguilda (PIG), que apesar de serem complexas no tocante à diversidade de efeitos produzidos na comunidade, podem ser vistas também em sistemas ecológicos mais simples, como por exemplo, a comunidade de dípteros necrófagos (Polis *et al.* 1989; Rosa *et al.* 2006). Neste tipo de relação trófica os predadores generalistas também podem competir por recursos e também exercer o canibalismo (Polis, 1981; Polis *et al.*, 1989; Hurd *et al.*, 1994; Fagan *et al.*, 1996).

Larvas de *C. albiceps* são predadoras facultativas, ocupando primeiro e segundo níveis tróficos simultaneamente, quando em interação com outras larvas de moscas necrófagas, como, por exemplo, *Chrysomya megacephala* ou *Lucilia sericata*. Estudos prévios mostram que larvas de *C. albiceps* não são boas competidoras (Rosa *et al.*, 2004), entretanto, em contrapartida podem ser predadoras vorazes (Faria *et al.*, 1999, Rosa *et al.*, 2004), causando forte efeito negativo sobre populações de presas (Faria *et al.*, 2004; Rosa *et al.*, 2004). Depois de passado o período larval, em que as presas, *C. megacephala* e *L. sericata* podem sofrer a ação da predação intraguilda por *C. albiceps*, as sobreviventes chegam ao estágio de pupa. Nesta fase as pupas, tanto das espécies presas quanto da predadora intraguilda são susceptíveis ao ataque por parasitóides (Legner, 1977), também produzindo no sistema uma dimensão tritrófica.

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

Apesar das informações obtidas nestes estudos constituírem importante banco de dados para a ecologia de interações tróficas, nenhum estudo foi proposto ainda para analisar o efeito da PIG em sistemas com três tipos de interações tróficas ocorrendo

simultaneamente. A estrutura trófica da qual pertencem as moscas varejeiras é caracterizada pela presença de diferentes espécies de insetos, atuando sob diferentes níveis tróficos (Smith, 1991). Dentre os grupos taxonômicos que fazem parte do sistema estão os parasitóides, insetos que tem por hábito ovipositar em larvas ou pupas de moscas, com a finalidade de alimentar a prole (Legner, 1977). Não há ainda estudos disponíveis que considerem o conjunto de interações tróficas pertinentes ao sistema do qual fazem parte as moscas varejeiras, avaliando os efeitos da PIG sobre parâmetros demográficos das espécies componentes da comunidade. Este tipo de análise é importante para a detecção de mediações biológicas, capazes muitas vezes de alterar a dinâmica populacional de espécies em função das diferentes interações interespecíficas que naturalmente podem ocorrer no sistema.

Os objetivos deste estudo foram então: (1) quantificar a magnitude do efeito da predação intraguilda sobre a sobrevivência das larvas presas e predadoras; (2) quantificar o efeito indireto de parasitóides sobre o consumo e redução de recurso pelas larvas presas e predadoras e o efeito direto de parasitóides sobre a sobrevivência de pupas de moscas varejeiras participantes do sistema tri-trófico; (3) saber qual é a influência da presença de parasitóides no sistema, ou seja, investigar se parasitóides são capazes de atenuar ou intensificar o processo cascata trófica.

Materiais e métodos

Diferentes interações entre densidades larvais de *C. megacephala*, *L. sericata* e *C. albiceps*, recurso (carne bovina moída) e densidade de fêmeas parasitóides de *Nasonia vitripennis* foram analisadas sob condições experimentais. A experimentação envolveu a comparação entre situações em que predador e presa intraguilda e/ou parasitóide estavam presentes ou ausentes. Dessa maneira, cada espécie participante do sistema foi analisada separadamente, visando quantificar e comparar o efeito da interação com as demais espécies sobre a sobrevivência de cada uma. Foram estabelecidas experimentalmente as seguintes combinações:

- a. 300 larvas (L1) de presas (*C. megacephala* ou *L. sericata*) + recurso (4 gramas de carne/ larva)

- b. 50 larvas (L2) de *C. albiceps* (predadora intraguilida) + recurso (4 gramas de carne/ larva)
- c. 100 larvas (L2) de *C. albiceps* (predadora intraguilida) + recurso (4 gramas de carne/ larva)
- d. 300 larvas de presas (L1) (*C. megacephala* ou *L. sericata*) + 50 larvas (L2) de *C. albiceps* (predadora intraguilida) + recurso (4 gramas de carne/ larva)
- e. 300 larvas (L1) de presas (*C. megacephala* ou *L. sericata*) + 100 larvas (L2) de *C. albiceps* (predadora intraguilida) + recurso (4 gramas de carne/ larva)
- f. Todas as interações acima também foram combinadas com a presença de 1 e 10 fêmeas parasitóides de *Nasonia vitripennis*, totalizando 24 experimentos, visando quantificar e comparar o consumo de recurso, o canibalismo em *C. albiceps*, a predação intraguilida por *C. albiceps* e o parasitismo por *Nasonia vitripennis* nas diferentes situações.

A experimentação se deu em frascos plásticos de 20 cm de altura por 15 cm de diâmetro, contendo as densidades larvais pré-estabelecidas, carne putrefata na quais as larvas foram criadas, pó de serra para possibilitar a pupação e parasitóides. Os instares larvais iniciais para a experimentação diferiram entre presas (L1) e predadora (L2), para possibilitar interações como predação intraguilida e canibalismo, pois foi observado durante os experimentos que o desenvolvimento de *C. albiceps* é mais lento do que o de *C. megacephala* e *L. sericata*. Dessa forma, o tamanho da presa e predador puderam influenciar as taxas de predação (Charnov, 1984). Sabe-se também, através de experimentos, que o canibalismo e predação de *C. albiceps* são mais expressivos a partir do 2º instar larval (Faria *et al*, 2004). Foi estabelecida a quantidade de 4 gramas de carne por larva para cada experimento, para assegurar que não haveria a competição por este recurso garantindo somente a ocorrência da predação e canibalismo no sistema trófico.

Nasonia vitripennis é um parasitóide de pupas, mas permaneceu no sistema experimental desde o início, mesmo inicialmente havendo somente larvas dos hospedeiros. Com isto pôde-se visualizar se houve mudanças no comportamento de consumo de recurso pelas larvas ou na intensidade de canibalismo e predação na presença de diferentes

densidades de parasitóides. Quando as fêmeas parasitóides estavam presentes, a elas foi oferecido mel e água *ad libitum*. As fêmeas nulíparas de *N. vitripennis* utilizadas para a experimentação foram provenientes de colônias pré-estabelecidas em laboratório, com no máximo 10 dias de vida. Depois da eclosão e morte das moscas adultas sobreviventes, os adultos e as pupas fechadas foram quantificados. Quando provenientes de experimentos nos quais estavam presentes os parasitóides, as pupas fechadas foram colocadas em cápsulas gelatinosas e transparentes número 00. Depois de 30 dias foi quantificado o número de pupas parasitadas. Para cada estudo de relações tróficas foram feitas 10 réplicas.

Análise estatística - Meta-análise

Do amplo espectro de interações intra e interespecíficas normalmente encontrado na natureza, destacam-se a competição e a predação (Gurevitch et al. 2000). Ambos os tipos de interação têm sido amplamente investigados, na maioria das vezes como eventos isolados (Sih et al. 1985, Gurevitch et al. 1992). Porém, alguns estudos têm investigado as duas interações ao mesmo tempo, inserindo assim a perspectiva multi-dimensional de estrutura trófica (Sih *et al.* 1985). A meta-análise é uma técnica relativamente recente que vem sendo aplicada para analisar problemas complexos desta natureza (Gurevitch et al. 2000). Basicamente, a questão central a ser formulada no contexto do presente estudo seria: como diferentes interações agindo em conjunto podem mudar a dinâmica das populações de espécies envolvidas? Para responder a questão, os efeitos das interações sobre cada uma delas necessitam ser analisados simultaneamente.

Em face ao delineamento experimental proposto neste estudo, envolvendo experimentos para simular a ausência, ou mesmo a “remoção”, pelo menos do ponto de vista teórico, de integrantes do sistema trófico, os efeitos médios das interações podem ser comparados visando investigar que resultados ecológicos poderiam ser encontrados mediante a presença (ou ausência) de determinadas espécies no sistema. Resultados podem ainda diferir entre os níveis tróficos. A análise dos efeitos sob a dimensão fatorial pode, efetivamente, contribuir em termos de otimização experimental para futuras investigações e principalmente, auxiliar na elaboração de premissas biológicas para inserção em modelagem de sistemas tróficos, como feito no capítulo 5. Além disso, especificamente no

âmbito dos resultados aqui encontrados, a análise pode indicar que interações são mais importantes para a dinâmica da comunidade.

Neste estudo, foi utilizada como métrica da meta-análise a resposta log razão ($\text{LOG} = X_E/X_C$), proposta por Hedges (1999) para quantificar o efeito da predação intraguilddia e do parasitismo sobre o consumo de recurso e sobrevivência de larvas e pupas, oriundas diretamente de experimentos laboratoriais. Na meta-análise, a espécie alvo é aquela em que todas as variáveis são medidas e as espécies consideradas associadas aquelas sobre as quais se observa supressão (Goldwasser & Roughgarden, 1993; Goldberg *et al.*, 1999). A resposta log razão é medida ou estimada sobre a espécie alvo em cada tratamento de abundância. Para tal usa-se medida em nível individual (descrição comportamental, taxa de crescimento, sobrevivência reprodução) ou em nível populacional (tamanho populacional ou taxa de crescimento, abundancia relativa) (Golbberg *et al.*, 1999). Nos experimentos realizados, a espécie alvo variou de acordo com a questão ecológica a ser respondida. Por exemplo, quando se buscou quantificar os efeitos da presença de parasitóides sobre as pupas, as pupas de diferentes espécies foram consideradas as espécies alvo e os parasitóides as espécies associadas. Neste caso o efeito foi medido em termos da sobrevivência de pupas.

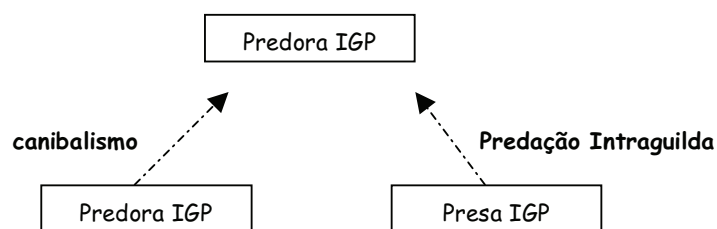
Hedges *et al.* (1999), sugerem o cálculo da resposta log razão para cada manipulação experimental para assim calcular a média global do efeito de tamanho e o intervalo de confiança (CI) para os efeitos. Depois de feito o cálculo do tamanho do efeito, \bar{E}_i , e sua variância, $v(\bar{E}_i)$ em cada um dos $i = 1, \dots, k$ estudos analisados, o segundo passo foi calcular a média das respostas em nível trófico, pela média das respostas log razão dos parâmetros para todas as larvas, pupas e recurso, e dessa forma examinar as forças relativas (magnitude) dos efeitos (Polis & Strong, 1996). A magnitude do tamanho do efeito pode ser definida como o tamanho de efeito global no efeito presente em todas as situações analisadas (Rosenberg *et al.*, 2000). Quando o valor considerado foi significativo (diferente de zero), considerou-se haver evidencia para não rejeitar a hipótese de que há efeito de cascata na presença de parasitóides. Os dados foram analisados através de modelos categóricos aleatórios de meta-análise, ou seja, considerou-se a existência de uma variação amostral entre os estudos dentro de cada classe (conjunto de estudos), pois os estudos, nesta

análise, foram segregados em grupos (classes). Para a análise de dados foi utilizado o software MetaWin, versão 2.0 (Rosenberg, *et al.*, 2000).

Os valores de $\sqrt{Nc}Xc/Sc$ e de $\sqrt{Ne}Xe/Se$ foram calculados para investigar se os resultados encontrados seguiam a distribuição normal. Foram encontrados para a grande maioria dos estudos valores >3 , indicando que o cálculo do efeito de tamanho se enquadrava na distribuição normal (Hedges *et al.*, 1999). Depois de encontrado o valor de E para cada estudo e suas respectivas variâncias, foi seguida a hierarquia proposta por Gurevitch *et al.* (1992): *a priori* foi testada a hipótese de que todos os valores de E não diferiam. O teste de homogeneidade foi baseado na estatística Q , com valores de alta magnitude indicando grande heterogeneidade entre os valores de (E) das comparações feitas. A heterogeneidade total, Q_T , foi dividida em heterogeneidade dentro das classes (Q_w) e heterogeneidade entre as classes (Q_B), analogamente à partição da variação na ANOVA (Rosenberg *et al.*, 2000).

Magnitude dos efeitos da predação intraguilda

A meta-análise levou em consideração os diferentes experimentos para se conhecer qual a magnitude do efeito da predação intraguilda de *C. albiceps* sobre a sobrevivência larval de *C. megacephala* e *L. sericata*. Dessa forma, nesta primeira análise foi considerada a seguinte relação trófica:

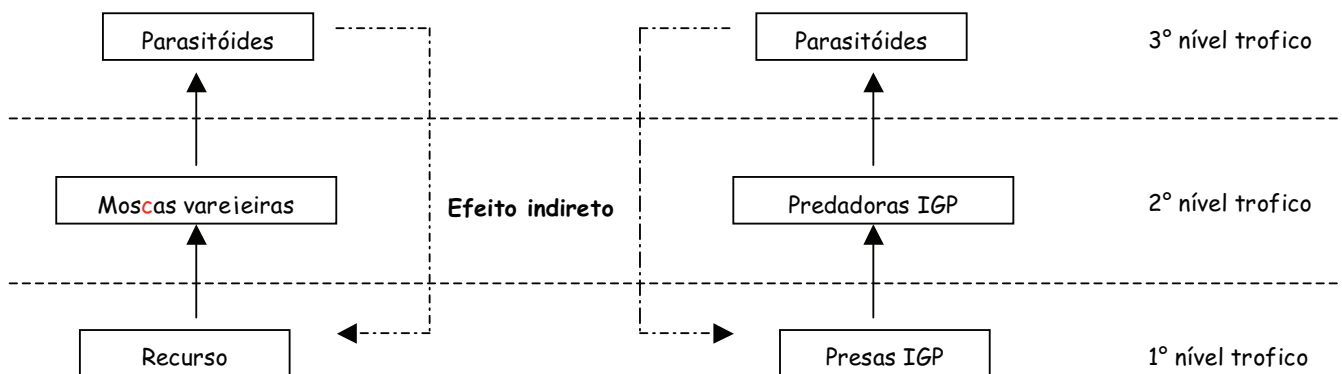


O grupo controle foi delineado para simular condições sem a presença do predador intraguilda e nos grupos experimentais a predação foi experimentalmente manipulada. O teste utilizado para quantificar o efeito de tamanho foi a resposta log razão: $LOG = X_E/X_C$ (Schmitz *et al.*, 2000; Hebblewhite *et al.*, 2005), onde X_E é a sobrevivência larval média no experimento onde a predadora estava presente e X_C é a média da mesma variável no experimento onde a predadora estava ausente. Segundo Hedges *et al.* (1999), a resposta log

razão é utilizada para medir o efeito experimental por quantificar a mudança proporcional resultante da manipulação experimental.

Hipótese da cascata trófica

Nesta parte do estudo foram analisadas duas relações tri-tróficas:



A hipótese da cascata trófica faz distintas previsões para diferentes níveis tróficos em experimentos com a remoção/exclusão do predador de topo (Polis & Stronger, 1996). Neste sentido, a presença do parasitóide deve resultar (1) na alteração das taxas de consumo de recurso pelas larvas (presas e predadoras intraguilda), levando a mudança da quantidade de recurso disponível e (2) as alterações na sobrevivência de presas e predadoras intraguilda. O efeito da ausência do parasitóide sobre a quantidade de recurso e espécies presas foi considerado um efeito indireto da presença do parasitóide. Foi utilizada como métrica a resposta log razão: $LOG = X_E/X_C$ (Schmitz *et. al.*, 2000; Hebblewhite *et. al.*, 2005), onde X_E é a média da variável de interesse (sobrevivência larval ou pupal e consumo de recurso) no experimento onde o parasitóide estava presente e X_C é a média da mesma variável no experimento onde o parasitóide estava ausente.

Para avaliar se o efeito do parasitóide atenuou os níveis tróficos base, foi explicitada graficamente a magnitude do efeito indireto dos parasitóides sobre o consumo de recurso pelas larvas em cada experimento, contra a magnitude dos efeitos diretos dos parasitóides sobre a sobrevivência de pupas. Da mesma forma, a magnitude do efeito indireto dos parasitóides sobre as pupas presas foi descrita graficamente, contra a magnitude do efeito

direto dos parasitóides sobre as pupas de larvas predadoras. Os valores que se situaram ao longo da linha de referência 45° representaram equivalência entre as magnitudes do efeito direto e indireto e dessa forma, foram considerados não atenuantes ou intensificadores. Para os dados situados à esquerda da linha de referência, foi considerado efeito atenuante na cascata trófica. Para os dados situados à direita, o efeito cascata foi intensificado (Polis & Strong, 1996; Schmitz *et al.*, 2000). Dessa forma, os objetivos específicos da meta-análise neste item foram: (1) observar se houve efeito de cascata nas diferentes relações tri-tróficas e (2) quando observado o efeito de cascata trófica, saber se a presença de parasitóides têm efeito intensificador ou atenuador.

Resultados e Discussão

Magnitude do efeito da predação intraguilha

Para a meta-análise foram analisadas oito combinações de experimentos, onde quatro deles quantificaram o efeito da predação intraguilha sobre a sobrevivência das presas intraguilha e oito o efeito predação intraguilha sobre a sobrevivência da predadora intraguilha. O efeito da predação intraguilha pode ser visto na tabela 1. A meta-análise revelou que a predação intraguilha tem significativo efeito negativo sobre a sobrevivência das espécies de presa ($\bar{E} = -2,1685$; $gl = 3$, $p < 0,05$) e efeito positivo também significativo sobre a sobrevivência da predadora intraguilha ($\bar{E} = 1,8702$, $gl = 3$; $p < 0,05$) (Fig.1). Tanto o efeito negativo (\bar{E}) da predação intraguilha sobre a sobrevivência das presas como o efeito positivo da predação intraguilha sobre a sobrevivência da predadora foram expressivos, segundo a classificação proposta por Cohen (1969), na qual (\bar{E}) $> 0,8$ determina efeitos de alta magnitude, 0,2 baixa e 0,5 moderada. O valor do efeito cumulativo, ou seja, a média do efeito geral da predação intraguilha no sistema foi significativamente negativo, entretanto com uma magnitude de tamanho de efeito baixa ($\bar{E} = -0,1351$, $gl = 7$; $p < 0,05$).

O teste Q de homogeneidade mostrou que os efeitos da predação intraguilha diferem significativamente para presas e predador ($Q_b = 23,8971$, $gl = 1$, $p < 0,01$) (Fig.1). A variação dentro dos estudos para cada grupo (presa e predador intraguilha) não foi

significativa ($Q_w = 8,8765$, $gl = 6$, $p > 0,05$), ou seja, os tamanhos de efeito diferem não mais do que o esperado devido à variação amostral aleatória (Gurevith, & Hedges, 2001). Com estes resultados pode-se concluir que a predação intraguilda é vantajosa para a população de predadoras no tocante à sobrevivência, pois aumenta a disponibilidade de recursos (presas + substrato) e diminui as perdas por canibalismo entre a população de predadoras.

Efeito de cadeia Trófica

Sobrevivência de pupas das espécies hospedeiras e consumo de recurso

Para a meta-análise foram analisadas 16 combinações de experimentos, onde oito delas consideraram o efeito da presença dos parasitóides sobre o consumo de recurso pelas larvas (efeito indireto) e oito, o efeito da presença de parasitóides sobre a sobrevivência de pupas (efeito direto) para as diferentes espécies hospedeiras e recurso. O efeito da presença do parasitóide sobre cada estudo pode ser visto na tabela 2. A meta-análise revelou que a presença de parasitóides mostrou efeito indireto negativo significativo sobre o consumo de recursos ($\bar{E} = -0,025$; $gl = 7$, $p < 0,05$) e efeito direto negativo significativo sobre a sobrevivência das pupas ($\bar{E} = -0,121$, $gl = 7$; $p < 0,05$) (Fig.2). Entretanto, os efeitos (\bar{E}) da presença de parasitóides podem ser considerados pequenos, segundo a classificação proposta por Cohen (1988). O valor do efeito cumulativo, ou seja, a média do efeito geral para a presença dos parasitóides no sistema foi significativamente negativo e considerado pequeno também ($\bar{E} = -0,0537$, $gl = 15$; $p < 0,05$).

O teste Q de homogeneidade entre os efeitos da presença de parasitóides mostrou que o efeito da presença dos parasitóides sobre o recurso não foi significativamente diferente do efeito da presença dos parasitóides sobre a sobrevivência das pupas ($Q_b = 2,02$, $gl = 1$, $p = 0,15$) (Fig.2). Entretanto a variação entre os grupos (dentro dos estudos) foi significativa ($Q_w = 78,0841$, $gl = 14$, $p < 0,01$), mostrando que há variação amostral aleatória entre os tamanhos de efeito dentro de cada grupo de estudo (efeito direto e indireto) (Gurevith, & Hedges, 2001). Para examinar esta variação mais detalhadamente, um gráfico com a magnitude dos efeitos indiretos da presença dos parasitóides sobre o consumo de recurso, contra as correspondentes magnitudes dos efeitos diretos sobre as

pupas foi apresentado (Fig.4). A análise mostrou que três dos intervalos de confiança se aproximam da linha de 45°, indicando que há equivalência entre as magnitudes dos efeitos direto e indireto, ou seja, não há atenuação ou intensificação do efeito de cascata trófica. Cinco estudos desviaram-se da linha de 45°, três caíram sobre o domínio da atenuação e dois sobre o domínio da intensificação de cadeia trófica (Fig. 4, Tabela 4).

Durante a experimentação foi observado que as larvas permaneciam mais tempo no recurso quando fêmeas parasitóides estavam presentes. Este resultado pode ser decorrente do fato de que, ao tentar evitar a presença de parasitóides, as larvas permaneceram mais tempo no substrato, aumentando assim suas taxas de consumo de recurso. Os parasitóides também exerceram influência negativa sobre a sobrevivência das moscas, sobretudo no estágio de pupa (efeito direto). No teste da cadeia trófica foi também observada a influência da densidade de parasitóides sobre o sistema, ao se comparar as duas densidades investigadas, 1 e 10. Através da figura 4 e tabela 4, pode-se observar que em interações onde havia a presença de 1 parasitóide não se viu efeito sobre a cascata trófica, com exceção da interação com 50 indivíduos de *C. albiceps*. Neste caso a presença de 1 parasitóide não causou mudanças nas relações tróficas das larvas de moscas com o recurso. Nas interações onde havia 10 parasitóides notou-se um efeito de atenuação na cascata trófica, com exceção da interação com 50 indivíduos de *C. albiceps*. Para ambas as densidades de parasitóides na relação com 50 *C. albiceps* o efeito de cascata trófica foi intenso. Este fato pode estar sendo influenciado pelo forte canibalismo observado nesta densidade larval. Quando o canibalismo larval é alto, poucas pupas são formadas, diminuindo a chance de encontro entre hospedeiro e parasitóide, o que resulta em baixo parasitismo.

Sobrevivência de pupas presas e pupas da predadora

Para a meta-análise foram analisadas 16 combinações de experimentos, onde em oito registraram-se o efeito indireto e em oito o efeito direto da presença dos parasitóides sobre as larvas que interagiram na predação intraguilda. Dessa forma, foi quantificado o efeito do parasitóide sobre a sobrevivência das presas e sobre a sobrevivência da predadora. O efeito da presença do parasitóide sobre cada estudo pode ser visto na tabela 3. A meta-

análise revelou que a presença de parasitóides exerce efeito indireto negativo sobre a sobrevivência das presas em relação à predação intraguilda ($\bar{E} = -0,52$; $gl = 7$, $p < 0,05$) e significativo efeito direto negativo sobre a sobrevivência das larvas predadoras ($\bar{E} = -0,01$, $gl = 7$; $p < 0,05$) (Fig.3).

O efeito (\bar{E}) da presença de parasitóides sobre a sobrevivência de larvas presas pode ser considerado médio, entretanto o efeito da presença de parasitóides sobre a sobrevivência da predadora foi pequeno, segundo a classificação proposta por Cohen (1988). O valor do efeito cumulativo, ou seja, a média do efeito geral para a presença dos parasitóides no sistema foi significativamente negativo e considerado pequeno também ($\bar{E} = -0,1321$, $gl = 15$; $p < 0,05$). O teste Q de homogeneidade entre os efeitos da presença de parasitóides mostrou que a presença dos parasitóides sobre a sobrevivência das presas foi significativamente diferente do efeito da presença dos parasitóides sobre a sobrevivência da predadora ($Q_b = 14,95$ $gl = 1$, $p < 0,01$) (Fig.3). Pode-se concluir então que o efeito da presença dos parasitóides não é o mesmo para a sobrevivência das larvas de presas e para as larvas da predadora. A diferença entre os grupos (dentro dos estudos) também foi significativa ($Q_w = 44,1748$, $gl = 14$, $p < 0,01$), mostrando que há variação amostral aleatória entre os tamanhos de efeito dentro de cada grupo de estudo (Gurevith, & Hedges, 2001).

Da mesma forma que o teste anterior, a variação dentro dos grupos foi estudada mais detalhadamente, considerando a magnitude dos efeitos indiretos da presença dos parasitóides sobre a sobrevivência das presas, contra as correspondentes magnitudes dos efeitos diretos sobre as predadoras (Fig.5). A análise mostrou que um dos intervalos de confiança se aproxima da linha de 45° , indicando que há equivalência entre as magnitudes dos efeitos direto e indireto, ou seja, não se nota efeito na cascata trófica. Sete experimentos desviaram-se da linha de 45° , seis caíram sobre o domínio da atenuação (lado esquerdo) e um sobre o domínio da intensificação de cadeia trófica (lado direito) (Fig. 5; Tabela 5). A presença de parasitóides durante o desenvolvimento larval das espécies influenciou o comportamento das larvas durante o processo de predação intraguilda, indicando um efeito negativo sobre as presas e sobre a predadora, ou seja, a presença de parasitóides intensificou a predação intraguilda, mas também diminuiu a sobrevivência da predadora.

O teste de cadeia trófica sugere a influência de 2 densidades de parasitóides, 1 e 10. Através da figura 5 e tabela 5, pôde-se observar que a maioria das interações com ambas as densidades de parasitóides, tiveram efeito atenuante sobre a cascata trófica. Isto significa que apesar da predação ter sido mais intensa sobre as presas, a maior taxa de encontro devido à concentração de larvas no recurso também aumentou o canibalismo. Na interação entre 300 *L. sericata* x 100 *C. albiceps* x 1 *Nasonia vitripennis* não houve efeito na cascata trófica. Já na interação entre 300 *C. megacephala* x 100 *C. albiceps* x 1 *Nasonia vitripennis* houve efeito intensificador na cadeia trófica. A magnitude de efeito da predação intraguilda no sistema de maneira geral trouxe um efeito negativo, mas baixo ($\bar{E} = -0,1351$). Entretanto, quando analisada dentro do nível trófico, a predação mostrou grande força negativa sobre a sobrevivência das presas e força positiva sobre a sobrevivência das predadoras (Fig.1). Pode-se concluir então que, dependendo da complexidade do sistema, a força da predação intraguilda é diluída, quando vista sob a perspectiva de um nível mais complexo. Isto evidencia a importância de se considerar as espécies no contexto de rede trófica.

Cascatas tróficas são comuns em muitos ambientes e podem ocorrer de acordo com as variações na diversidade de cadeias, espécie de predador de topo e estruturação trófica (Schmitz, *et al.*, 2000). Neste estudo ficou evidente que quanto mais detalhada a relação e a diversidade de componentes nos níveis tróficos, mais ricas as interações e os mecanismos comportamentais presentes na cadeia trófica. Com isto, maior conhecimento dos padrões de interações tróficas podem ser gerados, tornando possível a aplicação de princípios gerais da teoria das interações tróficas, tanto em pequenas quanto em grandes escalas (Polis, 1999; Schmitz, *et al.*, 2000). Nos sistemas tritróficos analisados pôde-se observar que além da influência direta, houve influência indireta dos parasitóides nos estágios larvais do hospedeiro. A influência pode ser evidenciada pela intensificação de consumo de recurso pelas larvas, bem como intensificação da predação intraguilda e canibalismo. Isto sugere que a presença de parasitóides pode desencadear mudanças nos níveis tróficos basais, mesmo não diretamente relacionados, segundo a hipótese de cascata trófica (Schmitz, *et al.*, 2000).

Em todas as relações tróficas estudadas foi observado pequeno efeito geral ($\bar{E} < 0,2$). Estudos sobre diversos tipos de comunidades relatam que interações fracas são muito

freqüentes, entretanto, não deixam de ser importantes sob o ponto de vista da dinâmica de comunidades (Paine, 1992; Goldwasser & Roughgarden, 1993; Raffaelli & Hall, 1996; Wootton, 1997; Fagan, 2002). Estudos teóricos de cadeias tróficas têm mostrado que interações fracas têm importante papel na estabilização de cadeias tróficas complexas, garantindo a estabilidade ou persistência de comunidades conectadas (May, 1971, 1973; McCann & Hastings, 1997; McCann *et al.*, 1998).

Os resultados deste estudo foram obtidos diretamente da experimentação laboratorial. Entretanto, seria interessante conhecer a dinâmica populacional de cada espécie componente do sistema, com o auxílio de modelagem e, com os parâmetros obtidos, aplicar a meta-análise utilizando métricas obtidas em nível populacional (tamanho populacional ou taxa de crescimento, abundância relativa) (Golbberg *et al.*, 1999). No capítulo seguinte, a dinâmica tritrófica experimental será apresentada com simulações em longo prazo, com o auxílio de modelagem matemática. Este tipo de análise auxiliará na compreensão de como se dão os efeitos da predação intraguilddia, canibalismo e parasitismo sob as populações das espécies presas e predadoras ao longo de várias gerações.

Referências Bibliográficas

- ANDRADE, J.B., ROCHA, F.A., RODRIGUES, P., ROSA, G.S., FARIA, L.D.B., VON ZUBEN, C.J., ROSSI, M.N., AND GODOY, W.A.C. 2002. Larval dispersal and predation in experimental populations of *Chrysomya albiceps* and *Cochliomyia macellaria*. **Mem. Inst. Oswaldo Cruz** **97**: 1137–1140.
- BERNAYS, E.A.; GRAHAM, E. 1988. On evolution of host specificity in phitophagous arthropods. **Ecology** **69**: 886-892.
- CARPENTER, S.R.; KITCHELL, J.M.; HODGSON, J.R. 1985. Cascading trophic interactions and lake productivity. **Bio-science** **35**: 634-639.
- CHARNOV, E.L.; SKINNER, S.W. 1984. Evolution of host selection and clutch size in parasitoid wasp. **Fla Entomol** **67**: 5-21.
- CHESSON, P.L.; MURDOCH, W.W. 1986. Aggregation of risk: relationships among host-parasitoid models. **American Naturalist** **127**: 696-715.

- COHEN, J. 1988. **Statistical Power Analysis for the Behavioral Sciences**. Academic Press, New York.
- COOPER, H.M.; HEDGES, L.V. 1994. **The handbook of research synthesis**. Russel Sage Foundation, New York, New York, USA.
- DUFF, J.E.; CARDINALE, B.J.; FRANCE, K.E.; MCINTYRE, P.B.; THÉBAULT, E.; LOREAU, M. 2007 The functional role of biodiversity in ecosystems: incorporating trophic complexity. **Ecology Letters**, **10**: 522-538.
- FAGAN, W.F.; ODELL, G.M. 1996 Size-dependent cannibalism in praying mantids: using biomass flux to model size-structured populations. **American Naturalist** **147**: 230-268.
- FAGAN, W.F.; MORAN, M.D.; RANGO, J.J.; HURD, L.E. 2002. Community effects of praying mantids: a meta-analysis of the influences of species identity and experimental design. **Ecological Entomology**, **27**: 385-395.
- FARIA, L.D.B., ORSI, L., TRINCA, L.A. & GODOY, W.A.C., 1999. Larval predation by *Chrysomya albiceps* on *Cochliomyia macellaria*, *Chrysomya megacephala* and *Chrysomya putoria*. **Entomologia Experimentalis et Applicata** **90**: 149-155.
- FARIA, L.D.B. & GODOY W.A.C., 2001. Prey choice by facultative predator larvae of *Chrysomya albiceps* (Diptera: Calliphoridae). **Men. Inst. Oswaldo Cruz** **96**: (6) 875-878.
- FARIA, L. D. B. ; GODOY, W. A. C. ; REIS, S. F. 2004 . Larval predation on different instars in blowfly populations. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, v. 47, p. 887-894.
- GIÃO, J.Z.; GODOY, W.A.C. 2006. Seasonal population dynamics in *Lucilia eximia* (Wiedemann) (Diptera: Calliphoridae). **Neotropical Entomology** **35(6)**: 753-756.
- GOLDBERG, D.E.; RAJANIEMI, T.; GUREVITCH, J. STWART-OATEN. 1999. Empirical approaches to quantifying interaction intensity: competition and facilitation along productivity gradients. **Ecology** **80** : 1118-1131.
- GOLDWASSER, L.; ROUGHGARDEN, J. 1993. Construction and analysis of a large Caribbean foodweb. **Ecology** **74**: 1216-1233.
- GUREVITCH, J; MORROW, L.L.; WALLACE, A.; WALSH, J.S. 1992. A meta-analysis of competition in field experiments. **American Naturalist** **140**: 539-572.

- GUREVITCH, J.; MORRISON, J.A.; HEDGES, L.V. 2000. The Interaction between Competition and Predation: A Meta-Analysis of Field Experiments. **The American Naturalist**, **155** (4): 435-453.
- GUREVITCH, J.; HEDGES, L.V. 2001. Meta-analysis: combining results of independent experiments. In: **Design and Analysis of Ecological Experiments**, 2nd edn (ed SCHEINER, S.M. & GUREVITCH, J.) Oxford University Press, Oxford, 347-369.
- HEBBLEWHITE, M.; WHITE, C.A.; NIETVELT, C.G.; MCKENZIE, J.A.; HURD, T.E.; FRYXELL, J.M.; BAYLEY, S.E.; PAQUET, P. 2005. Human activity mediates a trophic cascade caused by wolves. **Ecology**, **86**(8): 2135-2144.
- HEDGES, L.V.J.; GUREVITCH, J.; CURTIS, P. 1999. The meta-analysis of response ratios in experimental ecology. **Ecology** **80**: 1150-1156.
- HOLLAND, M.D & HASTINGS, A. 2008. Strong effect of dispersal network structure on ecological dynamics. **Nature** **456**(7223):792-794. doi:10.1038/nature07395.
- HURD, L.E.; EISENBERG, R.M.; FAGAN, W.F.; TILMON, K.J.; SNYDER, W.F.; VANDERSALL, K.S. 1994. Cannibalism reverses male-biased sex ratio in adult mantids: female strategy against food limitation? **Oikos** **69**: 193-198.
- KREBS, C.J.; BOUTIN, S.; BOONSTRA, R. SINCLAIR, A.R.E.; SMITH, J.N.M.; DALE, M.R.T. 1995. Impact of food and predators on the snowshoe hare cycle. **Science** **269**: 112-115.
- LEGNER, E. F. 1977. Temperature, humidity and depth of habitat influencing host destruction and fecundity of muscoid fly parasites. **Entomophaga** **22**: 199-206.
- McCANN, K.; HASTING, A. 1997. Re-evaluating the omnivory-stability relationship in food webs. **Proceedings of the Royal Society of London B**, **264**: 1249-1254.
- McCANN, K.; HASTING, A.; HUXEL, G.R. 1998. Weak trophic interactions and the balance of nature. **Nature** **395**: 794-798.
- McLAREN, B.E.; PETERSON, R.C. 1994. Wolves, moose and tree rings on Isle Royale. **Science** **266**: 1555-1558.
- MAY, R.M. 1971. Stability in multi-species community models. **Math. Biosci** **12**:59-79.

- _____. 1973. **Stability and complexity in model ecosystems**. Princeton Univ. Press, Princeton.
- MONTOYA, J.M.; PIMM, S.L.; SOLÉ, R. 2006. Ecological networks and their fragility. **Nature** **442**(20): 259-264.
- MORIN, P.J.; LAWLER, S.P.; JOHNSON, E.A. 1988. Competition between aquatic insects and vertebrates: interaction strength and higher order interactions. **Ecology** **69**: 1401-1409.
- LOSENBURG, C.W.; MITTELBAUGH. 1996. The relative importance of resource limitation and predator limitation in food chains. In: POLIS, G.A.; WINEMILLER, K.O. **Food webs: integration of patterns and dynamics**. Chapman & Hall, New York, New York, USA.
- PAINE, R.T. 1969. A note on trophic complexity and community stability. **American Naturalist** **103**: 91-93.
- PAINE, R.T. 1992. Food web analysis through field measurement of per capita interaction strength. **Nature** **355**: 73-75.
- POLIS, G.A. 1981. The evolution and dynamics of intraspecific predation. **Annual Review of Ecology and Systematics** **12**: 225-251.
- POLIS, G.A.; MYERS, C.A.; HOLT, R.D. 1989. The ecology and evolution of intraguild predation. **Annual Review of Ecology and Systematics** **20**: 297-330.
- POLIS, G.A.; STRONG, D.R. 1996. Food web complexity and community dynamics. **American Naturalist** **147**: 813-846.
- POLIS, G.A. 1999. Why are parts of the world green? Multiple factors control productivity and the distribution of biomass. **Oikos** **86**: 3-15.
- RAFFAELLI, D.G.; HALL, S.J. 1996. Assessing the relative importance of trophic links in food webs. **Food webs integration of patterns and dynamics** (ed POLIS, G.; WINEMILLER, K.). pp. 185-191. Chapman & Hall, New York.
- REIGADA C, GODOY WAC. 2005. Dispersal and predation behavior in larvae of *Chrysomya albiceps* and *Chrysomya megacephala* (Diptera: Calliphoridae) **Journal of Insect Behavior**. **18** (4): 543-555

- ROSA, G.S.; CARVALHO, L.R.; GODOY, W.A.C. 2004. Survival rate, body size and food abundance in pure and mixed blowfly cultures. **African Entomology**. **12(1)**:97-105.
- ROSA GS, DE CARVALHO LR, DOS REIS SF. 2006. The dynamics of intraguild predation in *Chrysomya albiceps* Wied. (Díptera: Calliphoridae): Interactions between instars and species under different abundances of food. **Neotropical Entomology** **35(6)**:775-780
- ROSENZWEIG, M.L.; MACARTHUR, R.H. 1963. Graphical representation and stability conditions of predator-prey interactions. **American Naturalist** **102**: 67-74.
- ROSENBERG, M.S.; ADAMS, D.C.; GUREVITCH, J. 2000. **Meta-win: satatistical software for meta-analysis with resampling tests**. Version 2.0 Sinauer, Sunderland, Mass.
- SCHMITZ, O.J.; BECKERMAN, A.P.; O'BRIEN, K.M. 1997. Behaviorally-mediated trophic cascades: the effects of predation risk on food web interactions. **Ecology** **78**: 1388-1399.
- SCHMITZ, O.J.; HAMBACH, P.A.; BECKERMAN, A. 2000. Trophic cascades in Terrestrial Systems: A Review of the effects of carnivore removal on plants. **The American Naturalist**, **155(2)**: 141-153.
- SIH, A.; CRAWLEY, P.; McPEEK, M.; PETRANKA, J.; STROHMEIR, K. 1985. Predation, competition and prey communities: areview of field experiments. **Annual Review of Ecology and Systematics** **16**: 269-311.
- SMITH, L. D.; RUTZ, D. A. 1991. Seasonal and relative abundance of hymenopterous parasitoids attacking house fly pupae at dairy farms central New York. **Environ. Entomol.** **20**: 661-668.
- TERBORGH, J.; LOPEZ, L.; NUNEZ, P.V.; SHAHABUDDIN, G. ; RAO, M.; ORIHUELA, G.; RIVEROS, M.; ASCANIO, R.; ADLER, G.H.; LAMBERT, T.D.; BALBAS, L. 2001. Ecological meltdown in predator-free forest fragments. **Science** **294**: 1924-1925.
- WILLIAMS, K.S.; SMITH, K.G.; STEPHEN, F.M. 1993. Emergence of 13-year periodical cicadas (Cicadadae: Magicicada): phenology, mortality and predator satiation. **Ecology** **74**: 1143-1182.

WOOTTON, J.T, 1997. Estimates and tests of per capita interaction strength: diet, abundance, and impact of intertidally foraging birds. **Ecological Monographs** 67: 45-64.

Figuras

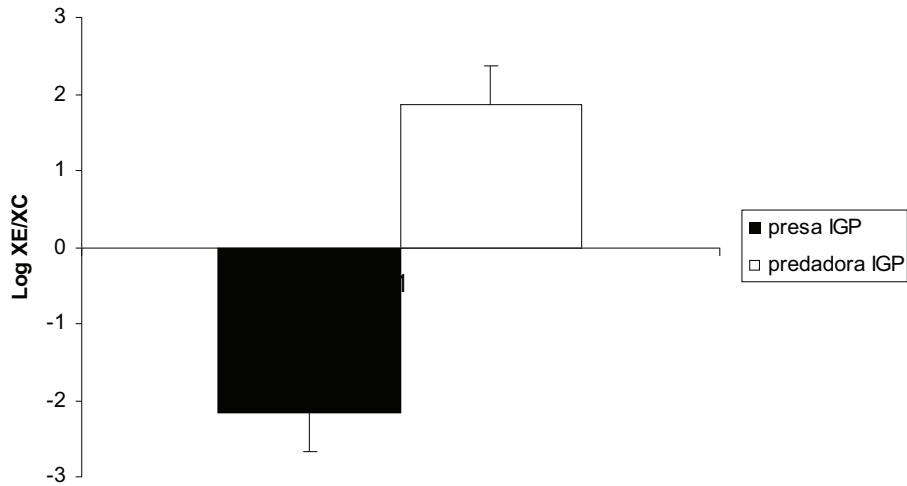


Fig. 1. Comparação da média dos efeitos de magnitude da predação intraguilda (IGP) sobre a sobrevivência de larvas de presas IG e sobre a sobrevivência da predadora IG.

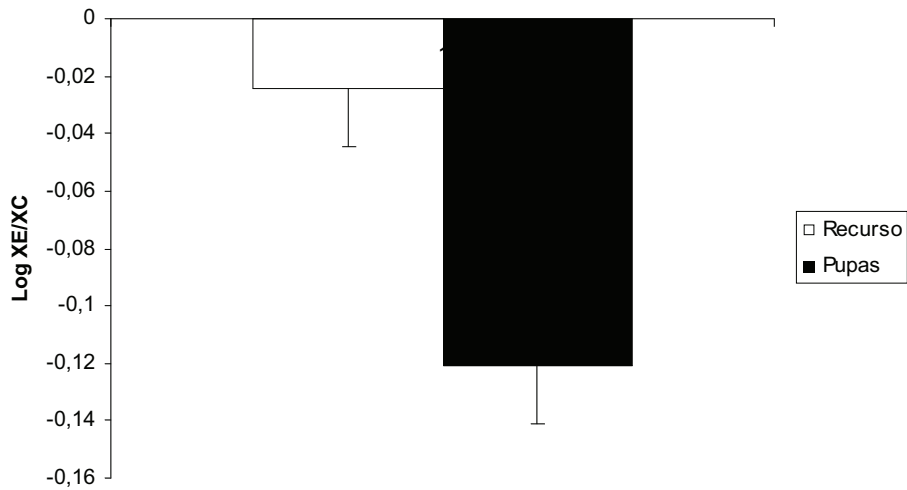


Fig. 2. Comparação da média dos efeitos de magnitude da presença de parasitóides sobre o consumo de recurso (efeito indireto) e sobre a sobrevivência de pupas hospedeiras (efeito direto).

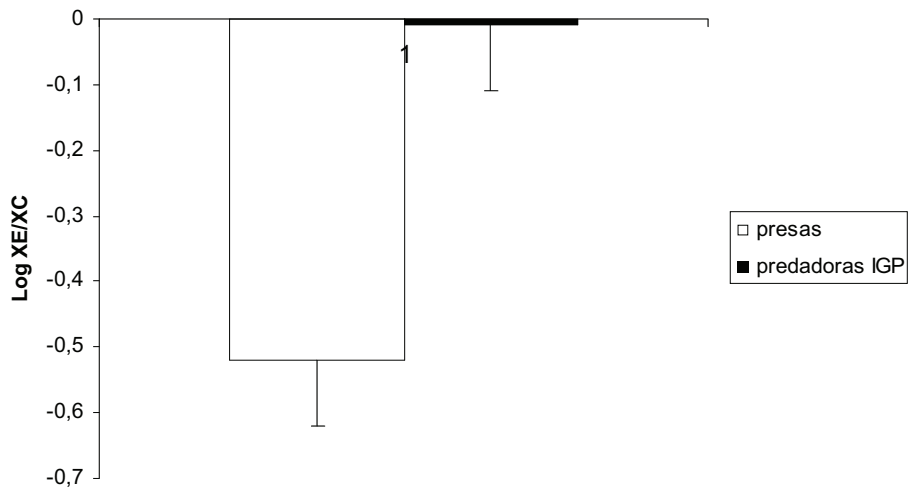


Fig. 3. Comparação da média dos efeitos de magnitude da presença de parasitóides sobre a sobrevivência de larvas presas IG (efeito indireto) e sobre a sobrevivência de larvas predadoras IG (efeito direto).

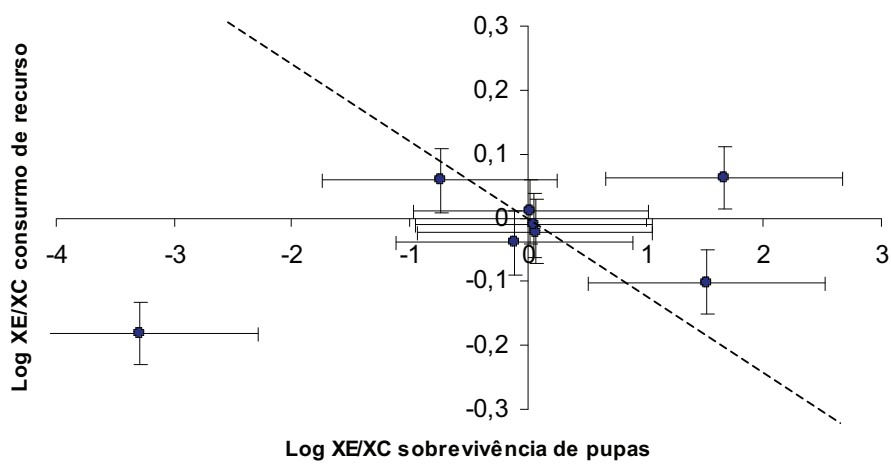


Fig.4. Relação entre a magnitude dos efeitos diretos da presença dos parasitóides sobre as pupas e os efeitos indiretos da presença de parasitóides sobre o consumo de recurso (média e variância). A linha pontilhada representa perfeita correspondência (45°) entre efeito direto e indireto.

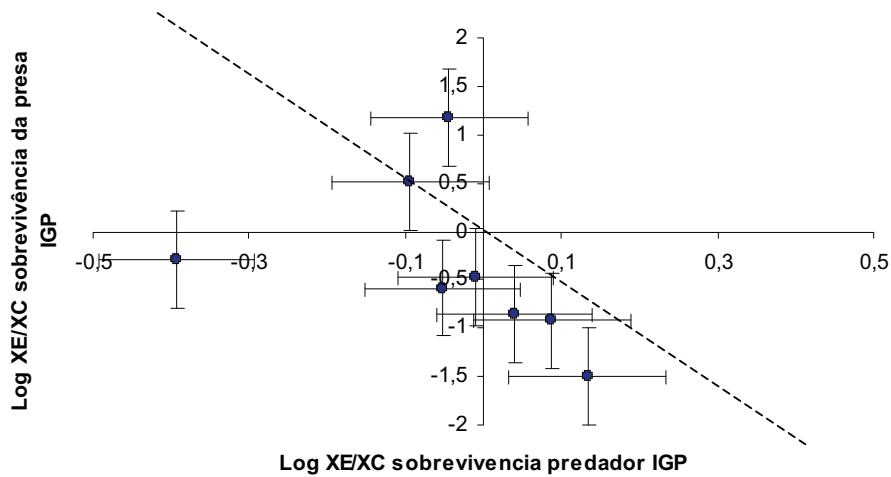


Fig.5. Relação entre a magnitude dos efeitos diretos da presença dos parasitóides sobre a sobrevivência de predadoras IG os efeitos indiretos da presença de parasitóides sobre a sobrevivência de presas IG (média e variância). A linha pontilhada representa perfeita correspondência (45°) entre efeito direto e indireto.

Tabelas

Tab. 1. Magnitude e variância do efeito da predação intraguilda sobre as presas IG (*C. megacephala* e *L. sericata*) e sobre a predadora IG (*C. albiceps*).

Efeito da Predação Intraguilda	Interação	Log XE/XC	Variância (Log XE/XC)
sobre presas IGP	<i>L. sericata</i> x 50 <i>C. albiceps</i> <i>C. megacephala</i> x 50 <i>C. albiceps</i>	-1,3464	0,0383
sobre presas IGP	<i>albiceps</i>	-2,2261	0,0211
sobre presas IGP	<i>L. sericata</i> x 100 <i>C. albiceps</i> <i>C. megacephala</i> x 100 <i>C. albiceps</i>	-2,7743	0,1123
sobre presas IGP	<i>albiceps</i>	-2,3612	0,0609
sobre predadora IGP (canibalismo)	<i>L. sericata</i> x 50 <i>C. albiceps</i>	3,1355	0,0713
sobre predadora IGP (canibalismo)	<i>C. megacephala</i> x 50 <i>C. albiceps</i>	-0,0496	0,0066
sobre predadora IGP (canibalismo)	<i>L. sericata</i> x 100 <i>C. albiceps</i> <i>C. megacephala</i> x 100 <i>C. albiceps</i>	3,912	0,0706
sobre predadora IGP (canibalismo)	<i>albiceps</i>	0,635	0,0076

Os dados apresentados na tabela correspondem às espécies em negrito.

Tab. 2. Magnitude e variância do efeito da presença de parasitóides sobre a utilização o recurso (1° nível trófico) e sobre a sobrevivência de pupas (adultos) (2° nível trófico).

Efeito da presença de parasitóides	Interação	Log XE/XC	Variância (Log XE/XC)
	<i>50 C. albiceps</i> X recurso X 1 <i>Nasonia vitripennis</i>		
Efeito indireto	<i>vitripennis</i>	0,0625	0,0038
Efeito indireto	00 <i>C. albiceps</i> X recurso X 1 <i>Nasonia vitripennis</i>	0,0095	0,001
	<i>C. megacephala</i> X recurso X 1 <i>Nasonia vitripennis</i>		
Efeito indireto	<i>vitripennis</i>	-0,0224	0,0002
Efeito indireto	<i>ucilia sericata</i> X recurso X 1 <i>Nasonia vitripennis</i>	-0,0115	0,0004
Efeito indireto	0 <i>C. albiceps</i> X recurso X 10 <i>Nasonia vitripennis</i>	-0,1011	0,0048
	100 <i>C. albiceps</i> X recurso X 10 <i>Nasonia vitripennis</i>		
Efeito indireto	<i>vitripennis</i>	-0,181	0,0023
	<i>C. megacephala</i> X recurso X 10 <i>Nasonia vitripennis</i>		
Efeito indireto	<i>vitripennis</i>	0,0586	0,0001
	<i>Lucilia sericata</i> X recurso X 10 <i>Nasonia vitripennis</i>		
Efeito indireto	<i>vitripennis</i>	-0,0384	0,0004
Efeito direto	50 C. albiceps X 1 <i>Nasonia vitripennis</i>	1,665	0,1565
Efeito direto	100 C. albiceps X 1 <i>Nasonia vitripennis</i>	0,0237	0,0608
Efeito direto	C. megacephala X 1 <i>Nasonia vitripennis</i>	0,0622	0,0051
Efeito direto	Lucilia sericata X 1 <i>Nasonia vitripennis</i>	0,0523	0,0031
Efeito direto	50 C. albiceps X 10 <i>Nasonia vitripennis</i>	1,5198	0,3628
Efeito direto	100 C. albiceps X 10 <i>Nasonia vitripennis</i>	-3,2905	0,5057
Efeito direto	C. megacephala X 10 <i>Nasonia vitripennis</i>	-0,7444	0,0069
Efeito direto	Lucilia sericata X 10 <i>Nasonia vitripennis</i>	-0,1141	0,0028

Os dados apresentados na tabela correspondem às espécies em negrito.

Tab. 3. Magnitude e variância do efeito da presença de parasitóides sobre a sobrevivência de larvas presa e predadoras que interagiram no processo ecológico da predação intraguilda.

Efeito da presença de parasitóides	Interação	Log XE/XC	Variância (Log XE/XC)
Efeito indireto	<i>L. sericata</i> X 50 <i>C. albiceps</i> X 1 <i>Nasonia vitripennis</i>	-0,5836	0,0599
Efeito indireto	<i>C. megacephala</i> X 50 <i>C. albiceps</i> X 1 <i>Nasonia vitripennis</i>	-0,9235	0,0546
Efeito indireto	<i>L. sericata</i> X 100 <i>C. albiceps</i> X 1 <i>Nasonia vitripennis</i>	0,5067	0,197
	<i>C. megacephala</i> X 100 <i>C. albiceps</i> X 1 <i>Nasonia vitripennis</i>		
Efeito indireto		1,1818	0,1134
Efeito indireto	<i>L. sericata</i> X 50 <i>C. albiceps</i> X 10 <i>Nasonia vitripennis</i>	-0,285	0,0393
	<i>C. megacephala</i> X 50 <i>C. albiceps</i> X 10 <i>Nasonia vitripennis</i>		
Efeito indireto		-1,4969	0,0583
Efeito indireto	<i>L. sericata</i> X 100 <i>C. albiceps</i> X 10 <i>Nasonia vitripennis</i>	-0,4796	0,2446
	<i>C. megacephala</i> X 100 <i>C. albiceps</i> X 10 <i>Nasonia vitripennis</i>		
Efeito indireto		-0,8542	0,0769
Efeito direto	<i>L. sericata</i> X 50 <i>C. albiceps</i> X 1 <i>Nasonia vitripennis</i>	-0,0525	0,0074
Efeito direto	<i>C. megacephala</i> X 50 <i>C. albiceps</i> X 1 <i>Nasonia vitripennis</i>	0,088	0,0014
Efeito direto	<i>L. sericata</i> X 100 <i>C. albiceps</i> X 1 <i>Nasonia vitripennis</i>	-0,0937	0,0078
	<i>C. megacephala</i> X 100 <i>C. albiceps</i> X 1 <i>Nasonia vitripennis</i>		
Efeito direto		-0,0437	0,0066
Efeito direto	<i>L. sericata</i> X 50 <i>C. albiceps</i> X 10 <i>Nasonia vitripennis</i>	-0,3928	0,0417
	<i>C. megacephala</i> X 50 <i>C. albiceps</i> X 10 <i>Nasonia vitripennis</i>		
Efeito direto		0,1335	0,0012
Efeito direto	<i>L. sericata</i> X 100 <i>C. albiceps</i> X 10 <i>Nasonia vitripennis</i>	-0,0095	0,0023
	<i>C. megacephala</i> X 100 <i>C. albiceps</i> X 10 <i>Nasonia vitripennis</i>		
Efeito direto		0,0395	0,0048

Os dados apresentados na tabela correspondem às espécies em negrito.

Tab. 4. Correlação entre a magnitude dos efeitos diretos da presença dos parasitóides sobre a sobrevivência de pupas e os efeitos indiretos da presença de parasitóides sobre a utilização de recurso e conseqüentes relações de cadeia trófica.

Efeitos (direto e indireto) correlacionados	efeito sobre a cadeia trófica
50 <i>C. albiceps</i> X recurso → 50 <i>C. albiceps</i> X recurso X 1 <i>Nasonia vitripennis</i>	Intensifica o efeito de cadeia
100 <i>C. albiceps</i> X recurso → 100 <i>C. albiceps</i> X recurso X 1 <i>Nasonia vitripennis</i>	não causa efeito
<i>C. megacephala</i> X recurso → <i>C. megacephala</i> X recurso X 1 <i>Nasonia vitripennis</i>	não causa efeito
<i>Lucilia sericata</i> X recurso → <i>Lucilia sericata</i> X recurso X 1 <i>Nasonia vitripennis</i>	não causa efeito
50 <i>C. albiceps</i> X recurso → 50 <i>C. albiceps</i> X recurso X 10 <i>Nasonia vitripennis</i>	Intensifica o efeito
100 <i>C. albiceps</i> X recurso → 100 <i>C. albiceps</i> X recurso X 10 <i>Nasonia vitripennis</i>	Atenua o efeito
<i>C. megacephala</i> X recurso → <i>C. megacephala</i> X recurso X 10 <i>Nasonia vitripennis</i>	Atenua o efeito
<i>Lucilia sericata</i> X recurso → <i>Lucilia sericata</i> X recurso X 10 <i>Nasonia vitripennis</i>	Atenua o efeito

Tab. 5. Magnitude e variância do efeito da presença de parasitóides sobre a sobrevivência de larvas presa e predadoras que interagiram no processo ecológico da predação intraguilda.

Efeitos (direto e indireto) correlacionados	efeito na cadeia trófica
<i>L. sericata</i> X 50 <i>C. albiceps</i> X 1 <i>Nasonia vitripennis</i>	atenua o efeito
<i>C. megacephala</i> X 50 <i>C. albiceps</i> X 1 <i>Nasonia vitripennis</i>	atenua o efeito
<i>L. sericata</i> X 100 <i>C. albiceps</i> X 1 <i>Nasonia vitripennis</i>	não causa efeito
<i>C. megacephala</i> X 100 <i>C. albiceps</i> X 1 <i>Nasonia vitripennis</i>	intensifica o efeito
<i>L. sericata</i> X 50 <i>C. albiceps</i> X 10 <i>Nasonia vitripennis</i>	atenua o efeito
<i>C. megacephala</i> X 50 <i>C. albiceps</i> X 10 <i>Nasonia vitripennis</i>	atenua o efeito
<i>L. sericata</i> X 100 <i>C. albiceps</i> X 10 <i>Nasonia vitripennis</i>	atenua o efeito
<i>C. megacephala</i> X 100 <i>C. albiceps</i> X 10 <i>Nasonia vitripennis</i>	atenua o efeito

**Intraguild predation governs persistence, modulating cannibalism
and parasitism in tritrophic interactions**

Carolina Reigada • Sabrina B. L. Araújo • Marcus A.M. Aguiar • Paulo R. Guimarães
Junior • Luzia A. Trinca • Wesley A. C. Godoy

(formatado para submissão ao periódico Oecologia)

Abstract Intraguild predation (IGP), cannibalism, and parasitism are important interactions for arthropods, and all three can influence the community dynamics. These interactions have been widely cited as capable of changing patterns and time of persistence in populations. However, for organisms in which the interactions may take place during a short period of life, as for example arthropods, different levels of influence may be produced by the interactions, sometimes simultaneously. Occasionally, it is possible to find interactions that mediate other ones. In order to show these mediations, trophic interactions were experimentally and theoretically investigated in a system involving blowflies and parasitoids. Three kinds of interactions, IGP, cannibalism, and parasitism, were examined. A mathematical model was proposed to evaluate the persistence dynamics of blowflies in response to larval cannibalism, IGP, and parasitism. Both the experiments and theoretical results showed that IGP is the main interaction, capable of significantly influencing the system, and intervening in the strength of other interactions, such as cannibalism and parasitism. When the blowfly larvae were exposed to the three types of interaction, cannibalism and parasitism were detected only in the survivor individuals from the IGP. Mediation similar to apparent competition took place in the system, changing interactive mechanisms, with implications for community dynamics.

Keywords: Intraguild predation, parasitism, cannibalism, persistence, blowflies

Introduction

Intraguild predation (IGP) is a type of interaction that is common when competitors exhibit different competitive abilities, often resulting in a species becoming a predator of its competitor (Holt 1997). IGP may influence the strength of other interactions, depending on the simultaneity among them or the chronological order (Polis and Holt 1992; Alabi et al. 2008). In addition, this type of interaction may offer species an alternative food source in conditions of resource scarcity, leading to a decrease of competition between individuals (Hanski 1981; Polis et al. 1989). In specific cases, IGP can eliminate prey populations, as observed in blowflies (Polis et al. 1989; Rosa et al. 2006).

Population and community dynamics may be significantly influenced by IGP in various aspects. IGP is among the mechanisms that allow species to persist or coexist (Amarasekare 2008; Kondoh 2008), since it involves the killing and eating of species that use similar, limited resources (Polis et al. 1989). IGP is common between predators, and frequently minimizes top-down impacts on shared prey (Snyder and Ives 2001), alters food web dynamics (McCann et al. 1998), and influences ecosystem function (Ostrom et al. 1997). Several observations have been documented, showing the implications of IGP for population dynamics. IGP can be a severe interaction to reduce or eliminate local populations of IG prey (Ambrose 1984; Rosengren 1986; Caro 1987; Polis and McCormick 1987; Rosa et al. 2006; Lawson-Balagbo et al. 2008; N'óia et al. 2008).

In blowflies, this type of interaction is common during the larval phase for two species, *Chrysomya albiceps* and *C. rufifacies*, that are abundant in the Old and New World (Faria et al. 1999; Shiao and Yeh 2008). These species were introduced from Africa and the Oriental Region to the Americas around 35 years ago, causing the displacement of native species, probably through IGP (Guimarães et al. 1978, 1979; Faria et al. 1999). In addition to this behaviour, *C. albiceps* and *C. rufifacies* are cannibal species during the larval phase (Faria et al. 2004; Shiao and Yeh 2008), and are also commonly attacked by parasitoids (Andrade et al. 2002).

Larval interactions in blowflies are important processes in the life history and population dynamics of exotic and native species, because of the richness of interactions

which they naturally undergo (Godoy 2007). Intraguild larval predation has been systematically investigated in *C. albiceps* with respect to various ecological aspects, but especially the effects of interspecific interactions on the survival and foraging dynamics of native and introduced species (Faria et al. 1999, 2007; Rosa et al. 2006).

Historically, blowflies have been used as a laboratory model to study population ecology because of the interesting ecological patterns exhibited, including cyclic or chaotic fluctuations, which are frequently investigated in studies involving mathematical modelling (Nicholson 1954, 1957; Gurney et al. 1980; Reis et al. 1996; Godoy et al. 2001). These complex patterns may be quantitatively or qualitatively modified in response to intra- or interspecific interactions (Godoy 2007). However, neither the causes of these complex patterns, nor their influences on species persistence are clearly understood. Ecological patterns expressed by fluctuations that tend to extinction are poorly known in blowflies (Serra et al. 2007), and the ecological patterns produced by interspecific interactions are not known (Godoy 2007).

These changes have generally impacted on the persistence dynamics of species in trophic systems, with implications for biological conservation (McCann 2000). Cannibalism, IGP, and parasitism frequently influence population dynamics in insects, altering population stability and changing the strength of competitive interactions (Rueda et al. 1997; Cushing et al. 2003; Faria et al. 1999, Rosa et al. 2006).

Mathematical models have been recognised as important tools to investigate the variation of complex systems, such as populations or communities, which essentially depend on demographic parameters that are important for population growth (Pastor 2008). Laboratory studies, on the other hand, make it possible to control aspects of the biotic and physical environment (Desharnais 2005), providing an opportunity to estimate parameters necessary for ecological simulations by using mathematical models.

Two general ecological questions could emerge from this scenario: what patterns of persistence develop for prey or hosts when IGP, cannibalism, and parasitism act simultaneously? Is there a dominant interactive mechanism in the system that can modulate the effect produced by the other interactions? To attempt to answer these questions, laboratory experiments and ecological modelling were combined to investigate the effect of

trophic interactions on the persistence dynamics of blowflies, considering cannibalism, intraguild predation (IGP), and parasitism (Fig. 1). Experiments and models were proposed in order to attempt to understand how cannibalism, intraguild predation, and parasitism can influence eventually or effectively the population persistence of blowflies.

Methods

Study species: blowflies and parasitoid

Blowflies – Two blowfly species, *C. megacephala* and *C. albiceps*, were used in this study to establish an intraguild system, containing an intraguild prey, *C. megacephala*, and an intraguild predator, *C. albiceps*. *Chrysomya megacephala* and *C. albiceps* have their origins in Australasia, the Oriental Region, and Africa, and were introduced into the Americas about 35 years ago (Guimarães et al. 1978). These species have dispersed rapidly throughout South America, and an apparent correlate of this introduction has been the decline in population numbers of *Cochliomyia macellaria*, a native American species (Greenberg and Szyska 1984). Both species live in carcasses, where their larvae consume the food, which is generally scarce because of the high abundance and diversity of flies (Carvalho et al. 2004; Serbino and Godoy 2007). As a consequence of food scarcity, larvae from both species must efficiently consume the largest amount of food during the shortest period of time to reach the minimum weight to pupate (Goodbrood and Goff 1990). This condition often induces interactive processes, such as competition and intraguild predation (Polis et al. 1999).

Parasitoid – *Nasonia vitripennis* (Hymenoptera, Pteromalidae) is a generalist parasitoid wasp that parasitizes dipterans' pupae, including several species of the families Calliphoridae and Sarcophagidae (Whiting 1967). This species is a common member of the necrophagous insect community, using pupae of blowflies for feeding and reproduction (Rueda and Axtell 1985). *Nasonia vitripennis* is also a gregarious parasitoid wasp, laying a

large number of eggs per pupa (Whiting 1967), with a very strong numerical response on available hosts.

Experimental design

The system investigated was experimentally designed to study three types of ecological interactions: cannibalism, intraguild predation (IGP), and parasitism (Fig. 1). The design was produced to simulate experimentally a system in which adult blowflies lay eggs, which after hatching produce larvae (Fig. 1A). During the larval phase, two types of interactions were expected to occur: cannibalism in *C. albiceps* and IGP on *C. megacephala* by *C. albiceps*. The number of recovered larvae from this period was the number of pupae subjected to parasitism by *N. vitripennis* (Fig. 1B). The different kind of interactions between *C. albiceps* (predator larvae) and *C. megacephala* (prey larvae), and the parasitoid *N. vitripennis* were experimentally set to investigate the general and specific effects of the interactions on the persistence of blowflies.

The experimental design was set to compare the number of survivors of *C. megacephala* and *C. albiceps* in response to IGP, cannibalism, and parasitism. IGP, cannibalism, and parasitism are density-dependent interactions (Gotelli 2001; Wajnberg et al. 2008). For this reason, the experimental design included densities. In addition, the number of IG predators was lower than IG prey, to simulate the proportion usually employed in experiments and simulations (Faria et al. 1999; Alstad 2001). Then, 300 first-instar larvae of *C. megacephala* were confined with 100 second-instar larvae of *C. albiceps* to simulate IGP. To strengthen the contribution of IGP to the population dynamics of both species, we also set two similar experiments (hereafter controls), in which (1) 300 first-instar larvae of *C. megacephala* maintained without any other confined species, and (2), 100 second-instar larvae of *C. albiceps* with no confined species. The experiments were submitted to three parasitoid treatments, 0, 1, and 10 females of *N. vitripennis*, totalling nine different experiments.

Experiments were set in vials (height 20 cm x 15 cm in diameter) containing blowfly larvae reared in an excess of ground beef (4 g of meat per larva), wood shavings to

allow pupation, and parasitoid females (0, 1, and 10). Larval instars differed between *C. megacephala* (first instar) and *C. albiceps* (second-instar larvae) to simulate a predator/prey system, which is known to occur more frequently under different sizes between prey and predator (Charnov & Skinner 1984; Faria *et al.* 2004). Females of *Nasonia vitripennis*, introduced in the system since the beginning of the experiment, received honey and water *ad libitum*. These females were nulliparous and originally reared in the laboratory, and were 10 days old. Survival of blowflies was estimated by recording the number of adults hatched from the puparia. Closed parasitized pupae were placed individually in capsules, and after 35 days the number of parasitized pupae was recorded. Ten replicates were set for each experiment.

Statistical analysis

The number of flies surviving IGP, cannibalism, or parasitism was analyzed by Generalized Linear Mixed Models, considering experiments with random effect (Faraway, 2006). For prey larvae (*C. megacephala*), the effects of the initial presence of predator larvae and interacting predator larvae during IGP were investigated. Initial density takes place when cannibalism in *C. albiceps*, for example, is inhibited by the simple presence of other prey. In this case, we believe that just the presence of other prey is enough to make the predator change its decision for cannibalizing, rather than preying on a different species. Interacting density is the factor resulting from the IGP interaction. For predator larvae (*C. albiceps*), the effect of the initial presence of prey larvae and interacting prey larvae during IGP were investigated. The numbers of prey pupae (*C. megacephala*) surviving the parasitoid attacks and IGP were investigated by analyzing the effect of *N. vitripennis* and the presence of *C. albiceps* pupae. For the number of *C. albiceps* survivor pupae, the effect of parasitoids and the presence of prey pupae were evaluated. The function LMER from LME4 (R version 2.7.1. 2008) was employed to estimate the effects. Non-significant interactions of Logistic Regression were excluded.

Mathematical model

The numerical simulation is formulated in order to reproduce the dynamics described in the experiment and to predict its behavior for a longer period. In order to compare the model results to the experimental results, we proposed a model with discrete time evolution in which the time step is set to one day. There are three species interacting: 1) the intraguild prey *C. megacephala*; 2) the intraguild predator *C. albiceps*; and 3) the parasitoid *N. vitripennis*.

Blowfly life cycle

The life cycle of the blowflies *C. megacephala* and *C. albiceps* consists of: A) about n_e days as eggs; B) n_l days as larvae; C) n_p days as pupae; and D) n_a days as adults, when they can lay their eggs ($n_e = 1$ day as eggs; $n_l = 4$ days as larvae; $n_p = 4$ days as pupae; and $n_a = 7$ days as adults). We used the labels (1) and (2) to refer to *C. megacephala* and *C. albiceps*, respectively, and the label (*W*) for the female parasitoid.

Interactions

The interactions among these species occur in different periods: *C. megacephala* (1) and *C. albiceps* (2) interact with each other only in the larval phase, when both cannibalism and IGP may occur (Fig. 1A). The female *N. vitripennis* (*W*) interferes in the dynamics laying its eggs when (1) and (2) are in the pupal stage (Fig. 1B). As in the experiment, the model considers only synchronized events, meaning that blowflies (1) and (2) are always the same age and, therefore, are always in the same developmental stage. This assumption is based on the natural synchrony between the two *Chrysomya* species, which have very similar life-cycle periods (Smith 1986). Their dynamics were maintained synchronized

during the entire simulation. The parasitoid, on the other hand, does not have the same life-cycle period, causing its dynamics to desynchronize with (1) and (2).

Table 1 shows the daily dynamic evolution of the populations under this model. The capital letters E , L , P and A indicate the individual number of blowflies (1) and (2) at the stage of egg, larva, pupa and adult respectively. W refers to the number of female parasitoid able to parasitize. The notation is as follows: for the blowflies we use B_x^n , where B is E , L , P or A , the subscript x is 1 or 2 and n is the age of blowflies ($1 \leq n \leq n_e + n_l + n_p + n_a$). Unlike the parasitoids, the blowflies are characterized according to their phase, and so the superscript n is an essential parameter. For the parasitoids, on the other hand, we use W_m , where m is the number of days since the experiment began.

Initial conditions, parameters, and functions

The simulations begin by considering an initial number of blowflies on the first day of the larval stage, $m = 1$ and $n = n_e + 1$ (Table 1b). The column where $n_e < n < n_e + n_l$ (Table 1c), defines the number of individuals for the next day, $m = 2$, when the age of the blowflies will be $n_e + 2$ days. When the blowflies reach the third-instar stage, they interact with each other (Table 1c). The parameters b_1 and b_2 are a larval death rate due to natural effects, which may be associated with external factors such as scarce resources. Since resources were abundant in the experiment, we set $b_1 = b_2 = 0$ in all simulations.

The Intraguild predation of L_2^n upon L_1^n is described by the function

$$f_1 = \exp(-\alpha L_2^n / L_1^n) \quad (1).$$

The higher the ratio L_2/L_1 , the lower the f_1 . This function is plotted in Fig. 2a The predation (f_1) varied between 1 and 0.5 in the simulations. The cannibalism of L_2^n , which is intense when prey are unavailable (Faria et al. 2004), is also modelled by an exponential function. It is in fact more convenient to write the function describing the *absence* of cannibalism, given by:

$$f_2 = 1 - 0.5 \exp(-\beta L_1^n / L_2^n) \quad (2),$$

and which varies between 1 and 0.5.

When the blowfly larvae turn into pupae is expressed as $n = n_e + n_l$ (Table 1d). On the following days, when $n_e + n_l < n < n_e + n_l + n_p$ (Table 1e), the parasitoids lay their eggs in the pupae, killing them (Table 1e). The equations for the pupae in this period have natural death rates, c_1 and c_2 plus an interaction term due to the presence of the parasitoid (see equations in Table 1). The factor $P_x^n / P_1^n + P_2^n$ is the proportion of pupae P_x^n among all pupae $P_1^n + P_2^n$. The function:

$$g = g_0 [1 - \exp(-\lambda (P_1^n / P_2^n) / W_m)] \quad (3),$$

represents the number of pupae that are parasitized by each parasitoid (Fig. 2b). The constant g_0 is the maximum number of pupae that one parasitoid can parasitize in one day. If $\lambda > 1$ it might occur that $g > (P_1^n + P_2^n) / W_m$. Because it is impossible to have more pupae parasitized than the number of available pupae, we considered $g = (P_1^n + P_2^n) / W_m$ if $g > (P_1^n + P_2^n) / W_m$. The surviving pupae become adults when $n = n_e + n_l + n_p$ (Table 1f) and spend n_a more days in this phase. In this period, where $n_e + n_l + n_p < n < n_e + n_l + n_p + n_a$ (Table 1g), the death rates are d_1 and d_2 .

On the last day of the life cycle, $n = n_e + n_l + n_p + n_a$ (Table 1h), each female blowfly lays g_x eggs, and the next generation begins on the following day, with n set back to 1 (Table 1a). We assumed that half of the blowflies are female and that they lay eggs only once in their lifetime, so that the previous generation does not participate further in the dynamics and $A^1 = 0$. The parasitoid female population able to parasitize, W_m , declines with the rate s , due to natural factors. However, for the next generation, new parasitoids hatched from parasitized pupae increase the parasitoid population and can interact with the blowfly population. The second term in the parasitoid equation (Table 1) involves the value $m + 1 - k$, where k is the duration of their life cycle, and includes the new parasitoids that were born k days before and are now ready to parasitize. Initially $m + 1 - k < 0$ and no previous generation exists. In this case we considered $k = 0$ (see Table 1).

It is well known (Waage 1982; Flanagan et al. 1998), and was also evidenced in our experiment, that the sex ratio of parasitoids depends on the number of pupae available per

female parasitoid when they lay their eggs. Our experimental results indicate that when there are many pupae available, the next generation of parasitoids will have a maximum sex ratio of 4.8 females per male (Nagel & Pimentel, 1964). At a low density of pupae, this value decreases considerably. As before, we assumed that the sex ratio q between females and males depends exponentially on the ratio $(P_1^n + P_2^n)/W_m$:

$$t = t_0[1 - \exp(-v(P_1^n + P_2^n)/W_m)],$$

where $t_0 = 4.8$ is the maximum possible value for the sex ratio (Fig. 2b). In Table (1), the equations for parasitoid evolution are written as the function of h and q . The value $h = t/(1+t)$ is the proportion of female eggs with respect to the total number of individuals (males plus females). The value q is the number of eggs that each parasitoid can lay per day.

The roles of predation, cannibalism and parasitism were described by simple exponential functions, equations (1) to (3). Although other functional relations were tried, the data available proved insufficient to point to a specific function, and we used the exponential for simplicity. In order to understand the behavior of these functions, consider f_1 in Fig.2.(a): if $\alpha=0.5$, it is necessary to have about 8 *C. albiceps* per *C. megacephala* to drive the *C. megacephala* population to extinction ($L_1/L_2 \sim 8$). On the other hand, if $\alpha=2.0$ it takes only 2 *C. albiceps* per *C. megacephala* to observe the same tendency to extinction. The parameter α was adjusted in order to have the best agreement with the experiment (Fig.2a) The parameters β , λ , and v , of the functions f_2 , g , and t respectively, were estimated similarly (Fig.2 a,b). The maximum value attained by the functions g and t are $g_0=8$ (maximum of pupae that one wasp can parasite per day) and $t_0=4.8$ (maximum progeny wasp sex ratio). In this paper we investigated two levels of cannibalism and IGP: $\alpha=0.5$ and $\alpha=2.0$, increasing the IGP; $\beta=0.5$ and $\beta=2.0$, decreasing the cannibalism.

The other model parameters are: i) Larval intrinsic death rates, $b_1=b_2=0$. As there is enough resource, we observed that the larval death is essentially due to cannibalism and IGP only. ii) Pupa intrinsic death rates, $c_1=c_2=0,04$. iii). Adult intrinsic death rates, $d_1=d_2=0,1$. iv) Number of eggs per adult (*C. megacephala* and *C. albiceps*) $g_1=206$, $g_2=203$. v) Number of progeny that each parasitoid can lay per day, $q=80$. vi) Fraction of the

parasitoids that can not parasitize anymore, $s=0,1$. Simulations were performed considering only 1 parasitoid, to investigate the effect based on low parasitoid density.

Results

Laboratory experiments

The initial and the interacting densities of prey larvae exhibited significant positive and negative effects, respectively, on the predator survival from IGP (Table 2a). This suggests that when the prey abundance became depleted, there was an increase of cannibalism rates among the predator larvae. However, the survival percentage increased from 43.3% to 82% with the prey present. The effect of initial predator density was non-significant for survival of prey larvae. Only interacting predator larvae had a negative significant effect on larval prey survival (Table 2b), decreasing the survival of the species from 85.5% to 8.1%. The presence of two blowfly pupal host species during the parasitism resulted in a positive significant effect on pupal survival for both hosts (Table 2 c, d). The effect of *N. vitripennis* on the survival of *C. megacephala* in the absence of *C. albiceps* was really important only when the parasitoid density was 10 individuals, lowering the *C. megacephala* survival to 37%. With no parasitoid and 1 parasitoid, the survival rates of the species were 85% and 89% respectively. With *C. albiceps* present the survival of *C. megacephala* pupae was 95% with no parasitoid, 83% with 1 parasitoid and 80.6% with 10 parasitoids.

In the absence of *C. megacephala*, the survival of *C. albiceps* was 21.9% with 10 parasitoids, 86.6% with no parasitoid, and 71.3% with 1 parasitoid. With *C. megacephala* present and a density of 10 parasitoids, *C. albiceps* survival was 88%. With no parasitoid, its survival was 91.8%, and with 1 parasitoid 82.8%.

Mathematical modelling

The simulations showed that *N. vitripennis* always drives its hosts to extinction (Fig. 3). Of the two host blowfly species, *C. albiceps* was the most negatively influenced by *N. vitripennis*, whereas *C. megacephala* showed the highest persistence (Fig. 3). The simulations also suggested that IGP is critical for both prey and predator persistence and regulates the strength of cannibalism (Fig. 4a, b). *Chrysomya megacephala* was always excluded in the presence of *C. albiceps* (Fig. 4). At a high IGP rate ($\alpha = 2$), cannibalism had a weak effect, but under low IGP ($\alpha = 0.5$) cannibalism increased the spectrum of oscillation in *C. megacephala* (Fig. 4a).

Chrysomya albiceps persisted indefinitely as a gain from the IGP, and with high predation the spectrum of oscillation was lower than under low IGP (Fig. 4b). With high IGP, the addition of parasitism had a weak negative influence on the population oscillations, but the results for persistence of prey were the same if compared to the simulations without considering parasitoids. However, in the presence of parasitoids, low IGP had a significant negative influence on the persistence of prey populations (Figs. 4a, 5a). The presence of the prey *C. megacephala* in the system was positive for the persistence of *C. albiceps* in the interaction with *N. vitripennis* (Fig. 5b), compared to situations where the prey was absent (Fig. 3). With low IGP, the population persistence of *C. megacephala* and *C. albiceps* was increased in the presence of the parasitoid (Fig. 5a, b). The simultaneous cannibalism and parasitism showed no influence on the persistence of the prey population (Fig. 5a).

Discussion

In the simulations performed in this study, the IGP was the most important interaction, able to modulate the system and define the final result found. With high IGP, the abundance and diversity of hosts available for parasitoids decreased. The positive effect observed on the survival of *C. albiceps* may be attributed to at least two factors:

cannibalism avoidance and IGP. In the experiments, the simple initial presence of *C. megacephala* larvae helped to avoid cannibalism in *C. albiceps*, since between prey acquired from cannibalism or from IGP, clearly *C. albiceps* preferred to obtain food from IGP (Rosa et al. 2006). IGP has been experimentally shown to be an advantageous way to obtain food resources for *C. albiceps*, mainly under the usual food scarcity (Rosa et al. 2006; Faria et al. 2007). These two factors are probably responsible for the increase of survival in *C. albiceps* from 43.3% to 82%.

Foraging behavior in *C. albiceps* was recently studied by Faria et al. (2007), showing that the species gains substantial weight by consuming its prey. Our results suggest that IGP is an important persistence strategy for *C. albiceps*. The performance of *C. albiceps* as a simple competitor, especially in intraspecific cultures, has been considered poor (Rosa et al. 2006). Under intraspecific competition, *C. albiceps* exhibits low survival, probably due to its cannibal habit (Faria et al. 2004; Rosa et al. 2006).

The unsatisfactory performance of *C. albiceps* in intraspecific densities, mainly compared to other exotic and native blowfly species, has also been documented in a study considering population-dynamics stochastic patterns (Serra et al. 2007). In this study, the authors showed a theoretical time series for *C. albiceps* with low population-size values, occasionally close to zero (Serra et al. 2007). They explained the result by suggesting an association between the population sizes and the magnitude of the demographic parameters fecundity and survival (Serra et al. 2007). We strongly believe that IGP is an essential mechanism for the success of *C. albiceps* as a colonizer species (Serbino and Godoy 2007) and plays an important role in the community of necrophagous Diptera, since several blowfly species that are able to share resources in carcasses are consequently prone to be predated by *C. albiceps* (Faria et al. 1999; Faria and Godoy 2001). IGP and cannibalism have been previously documented in *C. albiceps* (Faria et al. 1999, 2004). However, the role of the IGP in compensating for the effects of cannibalism or minimizing the low efficiency as an intraspecific competitor was clarified with this study.

The presence of *C. megacephala* minimized the attack by *N. vitripennis* on *C. albiceps*, suggesting that in this system, the alternative prey may favor the predator in two ways, as an additional food source and by dissipating the attack of parasitoids. Host

expansion can create opportunities for parasitoids to choose between hosts (Sato and Ohsaki 2004; Tanaka et al. 2007). Parasitoids shared by more than one host have been reported in studies focused on biological invasions, in which the invader host species may become an alternative host for the parasitoid (Tanaka et al. 2007).

In addition, *N. vitripennis* may switch hosts in response to a range of available species (Godfray 1994). Several factors may induce a parasitoid to change hosts, such as host quality, defense, and density (Godfray, 1994). With respect to the hosts *C. albiceps* and *C. megacephala*, no study has yet compared the preference between the two blowfly species, although the current results indicated a slight preference of *N. vitripennis* for *C. albiceps*. However, the dissipation of the attack on *C. albiceps* in the presence of *C. megacephala* suggests that both species are attractive for *N. vitripennis*, confirming the low specificity for the parasitoid (Godfray 1994).

The effects of parasitoids in high densities are more evident in *C. megacephala* in the absence of *C. albiceps*. Under this condition, its survival was only 37%. However, in the presence of *C. albiceps*, *C. megacephala* had 80.6% survivors. This result suggests that density is an important factor for *N. vitripennis*, as noted by Godfray (1994). The results found in this study also contribute to the understanding of the diversity and stability of hosts and parasitoids. Diversity of species is known to significantly influence the stability of systems, by changing the strength of interactions among species (McCann 2000).

Communities that contain a wider diversity of species are expected to show weaker interactions, making the system more prone to stability (McCann 1998). The exact impact of the introduction of *Chrysomya* into the American fauna is still incompletely understood, mainly with respect to the stability of the necrophagous dipteran community as well as their parasitoids. The possibility of attacking different host species observed in the current study, suggests that the equilibrium between host and parasitoids in this system is associated with the specificity of the parasitoid. This conjecture provides a foundation for the development of new studies focused on the investigation of host-sharing parasitoids and the implications of these interactions for their community dynamics in the Americas.

The main assumption of the model proposed in the current study set three simultaneous forces, IGP, cannibalism, and parasitism, which are able to influence the

dynamics of persistence, depending on the densities. The larval cannibalism in *C. albiceps* when prey were absent significantly influenced the result, since 25% of the pupae were cannibalized before the parasitism. Thus, under these circumstances, the influence of the larval cannibalism on the persistence of *C. albiceps* was much stronger than the parasitoid action. On the other hand, despite the importance of cannibalism for this scenario, it was especially important in case of *C. albiceps* alone, under low IGP and weak attack by parasitoids. Thus, cannibalism also influences the system, mainly the parasitism.

Ecological interactions such as cannibalism and IGP can cause changes in predator-prey dynamics (Holyoak and Sachdev 1998; Borer et al. 2003; Rudolf 2007a, b). The presence of heterospecific prey can reduce cannibalism rates (Rudolf 2008) and causes long-term indirect effects, decreasing the top-down forces in trophic cascades, stabilizing the predator-prey dynamics (Rudolf 2007b). In nature, patterns produced by the simultaneous action of IGP and cannibalism can explain the coexistence of the IG predator and prey in a food substrate (Rudolf 2007a).

The attack behavior of the parasitoid changed according to host species abundance. In simulations with high IGP, the predator persisted for shorter periods than in simulations with low IGP, because the number of prey in the system decreased faster and the rates of parasitism upon *C. albiceps* pupae intensified. These results also suggest that the presence of a generalist parasitoid can relax the total impact of the mesopredator population in tritrophic interactions. The results found in this study differ from a conventional trophic system, in particular because of the IGP. As a consequence of this, the influences of the interactions on the system may be frequently changed, often altering expectations with respect to population persistence. For example, the presence of *N. vitripennis* in natural communities can help other blowfly species to coexist with *C. albiceps* in a patch, by creating different levels of natural enemy attacks on the host species, allowing temporal and spatial refuges for IGP prey when they are rare (Abrams and Chen 2002).

In natural communities, interspecific interactions are very complex, including direct effects of one species on another, as well as indirect effects that are mediated by a third species. A particularly important indirect interaction is the so-called apparent competition, in which two or more species share a common natural enemy (Holt 1977). Apparent

competition is a very important factor in structuring natural communities (Holt and Lawton 1994; Moris et al. 2004) and can induce immediate effects on the behavioral responses of the natural enemy to attack one of its hosts (short-term apparent competition) and also involves effects on the persistence of populations (long-term apparent competition) (Holt and Lawton 1994). In the current study, the effects of the apparent competition could be visualized by comparing the survival performance between the two blowfly species in the presence of each other, but under the action of the same parasitoid. A clear difference in the results could be observed in response to the mediation of a third species.

The interest of community ecology is to understand how natural communities are structured by ecological processes such as competition, predation, parasitism, and other indirect interactions. Some studies have shown that all of these processes are mediated not only by changes in species density, but also by changes in behavior and other traits among species (Van Veen et al. 2006). Knowledge of these aspects is essential to understand community complexity. In this study, our results showed that the diversity of species and the intensity in which ecological process act in trophic relationships, can influence the structure of blowfly communities. Our results suggest that the IGP intensity of other co-occurring processes, such as cannibalism or parasitism on host species, is mediated by apparent competition.

Acknowledgements

Work by CR was supported by scholarships from FAPESP and CAPES (PDEE), SBLA was supported by FAPESP and CAPES (PDEE), MAMA and WACG were partially supported by CNPq, and PRGJ was supported by FAPESP. The research was supported by FAPESP.

References

- Abrams PA, Chen X (2002) The effect of competition between prey species on the evolution of their vulnerabilities to a shared predator. *Evolutionary and Ecological Research* 4: 897–909
- Alabi T, Michaud JP, Arnaud L, et al. (2008) A comparative study of cannibalism and predation in seven species of flour beetle. *Ecological Entomology* 33 (6): 716-726
- Alstad D(2001) *Basic Populus Models of Ecology*, Prentice Hall.
- Amarasekare P (2008) Spatial dynamics of keystone predation. *Journal of Animal Ecology* 77(6): 1306-1315
- Andrade JB, Rocha FA, Rodrigues P, Rosa, GS, Faria LDB, Von zuben CJ, Rossi MR, Godoy WAC (2002) Larval dispersal and predation in experimental populations of *Chrysomya albiceps* and *Cochliomyia macellaria* (Diptera: Calliphoridae). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 97: 1137-1140
- Baumgartner DL, Greenberg B (1984) The genus *Chrysomya* (Diptera: Calliphoridae) in the New World. *Journal Medical Entomology* 21:105-113
- Borer ET, Briggs CJ, Murdoch WW, Swarbrick SL (2003) Testing intraguild predation theory in a field system: does numerical dominance shift along a gradient of productivity? *Ecology Letters* 6: 929-935. DOI: 10.1046/j.1461-0248.2003.00515.x
- Bukovinszky T, Van Ven FJF, Jongema Y, Dicken M (2008) Direct and Indirect Effects of Resource Quality on Food Web Structure. *Science* 319: 804-807. DOI: 10.1126/science.1148310
- Caro TM (1987) Cheetah mothers vigilance- Looking out for prey or for predators. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 20(5):351-361

- Carvalho LM, Thyssen PJ, Linhares AX, Goof ML (2004) Observations on the successional patterns of necrophagous insects on a pig carcass in a urban area of southeastern Brazil. *Aggrawal's Internet Journal of Forensic Medicine and Toxicology* 5(1): 33-39
- Charnov E, Skinner SW (1984) Evolution of host selection and clutch size in parasitoid wasps. *Florida Entomologist* 67(1): 5-21
- Cushing JM, Costantino RF, Dennis B, Desharnais RA, Henson SM (2003) *Chaos in Ecology: Experimental Nonlinear Dynamics*. Academic Press, London.
- Desharnais RA, Edmunds J, Costantino RF, et al. Species competition: Uncertainty on a double invariant loop *Journal of Difference equations and applications* 11(4-5):311-325
- Faraway JJ (2006) *Extending the linear model with R: Generalized linear, mixed effects and nonparametric regression models*. Chapman and Hall/CRC, Broken Sound Parkway NW.
- Faria LDB, Orsi L, Trinca LA, Godoy WAC (1999) Larval predation by *Chrysomya albiceps* on *Cochliomyia macellaria*, *Chrysomya megacephala* and *Chrysomya putoria*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 90: 149-155.
- Faria LDB, Godoy WAC, Reis SF (2004) Larval predation on different instars in blowfly populations. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 47: 887-894
- Faria LDB, Reigada C, Trinca LA, Godoy WAC (2007) Foraging behaviour by an intraguild predator blowfly, *Chrysomya albiceps* (Diptera: Calliphoridae). *Journal of Ethology*. 25: 287–294. DOI: 10.1007/s10164-006-0025-9
- Flanagan KE, West SA, Godfray HCJ (1998) Local mate competition, variable fecundity, and information use in a parasitoid. *Animal Behaviour* 56: 191–198
- Fried CS, Rutz DA, Pimentel D (1990) Host parasitism and progeny production of two geographic strains of parasitoid *N. vitripennis* (Hymenoptera: Pteromalidae) on house fly (Diptera: Muscidae) hosts. *Environmental Entomology*. 19: 322-326
- Gião JZ, Godoy WAC (2007) Ovipositional behavior in predator and prey blowflies. *Journal of Insect Behavior* 20(1): 77-86. DOI: 10.1007/s10905-006-9064-x

- Goodbrod JR, Goff ML (1990) Effects of larval population density on rates of development and interactions between two species of *Chrysomya* (Diptera: Calliphoridae) in laboratory culture. *Journal of Medical Entomology* 27: 338-343
- Godoy WAC, Von Zuben FJ, Von Zuben CJ, Reis SF (2001) Spatial-temporal dynamics and transition from asymptotic to bounded oscillations in *Chrysomya albiceps* (Diptera: Calliphoridae). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 96: 627-634
- Godoy WAC (2007) Dynamics of Blowfly Populations. *Functional Ecosystems and Communities* 1:129-139
- Greenberg B, Szyska ML(1984) Immature stages and biology of fifteen species of peruvian Calliphoridae (Diptera). *Annals of the Entomological Society of America* 77:488-517
- Guimarães JH, Prado AP, Linhares AX (1978) Three newly introduced blowfly species in Southern Brazil (Diptera: Calliphoridae). *Revista Brasileira de Entomologia* 22:53-60
- Guimarães JH, Prado AP, Buralli GM (1979) Dispersal and distribution of three e newly introduced species of *Chrysomya* Robineau-Desvoidy in Brazil (Diptera, Calliphoridae). *Revista Brasileira de Entomologia* 23:245-255
- Hanski, I (1981). Coexistence of competitors in patchy environment with and without predation. *Oikos* 37:306-312
- Holt RD (1977) Predation, apparent competition and the structure of prey communities. *Theor. Pop. Biol* 12: 197-229
- Holt RD, Lawton JH (1994) The ecological consequences of shared natural enemies. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 25: 495-520 DOI:10.1146/annurev.es.25.110194.002431
- Holyoak M, Sachdev S (1998) Omnivory and the stability of simple food webs. *Oecologia* 117: 413-419. DOI: 10.1007/s004420050675
- Kondoh M (2008) Building trophic modules into a persistent food web. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105(43: 166631-166635
- Lawson-Balagbo, LM, Gondim MGC, de Moraes GJ, et al. Compatibility of *Neoseiulus paspalivorus* and *Proctolaelaps bickleyi*, candidate biocontrol agents of the

- coconut mite *Aceria guerreronis*: spatial niche use and intraguild predation. *Experimental and Applied Acarology* 45(1-2): 1-13
- McCann SK, Hastings A, Huxel GR (1998) Weak trophic interactions and the balance of nature. *Nature* 395: 794-798. DOI:10.1038/27427
- McCann SK (2000) The diversity-stability debate. *Nature* 405: 228-233. DOI:10.1038/35012234
- Morris RJ, Lewis OT, Godfray HC (2004) Experimental evidence for apparent competition in a tropical forest food web. *Nature* 428: 310-313. DOI:10.1038/nature02394
- Nagel WP, Pimentel D (1964) The Intrinsic Rate of Natural Increase of the Pteromalid Parasite *N. vitripennis* (Walk.) on its Muscoid Host *Musca domestica* L. *Ecology* 45(3): 658-660
- Nicholson, AJ (1954) An outline of the dynamics of animal populations. *Aust. J. Zool* 2:9–65
- Nicholson AJ (1957) The self-adjustment of populations to change. *Cold Spring Harbor Symposium in Quantitative Biology, Cold Spring Harbor* 22 (3): 153-173
- Noia M, Borges I, Soares AO (2008) Intraguild predation between the aphidophagous ladybird beetles *Harmonia axyridis* and *Coccinella undecimpunctata* (Coleoptera : Coccinellidae): The role of intra and extraguild prey densities . *Biological Control* 46(2): 140- 146
- Ostrom PH, ColungaGarcia M, Gage SH (1997) Establishing pathways of energy flow for insect predators using stable isotope ratios: Field and laboratory evidence. *Oecologia* 109(1): 108-113
- Polis GA, McCormicks, SJ (1987). Intraguild predation and competition among desert scorpions. *Ecology* 68(2): 332-343
- Polis GA, Myers CA, Holt RD (1989) The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20:297-330. DOI:10.1146/annurev.es.20.110189.001501
- Polis, GA, Holt, RD (1992) Intraguild predation: the dynamics of complex trophic interactions. *Trends in Ecology and Evolution* 7: 151-155

- Reis SF, Teixeira MA, Von Zuben FJ, Godoy WAC, Von Zuben CJ (1996) Theoretical dynamics of experimental populations of introduced and native blowflies (Diptera: Calliphoridae). *Journal of Medical Entomology* 33:537-544
- Rosa GS, de Carvalho LR, dos Reis SF (2006) The dynamics of intraguild predation in *Chrysomya albiceps* Wied. (Diptera : Calliphoridae): Interactions between instars and species under different abundances of food . *Neotropical Entomology* 35: 775-780
- Rosengren, R (1986) Competition and coexistence in an insular ant community –A manipulation experiment (Hymenoptera, Formicidae). *Annales Zoologici Fennici* 23(3): 297-302
- Rudolf VHW (2007 a) Consequences of stage-structured predators: Cannibalism, behavioral effects, and trophic cascades. *Ecology* 88: 2991-3003. DOI: 10.1111/j.1365-2656.2008.01368.x
- Rudolf VHW (2007 b) The interaction of cannibalism and omnivory: consequences for community dynamics. *Ecology* 88: 2697-2705. DOI: 10.1890/06-1266.1
- Rudolf VHW (2008) Impact of cannibalism on predator–prey dynamics: size-structured interactions and apparent mutualism. *Ecology* 89:1650–1660
- Rueda LM, Roh PU, Ryu JL (1997) Pupal parasitoids (Hymenoptera: Pteromalidae) of filth flies (Diptera: Muscidae, Calliphoridae) breeding in refuse and poultry and livestock manure in South Korea. *J. Med. Entomol.* 34: 82-85
- Rueda LM, Axtell RC (1985) Guide to common species of pupal parasites (Hymenoptera: Pteromalidae) of the house fly and other muscoid flies associated with poultry and livestock manure. Technical Bulletin 278. North Carolina Agricultural Research Service, North Carolina State University
- Sato Y, Ohsaki N (2004) Response of the wasp (*Cotesia glomerata*) to larvae of the large white butterfly (*Pieris brassicae*). *Ecological Research* 19:445–449
- Serbino NMB, Godoy WA C (2007) Seasonal Abundance and Distribution of Necrophagous Diptera in Western São Paulo State, Brazil.. *Functional Ecosystems and Communities*, v. 1, p. 145-149
- Serra H, Silva ICR, Mancera PFA, Faria LB, Zuben CJV, Zuben FJV, Reis SF, Godoy WAC (2007) Stochastic dynamics in exotic and native blowflies: an analysis

- combining laboratory experiments and a two-patch metapopulation model. *Ecological Research* 22: 686-695. DOI: 10.1007/s11284-006-0322-3
- Shiao SF, Yeh TC (2008) Larval competition of *Chrysomya megacephala* and *Chrysomya rufifacies* (Diptera: Calliphoridae): behavior and ecological studies of two blow fly species of forensic significance. *J. Med. Entomol.* 45: 785-799
- Snyder WE, Ives AR (2001) Generalist predators disrupt biological control by a specialist parasitoid. *Ecology* 82 (3): 705-716
- Tanaka S, Nishida T, Ohsaki N (2007) Sequential rapid adaptation of indigenous parasitoid wasps to the invasive butterfly *Pieris brassicae*. *Evolution* 61: 1791-1802
- Van Veen FJF, Morris RJ, Godfray CJ (2006) Apparent competition, quantitative food web, and the structure of phytophagous insect communities. *Annu. Rev. Entomol.* 51: 187-208. DOI:10.1146/annurev.ento.51.110104.151120
- Waage, J K (1982) Sib-mating and sex ratio strategies in scelionid wasps. *Ecological Entomology* 7:103–112
- Whitting AR (1967) Biology of parasitic wasp *Moroniella vitripennis* (*Nasonia brevicornis*) (Walker). *Quarterly Review of Biology* 42:333-406.

Tables

Table 1. Map of evolution of the blowflies in each stage: egg (E); larva (L); pupa (P); and adult (A). The superscript n means the age of the blowflies, and the subscripts (1) and (2) refer to the prey *C. megacephala* and *C. albiceps* respectively. Female parasitoid evolution is determined by the same last equation in all columns (W). The subscript m is the number of days since the experiment began, and k is the life cycle of parasitoids.

(a) $1 < n < n_e$ $\forall m$	(b) $n = n_e$ $\forall m$	(c) $n_e < n < n_e + n_l$ $\forall m$	(d) $n = n_e + n_l$ $\forall m$
$E_1^{n+1} = E_1^n$ $E_2^{n+1} = E_2^n$ $L_1^{n+1} = 0$ $L_2^{n+1} = 0$ $P_1^{n+1} = 0$ $P_2^{n+1} = 0$ $A_1^{n+1} = 0$ $A_2^{n+1} = 0$ $W_{m+1} = (1-s)W_m + qhW_{m+1-k}$	$E_1^{n+1} = 0$ $E_2^{n+1} = 0$ $L_1^{n+1} = E_1^n$ $L_2^{n+1} = E_2^n$ $P_1^{n+1} = 0$ $P_2^{n+1} = 0$ $A_1^{n+1} = 0$ $A_2^{n+1} = 0$ $W_{m+1} = (1-s)W_m + qhW_{m+1-k}$	$E_1^{n+1} = 0$ $E_2^{n+1} = 0$ $L_1^{n+1} = (1-b_1)L_1^n f_1$ $L_2^{n+1} = (1-b_2)L_2^n f_2$ $P_1^{n+1} = 0$ $P_2^{n+1} = 0$ $A_1^{n+1} = 0$ $A_2^{n+1} = 0$ $W_{m+1} = (1-s)W_m + qhW_{m+1-k}$	$E_1^{n+1} = 0$ $E_2^{n+1} = 0$ $L_1^{n+1} = 0$ $L_2^{n+1} = 0$ $P_1^{n+1} = L_1^n$ $P_2^{n+1} = L_2^n$ $A_1^{n+1} = 0$ $A_2^{n+1} = 0$ $W_{m+1} = (1-s)W_m + qhW_{m+1-k}$
(e) $n_e + n_l < n < n_e + n_l + n_p$ $\forall m$	(f) $n = n_e + n_l + n_p$ $\forall m$	(g) $n_e + n_l + n_p < n$ $n < n_e + n_l + n_p + n_a$ $\forall m$	(h) $n = n_e + n_l + n_p + n_a$ $\forall m$
$E_1^{n+1} = 0$ $E_2^{n+1} = 0$ $L_1^{n+1} = 0$ $L_2^{n+1} = 0$ $P_1^{n+1} = (1-c_1)P_1^n - P_1^n W_m g / (P_1^n + P_2^n)$ $P_2^{n+1} = (1-c_2)P_2^n - P_2^n W_m g / (P_1^n + P_2^n)$ $A_1^{n+1} = 0$ $A_2^{n+1} = 0$ $W_{m+1} = (1-s)W_m + qhW_{m+1-k}$	$E_1^{n+1} = 0$ $E_2^{n+1} = 0$ $L_1^{n+1} = 0$ $L_2^{n+1} = 0$ $P_1^{n+1} = 0$ $P_2^{n+1} = 0$ $A_1^{n+1} = P_1^n$ $A_2^{n+1} = P_2^n$ $W_{m+1} = (1-s)W_m + qhW_{m+1-k}$	$E_1^{n+1} = 0$ $E_2^{n+1} = 0$ $L_1^{n+1} = 0$ $L_2^{n+1} = 0$ $P_1^{n+1} = 0$ $P_2^{n+1} = 0$ $A_1^{n+1} = (1-d_1)A_1^n$ $A_2^{n+1} = (1-d_2)A_2^n$ $W_{m+1} = (1-s)W_m + qhW_{m+1-k}$	$E_1^1 = a_1 A_1^n / 2$ $E_2^1 = a_2 A_2^n / 2$ $L_1^1 = 0$ $L_2^1 = 0$ $P_1^1 = 0$ $P_2^1 = 0$ $A_1^1 = 0$ $A_2^1 = 0$ $W_{m+1} = (1-s)W_m + qhW_{m+1-k}$

Table 2. Estimates of parameter of the logistic regression models for *C. megacephala* and *C. albiceps* survival from IGP, cannibalism (larval interactions), and pupal parasitism by *Nasonia vitripennis* (*Z* statistic and *p*-values from Wald tests are given).

Response	Effect	Estimate	<i>z</i>	<i>P</i>
a) Predator survival (IGP)	Interactive prey density	-0.03 (\pm 0.01)	-2.930	0.003
	Initial prey density	0.01(\pm 0.001)	7.450	<0.001
b) Prey survival (cannibalism)	Interactive predator density	-0.060 (\pm 0.020)	-3.155	0.002
	Initial predator density	0.003(\pm 0.02)	0.210	0.83
c) Predator survival (parasitism)	Parasitoid	-0.160 (\pm 0.06)	-2.780	0.005
	Prey pupae presence	0.014 (\pm 0.006)	-0.965	0.33
	Parasitoid*Prey pupae presence	-0.010 (\pm 0.01)	2.500	0.01
d) Prey survival (parasitism)	Parasitoid	-0.280 (\pm 0.030)	-8.050	<0.001
	Predator pupae presence	0.002 (\pm 0.001)	-0.258	0.8
	Parasitoid*Predator pupae presence	-0.001 (\pm 0.004)	3.280	0.001

Figure legends

1. Ecological interactions considered for the experiment and mathematical modeling of the blowfly life cycle. Larval interactions (IGP and cannibalism) are represented by the letter *A* and parasitism by *N. vitripennis* is represented by the letter *B*.

2. Functions adjusted from experimental data for ecological processes in the mathematical model: IGP and Cannibalism (a) Parasitism and Sex ratio of *N. vitripennis* progeny (b).

3. Temporal dynamics of *Chrysomya megacephala* (dashed line) and *C. albiceps* (solid line) in interaction with *N. vitripennis*. The figure shows simulations with two different initial densities of parasitoids: $W_m = 1$ (marker) and $W_m = 10$ (no marker). Parameter values are: $L_1=300$; $L_2=300$; $b_1, b_2=0$; $c_1, c_2=0.04$; $d_1, d_2=0.1$; $g_1=206$; $g_2=203$; $q=80$; $t=4.8$; $v=0.2$.

4. Temporal dynamics in prey-predator interaction (IGP) of (a) *C. megacephala* and (b) *C. albiceps* with different rates of IGP and cannibalism: $\alpha = 2, \beta = 2$ (—); $\alpha = 2, \beta = 0.5$ (—); $\alpha = 0.5, \beta = 2$ (---); $\alpha = 0.5, \beta = 0.5$ (.....). Parameter values are: $L_1=300$; $L_2=100$; $b_1, b_2=0$; $c_1, c_2=0.04$; $d_1, d_2=0.1$.

5. Temporal dynamics in tritrophic interaction of (a) *C. megacephala* and (b) *C. albiceps* with different rates of IGP and cannibalism: $\alpha = 2, \beta = 2$ (—); $\alpha = 2, \beta = 0.5$ (—); $\alpha = 0.5, \beta = 2$ (---); $\alpha = 0.5, \beta = 0.5$ (.....). Parameter values are: $L_1=300$; $L_2=100$; $b_1, b_2=0$; $W_m=1$; $c_1, c_2=0.04$; $d_1, d_2=0.1$; $g_1=206$; $g_2=203$; $q=80$; $t=4.8$; $v=0.2$.

Fig.1

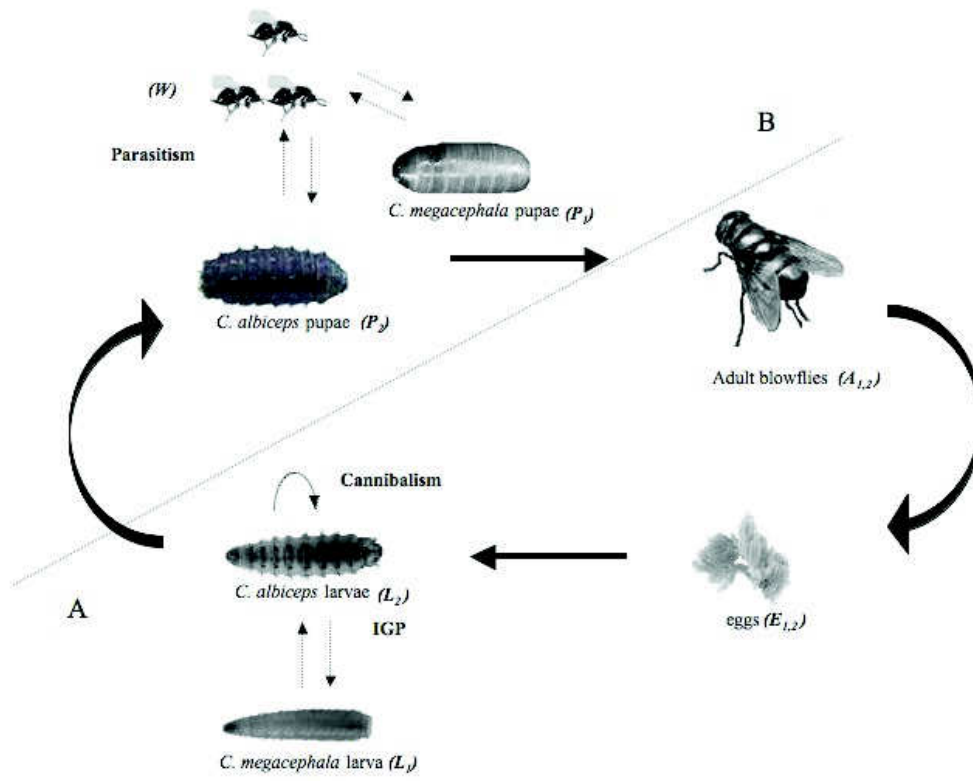
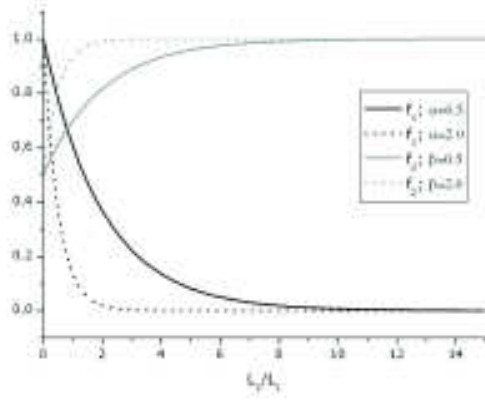


Fig.2

a.



b.

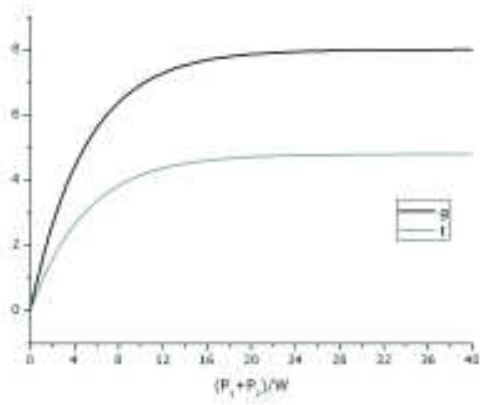


Fig.3

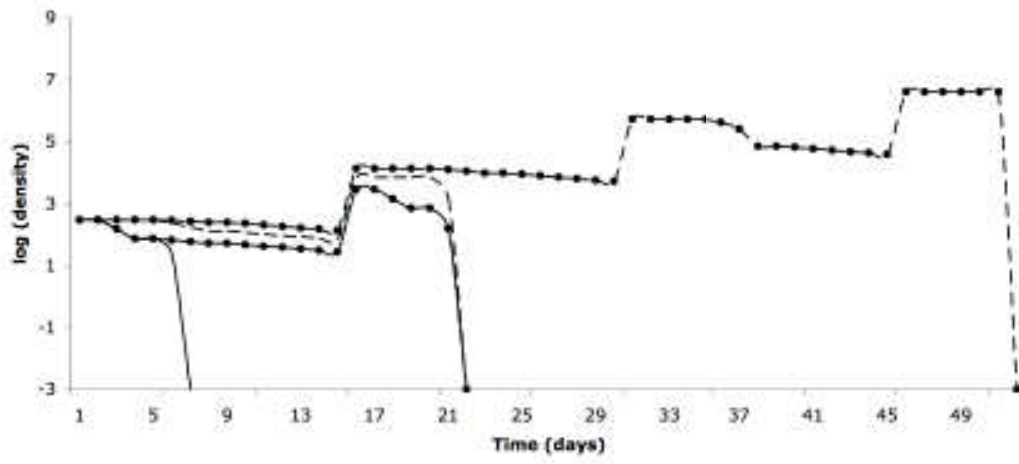
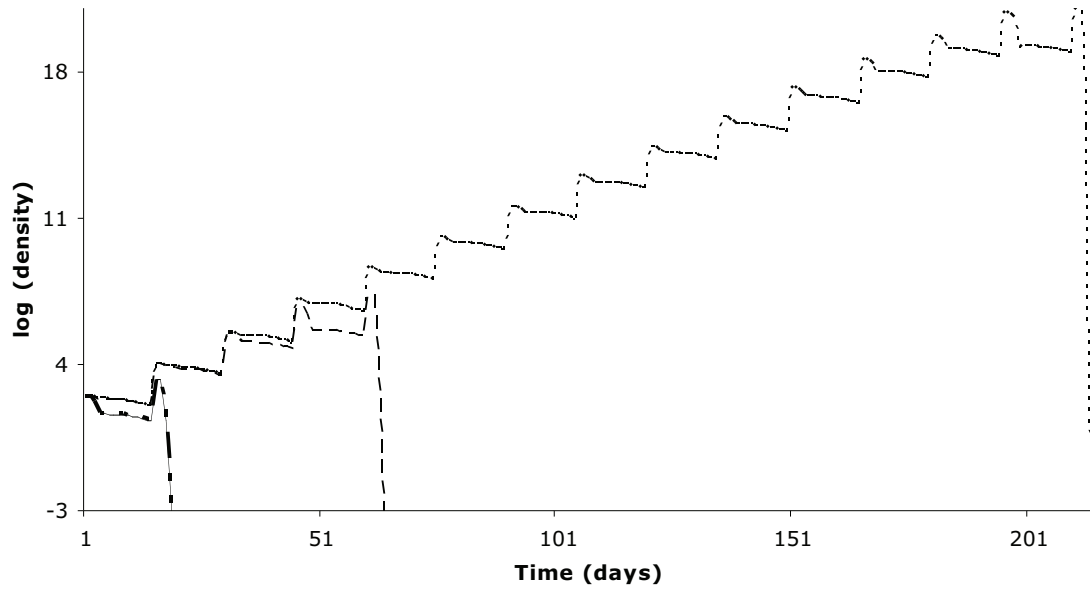


Fig.4

a.



b.

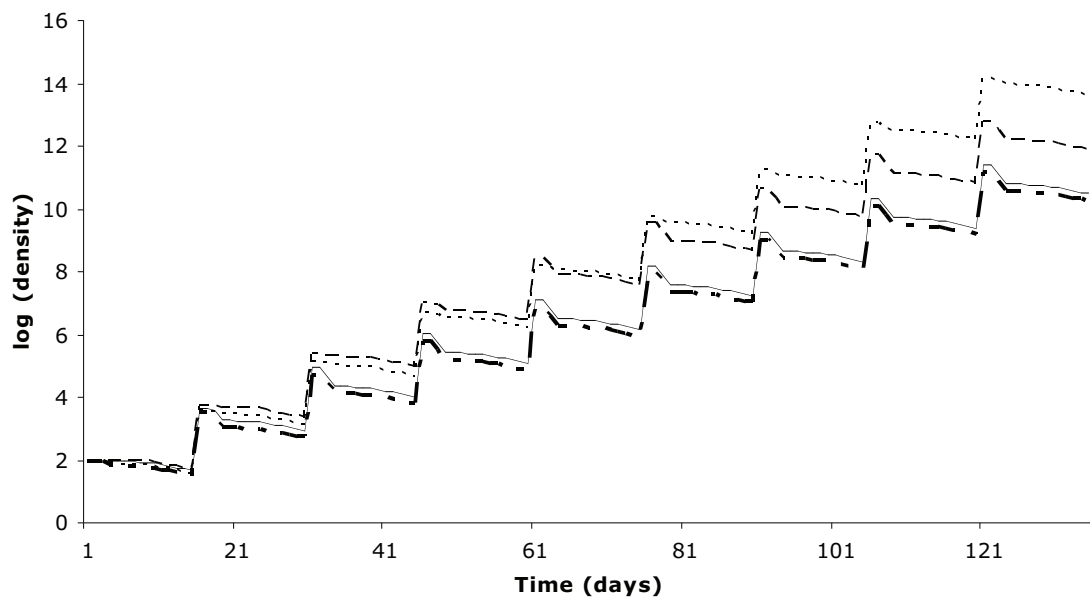
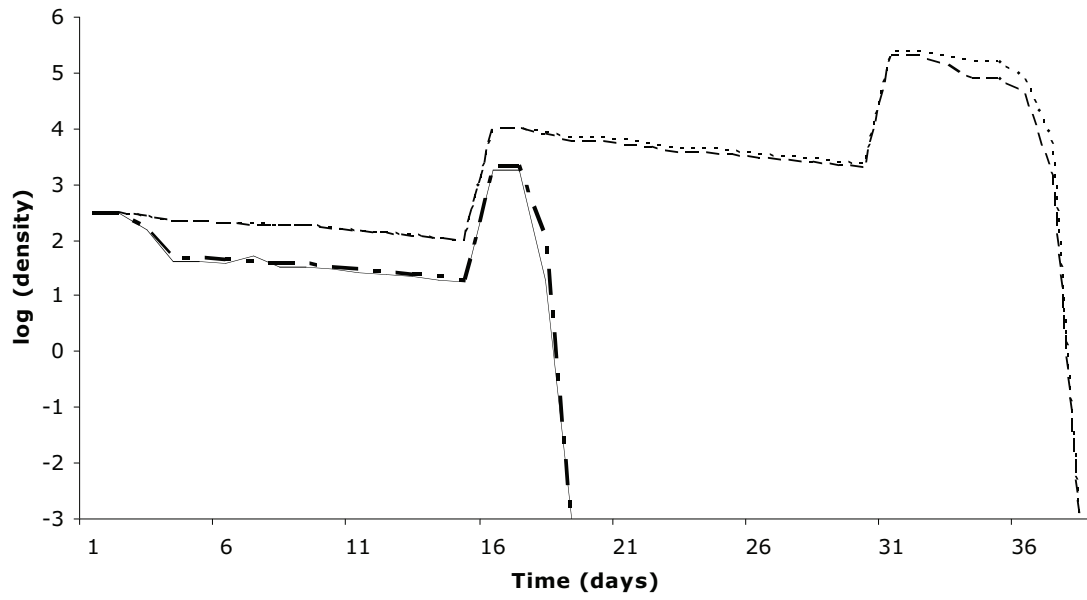


Fig.5

a.



b.

