Universidade Estadual Paulista

"Júlio de Mesquita Filho"

Instituto de Biociências

Campus de Botucatu

Thais Irene Souza Riback

Estratégias adaptativas de *Aedes aegypti* e *Aedes albopictus* em resposta a temperatura e qualidade de criadouros.

Tese apresentada ao Curso de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, Área de Concentração: Zoologia, do Instituto de Biociências de Botucatu, Universidade Estadual Paulista – UNESP, para obtenção do título de Doutor.

Orientador: Prof. Dr. Wesley Augusto Conde Godoy

Co-orientadora: Profª. Drª. Cláudia Torres Codeço

Botucatu – SP

2009

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉCNICA DE AQUISIÇÃO E TRATAMENTO

DA INFORMAÇÃO

DIVISÃO TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CAMPUS DE BOTUCATU - UNESP

BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: SELMA MARIA DE JESUS

Riback, Thais Irene Souza.

Estratégias adaptativas de *Aedes aegypti* e *Aedes albopictus* em resposta a temperatura e qualidade de criadouros / Thais Irene Souza Riback. – Botucatu : [s.n.], 2009.

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

Orientador: Wesley Augusto Conde Godoy

Co-orientadora: Cláudia Torres Codeço

Assunto CAPES: 20400004

1. *Aedes aegypti* - Ecologia 2. *Aedes albopictus* - Ecologia 3. Zoologia

CDD 595.771

Palavras-chave: *Aedes aegypti*; *Aedes albopictus*; Competição intra e interespecífica; Modelo matemático; Temperatura

Estratégias adaptativas de Aedes aegypti e Aedes albopictus em resposta a temperatura e qualidade de criadouros.

Sumário

Introdução Geral **5**

Bibliografia 7

Capítulo 1 – Efeito da competição por recurso em populações de *Aedes aegypti* e *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae).

1.1 – Resumo 9

1.2 – Introdução 10

1.3 - Material e Métodos 14

1.4 – Resultados 16

1.4.1 – Efeito da quantidade de recursos no tempo de desenvolvimento larval, longevidade e tamanho de adultos de *A. aegypti* e *A. albopictus* desenvolvidos na ausência de competidores. 16

1.4.2 – Efeito da quantidade de recursos no tempo de desenvolvimento larval, longevidade e tamanho de adultos de *A. aegypti* e *A. albopictus* desenvolvidos sob competição intraespecífica. 17

1.4.3 – Efeito da quantidade de recursos no tempo de desenvolvimento larval, longevidade e tamanho de adultos de *A. aegypti* e *A. albopictus* desenvolvidos sob condição de competição interespecífica. 18

1.4.3.1 – Competição interespecífica sob igualdade competitiva: 1 *A. aegypti* x 1 *A. albopictus*. 18

1.4.3.2 – Competição interespecífica sob desvantagem competitiva: 1 *A. aegypti* x 2 *A. albopictus* e 1 *A. albopictus* x 2 *A. aegypti*. 19

1.4.3.3 – Competição interespecífica sob vantagem competitiva: 2 *A. aegypti* x 1 *A. albopictus* e 2 *A. albopictus* x 1 *A. aegypti*. 19

1.5 – Discussão 20

1.6 – Tabelas 27

1.7 – Figuras 33

1.8 – Referências bibliográficas 46

Capítulo 2 – Efeito da temperatura sobre o tempo de desenvolvimento larval e tamanho de adultos de *Aedes aegypti*.

2.1 – Resumo 54

2.2 – Introdução 55

2.3 - Material e Métodos 56

2.4 – Resultados 57

2.5 – Discussão 59

2.6 – Tabelas 61

2.7 – Figuras 64

2.8 – Referências bibliográficas 66

Capítulo 3 – Modelo de dinâmica populacional de *Aedes* sp.: influência da qualidade do criadouro no desenvolvimento larval e produção de pupas.

3.1 – Resumo 69

3.2 – Introdução 70

3.3 - Material e Métodos 73

3.3.1 – Proposta de modelo matemático 73

3.3.2 – Parametrização 77

3.4 – Resultados 80

3.5 – Discussão 81

3.6 – Figuras 84

3.7 – Apêndice 89

3.8 – Referências bibliográficas 91

Introdução Geral

Aedes aegypti e *A. albopictus* são espécies introduzidas no Brasil, com ampla distribuição; *A. aegypti* é encontrado predominantemente em ambientes urbanos, enquanto *A. albopictus* em ambientes rurais, semi-silvestres e silvestres (Nelson, 1986; Forattini, 1986; Hawley, 1988). As fases imaturas (ovos, larvas e pupas) desenvolvem-se em reservatórios naturais como buracos de árvore e axila de plantas, ou em recipientes artificiais, como latas, garrafas e pneus, que favoreçam o acúmulo de água. Estes locais sofrem ação direta do ambiente, recebendo constantemente novos aportes de água (de chuva, por ex.), e entrada de material como folhas e galhos, que são responsáveis por alterações na concentração de matéria orgânica e pH da água, além da ação da temperatura do local (Christophers, 1960, Estrada-Franco and Craig, 1995).

Diversos fatores podem apresentar importante papel durante o período de desenvolvimento larval para ambas as espécies, os quais podem ser classificados em abióticos (temperatura, precipitação, evaporação, recurso alimentar) e bióticos (predação, parasitismo e competição). A interação destes fatores nos diversos tipos de reservatórios naturais e/ou artificiais pode resultar em alterações em suas condições físicas tais como, presença de matéria orgânica, comunidades de microorganismos, e outras comunidades de insetos aquáticos. As alterações também podem variar de acordo com o tamanho, forma e localização onde estes reservatórios são encontrados, bem como da estação do ano (Christophers, 1960; Hawley, 1988; Barrera *et al*. 2006).

Quando consideramos fatores bióticos, a competição intraespecífica e interespecífica são fatores de estresse relevante para ambas as espécies uma vez que suas larvas se desenvolvem em reservatórios naturais e/ou artificiais, que variam em tamanho e disponibilidade de recursos alimentares ao longo do tempo, e apresentam influencia sobre o tempo de desenvolvimento larval, taxa de emergência e tamanho do adulto. (Mori, 1979; Ho *et al*., 1989; Juliano, 1998; Lounibos *et al*., 2002; Bedhomme *et al.,* 2003; Juliano *et al*., 2004).

A realização de pesquisas que utilizam simulação, e o uso de técnicas numéricas para conduzir experimentação em computadores, está se tornado uma importante ferramenta a ser utilizada em combinação com métodos experimentais de investigação.

Modelos matemáticos são escritos a partir do conhecimento sobre os elementos de um sistema e suas interações. Em sua construção deve-se levar em consideração informações sobre este sistema obtidas a partir de várias disciplinas (Kaufmann and Smarr, 1993). Uma importante característica dos modelos é que todos, ou grande parte dos fatores dentro de um sistema são considerados simultaneamente e por estas razões, é esperado que sejam produzidos modelos mais rigorosos, representativos e utilizáveis em estudos do mundo real (Kaufmann and Smarr, 1993). Modelos matemáticos aplicados ao estudo de populações de insetos vetores, como os do gênero *Aedes*, também tem sido produzidos buscando um melhor entendimento dos processos relacionados ao seu ciclo de desenvolvimento, dispersão, controle biológico, e principalmente a fatores epidemiológicos, uma vez que espécies deste gênero são importantes vetores de arboviroses ao homem e animais (Takahashi *et al*., 2005; Esteva and Yang, 2005; Burattini *et al.*,2007; Yang and Ferreira, 2008).

O presente trabalho foi dividido em três capítulos. O primeiro capítulo trata da história de vida de *A. aegypti* e *A. albopictus* desenvolvidos sob diferentes condições alimentares e densidades populacionais. Nele se pretendeu apresentar quais os possíveis efeitos de diferentes concentrações alimentares, aliados a condições de competição intra e interespecífica sobre o tempo de desenvolvimento larval, longevidade e tamanho dos adultos. No segundo capítulo buscou-se avaliar os efeitos de diferentes temperaturas sobre o tempo de desenvolvimento larval e tamanho de adultos de *A. aegygpti*, visto que este fator apresenta importante papel sobre o desenvolvimento de diferentes espécies, com possíveis reflexos sobre a morfologia do adulto, como a variação no tamanho dos indivíduos desenvolvidos sob diferentes temperaturas. Finalmente, o terceiro capítulo propôs um modelo matemático de dinâmica populacional que busca avaliar como a qualidade/disponibilidade de recurso alimentar aliada à condição de competição, pode regular o tamanho de uma população considerando aspectos da fisiologia das larvas.

Referências bibliográficas

ANGILLETA, M. J., WILSON, R. S., NAVAS, C. A. and JAMES, R. S. 2003. Tradeoffs and the evolution of thermal reaction norms. **Trends in Ecology & Evolution 18:** 234-240.

ATKINSON, D. 1993. Temperature and organism size – a biological law for ectotherms? **Advances in Ecological Research 3:** 1-58.

ATKINSON, D. and SIBLY, R. M. 1997. Why are organisms usually bigger in colder environments? Making sense of a life history puzzle. **Trends in Ecology & Evolution 12:** 235-239.

BARRERA, R., AMADOR, M. and CLARK, G. G. 2006. Ecological factors influencing *Aedes aegypti* (Dipetra: Culicidae) productivity in artificial containers in Salinas, Puerto Rico. **Journal of Medical Entomology 43:** 484-492.

BEDHOMME, S.; AGNEW, P.; SIDOBRE, C. and MICHALAKIS, Y. 2003. Sex-specific reaction norms to intraspecific larval competition in the mosquito *Aedes aegypti.* **Journal of Evolutionary Biology 16**: 721-730.

BURATTINI, M. N., CHEN, M., CHOW, A., COUTINHO, F. A. B., GOH, K. T., LOPEZ, L. F. and MASSAD, E. 2007. Modelling the control strategies against dengue in Singapore. **Epidemiology and Infection** 1-11.

CHRISTOPHERS, R. 1960. **The yellow fever mosquito: its life history, bionomics and structure.** Cambridge University Press, London, United Kingdom. 739p.

ESTEVA, L. and YANG, H. M. 2005. Mathematical model to asses the control of *Aedes aegypti* mosquitoes by the sterile insect technique. **Mathematical Biosciences 198:** 148-168.

ESTRADA-FRANCO, J. G. and CRAIG JR, G. B. 1995. **Biology, disease relationships, and control of *Aedes albopictus*.** PAHO (Pan American Health Organization – technical paper 42, Washington DC, USA. 49p.

FORATTINI, O. P. 1986. Identificação de *Aedes (Stegomyia) albopictus* (Skuse) no Brasil. **Revista de Saúde Pública 20**: 244-245.

HAWLEY, W. A. 1988. The biology of *Aedes albopictus*. **Journal of the American Mosquito Control Association 4 (suppl)**: 1-40.

HO, B. C.; EWERT, A. and CHEW, A. L. M. 1989. Interespecific competition between *Aedes aegypti*, *Aedes albopictus*, and *Aedes triseriatus* (Diptera: Culicidae): Larval development in mixed cultures. **Journal of Medical Entomology 26**: 615-623.

JULIANO, S. A. 1998. Species introduction and replacement among mosqutoes: interspecific resource competition or apparent competition? **Ecology 79**: 255-268.

JULIANO, S. A.; LOUNIBOS, L. P. and O`MEARA, G. F. 2004. A field test for competitive effects of *Aedes albopictus* on *A. aegypti* in South Florida: Differences between sites of coexistence and exclusion? **Oecologia 139**: 583-593.

KAUFMANN, III W. J. and SMARR, L. L. 1993. **Supercomputing and the Transformation of Science.** New York: Scientific American Library.

LOUNIBOS, L. P.; SUÁREZ, S.; MENÉNDEZ, Z.; NISHIMURA, N.; ESCHER, R. L.; O`CONNEL, S. M. and REY, J. J. 2002. Does temperature affect the outcome of larval competition between *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus*? **Journal of Vector Ecology 27**: 86-95.

MORI, A. 1979. Effects of larval density and nutrition on some attributes of immature and adult A*edes albopictus*. **Tropical Medicine 21**: 85-103.

NELSON, M. J. 1986. *Aedes aegypti* : biology and ecology. **Washington: Pan-American Health Organization, PNSP**

TAKAHASHI, L. T., MAIDANA, N. A., FERREIRA Jr, W. C. PULINO, P. and YANG, H. M. 2005. Mathematical models for the *Aedes aegypti* dispersal dynamics: travelling by wing and wind. **Bulletin of Mathematical Biology 67:** 509-528.

van den HEUVEL, M. J. 1963. The effect of rearing temperature on the wing length, leg length, thorax length, leg length and ovariole number of the adult mosquito, *Aedes aegypti* (L.). **Transactions of the Royal Entomological Society of London 115:** 197- 216.

YANG, H. M. and FERREIRA, C. P. 2008. Assessing the effects of vector control on dengue transmission. **Applied Mathematics and Computation 198:** 401-413.

Capítulo 1 – Efeito da competição por recurso em populações de *Aedes aegypti* e *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae).

1.1 - Resumo

Aedes aegypti e *A. albopictus* são espécies introduzidas no Brasil, com ampla distribuição; *A. aegypti* é encontrado predominantemente em ambientes urbanos, enquanto *A. albopictus* em ambientes rurais, semi-silvestres e silvestres. A competição intra e interespecífica são fatores de estresse relevante para ambas as espécies uma vez que as larvas se desenvolvem em reservatórios naturais e/ou artificiais, que variam em tamanho, disponibilidade de alimento ao longo do tempo e densidade populacional, que pode levar a uma limitação na quantidade de alimento disponível, e estimulando os indivíduos a competirem pelos recursos. Foram realizados experimentos de competição intra e interespecífica, com diferentes concentrações alimentares com a finalidade de observar se existem diferenças para o tempo de desenvolvimento larval, longevidade e tamanho de adultos de acordo com o ambiente onde foram desenvolvidos. Foi observado que ambas as espécies apresentaram aumento para o tempo de desenvolvimento larval e diminuição da longevidade de adultos para a menor concentração alimentar e com o aumento no número de competidores. Para os experimentos de competição interespecífica, o tempo de desenvolvimento larval foi semelhante quando desenvolvidos em igualdade competitiva, e *A. aegypti* apresentou maior tempo de desenvolvimento larval que *A. albopictus* quando em situação de vantagem ou desvantagem competitiva. *A. albopictus* apresentou menor longevidade e tamanho de adultos para todas as situações de competição interespecíficas analisadas. Os resultados obtidos durante os experimentos com baixa densidade sugerem que os experimentos de competição intraespecífica retrataram os mesmos padrões já observados para as espécies, com influência da concentração alimentar e aumento do número de competidores para o tempo de desenvolvimento larval e longevidade de adultos. Para os experimentos de competição interespecífica, o padrão de desenvolvimento larval também foi semelhante ao observado na literatura, com *A. aegypti* apresentando maior tempo médio de desenvolvimento. Para a longevidade de adultos, *A. albopictus* apresentou as menores longevidades médias para todas as densidades e concentrações alimentares propostas.

1.2 – Introdução

Aedes (Stegomyia) aegypti (Linnaeus, 1762) é uma espécie originária do Velho Mundo, sendo encontrada em regiões tropicais e subtropicais (Halstead, 1988; Consoli & Lourenço-de-Oliveira, 1994; Kuno, 1995; Rodhain, 1996). Foi introduzida no Brasil durante o período colonial, sendo considerada cosmopolita e sua disseminação sempre acompanha homens principalmente em cidades e vilas. Populações de *A. aegypti* podem ser encontradas facilmente em locais onde há exposição de materiais que favoreçam o acúmulo de água, sendo assim potenciais reservatórios e criadouros artificiais (Nelson, 1986; Consoli & Lourenço-de-Oliveira, 1994; Marcondes, 2001).

Aedes (Stegomyia) albopictus (Skuse, 1894) é uma espécie de mosquito nativa da Ásia onde é importante vetor da dengue e outras espécies de vírus (Hawley, 1988; Mitchel *et al.* 1993; Shroyer, 1986), podendo ser encontrada em áreas de clima tropical e temperado. A espécie foi introduzida no continente americano, estabilizando-se durante a década de 80 no Brasil (Forattini, 1986; Mori, 1979) e atualmente pode ser encontrada em praticamente todo o território, predominando nas regiões peridomiciliares, rurais, semi-silvestres e silvestres (Hawley, 1988; Marcondes, 2001). Embora a espécie seja suscetível aos vírus da dengue e da febre amarela em condições laboratoriais (Castro *et al*, 2004; Lourenço-de-Oliveira *et al.* 2003), ainda há controvérsias quanto ao papel do *A. albopictus* na transmissão do vírus dengue no Brasil.

Diversos fatores podem apresentar importante papel durante o período de desenvolvimento larval para ambas as espécies, os quais podem ser classificados em abióticos (temperatura, precipitação, evaporação, disponibilidade de recurso alimentar) e bióticos (predação, parasitismo e competição). A interação destes fatores nos diversos tipos de reservatórios naturais e/ou artificiais pode resultar em alterações em suas condições físicas tais como, presença de matéria orgânica, comunidades de microorganismos, e outras comunidades de insetos aquáticos. As alterações também podem variar de acordo com o tamanho, forma e localização onde estes reservatórios são encontrados, bem como da estação do ano (Christophers, 1960; Hawley, 1988; Barrera *et al*. 2006).

Indivíduos da mesma e de diferentes espécies podem apresentar necessidades muito similares para sobreviver, crescer e reproduzir-se, porém seus requisitos

nutricionais freqüentemente excedem a demanda imediata de suprimento de um recurso. A competição intraespecífica por espaço e/ou recursos alimentares pode levar a uma diminuição na disponibilidade deste recurso por indivíduo, levando assim a um decréscimo na taxa de crescimento, do desenvolvimento individual, ou da quantidade de reservas estocadas, com possíveis efeitos sobre a sobrevivência e/ou decréscimo na fecundidade (Begon *et al*., 1996).

Da mesma forma, a competição interespecífica também pode ocorrer por recurso e/ou espaço sendo que, indivíduos de uma espécie podem sofrer uma redução em sua fecundidade, sobrevivência ou crescimento como um resultado da exploração pelo recurso ou pela interferência por outras espécies. A competição interespecífica provavelmente afeta a dinâmica populacional das espécies competidoras, e a dinâmica, por sua vez, pode influenciar a distribuição das espécies e sua evolução (Begon *et al.*, 1996).

Para *A. aegypti*, a competição intraespecífica é um fator de estresse relevante. Suas larvas se desenvolvem em reservatórios naturais e/ou artificiais, que variam em tamanho e disponibilidade de alimento ao longo do tempo. Mais ainda, a dependência da densidade em relação ao volume destes reservatórios ao longo do tempo influencia o desenvolvimento e o número de ovos eclodidos. Por estes motivos, as condições de competição são muito heterogêneas nesta espécie, e quando a competição larval se torna mais intensa, o tempo de desenvolvimento aumenta e o peso e tamanho do adulto diminui (Bedhomme *et al.,* 2003). A competição entre larvas de *A. albopictus* apresenta um efeito de regulação sobre os mecanismos que atuam no desenvolvimento das populações destes mosquitos. Da mesma forma em larvas que se desenvolvem em baixas densidades, o período larval é mais curto, a taxa de emergência do adulto aumenta e as fêmeas resultantes são maiores em tamanho e com maior habilidade reprodutiva (Mori, 1979).

A competição interespecífica apresenta importante papel no desenvolvimento das fases imaturas de mosquitos. Nos reservatórios naturais e/ou artificiais de água, muitas espécies de mosquitos podem ser encontradas simultaneamente, o que leva a uma limitação na quantidade de alimento disponível, estimulando os indivíduos das diferentes espécies a competirem pelos recursos (Juliano, 1998; Juliano *et al*., 2004), sendo este um importante determinante para o sucesso dos mosquitos (Ho *et al*., 1989; Juliano, 1998; Lounibos *et al*., 2002; Juliano *et al*., 2004).

Estudos teóricos e experimentais têm mostrado que muitas espécies podem ajustar suas histórias de vida em resposta à alimentação e a fatores de mortalidade como a predação, diferenciação na alocação de recursos para o crescimento somático, reprodução e/ou defesa (Law, 1979; Michaud, 1979; Crowl and Covich, 1990; Reznick *et al*., 1990; Charlesworth, 1994; Abrams and Rowe, 1996). As teorias associadas à história de vida procuram explicar as características da evolução dos organismos como respostas adaptativas a variação ambiental, as diferenças na mortalidade ou alocação de recursos para os estágios de vida e também examinam como estão intercorrelacionadas e influenciadas pelos fatores ecológicos (Roff, 1992; Stearns, 1992).

A viabilidade de recursos para os estágios iniciais de vida (Pianka, 1970), ou o grau de estresse ambiental (Grime, 1977), assim como a competição por recursos influencia sobremaneira os parâmetros que interagem com a história de vida individual (Werner and Gilliam, 1984; Kozlowski, 1992; Roff, 1992; Stearns, 1992; Charlesworth, 1994). Esforços reprodutivos variam em relação à mortalidade (Cole, 1954; Murphy, 1968; Benton and Grant, 1999), e a alocação reprodutiva é influenciada por uma escala de variação ambiental (Southwood, 1988). Processos biológicos inerentes à história de vida como: metamorfose, maturação e reprodução, podem ser influenciados pela idade e condições do organismo (Smith-Gill and Berven, 1979; Travis, 1984; Stearns and Koella, 1986; Werner, 1989; Rowe and Ludwig, 1991; Nylin and Gotthard, 1998; Hentschel, 1999; Day and Rowe, 2002), assim como a plasticidade fenotípica (Smith-Gill, 1983; Reznick, 1990; Day and Rowe, 2002).

Plasticidade fenotípica é a habilidade de um genótipo para mudar seu fenótipo em resposta a diferentes condições ambientais (Bradshaw, 1965) e ocorre sobre características biológicas, variando da morfologia para a fisiologia e comportamento, podendo ser detectada próxima a todas as classes de organismos (Tollrian and Dodson, 1999). Os tipos de plasticidade fenotípica podem diferir em grande parte em sua velocidade relativa e reversibilidade (Tollrian and Dodson, 1999); em um extremo, algumas mudanças plásticas poderiam ser relativamente lentas e irreversíveis e em outro extremo, mudanças no comportamento devem ser muito rápidas e infinitamente reversíveis. A maioria das características plásticas, contudo, estão situadas entre os dois extremos, sendo irreversíveis ou instantaneamente reversíveis (Gabriel *et al*., 2005). A história de vida dos organismos geralmente pode ser compreendida pelos padrões de

plasticidade inerentes aos estágios de vida específicos (Leips and Travis, 1994; Bradshaw and Johnson, 1995; Hatle *et al.*, 2000, 2001; Hodin, 2000).

Padrões de reação, assim como plasticidade fenotípica, também se referem a um genótipo que ao ser exposto a diferentes condições ambientais pode apresentar alterações em seu fenótipo. Estes padrões podem ou não ser plásticos uma vez que este fenótipo pode mudar ou manter-se fixo em resposta às alterações ambientais. Apesar de muitas vezes os termos serem utilizados como sendo substituíveis um pelo outro, a plasticidade sempre é referida a um padrão de reação, porém um padrão de reação não é necessariamente plástico (Schlichting and Pigliucci, 1998). Em algumas situações, uma resposta plástica produz uma alteração grande o suficiente em um indivíduo ao ponto deste poder ser classificado como uma nova espécie ou gênero. Por isso acredita-se que a plasticidade fenotípica pode ser governada pela seleção natural (Begon *et al.*, 1996; Schlichting and Piliucci, 1998).

Os estudos empíricos e teóricos sobre plasticidade em histórias de vida em resposta à alimentação ou razão de crescimento têm sido fundamentados pelo modelo de Wilbur and Collins (1973). O modelo proposto diz que se as condições para o crescimento tornarem-se desfavoráveis, superando o mais baixo limiar, os organismos podem acelerar a metamorfose e passar pelas transições na história de vida mais cedo do que se as condições estiverem normais. Este modelo postula uma plasticidade adaptativa entre valores mínimos e máximos de um espaço paramétrico restrito, sendo que a metamorfose é atrasada em condições favoráveis de crescimento, resultando em um aumento de tamanho, com vantagens para a fecundidade (Wilber and Collins 1973; Reznick *et al.* 1990; Day and Rowe 2002). Outros modelos postulam sobre alternativas para a plasticidade adaptativa em período após o limiar mínimo. Por exemplo, o limiar poderia ser ajustado para baixo em resposta às pobres condições alimentares, reduzindo os custos de um desenvolvimento prolongado e aumentado em resposta a boas condições alimentares (Reznick et al 1990; Leips and Travis 1994; Bradshaw and Johnson 1995).

Este estudo teve a finalidade de avaliar a relação entre tempo de desenvolvimento larval, longevidade e tamanho de adultos de acordo com as condições alimentares e densidades populacionais propostas. Além disso, objetivou avaliar se existe evidência de competição intra e interespecífica por recursos, através de alterações nas histórias de vida das espécies estudadas.

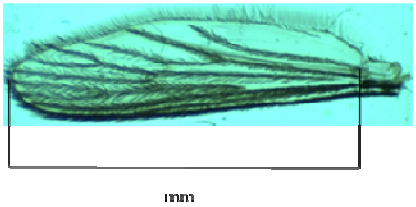
1.3 - Material e Métodos

Os ovos utilizados durante este experimento foram obtidos em colônias de laboratório formadas a partir de adultos coletados na cidade do Rio de Janeiro/RJ, e desenvolvidos em três fases: limitação de recurso, competição intra e interespecífica. Inicialmente realizou-se experimento de limitação de recurso, com o intuito de se detectar se existem ou não concentrações alimentares limitantes ao desenvolvimento larval; a partir deste foram realizados experimentos de competição intra e interespecífica por recurso. Todos os experimentos utilizaram modelo experimental semelhante ao proposto por Bedhome *et al.*2003, com as adequações necessárias as perguntas deste trabalho.

Larvas recém eclodidas foram transferidas para placas de Petri e mantidas por 48h sob regime alimentar de 0.06mg/larva e 0.08mg/larva de ração para peixe, dissolvido em 1ml de água/mg, nos dias 0 e 1, respectivamente. Após este tratamento inicial as larvas foram acondicionadas em Becker plástico de 30 ml contendo cinco ml de água, de acordo com as densidades propostas (uma; duas ou três larvas). Para todas as densidades populacionais e concentrações alimentares 15 réplicas foram produzidas, mantidas em incubadora a 25°C e observadas a cada 24h até que o experimento fosse completado. A cada observação foi realizada a troca da água contida nos Beckers antes de se ofertar a concentração alimentar diária proposta, evitando desta forma o acúmulo de alimento e permitindo que todos os indivíduos tivessem acesso às mesmas condições alimentares.

Após atingir o estágio pupal os insetos foram transferidos individualmente para frascos contendo quatro ml de água, cobertos com organza, e observados até a emergência dos adultos. Os adultos foram mantidos nos mesmos frascos onde foram acondicionados no período pupal, sendo que a água foi removida no momento da emergência do adulto com a finalidade de evitar a morte do mosquito por afogamento. Nenhuma fonte alimentar foi ofertada aos adultos, com o intuito de avaliar quanto tempo poderiam sobreviver a partir das reservas adquiridas durante o período larval, sendo supridos apenas com algodão embebido em água. Dias de pupação, emergência e morte de adultos foram registrados a cada observação. Após a morte, os adultos foram transferidos para frascos plásticos de 1.7ml e mantidos congelados até a realização da medida da asa. Para a realização desta fase foi removida a asa do lado direito de cada

adulto e realizada a medida entre a incisão axilar e a ponta, apresentado a seguir, utilizando-se estéreomicroscópio com aumento 1,0 e auxílio de ocular milimétrica.



Durante os experimentos de limitação de recurso, foram ofertadas as seguintes concentrações alimentares, para uma larva de cada espécie: 0.001mg, 0.002mg, 0.004mg, 0.008mg, 0.016mg, 0.032mg e 0.064mg. O objetivo deste experimento era avaliar se existiam concentrações alimentares limitantes ao desenvolvimento larval. A partir dos resultados obtidos e discutidos posteriormente, foram escolhidas as seguintes concentrações alimentares utilizadas no desenvolvimento dos experimentos de competição intra e inter específica por recurso: 0.001mg, 0.002mg, 0.004mg e 0.008mg. Para os experimentos de competição intra e interespecífica utilizaram-se duas e três larvas, sendo que para os experimentos de competição interespecífica as larvas foram arranjadas com as seguintes combinações: duas larvas (sendo uma de cada espécie) e três larvas (sendo duas larvas de *A. aegypti* x uma larva de *A. albopictus* e duas larvas de *A. albopictus* x uma larva de *A. aegypti*).

Inicialmente, para os experimentos de competição intra e interespecífica com dois e três indivíduos, foram selecionadas apenas as réplicas onde todos os indivíduos completaram todas as fases do ciclo de desenvolvimento (larva, pupa, adulto), garantindo assim que a mortalidade durante o tempo de desenvolvimento larval não apresentasse nenhum tipo de influência sobre a história de vida dos indivíduos remanescentes (Bedhome *et al*. 2003). Em seguida foi realizado sorteio de um indivíduo de cada réplica para ser utilizado durante as análises, evitando desta forma pseudo-replicação (Hulbert, 1984).

Todas as análises estatísticas foram realizadas utilizando-se o software livre R versão 2.8.1. O tempo de desenvolvimento larval corresponde ao período compreendido entre a eclosão do ovo até a produção da pupa e a longevidade de adultos entre o dia de emergência e a morte do adulto. Para avaliar o tempo de desenvolvimento larval e a

longevidade de adultos foi realizada análise de sobrevivência através do estimador Kaplan-Meier (Sokal and Rohlf, 1997; Carvalho *et al.* 2005). A sobrevivência de larvas e adultos foi calculada utilizando-se teste Log-Rank (Carvalho *et al.* 2005) e o tamanho do adulto através de teste-*t* (Sokal and Rohlf, 1997). As análises foram realizadas comparando-se os indivíduos de cada espécie provenientes das mesmas condições alimentares e densidade, independentemente do sexo e entre os sexos dentro da mesma espécie.

1.4 - Resultados

1.4.1 – Efeito da quantidade de recursos no tempo de desenvolvimento larval, longevidade e tamanho de adultos de *A. aegypti* e *A. albopictus* desenvolvidos na ausência de competidores.

A figura 1 apresenta o resultado obtido durante a realização do experimento de limitação de recurso. As maiores concentrações alimentares apresentaram maior efeito negativo sobre as larvas, com altos índices de mortalidade. A partir do observado, estipulou-se a utilização das concentrações 0.001mg, 0.002mg, 0.004mg e 0.008 mg para as análises comparativas nos parâmetros de história de vida de *A. aegypti* e *A. albopictus*.

Foi observada diferença significativa para o tempo de desenvolvimento larval entre as duas espécies, para todas as concentrações alimentares ofertadas, quando desenvolvidas na ausência de competidores (Tabela 1). *Aedes albopictus* apresentou menor tempo de desenvolvimento nas baixas concentrações alimentares e aumento no tempo para as concentrações mais altas, enquanto que *A. aegypti* não apresentou alteração no tempo de desenvolvimento larval para nenhuma das concentrações alimentares ofertadas (Fig. 2). Adultos de *A. aegypti* foram mais longevos que *A. albopictus* para todas as concentrações alimentares oferatdas, e não houve diferença no tamanho da asa entre as espécies (Fig.3, Tab. 1).

Quando realizada comparação entre machos e fêmeas, apenas machos de *A. aegypti* desenvolvidos em 0.004mg apresentaram diferença significativa para a longevidade ; fêmeas foram significativamente maiores em todas as concentrações. Para *A. albopictus* foi observada diferença significativa entre os indivíduos desenvolvidas em 0.004 e 0.008mg, sendo que fêmeas apresentaram maior longevidade, e para as análises de tamanho dos adultos, foi observada diferença apenas para os indivíduos desenvolvidos em 0.002mg, sendo que as fêmeas apresentaram maior tamanho de asa (Fig.4, Tab. 1.1).

1.4.2 – Efeito da quantidade de recursos no tempo de desenvolvimento larval, longevidade e tamanho de adultos de *A. aegypti* e *A. albopictus* desenvolvidos sob competição intraespecífica.

Para os indivíduos desenvolvidos em competição intraespecífica, densidade dois, as duas espécies apresentaram tempo de desenvolvimento larval semelhante, porém *A. aeypti* apresentou longevidade e tamanho de asa maior que *A. albopictus*, diferenciando-se significativamente para ambos os parâmetros (Tab. 2; Fig. 5 e 6). Para as análises entre os sexos dentro de cada espécie, machos de *A. aegypti* apresentaram maior longevidade e fêmeas maior tamanho de asa. *Aedes albopictus* não apresentou diferença significativa para a longevidade entre os sexos, e apenas as fêmeas desenvolvidas em 0.004 e 0.008mg foram significativamente maiores (Tab. 2.1, Fig. 7).

Para os experimentos de competição intraespecífica, densidade três, houve diferença para a análise do tempo de desenvolvimento larval entre as espécies apenas para os indivíduos desenvolvidos em 0.008mg. *Aedes aegypti* apresentou maior longevidade para todas as concentrações alimentares, e apenas os indivíduos provenientes de 0.004mg diferiram, apesar de ter sido observado que adultos de *A. aegypti* foram ligeiramente maiores em todas as concentrações alimentares (Tab. 3, Fig. 8 e 9).

Quando comparados machos e fêmeas dentro de cada espécie, machos de *A. aegypti* provenientes de 0.002 e 0.004mg apresentaram maior longevidade e, para todas as concentrações alimentares, fêmeas foram maiores; fêmeas de *A. albopictus* foram

maiores em todas as concentrações alimentares e não houve diferenças entre os sexos para a longevidade do adulto (Tab. 3.1, Fig. 10).

1.4.3 – Efeito da quantidade de recursos no tempo de desenvolvimento larval, longevidade e tamanho de adultos de *A. aegypti* e *A. albopictus* desenvolvidos sob competição interespecífica.

1.4.3.1 – Competição interespecífica sob igualdade competitiva: 1 *A. aegypti* x 1 *A. albopictus*

Foram realizadas análises comparando *A. aegypti* e *A. albopictus* desenvolvidos em condição de igualdade competitiva, contendo uma larva de cada espécie em cada réplica. A análise de tempo de desenvolvimento larval apresentou diferença significativa entre as espécies apenas para a concentração 0.004mg. Para a longevidade de adultos, foi observada diferença entre as espécies para todas as concentrações, sendo que *A. aegypti* apresentou maior longevidade; também apresentou maior tamanho de asa para todas as concentrações alimentares, apesar de ser observada diferença apenas para 0.002mg (Tab. 4, Figs. 11 e 12).

Para as análises de longevidade e tamanho do adulto realizadas entre machos e fêmeas dentro de cada espécie, *A. aegypti* apresentou diferença significativa para a longevidade de adultos nas concentrações 0.002mg e 0.004mg. Porém, machos apresentaram longevidade ligeiramente maior que fêmeas para todas as concentrações alimentares. Foi observada diferença significativa para tamanho do adulto em todas as concentrações, sendo as fêmeas maiores. A longevidade entre os sexos para *A. albopictus* não apresentou diferença significativa para nenhuma das concentrações alimentares e quanto ao tamanho de asa, não houve diferença apenas para os indivíduos desenvolvidos em 0.008mg, com fêmeas apresentando maior tamanho de asa (Tab. 4.1, Fig. 13).

1.4.3.2 – Competição interespecífica sob desvantagem competitiva: 1 *A. aegypti* x 2 *A. albopictus* e *1 A. albopictus* x 2 *A. aegypti*

Para as análises entre os indivíduos que se desenvolveram sob desvantagem competitiva (duas larvas de *A. aegypti* e **uma larva de *A. albopictus***; **uma larva de *A. aegypti*** e duas larvas de *A. albopictus*) (Tab. 5), foi observada diferença para o tempo de desenvolvimento larval dos indivíduos provenientes de 0.001mg e 0.002mg, sendo que *A. albopictus* apresentou menor tempo de desenvolvimento larval. *Aedes aegypti* apresentou maior longevidade nestas concentrações (Fig. 14 e 15), e não houve diferença entre as espécies para o tamanho de asa.

Machos de *A. aegypti* apresentaram maior longevidade apesar de ser observada diferença significativa entre os sexos apenas para a concentração 0.001mg. Fêmeas apresentaram maior tamanho de asa, não diferindo apenas para 0.002mg. Situação semelhante foi observada para *A. albopictus*, onde não houve diferenças para a longevidade entre os sexos, e fêmeas foram significativamente maiores (Tab. 5.1, Fig. 16).

1.4.3.3 – Competição interespecífica sob **vantagem competitiva: 2 *A. aegypti* x 1 *A. albopictus* e *2 A. albopictus* x 1 *A. aegypti***

As análises realizadas entre as espécies sob vantagem competitiva (**duas larvas de *A. aegypti*** e uma larva de *A. albopictus*; uma larva de *A. aegypti* e **duas larvas de *A. albopictus***) (Tab. 6) mostram que, semelhantemente ao observado para os indivíduos desenvolvidos sob desvantagem competitiva, também foi observada diferença significativa para o tempo de desenvolvimento larval entre as espécies, para as concentrações 0.001mg e 0.002mg, com *A. aegypti* apresentando maior tempo de desenvolvimento. *Aedes aegypti* exibiu maior longevidade em todas as concentrações alimentares propostas (Fig. 17 e 18), não havendo diferença para o tamanho de asa entre as espécies.

Para as análises entre machos e fêmeas, foi observado padrão semelhante à combinação anterior, onde machos de *A. aegypti* foram mais longevos, apesar de diferirem apenas para a concentração 0.002mg, e fêmeas foram maiores para todas as concentrações. *Aedes albopictus* não apresentou diferença na longevidade entre os sexos, enquanto fêmeas diferiram em tamanho de asa para todas as concentrações alimentares propostas (Tab. 6.1 e Fig. 19).

1.5 – Discussão

O experimento delineado para investigar limitação de recurso resultou em alta mortalidade para as maiores concentrações alimentares, em especial 0.032mg e 0.064mg, e a cada observação notou-se a presença de uma película na superfície, provavelmente formada a partir da decomposição do alimento dissolvido na água. Sabe-se que as larvas de mosquitos apresentam um comportamento de movimentação e alimentação restrita a uma pequena faixa dentro do reservatório entre a superfície e o fundo (Briegel, 2003; Yee *et al.* 2004), e respiram próximo a superfície através da utilização de sifão respiratório (Briegel, 2003). Como resultado deste comportamento é possível que a formação da película tenha dificultado o acesso das larvas a superfície e influenciando negativamente o processo de respiração.

As análises para o tempo de desenvolvimento larval e longevidade de adultos de *A. aegypti* desenvolvidos na ausência de competidores, na presença de um ou dois competidores da mesma espécie, e independente do sexo mostraram que, para as concentrações 0.002, 0.004 e 0.008mg, a espécie apresentou tempo de desenvolvimento larval que variou entre 6 e 6.8 dias, e longevidade de adultos entre 8.13 e 10 dias, sendo observado um padrão semelhante por Agnew *et al*. (2002). Para a concentração alimentar de 0.001mg, conforme o aumento no número de competidores o tempo de desenvolvimento larval aumentou enquanto houve diminuição na longevidade de adultos (ausência - 6.13 e 7.93 dias; um competidor - 7.69 e 6.07 dias; dois competidores - 8.6 e 5.6 dias, respectivamente). Bedhomme *et al.* (2003) e Braks *et al*. (2004) observaram

padrão semelhante, com aumento no tempo de desenvolvimento larval, e diminuição na longevidade de *A. aegypti*, como resposta ao aumento da densidade populacional.

Sabe-se que as larvas de mosquitos necessitam atingir um peso mínimo necessário para tornarem-se pupas e, a partir das reservas acumuladas durante o período larval, completar seu ciclo de desenvolvimento até a fase de adulto (Chambers and Klowden, 1990), e que larvas de *A. aegypti* são grandemente influenciadas por baixas concentrações alimentares (Juliano, 1998). Os resultados obtidos sugerem que a combinação entre baixa concentração alimentar, aliada ao aumento no número de competidores da mesma espécie, influencia os aspectos de história de vida analisados, indicando que nestas condições o investimento no tempo de desenvolvimento é maior, garantindo desta forma que as larvas consigam atingir o peso crítico necessário a produção de pupas e adultos.

Analisando-se os efeitos da concentração alimentar e densidade populacional sobre os sexos, machos apresentaram maior longevidade e fêmeas apresentaram maior tamanho corpóreo, para todas as concentrações e densidades propostas, resultado também observado por Agnew *et al*. (2002) e Bedhomme *et al.* (2003). A provável explicação para machos apresentarem maior longevidade é que o fato dos adultos terem sido mantidos sozinhos em frascos pequenos levou a uma diminuição nos gastos de energia durante o vôo, busca de alimento ou atividade sexual, fatores que podem ser responsáveis pela redução na longevidade dos machos adultos (Hausermann and Nijhout,1975).

Larvas de *A. albopictus* desenvolvidas na ausência de competidores levaram menos tempo para se tornar pupa nas menores concentrações alimentares e houve um aumento de até dois dias nas maiores concentrações. Quando analisado o desenvolvimento em situação de competição intraespecífica, *A. albopictus* apresentou um padrão semelhante àquele observado para *A. aegypti* onde larvas oriundas de 0.001mg apresentaram um aumento no tempo de desenvolvimento com o aumento no número de competidores (7.2 dias para duas larvas e 8.3 dias para três larvas), enquanto para as outras concentrações houve pequenas variações (entre 6 e 6.46 para duas larvas e 5.85 e 6.93 para três larvas), sugerindo que a presença de competidores da mesma espécie exerceu influencia sobre o tempo de desenvolvimento larval em baixa concentração alimentar. Experimentos realizados por Braks *et al*. (2004) mostraram padrão semelhante para o tempo de desenvolvimento larval, onde o aumento no número de competidores

levou a um aumento no tempo de desenvolvimento, principalmente quando as larvas foram submetidas a baixa concentração alimentar.

Aedes albopictus apresentou menor longevidade que *A. aegypti* para todas as concentrações alimentares, e esta diminuição foi gradativa de acordo com o aumento no número de competidores. Fêmeas foram maiores que machos para todas as densidades e concentrações alimentares e apresentaram um ligeiro aumento na longevidade quando desenvolvidas na ausência de competidores, porém machos e fêmeas apresentaram longevidade semelhante quando desenvolvidos em competição intraespecífica, para todas as concentrações alimentares.

Larvas desenvolvidas em baixas densidades populacionais são mais bem sucedidas durante o período de desenvolvimento, sendo este mais curto, levando a uma alta taxa de emergência de adultos e produzindo fêmeas maiores (Briegel and Timmerman, 2001; Mori, 1979). Em experimentos realizados por Mori (1979), onde foram ofertados 2mg/dia/larva, com quatro larvas em cada reservatório, foi observado tempo de desenvolvimento até adulto que variou entre 8.9 e 8.4 dias para fêmeas e machos respectivamente. Considerando que o tempo entre o dia da pupação e emergência do adulto variou entre um e dois dias (dados não apresentados), o tempo de desenvolvimento larval observado durante a realização do experimento coincide com o observado por Mori (1979). Os padrões de longevidade observados para *A. albopictus* coincidem com aqueles observados por Briegel and Timmerman (2001), onde na ausência de alimento o tempo médio variou entre 7.5 e 5.6 dias, e machos apresentaram longevidade semelhante aquela observada para fêmeas.

Para os experimentos de competição interespecífica com igualdade competitiva, não foi observada grande diferença para o tempo de desenvolvimento larval entre as espécies, uma vez que *A. aegypti* apresentou tempo médio entre 5.67 e 6.27 dias e *A. albopictus* variou entre 5.53 e 6 dias. Em experimentos de igualdade competitiva realizados por Chan *et al*. (1971) foi observado que *A. aegypti* apresentou tempo de desenvolvimento menor que *A. albopictus* desde a eclosão do ovo até a produção do adulto. Ho (1989) observou que *A. aegypti* desenvolvidos na presença de *A. albopictus* apresentou menor tempo de desenvolvimento larval do que o observado para competição intraespecífica, enquanto *A. albopictus* apresentou comportamento oposto.

No presente trabalho *A. aegypti* apresentou maior variação no tempo de desenvolvimento larval que *A. albopictus*, diferentemente do observado por Chan *et al.* (1971). Quando comparados os indivíduos desenvolvidos em situação de competição interespecífica com igualdade competitiva (uma larva de cada espécie) com aqueles de competição intraespecífica (duas larvas da mesma espécie), *A. aegypti* apresentou menor tempo de desenvolvimento quando estava na presença de *A. albopictus*, como observado por Ho (1989). Porém, no presente trabalho *A. albopictus* também apresentou menor tempo de desenvolvimento larval quando sob competição interespecífica com igualdade competitiva, diferindo do resultado observado por Ho (1989).

Para a análise dos experimentos de competição interespecífica, onde as larvas se desenvolveram em condição de desigualdade competitiva, *A. aegypti* apresentou maior tempo de desenvolvimento para as concentrações 0.001 e 0.002mg menor para a concentração 0.004mg e igual tempo médio que *A. albopictus* quando desenvolvidos em 0.008mg. Quando em situação de vantagem competitiva, *A. aegypti* apresentou maior tempo de desenvolvimento larval nas duas menores concentrações alimentares, enquanto o oposto foi observado para as duas maiores concentrações. Resultados semelhantes foram observados por Braks *et al.* (2004), sugerindo que tanto sob desvantagem como vantagem competitiva, larvas de *A. aegypti* foram mais influenciadas pelas baixas concentrações alimentares do que *A. albopictus*.

O tempo médio para longevidade de adultos provenientes de experimentos de igualdade competitiva mostrou que *A. albopictus* apresentou as menores longevidades médias, enquanto que a longevidade *A. aegypti* foi crescente conforme o aumento das concentrações alimentares. Para o experimento de desvantagem competitiva, *A. aegypti* apresentou maior longevidade para as concentrações 0.001 e 0.002mg, enquanto ambos apresentaram tempo médio semelhante para as maiores concentrações. Para vantagem competitiva, *A. aegypti* também apresentou maior longevidade que *A. albopictus*. Experimentos realizados por Braks *et al.* (2006) não apresentaram diferenças significativas para a longevidade de adultos entre as espécies quando foram mantidos na ausência de alimento. Para o tamanho médio de asa, apesar de não terem sido observadas diferenças significativas para a maioria das análises, adultos de *A. aegypti* foram relativamente maiores que *A. albopictus* para todas as concentrações alimentares propostas.

As análises entre os sexos mostraram que machos de *A. aegypti* apresentaram maior longevidade independentemente da concentração alimentar ou se desenvolvidos em situação de igualdade, desvantagem ou vantagem competitiva; fêmeas foram maiores para todas as condições propostas. Para *A. albopictus*, de maneira geral, fêmeas apresentaram maior longevidade quando desenvolvidas em igualdade e vantagem competitiva, enquanto machos apresentaram longevidade relativamente maior quando desenvolvidos em desvantagem competitiva; fêmeas foram maiores para todas as condições de competição e concentração alimentar propostas.

Em estudos de competição intra e interespecíficos muitos fatores podem influenciar o desenvolvimento larval com reflexos na longevidade e tamanho dos adultos, sendo alguns considerados a seguir. Durante a realização do presente estudo foi utilizado o mesmo modelo experimental proposto por Bedhomme *et al.* (2003), uma vez que neste trabalho pode-se observar que experimentos realizados com baixa densidade populacional também apresentam a capacidade de reproduzir padrões de comportamento observados em experimentos convencionais de competição. Outros fatores que influenciaram a escolha por experimentos com baixas densidades foram a facilidade de manusear menores populações e o fato de que experimentos realizados em menores escalas não exigem um grande espaço físico. Porém, os trabalhos sobre competição intra e interespecífica encontrados na literatura, em sua grande maioria, utilizam número de indivíduos muito maiores que o utilizado no presente estudo, sendo observadas variações entre 40, 60, 90, 100, 200 e até 400 larvas de acordo com a proposta de cada trabalho (Chan *et al.*,1971; Ho, 1989; Lord, 1998; Briegel and Timmermann, 2001; Arrivillaga and Barrera, 2004).

O tipo de fonte alimentar utilizado também deve ser considerado. No presente trabalho foi utilizada ração para peixes como substrato alimentar, o mesmo proposto por Bedhomme *et al.* (2003). Há trabalhos onde foi utilizado fígado em pó, ração para ratos, folhas em decomposição, e em alguns casos não foram descritos o tipo de substrato alimentar utilizado ou definido apenas como alimento para larvas (Chan *et al.*,1971; Mori, 1979; Ho,1989; Juliano, 1998; Arrivallaga and Barrera, 2004).

Outro fator relevante é a presença de produtos dissolvidos na água que podem apresentar efeito tóxico como a presença de tanino liberado por folhas ou amônia excretada pelas larvas. A presença de amônia em um reservatório pode apresentar efeitos negativos sobre o desenvolvimento larval, e o acúmulo pode ser aumentado

proporcionalmente à densidade populacional, com a possibilidade de apresentar efeitos negativos em diferentes níveis entre as espécies (Carpenter, 1982; David *et al.*, 2000, Bedhomee *et al.,* 2005).

Os fatores acima citados são de extrema importância uma vez que larvas de mosquitos podem apresentar diferenças em seus comportamentos de forrageio, que podem surgir de acordo com a qualidade do recurso alimentar disponível (Yee *et al.* 2004). Desta forma, foi observado que *A. albopictus* apresenta melhor desempenho quando desenvolvido em ambientes onde o recurso alimentar é de origem vegetal, com resultado similar para *A. aegypti* na presença de recurso de origem animal (Barrera, 1996; Juliano, 1998; Daugherty *et al.*, 2000).

Os experimentos realizados no presente estudo apresentaram um padrão de desenvolvimento semelhante ao observado para as espécies em trabalhos de competição intraespecíficos já realizados, onde *A. aegypti* e *A. albopictus* apresentaram um aumento no tempo de desenvolvimento e uma diminuição na longevidade do adulto quando desenvolvidos em baixa concentração alimentar. Porém, para os experimentos de competição interespecífica foram observadas diferenças entre os resultados apresentados no presente trabalho e os encontrados na literatura principalmente para igualdade competitiva.

Uma hipótese para as diferenças de comportamento observadas para o tempo de desenvolvimento larval durante o experimento de competição interespecífica com igualdade competitiva pode estar relacionada à diferença no número de indivíduos, que pode levar a um aumento na excreção de produtos que venham a ser prejudiciais, além do tipo de recurso alimentar utilizado não ter sido definido por Chan *et al*. (1971) e Ho (1989).Para as análises de desvantagem e vantagem competitiva, foi observado padrão semelhante aquele descrito por Braks *et al.* (2004), com ambas espécies apresentando aumento no tempo de desenvolvimento larval com o aumento no numero de competidores, com maior influencia na menor concentração alimentar.

A análise de longevidade de adultos mostrou que *A. albopictus* apresentou menor tempo médio de vida para o adulto mantido vivo sob a condição de privação alimentar independente das concentrações alimentares ou densidade populacional a que foram submetidos enquanto larvas. A maioria dos trabalhos de competição interespecífica avalia

a taxa de sobrevivência até as larvas se tornarem adultas, e não a longevidade dos adultos provenientes de diferentes situações competitivas e/ou alimentares.

Os resultados obtidos sobre as diferenças de comportamento de forrageio entre as espécies indicam a necessidade de se desenvolver estudos de competição que levem em consideração as habilidades de cada espécie, buscando encontrar um equilíbrio entre os tipos de alimento ofertados, não havendo favorecimento de uma espécie. Desta forma poderia ocorrer uma maior aproximação do observado no campo, já que é alta a chance de se encontrar folhas e animais em decomposição, simultaneamente, em reservatórios naturais.

Também se faz necessária uma investigação mais apurada sobre a longevidade de adultos oriundos de diferentes situações de desenvolvimento larval, considerando o número de indivíduos e a disponibilidade de recurso em um reservatório, com a finalidade de observar se existem padrões específicos para a longevidade, independente das condições os quais foram impostas às larvas ou se as espécies apresentam algum tipo de resposta plástica, se ajustando às condições os quais foram submetidas em um determinado momento.

1.6 - Tabelas

Tabela 1: Efeito da concentração de recursos na água sobre o tempo de desenvolvimento larval, longevidade do adulto, proporção de sobreviventes e tamanho da asa de *A. aegypti* e *A. albopictus*, na ausência de competidores.

Recurso (mg)	Espécie	Desenvolvimento larval (dias)			Longevidade adulto (dias)			Proporção de sobreviventes		Tamanho da asa (mm)	
		N	$\overline{md}$ (dp)	Log-rank	N	$\overline{md}$ (dp)	Log-rank	S	Teste prop.	$\overline{md}$(dp)	Teste-*t*
0.001	aeg	15	6.13 (0.35)	χ^2=12.8 p<0.001	15	7.93 (2.76)	χ^2=4.8 p=0.028	1		2.71 (0.32)	t=0.7 df=26.23 p=0.48
	alb	15	5.4 (0.51)		15	6.47 (1.88)		1		2.62 (0.29)	
0.002	aeg	14	6 (0)	χ^2=21.2 p<0.001	14	10 (1.24)	χ^2=20.9 p<0.001	0.93	χ^2=0 p=1	2.7 (0.25)	t=1.23 df=14.69 p=0.24
	alb	15	5.13 (0.35)		15	4.92 (2.52)		0.93		2.59 (0.28)	
0.004	aeg	14	6 (0)	χ^2=26 p<0.001	14	8.5 (2.53)	χ^2=17.1 p<0.001	0.93	χ^2=0 p=1	2.81 (0.47)	t=1.87 df=21.82 p=0.075
	alb	13	7.15 (0.56)		13	5.69 (1.702)		0.86		2.52 (0.29)	
0.008	aeg	14	6 (0.68)	χ^2=12.3 p<0.001	14	9.57 (1.28)	χ^2=23.4 p<0.001	0.93	χ^2=0 p=1	2.66 (0.36)	t=1.6 df=22.71 p=0.12
	alb	14	7.21 (0.89)		13	5.92 (1.71)		0.86		2.47 (0.23)	

Tabela 1.1: Efeito da concentração de recursos na água sobre o tempo de desenvolvimento larval, longevidade do adulto, proporção de sobreviventes e tamanho da asa entre machos e fêmeas de *A.aegypti* e *A. albopictus*, na ausência de competidores.

Recurso (mg)	Sexo	*A. aegypti*							*A. albopictus*						
		Longevidade adulto (dias)			Proporção de sobreviventes		Tamanho da asa (mm)		Longevidade adulto (dias)			Proporção de sobreviventes		Tamanho da asa (mm)	
		N	$\overline{md}$ (dp)	Log-rank	S	Teste prop.	$\overline{md}$ (dp)	Teste-*t*	N	$\overline{md}$ (dp)	Log-rank	S	Teste prop.	$\overline{md}$ (dp)	Teste-*t*
0.001	M	10	8.5 (2.75)	χ^2=2.5 p=0.113	0.67	χ^2=2.13 p=0.14	2.5 (0.28)	t= 6.09 df=5.9 p<0.001	8	6.5 (1.85)	χ^2=0 p=0.94	0.53	χ^2= 0 p=1	2.46 (0.27)	t=-2.94 df=12.65 p=0.012
	F	5	6.8 (2.68)		0.33		3.08 (0.19)		7	6.42 (2.07)		0.47		2.81 (0.19)	
0.002	M	9	10.4 (1.13)	χ^2=3.4 p=0.064	0.6	χ^2=1.2 p=0.27	2.51 (0.78)	t= 9.43 df=4.88 p<0.001	7	4.85 (2.19)	χ^2=0.4 p=0.53	0.47	χ^2=0 p=1	2.51 (0.07)	t= - 0.03 df=5.165 p=0.97
	F	5	9.2 (1.09)		0.33		3.02 (0.25)		7	5 (3)		0.47		2.82 (0.16)	
0.004	M	8	9.87 (0.99)	χ^2=10.7 p=0.001	0.53	χ^2=0.13 p=0.71	2.43 (0.16)	t= 11.75 df=11.98 p<0.001	9	5.11 (1.69)	χ^2=6.4 p=0.0113	0.6	χ^2=2.17 p=0.14	2.42 (0.16)	t= 9.91 df=6.161 p<0.001
	F	6	6.67 (2.87)		0.4		3.32 (0.11)		4	7 (0.81)		0.27		3.31 (0.11)	
0.008	M	11	9.81 (1.32)	χ^2=2.4 p=0.121	0.73	χ^2=6.56 p=0.01	2.48 (0.09)	t= 12.61 df=3.15 p<0.001	11	5.45 (1.57)	χ^2=4.3 p=0.037	0.73	χ^2=8.67 p=0.003	2.48 (0.09)	t= 9.29 df=2.184 p=0.008
	F	3	8.67 (0.57)		0.2		3.3 (0.1)		2	8 (0)		0.13		3.3 (0.1)	

Tabela 2: Efeito da concentração de recursos na água sobre o tempo de desenvolvimento larval, longevidade do adulto, proporção de sobreviventes e tamanho da asa de *A. aegypti* e *A. albopictus*, sob competição intra-específica (dois indivíduos).

Recurso (mg)	Espécie	Desenvolvimento larval (dias)			Longevidade adulto (dias)			Proporção de sobreviventes		Tamanho da asa (mm)	
		N	$\overline{md}$ (dp)	Log-rank	N	$\overline{md}$ (dp)	Log-rank	S	Teste prop.	$\overline{md}$ (dp)	Teste-*t*
0.001	aeg	13	7.69 (0.86)	χ^2=0.4 p=0.552	13	6.07 (2.32)	χ^2=17.5 p<0.001	0.87	χ^2=0.2 p=0.64	2.81 (0.27)	t=2.72 df=19.35 p=0.013
	alb	15	7.2 (1.47)		11	3.36 (0.67)		0.73		2.4 (0.32)	
0.002	aeg	15	6.73 (0.59)	χ^2=0.3 p=0.57	14	8.21 (2.66)	χ^2=12.9 p<0.001	0.93	χ^2=1.87 p=0.17	2.78 (0.36)	t=2.2 df=19.98 p=0.039
	alb	13	6.46 (0.96)		10	4.1 (1.59)		0.67		2.47 (0.36)	
0.004	aeg	15	6.4 (0.5)	χ^2=3.2 p=0.07	15	8.2 (2.75)	χ^2=12.6 p<0.001	1		3.03 (0.38)	t=2.3 df=18.2 p=0.031
	alb	15	6.1 (0.46)		15	5.2 (1.47)		1		2.73 (0.25)	
0.008	aeg	13	6.46 (0.52)	χ^2=4.1 p=0.042	12	9.75 (2)	χ^2=22.7 p<0.001	0.8	χ^2=0 p=1	2.94 (0.38)	t=1.56 df=21 p=0.131
	alb	14	6 (0.56)		11	4.18 (0.75)		0.73		2.7 (0.35)	

Tabela 2.1: Efeito da concentração de recursos na água sobre o tempo de desenvolvimento larval, longevidade do adulto, proporção de sobreviventes e tamanho da asa entre machos e fêmeas de *A.aegypti* e *A. albopictus*, sob competição intra-específica (dois indivíduos).

Recurso (mg)	Sexo	*A. aegypti*							*A. albopictus*						
		Longevidade adulto (dias)			Proporção de sobreviventes		Tamanho da asa (mm)		Longevidade adulto (dias)			Proporção de sobreviventes		Tamanho da asa (mm)	
		N	$\overline{md}$ (dp)	Log-rank	S	Teste prop.	$\overline{md}$ (dp)	Teste-*t*	N	$\overline{md}$ (dp)	Log-rank	S	Teste prop.	$\overline{md}$ (dp)	Teste-*t*
0.001	M	3	8 (3)	χ^2=2.8 p=0.093	0.2	χ^2=4.89 p=0.027	2.25 (0.35)	t=-2.6 df=1.293 p=0.185	6	3.33 (0.51)	χ^2=0 p=0.94	0.4	χ^2=0.15 p=0.69	2.3 (0.33)	t= 2.01 df=6.605 p=0.085
	F	10	5.5 (1.9)		0.67		2.94 (0.27)		4	3.25 (0.95)		0.27		2.63 (0.32)	
0.002	M	8	9.25 (2.43)	χ^2=6.2 p=0.0127	0.53	χ^2=0.13 p=0.71	2.5 (0.11)	t=-14.16 df=8.24 p<0.001	7	3.71 (0.95)	χ^2=0.7 p=0.412	0.47	χ^2=1.35 p=0.24	2.31 (0.27)	t= 2.98 df=2.38 p=0.078
	F	6	6.83 (2.48)		0.4		3.18 (0.04)		3	5 (2.64)		0.2		2.83 (0.3)	
0.004	M	4	9.5 (3.69)	χ^2=4.2 p=0.0395	0.27	χ^2=3.34 p=0.067	2.57 (0.35)	t=-4.68 df=7.33 p=0.0019	8	4.87 (0.99)	χ^2=0.6 p=0.433	0.53	χ^2=0 p=1	2.54 (0.25)	t= 6.22 df=11.75 p<0.001
	F	10	8.3 (1.49)		0.67		3.19 (0.33)		7	5.57 (1.9)		0.47		2.95 (0.38)	
0.008	M	6	9.83 (2.63)	χ^2=0.5 p=0.488	0.4	χ^2=0 p=1	2.58 (0.38)	t=-11.92 df=8.15 p<0.001	6	4.5 (0.83)	χ^2=2.7 p=0.101	0.4	χ^2=0 p=1	2.42 (0.58)	t= 7.02 df=6.99 p<0.001
	F	6	9.67 (1.36)		0.4		3.3 (0.36)		5	3.8 (0.44)		0.33		3.04 (0.38)	

Tabela 3: Efeito da concentração de recursos na água sobre o tempo de desenvolvimento larval, longevidade do adulto, proporção de sobreviventes e tamanho da asa de *A. aegypti* e *A. albopictus*, sob competição intra-específica (três indivíduos).

Recurso (mg)	Espécie	Desenvolvimento larval (dias)			Longevidade adulto (dias)			Proporção de sobreviventes		Tamanho da asa (mm)	
		N	$\overline{md}$ (dp)	Log-rank	N	$\overline{md}$ (dp)	Log-rank	S	Teste prop.	$\overline{md}$ (dp)	Teste-*t*
0.001	aeg	15	8.6 (1.06)	χ^2=0.2 p=0.69	15	5.6 (1.59)	χ^2=5.3 p=0.021	1	χ^2=5.2 p=0.02	2.75 (0.42)	t=2.04 df=21.06 p=0.05
	alb	12	8.3 (1.61)		9	4.1 (1.17)		0.6		2.44 (0.3)	
0.002	aeg	15	6.8 (0.67)	χ^2=0.3 p=0.59	15	8.6 (2.84)	χ^2=20.4 p<0.001	1		2.65 (0.65)	t=0.19 df=27.6 p=0.85
	alb	15	6.93 (0.7)		15	4 (0.75)		1		2.62 (0.35)	
0.004	aeg	15	6.53 (0.52)	χ^2=0.9 p=0.35	15	8.13 (2.82)	χ^2=16.6 p<0.001	1	χ^2=0.53 p=0.46	2.86 (0.86)	t=2.47 df=25.35 p=0.02
	alb	14	6.35 (0.49)		13	5 (0.91)		0.86		2.48 (0.33)	
0.008	aeg	12	6.5 (0.67)	χ^2=5.9 p=0.01	11	8.36 (2.83)	χ^2=14 p<0.001	0.73	χ^2=0.96 p=0.32	2.9 (0.43)	t=1.84 df=16.67 p=0.08
	alb	14	5.85 (0.53)		14	4. 78 (1.05)		0.93		2.61 (0.28)	

Tabela 3.1: Efeito da concentração de recursos na água sobre o tempo de desenvolvimento larval, longevidade do adulto, proporção de sobreviventes e tamanho da asa entre machos e fêmeas de *A.aegypti* e *A. albopictus*, sob competição intra-específica (três indivíduos).

Recurso (mg)	Sexo	*A. aegypti*							*A. albopictus*						
		Longevidade adulto (dias)			Proporção de sobreviventes		Tamanho da asa (mm)		Longevidade adulto (dias)			Proporção de sobreviventes		Tamanho da asa (mm)	
		N	$\overline{md}$ (dp)	Log-rank	S	Teste prop.	$\overline{md}$ (dp)	Teste-*t*	N	$\overline{md}$ (dp)	Log-rank	S	Teste prop.	$\overline{md}$ (dp)	Teste-*t*
0.001	M	4	5.5 (2.51)	χ^2=0.2 p=0.697	0.27	χ^2=4.8 p=0.028	2.32 (0.27)	t=-3.31 df=7.17 p=0.012	5	3.6 (0.89)	χ^2=2.5 p=0.111	0.33	χ^2=0 p=1	2.22 (0.13)	t= 4.26 df=4.85 p=0.008
	F	11	5.63 (1.28)		0.73		2.9 (0.36)		4	4.75 (1.25)		0.27		2.73 (0.2)	
0.002	M	8	9.75 (1.75)	χ^2=5 p=0.025	0.53	χ^2=0 p=1	2.4 (0.14)	t=-3.1 df=7.13 p=0.016	7	4 (1)	χ^2=0 p=0.954	0.47	χ^2=0 p=1	2.31 (0.29)	t= 4.94 df=6.83 p=0.0017
	F	7	7.28 (3.4)		0.47		2.92 (0.43)		8	4 (0.53)		0.53		2.88 (0.08)	
0.004	M	7	9.14 (3.71)	χ^2=5.9 p=0.015	0.47	χ^2=0 p=1	2.47 (0.28)	t=-5.03 df=12.69 p<0.001	8	5 (1.06)	χ^2=0 p=0.916	0.53	χ^2=0.543 p=0.46	2.26 (0.17)	t= 5.63 df=8.44 p<0.001
	F	8	7.25 (1.48)		0.53		3.2 (0.27)		5	5 (0.7)		0.33		2.84 (0.18)	
0.008	M	6	8.67 (3.88)	χ^2=1.4 p=0.23	0.4	χ^2=0 p=1	2.57 (0.29)	t=-5.9 df=5.682 p=0.0012	9	4.44 (0.72)	χ^2=3.1 p=0.079	0.6	χ^2=1.2 p=0.27	2.44 (0.06)	t= 3.82 df=4.39 p=0.016
	F	5	8 (1)		0.33		3.3 (0.07)		5	5.4 (1.34)		0.33		2.9 (0.26)	

Tabela 4: Efeito da concentração de recursos na água sobre o tempo de desenvolvimento larval, longevidade do adulto, proporção de sobreviventes e tamanho da asa de *A. aegypti* e *A. albopictus*, sob competição interespecífica (1 *A. aegypti* x 1 *A. albopictus*).

Recurso	Espécie	Desenvolvimento larval (dias)			Longevidade adulto (dias)			Proporção de sobreviventes		Tamanho da asa (asa/mm)	
		N	$\overline{md}$ (dp)	Log-rank	N	$\overline{md}$ (dp)	Log-rank	S	Teste prop.	$\overline{md}$(dp)	Teste-*t*
0.001	aeg	15	6.27(0.88)	χ^2=3.8 p=0.051	14	5.71(1.73)	χ^2=9.3 p=0.0023	0.93	χ^2=0 p=1	2.65 (0.28)	t=2.04 df=24.71 p=0.052
	alb	15	5.73(0.45)		14	3.85(1.16)		0.93		2.45 (0.22)	
0.002	aeg	15	5.67(0.61)	χ^2=0.1 p=0.77	15	6.47(1.85)	χ^2=10.7 p=0.001	1		2.9 (0.32)	t=3.04 df=25.36 p=0.005
	alb	15	5.73(0.59)		15	4.33(1.17)		1		2.56 (0.27)	
0.004	aeg	15	5.93(0.25)	χ^2=5.9 p=0.015	15	6.47(2.77)	χ^2=4.4 p=0.036	1		2.94 (0.47)	t=2.43 df=19.29 p=0.024
	alb	15	5.53(0.51)		15	5.13(1.55)		1		2.58 (0.28)	
0.008	aeg	13	5.76(0.43)	χ^2=1.9 p=0.17	9	7.89(1.69)	χ^2=11.7 p<0.001	0.6	χ^2=0 p=1	2.57 (0.34)	t=0.4 df=13.77 p=0.69
	alb	13	6(0.4)		9	4.89(1.05)		0.6		2.51 (0.22)	

Tabela 4.1: Efeito da concentração de recursos na água sobre o tempo de desenvolvimento larval, longevidade do adulto, proporção de sobreviventes e tamanho da asa entre machos e fêmeas de *A.aegypti* e *A. albopictus*, sob competição interespecífica e igualdade competitiva (1 *A. aegypti* x 1 *A. albopictus*).

Recurso (mg)	Sexo	*A. aegypti*							*A. albopictus*						
		Longevidade adulto (dias)			Proporção de sobreviventes		Tamanho da asa (mm)		Longevidade adulto (dias)			Proporção de sobreviventes		Tamanho da asa (mm)	
		N	$\overline{md}$ (dp)	Log-rank	S	Teste prop.	$\overline{md}$ (dp)	Teste-*t*	N	$\overline{md}$ (dp)	Log-rank	S	Teste prop.	$\overline{md}$ (dp)	Teste-*t*
0.001	M	5	7 (1.87)	χ^2=3 p=0.081	0.33	χ^2=1.2 p=0.27	2.34 (0.2)	t= -4.65 df=6.07 p=0.003	5	3.2 (0.84)	χ^2=3.4 p=0.066	0.33	χ^2=1.2 p=0.27	2.24 (0.2)	t= -3.14 df=6.13 p=0.019
	F	9	5 (1.22)		0.6		2.82 (0.13)		9	4.22 (1.2)		0.6		2.57 (0.14)	
0.002	M	7	7.42 (1.9)	χ^2=4.1 p=0.042	0.47	χ^2=0 p=1	2.7 (0.35)	t= -2.25 df=9.49 p=0.049	8	4.13 (0.99)	χ^2=0.8 p=0.37	0.53	χ^2=0 p=1	2.36 (0.13)	t= -4.46 df=9.5 p=0.001
	F	8	5.63 (1.4)		0.53		3.06 (0.26)		7	4.57 (1.39)		0.47		2.78 (0.21)	
0.004	M	6	8.67 (1.36)	χ^2=8.5 p=0.003	0.4	χ^2=0.13 p=0.71	2.44 (0.2)	t= -6.49 df=9.76 p<0.001	10	5.5 (1.71)	χ^2=2 p=0.154	0.67	χ^2=2.13 p=1.14	2.42 (0.19)	t= -6.22 df=12.95 p<0.001
	F	8	5.63 (1.77)		0.53		3.26 (0.24)		5	4.4 (0.89)		0.33		2.9 (0.1)	
0.008	M	7	8.28 (1.7)	χ^2=2.7 p=0.098	0.47	χ^2=2.54 p=0.11	2.4 (0.11)	t= -11.3 df=2.83 p=0.0019	6	4.83 (1.16)	χ^2=0 p=0.93	0.4	χ^2=0.64 p=0.43	2.43 (0.1)	t= -1.13 df=2.18 p=0.37
	F	2	6.5 (0.7)		0.13		3.15 (0.07)		3	5 (1)		0.2		2.67 (0.3)	

Tabela 5: Efeito da concentração de recursos na água sobre o tempo de desenvolvimento larval, longevidade do adulto, proporção de sobreviventes e tamanho da asa de *A. aegypti* e *A. albopictus*, sob competição interespecífica e desvantagem competitiva (2 *A. aegypti* x **1 *A. albopictus*** e 2 *A. albopictus* x **1 *A. aegypti***).

Recurso (mg)	Espécie	Desenvolvimento larval (dias)			Longevidade adulto (dias)			Proporção de sobreviventes		Tamanho da asa (asa/mm)	
		N	$\overline{md}$ (dp)	Log-rank	N	$\overline{md}$ (dp)	Log-rank	S	Teste prop.	$\overline{md}$ (dp)	Teste-*t*
0.001	aeg	15	8.87(1.5)	χ^2=6.8 p=0.009	14	7(2.25)	χ^2=18.4 p<0.001	0.93	χ^2=1.88 p=0.17	2.6 (0.36)	t=0.49 df=20.85 p=0.63
	alb	14	7.42(1.22)		10	3.7(0.94)		0.67		2.53 (0.32)	
0.002	aeg	13	7.3(1.1)	χ^2=11.8 p<0.001	12	6.08(2.6)	χ^2=8 p=0.005	0.8	χ^2=1.48 p=0.22	2.6 (0.44)	t=1.78 df=17.56 p=0.09
	alb	15	6(0.53)		15	4.13(1.12)		1		2.33 (0.28)	
0.004	aeg	12	5.75(0.45)	χ^2=4.2 p=0.041	12	8.75(1.42)	χ^2=0 p=0.86	0.8	χ^2=0 p=1	2.59 (0.34)	t=0.29 df=22.33 p=0.77
	alb	13	6.15(0.55)		13	8(2.54)		0.87		2.55 (0.31)	
0.008	aeg	11	6(0)		10	9.3(4.22)	χ^2=0.3 p=0.61	0.67	χ^2=1.88 p=0.17	2.83 (0.5)	t=0.89 df=15.33 p=0.39
	alb	15	6(0)		14	10.28(2.46)		0.93		2.66 (0.36)	

Tabela 5.1: Efeito da concentração de recursos na água sobre o tempo de desenvolvimento larval, longevidade do adulto, proporção de sobreviventes e tamanho da asa entre machos e fêmeas de *A.aegypti* e *A. albopictus*, sob competição interespecífica e desvantagem competitiva (2 *A. aegypti* x **1 *A. albopictus*** e 2 *A. albopictus* x **1 *A. aegypti***).

Recurso (mg)	Sexo	*A. aegypti*							*A. albopictus*						
		Longevidade adulto (dias)			Proporção de sobreviventes		Tamanho da asa asa (mm)		Longevidade adulto (dias)			Proporção de sobreviventes		Tamanho da asa asa (mm)	
		N	$\overline{md}$ (dp)	Log-rank	S	Teste prop.	$\overline{md}$ (dp)	Teste-*t*	N	$\overline{md}$ (dp)	Log-rank	S	Teste prop.	$\overline{md}$ (dp)	Teste-*t*
0.001	M	9	8 (1.8)	χ^2=6.3 p=0.012	0.6	χ^2=1.21 p=0.27	2.4 (0.28)	t= -4.65 df=11.85 p<0.001	4	4.25 (0.5)	χ^2=1.7 p=0.19	0.27	χ^2=0.15 p=0.69	2.25 (0.12)	t= -3.57 df=7.45 p=0.008
	F	5	5.2 (1.92)		0.33		2.96 (0.16)		6	3.33 (1.03)		0.4		2.72 (0.27)	
0.002	M	7	6.57 (2.63)	χ^2=0.7 p=0.42	0.47	χ^2=0.14 p=0.71	2.57 (0.17)	t= -9.43 df= 9.91 p<0.001	11	4.36 (1.2)	χ^2=1.9 p=0.17	0.73	χ^2=4.8 p=0.029	2.21 (0.19)	t= -2.98 df=4.24 p=0.038
	F	5	5.4 (2.7)		0.33		3.08 (0.13)		4	3.5 (0.57)		0.27		2.65 (0.26)	
0.004	M	10	8.9 (1.52)	χ^2=0.6 p=0.43	0.67	χ^2=6.81 p=0.009	2.45 (0.09)	t= -27.66 df=9 p<0.001	9	8.89 (2.26)	χ^2=4 p=0.05	0.6	χ^2=2.17 p=0.14	2.4 (0.2)	t= -3.91 df=5.57 p=0.009
	F	2	8 (0)		0.13		3.3 (0)		4	6 (2.16)		0.27		2.9 (0.21)	
0.008	M	6	11.3 (1.03)	χ^2=2 p=0.15	0.4	χ^2=0.15 p=69	2.47 (0.24)	t= -8.27 df=6.98 p<0.001	8	10 (2.56)	χ^2=0.1 p=0.77	0.53	χ^2=0.13 p=0.71	2.4 (0.18)	t= -6.42 df=11.34 p<0.001
	F	4	6.25 (5.56)		0.27		3.38 (0.09)		6	10.67 (2.5)		0.4		3.02 (0.17)	

Tabela 6: Efeito da concentração de recursos na água sobre o tempo de desenvolvimento larval, longevidade do adulto, proporção de sobreviventes e tamanho da asa de *A. aegypti* e *A. albopictus*, sob competição interespecífica e vantagem competitiva (**2 *A. aegypti*** x 1 *A. albopictus* e **2 *A. albopictus*** x 1 *A. aegypti*).

Recurso (mg)	Espécie		Desenvolvimento larval (dias)			Longevidade adulto (dias)			Proporção de sobreviventes		Tamanho da asa (asa/mm)	
		N	$\overline{md}$ (dp)	Log-rank	N	$\overline{md}$ (dp)	Log-rank	S	Teste prop.	$\overline{md}$ (dp)	Teste-*t*
0.001	aeg	14	8.5 (0.97)	χ^2=18.5 p<0.001	10	7.1 (1.59)	χ^2=21.5 p<0.001	0.67	χ^2=1.88 p=0.17	2.53 (0.41)	t=1.44 df=13.34 p=0.173
	alb	15	6.64 (0.49)		14	3 (0.87)		0.93		2.32 (0.23)	
0.002	aeg	15	7.33 (0.72)	χ^2=7.7 p=0.005	15	6.73 (1.79)	χ^2=7 p=0.008	1	χ^2=1.48 p=0.22	2.59 (0.41)	t=1.23 df=24.09 p=0.23
	alb	13	6.67 (1.23)		12	4.67 (1.82)		0.8		2.43 (0.26)	
0.004	aeg	13	5.92 (0.49)	χ^2=3.1 p=0.077	13	8.53 (2.69)	χ^2=10.7 p=0.0011	0.87	χ^2=0 p=1	2.9 (0.43)	t=1.37 df=21.92 p=0.18
	alb	12	6.33 (0.65)		12	5.67 (1.23)		0.8		2.69 (0.31)	
0.008	aeg	15	5.78 (0.42)	χ^2=0.1 p=0.74	14	8.78 (2.45)	χ^2=5 p=0.025	0.93	χ^2=1.86 p=0.17	2.7 (0.37)	t= -0.27 df=20.15 p=0.79
	alb	11	6.1 (0.31)		10	6.7 (1.94)		0.67		2.74 (0.28)	

Tabela 6.1: Efeito da concentração de recursos na água sobre o tempo de desenvolvimento larval, longevidade do adulto, proporção de sobreviventes e tamanho da asa entre machos e fêmeas de *A.aegypti* e *A. albopictus*, sob interespecífica e vantagem competitiva (**2 *A. aegypti*** x 1 *A. albopictus* e **2 *A. albopictus*** x 1 *A. aegypti*).

Recurso (mg)	Sexo	*A. aegypti*							*A. albopictus*						
		Longevidade adulto (dias)			Proporção de sobreviventes		Tamanho da asa asa (mm)		Longevidade adulto (dias)			Proporção de sobreviventes		Tamanho da asa asa (mm)	
		N	$\overline{md}$ (dp)	Log-rank	S	Teste prop.	$\overline{md}$ (dp)	Teste-*t*	N	$\overline{md}$ (dp)	Log-rank	S	Teste prop.	$\overline{md}$ (dp)	Teste-*t*
0.001	M	7	7.42 (1.81)	χ^2=2.4 p=0.121	0.47	χ^2=1.35 p=0.24	2.31 (0.22)	t= -4.26 df=3.49 p=0.017	8	3.38 (0.91)	χ^2=3.8 p=0.05	0.53	χ^2=0.14 p=0.71	2.14 (0.07)	t= -7.66 df=7.79 p<0.001
	F	3	6.33 (0.57)		0.2		3.03 (0.25)		6	2.5 (0.54)		0.4		2.6 (0.12)	
0.002	M	10	7.2 (1.98)	χ^2=4.2 p=0.041	0.67	χ^2=2.13 p=0.14	2.34 (0.22)	t= -7.28 df=10.68 p=<0.001	7	4.28 (1.38)	χ^2=0.5 p=0.47	0.47	χ^2=0.14 p=0.7	2.25 (0.17)	t= -3.87 df=8.45 p=0.004
	F	5	5.8 (0.84)		0.33		3.08 (0.16)		5	5.2 (2.38)		0.33		2.66 (0.18)	
0.004	M	7	9 (2.44)	χ^2=0 p=0.902	0.47	χ^2=0 p=1	2.52 (0.07)	t= -11.09 df=6.81 p<0.001	6	5.33 (1.63)	χ^2=0.1 p=0.76	0.4	χ^2=0 p=1	2.42 (0.13)	t= -6.7 df=9.85 p<0.001
	F	6	8 (3.09)		0.4		3.33 (0.16)		6	6 (0.63)		0.4		2.97 (0.15)	
0.008	M	10	9.4 (2.22)	χ^2=2 p=0.16	0.67	χ^2=3.34 p=0.067	2.51 (0.19)	t= -6.24 df=6.01 p<0.001	2	6 (0)	χ^2=4.6 p=0.033	0.13	χ^2=2.54 p=0.11	2.4 (0)	t= -4.8 df=6 p=0.002
	F	4	7.25 (2.63)		0.27		3.2 (0.18)		7	7.57 (0.98)		0.47		2.84 (0.24)	

1.7 – Figuras

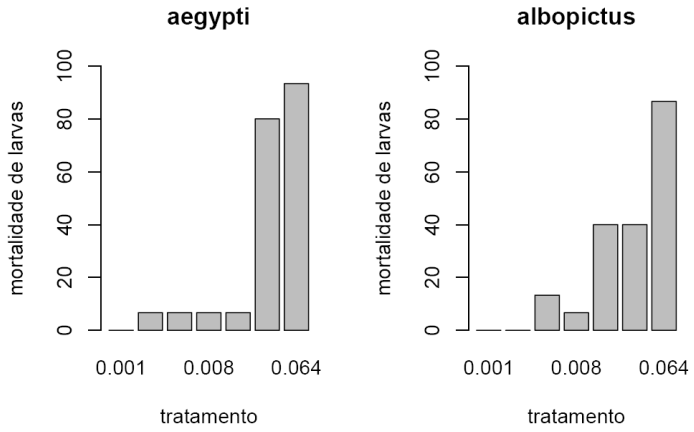


Fig.1: Taxa de mortalidade de larvas de *A. aegypti* e *A. albopitus*, para os diferentes tratamentos aplicados – limitação de recurso.

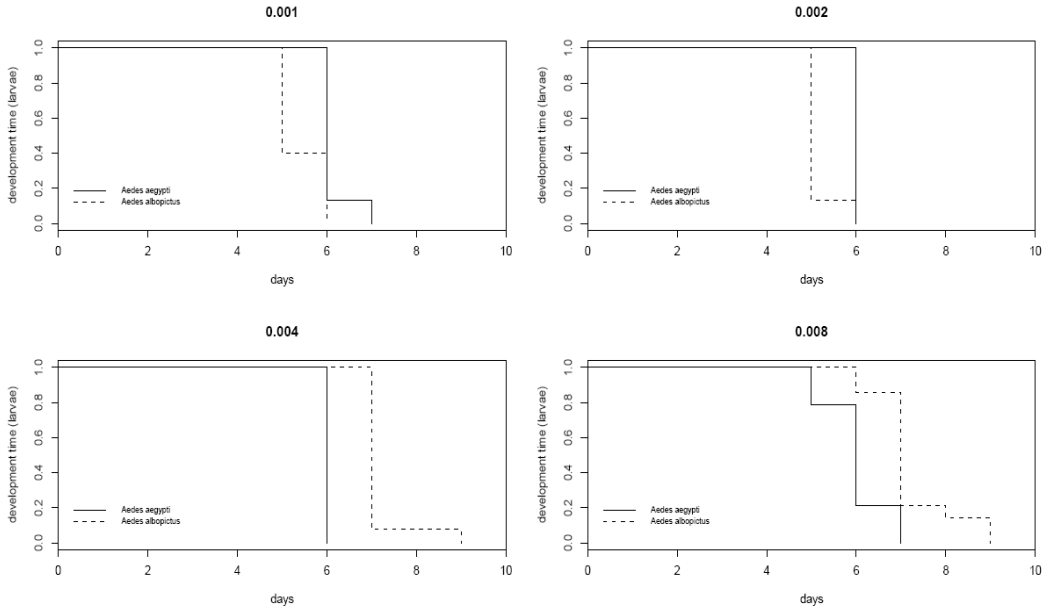


Fig.2: Tempo de desenvolvimento larval para *A.aegypti* e *A. albopictus* desenvolvidos sob ausência de competição (apenas um indivíduo), para as diferentes concentrações alimentares.

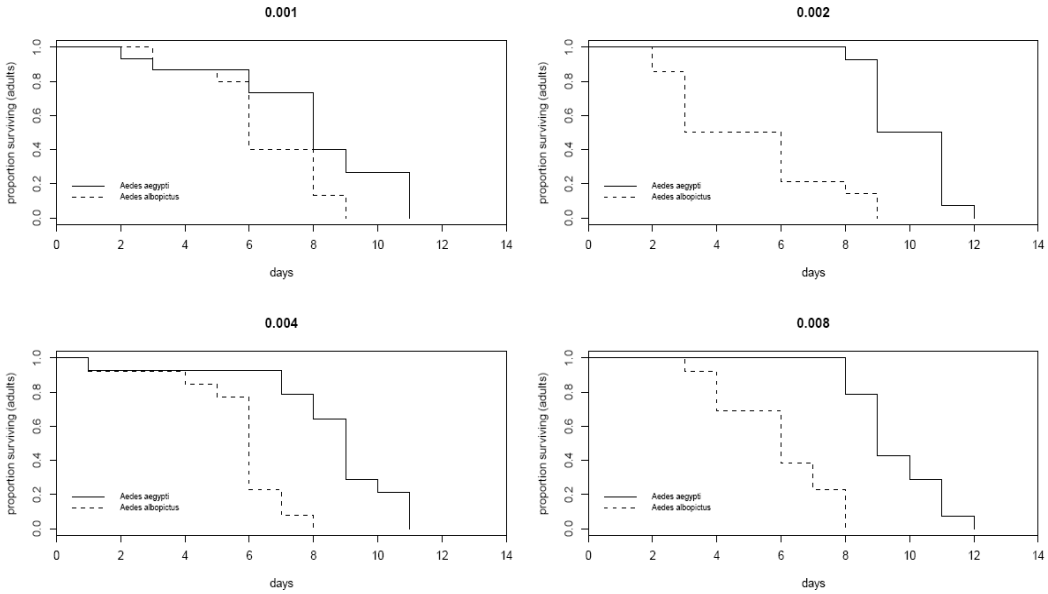


Fig.3: Longevidade de adultos observada para *A. aegypti* e *A. albopictus*, independentemente do sexo, desenvolvidos sob ausência de competição (apenas um indivíduo), para as diferentes concentrações alimentares.

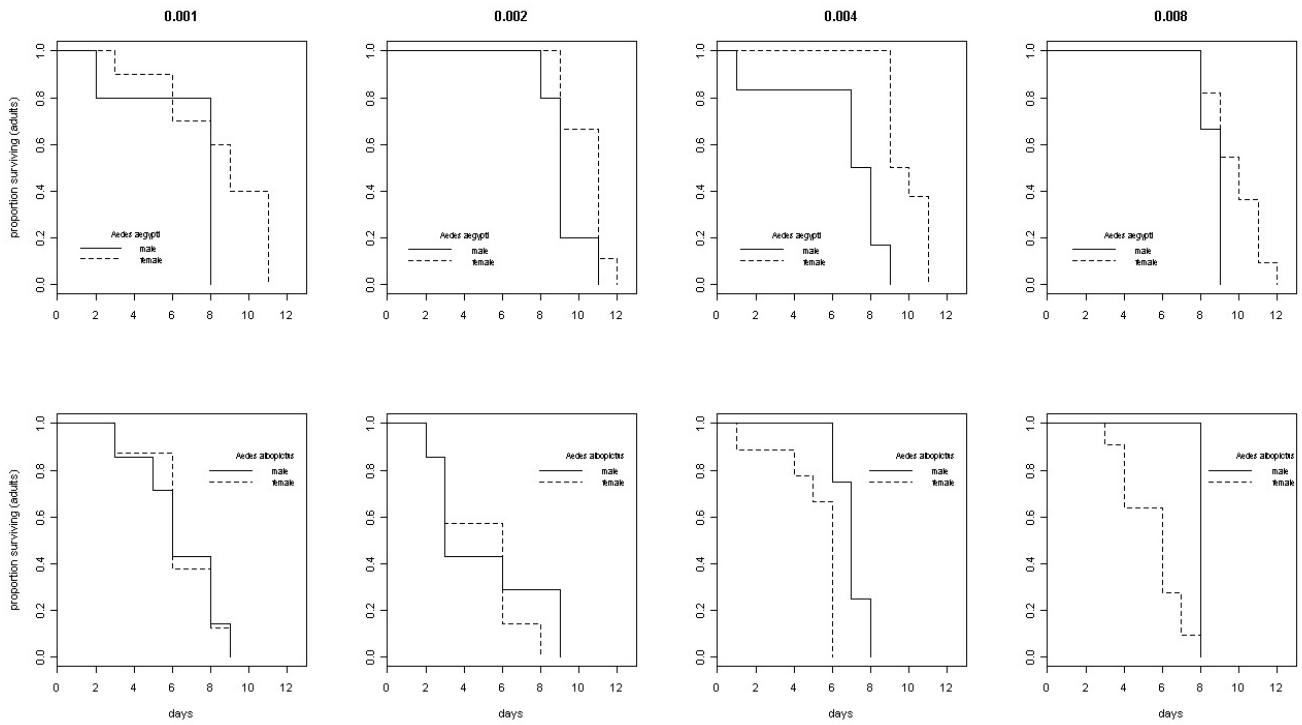


Fig.4: Longevidade de adultos observada entre machos e fêmeas de *A. aegypti* e *A. albopictus*, desenvolvidos sob ausência de competição (apenas um indivíduo), para as diferentes concentrações alimentares.

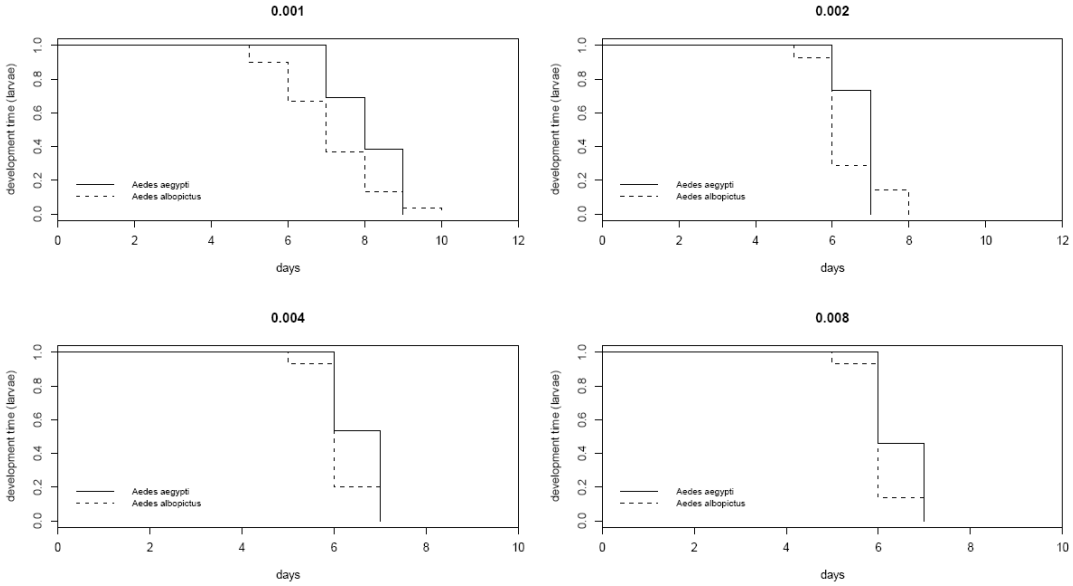


Fig.5: Tempo de desenvolvimento larval para *A.aegypti* e *A. albopictus* desenvolvidos sob competição intra-específica (dois indivíduos), para as diferentes concentrações alimentares.

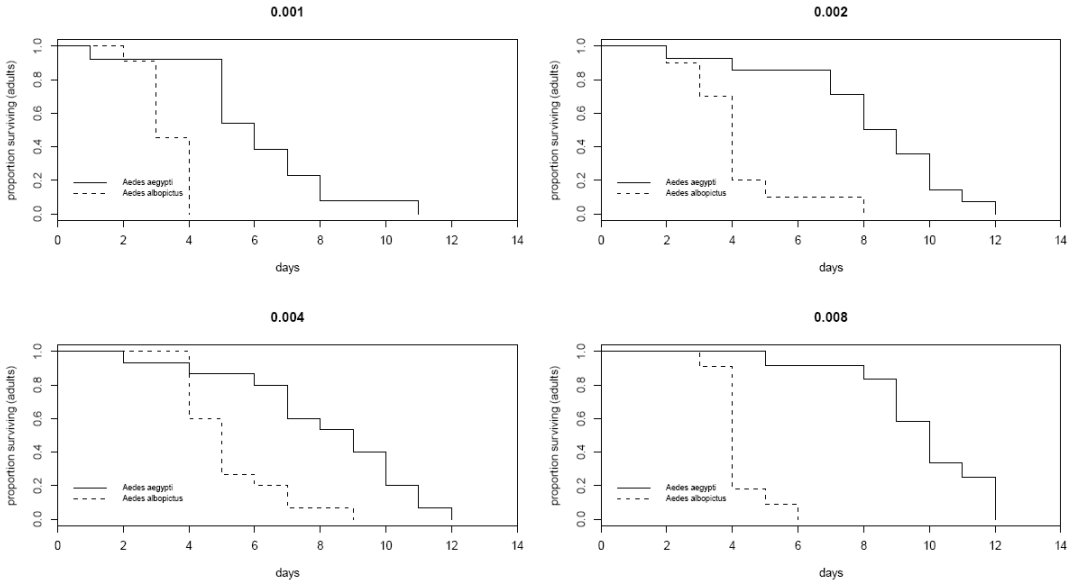


Fig.6: Longevidade de adultos observada para *A. aegypti* e *A. albopictus*, independentemente do sexo, desenvolvidos sob competição intra-específica (dois indivíduos), para as diferentes concentrações alimentares.

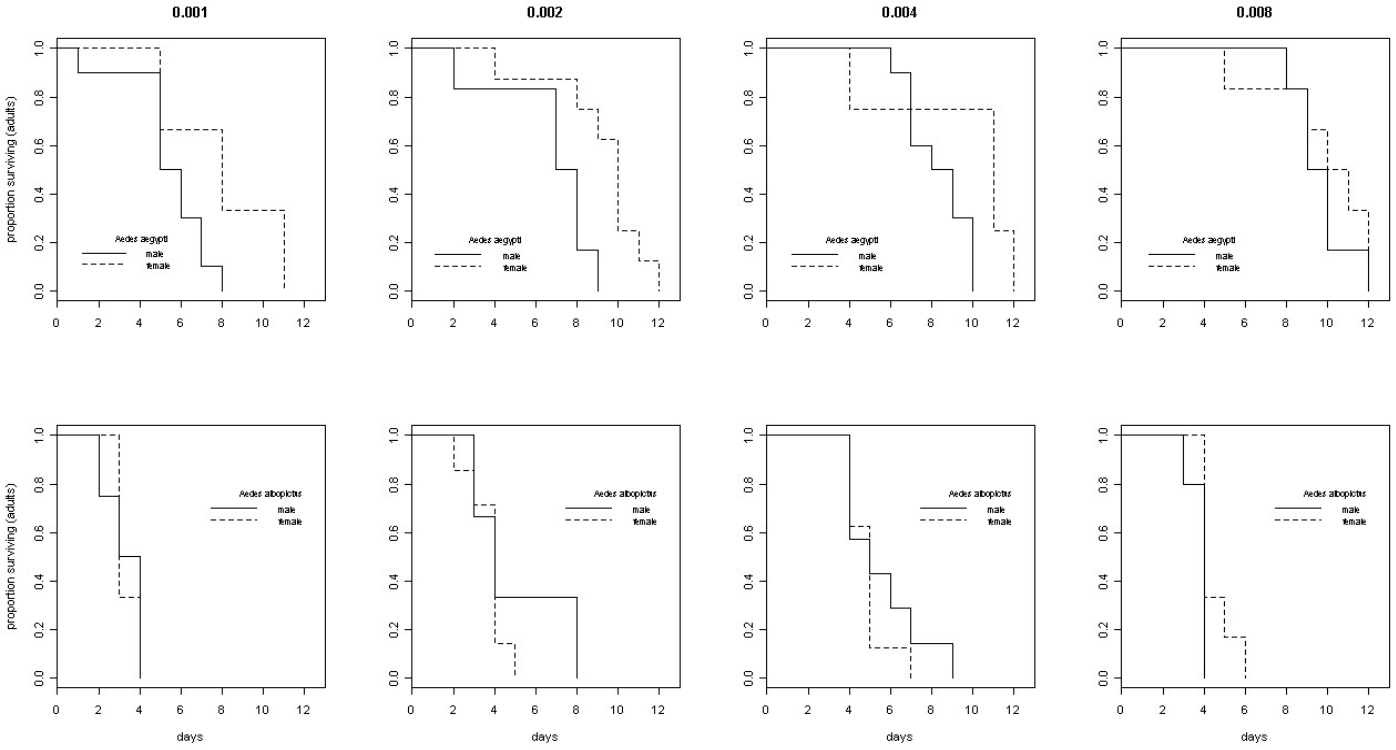


Fig.7: Longevidade de adultos observada entre machos e fêmeas de *A. aegypti* e *A. albopictus*, desenvolvidos sob competição intra-específica (dois indivíduos), para as diferentes concentrações alimentares.

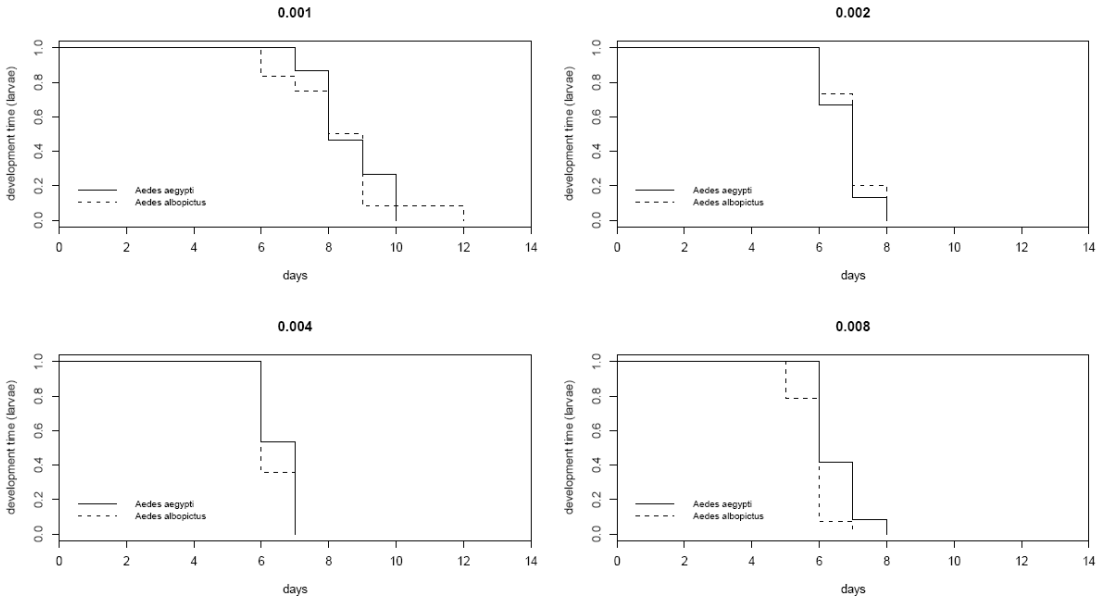


Fig.8: Tempo de desenvolvimento larval para *A.aegypti* e *A. albopictus* desenvolvidos sob competição intra-específica (três indivíduos), para as diferentes concentrações alimentares.

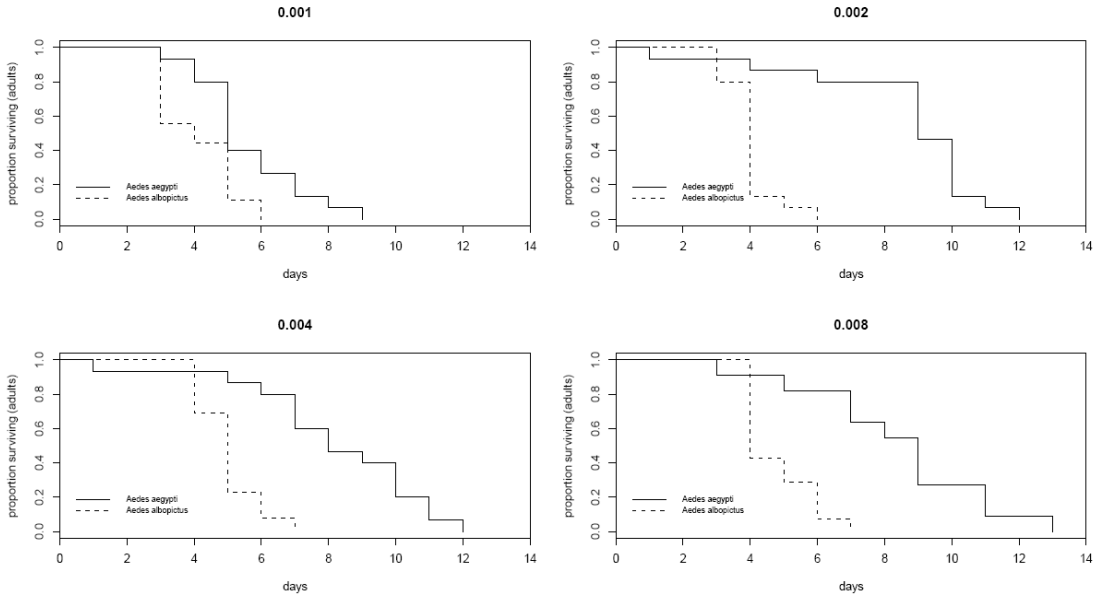


Fig.9: Longevidade de adultos observada para *A. aegypti* e *A. albopictus*, independentemente do sexo, desenvolvidos sob competição intra-específica (três indivíduos), para as diferentes concentrações alimentares.

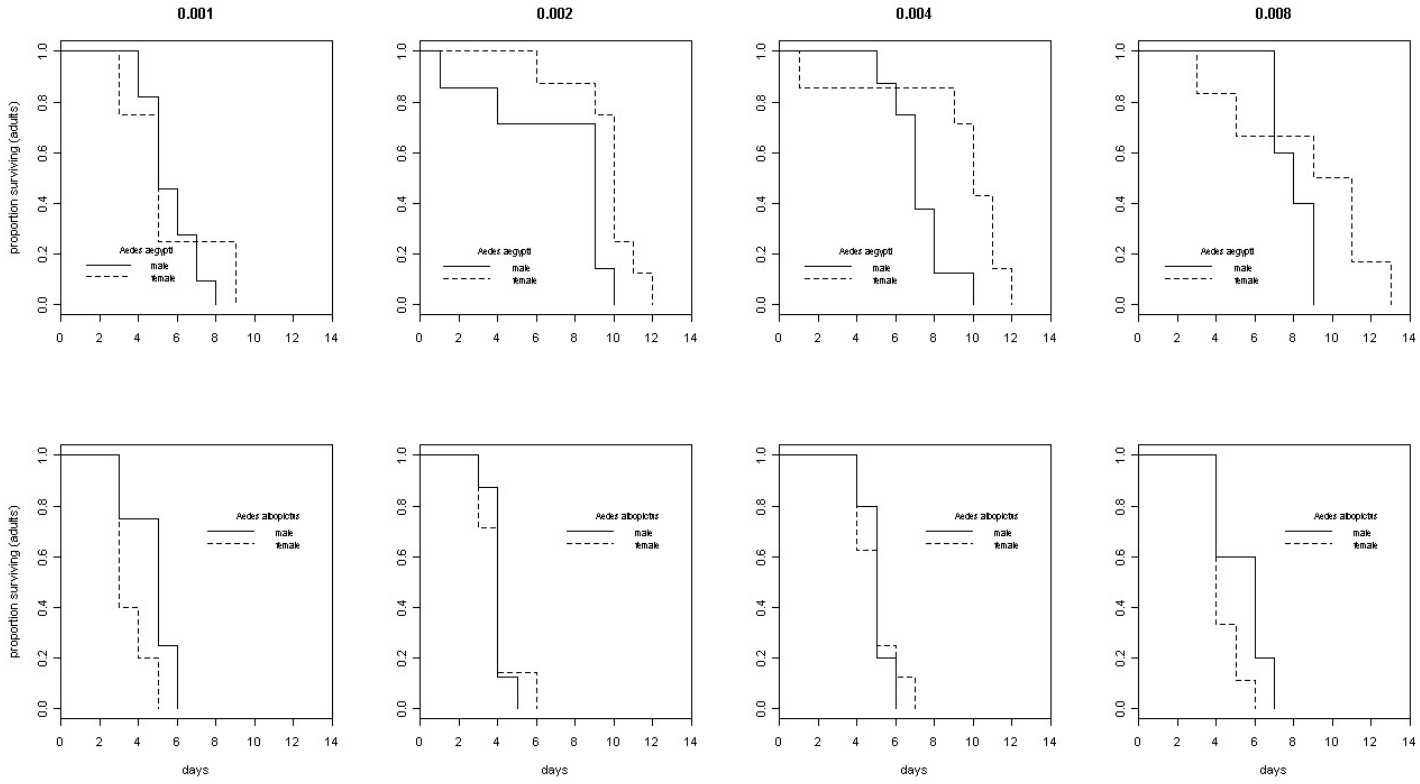


Fig.10: Longevidade de adultos observada entre machos e fêmeas de *A. aegypti* e *A. albopictus*, desenvolvidos sob competição intraespecífica (três indivíduos), para as diferentes concentrações alimentares.

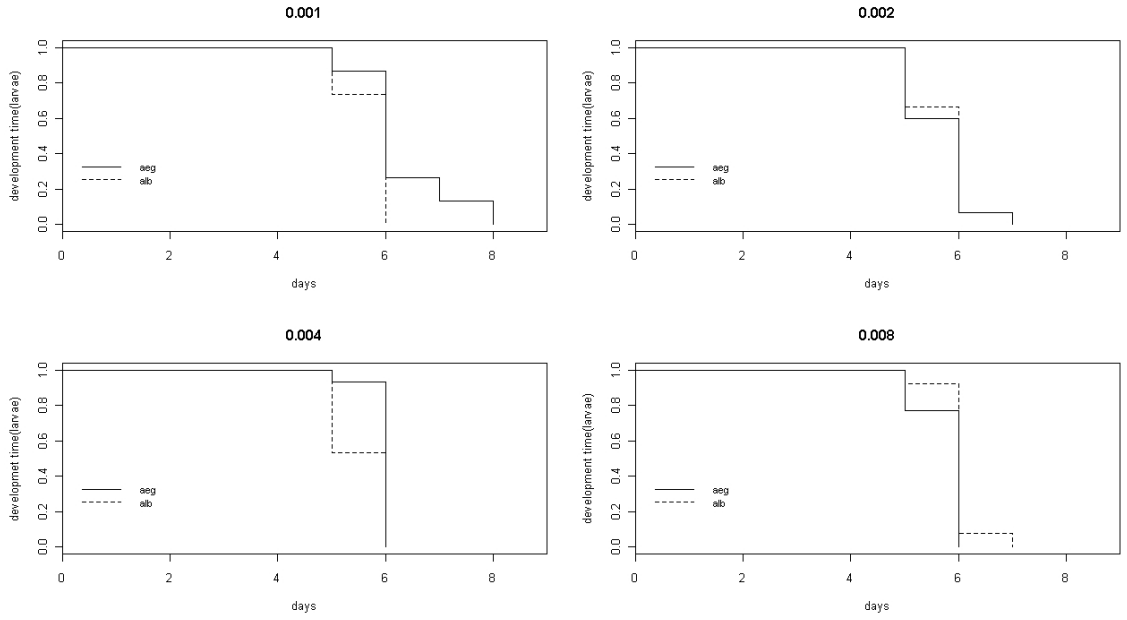


Fig.11: Tempo de desenvolvimento larval para *A. aegypti* e *A. albopictus* desenvolvidos sob igualdade competitiva (1 *A. aegypti* x 1 *A. albopictus*), para as diferentes concentrações alimentares.

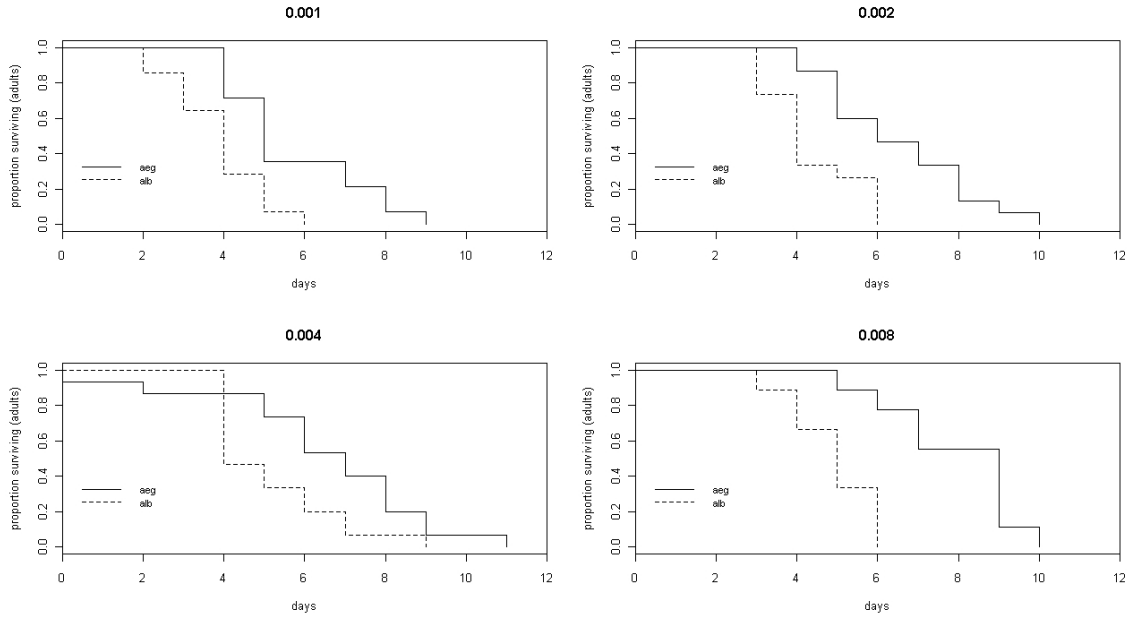


Fig.12: Longevidade de adultos para *A. aegypti* e *A. albopictus* desenvolvidos sob igualdade competitiva (1 *A. aegypti* x 1 *A. albopictus*), para as diferentes concentrações alimentares.

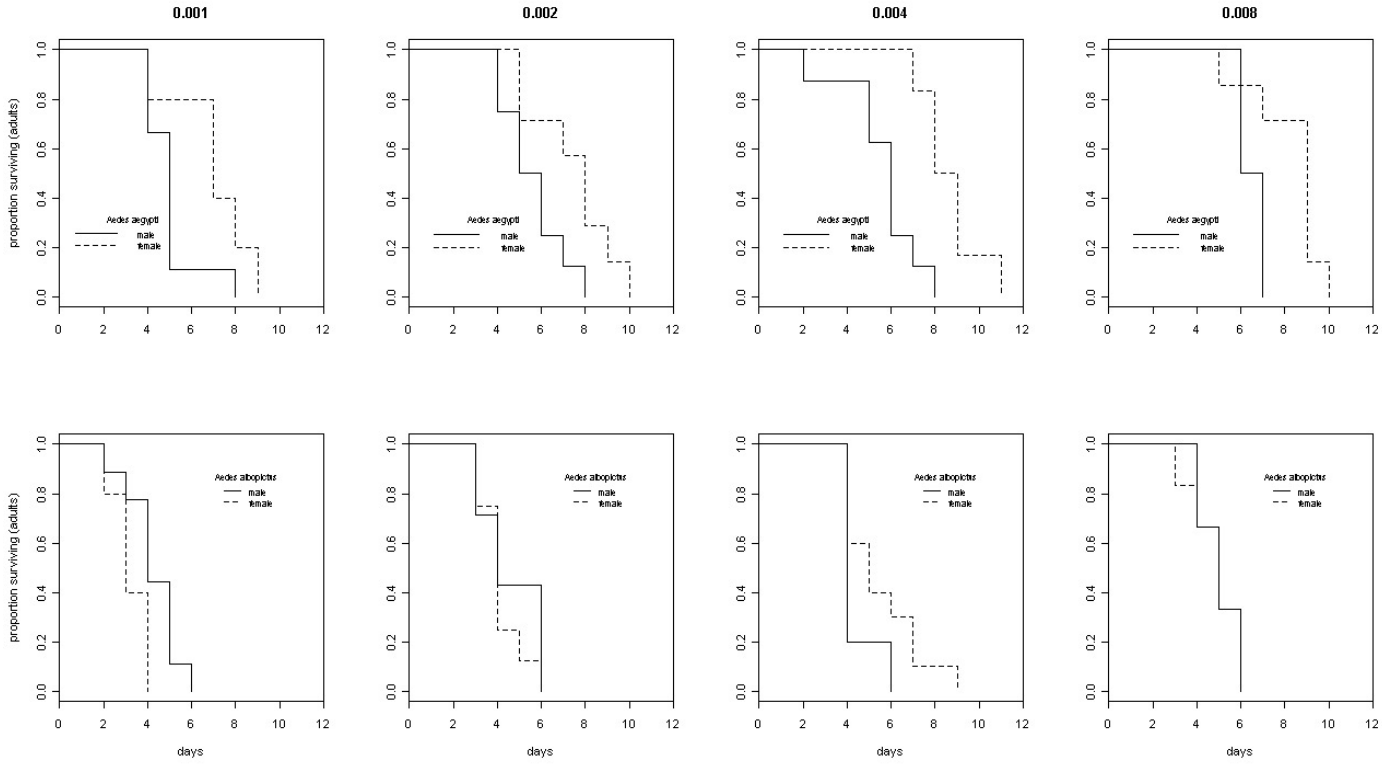


Fig.13: Longevidade de adultos entre machos e fêmeas de *A. aegypti* e *A. albopictus* desenvolvidos sob igualdade competitiva (1 *A. aegypti* x 1 *A. albopictus*), para as diferentes concentrações alimentares.

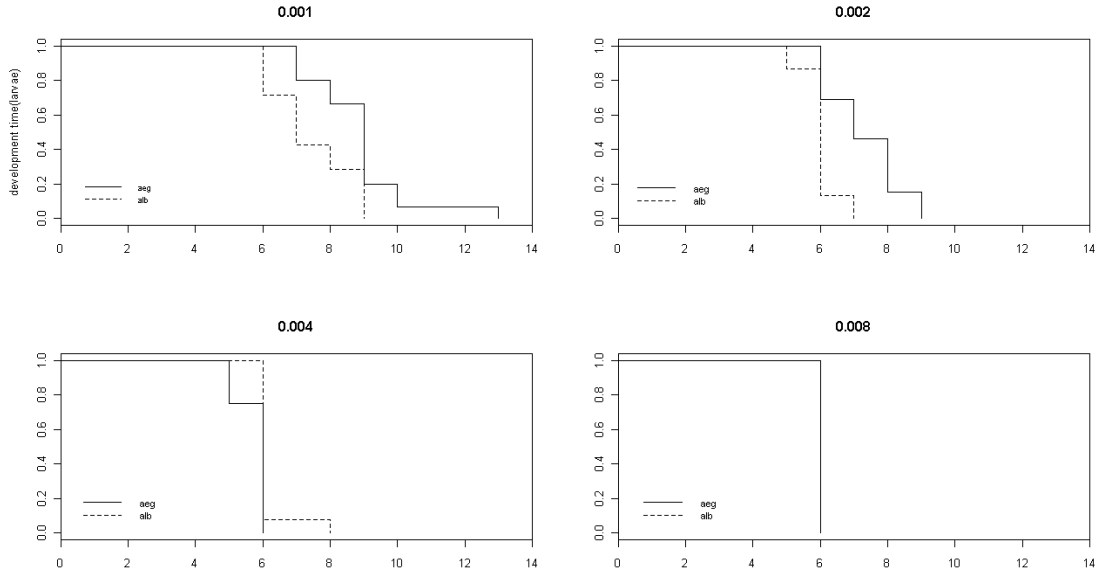


Fig.14: Tempo de desenvolvimento larval para *A. aegypti* e *A. albopictus* desenvolvidos sob desvantagem competitiva (2 *A. aegypti* x **1 *A. albopictus***, 2 *A. albopictus* x **1 *A. aegypti***), para as diferentes concentrações alimentares.

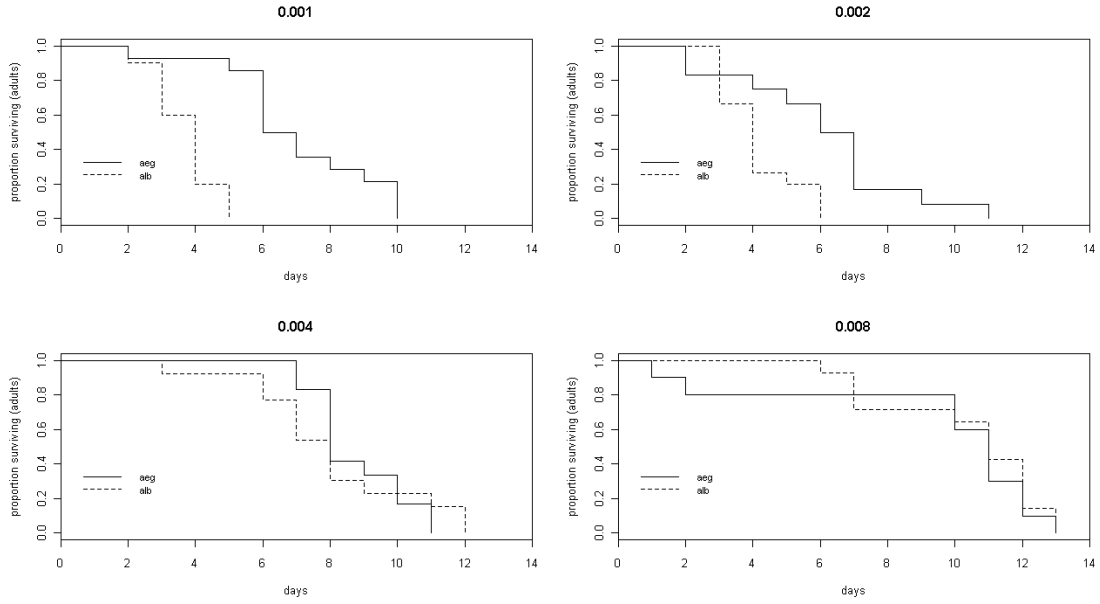


Fig.15: Longevidade de adultos para *A. aegypti* e *A. albopictus* desenvolvidos sob desvantagem competitiva (2 *A. aegypti* x **1 *A. albopictus***, 2 *A. albopictus* x **1 *A. aegypti***), para as diferentes concentrações alimentares.

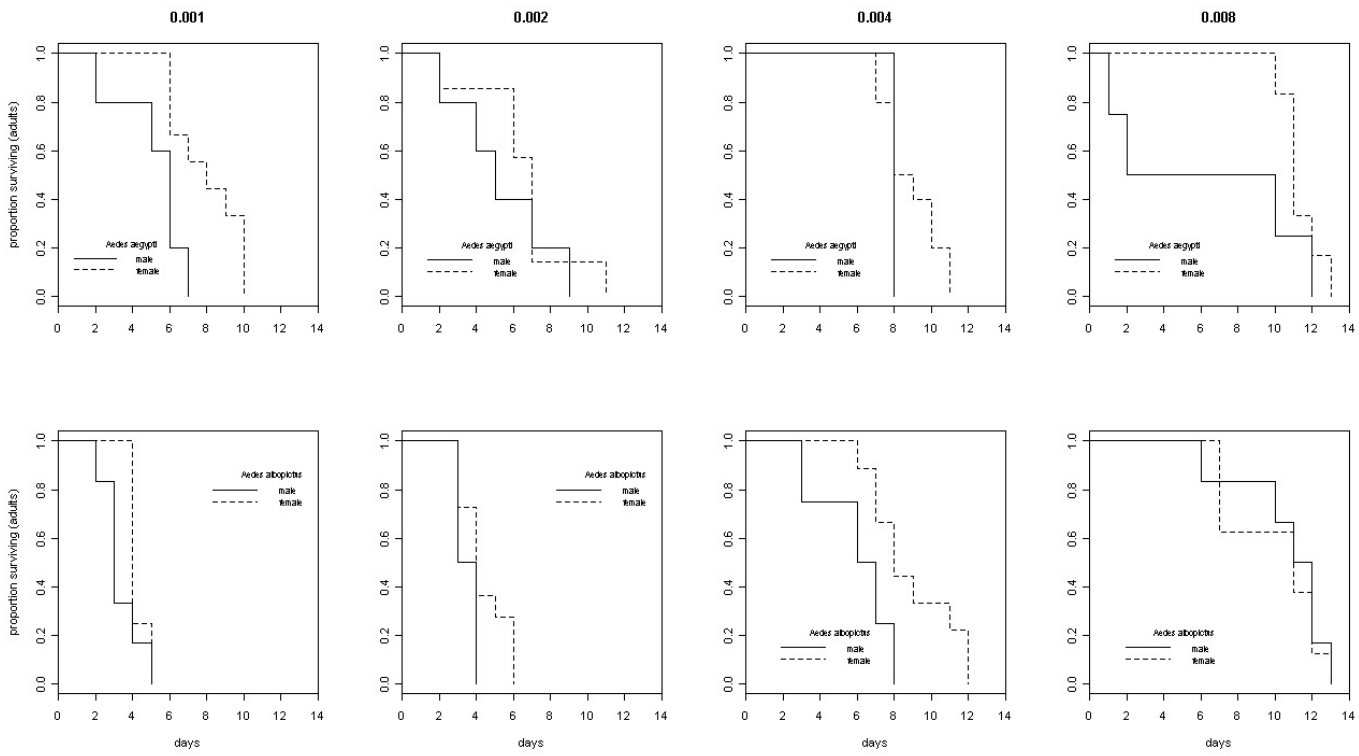


Fig.16: Longevidade de adultos entre machos e fêmeas de *A. aegypti* e *A. albopictus* desenvolvidos sob desvantagem competitiva (2 *A. aegypti* x **1 *A. albopictus***, 2 *A. albopictus* x **1 *A. aegypti***), para as diferentes concentrações alimentares.

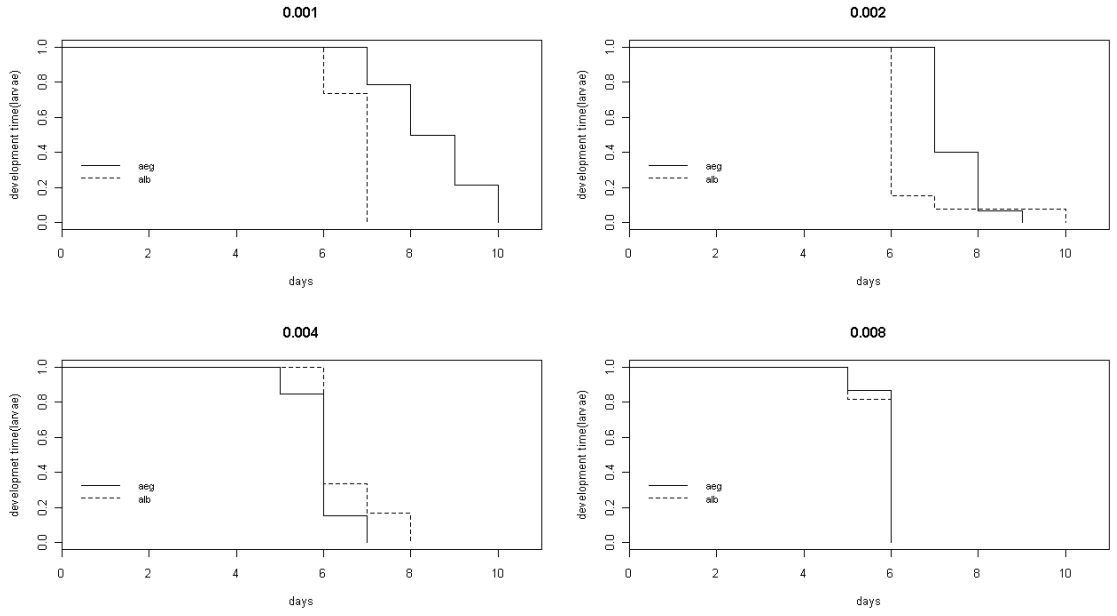


Fig.17: Tempo de desenvolvimento larval para *A. aegypti* e *A. albopictus* desenvolvidos sob vantagem competitiva (**2 *A. aegypti*** x 1 *A. albopictus*, **2 *A. albopictus*** x 1 *A. aegypti*), para as diferentes concentrações alimentares.

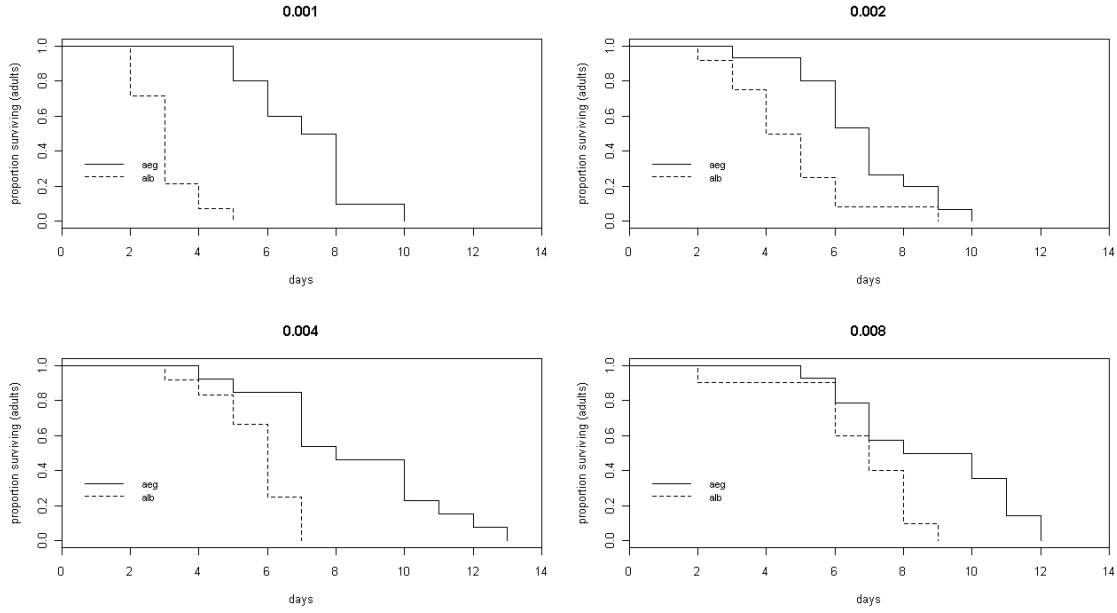


Fig.18: Longevidade de adultos para *A. aegypti* e *A. albopictus* desenvolvidos sob vantagem competitiva (**2 *A. aegypti*** x 1 *A. albopictus*, **2 *A. albopictus*** x 1 *A. aegypti*), para as diferentes concentrações alimentares.

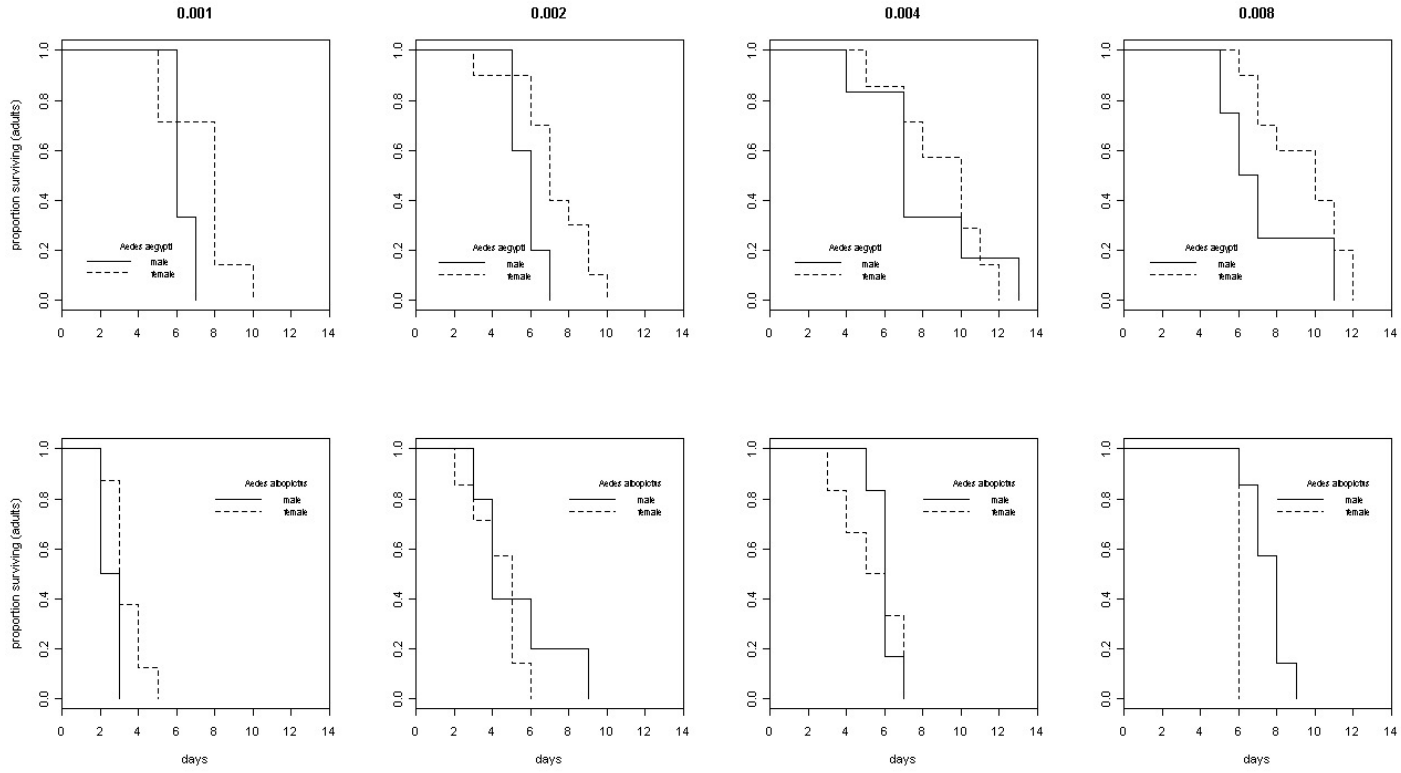


Fig.19: Longevidade de adultos entre machos e fêmeas de *A. aegypti* e *A. albopictus* desenvolvidos sob vantagem competitiva (**2 *A. aegypti*** x 1 *A. albopictus*, **2 *A. albopictus*** x 1 *A. aegypti*), para as diferentes concentrações alimentares.

1.8 – Referências bibliográficas

ABRAMS, P. A. and ROWE, L. 1996. The effect of predation on the age and size of maturity of prey. **Evolution 50:** 1052-1061.

AGNEW, P., HIDE, M., SIDOBRE, C. and MICHALAKIS, Y. 2002. A minimalist approach to the effects of density-dependent competition on insect life-history traits. **Ecological Entomology 27:** 396-402.

ARRIVALLAGA, J. and BARRERA, R. 2004. Food as a limiting factor for *Aedes aegypti* in water-storage containers. **Journal of Vector Ecology 29:** 11-20.

BARRERA, R. 1996. Competition and resistance to starvation in larvae of container-inhabiting *Aedes* mosquitoes. **Ecological Entomology 21:** 112-127.

BARRERA, R., AMADOR, M. and CLARK, G. G. 2006. Ecological factors influencing *Aedes aegypti* (Dipetra: Culicidae) productivity in artificial containers in Salinas, Puerto Rico. **Journal of Medical Entomology 43:** 484-492.

BEDHOMME, S.; AGNEW, P.; SIDOBRE, C. and MICHALAKIS, Y. 2005. Pollution by conspecifics as a component of intraspecific competition among *Aedes aegypti* larvae. **Ecological Entomology 30**: 1-7.

BEDHOMME, S.; AGNEW, P.; SIDOBRE, C. and MICHALAKIS, Y. 2003. Sex-specific reaction norms to intraspecific larval competition in the mosquito *Aedes aegypti.* **Journal of Evolutionary Biology 16**: 721-730.

BEGON, M.; HARPER, J. L. and TOWNSEND, C. R. 1996. **Ecology: individuals, populations and communities.** 3ed. Blavckwell, Oxford.

BENTON, T. G. and GRANT, A. 1999. Optimal reproductive effort in stochastic, density-dependent environments. **Evolution 53**: 677-688.

BRADSHAW, A. D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. **Advances in Genetics 13**: 115-155.

BRADSHAW, W. E. and JOHNSON, K. 1995. Initiation of metamorphosis in the pitcher-plant mosquito: effects of larval growth history. **Ecology 76**: 2055-2065.

BRAKS, M. A. H., HONÓRIO, N. A., LOUNIBOS, L. P., LOURENÇO-DE-OLIVEIRA, R. and JULIANO, S. A. 2004. Interspecific competition between two invasive species of container mosquitoes, *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae), in Brazil. **Annals of the Entomological Society of America 97:** 130-139.

BRETT, M. T. and GOLDMAN, C. R. 1997. Consumer versus resource control in freshwater pelagic food webs. **Science (Washington, D.C.) 275**: 384-386.

BRIEGEL, H. 2003. Physiological bases of mosquito ecology. **Journal of Vector Ecology 28:** 1-11.

BRIEGEL, H. and TIMMERMANN, S. E. 2001. *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidade): Phisiological aspects of development and reproduction. **Journal of Medical Entomology 38:** 566-571.

CARPENTER, S. R. 1982. Stemflow chemistry: effects on population dynamics of detrivorous mosquitoes in tree-hole ecosystems. **Oecologia 53:** 1-6.

CARVALHO, M. A., ANDREOZZI, V. L., CODEÇO, C. T., BARBOSA, M. T. S. I and SHIMAKURA, S. E. 2005. **Análise de sobrevida: teoria e aplicações em saúde.** Editora Fiocruz, Rio de Janeiro, Brasil. 396p.

CASTRO, M. G.; NOGUEIRA, R. M. R.; SCHATZMAYR, H. G.; MIAGOSTOVICH, M. P. and LOURENÇO-de-OLIVEIRA, R. 2004. Dengue virus detection by using reverse transcription-polymerase chain reaction in saliva and progeny of experimentally infected *Aedes albopictus* from Brazil. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz 99**:809-814.

CHAMBERS, G. M. and KLOWDEN, M. J. 1990. Correlation of nutritional reserves with a critical weight for pupation in larval *Aedes aegypti* mosquitoes. **Journal of the American Mosquito Control Association 6:** 394-399.

CHAN, K. L., CHAN, Y. C. and HO, B. C. 1971. *Aedes aegypti* (L.) and *Aedes albopictus* (Skuse) in Singapore City. **Bulletin of World Health Organization 44:** 643-649.

CHARLESWORTH, B. 1994. **Evolution in age-structured populations.** 2d. ed. Cambridge University Press, Cambridge.

CHRISTOPHERS, R. 1960. **The yellow fever mosquito: its life history, bionomics and structure.** Cambridge University Press, London, United Kingdom. 739p.

COLE, L. C. 1954. The population consequences of life history. **The Quarterly Review of Biology 29**: 103-140.

CONSOLI, R. A. G. B. & LOURENÇO-de-OLIVEIRA, R. 1994. **Principais mosquitos de importância sanitária no Brasil.** Editora FIOCRUZ, RJ. 225p.

CROWL, T. A. and COVICH, A. 1990. Predator-induced life-history shifts in a freshwater snail. **Science (Washington, D.C.) 247**: 949-951.

DAUGHERTY, M. -P., ALTO, B. W. and JULIANO, S. A. 2000. Invertebrate carcasses as a resource for competing *Aedes albopictus* and *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae). **Journal of Medical Entomology 37:** 364-372.

DAVID, J. P., REY, D., PAUTON, M. P. and MEYRAN, J. C. 2000. Differential toxicity of leaf litter to dipteran larvae of mosquito development sites. **J. Invert. Pathol. 75:** 9-18.

DAY, T. and ROWE, L. 2002. Developmental tresholds and the evolution of reaction norms for age and size at life-history transitions. **American Naturalist 159**: 338-350.

FORATTINI, O. P. 1986. Identificação de *Aedes (Stegomyia) albopictus* (Skuse) no Brasil. **Revista de Saúde Pública 20**: 244-245.

FRETWELL, S. D. 1977. The regulation of plant communities by food chains exploiting them. **Perspectives in Biology and Medicine 20**: 169-185.

GABRIEL, W; LUTTBEG, B.; SIH, R. and TOLLRIAN, R. 2005. Environmental tolerance, heterogeneity, and the evolution of reversible plastic responses. **American Naturalist 166**: 339-353.

GRIME, J. P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. **American Naturalist 111**: 1169-1194.

HAIRSTON, N. G.; SMITH, F. E. and SLOBODKIN, L. B. 1960. Community structure, population control, and competition. **American Naturalist 44**: 421-425.

HALSTEAD, S. B. 1988. Pathogenesis of Dengue: Challenges to molecular Biology. **Science 239:** 476-481.

HATLE, J. D.; BORST, D. W.; ESKEW, M. W. and JULIANO, S. A. 2001. Maximum titers of vitellogenian and total hemolymph protein occur during the canalized phase of egg production in grasshoppers. **Physiological and Biochemical Zoology 74**: 885-893.

HATLE, J. D.; JULIANO, S. A. and BORST, D. W. 2000. Juvenile hormone is a marker of the onset of reproductive canalization in lubber grasshoppers. **Insect Biochemistry and Molecular Biology 30**: 821-828.

HAUSERMANN, W. and NIJHOUT, H. F. 1975. Permanent loss of male fecundity following sperm depletion in *Aedes aegypti* (L.). **Journal of Medical Entomology 2:** 707-715.

HAWLEY, W. A. 1988. The biology of *Aedes albopictus*. **Journal of the American Mosquito Control Association 4 (suppl)**: 1-40.

HENTSCHEL, B. T. 1999. Complex life cycles in a variable environment: predicting when the timing of metamorphosis shifts from resource dependent to developmentally fixed. **American Naturalist 154**: 549-558.

HO, B. C.; EWERT, A. and CHEW, A. L. M. 1989. Interespecific competition between *Aedes aegypti*, *Aedes albopictus*, and *Aedes triseriatus* (Diptera: Culicidae): Larval development in mixed cultures. **Journal of Medical Entomology 26**: 615-623.

HODIN, J. 2000. Plasticity and constraints in development and evolution. **J. Exp. Zool. Part B: Molecular and Developmental Evolution 288:** 1-20.

HULBERT, S. H. 1984. Pseudoreplication and design of ecological field experiments. **Ecological Monographs. 54:** 187-211.

JULIANO, S. A. 1998. Species introduction and replacement among mosqutoes: interspecific resource competition or apparent competition? **Ecology 79**: 255-268.

JULIANO, S. A. and GRAVEL, M. E. 2002. Predation and the evolution of prey behavior: an experimental with tree hole mosquitoes. **Behavioral Ecology 13:**301-311.

JULIANO, S. A.; LOUNIBOS, L. P. and O`MEARA, G. F. 2004. A field test for competitive effects of *Aedes albopictus* on *A. aegypti* in South Florida: Differences between sites of coexistence and exclusion? **Oecologia 139**: 583-593.

KOZLOWSKI, J. 1992. Optimal allocation of resources to growth and reproduction: implications for age and size maturity. **Trend in Ecology & Evolution 7**: 15-19.

KUNO, G. 1995. Review of the factors modulationg dengue transmission. **Epidemiologic Reviews 17:**321-335.

LAW, R. 1979. Optimal life histories under age-specific predations. **American Naturalist 114**: 399-417.

LANDE, R. 1980. Sexual dimorphism, sexual selection, and adaptation in polygenic characters. **Evolution 34:** 292-305.

LEIBOLD, M. A.; CHASE, J. M.; SHURIN, J. B. and DOWNING, A. 1997. Species turnover and the regulation of trophic structure. **Annual Review of Ecology and Systematics 28**: 467-494.

LEIPS, J. and TRAVIS, J. 1994. Metamorphic response to changing food levels in two species of hylid frogs. **Ecology 75**: 1345-1356.

LORD, C. C. 1998. Density dependence in larval *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae). **Journal of Medical Entomology 35:** 825-829.

LOUNIBOS, L. P.; SUÁREZ, S.; MENÉNDEZ, Z.; NISHIMURA, N.; ESCHER, R. L.; O`CONNEL, S. M. and REY, J. J. 2002. Does temperature affect the outcome of larval competition between *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus*? **Journal of Vector Ecology 27**: 86-95.

LOURENÇO-de-OLIVEIRA, R.; VAZEILLE, M.; de FILIPPIS, A. M. and FAILLOUX, A. B.2003. Large genetic differentiation and low variation in vector competence for dengue and yellow fever viruses of Aedes albopictus from Brazil, the United States,

and the Cayman Islands. **American Journal of Tropical Medicine and Hygiene. 69**:105-14.

MARCONDES, C. A. 2001. **Entomologia médica e veterinária.** São Paulo: Editora Atheneu.

McCALL, P. J. & KELLY, D. W. 2002. Learning and memory in disease vectors. **Trends in Prasitology18**: 429-433.

MICHAUD, R. E. 1979. Evolution of life histories in response to age-specific mortality factors. **American Naturalist 113**: 531-550.

MITCHELL, C. J.; McLEAN, R. G.; NASCI, R. S.; CRANS, W. J.; SMITH, G. C. and CACCAMISE, D. F. 1993. Susceptibility parameter of *Aedes albopictus* to per oral infection with Eastern equine encephalitis virus. **Journal of Medical Entomology 30**: 233-235.

MORI, A. 1979. Effects of larval density and nutrition on some attributes of immature and adult A*edes albopictus*. **Tropical Medicine 21**: 85-103.

MURPHY, G. I. 1968. Patterns in life history and the environment. **American Naturalist 102**: 391-403.

NELSON, M. J. 1986. *Aedes aegypti* : biology and ecology. **Washington: Pan-American Health Organization, PNSP**

NYLIN, S. and GOTTHARD, K. 1998. Plasticity in life-history traist. **Annual Review of Entomology 46**: 63-83.

OKSANEN, L.**;** FRETWELL, S. D.; ARRÜDA, J. and NÏEMELÄ, P. 1981. Exploitation ecosystems along gradients of primary productivity. **American Naturalist 118**: 240-261.

OSENBERG, C. and MITTELBACH, G. G. 1996. The limitation of trophic levels. Pages 134-148 *in* POLIS, G. A. and WINNEMILLER, K., eds. **Food webs: integration of patterns and dynamics.** Chapman & Hall, London.

PIANKA, E. R. 1970. On r- and K-selection. **American Naturalist 104**: 592-597.

POLIS, G. A. and STRONG, D. R. 1996. Food web complexity and community dynamics. **American Naturalist 147**: 813-846.

POWER, M. E. 1992. Top-down and bottom-up forces in food webs: do plants have primacy? **Ecology 73**: 733-746.

R versão 2.8.1.2008. Disponível em http://cran.r-project.org/

REZNICK, D. N. 1990. Plasticity in age and size at maturity in male guppies (*Poecilia reticulate*): an experimental evaluation of alternative models of development. **Journal of Evolutionary Biology 3**: 185-203.

REZNICK, D. N.; BRYGA, H. and ENDLER, J. A. 1990.Experimentally induced life-history evolution in a natural population. **Nature (London) 346**: 357-359.

RODHAIN, F. 1996. Écologie générale d' *Aedes aegypti.* **Bulletin of the Exotic Pathology Society 89**: 103-106.

ROFF, D. A. 1992. **The evolution of life-histories: theory and analysis.** Chapman & Hall, New York.

ROWE, L. and LUDWIG, D. 1991. Size and timing of metamorphosis in complex life cycles: time constraints and variation. **Ecology 72**: 413-427.

SCHLICHTING, C. D. and PIGLIUCCI, M. 1998. **Phenotypic Evolution: a reaction norm perspective.** Sinauer Associates, Inc., Publishers, Sunderland, Massachusets. 387p.

SHROYER, D. A. 1986. *Aedes albopictus* and arboviruses: a concise review of the literature. **Journal of the American Mosquito Control Association 2**: 424-428.

SLATKIN, M. 1984. Ecological causes of sexual dimorphism. **Evolution 38:** 622-630.

SMITH-GILL, S. J. 1983. Developmental plasticity: developmental conversion vs. phenotypic modulation. **American Zoologist 23**: 47-56.

SMITH-GILL, S. J. and BERVEN, K. A. 1979. Predicting amphibian metamorphosis. **American Naturalist 113**: 563-585.

SOKAL, R. R. and ROHLF, F. J. 1981. **Biometry: the principles and practice of statistics in biological research.** 2ed., W. H. Freeman and Company, NY.

SOUTHWOOD, T. R. E. 1988. Tatics, strategies and templets. **Oikos 52**: 3-18.

STEARNS, S. C. 1992. **The evolution of life histories.** Oxford University Press, Oxford.

STEARNS, S. C. and KOELLA, J. C. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in life history traits: predictions of reaction norms for age and size at maturity. **Evolution 40**: 893-913.

TRAVIS, J. 1984. Anuran size at metamorphosis: experimental test of a model based on intraspecific competition. **Ecology 65**: 1155-1160.

TOLLRIAN, R. and DODSON, S. I. 1999. Inducible defenses in cladocerans. Pages 177-202 *in* TOLLRIAN, R. and HARVELL, C. D., eds. **The ecology and evolution of inducible defenses.** Princeton University Press, Princeton, NJ.

WERNER, E. E. 1989. Size, scaling and the evolution of complex life cycles. Pages 60-81 *in* EBENMAN, B. and PERSSON, L., editors. **Size structured populations**. Springer, Berlin, Germany.

WERNER, E. E. and GILLIAM, J. F. 1984. The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. **Annual Review of Ecology and Systematics 15**: 393-425.

WILBUR, H. M. and COLLINS, J. P. 1973. Ecological aspects of amphibian metamorphosis. **Science 182**: 1305-1314.

WOOTTON, J. T. and POWER, M. E. 1993. Productivity, consumers, and the structure of a river food chain. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA 90**: 1384-1387.

YEE, D.; KESAVARUJU, B. and JULIANO, S. A. 2004. Interespecific differences in feeding behavior and survival under food-limiting conditions for larvae *Aedes albopictus* and *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidade). **Annals of the Entomological Society of America 97:** 720-728.

Capítulo 2 – Efeito da temperatura sobre o tempo de desenvolvimento larval e tamanho de adultos de *Aedes aegypti*.

2.1 – Resumo

Aedes (Stegomyia) aegypti (Linnaeus, 1762) foi introduzido no Brasil durante o período colonial, e sua disseminação sempre acompanhou as atividades humana. Como em outros grupos taxonômicos, o tamanho da população de adultos de *A. aegypti* é influenciado pelas condições impostas às larvas, durante o desenvolvimento ocorrido em seus reservatórios. Para *A. aegypti* a temperatura da água é um fator determinante sobre a taxa de desenvolvimento e a sobrevivência de imaturos reflete-se no tamanho populacional dos adultos. Além disso, a sobrevivência está estreitamente relacionada à disponibilidade de recursos alimentares, podendo limitar a distribuição dos insetos em zonas subtropicais. O presente trabalho investigou o efeito da temperatura sobre populações de *A. aegypti.* Para tanto, cinco temperaturas (21°C, 23°C, 25°C, 27°C e 29°C) e duas densidades populacionais (50 e 100 larvas) foram investigadas, buscando avaliar se o tempo de desenvolvimento larval e tamanho de adultos podem ser influenciados por diferentes temperaturas e densidades populacionais, ou pela interação destes fatores. O presente estudo apresenta padrões de desenvolvimento e tamanho de adultos com resultados sugerindo que machos exibem menores tempo de desenvolvimento e tamanho corpóreo que fêmeas. Além disso, os resultados experimentais sugerem que tempo desenvolvimento e tamanho são inversamente influenciados pela temperatura.

2.2 – Introdução

Aedes (Stegomyia) aegypti (Linnaeus, 1762) foi introduzido no Brasil durante o período colonial, e sua disseminação tem acompanhado a história da humanidade. A espécie apresenta ampla distribuição geográfica, principalmente em áreas tropicais e subtropicais, sendo encontrada facilmente em locais que favoreçam o acúmulo de água (Nelson, 1986; Consoli and Lourenço-de-Oliveira, 1994; Marcondes, 2001; Forattini, 2002).

Como em outros grupos taxonômicos, o tamanho da população de adultos de *A. aegypti* é influenciado pelas condições impostas às larvas, durante o desenvolvimento ocorrido em seus reservatórios. Fatores abióticos (chuva, temperatura, evaporação) e bióticos (predação, parasitismo, competição e alimento) agem diferentemente sobre os reservatórios de acordo com o tamanho, forma e localização de cada um, o que leva a diferenças em suas propriedades internas e possíveis influências sobre as populações nele encontradas (Christophers, 1960; Barrera *et al*. 2006).

A temperatura pode apresentar influencia sobre o crescimento de organismos ectodérmicos, como os insetos, com possíveis reflexos sobre o tempo exigido para que uma determinada fase de seu desenvolvimento seja atingida (Atkinson, 1993; Atkinson and Sibly, 1997; Angilleta *et al.*,2003). Uma vez que a temperatura apresenta papel tão marcante para algumas espécies, com a possibilidade da taxa de crescimento variar inversamente com a temperatura, é interessante ressaltar que não só o crescimento pode ser afetado, mas também a do adulto, como a diminuição do tamanho do adulto conforme o aumento da temperatura (van den Heuvel, 1963). Para *A. aegypti* a temperatura da água é um fator determinante sobre a taxa de desenvolvimento e sobrevivência de imaturos, influencia o tamanho dos adultos, interage com a alimentação e limita sua distribuição assim como sua ocorrência em zonas subtropicais (Christophers, 1960; Keirans and Fay, 1968; Rueda *et al.*,1990; Wu and Chang, 1993).

Experimentos laboratoriais têm mostrado que variações na temperatura podem afetar o desenvolvimento larval e a fecundidade de diferentes espécies de mosquitos, na presença ou ausência de competidores. Fêmeas de *A. dorsalis* apresentaram maior tamanho corpóreo e fecundidade quando desenvolvidas a 21°C, do que as desenvolvidas

em 30°C (Parker, 1982). Para *A. albopictus* o tempo de desenvolvimento larval esteve inversamente relacionado à temperatura, sendo o menor tempo de desenvolvimento observado para as maiores temperaturas (Briegel and Timmermann, 2001). Lounibos *et al*. (2002) observaram que não existe alteração na resposta competitiva entre *A. aegypti* e *A. albopictus* quando desenvolvidos em 24°C e 30°C. Rueda *et al.* (1990) viram que *Culex quinquefasciatus* apresentou maior taxa de emergência de adultos quando desenvolvidos entre 20°C e 30°C enquanto *A. aegypti* apresentou suas melhores taxas para 20°C e 27°C.

A despeito dos estudos mencionados acima revelarem importantes informações sobre a ecologia culicídeos, permanecem ainda questões específicas para *A. aegypti*. Assim, o presente estudo teve como objetivo avaliar se o tempo de desenvolvimento larval e tamanho de adultos pode ser influenciado quando larvas de *A. aegypti* são expostas a diferentes temperaturas e densidades populacionais, ou à interação entre fatores.

2.3 - Material e Métodos

O presente trabalho foi desenvolvido utilizando as instalações do Florida Medical Entomology Laboratory (FMEL), laboratório vinculado ao Institute of Food and Agricultural Sciences (IFAS), University of Florida, na cidade de Vero Beach/ Flórida / EUA. O experimento realizado seguiu metodologia proposta por Alto *et al*. (2008).

Durante a realização deste experimento foram utilizadas cinco diferentes temperaturas (21°C, 23°C, 25°C, 27°C e 29°C), duas densidades larvais (50 e 100 larvas), com três réplicas para cada combinação e fotoperíodo de 14:10 (L : D). Foram utilizados ovos da geração F1 obtidos a partir de uma colônia de laboratório formada por mosquitos coletados na cidade de Vero Beach. O recurso alimentar utilizado constituía de uma mistura de infusão de folhas de carvalho e alimento para larvas, constituído por albumina e levedura (1 : 1).

A preparação da infusão de folhas de carvalho seguiu o mesmo padrão proposto por O'Meara *et al*. (1989), sendo utilizados em média 35.5g de folhas, que foram secas

anteriormente em estufa a 60°C por 48h, para cada litro de água, coberta por saco plástico e mantida em descanso por sete dias. Após este período o líquido foi peneirado para que as folhas fossem removidas e então preparada a mistura onde continha o recurso alimentar para as larvas utilizadas durante o experimento. Esta mistura era formada por 100 ml de infusão de folhas de carvalho preparada anteriormente, 700 ml de água e 0.032g de alimento para larvas; foi preparada proporcionalmente ao volume total utilizado durante o experimento e permaneceu em descanso por cinco dias. Tanto a infusão de folhas quanto a mistura, durante o período de descanso, foram mantidas em câmaras climáticas a 25°C ± 1 °C.

Cinqüenta e 100 larvas recém eclodidas (menos de 24h após a eclosão) foram transferidas a recipientes plásticos com capacidade de 1l, contendo 800 ml da mistura de infusão e alimento para larvas. Três dias após as larvas terem sido transferidas para os recipientes experimentais foi adicionado um suplemento de 100 ml de mistura e 0.032g de alimento para larvas. Após 13 dias, 50 % do líquido foram removidos, sem as larvas, e foram adicionados 0.016 g de alimento para larvas, 50 ml da mistura e 350 ml de água. O experimento foi monitorado diariamente, o dia de pupação foi anotado, e todas as pupas foram mantidas em outro reservatório até o dia da emersão dos adultos, que foram mortos e mantidos congelados.

Todos os adultos foram secos em estufa por 24h antes da extração das asas sendo estas colocadas em lâminas para posteriormente serem medidas com a utilização do software iSolution Lite 6.1 (IMT,2005). Foi empregada MANOVA para a análise dos possíveis efeitos da temperatura e densidade sobre o tamanho dos adultos e ANOVA para a sobrevivência larval, com a utilização do software R versão 2.8.1 (2008).

2.4 – Resultados

Para a análise do tamanho médio de asa observado para todas as combinações de densidade e temperatura propostas foram calculados previamente a média e desvio padrão, além da assimetria e curtose, com a finalidade de quantificar padrões de não-normalidade. A partir dos valores obtidos foram realizadas análise de variância

multivariada (MANOVA) para o tamanho de asa e análise de variância (ANOVA) para a sobrevivência até a fase adulta.

A tabela 1 apresenta os resultados obtidos durante a realização de MANOVA para o tamanho de asa. Foi possível observar que para o número total de indivíduos, apenas o fator densidade apresentou influência significativa, já para machos e fêmeas, tanto temperatura quanto densidade apresentou influencia sobre os sexos, mas não a interação entre os parâmetros. Quando analisados os valores calculados para média, desvio padrão, assimetria e curtose, separadamente, apenas a média para o tamanho de asa apresentou diferença significativa para densidade e temperatura em ambos os sexos (Tabela 2). A análise para o tamanho médio de asa mostrou que machos foram menores para todas as combinações. Também revelou que indivíduos desenvolvidos em densidade 100 foram menores que os desenvolvidos em densidade 50 e que houve diminuição no tamanho médio de acordo com aumento da temperatura, para ambos os sexos (Tabela 3).

Diferente do observado durante a análise sobre o tamanho de asa, os resultados para a análise de sobrevivência das larvas que atingiram a fase de adulto mostraram que densidade, e a interação entre densidade e temperatura influenciaram significativamente a sobrevivência (Tabela 4). As figuras de 1 a 3 apresentam as curvas de sobrevivência média observadas para a população total, machos e fêmeas, para cada densidade e temperatura. De maneira geral, ambos os sexos sofreram algum tipo de influência quando considerada a interação entre os fatores (Tabela 5).

Para a menor densidade populacional não foi observada uma grande diferença para a sobrevivência entre os sexos, dentro das diferentes temperaturas. Para a maior densidade populacional se observou que fêmeas apresentaram baixa sobrevivência para 21°C, para 25°C 27°C e 29°C houve uma diminuição da sobrevivência para ambos os sexos, com o aumento da temperatura. Porém é interessante ressaltar que para 23°C machos e fêmeas apresentaram um padrão oposto em suas sobrevivências, uma vez que fêmeas desenvolvidas na menor densidade apresentaram diminuição em sua sobrevivência enquanto machos apresentaram este padrão quando desenvolvidos na maior densidade.

Quando analisado o tempo de desenvolvimento larval para cada sexo (Tabela 6), machos apresentaram o menor tempo médio de desenvolvimento que fêmeas para todas as temperaturas e densidades. Machos apresentaram os menores tempos de

desenvolvimento para 25°C e os maiores para 21ºC, para as densidades 50 e 100 larvas, respectivamente. Enquanto fêmeas apresentaram os menores tempos para 27°C e 23°C, e os maiores tempos para 21°C e 29°C nas densidades 50 e 100.

2.5 – Discussão

Os resultados obtidos durante a realização deste trabalho mostraram que tanto densidade populacional quanto as variações de temperatura, separadamente, podem influenciar o tamanho de asa para ambos os sexos. Machos apresentaram os menores tamanhos de asa, indivíduos de ambos os sexos foram menores quando desenvolvidos nas maiores densidades e conforme houve um aumento na temperatura para a qual foram expostos, houve uma diminuição para o tamanho médio de asa

Para a análise de sobrevivência das larvas que atingiram a fase de adulto, densidade populacional e a interação entre densidade e temperatura influenciaram significativamente a sobrevivência. A menor densidade populacional e as diferentes temperaturas não apresentaram uma influencia tão marcante sobre os sexos. Porém, para a maior densidade populacional se pode observar que machos e fêmeas responderam de maneira semelhante, com um declínio da sobrevivência com o aumento da temperatura de 25°C para 29°C. Também foi possível observar que a sobrevivência de fêmeas foi mais influenciada na menor e maior temperatura e que machos e fêmeas responderam diferentemente quando desenvolvidos em 23°C, apresentando padrões opostos de sobrevivência. Machos apresentaram menor tempo de desenvolvimento larval que fêmeas para todas as densidades e temperaturas propostas.

Em experimentos realizados por van den Heuvel (1960) onde larvas de *A. aegypti* foram desenvolvidas sob diferentes temperaturas foi observado que o tamanho dos adultos está inversamente relacionado à temperatura, sendo que o tamanho diminui gradativamente conforme há um aumento na temperatura (de 20°C para 30°C, gradativamente) e machos foram menores que fêmeas. *Aedes agypti* apresenta uma diminuição no tempo de desenvolvimento larval conforme há um aumento na temperatura (Rueda *et al.*,1990; Tun-Lin *et al.*,2000; Kamimura *et al.*, 2002), há uma redução na

sobrevivência quando desenvolvidos em temperaturas extremas, como 15°C e 35°C, sendo que as maiores sobrevivências foram encontradas entre 20°C e 30°C (Rueda *et al.*,1990; Tun-Lin *et al.*,2000). O mesmo padrão para tamanho de asa, com machos apresentando menores tamanhos e que houve uma diminuição gradativa do tamanho com o aumento da temperatura também foi observado por Parker (1982), Tun-Lin *et al.* (2000) e Beserra *et al*, (2006). Diferentes temperaturas também podem exercer influência sobre o tempo de desenvolvimento larval de populações oriundas de regiões com diferenças geográficas distintas (Kamimura *et al.*, 2002; Beserra *et al.*, 2006).

Quando se deseja avaliar possíveis alterações nos traços de história de vida deve-se supor que diversos fatores, como os relacionados ao local de desenvolvimento ou características intrínsecas a espécie, podem estar envolvidos. O menor tempo de desenvolvimento larval observado para machos pode estar relacionado a uma redução na importância sobre o desenvolvimento de traços morfológicos em detrimento ao aumento na reserva de nutrientes, garantindo assim que seu ciclo seja completado mais rapidamente, mesmo que leve a uma diminuição na longevidade. Outro aspecto a ser levado em conta sobre a diminuição no tempo de desenvolvimento é a possível redução da competição entre machos por fêmeas no momento do acasalamento (Bedhome *et al.*,2003). Já para fêmeas, o aumento no tempo de desenvolvimento pode estar relacionado ao aumento do tamanho corpóreo, aumento de reservas nutricionais acumuladas e fecundidade, e isto pode ser explicado pela correlação positiva entre tamanho corpóreo e sucesso reprodutivo (van den Heuvel, 1960).

O presente trabalho possibilitou a apresentação de padrões de desenvolvimento e tamanho de adultos observados anteriormente. Os menores tempos de desenvolvimento e tamanho corpóreo foram observados para machos, e que o tempo de desenvolvimento larval e tamanho é inversamente influenciado pela temperatura. Estudos mais aprofundados sobre os efeitos da temperatura no tamanho de adultos, como a utilização de análises sobre a geometria das asas são encorajados. Investigações desta natureza poderiam trazer um melhor entendimento sobre o real impacto da temperatura no tamanho de adultos, uma vez que se sabe que a concentração alimentar, seguida da densidade populacional, pode exercer influencia significativa sobre o tamanho da asa de adultos (Jirakanjanakit *et al.*, 2007).

2.6 – Tabelas

Tabela 1: Resultados da análise de variância multivariada (MANOVA) para *A. aegypti*, em resposta à densidade populacional e à temperatura.

	Independente do sexo			Fêmeas			Machos		
	df	F	P	df	F	P	df	F	P
Densidade	1	5.88	**0.0033**	1	8.44	**0.0007**	1	14.11	**<0.0001**
Temperatura	4	1.56	0.0679	4	1.87	**0.0361**	4	1.95	**0.0263**
Dens:Temp	4	1.15	0.3118	4	1.03	0.4327	4	1.01	0.4525
Resíduo	19			19			20		

Tabela 2: Resultados da análise de variância multivariada (MANOVA) para o tamanho de asa (mm) de *A. aeypti*, em resposta a densidade populacional e temperatura.

	Fêmeas			Machos		
	df	F	P	df	F	P
Densidade	1	25.38	**<0.001**	1	28.66	**<0.001**
Temperatura	4	4.41	**0.0109**	4	4.37	**0.0105**
Dens:Temp	4	0.1973	0.9367	4	0.39	0.8123
Residuo	19			20		

Tabela 3: Tamanho médio para asas (mm) de *A. aegypti,* observado entre os sexos para cada temperatura e densidade populacional propostas.

Densidade	Sexo	Temperatura (°C)				
		21	23	25	27	29
50	M	2.59±0.15	2.49±0.11	2.56±0.07	2.53±0.4	2.22±0.13
	F	3.005±0.19	3.08±0.16	2.96±0.23	2.89±0.31	2.66±0.22
100	M	2.32±0.09	2.25±0.08	2.18±0.07	2.09±0.03	1.93±017
	F	2.75±0.16	2.65±0.08	2.59±0.08	2.53±0.03	2.39±0.22

Tabela 4: Resultados da análise de variância (ANOVA) para sobrevivência média das larvas de *A. aegypti*, em resposta a densidade populacional e temperatura.

	Independente do sexo			Fêmeas			Machos		
	df	F	P	df	F	P	df	F	P
Densidade	1	28.69	**<0.001**	1	15.3	**0.0008**	1	31.67	**<0.001**
Temperatura	4	2.64	0.0641	4	2.36	0.0871	4	1.75	0.1771
Dens:Temp	4	2.86	**0.05**	4	3	**0.0426**	4	2.93	**0.0463**
Resíduo	20			20			20		

Tabela 5: Proporção de machos e fêmeas sobreviventes de *A. aegypti*, que atingiram a fase de adulto, para cada temperatura e densidade populacional propostas.

Proporção de sobreviventes						
Densidade	Sexo	Temperatura (°C)				
		21	23	25	27	29
50	M	0.45	0.52	0.47	0.49	0.54
	F	0.46	0.33	0.46	0.49	0.41
100	M	0.44	0.39	0.47	0.43	0.25
	F	0.29	0.46	0.41	0.36	0.17

Tabela 6: Tempo médio de desenvolvimento larval e desvio padrão de *A. aegypti*, observado para cada sexo, dentro de cada densidade e temperatura propostas.

Densidade	Sexo	Temperatura (°C)				
		21	23	25	27	29
50	M	9.3±0.77	7.64±1.12	7.32±1.12	7.53±1.44	8.21±4.83
	F	10.25±1.35	8.59±1.24	8.37±1.49	7.98±1.55	9.52±5.16
100	M	10.52±3.05	9.51±3.97	8.87±2.39	10.39±5.8	10.33±6.82
	F	14.41±5.45	11.46±4.78	11.61±4.12	13.41±6.58	15.03±9.08

2.7 – Figuras

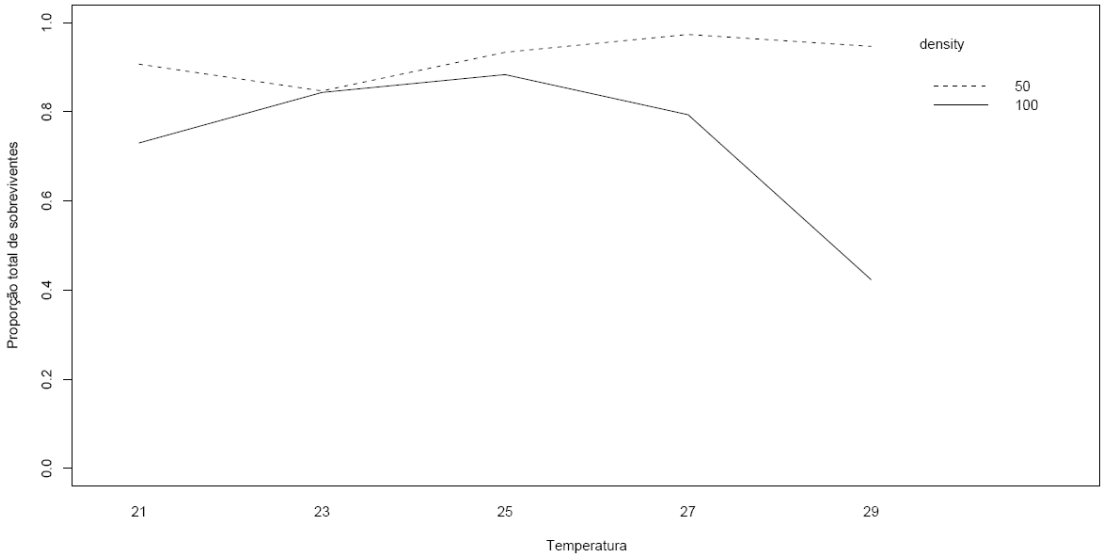


Figura 1: Número total de larvas sobreviventes de *A. aegypti* até a fase de adulto, para cada densidade populacional e temperatura.

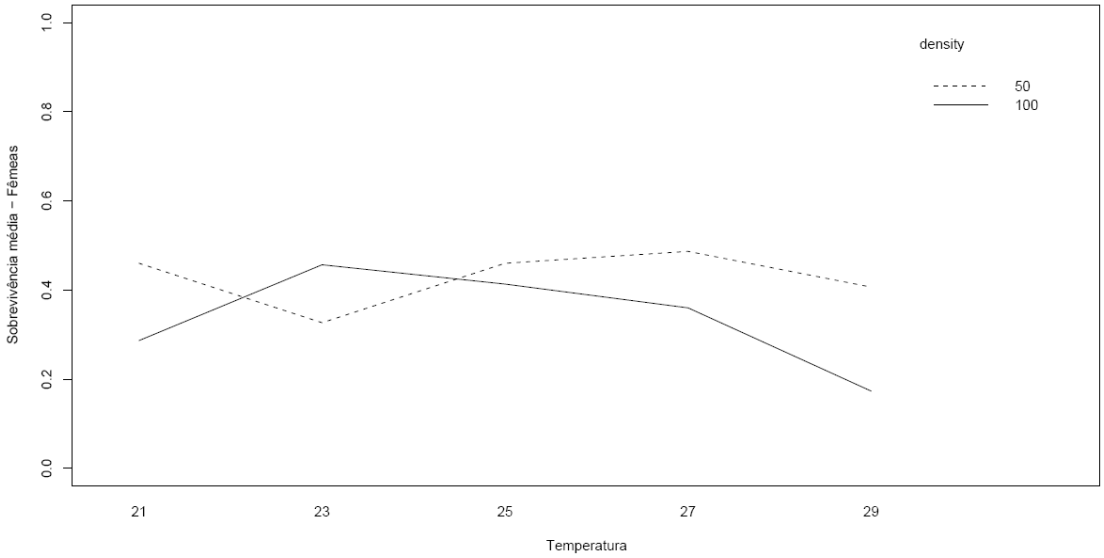


Figura 2: Número total de fêmeas sobreviventes de *A. aegypti* até a fase de adulto, para cada densidade populacional e temperatura.

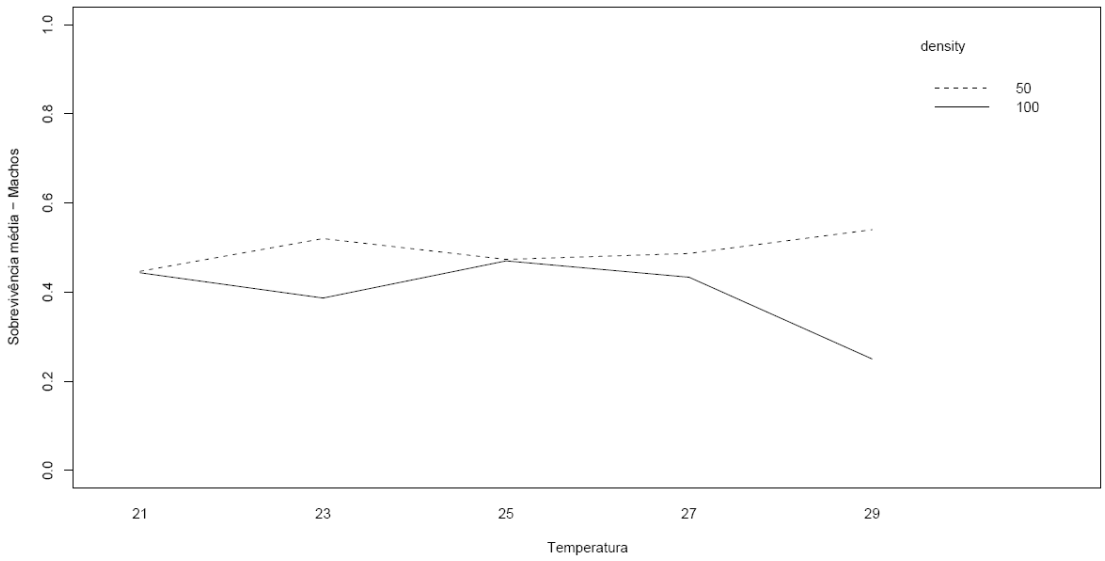


Figura 3: Número total de machos sobreviventes de *A. aegypti* até a fase de adulto, para cada densidade populacional e temperatura.

2.8 - Referências bibliográficas

ALTO, B. W., LOUNIBOS, L. P., MORES, C. N. and REISKIND, M. H. 2008. Larval competition alters susceptibility of adult Aedes mosquitoes to dengue infection. **Proceedings of The Royal Society B 275:** 463-471

ANGILLETA, M. J., WILSON, R. S., NAVAS, C. A. and JAMES, R. S. 2003. Tradeoffs and the evolution of thermal reaction norms. **Trends in Ecology & Evolution 18:** 234-240.

ATKINSON, D. 1993. Temperature and organism size – a biological law for ectotherms? **Advances in Ecological Research 3:** 1-58.

ATKINSON, D. and SIBLY, R. M. 1997. Why are organisms usually bigger in colder environments? Making sense of a life history puzzle. **Trends in Ecology & Evolution 12:** 235-239.

BARRERA, R.; AMADOR, M. and CLARK, G. G. 2006. Ecological factors influencing Aedes aegypti (Diptera: Culicidade) productivity in artificial containers in Salinas, Puerto Rico. **Journal of Medical Entomology 43:** 484-492.

BEDHOMME, S.; AGNEW, P.; SIDOBRE, C. and MICHALAKIS, Y. 2003. Sex-specific reaction norms to intraspecific larval competition in the mosquito *Aedes aegypti.* **Journal of Evolutionary Biology 16**: 721-730.

BESERRA, E. B.; CASTRO Jr, F. P.; SANTOS, J. W.; SANTOS, T. S. e FERNANDES, C. R. M. 2006. Biologia e exigências térmicas de *Aedes aegypti* (L.) (Diptera: Culicidade) provenientes de quatro regiões bioclimáticas da Paraíba. **Neotropical Entomology 35:** 853-860.

BRIEGEL, H. and TIMMERMANN, S. 2001. *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidade): Physiological aspects of development and reproduction. **Journal of Medical Entomology 38:** 566-571.

CHRISTOPHERS, R. 1960. ***Aedes aegypti*. The yellow fever mosquito: its life history, bionomics and structure.** Cambridge University Press, London, United Kingdom.

CONSOLI, R. A. G. B. & LOURENÇO-de-OLIVEIRA, R. 1994. **Principais mosquitos de importância sanitária no Brasil.** Editora FIOCRUZ, RJ. 225p.

FORATTINI, O. P. 2002. **Culicidologia Médica.** EDUSP, São Paulo. 860p.

iSolution Lite Version 6.1 2001-2005 IMT. IMAGE AND MICROSCOPE TECNOLOGY, 2005.

JIRAKANJANAKIT, N.; LEEMINSGSAWAT, S.; THONGRUNGKIAT, S.; APIWATHNASORN, C.; SINGHANIYOM, S.; BELLEC, C. and DUJARDIN, J. P. 2007. Influence of larval density or food variation on the geometry of the wing of *Aedes (Stegomyia) aegypti*. **Tropical Medicine and International Health 12:** 1354-1360.

KAMIMURA, K.; MATSUSE, I. T.; TAKAHASHI, J. K.; FUKUDA, T.; SUZUKI, K.; ARATANI, M.; SHIRAI, Y. and MOGY, M. 2002. Effect of temperature on the development of *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus*. **Medical Entomology & Zoology 53:** 53-58.

KEIRANS, J. E. and FAY, R. W. 1968. Effect of food and temperature on *Aedes aegypti* (L.) and *Aedes triseriatus* (Say) larval development. **Mosquito News 28:** 338-341.

LOUNIBOS, L. P.; SUÁREZ, S.; MENÉNDEZ, Z.; NISHIMURA, N.; ESCHER, R. L.; O`CONNEL, S. M. and REY, J. J. 2002. Does temperature affect the outcome of larval competition between *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus*? **Journal of Vector Ecology 27**: 86-95.

MARCONDES, C. A. 2001. **Entomologia médica e veterinária.** São Paulo: Editora Atheneu.

NELSON, M. J. 1986. *Aedes aegypti* : biology and ecology. **Washington: Pan-American Health Organization, PNSP**

O'MEARA, G. F., VOSE F. E. and CARLSON, D. B., 1989. Environmental factors influencing oviposition by *Culex* (*Culex*) (Diptera: Culicidade) in two types of traps. **Journal of Medical Entomology 26:** 528-534.

PARKER, B. M. 1982. Temperature and salinity as factors influencing the size and reproductive potentials of *Aedes dorsalis* (Diptera: Culicidae). **Annals of the Entomological Society of America 75:** 99-102.

R versão 2.8.1.2008. Disponível em http://cran.r-project.org/

RUEDA, L. M.; PATEL, K. J.; AXTELL, R. C. and STINNER, R. E. 1990. Temperature-dependent development and survival rates of *Culex quinquefasciatus* and *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidade). **Journal of Medical Entomology 27:** 892-898.

TUN-LIN, W.; BURKOT, T. R. and KAY, B. H. 2000. Effects of temperature and larval diet on development rates and survival of the dengue vector *Aedes aegypti* in north Queensland, Australia. **Medical and Veterinary Entomology 14:** 31-47.

van den HEUVEL, M. J. 1963. The effect of rearing temperature on the wing length, leg length, thorax length, leg length and ovariole number of the adult mosquito, *Aedes aegypti* (L.). **Transactions of the Royal Entomological Society of London 115:** 197- 216.

WU, H. H. and CHANG, N. T. 1993. Influence of temperature, water quality and pH value on ingestion and development of *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) larvae. **Chinese Journal of Entomology 13:** 33-44.

Capítulo 3 – Modelo de dinâmica populacional de *Aedes sp.*: influência da qualidade do criadouro no desenvolvimento larval e produção de pupas.

3.1 – Resumo

Aedes aegypti e *A. albopictus* são espécies introduzidas no Brasil, com ampla distribuição, e podem ser encontradas em ambientes urbanos, peridomiciliares, rurais, semi-silvestres e silvestres. As fases imaturas (ovos, larvas e pupas) desenvolvem-se em reservatórios naturais como buracos de árvore e axila de plantas, ou em recipientes artificiais, como latas, garrafas e pneus, que favoreçam o acúmulo de água. A competição intra e interespecífica pode ocorrer por espaço e/ou recursos alimentares. Os efeitos das interações podem levar a um decréscimo na aquisição de recursos por indivíduo, taxa de crescimento, desenvolvimento individual e quantidade de reservas estocadas, com possíveis efeitos sobre a sobrevivência e/ou decréscimo na fecundidade, dinâmica e distribuição da espécie(s) envolvida(s). Modelagem matemática tem sido utilizada em vários estudos para investigar sistemas biológicos complexos, e são escritos a partir do conhecimento sobre os elementos de um sistema e suas interações. O presente trabalho apresentou uma proposta de modelo matemático de dinâmica populacional que tenta avaliar os efeitos da qualidade dos reservatórios no desenvolvimento das fases imaturas de populações de mosquitos. O modelo visa representar o padrão de desenvolvimento larval observado para as espécies, considerando aspectos importantes da regulação populacional, os quais envolvem número de competidores e disponibilidade de recursos alimentares, com reflexo para o sucesso das larvas em completarem sua fase de vida aquática.

3.2 – Introdução

Aedes aegypti e *A. albopictus* são espécies introduzidas no Brasil, com ampla distribuição, e podem ser encontradas em ambientes urbanos, peridomiciliares, rurais, semi-silvestres e silvestres (Nelson, 1986; Forattini, 1986; Hawley, 1988). As fases imaturas (ovos, larvas e pupas) desenvolvem-se em reservatórios naturais como, buracos de árvore e axila de plantas, ou em recipientes artificiais, como latas, garrafas e pneus, que favoreçam o acúmulo de água. Estes locais sofrem ação direta do ambiente, recebendo constantemente novos aportes de água (de chuva, por ex.) e entrada de material como folhas e galhos, que são responsáveis por alterações na concentração de matéria orgânica e pH da água, além da ação da temperatura do local (Christophers, 1960, Estrada-Franco and Craig, 1995).

Sabe-se que os fatores bióticos e abióticos apresentam forte influencia sobre o desenvolvimento dos indivíduos dentro um determinado reservatório, no que diz respeito aos aspectos fisiológicos, com reflexos para a fase adulta, deslocamento, capacidade vetorial, tamanho corpóreo e fecundidade (Mori, 1979; Timmermann and Briegel, 1999; Bedhomme *et al*., 2003; Briegel, 2003). Indivíduos da mesma e de diferentes espécies podem apresentar necessidades muito similares para sobreviver, crescer e reproduzir, porém seus requisitos nutricionais freqüentemente excedem a demanda imediata de suprimento de um recurso (Begon *et al*., 1996).

Tanto a competição intra como interespecífica podem ocorrer por espaço e/ou recursos alimentares, levando a um decréscimo na assimilação dos recursos por indivíduo, taxa de crescimento, desenvolvimento individual e quantidade de reservas estocadas, com possíveis efeitos sobre a sobrevivência e/ou decréscimo na fecundidade, dinâmica e distribuição da espécie(s) envolvida(s) (Begon *et al*., 1996).

Recursos são fatores bióticos ou abióticos que atuam positivamente no crescimento de uma população e são consumidos durante o processo de desenvolvimento; desta forma, competição por recursos, no que diz respeito a suas implicações ecológicas, pode ser definida como um efeito negativo entre indivíduos ou populações, uma vez que pode reduzir o consumo de recursos necessários ao crescimento, sobrevivência e reprodução (Groover, 1997).

Para *A. aegypti* e *A. albopictus* a competição intra-específica é um fator de estresse relevante uma vez que suas larvas se desenvolvem em reservatórios naturais e artificiais, que variam em tamanho e disponibilidade de alimento ao longo do tempo, com implicações diretas sobre o tempo de desenvolvimento, ganhos de massa e produção de adultos (Mori, 1979; Bedhomme *et al.,* 2003). A competição interespecífica apresenta importante papel no desenvolvimento das fases imaturas de mosquitos uma vez que muitas espécies podem ser encontradas simultaneamente. Isto leva a uma limitação na quantidade de alimento disponível, estimulando os indivíduos das diferentes espécies a competirem pelos recursos (Juliano, 1998; Juliano *et al*., 2004), sendo este um importante determinante para o sucesso dos mosquitos (Ho *et al*., 1989; Juliano, 1998; Lounibos *et al*., 2002; Juliano *et al*., 2004).

Modelagem matemática tem sido utilizada em vários estudos para investigar sistemas biológicos complexos (O'Neill *et al.*, 1994). A realização de pesquisas que utilizam simulação, e o uso de técnicas numéricas para conduzir experimentação em computadores, está se tornado uma importante ferramenta que vem sendo utilizada em combinação com métodos experimentais de investigação. Modelos matemáticos são escritos a partir do conhecimento sobre os elementos de um sistema e suas interações. Em sua construção deve-se levar em consideração informações sobre o sistema a partir de várias disciplinas (Kaufmann and Smarr, 1993).

Uma importante característica dos modelos é que boa parte dos fatores podem ser considerados simultaneamente. Isto torna possível a produção de modelos mais adequados, representativos e utilizáveis em estudos do mundo real (Kaufmann and Smarr, 1993). Modelos matemáticos aplicados ao estudo de populações de insetos vetores, como os mosquitos do gênero *Aedes*, também tem sido produzidos buscando um melhor entendimento dos processos relacionados ao seu ciclo de desenvolvimento, dispersão, controle biológico, e principalmente a fatores epidemiológicos (Takahashi *et al*., 2005; Esteva and Yang, 2005; Burattini *et al.*,2007; Yang and Ferreira, 2008).

Focks *et al.* (1993a) apresentam um modelo matemático para a simulação do desenvolvimento de mosquitos em reservatórios, o qual simula a dinâmica de tabela de vida de *A. aegypti*. Este modelo foi validado por Focks *et al.* (1993b) a partir da utilização de resultados obtidos em experimentos laboratoriais e de campo quando aplicados aos parâmetros propostos. Juliano & Lounibos (2005) apresentam um modelo matemático

sobre os efeitos da predação e competição por recursos em uma população larval capaz de analisar como estes fatores podem influenciar a produção de adultos, tendo como possível conseqüência o deslocamento de uma determinada população. Takahashi *et al.* (2005), desenvolveram um modelo matemático para avaliar a dinâmica de dispersão de *A. aegypti* em condições urbanas, considerando a movimentação voluntária e involuntária das fêmeas aladas e fases imaturas, a partir da ação do vento, e do homem através dos meios de transporte.

Como exemplos de modelos aplicados ao controle biológico, podemos citar o trabalho realizado por Esteva and Yang (2005), que propuseram um modelo que busca esclarecer a viabilidade do controle biológico através da utilização de técnicas de liberação de insetos estéreis. Ferreira *et al.* (2008) apresentam um modelo para avaliar o quanto esta técnica pode ser viável para o controle de *A. aegypti*, de acordo com distribuição das populações e dos locais utilizados para oviposição. Estudos que consideram a temperatura em locais de clima temperado como forma de estratégia para erradicação de ovos e a utilização de inseticida para o controle de larvas e adultos também foram produzidos (Otero *et al.*, 2006; Otero *et al.*, 2008; Luz *et al.*,2009)

Também é possível encontrar modelos com implicação epidemiológica considerando diferentes fatores, como a sazonalidade de casos de dengue em áreas endêmicas, o risco de transmissão do vírus dengue de acordo com a dinâmica populacional humana, assim como o sistema de transmissão entre humanos conhecido como suscetíveis-infectados-reinfectados (Focks *et al.*,1995; Bartley *et al.*; 2002; Luz *et al.*, 2003; Burattini, *et al.*, 2007).

Fatores entomológicos também são considerados em estudos epidemiológicos, como o período de incubação do vírus no mosquito, tamanho da área onde são encontradas as populações de mosquitos, risco de transmissão do vírus de acordo com o tamanho populacional de mosquitos e de humanos e controle biológico (Focks *et al.*,1995; Luz *et al.*, 2003; Smith *et al.*, 2004; Yang e Ferreira, 2008). Apesar da importante contribuição obtida com os resultados gerados pelos estudos envolvendo os modelos mencionados, a natureza das hipóteses que deram suporte ao desenvolvimento deles não considera aspectos ecológicos peculiares das espécies investigadas no presente estudo, como os ocorridos na fase aquática. Yang *et al.* (2009) desenvolveram um modelo matemático com a finalidade de avaliar qual o efeito da temperatura sobre a fase aquática

(ovos, larvas e pupas), e e seus reflexos sobre o tamanho da população de adultos provenientes de diferentes temperaturas, porém sem considerar aspectos fisiológicos.

O presente trabalho apresenta uma proposta de modelo matemático de dinâmica populacional que tenta avaliar os efeitos da qualidade dos reservatórios no desenvolvimento das fases imaturas de populações de mosquitos. O modelo pode ser aplicado para a avaliação tanto interespecífica quanto intra-específica, considerando machos e fêmeas, uma vez que é sabida a existência de diferença no desenvolvimento entre os sexos dentro de uma espécie. O modelo proposto foi baseado no modelo matemático para equações diferenciais apresentado por Crawley (2007), e as simulações realizadas no software R (versão 2.8.1), usando a biblioteca odesolve.

3.3 – Material e Métodos

3.3.1 – Proposta de Modelo Matemático

Desenvolvimento do reservatório

Considere uma população de bactérias vivendo em um reservatório com capacidade de suporte K. Um conjunto L de larvas eclode neste reservatório no tempo t=0. Pode-se então modelar a dinâmica de desenvolvimento larval e pupação em função de K. Baixos valores de K implicam em ambientes com alta escassez de recursos, altos valores de K implicam em um ambiente com alto suprimento de recursos. Considera-se neste modelo uma população L de larvas dividida em dois grupos: machos e fêmeas, com demandas nutricionais e parâmetros de historia de vida diferentes. O mesmo modelo poderia ser aplicado a duas populações de espécies distintas competindo por recursos, por exemplo, *A. aegypti* e *A. albopictus*.

A densidade de bactérias neste reservatório, B, varia de acordo com o balanço entre a taxa de crescimento dependente da densidade e a taxa de consumo pelas larvas.

$$\frac{dB}{dt} = rB\left(1 - \frac{B}{K}\right) - \frac{C_M B}{K_M + B} L_M - \frac{C_F B}{K_F + B} L_F$$

onde:

B: bactéria (células/ml)

r: taxa intrínseca de crescimento (1/dia)

K: capacidade de suporte do reservatório (células)

C_M e C_F: taxa máxima diária de consumo de bactérias por larvas macho e fêmea, respectivamente (1/dia) x eficiência de conversão do alimento em biomassa (adim.)

K_M e K_F: coeficiente de saturação, para machos e fêmeas, respectivamente – i. e., densidade de bactérias que produz metade da taxa máxima de tomada de alimento pela larva (células).

L_M e L_F: número de larvas macho e fêmea, respectivamente.

Desenvolvimento larval

Seja M_M e M_F a biomassa media de larvas machos e fêmeas, respectivamente, em desenvolvimento neste reservatório. A biomassa varia em resposta ao consumo de bactérias (C_M e C_F) e as perdas metabólicas (p_M e p_F):

$$\frac{dM_M}{dt} = \frac{C_M B}{K_M + B} M_M - p_M M_M$$

$$\frac{dM_F}{dt} = \frac{C_F B}{K_F + B} M_F - p_F M_F$$

Mortalidade e pupação

Considerando o destino de uma coorte de larvas nascidas neste reservatório, $L_M(0)$ e $L_F(0)$ são o número inicial de larvas machos e fêmeas neste coorte. Este número declinará com o tempo (assumindo que não existirá colonização posterior), por duas causas: morte e pupação. A taxa de mortalidade, *d*, é considerada constante e independente da biomassa larval, e a taxa de pupação, por outro lado, é dependente da biomassa da pupa. Os pesos mínimo e ideal para a pupação definem o intervalo dentro do qual a probabilidade de pupação pode ocorrer, ou seja, entre o espaço paramétrico que vai de 0 a 1. Isto é representado pela função

$$p = p_{max}\left(\frac{1}{1+\exp^{(-aM+c)}}\right)$$

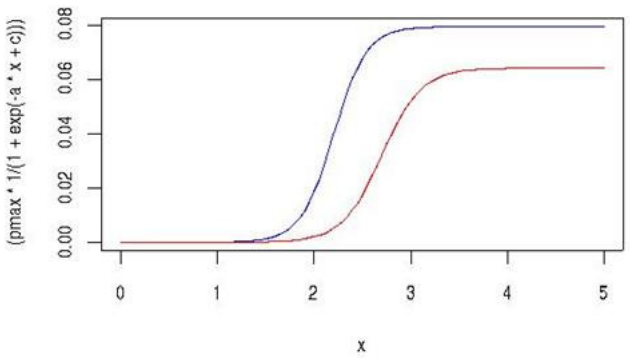
onde:

p_{max} é a taxa máxima de pupação (1/dia)

a é o parâmetro da taxa de pupação

M é a biomassa larval

c é a biomassa que corresponde a 50 % de chance de pupação. A biomassa é uma função dada pela relação que aparece na figura a seguir, onde a probabilidade de pupação de machos e fêmeas é representada pelas linhas azul e vermelha, respectivamente.



Produção diária de um reservatório

A taxa de variação na densidade larval em um reservatório é descrita pelas equações:

$$\frac{dL}{dt} = -dL - pL$$

onde:

d: taxa de mortalidade (1/dia)

p: taxa de pupação (1/dia)

substituindo *p* para machos e fêmeas:

$$\frac{dL_M}{dt} = -d_M L_M - \left(\frac{p_{\max M}}{1 + \exp^{(-a_M M_M + c)}} \right) L_M$$

$$\frac{dL_F}{dt} = -d_F L_F - \left(\frac{p_{\max F}}{1 + \exp^{(-a_F M_F + c)}} \right) L_F$$

A taxa de produção de pupas, para machos e fêmeas, é modelada como:

$$\frac{dP_M}{dt} = p_{maxM} \left(\frac{1}{1 + \exp^{(-a_M M_M + c)}} \right) L_M$$

$$\frac{dP_F}{dt} = p_{maxF} \left(\frac{1}{1 + \exp^{(-a_F M_F + c)}} \right) L_F$$

3.3.2 – Parametrização

As valores utilizados para biomassa de larvas (mg) e biomassa (mg) que correspondem a 50% da chance de pupar, foram determinados a partir dos resultados apresentados por Chambers and Klowden (1990). Neste estudo foram determinados os pesos crítico e potencial, necessários à pupação para *A. aegypti* quando desenvolvidos em 22°C e 32°C. O peso crítico corresponde ao peso mínimo atingido que permite que 50% das larvas expostas à privação alimentar sejam capazes de atingir o estágio de pupa. O peso potencial é o peso máximo que uma larva pode atingir até a pupação. Em ambos os experimentos as larvas foram desenvolvidas na ausência de privação alimentar.

Apesar do peso potencial e do tempo de desenvolvimento larval serem menores para as larvas desenvolvidas em 32°C, o ganho de massa diário foi proporcionalmente maior do que as larvas desenvolvidas em 22°C. Estes resultados correspondem ao padrão já observado para a espécie, com diminuição do tempo de desenvolvimento larval e tamanho do adulto em função do aumento da temperatura (van den Heuvel,1960; Rueda *et al.*,1990; Tun-Lin *et al.*,2000; Kamimura *et al.*, 2002). Por este motivo, no presente trabalho foram usados os valores de peso crítico e peso potencial obtidos por Chambers and Klowden (1990).

O peso potencial foi determinado a partir da pesagem de larvas L4, após sete dias de desenvolvimento em ambiente com excesso de alimento, a fim de evitar possíveis efeitos da competição (Chambers and Klowden, 1990). Considerando o desenvolvimento larval e ganho de massa constantes durante os sete dias de desenvolvimento sob 22°C, e o período de desenvolvimento similar aos experimentos apresentados nos capítulos um e dois, os valores para o peso obtidos para machos e fêmeas por Chambers and Klowden (1990) foram divididos por sete, com vistas à parametrização do peso de uma larva L1 durante as análises.

Na literatura é possível encontrar trabalhos de competição desenvolvidos com diferentes densidades de larvas, que podem variar de 40 a 400 larvas (Chan *et al.*,1971; Ho, 1989; Lord, 1998; Briegel and Timmermann, 2001; Arrivillaga and Barrera, 2004). Por este motivo, o número de larvas apresentado na tabela a seguir foi ajustado de acordo com a produção das curvas. A taxa máxima de pupação (p_{Max}) é calculada da seguinte

forma: 1/(tempo mínimo requerido até a pupação). No presente estudo foram utilizados valores obtidos durante o experimento realizado no capítulo dois, sendo de cinco e seis dias, para machos e fêmeas respectivamente. Os valores de perda metabólica e mortalidade foram considerados como 1 para 100%, para cada parâmetro, e foram ajustados durante a produção das curvas.

Os valores utilizados para Bactérias (células/ml) (B), Taxa intrínseca de crescimento (1/dia) (r), Capacidade de suporte do reservatório (células) (K), Coeficiente de saturação de tomada de alimento (células) – densidade de bactérias que produz metade da taxa máxima de tomada de alimento (K_M e K_F), Taxa máxima diária de consumo de bactérias por larvas, macho e fêmea respectivamente, (1/dia) x eficiência de conversão do alimento em biomassa (adim.) (C_M e C_F), Parâmetro da taxa de pupação (a_M e a_F), foram ajustados durante as análises, de acordo com os parâmetros onde foram utilizados valores obtidos na literatura (Ckambers and Klowden, 1990) e nos capítulos 1 e 2 do presente estudo.

Tabela 1: Parâmetros e seus respectivos valores utilizados nas simulações apresentadas, considerando o tamanho populacional das larvas (yi) para machos e fêmeas (ou duas espécies), respectivamente, ao longo do tempo (dias).

Símbolo	Descrição	Valores
B	Bactérias (células/ml)	200
M_M e M_F	Biomassa de larvas (mg)	0.42 e 0.68
L_M e L_F	Larvas	336 e 326
P_M e P_F	Pupas	0
r	Taxa intrínseca de crescimento (1/dia)	3
K	Capacidade de suporte do reservatório (células)	400
K_M e K_F	Coeficiente de saturação de tomada de alimento (células) – densidade de bactérias que produz metade da taxa máxima de tomada de alimento	200
C_M e C_F	Taxa máxima diária de consumo de bactérias por larvas, macho e fêmea respectivamente, (1/dia) x eficiência de conversão do alimento em biomassa (adim.)	2
p_M e p_F	Perda metabólica	0.5
d_M e d_F	Mortalidade (1/dia)	0.01
p_{Mmax} e p_{Fmax}	Taxa máxima de pupação (1/dia)	0.2 e 0.166
c_M e c_F	Biomassa (mg) que corresponde a 50% da chance de pupação	1.91 e 2.63
a_M e a_F	Parâmetro da taxa de pupação	5.88 e 4.9

3.4 – Resultados

A figura 1 apresenta o desenvolvimento de bactérias na ausência de larvas. Na densidade de 200 células/ml, as bactérias apresentaram um período de ajuste entre o segundo e quinto dia e, a partir do sexto dia já haviam atingido a capacidade de suporte do ambiente. Quando realizadas análises para uma capacidade de suporte igual a 500 e 100, foi observado um padrão semelhante, com um período de ajuste que variou também entre dois e cinco dias, mesmo quando ocorreu mortalidade para K=100.

Durante a análise do tempo de desenvolvimento larval apenas para fêmeas (Figura 2), foi possível observar que 326 é o número máximo de larvas que viabiliza o desenvolvimento sem que o número de bactérias atinja zero, em um ambiente com capacidade de suporte K=400. Os outros parâmetros também foram analisados, com a finalidade de encontrar quais os valores limitantes para o desenvolvimento. Pôde-se observar que valores para mortalidade (d_F) menores que 0.01, coeficiente de saturação (K_F) menor que 100 e taxa máxima de tomada de alimento (C_F) maior que 2, levam a população de bactérias à extinção. Fêmeas durante a fase larval desenvolvidas sob estas condições apresentaram alta mortalidade, com uma produção de 54 pupas em um tempo total de 29 dias.

Analisando-se a dinâmica temporal para machos (Figura 3), com o mesmo valor de capacidade de suporte (K=400), o número máximo de larvas que viabiliza o desenvolvimento sem levar a população de bactérias à extinção é de 336. Também foram observados os mesmos valores limitantes ao desenvolvimento para mortalidade (d_M=0.1), coeficiente de saturação (K_M=100) e taxa máxima de tomada de alimento (C_M=2). Os valores críticos dos parâmetros citados também viabilizaram o desenvolvimento de machos com alta mortalidade, sendo que nestas condições houve uma produção de 85 pupas em 28 dias.

A figura 4 apresenta as curvas de desenvolvimento e produção de pupas para o modelo completo, considerando machos e fêmeas dentro de um mesmo reservatório. Neste caso, a população máxima foi de 330 larvas (L_M=L_F=165). Foram utilizados os mesmos valores críticos para mortalidade, coeficiente de saturação e taxa máxima de tomada de alimento, encontrados durante as análises anteriores, e capacidade de suporte igual a 400. Para a condição de competição entre machos e fêmeas, na presença dos

valores críticos que permitiram o desenvolvimento das larvas não levando as bactérias à extinção, também houve alta mortalidade. Foram produzidas 41 pupas em 25 dias e 27 pupas em 27 dias, para machos e fêmeas, respectivamente.

As curvas para o tempo de desenvolvimento larval e produção de pupas provenientes de ambiente com capacidade de suporte igual a 500 estão apresentadas na figura 5. Para esta análise foram mantidos os mesmos valores utilizados na análise anterior. Observa-se que apesar da mortalidade ainda permanecer alta, há uma diminuição para o tempo de desenvolvimento larval. Para esta condição, 63 machos no estágio larval atingiram o estágio de pupa em 19 dias, enquanto fêmeas apresentaram 54 pupas em 21 dias.

3.5 – Discussão

O modelo matemático proposto avaliou a influência da qualidade de um determinado reservatório sobre o tempo de desenvolvimento larval e produção de pupas. Os resultados encontrados sugerem que a qualidade de um reservatório está diretamente relacionada à quantidade e/ou tipo de substrato alimentar disponível às larvas ali desenvolvidas (Juliano, 1998; Barrera, 1996; Daugherty *et al.*, 2000; Yee *et al.* 2004).

A presença de muitas larvas da mesma, ou de diferentes espécies, em um mesmo reservatório pode levar à competição, uma vez que a qualidade/disponibilidade pode ter relação direta com o sucesso no desenvolvimento destes indivíduos (Juliano, 1998; Lounibos *et al*., 2002; Juliano *et al*., 2004). Os efeitos sobre características fisiológicas das larvas mostram-se extremamente importantes, uma vez que esta fase é grandemente influenciada pelo substrato alimentar, fatores ambientais e competição (Pianka, 1970; Grime, 1977; Stearns, 1992).

Muitos fatores relacionados a um reservatório podem influenciar o tempo de desenvolvimento larval e produção de pupas, como por exemplo, a densidade populacional (Lord, 1998; Bedhomme *et al.*,2003), tipo de substrato alimentar (Juliano,

1998; Barrera, 1996; Daugherty *et al.*, 2000), temperatura (van den Heuvel, 1963; Beserra *et al.*, 2006) e substâncias dissolvidas na água que podem apresentar efeitos tóxicos às larvas (Carpenter, 1982; David *et al.*, 2000, Bedhomee *et al.,* 2005). As análises apresentadas mostraram que a capacidade de suporte pode influenciar o tamanho da população de larvas, de acordo com a limitação imposta ao desenvolvimento de bactérias, recurso alimentar neste caso. Densidades populacionais altas podem apresentar grande mortalidade, até que a população de bactérias consiga se restabelecer, e desta forma as larvas sobreviventes consigam terminar seu ciclo de desenvolvimento. O modelo desenvolvido considera um sistema ecológico que difere dos modelos convencionais aplicados para investigar a dinâmica de insetos, onde a capacidade suporte é dada simplesmente por recursos estáticos. No caso estudado o recurso é completamente dinâmico, visto serem organismos biológicos. Isto aumenta sensivelmente a complexidade do sistema.

Quando os sexos foram analisados separadamente, o numero crítico de larvas fêmeas competidoras que permitiu que a população de bactérias não chegasse à zero foi 326, enquanto para machos o número foi de 336. O tempo de desenvolvimento larval foi semelhante para os sexos, mas apesar da alta mortalidade, a maior produção de pupas foi observada para machos.

Para a análise do modelo considerando machos e fêmeas ao mesmo tempo, ambos os sexos apresentaram o mesmo tempo de desenvolvimento, e apesar do número de pupas produzidas ter sido menor do que quando os sexos foram avaliados separadamente, machos continuaram a produzir mais pupas. O aumento da capacidade de suporte do ambiente de 400 para 500 levou a uma diminuição no tempo de desenvolvimento larval e produção de pupas para ambos os sexos, porém machos continuaram a produzir um maior número de pupas.

O modelo proposto é capaz de representar o padrão de desenvolvimento larval observado nos experimentos realizados no capítulo 1, e apresentados por Briegel and Timmerman (2001) e Agnew *et al.* (2002), por exemplo, onde tanto uma diminuição no número de competidores, quanto um aumento na disponibilidade de alimento pode levar à um aumento no sucesso das larvas em completarem sua fase de vida aquática.

O modelo aqui apresentado não foi projetado para considerar a temperatura e o ganho de massa, como se encontra em outros estudos. Contudo, apesar da sua estrutura

não inserir estes fatores, os resultados gerados pelas simulações evidenciarem aspectos fisiológicos importantes para o entendimento da relação entre a qualidade dos reservatórios e a dinâmica de desenvolvimento dos insetos. Com base nos resultados encontrados neste estudo, tanto aqueles estimados em laboratório, como os que foram produzidos pela modelagem realizada, certamente será possível dar continuidade aos estudos, na perspectiva de consolidar o entendimento sobre a bioecologia e dinâmica populacional destes insetos, com vistas à implementação de programas epidemiológicos com bases ecológicas.

3.6 – Figuras

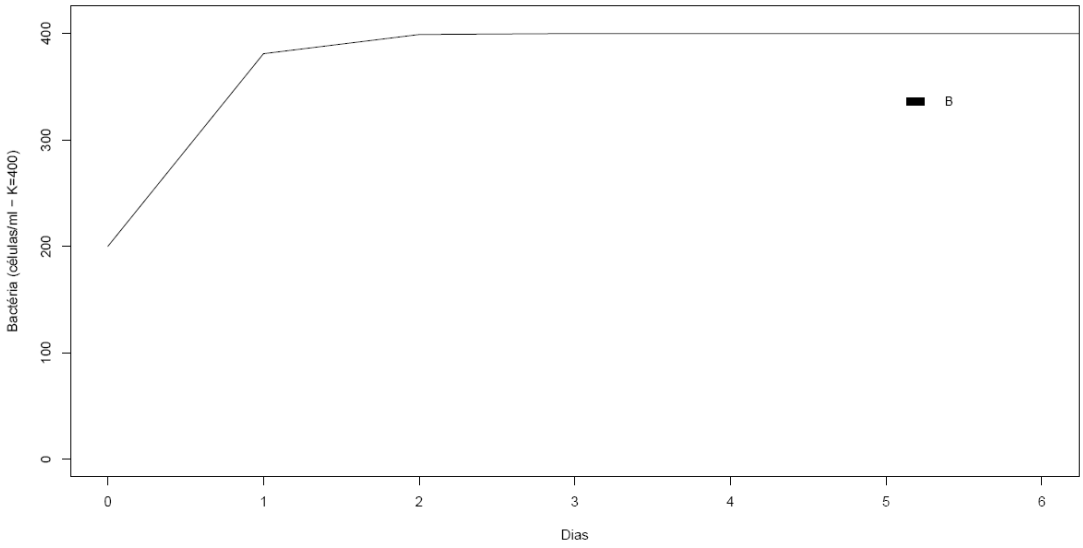


Figura 1: Tempo de desenvolvimento de bactérias na ausência de larvas de *Aedes* sp. B=200céluas/ml, K = 400, r=3.

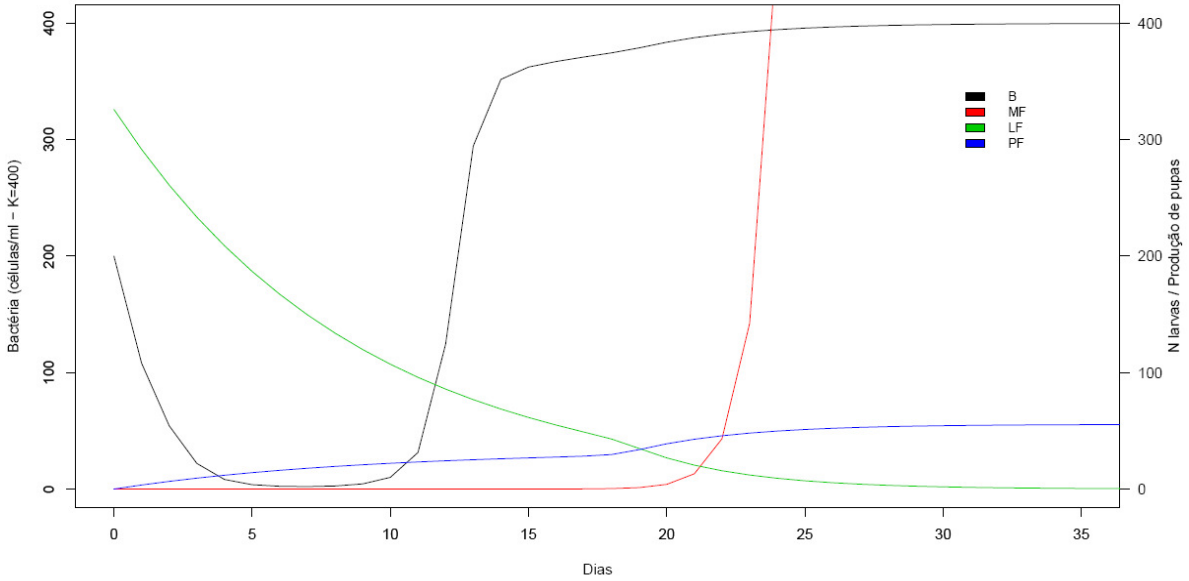


Figura 2: Tempo de desenvolvimento larval observado para fêmeas de *Aedes* sp., para as seguintes condições iniciais e parâmetros: r=3, B=200céluas/ml , K=400, Biomassa (M_F) = 0.68mg, Número de larvas para fêmeas (L_F) = 326, Coeficiente de saturação de tomada de alimento (células) (K_F) = 100, Taxa máxima diária de consumo para fêmeas (C_F) = 2, Perda metabólica para fêmeas (p_F) = 0.4, Mortalidade para fêmeas (d_F) = 0.01, Taxa máxima de pupação (p_{MaxF}) = 0.166, Biomassa (mg) que corresponde a 50% da chance de pupação (c_F) =2.63, Parâmetro da taxa de pupação (a_F) =4.9.

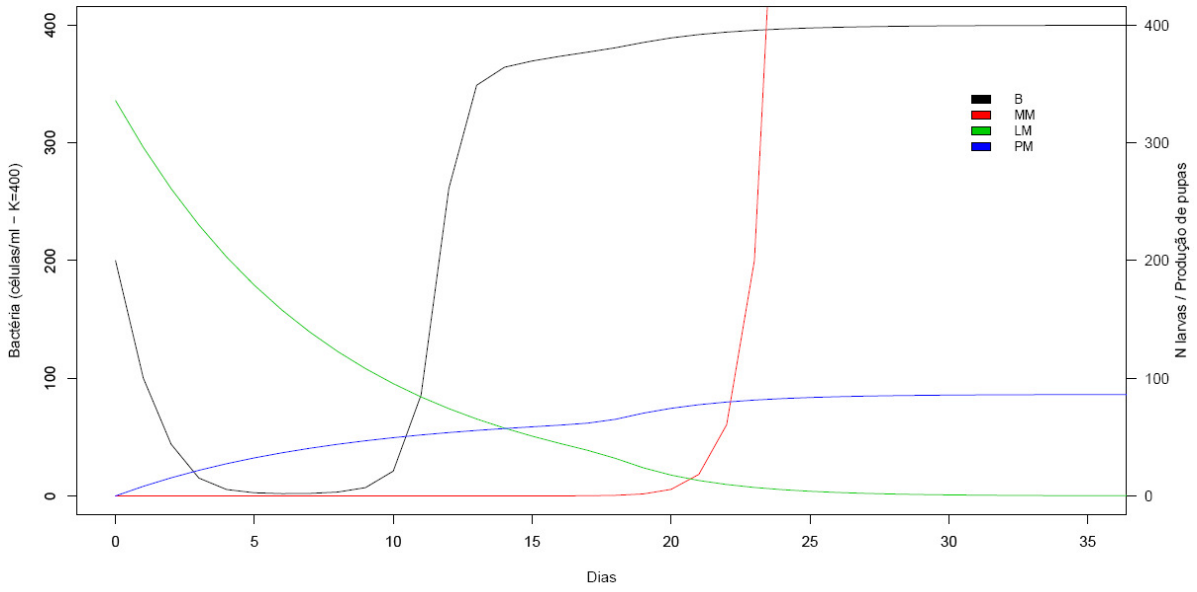


Figura 3: Tempo de desenvolvimento larval observado para machos de *Aedes* sp., para as seguintes condições iniciais e parâmetros: r=3, B=200céluas/ml , K=400, Biomassa (M_M) = 0.42mg, Número de larvas para machos (L_F) = 336, Coeficiente de saturação de tomada de alimento (células) (K_F) = 100, Taxa máxima diária de consumo para machos (C_M) = 2, Perda metabólica para machos (p_M) = 0.4, Mortalidade para machos (d_M) = 0.01, Taxa máxima de pupação (p_{MaxM}) = 0.2, Biomassa (mg) que corresponde a 50% da chance de pupação (c_M) = 1.91, Parâmetro da taxa de pupação (a_M) = 5.88.

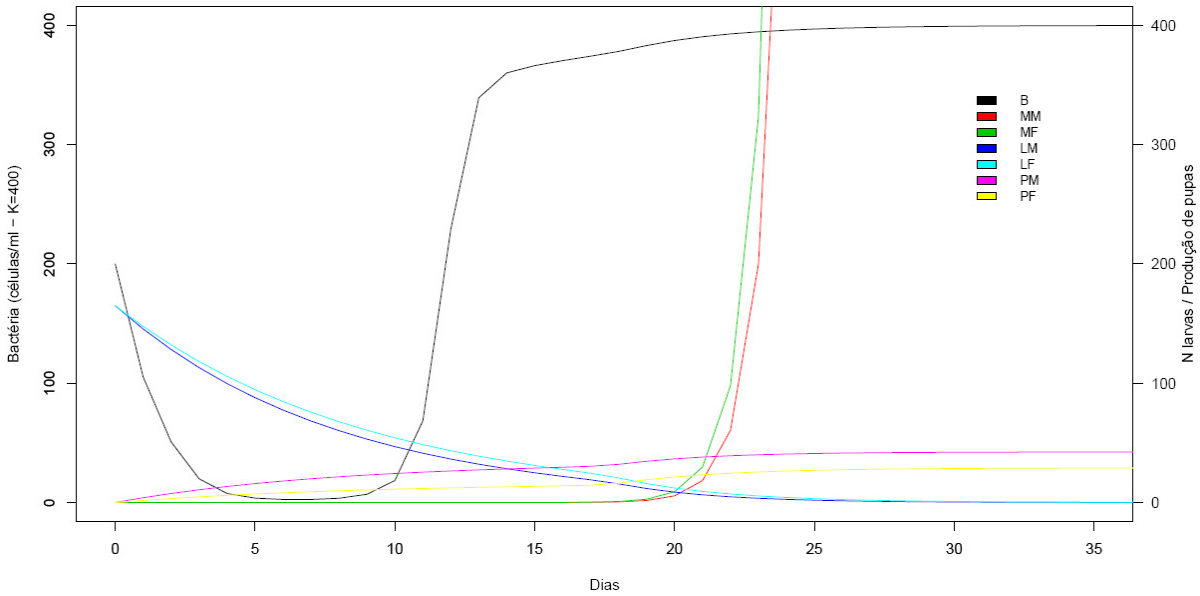


Figura 4: Tempo de desenvolvimento larval observado para machos e fêmeas de *Aedes* sp., para as seguintes condições iniciais e parâmetros: r=3, K=400, M_F=0.68mg, M_M=0.42mg, L_F=L_M=165, K_F=K_M=100, C_F=C_M=2, p_F=p_M=0.4, d_F= d_M=0.01, p_{MaxF}=0.166, p_{MaxM}=0.2, c_F=2.63, c_M=1.91, a_F=4.9, a_M=5.88.

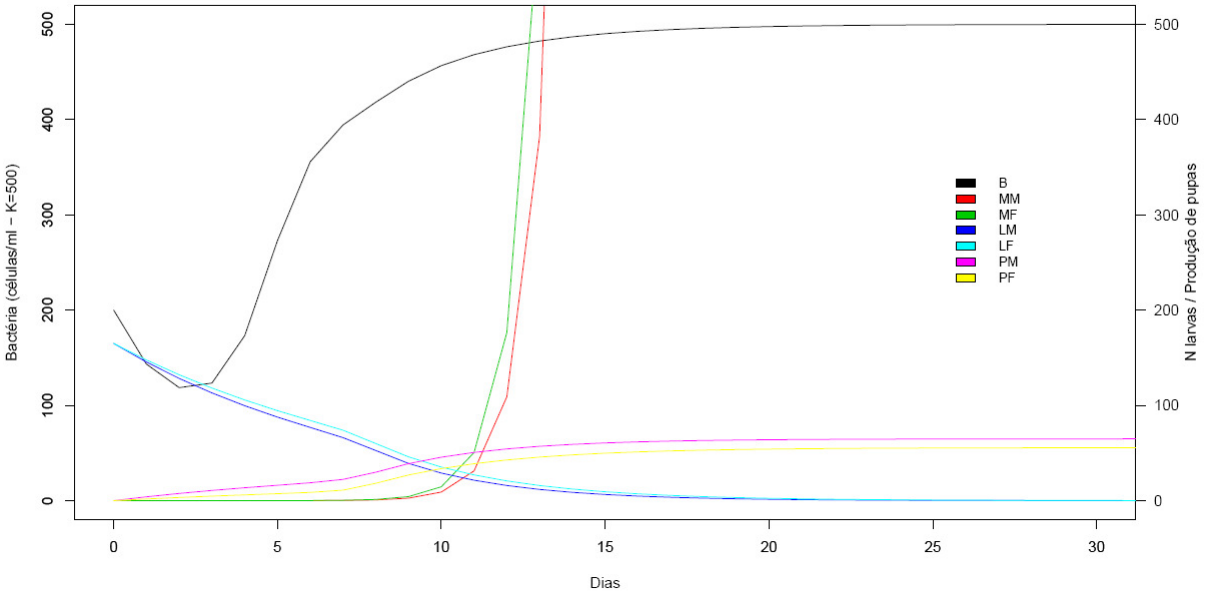


Figura 5: Tempo de desenvolvimento larval observado para machos e fêmeas de *Aedes* sp., para as seguintes condições iniciais e parâmetros: r=3, K=500, M_F=0.68mg, M_M=0.42mg, L_F=L_M=165, K_F=K_M=100, C_F=C_M=2, p_F=p_M=0.4, d_F= d_M=0.01, p_{MaxF}=0.166, p_{MaxM}=0.2, c_F=2.63, c_M=1.91, a_F=4.9, a_M=5.88.

3.7 – Apêndice

Modelo de script escrito em linguagem R para a análise de desenvolvimento larval e produção de pupas de *Aedes* sp , em função da qualidade do criadouro.

```
library('odesolve')
aedes<-function(t,x,parms){
B <- x[1]
MM <- x[2]
MF <- x[3]
LM <- x[4]
LF <- x[5]
PM <- x[6]
PF <- x[7]
with(as.list(parms),{
dB <- r*B* (1 - B/K) - CM*B/(KM+B)*LM - CF*B/(KF+B)*LF
dMM <- CM*B/(KM+B)*MM - pM*MM
dMF <- CF*B/(KF+B)*MF - pF*MF
dLM <- -dM*LM - pmaxM/(1 + exp(-aM*MM+cm)) * LM
dLF <- -dF*LF - pmaxF/(1 + exp(-aF*MF+cf)) * LF
dPM <- pmaxM /(1 + exp(-aM*MM+cm)) * LM
dPF <- pmaxF /(1 + exp(-aF*MF+cf)) * LF
res <-c(dB,dMM,dMF,dLM,dLF,dPM,dPF)
list(res)
})}
```

```
# VETOR DE TEMPO#

times = seq(0,100,length=101)

# VETOR DE PARÂMETROS#

parms <- c(r=3, K=400, CM=2, CF=2, KM=100, KF=100, pM=0.5, pF=0.5, dM=0.01, dF=0.01, pmaxM=0.2, pmaxF=0.166, cm=1.91, cf=2.63, aM=5.88, aF=4.9)

# CONDIÇÕES INICIAIS#

y<-xstart<-c(B=200, MM=0.00068, MF=0.00042, LM=165, LF=165, PM=0, PF=0)

aedes1<-as.data.frame(lsoda(xstart,times,mod1,parms))

aedes1

#Para plotar todas as curvas dentro de um mesmo gráfico em apenas uma figura:

par(mar=c(5,4,4,4))

plot(out1$time, out1$B, lwd=1, type='l', ylab='Bactéria – (K=400)' ,xlab="", xlim=c(0,100), ylim=c(0,500))

par(new=T)

plot(aedes1$time, aedes1$MM, type='l', lwd=1, ylab="", xlab='Dias', col=2, ylim=c(0,500), xlim=c(0,100))

axis(4,las=1)

mtext(side=4, line=2.5, "N larvas / Produção de pupas")

lines(aedes1$time,aedes1$MF,col=3)

lines(aedes1$time,aedes1$LM,col=4)

lines(aedes1$time,aedes1$LF,col=5)

lines(aedes1$time,aedes1$PM,col=6)

lines(aedes1$time,aedes1$PF,col=7)

legend(70, 100, c('B',MM','MF','LM','LF','PM','PF'), col=c(col=1:7), bty='n', cex=0.8)

fix(aedes1)

#Para plotar as curvas em diferentes gráficos, dentro de uma mesma figura:

par(mfrow=c(2,2))
```

```
# gráfico apenas para o desenvolvimento de bactérias
plot(aedes1$time,aedes1$B,ylim=c(0,500),lwd=2,type='l',ylab='Bacteria',xlab='time - days')
#gráfico apenas para o ganho de massa
plot(aedes1$time,aedes1$MM,type='l',lwd=2, ylab='Larval biomass',xlab='time - days')
lines(aedes1$time,aedes1$MF,col='blue', lwd=2)
legend(0,1,c('Male','Female'),col=c('black','blue'),lty=1,bty='n')
#gráfico apenas para o desenvolvimento larval
plot(aedes1$time,aedes1$LM,type='l',lwd=2, ylab='Larvae',xlab='time - days')
lines(aedes1$time,aedes1$LF,col='blue', lwd=2)
legend(0,10,c('Male','Female'),col=c('black','blue'),lty=1,bty='n')
#gráfico apenas para a produção de pupas
plot(aedes1$time,aedes1$PM,type='l',lwd=2, ylab='Pupae',xlab='time - days')
lines(aedes1$time,aedes1$PF,col='blue', lwd=2)
legend(0,10,c('Male','Female'),col=c('black','blue'),lty=1,bty='n')
fix(aedes1)
```

3.8 - Referências bibliográficas

AGNEW, P., HIDE, M., SIDOBRE, C. and MICHALAKIS, Y. 2002. A minimalist approach to the effects of density-dependent competition on insect life-history traits. **Ecological Entomology 27:** 396-402.

ARRIVALLAGA, J. and BARRERA, R. 2004. Food as a limiting factor for *Aedes aegypti* in water-storage containers. **Journal of Vector Ecology 29:** 11-20.

BARRERA, R. 1996. Competition and resistance to starvation in larvae of container-inhabiting *Aedes* mosquitoes. **Ecological Entomology 21:** 112-127.

BARTLEY, L. M., DONNELLY, C. A. and GARNETT, G. P. 2002. The seasonal pattern of dengue in endemic areas: mathematical models of mechanisms. **Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene 96:** 387-397.

BEDHOMME, S.; AGNEW, P.; SIDOBRE, C. and MICHALAKIS, Y. 2003. Sex-specific reaction norms to intraspecific larval competition in the mosquito *Aedes aegypti.* **Journal of Evolutionary Biology 16**: 721-730.

BEGON, M.; HARPER, J. L. and TOWNSEND, C. R. 1996. **Ecology: individuals, populations and communities.** 3ed. Blavckwell, Oxford.

BRIEGEL, H. 2003. Physiological bases of mosquito ecology. **Journal of Vectot Ecology 28:** 1-11.

BRIEGEL, H. and TIMMERMANN, S. 2001. *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidade): Physiological aspects of development and reproduction. **Journal of Medical Entomology 38:** 566-571..

BURATTINI, M. N., CHEN, M., CHOW, A., COUTINHO, F. A. B., GOH, K. T., LOPEZ, L. F. and MASSAD, E. 2007. Modelling the control strategies against dengue in Singapore. **Epidemiology and Infection** 1-11.

CARPENTER, S. R. 1982. Stemflow chemistry: effects on population dynamics of detrivorous mosquitoes in tree-hole ecosystems. **Oecologia 53:** 1-6.

CHAMBERS, G. M. and KLOWDEN, M. J. 1990. Correlation of nutritional reserves with a critical weight for pupation in larval *Aedes aegypti* mosquitoes. **Journal of the American Mosquito Control Association 6:** 394-399.

CHAN, K. L., CHAN, Y. C. and HO, B. C. 1971. *Aedes aegypti* (L.) and *Aedes albopictus* (Skuse) in Singapore City. **Bulletin of World Health Organization 44:** 643-649.

CHRISTOPHERS, R. 1960. **The yellow fever mosquito: its life history, bionomics and structure.** Cambridge University Press, London, United Kingdom. 739p.

CRAWLEY, M. J. 2007. **The R Book.** John Wiley & Sons Ltd. 942p.

DAUGHERTY, M. -P., ALTO, B. W. and JULIANO, S. A. 2000. Invertebrate carcasses as a resource for competing *Aedes albopictus* and *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae). **Journal of Medical Entomology 37:** 364-372.

DAVID, J. P., REY, D., PAUTON, M. P. and MEYRAN, J. C. 2000. Differential toxicity of leaf litter to dipteran larvae of mosquito development sites. **Journal of Invertebrate Pathology 75:** 9-18.

ESTEVA, L. and YANG, H. M. 2005. Mathematical model to asses the control of *Aedesaegypti* mosquitoes by the sterile insect technique. **Mathematical Biosciences 198:** 148-168.

ESTRADA-FRANCO, J. G. and CRAIG JR, G. B. 1995. **Biology, disease relationships, and control of *Aedes albopictus*.** PAHO (Pan American Health Organization – technical paper 42, Washington DC, USA. 49p.

FERREIRA, C. P.; YANG, H. M. and ESTEVA, L. 2008. Assessing the suitability of sterile insect technique applied to *Aedes aegypti*. **Journal of Biological Systems 16:** 565-577.

FOCKS, D. A., DANIELS, H. E. and MOUNT, G. A. 1993a. Dynamic life table model for *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidade): Analysis of the literature and model development. **Journal of Medical Entomology 30 (6):** 1003-1017.

FOCKS, D. A., DANIELS, H. E. and MOUNT, G. A. 1993b. Dynamic life table model for *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidade): Simulation results and validation. **Journal of Medical Entomology 30 (6):** 1018-1028.

FOCKS, D. A., DANIELS, H. E., MOUNT, G. A. and KEESLING, J. E. 1995. A simulation model of the epidemiology of urban dengue fever: literature analysis, model development, premliminary validation, and samples of simulation results. **American Journal of Tropical Medicine and Hygiene 53 (5):** 489-506.

FORATTINI, O. P. 1986. Identificação de *Aedes (Stegomyia) albopictus* (Skuse) no Brasil. **Revista de Saúde Pública 20**: 244-245.

GRIME, J. P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. **American Naturalist 111**: 1169-1194.

GROOVER, J. P. 1997. **Resource Competition.** Chapman & Hall. 342p.

HAWLEY, W. A. 1988. The biology of *Aedes albopictus*. **Journal of the American Mosquito Control Association 4 (suppl)**: 1-40.

HO, B. C.; EWERT, A. and CHEW, A. L. M. 1989. Interespecific competition between *Aedes aegypti*, *Aedes albopictus*, and *Aedes triseriatus* (Diptera: Culicidae): Larval development in mixed cultures. **Journal of Medical Entomology 26**: 615-623.

JULIANO, S. A. 1998. Species introduction and replacement among mosqutoes: interspecific resource competition or apparent competition? **Ecology 79**: 255-268.

JULIANO, S. A. and LOUNIBOS, L. P. 2005. Ecology of invasive mosquitoes: effects on resident species and on human health. **Ecology Letters 8:** 558-574.

JULIANO, S. A.; LOUNIBOS, L. P. and O`MEARA, G. F. 2004. A field test for competitive effects of *Aedes albopictus* on *A. aegypti* in South Florida: Differences between sites of coexistence and exclusion? **Oecologia 139**: 583-593.

KAUFMANN, III W. J. and SMARR, L. L. 1993. **Supercomputing and the Transformation of Science.** New York: Scientific American Library.

KAMIMURA, K.; MATSUSE, I. T.; TAKAHASHI, J. K.; FUKUDA, T.; SUZUKI, K.; ARATANI, M.; SHIRAI, Y. and MOGY, M. 2002. Effect of temperature on the development of *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus*. **Medical Entomology & Zoology 53:** 53-58.

LOUNIBOS, L. P.; SUÁREZ, S.; MENÉNDEZ, Z.; NISHIMURA, N.; ESCHER, R. L.; O`CONNEL, S. M. and REY, J. J. 2002. Does temperature affect the outcome of larval competition between *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus*? **Journal of Vector Ecology 27**: 86-95.

LORD, C. C. 1998. Density dependence in larval *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae). **Journal of Medical Entomology 35:** 825-829.

LUZ, P. M., CODEÇO, C. T., MEDLOCK, J.; STRUCHINER, C. J.; VALLE, D. and GALVANI, A. P. 2009. Impact of insecticide intervations on the abundance and resistence profile of *Aedes aegypti*. **Epidemiology and Infection** - 871-878.

LUZ, P. M., CODEÇO, C. T., MASSAD, E. and STRUCHINER, C. J. 2003. Uncertainties regarding dengue modeling in Rio de Janeiro, Brazil. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz 98:** 871-878.

MORI, A. 1979. Effects of larval density and nutrition on some attributes of immature and adult A*edes albopictus*. **Tropical Medicine 21**: 85-103.

NELSON, M. J. 1986. *Aedes aegypti* : biology and ecology. **Washington: Pan-American Health Organization, PNSP**

O'NEILL, L., MURPHY, M. and GALLAGHER, R. B. 1994. What are we? Where did we come from? Where are we going? **Science 263:** 181-182.

OTERO, M.; SCHWEIGMANN, N and SOLARI, H. G. 2008. A stochastic spatial dynamical model for *Aedes aegypti*. **Bulletin of Mathematical Biology 70:** 1297-1325.

OTERO, M.; SOLARI, H. G and SCHWEIGMANN, N. 2006. A stochastic population dynamical model for *Aedes aegypti*: formulation and application to a city with temperate climate. **Bulletin of Mathematical Biology 68:** 1945-1974.

PIANKA, E. R. 1970. On r- and K-selection. **American Naturalist 104**: 592-597.

R versão 2.8.1.2008. Disponível em http://cran.r-project.org/

RUEDA, L. M.; PATEL, K. J.; AXTELL, R. C. and STINNER, R. E. 1990. Temperature-dependent development and survival rates of *Culex quinquefasciatus* and *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidade). **Journal of Medical Entomology 27:** 892-898.

SMITH, D. L., DUSHOFF, J. and McKENZIE, F. E. 2004. The risk of a mosquito-borne infection in a heterogeneous environment. **PLoS Biology 2:** 1957-1964.

STEARNS, S. C. and KOELLA, J. C. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in life history traits: predictions of reaction norms for age and size at maturity. **Evolution 40**: 893-913.

TAKAHASHI, L. T., MAIDANA, N. A., FERREIRA Jr, W. C. PULINO, P. and YANG, H. M. 2005. Mathematical models for the *Aedes aegypti* dispersal dynamics: travelling by wing and wind. **Bulletin of Mathematical Biology 67:** 509-528.

TIMMERMANN, S. E. and BRIEGEL, H. 1999. Larval growth and biosynthesis of reserves in mosquitoes. **Journal of Insect Physiology 45:** 461-470.

TUN-LIN, W.; BURKOT, T. R. and KAY, B. H. 2000. Effects of temperature and larval diet on development rates and survival of the dengue vector *Aedes aegypti* in north Queensland, Australia. **Medical and Veterinary Entomology 14:** 31-47.

van den HEUVEL, M. J. 1963. The effect of rearing temperature on the wing length, leg length, thorax length, leg length and ovariole number of the adult mosquito, *Aedes aegypti* (L.). **Transactions of the Royal Entomological Society of London 115:** 197- 216.

YANG, H. M.; MACORIS, M. L. G.; GALVANI, K. C.; ANDRIGHETTI, M. T. M. and WANDERLEY, D. M. V. 2009. Assessing the effects of temperature on the population of *Aedes aegypti*, the vector of dengue. **Epidemiology & Infection** 1-15.

YANG, H. M. and FERREIRA, C. P. 2008. Assessing the effects of vector control on dengue transmission. **Applied Mathematics and Computation 198:** 401-413.

YEE, D.; KESAVARAJU, B. and JULIANO, S. A. 2004. Interspecific differences in feeding behavior and survival under food-limiting conditions for larval *Aedes albopictus* and *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae). **Annals of the Entomological Society of America 97:** 720-728.