

Juliana Zibordi Gião

**Comportamento Dinâmico Populacional e Predação Larval por  
*Chrysomya albiceps* (Diptera Calliphoridae): Experimentação e  
Modelagem**

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

Botucatu - São Paulo

2007

JULIANA ZIBORDI GIÃO

**COMPORTAMENTO DINÂMICO POPULACIONAL E PREDACÃO  
LARVAL POR *CHRYSOMYA ALBICEPS* (DIPTERA CALLIPHORIDAE):  
EXPERIMENTAÇÃO E MODELAGEM**

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

Prof. Dr. Wesley Augusto Conde Godoy

Orientador

Botucatu - São Paulo  
2007

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

Gião, Juliana Zibordi.

Comportamento dinâmico populacional e predação larval por *Chrysomya albiceps* (Díptera Calliphoridae): experimentação e modelagem / Juliana Zibordi Gião. – Botucatu : [s.n.], 2007.

Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências de Botucatu, 2007.

Orientador: Wesley Augusto Conde Godoy

Assunto CAPES: 20400004

1. Mosca - Ecologia    2. Mosca - População    3. Ecologia animal

CDD 591.5

Palavras-chave: Calliphoridae; Dinâmica populacional; Modelagem; Predação Intraguilda;

*" Pros erros há perdão; pros fracassos, chance; pros amores impossíveis, tempo. De nada adianta cercar um coração vazio ou economizar alma. O romance cujo fim é instantâneo ou indolor não é romance. Não deixe que a saudade sufoque, que a rotina acomode, que o medo impeça de tentar. Desconfie do destino e acredite em você. Gaste mais horas realizando que sonhando, fazendo que planejando, vivendo que esperando, porque embora quem quase morre esteja vivo, quem quase vive já morreu."*

*Luis Fernando Veríssimo*

*Dedico este trabalho a meus queridos pais, Célia e Rodolfo que muitas vezes renunciaram os seus sonhos para que eu pudesse realizar o meu! Muito obrigada! Amo vocês!*

## *Agradecimentos*

*Agradeço a Deus por me acompanhar e me dar forças nessa linda caminhada que é a vida.*

*Ao Prof. Dr. Wesley Augusto Conde Godoy pelo apoio, amizade, confiança e exemplo profissional. Muito obrigada!*

*Agradeço ao pessoal do laboratório, pela amizade e ajuda, principalmente a Carolina que sempre esteve disposta a me ajudar! Muito obrigada pelos conselhos e ajudas técnicas, você foi fundamental na realização deste trabalho! Você mora no meu coração!*

*Às minhas queridas amigas, Maria Cristina, Laura, Elaine, Renata, Marina, Ligiane e ao amigo João Paulo, por nossa convivência maravilhosa...e por muitas risadas! Vocês foram e sempre serão muito especiais na minha vida!*

*Agradeço ao meu noivo, Júnior, por todo o seu amor, respeito, dedicação, cuidado.....Você é meu Anjo, meu protetor, meu consolador... que sabe o que sinto, que me conhece e sempre sabe dizer as palavras que preciso ouvir. Que me envolve em seus braços, e me faz esquecer dos problemas que me aflige. Aquele que sabe me fazer sorrir, quando mais devo chorar. Aquele que me apóia e me ajuda a tomar grandes decisões. Aquele que com o olhar diz que me ama e sabe me fazer a mulher mais feliz*

*do mundo. Agradeço a DEUS por enviar você! Juninho você é o grande amor da minha vida! Te amo muito!*

*Agradeço à minha querida mãe, Célia pela dedicação, apoio e compreensão por todas as vezes que não pude estar presente. Você é a melhor mãe do mundo!*

*Ao meu Pai, Rodolfo pelo apoio e confiança. Muito obrigada!*

*Aos Meus Irmãos, Rodolfo e Renato pela grande amizade, amor e união que temos. Sinto muito a falta de vocês!*

*À minha avó, Mercedes por suas orações, carinhos e todo amor. Você é tudo para mim! Amo você!*

*Aos meus tios, e primos por toda a amizade, carinho e os momentos felizes que passamos juntos.*

*Agradeço aos professores Dr. Sérgio Furtado dos Reis (Dept. Parasitologia, IB, UNICAMP) e Dr. Arício Xavier Linhares (Depto. Parasitologia, IB, UNICAMP) por se disporem a ler este trabalho.*

*Aos funcionários e professores do Departamento de Parasitologia.*

*A todas as pessoas e professores que contribuíram para que eu chegasse até aqui!*

*Por fim agradeço à FAPESP pela bolsa de estudos concedida para a realização deste trabalho (Processo 04/ 12279-0).*

## *Resumo*

A dinâmica populacional de *C. albiceps* foi analisada pela combinação entre modelagem matemática e experimentação laboratorial. Experimentos laboratoriais foram delineados para obter estimativas de parâmetros demográficos sob diferentes dietas alimentares, dieta convencional empregando carne bovina moída como substrato alimentar e a dieta alterada, constituída pela inclusão de larvas de *L. eximia*. A análise populacional foi realizada pela aplicação de dois modelos matemáticos, um centrado na análise da performance populacional em termos de comportamento dinâmico da espécie durante a fase larval e o outro, um modelo predador-presa com respostas funcional e numérica incorporadas. Regressões não-lineares foram empregadas para analisar a relação entre variáveis dependentes e independentes e para estimar parâmetros a serem utilizados nos modelos matemáticos. Os resultados sugerem que *C. albiceps* pode exibir diversos comportamentos dinâmicos, tais como, equilíbrio estável de um ponto, ciclos limite e regime aparentemente caótico, dependendo da magnitude dos parâmetros estimados. Os efeitos da densidade larval e da predação intraguilda se fizerem presentes, demonstrando que a ação predatória exerce influência positiva sobre a população, aumentando os valores dos parâmetros demográficos e conseqüentemente possibilitando o surgimento de comportamentos complexos, como os ciclos e o regime caótico.

## *Abstract*

Population dynamics of *C. albiceps* was analysed by combining mathematical modelling and laboratory experiments. Laboratory experiments were designed to obtain estimates of demographic parameters under different food diets, a conventional diet employing ground beef as food substrate and another diet including larvae of *L. eximia*. A population analysis was performed by applying two mathematical models, a centered on the population performance in terms of dynamic behavior, and another, a predator-prey model with functional and numerical response. Non-linear regressions were employed to analyze the relationship between dependent and independent variables, and to estimate parameters to be used in the mathematical models. The results suggest that *C. albiceps* may exhibit several dynamic behaviors, such as, monotonic stable equilibrium, limit cycles and chaos, depending on the magnitude of the parameters. The intraguild predation and larval density effects were noticed, showing that the predatory action exerts a positive influence on the population, increasing its demographic parameter values and consequently making possible the emergence of complex behaviors, such as cycles and chaos.

## *Sumário*

1. Introdução.....	1
2. Material e Métodos.....	7
2.1 Experimentação laboratorial.....	7
2.1.2 Densidades larvais e competição intraespecífica.....	7
2.1.3 Densidades larvais e predação.....	8
2.1.4 Estimativa da resposta funcional e numérica.....	9
2.2 Análise estatística.....	10
2.3 Modelos matemáticos.....	11
2.3.1 Dependência da densidade (Prout & McChesney, 1985).....	11
2.3.2 Modelo Predador-Presa (Beddington, 1976).....	12
2.4 Simulações numéricas.....	14
3. Resultados.....	15
3.1 Densidades larvais de <i>C.albiceps</i> em dieta convencional.....	15
3.2 Densidades larvais de <i>C.albiceps</i> em dieta com inclusão de <i>L.eximia</i> .....	15
3.3 Estimativa das respostas funcional e numérica.....	16
3.4 Modelos matemáticos e simulações numéricas.....	16
3.4.1 Simulação com o Modelo de Prout & McChesney, 1985.....	16
3.4.2 Modelo Predador-Presa (Beddington, 1976).....	17
4. Discussão.....	19
5. Referências Bibliográficas.....	25
Tabelas.....	36
Figuras.....	41

# *Comportamento dinâmico populacional e predação larval por *Chrysomya albiceps**

## *(Diptera Calliphoridae): Experimentação e modelagem*

### 1. Introdução

A ecologia de populações difere de outras áreas da biologia pela sua natureza essencialmente quantitativa (Schneider, 1994), podendo aplicar a teoria matemática como recurso para modelar padrões biologicamente definidos ou produzir previsões adequadas para diferentes sistemas (Hastings, 1997). A maior parte dos fenômenos biológicos são produzidos por diversos mecanismos que agem simultaneamente. Portanto, a modelagem matemática pode auxiliar na interpretação dos processos biológicos, que a despeito da necessidade de serem visualizados de forma integral, carecem a princípio de análises parciais em razão do grau de complexidade dos sistemas (Roughgarden, 1998). Diversos estudos vem sendo desenvolvidos na interface teoria e experimentação. Entretanto, a conexão entre experimentação laboratorial e teoria populacional tem sido pouco investigada no contexto de dinâmica de predação larval em sistemas discretos como a comunidade de dípteros necrófagos (Faria *et al.*, 2004a, b).

O diálogo construtivista entre teoria e experimentação tem sido encorajado nas últimas décadas, e os resultados obtidos têm mostrado que a conexão interdisciplinar produz informações essenciais para a demografia e dinâmica de interações interespecíficas (Kareiva, 1989; Levin, 1999). Há uma grande variedade de sistemas interessantes para o estudo da interação presa-predador na natureza (Brewer, 1994; Stiling, 1999). Esses sistemas podem variar quanto ao comportamento do predador para capturar suas presas (Brewer, 1994), ao número de presas e predadores (Gotelli, 1995), à abundância de diferentes presas e tamanho do predador e presa (Schoener, 1969).

As moscas-varejeiras do gênero *Chrysomya* (Robineau-Desvoidy) pertencem à família Calliphoridae e incluem cerca de trinta espécies (Dear, 1985). Este gênero era até recentemente restrito ao Velho Mundo e à Australásia em sua distribuição, e nele estão incluídas as espécies mais abundantes e economicamente importantes de moscas-varejeiras (Guimarães et al., 1978; Baumgartner & Greenberg, 1984), pois tem considerável importância médico-veterinária por serem responsáveis por miíases, veiculação de patógenos (Zumt, 1965; Wells & Kurahashi, 1997) e também são indicadores biológicos do tempo de morte em investigação forense (Smith, 1986; Goodbrod & Goff, 1990). De todas as espécies do gênero, *C. megacephalla*, *C. putoria*, *C. albiceps* e *C. rufifacies* estão entre as mais estudadas, devido a introdução ocorrida há cerca de trinta anos, rápida dispersão e colonização nas Américas (Guimarães et al., 1978, 1979; Baumgartner & Greenberg, 1984; Greenberg, 1988).

A América do Sul foi colonizada por *C. megacephalla*, *C. putoria* e *C. albiceps* que se dispersaram rapidamente pelo Continente (Baumgartner & Greenberg, 1984) causando, aparentemente, o declínio de *Cochliomya macellaria*, espécie que ocorre desde o Canadá até a Argentina e por toda a região das Antilhas e Ilhas Galápagos. De forma menos acentuada a introdução das espécies exóticas tem influenciado também a abundância de *Lucilia eximia*, uma espécie Neártica e Neotropical (Guimarães et al., 1979; Prado & Guimarães, 1982; Baumgartner & Greenberg, 1984; Dear, 1985; Madeira et al., 1989). A redução na frequência de *C. macellaria* ocorreu em diversas localidades das Américas após o período de introdução das espécies do gênero *Chrysomya*, sugerindo aparente associação com a invasão (Guimarães et al., 1979; Prado & Guimarães, 1982; Ferreira, 1983; Guimarães, 1984; Greenberg & Szyska, 1984). Recentemente, estudos sobre a variação da fecundidade e do tamanho corpóreo em função da sazonalidade revelaram interessantes padrões de trajetória temporal, com resultados sugerindo similaridade entre

as espécies estudadas, para *L. eximia*, *C. megacephala* e *C. albiceps* (Reigada & Godoy, 2005; Gião & Godoy, 2006; Riback & Godoy, 2007).

Moscas-varejereiras geralmente alimentam-se de substratos efêmeros, portanto a distribuição de imaturos deve influenciar o nível de competição, com conseqüências para a viabilidade dos adultos (De Jong, 1979, 1982), e efeitos sobre a dinâmica populacional (De Jong, 1979; Ives & May, 1985; Turchin, 1998; Godoy *et al.* 2001). O número de ovos ou larvas na carcaça freqüentemente excede a sua capacidade suporte (Kneidel, 1984 a, b), levando os imaturos a competirem por alimento, ou agirem como predadores facultativos (Levot *et al.*, 1979; Goodbrod & Goff, 1990; Faria *et al.*, 1999). Dessa forma, a similaridade entre nichos ecológicos das espécies do gênero *Chrysomya* e nativas sugere a ocorrência de sobreposição interespecífica (Ulliyet, 1950; Guimarães *et al.*, 1979; Ferreira, 1983; Guimarães, 1984; Wells & Greenberg, 1992b).

As interações interespecíficas vem sendo sistematicamente investigadas em estudos analisando a relação de imaturos e adultos das espécies do gênero *Chrysomya* com espécies nativas (Faria *et al.*, 1999; Reis *et al.*, 1999; Faria & Godoy, 2001; Andrade *et al.* 2002; Gião & Godoy, 2006). Parece clara a influência negativa que as espécies do gênero *Chrysomya* exercem sobre as espécies nativas, sobretudo em *Cochliomyia macellaria* (Guimarães *et al.*, 1978, 1979; Prado & Guimarães, 1982; Faria *et al.*, 1999). O impacto gerado pela invasão biológica deve-se provavelmente por dois tipos de interações interespecíficas, competição e predação. As espécies do gênero *Chrysomya* exploram os mesmos recursos alimentares que as nativas, entretanto tem demonstrado maior habilidade competitiva durante o confronto (Wells & Greenberg, 1992a, b, c; Reis *et al.*, 1999). Há duas espécies, *C. albiceps* e *C. rufifacies*, que exibem comportamento predatório durante o período larval, atacando larvas de outras espécies de moscas (Fuller, 1934; Coe, 1978; Erzinçlioglu & Whitcombe, 1983).

A predação larval facultativa já foi estudada em *C. albiceps* por Faria *et al.* (1999) através de experimentos que enfatizaram a preferência por diferentes presas. As taxas de predação foram investigadas sobre o terceiro instar larval de *C. macellaria*, *C. putoria* e *C. megacephala*, sendo constatada a preferência por larvas de *C. macellaria*. Faria *et al.* (1999) também constataram que *C. megacephala* e *C. putoria* são espécies mais ágeis que *C. macellaria* para evitarem o contato com *C. albiceps*. A flexibilidade de *C. albiceps* na escolha de presas sugere que o comportamento predatório desta espécie pode mudar em função da disponibilidade de larvas de diferentes espécies (Faria & Godoy, 2001). Recentemente Faria *et al.* 2004b observaram que a preferência por diferentes presas também pode ser influenciada pelo estágio de desenvolvimento, ou seja *C. albiceps* prefere atacar larvas de *C. macellaria* ao invés de *C. megacephala* quando as presas estão no terceiro instar. Para larvas de segundo instar o resultado é praticamente inverso (Faria *et al.* 2004b). Os resultados encontrados nestes estudos sugerem que a preferência por determinados tipos de presa pode estar relacionada às diferentes características individuais de cada espécie de presa, incluindo componentes físico-químicos capazes de tornar a larva mais ativa ou lenta em termos defensivos ou ainda pela densidade disponível. Essa conclusão é baseada na resposta da presa ao comportamento predatório, já descrito para larvas de moscas varejeiras (Faria *et al.*, 1999; Andrade *et al.*, 2002). O ataque é considerado bem sucedido quando a larva predadora captura e circunda sua presa prendendo-a e introduzindo nela o aparato bucal (Wells & Greenberg 1992a). As espécies do gênero *Chrysomya* têm se mostrado menos susceptíveis à predação que *C. macellaria* já que tornam o processo de captura e ataque mais difíceis para *C. albiceps* (Faria *et al.*, 1999; Faria & Godoy, 2001).

Além de predadora, *C. albiceps* também é canibal no estágio larval (Ullyet, 1950). Este tipo de interação parece ser freqüente durante o período de escassez alimentar (Faria *et al.*, 1999; Rosa *et al.*, 2006). O canibalismo é capaz de alterar o relacionamento competitivo, diminuindo o número

de competidores e aumentando a quantidade de alimento (Fox, 1975; Johansson, 1992; Fincke, 1994). O canibalismo é também considerado benéfico em termos de nutrientes especialmente em situações onde a fonte de alimento é escassa (Fox, 1975; Sonleitner & Guthrie, 1991; Agarwala & Dixon, 1992; Tschinkel, 1993).

A teoria da dinâmica populacional tem sido freqüentemente empregada para estudar cinco espécies de dípteros califorídeos, *C. megacephala*, *C. putoria*, *C. albiceps*, *C. macellaria* e *L. eximia*, ao longo dos últimos dez anos, para melhor compreender aspectos da biologia populacional de cada espécie, importantes para a dinâmica de populações no contexto de invasões biológicas (Reis *et al.*, 1996; Godoy *et al.*, 1996, 1997, 2001; Silva *et al.* 2003; Serra *et al.*, 2007). Os estudos revelaram importantes diferenças determinísticas e estocásticas na dinâmica de equilíbrio populacional e de persistência respectivamente, entre as espécies introduzidas *C. megacephala*, *C. albiceps* e *C. putoria* e as espécies nativas *C. macellaria* e *L. eximia* (Reis *et al.*, 1996; Godoy *et al.*, 2001; Silva *et al.*, 2003; Serra *et al.* 2007). Sobretudo, os resultados indicam que as espécies introduzidas exibem comportamento cíclico e as nativas equilíbrio estável (Godoy *et al.*, 2001; Silva *et al.*, 2003).

A despeito da importância dos estudos realizados a dinâmica de consumo de presas não tem sido ainda investigada sistematicamente em *C. albiceps*. Nada se conhece sobre a influência da predação sobre o comportamento dinâmico de *C. albiceps*. Os estudos realizados até o momento tratam exclusivamente da dinâmica populacional da espécie de forma isolada (Godoy *et al.*, 2001) ou quando focam sobre a interação o problema tem sido abordado no contexto de competição (Rosa *et al.*, 2004, 2006), ou ainda centrado em investigações sobre resposta funcional (Faria *et al.*, 2004a, b). Mesmo assim, em ambos os casos a abordagem não envolve modelos matemáticos desenvolvidos para investigar a dinâmica predador-presa. Pelos menos duas questões importantes associadas ao desempenho populacional de *C. albiceps* poderiam ser levantadas. Pode o consumo

de presas por *C. albiceps* alterar sua dinâmica cíclica estabilizando ou desestabilizando o comportamento dinâmico da espécie? Sendo a presa *L. eximia*, uma espécie nativa, que tipo de influência o seu consumo poderia causar sobre a espécie predadora *C. albiceps*, em termos de resposta funcional?

Este estudo teve a finalidade de analisar a dinâmica populacional de *C. albiceps* sob diferentes condições de dieta alimentar, utilizando substrato alimentar convencional e adicionando presas a ele. O estudo também enfatizou a relação entre densidade e consumo de presas considerando a ação predatória larval por mais que uma predadora. Assim, os objetivos específicos do trabalho foram:

1. Investigar experimentalmente e com modelos matemáticos o comportamento dinâmico de *C. albiceps*, visando avaliar se a predação larval exerce influência sobre a dinâmica populacional da espécie
2. Empregar modelos matemáticos com resposta funcional e numérica para investigar a dinâmica predador-pesa, com embasamento teórico na dependência da densidade e na relação predador-presa.

# *Comportamento dinâmico populacional e predação larval por Chrysomya albiceps*

## *(Diptera Calliphoridae): Experimentação e modelagem*

### 2. Material e métodos

#### 2.1. Experimentação laboratorial

Populações experimentais de *C. albiceps*, denominadas neste estudo “predadoras” e *L. eximia*, denominadas “presas”, foram obtidas a partir de exemplares coletados nas proximidades do Departamento de Parasitologia do Instituto de Biociências da Unesp-Botucatu, São Paulo. Foram utilizadas carcaças de roedores em decomposição como substrato atrativo durante as coletas. Os exemplares coletados foram anestesiados com baixa temperatura, identificados segundo a espécie e colocados em gaiolas com armação de madeira e tela de “nylon” (30x30x30 cm), formando assim as populações em laboratório. As populações receberam água e açúcar *ad libitum* e foram mantidas à  $25 \pm 1^\circ\text{C}$ , fotoperíodo de 12 horas e umidade relativa de 70%. Uma fonte suplementar de proteína foi fornecida às fêmeas de cada espécie, oferecendo fígado bovino fresco, já que se tratam de espécies anautógenas (Linhares, 1988).

#### 2.1.2 Densidades larvais e competição intraespecífica

A competição larval intraespecífica do tipo explorativa foi estabelecida em laboratório pela formação de seis densidades larvais, 100, 200, 400, 600, 800 e 1000, com duas réplicas cada, desenvolvidas em 20g e 50g de carne bovina moída. Este conjunto de densidades larvais é adequado para simular o processo de competição larval em espécies do gênero *Chrysomya*, produzindo decréscimo em parâmetros demográficos em função da densidade (Godoy *et al.* 1993; Von Zuben *et al.* 1993; Reis *et al.*, 1994, 1996; Godoy *et al.* 2001). As diferentes quantidades de recurso alimentar, 20 e 50 gramas, permitem investigar o sistema em diferentes níveis de escassez de alimento.

A fecundidade foi estimada pela contagem do número de ovos por fêmea, expressa como a média diária de ovos, a qual é baseada na extensão do ciclo gonotrófico das espécies de moscas do gênero *Chrysomya* (Linhares, 1988). O tamanho máximo amostral para estimar a fecundidade foi de vinte fêmeas por réplica para cada respectiva densidade. Os insetos foram mortos e dissecados para o registro do número de ovos por fêmea. A sobrevivência foi estimada a partir do número de adultos emergentes em cada densidade larval.

### 2.1.3. Densidades larvais e predação

No experimento em que a predação foi considerada, as larvas de terceiro instar de *C. albiceps* foram submetidas a seis densidades larvais, 100, 200, 400, 600, 800 e 1000, com duas réplicas cada, desenvolvidas em 20g e 50g de carne moída. As larvas de *C. albiceps* receberam o equivalente ao peso do substrato remanescente em larvas de terceiro instar de *L. eximia*, simulando assim o processo de predação intraguilda (Rosa *et al.*, 2004). Dessa forma, as larvas de *C. albiceps* receberam suplemento na dieta, constituído pela adição de presa, que substituiu o substrato

alimentar remanescente. Assim, as estimativas da fecundidade e sobrevivência foram feitas segundo a mesma metodologia já especificada no item anterior.

#### 2.1.4. Estimativa das respostas funcional e numérica

Ao atingirem o terceiro instar, larvas de *L. eximia* foram distribuídas em placas de Petri de acordo com as densidades especificadas a seguir. O delineamento experimental seguiu o padrão inicialmente determinado para estimativas de resposta funcional (Faria *et al.* 2004a, b). Assim, sete densidades de larvas de terceiro instar de *L. eximia*, denominadas “presas” neste estudo, foram estabelecidas com 10, 20, 30, 40, 50, 60 e 70 larvas. A densidade de predadoras foi fixada em 5 larvas de terceiro instar de *C. albiceps* confinadas com as larvas de terceiro instar de *L. eximia* nas densidades acima. O critério para a escolha, tanto da densidade de presas como de predadoras, foi o conhecimento prévio de resultados encontrados em estudos focados em resposta funcional desenvolvidos por Faria *et al.* (2004 b). Os estudos anteriores fixaram a densidade de predadoras em 1 e produziram resultados que sugeriram a inclusão de mais que uma predadora no sistema.

Foram estabelecidas 20 unidades amostrais para cada densidade. As larvas foram acondicionadas nos frascos já mencionados, com duas réplicas de 10 unidades experimentais. Os frascos foram mantidos sobre bancadas nas mesmas condições experimentais mencionadas, e após um período total de 24 horas, com observações de 6 em 6 horas, foram registrados os números de presas mortas por placa de Petri (Faria *et al.*, 2004a, b). Os resultados foram graficamente demonstrados, sendo a variável independente ( $x$ ) a densidade de presas e a variável dependente ( $y$ ), o número de presas consumidas durante a predação.

## 2.2 Análise estatística

Regressões exponenciais para fecundidade e sobrevivência como funções da densidade larval foram ajustadas aos dados, por já se conhecer de estudos prévios a sua adequabilidade analítica, caracterizada por produzir melhores ajustes que as regressões lineares ou hiperbólicas (Reis *et al.*, 1996; Godoy *et al.*, 1997, 2001).

Regressões não lineares foram empregadas para analisar a resposta funcional (Juliano, 2003) de *C. albiceps* sobre a densidade larval de *L. eximia* pelo método dos quadrados mínimos. A função de interferência entre predadores foi também ajustada aos dados para descrever a relação entre densidade e consumo de presas. A função é normalmente descrita como  $aN / 1+awP$  e inclui o termo  $w$  que estima a interferência entre predadores (Turchin, 2003). O termo  $w$  denota ganho ou perda na resposta funcional para o predador, dependendo do quadrante ao qual pertence, na função empregada. As regressões foram ajustadas aos dados utilizando o pacote estatístico para ajustes não-lineares de curvas do software “Lab Fit” (Silva & Silva, 2007). Os parâmetros tempo de manuseio pelo predador sobre a presa, taxa de ataque e a interferência decorrente da ação conjunta dos predadores, foram também estimados pela regressão não-linear.

## 2.3. Modelos matemáticos

### 2.3.1. Dependência da densidade (Prout & McChesney, 1985)

O modelo matemático desenvolvido por Prout & McChesney (1985) foi aplicado para analisar a dinâmica populacional de *C. albiceps*, comparando dois tipos de dieta larval, a primeira inclui somente o substrato alimentar convencional, a carne bovina moída. A segunda porém, inclui larvas de *L. eximia*. A inclusão foi feita convertendo o peso remanescente do substrato convencional em larvas “presas”. O modelo de Prout considera o retardamento devido à competição larval na geração  $t$ , nos parâmetros fecundidade ( $F$ ) e sobrevivência ( $S$ ), na geração subsequente ( $t+1$ ), sendo, portanto uma equação de diferença finita de primeira ordem, escrita como:

$$n_{t+1} = \frac{1}{2} F(n_t) S(n_t) n_t, \quad (1)$$

onde a fração  $\frac{1}{2}$  indica que metade da população é constituída por fêmeas.

A taxa de variação da fecundidade e sobrevivência foi estimada pela regressão exponencial que pode ser escrita como  $F = F^* e^{-fn}$  para fecundidade e  $S = S^* e^{-sn}$  para sobrevivência.  $F^*$  e  $S^*$  são os interceptos da análise de regressão que representam valores máximos (teóricos) de fecundidade e sobrevivência, e  $f$  e  $s$  são os coeficientes de regressão que estimam a taxa de variação da fecundidade e sobrevivência em função da densidade de imaturos. Assim aplicando as funções exponenciais à equação (1), temos

$$n_{t+1} = \frac{1}{2} F^* S^* e^{-(f+s)n_t} n_t \quad (2)$$

A expressão geral para o autovalor ( $\lambda$ ) associado à equação (1) é obtida pela derivada de  $N_{t+1}$  em relação a  $N_t$ , avaliada em  $k$ , que descreve o número de imaturos em equilíbrio. Assim o autovalor ( $\lambda$ ) determina o tipo de equilíbrio populacional pela equação:

$$\lambda = 1 + \frac{1}{2} kS(k) \left. \frac{dF(n_t)}{dN_t} \right|_{n_t=k} + \frac{1}{2} kF(k) \left. \frac{dS(n_t)}{dN_t} \right|_{n_t=k} \quad (3)$$

O comportamento dinâmico de *C. albiceps* pode então ser deduzido pela equação (3). Se ( $\lambda$ ) for menor que 1, em módulo, o equilíbrio é então estável e monotônico, caso contrário o resultado poderá ser cíclico ou mesmo caótico.

### 2.3.2. Modelo Predador - Presa (Beddington, 1976)

A inexistência de um modelo específico para descrever a predação larval intraguilda tem motivado estudos com modelos inicialmente fundamentados na teoria de Lotka-Volterra, ainda que não incorporem na íntegra particularidades da predação em moscas-varejeiras. O embasamento para modelos hospedeiro-parasitóide ou predador-presa, os quais são em essência derivados da teoria predador-presa inicialmente formulada por Lotka-Volterra, foi proposto por Nicholson & Bailey. As equações que descrevem a interação podem ser escritas como:

$$N_{t+1} = N_t \exp(r_0 - aP_t) \quad (4a)$$

$$P_{t+1} = N_t [1 - \exp(-aP_t)] \quad (4b)$$

onde  $N_t$  é o número de presas,  $r_0$  é a taxa de crescimento inicial,  $a$  é a taxa de ataque do predador sobre a presa e  $P_t$  é o número de predadores. O modelo de Nicholson & Bailey é caracterizado por oscilações divergentes e instáveis, e tem se mostrado adequado para estudos em laboratório quando feitos alguns ajustes. Tornando o modelo mais adequado ao crescimento limitado, pode-se adicionar auto limitação para a equação da presa, introduzindo de certa forma a dependência da densidade no modelo. Beddington *et al* (1976) combinaram a teoria de Nicholson & Bailey com o modelo de Ricker, produzindo:

$$N_{t+1} = N_t \exp[r_0(1 - \frac{N_t}{K}) - aP_t] \quad (5a)$$

$$P_{t+1} = N_t [1 - \exp(-aP_t)] \quad (5b)$$

As equações 5a e 5b, por serem escritas em tempo discreto podem gerar variedade de comportamentos dinâmicos, incluindo pontos estáveis, ciclos limites estáveis, quase periodicidade e caos (Beddington, 1976), dependendo da magnitude de seus parâmetros..

Adicionando a resposta funcional ao modelo obtém-se:

$$N_{t+1} = N_t \exp[r_0(1 - \frac{N_t}{K}) - aP_t / (1 + ahN_t + a.w.P_t)] \quad (6a)$$

$$P_{t+1} = xN_t \{ [1 - \exp[(-aP_t / (1 + ahN_t + awP_t))] ] \} \quad (6b)$$

onde  $h$  é o tempo de manuseio,  $w$  é o ganho ou perda pela presença de outros predadores da mesma espécie,  $x$  é o número médio de presas produzido pela utilização de presas como recurso alimentar (Resposta numérica).

#### 2.4. Simulações numéricas

A partir das estimativas obtidas em laboratório e pela obtenção dos valores gerados nas regressões estatísticas, as simulações foram feitas para a determinação do impacto de diferentes densidades *C. albiceps* sobre recurso alimentar restrito e a determinação do impacto da predação por *C. albiceps* sobre *L. eximia*, na dinâmica populacional de *C. albiceps*. As simulações foram efetuadas em tempo discreto para investigar a dinâmica da espécie, empregando o software MATLAB versão 5.3 (Hanselman & Littlefield, 1997).

*Comportamento dinâmico populacional e predação larval por Chrysomya albiceps*  
*(Diptera Calliphoridae): Experimentação e modelagem*

3. Resultados

3.1. Densidades larvais de *C. albiceps* em dieta convencional

Nas tabelas 1 e 2 pode-se observar o decréscimo na fecundidade média e sobrevivência de *C. albiceps* em 50g e 20g de substrato alimentar para diferentes densidades de 100, 200, 400, 600, 800 e 1000 larvas. A variação da fecundidade e sobrevivência em função da densidade larval foi significativa e a função exponencial descreveu adequadamente a trajetória dos valores para as duas dietas (tabelas 5 e 6).

3.2. Densidades larvais de *C. albiceps* em dieta com a inclusão de *L. eximia*

O decréscimo na fecundidade e sobrevivência em diferentes densidades larvais também foi encontrado quando a predação larval por *C. albiceps* sobre *L. eximia* foi considerada nos experimentos. Comparando as tabelas 1 e 2 com as 3 e 4 observa-se expressiva influência da predação sobre a fecundidade e a sobrevivência de *C. albiceps*, principalmente nos experimentos com 20 gramas de alimento. Exceto em poucas densidades, a inclusão de presas na dieta alimentar produziu aumento nos valores dos parâmetros demográficos fecundidade e sobrevivência (Tabelas

1 à 4). A variação dos parâmetros demográficos em resposta à densidade larval foi significativa e a função exponencial descreveu satisfatoriamente a trajetória dos valores para as duas dietas (tabelas 7 e 8).

### 3.3. Estimativa das respostas funcional e numérica

Nas figuras 1, 2, 3 e 4 pode-se observar a resposta funcional para o consumo de presas em função da densidade de larvas de *L. eximia* em 6, 12, 18 e 24 horas respectivamente, com 5 larvas predadoras de *C. albiceps*. O padrão de resposta funcional do tipo II descreveu satisfatoriamente a trajetória dos valores resultantes da relação densidade e consumo de presas em *C. albiceps* e com variação significativa nos valores observados (tabela 9).

A figura 5 mostra a trajetória da fecundidade (“resposta numérica”) em *C. albiceps* em relação às densidades de presas, sugerindo que o número de ovos da espécie exibe padrão assintótico similar à resposta do tipo II em função do consumo de presas.

### 3.4. Modelos Matemáticos e simulações numéricas

#### 3.4.1. Simulação com o Modelo de Prout & McChesney, 1985

Com os valores obtidos nas regressões exponenciais para fecundidade e sobrevivência (Tabs. 5, 6, 7 e 8), simulações foram feitas com o modelo de Prout & McChesney (1985), demonstrando que a dinâmica populacional de *C. albiceps* exibe um padrão de comportamento

dinâmico similar às flutuações caóticas, quando os parâmetros utilizados foram os obtidos a partir da dieta convencional em 50g de alimento (Fig. 6). A figura 7 mostra o diagrama de bifurcação exibindo equilíbrio estável de um ponto ( $0 < S < 0.4$ ), ciclos limite ( $0.4 < S < 0.8$ ) e caos ( $0.8 < S < 1$ ) para a sobrevivência. A figura 8 mostra equilíbrio estável para  $F > 0$  e  $F < 16$ , ciclos limite ( $16 < F < 33$ ) e caos ( $34 < F < 40$ ) para a fecundidade. Ambos os diagramas foram feitos a partir do experimento com 50g. A figura 9 mostra o equilíbrio estável para o experimento com 20g. Ambos os diagramas (sobrevivência e fecundidade) mostram apenas dois comportamentos, equilíbrio estável e ciclo limite de dois pontos (Figs. 10 e 11).

Os parâmetros obtidos dos experimentos em que a dieta foi acrescida de larvas de *L. eximia* não influenciaram a dinâmica de *C. albiceps* na dieta com 50g. Os resultados para os valores obtidos no experimento com 50g sugere comportamento aparentemente caótico para *C. albiceps* (Fig. 12). Os gráficos de bifurcação mostram resultados semelhantes às simulações com dieta convencional (Figs. 13 e 14). Entretanto, os valores dos parâmetros demográficos obtidos dos experimentos com 20g de dieta com presas influenciaram os resultados, se comparados à dieta convencional (Figs. 15, 16 e 17). O comportamento dinâmico para *C. albiceps* em dieta com presas em 20g foi o ciclo limite de dois pontos (Fig. 15). O diagrama de bifurcação para sobrevivência indica, equilíbrio estável e ciclos limite (Fig. 16). O diagrama para a fecundidade indica de equilíbrio estável até o caos (Fig. 17).

### 3.4.2. Modelo Predador - Presa (Beddington, 1976)

As simulações feitas com o modelo de Beddington (1976), demonstraram que, com a taxa de crescimento igual a 1 e com resposta numérica baixa ( $c=0.01$ ) o equilíbrio de um ponto foi

encontrado, porém com persistência só para presa, *L. eximia* (Figs. 18 a, b, c, d). Entretanto, com a resposta numérica moderada ( $c=0.5$ ) e alta ( $c=1$ ) a extinção determinística foi encontrada para todas as horas de exposição das presas às predadoras (Figs. 18 e, f, g, h, i, j, k, l).

Nas simulações com a taxa de crescimento igual a 2 e com baixa resposta numérica o sistema tende ao equilíbrio estável de um ponto, da mesma forma citada na simulação anterior, (Fig. 19 a, b, c, d) em todas as horas de exposição ao predador. Com a resposta numérica moderada e alta os resultados das simulações sugerem extinção determinística no decorrer do tempo, porém, as simulações demonstram persistência de *C. albiceps* e *L. eximia* durante algumas gerações. Além disso, nota-se a tendência cíclica esboçada pelas séries temporais. (Figs. 19 g, h, i, l).

Já nas simulações com taxa de crescimento igual a 3 e com baixa resposta numérica o sistema tende aparentemente ao caos para a população de *L. eximia* (Figs. 20 a, b, c, d) em todos os períodos. Tanto para a resposta numérica moderada como para a alta a extinção determinística (Fig. 20 e, f, g, h, i, j, k, l) também foi encontrada. A resposta numérica moderada e alta também exerce influência positiva sobre o sistema, produzindo persistência para as duas espécies durante algumas gerações. Além disso a tendência de oscilações cíclicas também aparece (Figs. 20 e, g, h, i, k, l).

## *Comportamento dinâmico populacional e predação larval por Chrysomya albiceps*

### *(Diptera Calliphoridae): Experimentação e modelagem*

#### 4. Discussão

Os resultados encontrados para as densidades larvais investigadas tanto com a dieta convencional como com a dieta incluindo a adição de larvas de *L. eximia*, confirmam que este conjunto de densidades larvais é adequado para simular o processo de competição larval em *C. albiceps*, conhecido por produzir decréscimo em parâmetros demográficos em função da densidade (Godoy *et al.* 2001). A dependência da densidade tem sido frequentemente estudada em populações de insetos, incluindo moscas varejeiras (Bakker, 1961; Mueller, 1985; Goodbrod & Goff, 1990; Ribeiro *et al.*, 1993; Reis *et al.*, 1994; Godoy *et al.*, 1996; Godoy *et al.*, 2001). Os resultados nesses estudos revelam que tanto a sobrevivência como a fecundidade são funções decrescentes da densidade larval (Von Zuben *et al.*, 1993; Reis *et al.*, 1994; Reis *et al.*, 1996).

Park (1954) classificou a competição em dois tipos: exploratória e por interferência. As moscas do gênero *Chrysomya* exibem usualmente padrões de competição do tipo exploratória (Von Zuben *et al.*, 1993; Reis *et al.*, 1994; Reis *et al.*, 1996), mas em *C. albiceps* e *C. rufifacies* o padrão de competição pode mudar em função do seu comportamento de predadora intraguilda e também canibal (Fox, 1975; Polis, 1981; Faria *et al.* 2004b), podendo agir por interferência quando opta pela predação.

Os resultados encontrados nas densidades larvais com predação e em 50g de alimento não diferiram significativamente dos observados para a dieta convencional com 50 g. Já para os resultados encontrados nos experimentos com 20g de substrato alimentar com e sem adição de presas, observou-se alteração significativa principalmente na sobrevivência, mostrando que a

predação foi suficiente para elevá-la a patamares maiores que os obtidos na ausência de presas. Estes resultados sugerem que o comportamento predatório de *C. albiceps* pode estar relacionado ao seu sucesso em termos demográficos, já que sua performance interativa em termos intraespecíficos é inferior a interespecífica, provavelmente em resposta ao balanço entre canibalismo e predação (Rosa *et al.*, 2004).

Diversos fatores influenciam tanto a predação como o canibalismo, como por exemplo, vulnerabilidade das presas (Polis, 1981; Elgar & Crespi, 1992), tamanho (O' Brien *et al.*, 1976; Polis, 1981; Folkvord & Hunter, 1986; Bailey & Polis, 1987), estágio de desenvolvimento (Polis, 1981; Hausfater & Hrdy, 1984; Polis, 1984; Elgar & Crespi, 1992), nível de saciação (Fox, 1975; Polis, 1981), densidade (Fox, 1975; Hunter & Krimbrell, 1980; Polis, 1981; Crowley *et al.*, 1987; Orr *et al.*, 1990), quantidade e qualidade do alimento (Fox, 1975; Polis, 1981; Giray *et al.*, 2001), e feromônios (Schausberger & Croft, 1999). O canibalismo pode influenciar a dinâmica populacional (Dong & Polis, 1992) interferindo na estabilização da população (Polis, 1981; Hastings & Costantino, 1987; Orr *et al.*, 1990), sendo capaz de alterar a interação de competição, diminuindo o número de competidores e aumentando a quantidade de alimento (Fox, 1975; Johansson, 1992; Fincke, 1994), podendo ser considerado benéfico em termos de nutrientes, especialmente em situações onde a fonte de alimento é escassa (Ho & Dawson, 1966; Fox, 1975; Sonleitner & Guthrie, 1991; Spence & Carcamo, 1991; Agarwala & Dixon, 1992; Tschinkel, 1993).

Embora o canibalismo em *C. albiceps* sob baixa densidade seja provavelmente reduzido, a interação é freqüente quando o alimento é escasso (Faria *et al.*, 2004; Rosa *et al.*, 2004). É provável que a predação ocorra antes do canibalismo, já que larvas de outras espécies são aparentemente mais fáceis de serem capturadas do que as coespecíficas (Faria & Godoy, 2001).

Os resultados da estimativa da resposta funcional através dos ajustes de funções não-lineares indicaram padrões de resposta funcional do tipo II. O tipo II de resposta funcional é provavelmente o mais comum, visto que na maioria dos grupos de insetos o predador atinge o ponto de saturação a partir de determinada densidade (Hassel, 1978; Faria *et al.*, 2004 a, c). O aumento do consumo de presas com a densidade pode ser atribuído pelo menos a dois fatores, o tempo de manuseio do predador sobre a presa e o nível de voracidade do predador, descrito pela taxa de ataque (O'Neil & Stimac, 1985, 1988).

O tempo de manuseio varia em função do tipo de presa disponível (Case, 2000) e da heterogeneidade espacial (Lipcius & Hines, 1986). Determinadas presas são facilmente encontradas e capturadas, encurtando o tempo e a energia gasta no processo de procura e manuseio, ao passo que outras demandam maior tempo nesse processo (De Clercq *et al.*, 2000).

A resposta numérica da larva predadora foi dependente da densidade das presas, sendo representada por uma função curvilínea assintótica, lembrando a trajetória produzida pela resposta funcional do tipo II. Essa similaridade sugere uma saturação na produção de ovos em função da densidade de presas. Apesar de não ser usual o termo “resposta do tipo II” em análises de resposta numérica, esta função está associada à resposta funcional do predador, já que o consumo de presas incide tanto sobre a dinâmica de ingestão como sobre a produção de prole (Gotelli, 1995). Somente uma parte da energia derivada da biomassa da presa é convertida para a produção de ovos, a outra é gasta com o metabolismo na conversão do alimento e na respiração para a manutenção da vida (Faria *et al.*, 2006).

Tanto a resposta funcional como a numérica são componentes essenciais a serem considerados na descrição da dinâmica populacional em sistemas predador-presa, já que a taxa de natalidade do predador pode aumentar à medida que ele consegue capturar maior número de presas (Solomon, 1949; Case, 2000). Diversos estudos têm analisado as respostas funcional e numérica

separadamente. A resposta funcional do predador em relação ao número de presas consumidas pode ter relação com a resposta numérica não só em termos do número de ovos disponíveis, mas também na eficiência da conversão da biomassa em progênie (Omkar & Pervez, 2004). O aumento no consumo de presas tende a garantir a resposta numérica do predador pelo melhoramento direto e rápido em sua aptidão e pela garantia de sua prole.

Os resultados das simulações com o modelo de Prout & McChesney (1985), mostraram que os comportamentos exibidos, equilíbrio estável, ciclo limite de dois pontos e oscilações aparentemente caóticas estão associados à sobrevivência e à fecundidade. Nos experimentos em que foram oferecidas 50g de substrato convencional e 50g de substrato com adição do equivalente ao peso do substrato remanescente em larvas de 3º instar de *L. eximia*, comportamentos mais complexos, tais como ciclos e caos, foram resultados freqüentes. *Chrysomya albiceps* foi dessa forma a única espécie dentre as outras da família Calliphoridae a exibir comportamento aparentemente caótico. É interessante notar que a espécie difere das outras também de várias outras formas, sendo predadora intraguilda, canibal e exibindo desvios expressivos na razão sexual (Polis *et al.* 1989; Faria *et al.* 1999; Serra *et al.* 2005).

O comportamento aparentemente caótico exibido pela espécie também indica alto grau de instabilidade em termos de persistência populacional segundo o paradoxo do enriquecimento (Kato-Yamamura *et al.*, 1999). Recentemente Serra *et al.* (2007) analisaram a dinâmica de extinção *C. albiceps*, *C. megacephala*, *C. putoria*, *C. macellaria* e *L. eximia* concluindo que sob vários aspectos *C. albiceps*, dentre todas investigadas, é a que mais exhibe susceptibilidade à extinção local.

No experimento em que foram oferecidas 20g de substrato alimentar para *C. albiceps*, com a escassez alimentar maior, tanto a sobrevivência como a fecundidade sofreram um decréscimo, sobretudo a sobrevivência, levando a população a produzir equilíbrio estável de um ponto, pois

valores baixos de sobrevivência e fecundidade tendem a produzir maior estabilidade. No experimento em que foi adicionado o peso remanescente de 20g em larvas de 3° instar de *L. eximia*, a população passou a exibir um ciclo limite de dois pontos. Godoy *et al.* (2001) sugerem que *C. albiceps* é uma espécie mais susceptível a mudanças no comportamento dinâmico do que *C. megacephala* e *C. putoria* em resposta à magnitude de seu alto valor que de certa forma reflete sua sobrevivência e fecundidade.

Para as simulações realizadas com o modelo predador-presa de Beddington (1976), as populações apresentaram resultados associados à magnitude da taxa de crescimento, parâmetros incorporados à equação pela combinação com o modelo de Ricker. Entretanto, para todos os casos indicativos de persistência, tanto para *L. eximia* como para *C. albiceps*, houve forte associação com o espaço paramétrico, sobretudo, da resposta numérica. Pequenas alterações no valor de  $c$  (resposta numérica) podem gerar flutuações cíclicas, como ciclos limites, produzidos tanto para o predador como para a presa. Respostas moderadas e altas geraram maior persistência de ambos, com comportamentos aparentemente cíclicos. Estes resultados refletem de certa forma os resultados exibidos pelo modelo de Prout & McChesney (1985), já que baixas taxas de crescimento ( $r = 1$ ) e baixas respostas numéricas são geralmente a resposta das populações ao efeito negativo da densidade larval sobre os parâmetros demográficos sobrevivência e fecundidade, funções decrescentes incorporadas aos modelos de Prout & McChesney (1985).

Concluindo, a análise aqui realizada revelou que a predação intraguilda parece ser o mecanismo pelo qual *C. albiceps* recorre para manter tamanhos populacionais em patamares tão altos. Sob alta densidade intraespecífica a espécie parece optar pelo canibalismo. Sob alta densidade interespecífica *C. albiceps* parece recorrer à predação para garantir sua boa performance populacional. Além disso, a espécie parece ser extremamente flexível para alterar seus padrões de

comportamento dinâmico de acordo com a demanda de alimento, compensando sua baixa sobrevivência com alta fecundidade advinda da resposta numérica obtida pela predação larval.

Neste estudo foi possível observar a importância quantitativa e qualitativa do comportamento predatório de *C. albiceps* para a sua dinâmica populacional. A sua performance interativa pode então ser explicada por sua condição de predadora intraguilda na fase larval.

## 5. Referências Bibliográficas

- AGARWALA, B. K. and DIXON, A. F. G. (1992). Laboratory study of cannibalism and interspecific predation in ladybirds. - *Ecol. Entomol.* **17**: 303-309.
- ANDRADE, J. B., ROCHA, F. A., RODRIGUES, P., ROSA, G. S., FARIA, L. D. B., VON ZUBEN, C. J., ROSSI, M. R. & GODOY, W. A. C. (2002) Larval dispersal and predation in experimental populations of *Chrysomya albiceps* and *Cochliomyia macellaria* (Diptera: Calliphoridae). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz.* **97**: 1137-1140.
- BAILEY, K. H., and POLIS, G. A. (1987). An experimental analysis of optimal and central place foraging by the harvester ant, *Pogonomyrmex californicus*. *Oecologia* **72**: 440-448.
- BAKKER, K. (1961). An analysis of factors which determine success in competition for food among larvae of *Drosophila melanogaster*. *Archives Neerlandaises de Zoologie* **14**: (2) 200-281.
- BAUMGARTNER, D. L. & GREENBERG, B. (1984) The genus *Chrysomya* (Diptera: Calliphoridae) in the New World. *Journal of Medical Entomology.* **21**: 105-113.
- BEDDINGTON, J. R., FREE, C. A. & LAWTON, J. H. (1976) Concepts of stability and resilience in predator-prey models. *Journal of Animal Ecology.* **45**: 791-816.
- BREWER, R. (1994). **The science of ecology.** 2<sup>nd</sup> ed. Saunders College Publishing.
- CASE, T.J. (2000). **An illustrated guide of theoretical ecology.** Oxford university press.
- COE, R. L. (1978). The decomposition of elephant carcasses in the Tsavo (East) National, Kenya. *Journal of Arid Environments.* **1**: 71-86.
- CROWLEY, P., NISBET, R., GURNEY, W., LAWTON, J. (1987). Population regulation in animals with complex life histories: Formulation and analysis of a damself model. *Adv. Ecol. Res.* **17**: 1-59.

- DEAR, J. P. (1985) A revision of the New World Chrysomyini (Diptera: Calliphoridae). *Revista Brasileira de Zoologia*. **3**: 109-169.
- DE CLERCQ, P.; MOHAGHEGH, J.; TIRRY, L. (2000). Effect of host plant on the functional response of the predator *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae). *Biological Control*. **18**: 65-70.
- DE JONG, G., (1979). The influence of the distribution of juveniles over patches of food on the dynamics of a population. *Neth. J. Zool.* **29**: 33-51.
- DE JONG, G. (1982). The influence of dispersal pattern on the evolution of fecundity. *Neth. J. Zool., Leiden*, **32**(1):1-30.
- DONG, Q. & POLIS, G. A. (1992). The dynamics of cannibalistic populations: A foraging perspective. In Elgar, M. A., and Crespi, B. J. (eds.), *Cannibalism, Ecology and Evolution Among Diverse Taxas*, Oxford Science, Oxford, pp. 13-38.
- ELGAR, M. A., and CRESPI, B. J. (1992). Ecology and evolution of cannibalism. In Elgar, M. A., and Crespi, B. J. (eds.), *Cannibalism, Ecology and Evolution Among Diverse Taxas*, Oxford Science, Oxford, pp. 1-13
- ERZINÇLIOĞLU, Y. Z. & R. P. WHITCOMBE (1983) *Chrysomya albiceps* (Wiedemann) (Dipt., Calliphoridae) in dung and causing myiasis in Oman. *Entomologist's Monthly Magazine*. **119**: 51-52.
- FARIA, L.D.B., ORSI, L., TRINCA, L.A. & GODOY, W.A.C. (1999). Larval predation by *Chrysomya albiceps* on *Cochliomyia macellaria*, *Chrysomya megacephala* and *Chrysomya putoria*. *Entomol. Exp. Appl.* **90**: 149-155.
- FARIA , L.D.B. & GODOY W.A.C. (2001) Prey choice by facultative predator larvae of *Chrysomya albiceps* (Diptera: Calliphoridae). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*. **96**: 875-878.

- FARIA, L. D. B., GODOY, W. A. C. and REIS, S. F. (2004)a. Larval Predation on Different Instars in Blowfly Populations. - *Braz. Arch. Biol. Technol.* **47**: 887-894.
- FARIA, L. D. B., TRINCA, L. A. & GODOY, W. A. C. (2004)b Cannibalistic behavior and functional response in *Chrysomya albiceps* (Diptera: Calliphoridae). *Journal of Insect Behavior.* **17**: 251-261.
- FARIA, L. D. B., GODOY, W. A. C. & TRINCA, L. A. (2004)c Dynamics of handling time and functional response by larvae of *Chrysomya albiceps* (Dipt., Calliphoridae) on different prey species. *Journal of Applied Entomology.* **128**: 432-436.
- FARIA, L. D. B., REIGADA, C., TRINCA, L. A., GODOY, W. A. C. (2006). Foraging behaviour by intraguild predator blowfly *C. albiceps* (Díptera: Calliphoridae). *J. Ethol.* (DOI 10.1007/s10164-066-0025-9).
- FERREIRA, M. J. M. (1983) Sinantropia de Calliphoridae (Díptera) em Goiânia, GO. *Revista Brasileira de Biologia.* **43**: 199-210.
- FINCKE, O. M. (1994). Population regulation of a tropical damselfly in the larval stage by food limitation, cannibalism, intraguild predation and habitat drying. *Oecologia* **100**: 118-127.
- FOLKVORD, A., and HUNTER, J.R. (1986). Size-specific vulnerability of northern anchovy, *Engraulis mordax*, larvae to predation by fishes. *Fish. Bull.*(U. S.) **84**: 859-869.
- FOX, L. R. (1975). Cannibalism in natural populations. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **6**: 87-106.
- FULLER, M. E. (1934) The insect inhabitants of carrion, a study in animal ecology. *Bulletin of the Council for Scientific and Industrial Research, Melbourne* **82**: 5-62.
- GENKAI-KATO, M., YAMAMURA, N. (1999). Unpalatable prey resolves the paradox of enrichment. *Proc. R. Soc. Lond. B* **266**: 1215-1219.
- GIÃO, J. Z. & GODOY, W. A. C. (2006) Seasonal population dynamics in *Lucilia eximia* (Diptera: Calliphoridae). *Neotropical Entomology* **35** (6): 753-756.

- GIRAY, T., LUYTEN, Y., MACPHERSON, M., STEVENS, L. (2001). Physiological bases of cannibalism and its evolution in the four beetle *Tribolium confusum*. *Evolution* **55**: 797-806.
- GODOY, W. A. C., REIS, S. F., VON ZUBEN, C. J., RIBEIRO, O. B. (1993) Population dynamics of *Chrysomya putoria* (Diptera: Calliphoridae). *Journal of Applied Entomology*, **116**: 163-169.
- GODOY, W. A. C., VON ZUBEN, C. J., REIS, S. F., VON ZUBEN, F. J. (1996) Dynamics of experimental blowflies (Diptera: Calliphoridae): Mathematical modelling and the transition from asymptotic equilibrium to bounded oscillations. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **91**: 641-648.
- GODOY, W. A. C., VON ZUBEN, C. J., REIS, S. F. & VON ZUBEN, F. J. (1997) The spatial dynamics of native and introduced blowflies (Dipt. Calliphoridae). *Journal of Applied Entomology*. **121**: 305-309.
- GODOY, W. A. C., VON ZUBEN, F. J., VON ZUBEN, C. J., REIS, S. F. (2001) Spatio-temporal dynamics and transition from asymptotic equilibrium to bounded oscillations in *Chrysomya albiceps* (Diptera, Calliphoridae). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*. **96**: 627-634.
- GOODBROD, J. R. and GOFF, M. L. (1990). Effects of larval population density on rates of development and interactions between two species of *Chrysomya* (Diptera: Calliphoridae) in laboratory culture. - *J. Med. Entomol.* **27**: 338-343.
- GOTELLI, N. J. (1995) **A primer of ecology**. Sinauer Associates, Sunderland MA.
- GREENBERG, B. (1988) *Chrysomya megacephala* (F.) (Diptera: Calliphoridae) collected in North America and notes on *Chrysomya* species present in the New World. *Journal of Medical Entomology*, **25**: 199-200.

- GREENBERG, B. & SZYSKA, M. L. (1984) Immature stages and biology of fifteen species of peruvian Calliphoridae (Diptera). *Annals of the Entomological Society of America*, **77**, 488-517.
- GUIMARÃES, J. H. (1984) Considerações gerais sobre as moscas do gênero *Chrysomya* no Brasil. *Agroquímica*, **24**: 8-12.
- GUIMARÃES, J. H., PRADO, A. P., LINHARES, A. X. (1978) Three newly introduced blowfly species in Southern Brazil (Díptera: Calliphoridae). *Revista Brasileira de Entomologia*, **22**: 53-60.
- GUIMARÃES, J. H., PRADO, A. P., BURALLI, G. M. (1979) Dispersal and distribution of three newly introduced species of *Chrysomya* Robineau-Desvoidy in Brazil (Diptera, Calliphoridae). *Revista Brasileira de Entomologia*, **23**: 245-255.
- HANSELMAN, D. & LITTLEFIELD, B. (1997). **The student edition of Matlab**. Prentice Hall, Upper Saddle River, NJ.
- HASSELL, M.P. (1978). **The dynamics of arthropod predator-prey systems**. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.
- HASTINGS, A. and CONTANTINO, R. F. (1987). Cannibalistic egg-larva interactions in *Tribolium*: An explanation for the oscillations in population numbers. *Am.Nat.* **120**: 36-52.
- HASTINGS, A. (1997) **Population biology, concepts and models**. Springer. N. Y.
- HAUSFATER, G., and HRDY, S. (1984). **Infanticide: Comparative and Evolutionary Perspectives**, Aldine, New York.
- HO, F. K., and DAWSON, P. S. (1966). Egg cannibalism by *Tribolium* larvae. *Ecology* **47**: 318-322.
- HUNTER, J. R., and KIMBRELL, C. A. (1980). Egg cannibalism in the northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fish. Bull. (U.S.)* **78**: 811-816.

- IVES, A. R. & MAY, R. M. (1985). Competition within and between species in a patchy environment: Relations between microscopic and macroscopic models. *Journal of Theoretical Biology*. **115** (1): 65-92.
- JOHANSSON, G. (1992). Effects of zooplankton availability and foraging mode on cannibalism in three dragonfly larvae. *Oecologia* **91**: 179-183.
- JULIANO, S.A. (2003). Non-linear curve-fitting: predation and functional response curves. In: **Design and Analysis of Ecological Experiments**, 3rd (eds S.M Scheiner & Gurevitch). Chapman & Hall, New York. 178- 196.
- KAREIVA. (1989) Renewing the dialogue between theory and experiments in population ecology. *In: Perspectives in Ecological theory* (eds. J. Roughgarden, R. May, S. A. Levin ), Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.
- KNEIDEL, K. A. (1984)a. Competition and disturbance in communities of carrion breeding diptera. *Journal of Animal Ecology*. **53**: 849-865.
- \_\_\_\_\_ (1984)b. The influence of carcass taxon and size on species composition of carrion-breeding Diptera. *The American Midland Naturalist*. **111**: 57-63.
- LEVIN, S. (1999) **Fragile dominion, complexity and commons**. Perseus books, Reading Ms.
- LEVOT, G. W., BROWN, K. R., SHIPP, E. (1979). Larval growth of some Calliphorid and sarcophagid Diptera. *Bull. Ent. Res.* **69**: 469-475.
- LINHARES, A. X. (1988) The gonotrophic cycle of *Chrysomya megacephala* (Diptera, Calliphoridae) in the laboratory. *Revista Brasileira de Entomologia*, **32**: 383-392.
- LIPCIUS, R.N. & HINES, A.H. (1986). Variable function responses of a marine predator in dissimilar homogeneous microhabitats. *Ecology*. **67**: 1361-1371.

- MADEIRA, N. G., SILVEIRA, G. A. R. & PAVAN, C. (1989) The occurrence of primary myiasis in cats caused by *Phaenicia eximia* (Diptera: Calliphoridae). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **84**: 341.
- MUELLER, L. D. (1985). The evolutionary ecology of *Drosophila*. *Evolutionary Biology* **19**: 37-98.
- O' BRIEN, W., SLADE, N., VINYARD, G. (1976). Apparent size as the determinant of prey selection by bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). *Ecology* **57**: 1304-1310.
- OMKAR & PERVEZ, A. (2004). Functional and numerical responses of *Propylea dissecta* (Col., Coccinellidae). *Journal of Applied Entomology*. **128**: 140-146.
- O'NEIL, R.J. & STIMAC, J.L. (1985). **Developing sampling programs to characterize movement of biotic agents**. In: Movement and Dispersal of Agriculturally Important Biotic Agents. Ed. by Mackenzie, D.R.; Barfield, C.S.; Kennedy, G.G.; Berger, R.D.; Taranto, D.J.; Baton Rouge, L.A. Claitor Publ. 249-258.
- O'NEIL, R. J. & STIMAC, J.L. (1988). Model os arthropod predation on velvetbean caterpillar (Lepdoptera: Noctuidae) larvae in soybeans. *Environ. Entomol.* **17**: 983-987.
- ORR, B. K., MURDOCH, W.W., BENCE, J. R. (1990). Population regulation, convergence, and cannibalism in *Notonecta* (Hemiptera). *Ecology* **71**: 68-82.
- PARK, T. (1954). Experimental studies of interspecies competition. II Temperature, humidity, and competition of two species of *Tribolium*. *Physiological Zoology* **27**: 177-238.
- POLIS, G.A. (1981) The evolution of dynamics of intraspecific predation. *Ann Rev Ecol System* **12**: 125-251.
- POLIS, G. A. (1984). Age structure component of niche width and intraspecific resource partitioning by predators: Can age groups function as ecological species? *Am. Nat.* **123**: 541-564.

- POLIS, G.A, MYERS C.A., HOLT, R.D. (1989). The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat other. *Ann Rev Ecol System* **20**: 297-330
- PRADO, A.P. & GUIMARÃES, J.H., (1982) Estado atual de dispersão e distribuição do gênero *Chrysomya* Robineau-Desvoidy na região Neotropical (Diptera: Calliphoridae). *Revista Brasileira de Entomologia* **26**: 225-231.
- PROUT, T. & MCCHESENEY, F. (1985) Competition among immatures affects their adult fecundity: population dynamics. *American Naturalist*, **126**: 521-558.
- REIGADA, C. ; GODOY, W. A. C. (2005). Seasonal fecundity and body size in *Chrysomya megacephala* (Fabricius) (Diptera: Calliphoridae). *Neotropical Entomology* **34**: 163-168.
- REIS, S. F., G. S., GODOY, W. A. C., VON ZUBEN, C. J. AND RIBEIRO, O. B. (1994). Variação em caracteres bionômicos em função de densidade larval em *Chrysomya megacephala* e *Chrysomya putoria* (Diptera, Calliphoridae). - *Rev. Bras. Entomol.* **38**: 33-46.
- REIS, S. F., TEIXEIRA, M. A., VON ZUBEN, F. J., GODOY, W. A. C., VON ZUBEN, C. J. (1996) Theoretical dynamics of experimental populations of introduced and native blowflies (Diptera: Calliphoridae). *Journal of Medical Entomology*, **33**: 537-544.
- REIS, S. F., VON ZUBEN C. J., & GODOY W. A. C. (1999) Larval aggregation for food in experimental population of *Chrysomya putoria* (Wied.) and *Cochliomyia macellaria* (F.) (Dipt. Calliphoridae). *Journal Applied Entomology* **123**: 485-489.
- RIBACK, T. I. & GODOY, W. A.C. (2007) Fecundity, body size and population dynamics of *Chrysomya albiceps* (Wiedemann) (Diptera: Calliphoridae). *African Entomology* (no prelo).
- ROSA, G. S. ; CARVALHO, L. R. ; GODOY, W. A. C. (2004) Survival rate, body size and food abundance in pure and mixed blowfly cultures. *African Entomology*, Pretoria - Africa do Sul **12**: 97-105.

- ROSA, G. S., CARVALHO, L. R., REIS, S. F., GODOY, W. A. C. (2006). The dynamics of intraguild predation in *Chrysomya albiceps* Wied. (Díptera: Calliphoridae): Interactions between instars and species under different abundances of food. *Neotropical Entomology*. **35**(6): 775-780.
- ROUGHGARDEN, J. (1998) **Primer of ecological theory**. Prentice Hall, N. J.
- SCHAUSBERGER, P. and CROFT, A. (1999). Predation on and discrimination between corn-and heterospecific eggs among specialist and generalist Phytoseiid mites (acari: Phytoseiidae). *Environ. Entomol.* **28**: 523-528.
- SCHOENER, T. W. (1969) Models of optimal size for solitary predators. *American Naturalist* **103**: 277-313.
- SCHNEIDER, D. C. (1994) **Quantitative ecology, spatial and temporal scaling**. Academic Press, San Diego.
- SERRA, H., GODOY, W.A.C.; VON ZUBEN, F.J.; VON ZUBEN, C.J.; REIS, S.F. (2005). Sex ratio and dynamic behavior in populations of the exotic blowfly *Chrysomya albiceps* (Diptera: Calliphoridae). *Brazilian Journal of Biology*.
- SERRA, H.; SILVA, I.R.; MANCERA, P.F.A.; FARIA, L.D.B.; VON ZUBEN, C.J.; REIS, S.F.; GODOY, W.A.C. (2007). Stochastic dynamics in coupled populations of exotic and native blowflies (Diptera: Calliphoridae). *Ecol. Res.* (DOI) 10.1007/s11284-006-0322-3)
- SILVA, I. C. R., MANCERA, P. F. A., GODOY, W. A. C. (2003) Population dynamics of *Lucilia eximia* (Dipt., Calliphoridae). *Journal of Applied Entomology*, **127**: 2-6.
- SILVA, W. P. & SILVA, C., M. D. P. S. (2007). LABFit Curve Fitting Software (Nonlinear Regression and Treatment of Data Program) V 7.2.37 online, available from world wide web: [www.labfit.net](http://www.labfit.net).
- SMITH, K. G. V. (1986). **A manual of forensic entomology**. University Printing House, Oxford.

- SOLOMON, M.E. (1949). The natural control of animal populations. *Journal of Animal Ecology*.  
**18**: 1-35. 1949.
- SONLEITNER, F. J., and GUTHRIE, P. J. (1991). Factors affecting oviposition rate in the flour beetle *Tribolium castaneum* and the origin of the population regulating mechanism. *Res. Pop. Ecol.* **33**: 1-12.
- SPENCE, J. R., and CARCAMO, H. A. (1991). Effects of cannibalism and intraguild predation on pondskaters (Gerridae). *Oikos* **62**: 333-341.
- STILING, P. 1999. **Ecology, theories and applications**. Prentice Hall, NJ.
- TSCHINKEL, W. R. (1993). Resource allocation, brood production and cannibalism during colony founding in the fire ant, *Solenopsis invicta*. *Behav. Ecol. Soc.* **33**: 209-233.
- TURCHIN, P. (1998). **Quantitative analysis of movement: Measuring and modeling population redistribution in animals and plants**. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland 396pp.
- TURCHIN, P. (2003). **Complex population dynamics: a theoretical/empirical synthesis**. Princeton Univ. Press.
- ULLYETT, G.C. (1950). Competition for food and allied phenomena in sheep-blowfly populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*. **234**: 77-174.
- VON ZUBEN, C. J, REIS, S. F., DO VAL, J. B. R., GODOY, W. A. C., RIBEIRO, O. B. (1993) Dynamics of a mathematical model of *Chrysomya megacephala* (Diptera: Calliphoridae). *Journal of Medical Entomology*, **30**: 443-448.
- WELLS, J. D. & B. GREENBERG (1992a) Rates of predation by *Chrysomya rufifacies* (Macquart) on *Cochliomyia macellaria* (Fabr.) (Diptera: Calliphoridae) in the laboratory: Effect of predator and prey development. *Pan-Pacific Entomologist* **68**: 12-14.

\_\_\_\_\_, (1992b) Laboratory interaction between introduced *Chrysomya rufifacies* and native *Cochliomyia macellaria* (Diptera: Calliphoridae). *Environmental Entomology* **21**: 640-645.

\_\_\_\_\_, (1992c) Interaction between *Chrysomya rufifacies* and *Cochliomyia macellaria* (Diptera: Calliphoridae): the possible consequences of an invasion. *Bulletin of Entomological Research* **82**: 133-137.

WELLS J.D.; KURAHASHI, H. (1997). *Chrysomya megacephala* (Fabr.) is more resistant to attack by *Chrysiomya rufifacies* (Marcquart) in laboratory arena than is *Cochliomyia macellaria* (Fabr.) (Diptera: Calliphoridae). *Pan-Pacific Entomologist*. **73**: 16-20.

ZUMPT. F. (1965). **Myiasis in man and animals in the Old World**. London:Butterworths.

*Comportamento dinâmico populacional e predação larval por Chrysomya albiceps*

*(Diptera Calliphoridae): experimentação e modelagem*

Tabelas

Tab. 1. Estimativas da fecundidade média e sobrevivência em seis densidades larvais de *C. albiceps* para dieta convencional com 50g de alimento.

Densidades	Fecundidade				Sobrevivência (%)			
	N	X	±	Sd	N	X	±	Sd
100	33	34.08	±	3.24	2	81	±	9.90
200	38	33.44	±	3.64	2	76	±	0.71
400	32	22.72	±	4.30	2	73.25	±	9.19
600	29	17.93	±	4.22	2	62.83	±	14.38
800	34	16.40	±	3.88	2	49.25	±	8.13
1000	40	15.13	±	3.33	2	40.45	±	1.91

Tab. 2. Estimativas da fecundidade média e sobrevivência em seis densidades larvais de *C. albiceps* para dieta convencional com 20g de alimento.

Densidades	Fecundidade				Sobrevivência (%)			
	N	X	±	Sd	N	X	±	Sd
100	25	20.56	±	3.56	2	55	±	33.94
200	21	15.79	±	1.85	2	36	±	15.56
400	31	15.53	±	2.46	2	22.25	±	1.77
600	25	11.39	±	2.04	2	3.25	±	1.06
800	14	12.34	±	1.51	2	7.75	±	0.88
1000	5	10.70	±	3.29	2	3.35	±	0.21

Tab. 3. Estimativas da fecundidade média e sobrevivência em seis densidades larvais de *C. albiceps* para dieta com presas em 50g de alimento.

<b>Densidades</b>	<b>Fecundidade</b>				<b>Sobrevivência (%)</b>			
	<b>N</b>	<b>X</b>	<b>±</b>	<b>Sd</b>	<b>N</b>	<b>X</b>	<b>±</b>	<b>Sd</b>
100	11	30.24	±	3.19	1	70	±	0
200	30	29.07	±	3.90	2	79.25	±	10.96
400	40	28.38	±	2.60	2	75.75	±	1.77
600	40	18.52	±	3.98	2	76.5	±	4.95
800	40	16.85	±	3.34	2	49.38	±	1.77
1000	22	19.03	±	3.79	2	42.3	±	4.10

Tab. 4. Estimativas da fecundidade média e sobrevivência em seis densidades larvais de *C. albiceps* para dieta com presas em 20g de alimento.

<b>Densidades</b>	<b>Fecundidade</b>				<b>Sobrevivência (%)</b>			
	<b>N</b>	<b>X</b>	<b>±</b>	<b>Sd</b>	<b>N</b>	<b>X</b>	<b>±</b>	<b>Sd</b>
100	33	26.91	±	5.61	2	75.5	±	17.68
200	35	25.52	±	3.67	2	61.75	±	1.06
400	40	19.44	±	3.97	2	23	±	9.55
600	40	19.65	±	3.40	2	11.25	±	0.59
800	40	12.96	±	2.42	2	22.63	±	0
1000	27	11.77	±	1.92	2	6.65	±	0.35

Tab. 5. Análise de regressão exponencial da fecundidade e sobrevivência para dieta convencional com 50g de alimento.

<i>C.albiceps</i>	FECUNDIDADE	SOBREVIVÊNCIA
Interceptores em $y$	36.78	0.92
Coefficiente de regressão	0.001	0.0007
$r^2$	0.69	0.83
<b>ANOVA</b>	446.73	48.11
P < 0.01		

Tab. 6. Análise de regressão exponencial da fecundidade e sobrevivência para dieta convencional com 20g de alimento.

<i>C.albiceps</i>	FECUNDIDADE	SOBREVIVÊNCIA
Interceptores em $y$	20.05	0.53
Coefficiente de regressão	0.0008	0.003
$r^2$	0.52	0.74
<b>ANOVA</b>	127.13	28.59
P < 0.01		

Tab. 7. Análise de regressão exponencial da fecundidade e sobrevivência para dieta com presas em 50g de alimento.

<i>C.albiceps</i>	FECUNDIDADE	SOBREVIVÊNCIA
Interceptores em $y$	33.54	0.93
Coefficiente de regressão	0.0008	0.0007
$r^2$	0.50	0.70
<b>ANOVA</b>	181	20.84
P < 0.01		

Tab. 8. Análise de regressão exponencial da fecundidade e sobrevivência para dieta com presas em 20g de alimento.

<i>C.albiceps</i>	FECUNDIDADE	SOBREVIVÊNCIA
Interceptores em $y$	29.64	0.81
Coefficiente de regressão	0.00095	0.0024022
$r^2$	0.66	0.81
<b>ANOVA</b>	412.04	34.42
P < 0.01		

Tab. 9. Significância, ajustes e estimativas dos parâmetros obtidos nas regressões não-lineares para resposta funcional do tipo II em *C. albiceps*.

<b>Horas</b>	<b>F</b>	<b>r<sup>2</sup></b>	<b>Taxa de ataque (a)</b>	<b>Interferência (w)</b>	<b>Tempo de manuseio (h)</b>
6	90.61	0.52	0.1581	- 0.9129	0.1238
12	60.16	0.39	0.1831	- 0.9205	0.07224
18	102.3	0.54	0.1813	- 0.9404	0.05472
24	248.7	0.76	0.1810	- 0.9510	0.04353

P < 0,001

## Figuras

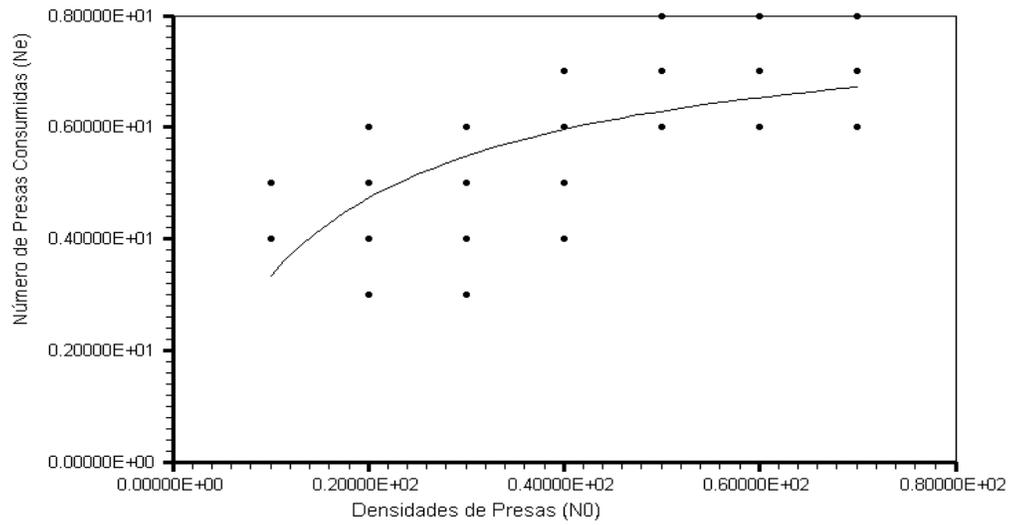


Fig. 1. Resposta funcional de *C. albiceps* sobre *L. eximia* em 6 horas

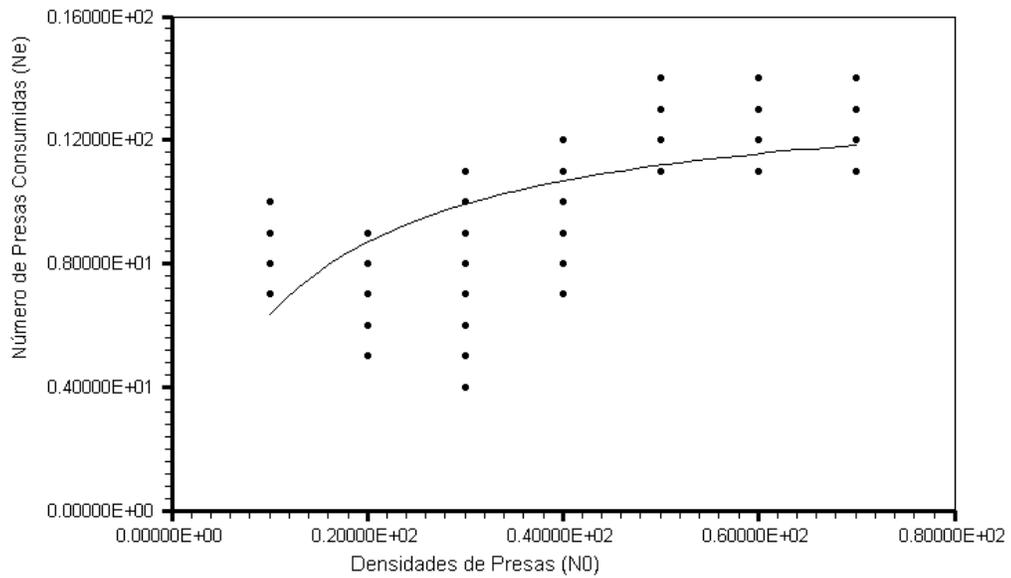


Fig. 2. Resposta funcional de *C. albiceps* sobre *L. eximia* em 12 horas

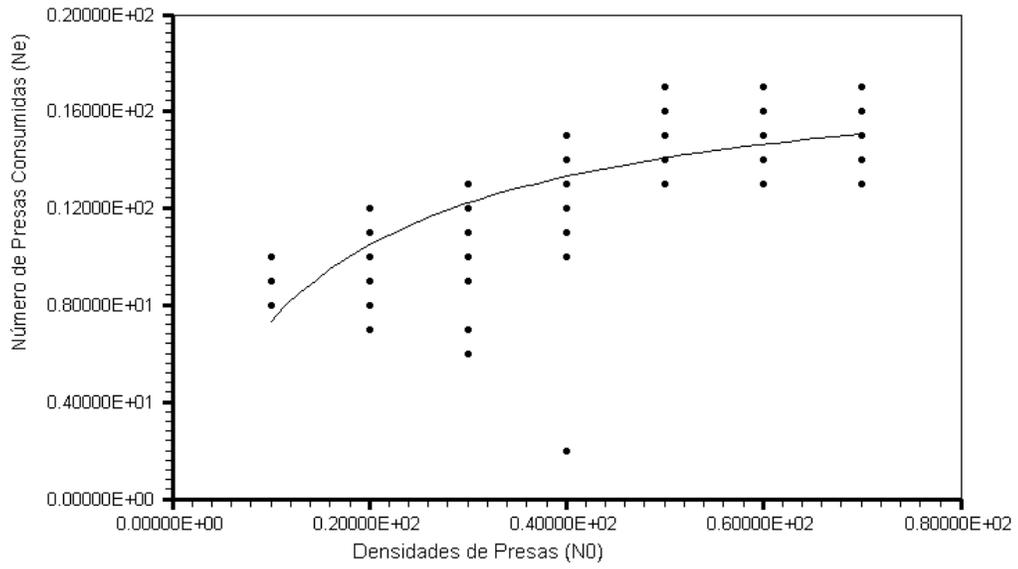


Fig. 3. Resposta funcional de *C. albiceps* sobre *L. eximia* em 18 horas

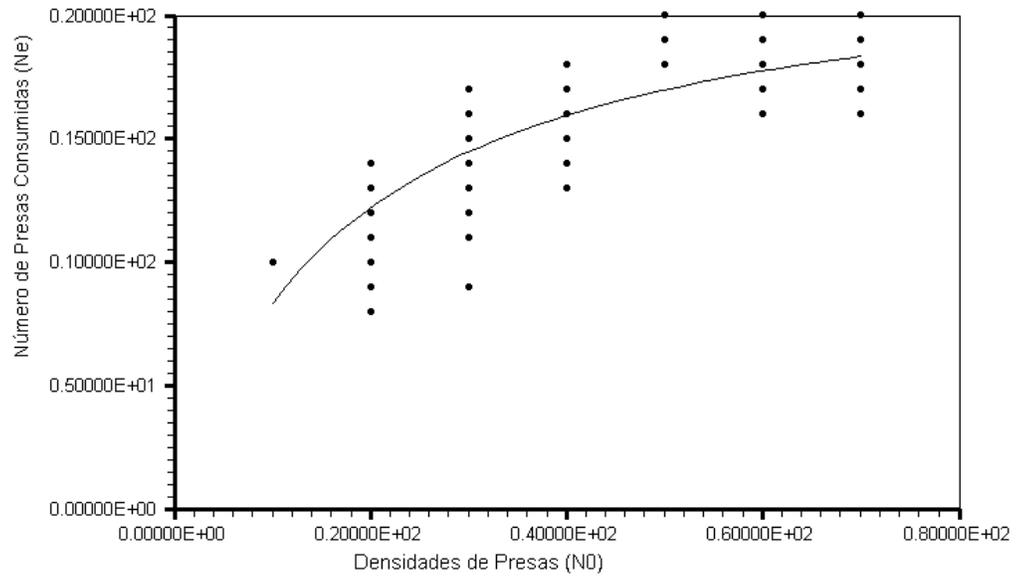


Fig. 4. Resposta funcional de *C. albiceps* sobre *L. eximia* em 24 horas

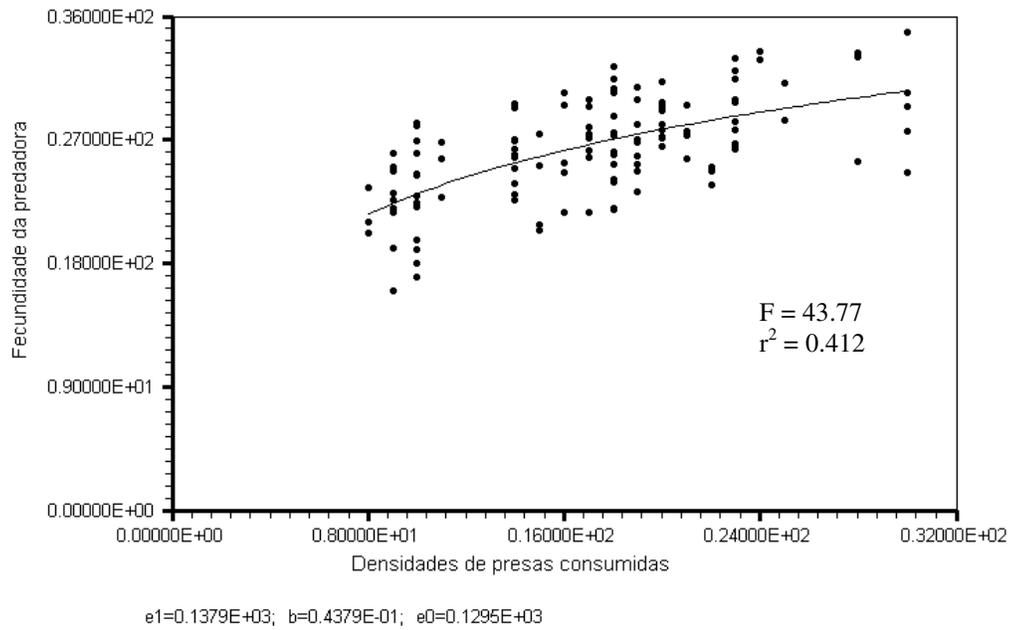


Fig. 5. Resposta numérica de *C. albiceps* sobre *L. eximia*

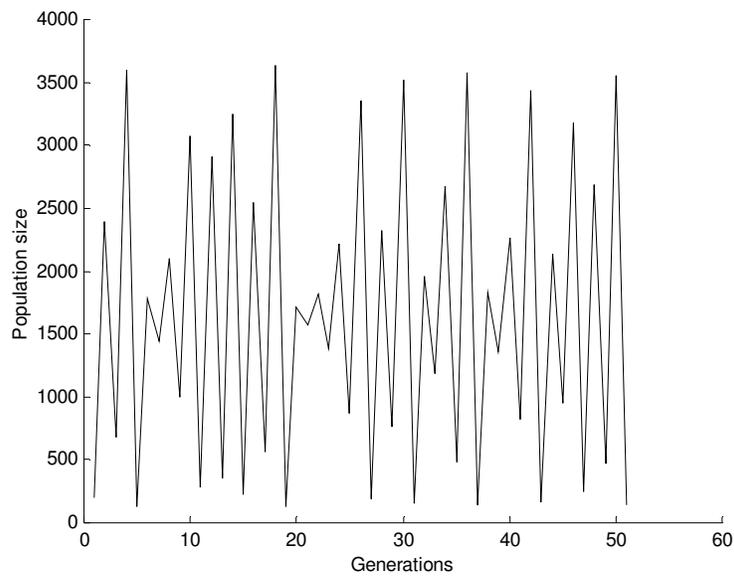


Fig. 6. Simulação da dinâmica de *C. albiceps* no experimento de competição com 50 g de alimento exibindo comportamento aparentemente caótico

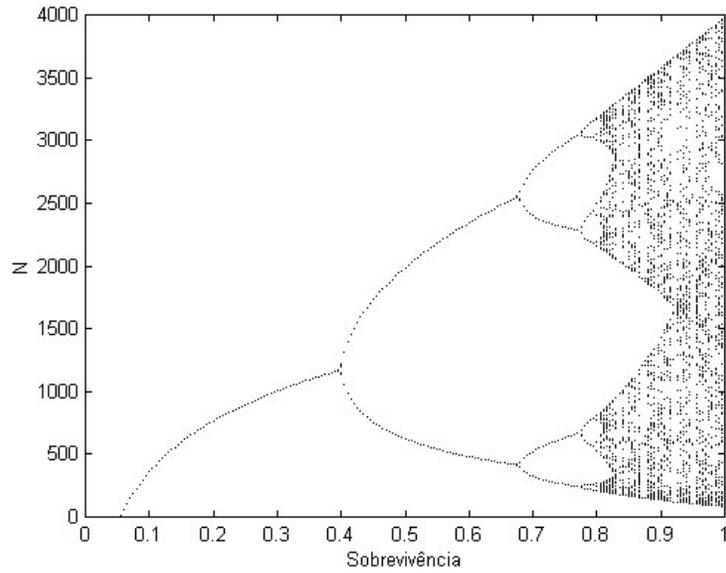


Fig. 7. Análise de bifurcação mostrando o espectro de comportamentos dinâmicos produzidos pela variação da sobrevivência sobre a dinâmica de *C. albiceps* em 50g de alimento

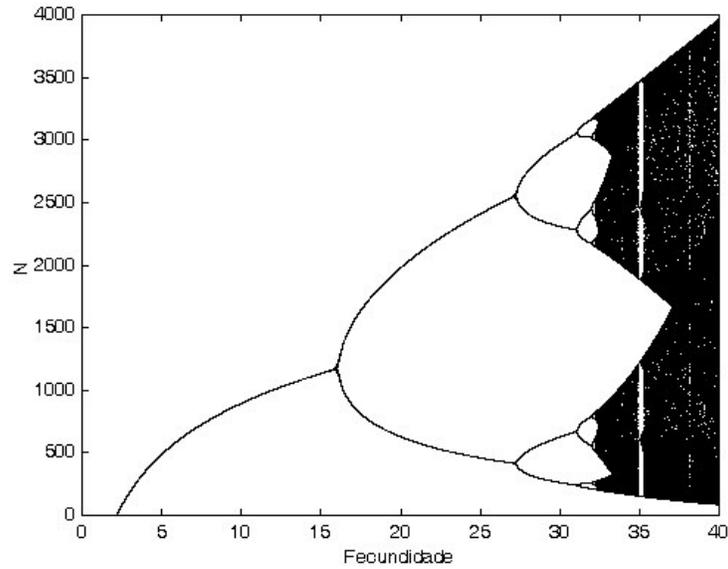


Fig. 8. Análise de bifurcação mostrando o espectro de comportamentos dinâmicos produzidos pela variação da fecundidade sobre a dinâmica de *C. albiceps* em 50g de alimento

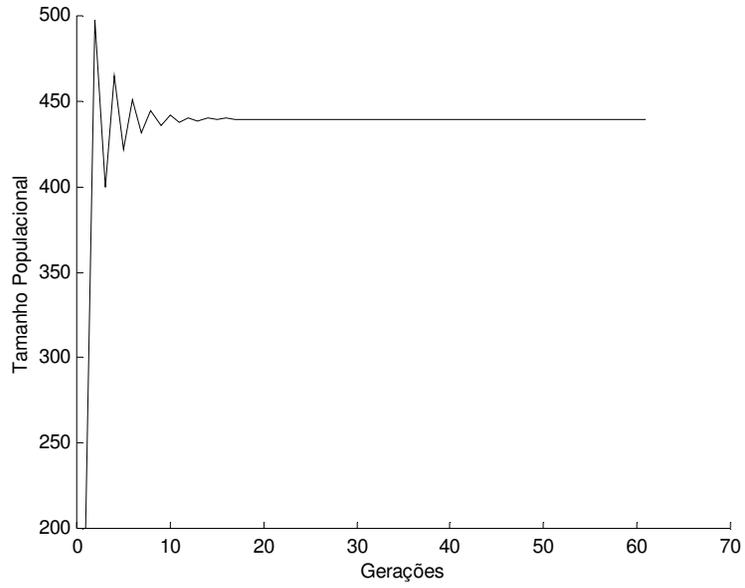


Fig. 9. Simulação da dinâmica de *C. albiceps* no experimento de competição com 20 g de alimento exibindo equilíbrio estável de um ponto

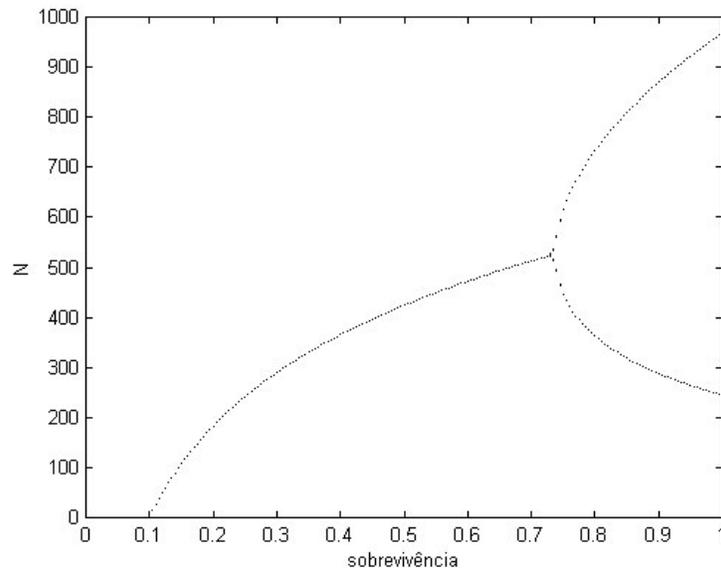


Fig. 10. Análise de bifurcação mostrando o espectro de comportamentos dinâmicos produzidos pela variação da sobrevivência sobre a dinâmica de *C. albiceps* em 20g de alimento

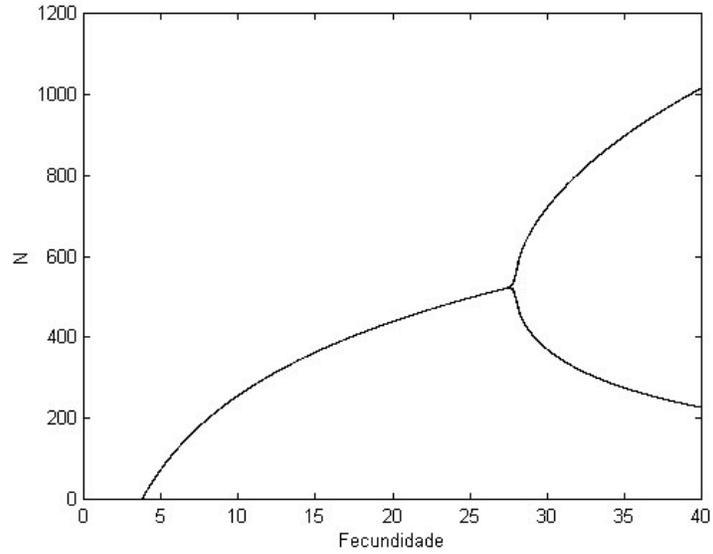


Fig. 11. Análise de bifurcação mostrando o espectro de comportamentos dinâmicos produzidos pela variação da fecundidade sobre a dinâmica de *C. albiceps* em 20g de alimento

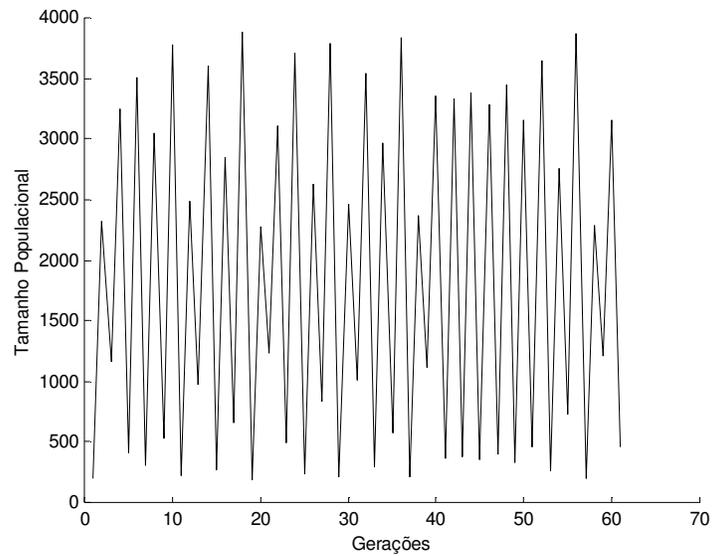


Fig. 12. Simulação da dinâmica de *C. albiceps* no experimento de predação com 50g de alimento e presas adicionadas à dieta exibindo comportamento caótico

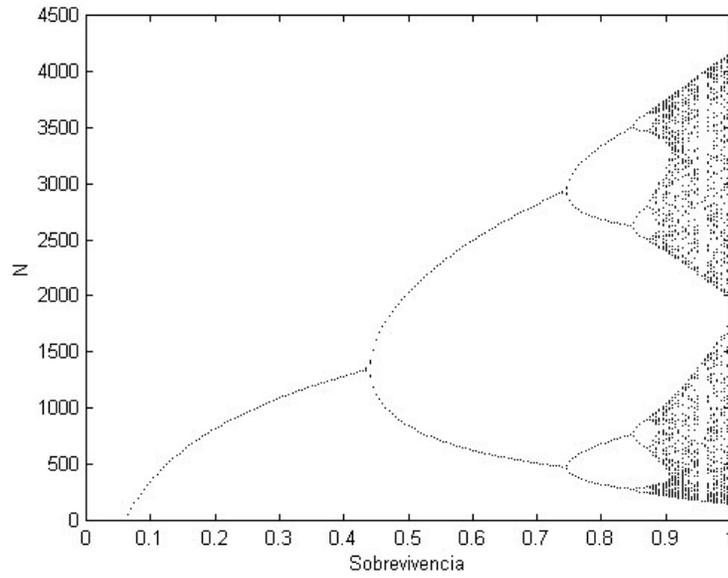


Fig. 13. Análise de bifurcação mostrando o espectro de comportamentos dinâmicos produzidos pela variação da sobrevivência sobre a dinâmica de *C. albiceps* em 50g de alimento e presas adicionadas à dieta

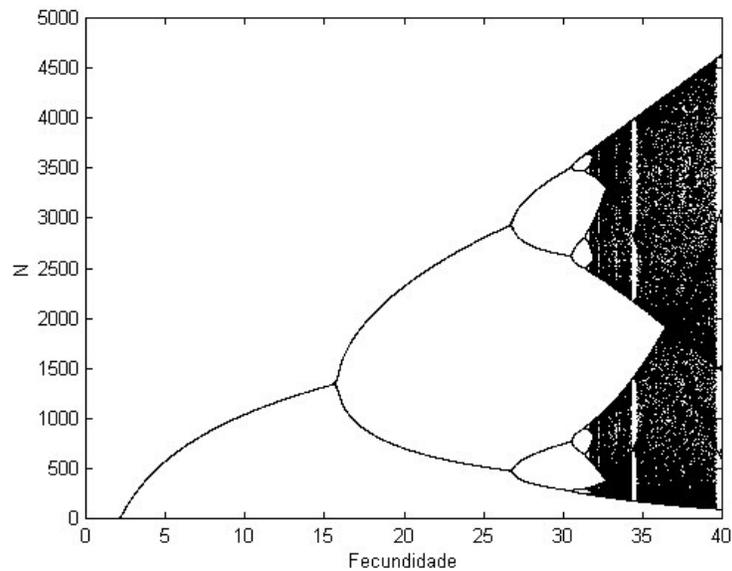


Fig. 14. Análise de bifurcação mostrando o espectro de comportamentos dinâmicos produzidos pela variação da fecundidade sobre a dinâmica de *C. albiceps* em 50 g de alimento e presas adicionadas à dieta

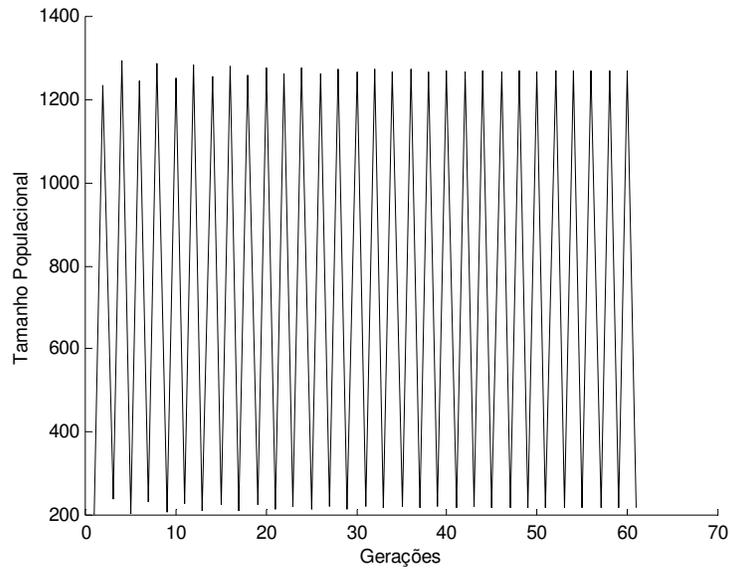


Fig. 15. Simulação da dinâmica de *C. albiceps* com 20g de alimento e presas adicionadas à dieta exibindo ciclo limite de dois pontos

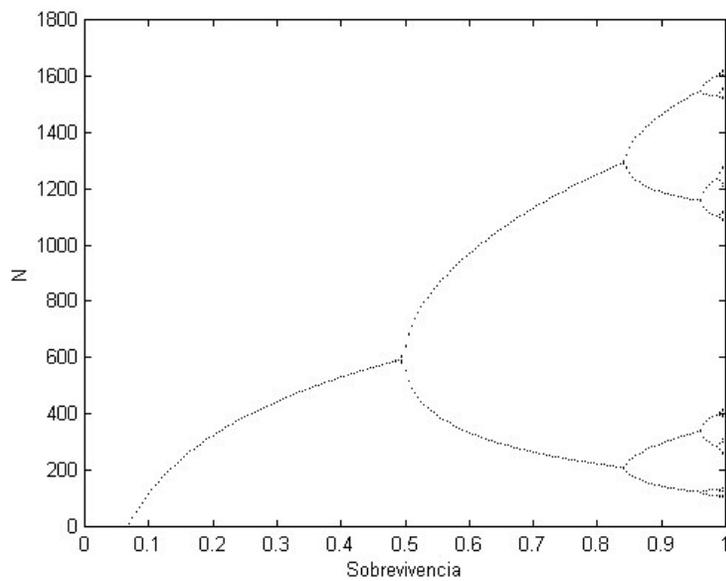


Fig. 16. Análise de bifurcação mostrando o espectro de comportamentos dinâmicos produzidos pela variação da sobrevivência sobre a dinâmica de *C. albiceps* com 20g de alimento e presas adicionadas à dieta

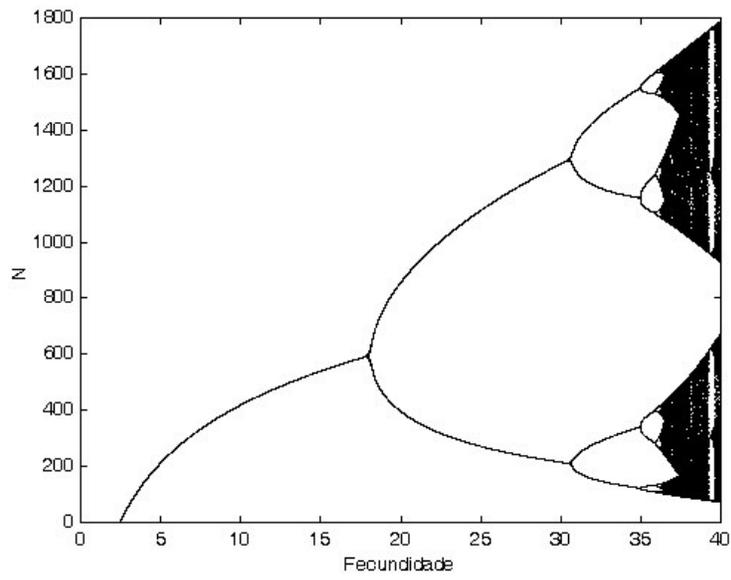


Fig. 17. Análise de bifurcação mostrando o espectro de comportamentos dinâmicos produzidos pela variação da fecundidade sobre a dinâmica de *C. albiceps* com 20g de alimento e presas adicionadas à dieta

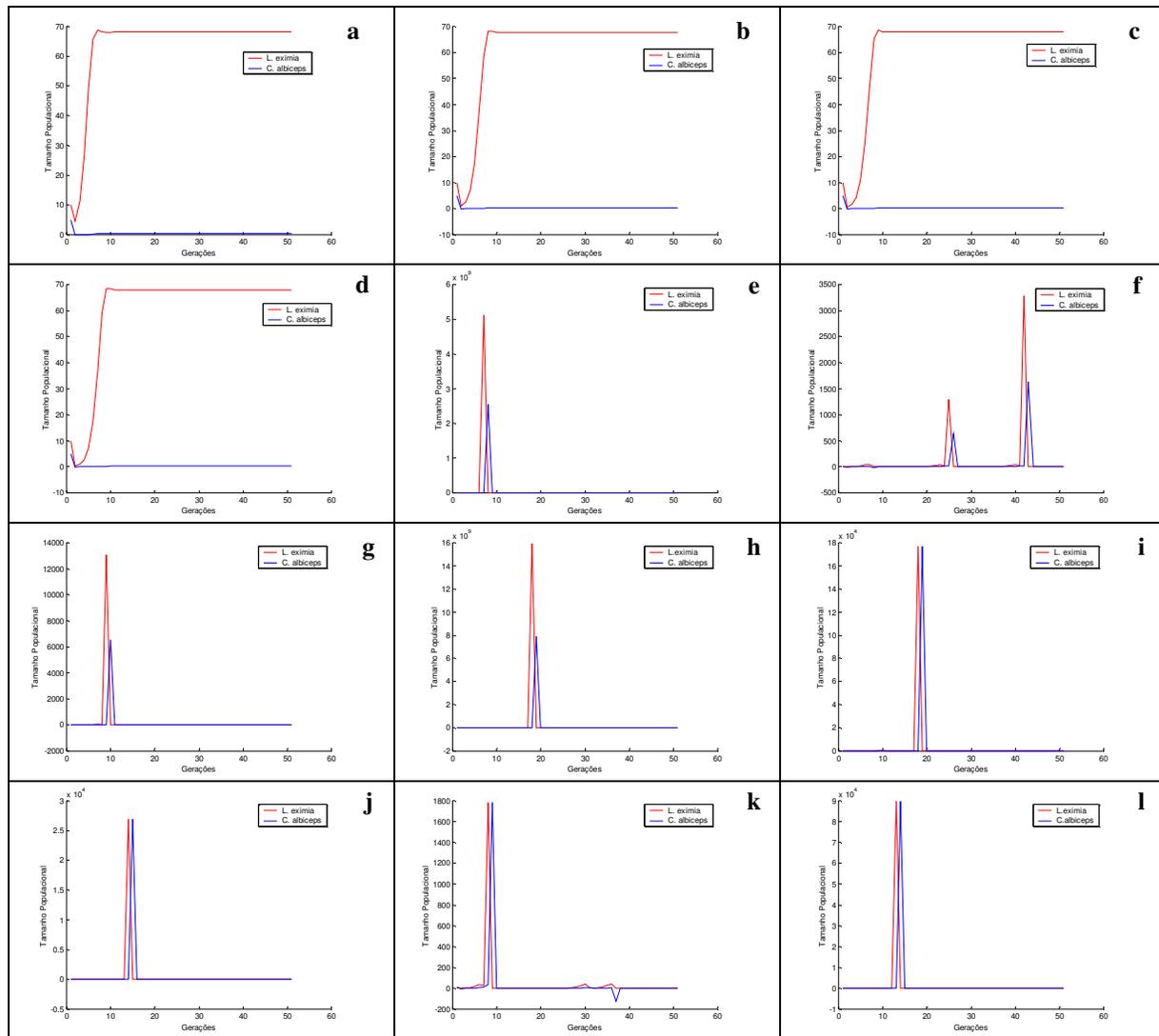


Fig. 18. Recorrência para populações de *C. albiceps* e *L. eximia* com o modelo matemático de Beddington.  $r = 1$ , densidade de predadores = 5. **a)** 6 horas de exposição ao predador,  $c=0.01$ ,  $w=-0.9129$ ,  $Th=0.1238$ ,  $a=0.1581$ , **b)** 12 horas de exposição ao predador,  $c=0.01$ ,  $w=-0.9205$ ,  $Th=0.07224$ ,  $a=0.1831$ , **c)** 18 horas de exposição ao predador,  $c=0.01$ ,  $w=-0.9404$ ,  $Th=0.05472$ ,  $a=0.1813$ , **d)** 24 horas de exposição ao predador,  $c=0.01$ ,  $w=-0.9510$ ,  $Th=0.04353$ ,  $a=0.1810$ , **e)** 6 horas de exposição ao predador,  $c=0.5$ ,  $w=-0.9129$ ,  $Th=0.1238$ ,  $a=0.1581$ , **f)** 12 horas de exposição ao predador,  $c=0.5$ ,  $w=-0.9205$ ,  $Th=0.07224$ ,  $a=0.1831$ , **g)** 18 horas de exposição ao predador,  $c=0.5$ ,  $w=-0.9404$ ,  $Th=0.05472$ ,  $a=0.1813$ , **h)** 24 horas de exposição ao predador,  $c=0.5$ ,  $w=-0.9510$ ,  $Th=0.04353$ ,  $a=0.1810$ , **i)** 6 horas de exposição ao predador,  $c=1$ ,  $w=-0.9129$ ,  $Th=0.1238$ ,  $a=0.1581$ , **j)** 12 horas de exposição ao predador,  $c=1$ ,  $w=-0.9205$ ,  $Th=0.07224$ ,  $a=0.1831$ , **k)** 18 horas de exposição ao predador,  $c=1$ ,  $w=-0.9404$ ,  $Th=0.05472$ ,  $a=0.1813$ , e **l)** 24 horas de exposição ao predador,  $c=1$ ,  $w=-0.9510$ ,  $Th=0.04353$ ,  $a=0.1810$ .

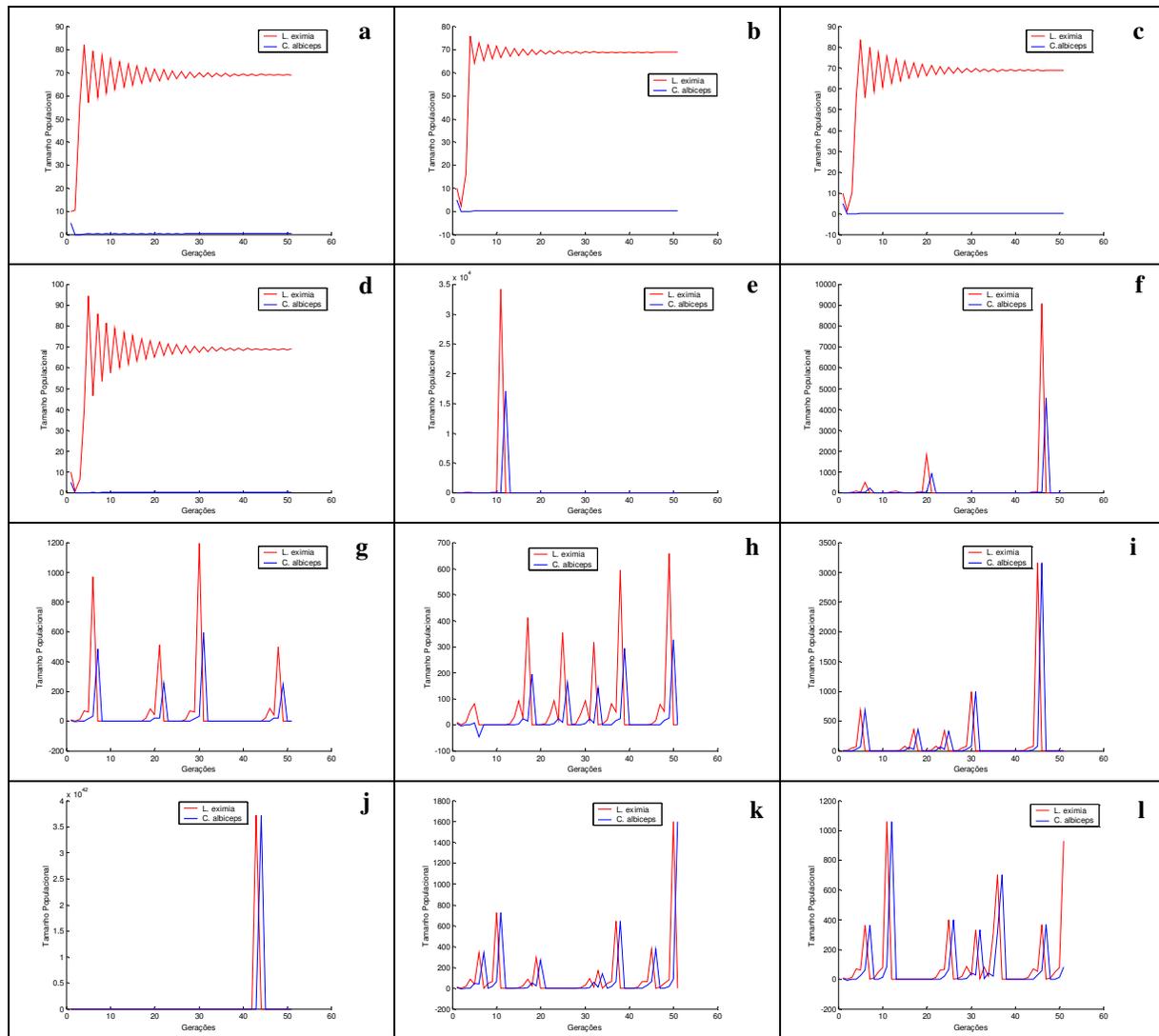


Fig. 19. Recorrência para populações de *C. albiceps* e *L. eximia* com o modelo matemático de Beddington.  $r = 2$ , densidade de predadores = 5. **a)** 6 horas de exposição ao predador,  $c=0.01$ ,  $w=-0.9129$ ,  $Th=0.1238$ ,  $a=0.1581$ , **b)** 12 horas de exposição ao predador,  $c=0.01$ ,  $w=-0.9205$ ,  $Th=0.07224$ ,  $a=0.1831$ , **c)** 18 horas de exposição ao predador,  $c=0.01$ ,  $w=-0.9404$ ,  $Th=0.05472$ ,  $a=0.1813$ , **d)** 24 horas de exposição ao predador,  $c=0.01$ ,  $w=-0.9510$ ,  $Th=0.04353$ ,  $a=0.1810$ , **e)** 6 horas de exposição ao predador,  $c=0.5$ ,  $w=-0.9129$ ,  $Th=0.1238$ ,  $a=0.1581$ , **f)** 12 horas de exposição ao predador,  $c=0.5$ ,  $w=-0.9205$ ,  $Th=0.07224$ ,  $a=0.1831$ , **g)** 18 horas de exposição ao predador,  $c=0.5$ ,  $w=-0.9404$ ,  $Th=0.05472$ ,  $a=0.1813$ , **h)** 24 horas de exposição ao predador,  $c=0.5$ ,  $w=-0.9510$ ,  $Th=0.04353$ ,  $a=0.1810$ , **i)** 6 horas de exposição ao predador,  $c=1$ ,  $w=-0.9129$ ,  $Th=0.1238$ ,  $a=0.1581$ , **j)** 12 horas de exposição ao predador,  $c=1$ ,  $w=-0.9205$ ,  $Th=0.07224$ ,  $a=0.1831$ , **k)** 18 horas de exposição ao predador,  $c=1$ ,  $w=-0.9404$ ,  $Th=0.05472$ ,  $a=0.1813$ , e **l)** 24 horas de exposição ao predador,  $c=1$ ,  $w=-0.9510$ ,  $Th=0.04353$ ,  $a=0.1810$ .

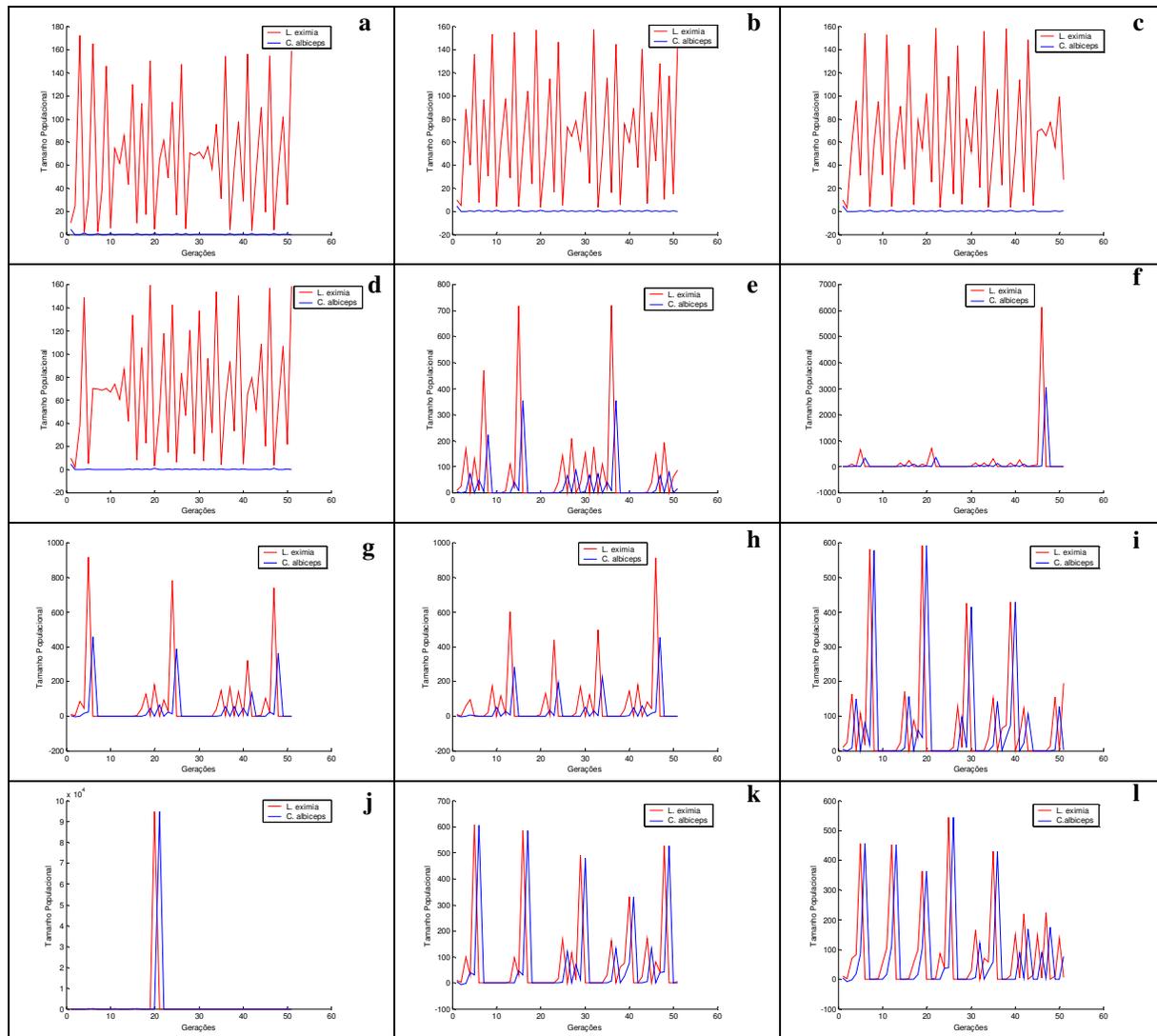


Fig. 20. Recorrência para populações de *C. albiceps* e *L. eximia* com o modelo matemático de Beddington.  $r = 3$ , densidade de predadores = 5. **a)** 6 horas de exposição ao predador,  $c=0.01$ ,  $w=-0.9129$ ,  $Th=0.1238$ ,  $a=0.1581$ , **b)** 12 horas de exposição ao predador,  $c=0.01$ ,  $w=-0.9205$ ,  $Th=0.07224$ ,  $a=0.1831$ , **c)** 18 horas de exposição ao predador,  $c=0.01$ ,  $w=-0.9404$ ,  $Th=0.05472$ ,  $a=0.1813$ , **d)** 24 horas de exposição ao predador,  $c=0.01$ ,  $w=-0.9510$ ,  $Th=0.04353$ ,  $a=0.1810$ , **e)** 6 horas de exposição ao predador,  $c=0.5$ ,  $w=-0.9129$ ,  $Th=0.1238$ ,  $a=0.1581$ , **f)** 12 horas de exposição ao predador,  $c=0.5$ ,  $w=-0.9205$ ,  $Th=0.07224$ ,  $a=0.1831$ , **g)** 18 horas de exposição ao predador,  $c=0.5$ ,  $w=-0.9404$ ,  $Th=0.05472$ ,  $a=0.1813$ , **h)** 24 horas de exposição ao predador,  $c=0.5$ ,  $w=-0.9510$ ,  $Th=0.04353$ ,  $a=0.1810$ , **i)** 6 horas de exposição ao predador,  $c=1$ ,  $w=-0.9129$ ,  $Th=0.1238$ ,  $a=0.1581$ , **j)** 12 horas de exposição ao predador,  $c=1$ ,  $w=-0.9205$ ,  $Th=0.07224$ ,  $a=0.1831$ , **k)** 18 horas de exposição ao predador,  $c=1$ ,  $w=-0.9404$ ,  $Th=0.05472$ ,  $a=0.1813$ , e **l)** 24 horas de exposição ao predador,  $c=1$ ,  $w=-0.9510$ ,  $Th=0.04353$ ,  $a=0.1810$ .