

RENATA SPADOTTO CASTELLUCCI

**PREDAÇÃO LARVAL INTRAGUILDA EM DENSIDADES  
ASSIMÉTRICAS DE *CHRYSOMYA ALBICEPS* E *LUCILIA EXIMIA*  
(DIPTERA: CALLIPHORIDAE)**

Prof. Dr. Wesley Augusto Conde Godoy  
Orientador

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**

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*

Castellucci, Renata Spadotto.

Predação larval intraguildd em densidade assimétricas de  
*Chrysomya albiceps* e *Lucilia eximia* (Díptera: Calliphoridae) / Renata  
Spadotto Castellucci. – Botucatu : [s.n.], 2007

Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual Paulista,  
Faculdade de Medicina de Botucatu, 2007.

Orientador: Wesley Augusto Conde Godoy

Assunto CAPES: 20400004

1. Mosca varejeira 2. Díptero 3. *Chrysomya albiceps* 4.  
Zoologia

CDD 597.7

Palavras-chave: Dinâmica predador-presa; Moscas varejeiras;  
Predação larval; Resposta funcional; Resposta numérica

*Dedicatória*

*A minha filha Fernanda que eu tanto amo!*

## *Agradecimentos*

*A Deus que é meu pai, me ama e com esse amor me ensinou que o primeiro passo para a sabedoria é o silêncio; o segundo, a escuta e por ter me dado força e direção em todos os momentos da minha vida.*

*“Por que maior é aquele que está em vós do que aquele que está no mundo”.*

*(1Jo 4:4<sup>b</sup>)*

*À minha mamãe Eliane, que eu amo e que nos momentos mais tristes, alegres, nas vitórias, derrotas, dificuldades, decisões, esteve sempre segurando minha mão e me guiando, pelo incentivo, confiança e pelo amor incondicional em todos os momentos a está mulher virtuosa que excede o valor de jóias preciosas, mamãe você é uma mulher assombrosamente maravilhosa.*

*À minha irmã gêmea Raquel, que eu amo muito, ambas são um dos maiores tesouros da minha vida.*

*“Não andeis ansiosos de cousa alguma”.(Fl 4:6<sup>a</sup>)*

*Ao meu padrasto Paulinho, uma pessoa assombrosamente especial que Deus colocou no caminho de minha família e que tornou as nossas vidas muito mais felizes.*

*Ao meu querido orientador Profº Drº Wesley Augusto Conde Godoy, palavras são poucas para demonstrar o que você estimado mestre significou e significa para mim, foi um privilégio tê-lo como meu orientador, que com todo seu carinho, dedicação, sabedoria, ensinou-me a subir degrau por degrau para que hoje eu pudesse brilhar, o brilho do saber. Seu cuidado será marcado para sempre em minha vida. Obrigada por você ser do jeitinho que é todo especial e único.*

*“Fala com sabedoria e a instrução da bondade está na sua língua”.*  
*(Pv 31:26)*

*Ao meu marido Luis Gustavo Libardi Castellucci e minha filha Fernanda Spadotto Castellucci, pessoas maravilhosas que Deus colocou no meu caminho.*

*“O homem fiel será cumulado de bênçãos”.(Pv 29:20ª)*

*Aos amigos do Laboratório: Carol, Helton, Hiraldo, Lu, Juliana e Thais, pelo ambiente de trabalho maravilhoso e por toda a amizade vocês ficaram para sempre em meu coração. Em especial à Juliana, por sua companhia em todos os momentos do meu experimento, amizade depositada em mim, confiança nos momentos de sua vida e toda a sabedoria que ela me passou e o seu noivo (Junior), que Deus os abençoe ricamente.*

*“Tem pessoas que passam pela nossa vida e só passam mais já a outras que passam e ficam para todo o sempre, vocês são essas pessoas, muito importantes muito significativas.”*

*Aos funcionários da Seção de Pós-graduação do Instituto de Biociências da UNESP – Botucatu, Lucilene e Sergio por toda a ajuda.*

*À secretária do Departamento de Parasitologia da UNESP – I.B. – Botucatu, Nilza por toda a ajuda.*

*À bibliotecária Selma Maria de Jesus, pela ajuda na elaboração da ficha catalográfica.*

*À Prof<sup>ª</sup> Dr<sup>ª</sup> Fernanda Mani do Departamento de Química e Bioquímica do Instituto de Biociências da UNESP – Botucatu, por acreditar no potencial que Deus me deu e me ajudar quando precisei, parando tudo o que estava fazendo e me recebendo de braços abertos.*

*Aos meus queridos amigos de mestrado e doutorado do programa de pós-graduação em Zoologia.*

*Aos mestres, por tudo que me ensinaram. Tudo o que aprendi devo a eles.*

*“Feliz a pessoa que acha sabedoria, e a pessoa que adquire conhecimento; porque melhor é o lucro que ela dá do que o da prata, e melhor a sua renda do que o ouro mais fino”.(Pv 3:13-14)*

*À todos aqueles que contribuíram direta ou indiretamente para a realização deste trabalho.*

*Aos insetos de laboratório, as moscas-varejeiras *C. albiceps* e *L. eximia*. Sem elas, esta pesquisa não teria sido concretizada.*

*Muito obrigada!*

*“Porque, quando sou fraco, então, é que sou forte”.(IICo 12:10<sup>6</sup>)*

## *Epígrafe*

*Nem olhos viram, nem ouvidos ouviram, nem jamais penetrou em coração humano o que*

*Deus tem preparado para aqueles que o amam. (1Co 2:9<sup>b</sup>)*



## *Resumo*

1

Neste estudo a dinâmica predador-presa foi investigada em laboratório considerando interações larvais entre *C. albiceps* e *L. eximia* e simulando a interação com um modelo matemático predador-presa. No modelo, a estrutura matemática e paramétrica considera a possibilidade de mais que um predador agir sobre as presas e incorpora um termo capaz de avaliar possíveis ganhos ou perdas decorrentes da ação simultânea de mais que um predador, sobre diferentes densidades de presas. Os parâmetros do modelo predador-presa foram estimados por regressões não-lineares realizadas pelo ajuste de curvas de resposta funcional do tipo II para predador único e diversos predadores. Os resultados sugerem que os padrões de resposta do tipo II, dado pelo modelo de resposta funcional proposto por Holling (1959) para predador único e para mais que um predador, proposto por Beddington (1976), descrevem satisfatoriamente a relação entre densidade e consumo de presas. A aplicação do modelo matemático predador-presa ao sistema revelou resultados descritos por equilíbrio estável, ciclos limite e oscilações imprevisíveis, dependendo da combinação entre os valores dos parâmetros taxa de crescimento, taxa de ataque, tempo de manuseio, interferência mútua em predadores e resposta numérica. A interferência mútua em predadores influenciou substancialmente o sistema analisado com base nas análises de regressão não-linear e também na modelagem matemática. O tempo de exposição das presas às predadoras influenciou o sistema produzindo mudanças qualitativas no comportamento dinâmico. Os modelos empregados, apesar de não serem projetados para analisar especificamente a predação intraguilda, revelaram aspectos ecológicos importantes para o conhecimento da relação predador-presa em larvas de moscas-varejeiras.

## *Abstract*

In this study the predator-prey dynamics was investigated in laboratory considering larval interactions between *C. albiceps* and *L. eximia* by simulating the interaction with a mathematical model predator-prey. In this model, the mathematical and parametric structure considers the possibility of more than one predator act on prey and incorporates a term, which is able to evaluate gains from simultaneous action by more than a predator, on differing prey densities. The predator-prey model parameters were estimated by using non-linear regressions performed by the type II curve fit. The results suggest that the type II functional response, given by the Holling (1959) model for a single predator and by the Beddington (1976) model for more than a predator, describe satisfactorily the relationship between density and prey consume. The predator-prey model application revealed results described as stable equilibrium, limit cycles and unpredictable oscillations, depending on the combination among parameters, such as growth rate, attack rate, handling time, mutual interference in predators and numerical response. Mutual interference in predators has influenced substantially the system based on the non-linear regression analysis and on mathematical modelling. The exposition time of prey to predators have influenced the system producing qualitative changes in the dynamic behavior. The models here employed, in spite of being not developed to specifically analyze the intraguild predation, revealed important ecological aspects for the knowledge of the predator-prey interactions in blowfly larvae.

## *Sumário*

1. Introdução .....	1
2. Material e Métodos	
2.1 Metodologia para coleta dos espécimes .....	7
2.2 Estimativas do consumo de presas com densidades assimétricas de predadores e presas .....	8
2.3 Estimativa dos parâmetros da resposta funcional para utilização nos modelos matemáticos .....	9
2.3.1. Modelos de resposta funcional.....	9
2.3.2. Regressões não-lineares .....	10
2.3.3. Modelo predador- presa.....	11
2.3.4. Modelo predador- presa com resposta funcional e numérica.....	12
2.3.5. Parâmetros utilizados no modelo.....	13
3. Resultados .....	14
4. Discussão .....	19
5. Conclusões .....	23
6. Referências Bibliográficas .....	24
7. Tabelas .....	33
8. Figuras.....	34

## 1. Introdução

A predação intraguilda pode ser entendida como uma interação entre dois competidores que eventualmente possam interagir como predador e presa (Polis *et al.* 1989; Revilla, 2002). Dessa forma, predador e presa são também potenciais competidores que podem ter como estratégia a competição do tipo explorativa (Polis *et al.*, 1989). Há diversos exemplos de predação intraguilda em comunidades naturais (Polis *et al.*, 1989). Em alguns sistemas esse tipo de interação é freqüente e até dominante com implicações para a organização da comunidade (Polis & McCormick, 1987; Barkai & McQuaid, 1989; Posey & Hines, 1991; Wissinger, 1992). Diversos problemas em ecologia aplicada envolvem predação intraguilda em estudos direcionados para investigar ecossistemas marinhos, controle de pragas, interações tróficas e dinâmica populacional animal (Valdes, 1991; Ehler, 1995; Polis & Holt, 1992; Laurenson, 1995).

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 a Australásia em sua distribuição, e nele estão incluídas as espécies de moscas-varejeiras mais abundantes e economicamente importantes (Guimarães *et al.*, 1978; Baumgartner & Greenberg, 1984). De todas as espécies do gênero, *C. megacephala*, *C. putoria*, *C. albiceps* e *C. rufifacies* estão entre as mais estudadas, devido a recente introdução, rápida dispersão e colonização das Américas (Guimarães *et al.*, 1978, 1979; Baumgartner & Greenberg, 1984; Greenberg, 1988).

A América do Sul foi colonizada por *C. megacephala*, *C. putoria* e *C. albiceps* que se dispersaram rapidamente pelo Continente (Baumgartner & Greenberg, 1984) causando, aparentemente, o declínio de duas espécies de moscas-varejeiras, *Cochliomyia macellaria*,

espécie que ocorre desde o Canadá até a Argentina e por toda a região das Antilhas e Ilhas Galápagos e *Lucilia eximia*, espécie neártica e neotropical (Guimarães *et al.*, 1979; Prado & Guimarães, 1982; Baumgartner & Greenberg, 1984; Dear, 1985). A redução na frequência de *C. macellaria* em especial, ocorreu em diversas localidades das Américas após o período de introdução das espécies do gênero *Chrysomya*, sugerindo aparente associação com a invasão biológica (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 distintos comportamentos populacionais para *L. eximia*, *C. megacephala* e *C. albiceps* (Reigada & Godoy, 2005; Riback, 2004).

Dentre as espécies introduzidas, *C. albiceps* e *C. rufifacies* destacam-se por serem canibais e predadoras facultativas durante o estágio larval (Fuller, 1934; Ulyett, 1950; Coe, 1978; Gagné, 1981; Erzinçlioglu & Whitcombe, 1983). Este hábito tem sido investigado e a sua influência sobre a sobrevivência de espécies de moscas da família Calliphoridae já foi comprovada (Wells & Greenberg, 1992a-c; Goodbrood & Goff, 1990; Faria *et al.*, 1999; Faria & Godoy, 2001; Faria *et al.* 2004a, b; Rosa *et al.*, 2004).

Recentemente, Castellucci *et al.* (2007) analisaram a predação intraguilda teórica com modelos em tempo contínuo e discreto, fundamentados no formalismo matemático de Lotka & Volterra. Os resultados obtidos através de fluxos de trajetória e planos de fase sugerem que interações similares às investigadas em moscas-varejeiras influenciam significativamente sistemas iterativos, alterando a relação entre espécies e muitas vezes invertendo resultados em termos de performance competitiva.

Os censos populacionais realizados nos últimos vinte anos indicam que *C. albiceps* e *L. eximia* estão entre as espécies mais abundantes no Brasil (Linhares, 1981; Mendes & Linhares, 1993; Moura *et al.*, 1997; Carvalho *et al.* 2000; Carvalho & Linhares, 2001; Carvalho *et al.* 2004). A alta abundância de *L. eximia* é um fato intrigante, visto que a presença de *C. albiceps* influenciou negativamente a presença da outra espécie nativa *C. macellaria* após o processo de invasão biológica (Guimarães *et al.*, 1978, 1979; Faria *et al.*, 1999; Rosa *et al.*, 2004), mas aparentemente não o fez da mesma forma com *L. eximia* (Moura *et al.* 1997; Carvalho *et al.* 2000, 2004). Apesar dessa constatação, a abundância e distribuição de dípteros necrófagos no Brasil não tem se mostrado estática após a introdução das espécies do gênero *Chrysomya*. Um padrão extremamente dinâmico vem caracterizando a abundância entre as espécies de dípteros da família Calliphoridae.

A espécie mais abundante no Brasil nos primeiros anos após a invasão biológica foi *C. putoria* (Linhares, 1981), superando até mesmo a espécie cosmopolita *Musca domestica* em áreas rurais (Guimarães, 1984). Nos anos subsequentes *C. putoria* parece ter cedido lugar à *C. megacephala* (Mendes & Linhares, 1993) e mais recentemente *C. albiceps* e *L. eximia* aparecem como as espécies mais abundantes dentre os califorídeos (Moura *et al.* 1997; Carvalho *et al.* 2000, Carvalho & Linhares 2001, Carvalho *et al.* 2004).

A significativa variação no tamanho populacional entre as moscas-varejeiras que compõem atualmente a comunidade de dípteros necrófagos brasileira faz da fauna necrofílica um sistema extremamente complexo, que demanda criteriosos estudos de natureza quantitativa (Reis *et al.* 1996; Boldrini *et al.*, 1997; Moura *et al.*, 1997; Godoy *et al.*, 2001). Todavia, a mera quantificação da fauna de dípteros califorídeos envolve a compreensão dos mecanismos reguladores do crescimento populacional, os quais geralmente influenciam a dinâmica populacional, a persistência das espécies envolvidas e o equilíbrio entre elas (Godoy *et al.*, 1997; Rosa *et al.*, 2004). A análise sistemática do equilíbrio populacional no contexto de interações interespecíficas pode auxiliar no

entendimento dos mecanismos capazes de influenciar a coexistência ou a exclusão, principalmente entre espécies de moscas-varejeiras sujeitas à alta variação espaço-temporal em termos de distribuição e abundância (Rosa *et al.*, 2004).

O equilíbrio populacional em moscas-varejeiras introduzidas e nativas vem sendo investigado ao longo dos últimos dez anos com o auxílio de modelos matemáticos para espécie única em tempo discreto (Godoy *et al.*, 1993; Von Zuben *et al.* 1993; Reis *et al.*, 1996; Godoy *et al.*, 1997, 2001; Silva *et al.*, 2003). Os resultados têm revelado que o equilíbrio dinâmico difere entre as espécies introduzidas e as nativas. As espécies introduzidas exibem um ciclo limite de dois pontos, caracterizado por oscilações temporais entre dois pontos fixos (Godoy *et al.*, 1997, 2001). Já para as espécies nativas o equilíbrio é assintótico, monotônico e estável, descrito pela ausência de oscilações temporais, exceto nas gerações iniciais (Reis *et al.*, 1996; Silva *et al.*, 2003).

Apesar da intensa investigação sobre o equilíbrio populacional em moscas-varejeiras, não há ainda registro na literatura de análises valendo-se dos modelos matemáticos que descrevem interações competitivas ou do tipo predador-presa. Os modelos matemáticos propostos para analisar o equilíbrio entre predador-presa são na maioria elaborados seguindo a fundamentação teórica de Lotka-Volterra. A estrutura matemática e composição paramétrica deles geralmente não consideram ganhos e/ou perdas advindos da ação de mais que um predador atacando presas. O ganho ou a perda oriundos do ataque de mais que um predador sobre as presas, constituem fatores essenciais e inerentes da interação predador-presa, já que podem ser reflexos da taxa de ataque e do tempo que o predador gastou manipulando a presa para capturá-la e ingeri-la (Beddington, 1976; Hassell, 1978).

O reflexo disto se dá diretamente sobre a resposta funcional do predador, que por conseguinte, influencia o comportamento dinâmico de cada integrante do sistema predador-

presa (Hassell, 1978; Turchin, 2003). Essa dimensão analítica foi primeiro discutida por Beddington (1976), que propôs um modelo matemático capaz de descrever a dinâmica predador-presa considerando mais que um predador no sistema, para avaliar o impacto da ação conjunta deles sobre a resposta funcional e a dinâmica populacional do predador e da presa.

Este estudo teve a finalidade de investigar a dinâmica predador-presa, estudando experimentalmente as interações larvais entre *C. albiceps* e *L. eximia* e simulando a interação com um modelo matemático predador-presa. No modelo, a estrutura matemática e paramétrica considera a possibilidade de mais que um predador agir sobre as presas e incorpora um termo capaz de avaliar possíveis ganhos ou perdas decorrentes da ação simultânea de mais que um predador sobre diferentes densidades de presas. Com isso, espera-se avaliar os efeitos da inclusão dessa dimensão no modelo, conforme proposto por Beddington (1976), sobre a resposta funcional e dinâmica populacional de *C. albiceps* e *L. eximia*.

Dessa forma, os objetivos específicos do estudo foram:

1. Avaliar experimentalmente a resposta funcional de *C. albiceps* sobre diferentes densidades de presas, em diferentes tratamentos estabelecidos a partir de densidades de predadores pré-estabelecidas, visando a estimativa da taxa de ataque, do tempo de manuseio e do coeficiente de interferência em função da densidade de predadores.
2. Comparar estatisticamente os padrões de resposta funcional obtidos em função das densidades de predadores.



3. Investigar a dinâmica predador-presa com o modelo matemático desenvolvido por Beddington (1976), valendo-se da combinação entre experimentação laboratorial, estatística não-linear e modelagem matemática.

## 2. Materiais e Métodos

### 2. 1. Metodologia para coleta dos espécimes

As populações experimentais de *C. albiceps* e *L. eximia* 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 em sala com temperatura à  $25\pm 1^{\circ}\text{C}$ , fotoperíodo de 12 horas e umidade relativa de 70%. As fêmeas adultas receberam fígado bovino como fonte protéica suplementar, já que se tratam de espécies anautógenas (Linhares, 1988).

As posturas foram obtidas e separadas, por espécie, em frascos contendo carne bovina, suficiente para o crescimento natural das populações. As larvas foram mantidas em câmara climática nas condições já citadas anteriormente. A determinação do instar larval foi feita pela observação dos caracteres morfológicos usualmente utilizados para este fim (Prins, 1982; Greenberg & Szyska, 1984; Erzinçlioglu, 1990; Tantawi & Greenberg, 1993; Queiroz *et al*, 1997).

## 2.2. Estimativas do consumo de presas com densidades assimétricas de predadores e presas

Populações de larvas de *C. albiceps* e *L. eximia* foram obtidas a partir da geração  $F_1$  em laboratório por terem completado o ciclo de vida nas condições experimentais citadas no ítem anterior. Para a obtenção das larvas, frascos plásticos com carne bovina moída foram colocados nas gaiolas para estimular a postura de ovos. As larvas foram mantidas em excesso de carne para permitir o desenvolvimento em condições ótimas. Ao atingirem o terceiro instar as larvas foram distribuídas em placas de Petri de acordo com as densidades especificadas a seguir. O delineamento experimental seguiu o padrão foi previamente determinado para estimativas de resposta funcional (Faria *et al.* 2004a, b). As densidades de presas foram estabelecidas com 10, 20, 30, 40, 50, 60 e 70 larvas de *L. eximia*, para três tratamentos diferentes. Cada tratamento foi caracterizado por diferentes densidades de *C. albiceps*, a espécie predadora, ou seja, uma, cinco e dez. Dessa forma, os tratamentos foram estruturados da seguinte forma:

1º tratamento: 1 larva de terceiro instar de *C. albiceps* confinada com larvas de terceiro instar de *L. eximia* nas densidades de 10, 20, 30, 40, 50, 60 e 70

2º tratamento: 5 larvas de terceiro instar de *C. albiceps* confinadas com larvas de terceiro instar de *L. eximia* nas densidades de 10, 20, 30, 40, 50, 60 e 70

3º tratamento: 10 larvas de terceiro instar de *C. albiceps* confinadas com larvas de terceiro instar de *L. eximia* nas densidades de 10, 20, 30, 40, 50, 60 e 70

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 períodos de 6 horas até atingir 24h, com intervalos de 6 horas, foi registrado o número de presas consumidas por placa (Faria *et al.*, 2004a, b). Os resultados foram graficamente demonstrados sendo a variável independente  $x$  a densidade de presas,  $z$  a densidade de predadoras e a variável dependente  $y$  o número de presas consumidas durante a predação.

### *2.3. Estimativa dos parâmetros da resposta funcional para utilização nos modelos matemáticos*

#### *2.3.1. Modelos de resposta funcional*

Resposta funcional é definida como a taxa temporal na qual um predador consome suas presas (Holling, 1959, 1965; Hassell, 1978; Turchin, 2001). A resposta funcional é um componente essencial em qualquer modelo de predação e um importante determinante da estabilidade em sistemas predador-presa (Oaten & Murdoch, 1975). Diversos modelos têm sido usados para descrever a resposta funcional. Os modelos de Resposta Funcional assumem três formas básicas, partindo do princípio que diferentes tipos de relação funcional podem advir de diferentes organismos. O primeiro tipo (tipo I) é provavelmente pouco comum na natureza, pois nele o número de presas consumidas pelo predador em função da densidade de presas segue uma trajetória linear, a resposta do Tipo II pode então ser escrita como:

$$Ne = aTN \quad (1).$$

Na equação (1),  $Ne$  é o número de encontros entre predador e presa,  $a$  é a taxa de ataque do predador sobre a presa,  $N$  o tamanho da população de presas e  $T$  é o tempo total disponível para o predador atacar sua presa. O segundo tipo de resposta (tipo II) é

provavelmente o mais comum, principalmente em insetos (Turchin, 2003), visto que o predador atinge o ponto de saturação para o consumo de presa a partir de determinada densidade. A equação que descreve o tipo II de resposta funcional (Holling, 1959, 1965) é escrita como:

$$Ne = \frac{aN T}{1 + aN Th} \quad (2),$$

onde  $Th$  é o tempo de manuseio do predador sobre a presa. A resposta do tipo III é caracterizada por um período inicial com baixa taxa de predação, seguido de uma curva do tipo exponencial que é finalizada pela saturação a exemplo da resposta do tipo II, o que sugere um padrão sigmóide de consumo de presas (Hassell *et al.* 1976; Hassell, 1978):

$$Ne = \frac{bN^2 T}{1 + cN + bN^2 Th} \quad (3)$$

### 2.3.2. Regressões não-lineares

Regressões não lineares foram empregadas para analisar a resposta funcional (Juliano, 2001) de *C. albiceps* sobre a densidade larval de *L. eximia* pelo método dos quadrados mínimos. Duas funções estatísticas aplicadas à análise da resposta funcional foram utilizadas para o ajuste aos dados. A função hiperbólica  $aN / 1 + ahN$ , para investigar a saturação do consumo de presas por uma única predadora e a função de interferência entre predadores, descrita como  $aN / 1 + awP$ , porém com a inclusão do termo  $w$  que estima a interferência entre predadores (Turchin, 2003). O coeficiente  $w$  denota ganho ou perda na resposta funcional para o predador, dependendo do quadrante do gráfico ao qual pertence, na função empregada. As regressões foram ajustadas aos dados utilizando o módulo estatístico para ajustes não-lineares de curvas do programa “Lab Fit” (Silva & Silva, 2007).

### 2.3.3. Modelo predador- presa

Os modelos matemáticos desenvolvidos para modelar o sistema predador-presa foram inicialmente fundamentados na teoria de Lotka (1925) e Volterra (1926) em tempo contínuo. Entretanto, o modelo desenvolvido por Nicholson & Bailey (1935) tem aplicação para sistemas biológicos com gerações em tempo discreto, como é o caso das moscas-varejeiras, oferecendo um ponto de partida para a compreensão de modelos mais complexos e mais adequados à realidade biológica das espécies. O modelo é baseado em duas suposições simplificadas: (1) o número de encontros ( $Ne$ ) entre predadores e presas é proporcional à densidade da presa ( $N_t$ ), e (2) os encontros são aleatoriamente distribuídos entre presas.

O número de presas disponíveis pode ser dado pelo termo zero da Distribuição de Poisson, sendo a probabilidade descrita como:

$$p_0 = \exp\left(-\frac{Ne}{N_t}\right) \quad (04).$$

Já o número de presas capturadas ( $Na$ ) pode ser escrito como:

$$Na = N_t \left[ 1 - \exp\left(-\frac{Ne}{N_t}\right) \right] \quad (05).$$

O número de encontros entre ( $P_t$ ) predadores e suas presas ( $N_t$ ) pode ser escrito como:

$$Ne = aN_tP_t \quad (06),$$

onde  $a$  é a constante de proporcionalidade que representa a taxa de ataque do predador sobre a presa e pode ser entendida como a proporção de presas que serão encontradas pelo predador durante a sua vida, especificamente no caso de larvas de moscas, durante o

período no qual a larva atuar como predadora. Assim, se  $Ne/N_t = aP_t$  a equação para o número de presas capturadas pode ser reformulada e escrita como:

$$Na = N_t[1 - \exp(-aP_t)] \quad (07).$$

A equação (07) implica que a predação ocorrerá em função da saturação de  $aP_t$ , porque o encontro de presas diminui à medida que vão sendo capturadas. Se a função de sobrevivência de presas (número de presas não capturadas) for

$$f(N_t, P_t) = \exp(-aP_t) \quad (08),$$

as equações recursivas em tempo discreto propostas para descrever a dinâmica predador-presa em moscas-varejeiras poderão ser:

$$N_{t+1} = r N_t \exp(-aP_t) \quad (09)$$

$$P_{t+1} = N_t[1 - \exp(-aP_t)] \quad (10)$$

onde  $r$  é a taxa intrínseca de crescimento geométrico da presa.

#### 2.3.4. Modelo predador-presa com resposta funcional e numérica

Para simular a dinâmica predador-presa com resposta funcional do tipo I presume-se que a função de sobrevivência das presas seja  $f(N_t, P_t) = \exp(-aTP_t)$ , onde  $T$  é o tempo disponível para a interação predador-presa. Portanto,

$$N_{t+1} = rN_t \exp(-aTP_t) \quad (11)$$

$$P_{t+1} = CN_t[1 - \exp(-aTP_t)] \quad (12),$$

onde  $C$  é a resposta numérica, indicando o número de predadores produzidos a partir do consumo das presas. Quando a densidade de presas aumenta é de se esperar que o predador mostre um tempo de manuseio ( $Th$ ) maior, tendendo assim, em algum dado momento, à

uma saturação. Na resposta funcional do tipo II se  $a$  e  $Th$  forem constantes e o encontro de presas aleatório, a função de sobrevivência de presas poderá ser escrita como:

$$f(N_t, P_t) = \exp\left(\frac{-aTN_t P_t}{1 + aThN_t}\right) \quad (13).$$

Aplicando a função de sobrevivência de presas para a resposta funcional do tipo II proposta por Holling (1959, 1966) nas equações (11) e (12) tem-se:

$$N_{t+1} = r N_t \exp\left(\frac{-aTN_t P_t}{1 + aThN_t}\right) \quad (14).$$

$$P_{t+1} = CN_t \left[1 - \exp\left(\frac{-aTN_t P_t}{1 + aThN_t}\right)\right] \quad (15).$$

### 2.3.5. Parâmetros utilizados no modelo

Além dos parâmetros estimados pela regressão não-linear, os parâmetros taxa de crescimento ( $r$ ) e resposta numérica ( $c$ ) foram empregados nas simulações com diferentes níveis pré-determinados, já que o estudo não visava a estimativa deles. Os valores de  $r$  usados para a simulação foram de 1, 2 e 3. Estas magnitudes são condizentes com a obtenção de equilíbrio estável, ciclos limite e regime caótico nos modelos de dependência da densidade, como por exemplo a equação de Ricker. A resposta numérica foi pré-determinado em 3 níveis, baixo ( $c = 0,01$ ), moderada ( $c = 0,5$ ) e alta ( $c = 1$ ).



### 3 . Resultados

#### *Análises de regressão não-linear com modelos de resposta funcional para um ou mais predadores*

Todas as regressões não lineares foram realizadas para analisar a relação, entre a densidade de presas e seu respectivo consumo, como a densidade de predadores também foi considerada na análise (Tabelas 1 e 2). A relação entre o consumo de presas e horas de exposição das presas às predadoras também mostrou significância para o ajuste das funções não-lineares, tais como, modelo de resposta funcional do tipo II (Holling 1959) e modelo de resposta funcional do tipo II com interferência entre predadores (Beddington 1976). Nos casos em que o número de predadores era somente um, o modelo de resposta funcional do tipo sigmóide (Hassell, 1978) também foi ajustado aos dados, produzindo porém ajustes extremamente baixos ( valor de  $r^2 < 0.2$ ), sugerindo que o modelo não descreve bem a função.

A maioria dos ajustes do modelo de resposta funcional tipo II aos dados foi aceitável (valores de  $r^2 > 0.6$ ), demonstrando que os modelos empregados na descrição da relação entre as variáveis dependentes e independentes, explicam satisfatoriamente a variação do consumo de presas nas diversas situações investigadas (Figuras 1, 2 e 3). Os gráficos produzidos mostram a evolução dos padrões de resposta funcional considerando a variável dependente, número de presas consumidas em função das duas variáveis independentes, densidade de presas e de predadoras, os gráficos também mostram a relação entre consumo e horas de exposição à predação (Figuras 4, 5 e 6).

Em todos os casos, a trajetória das curvas de resposta funcional foi significativamente influenciada pelo tempo e pelo aumento da densidade de presas (Figuras 1, 2 e 3). A taxa de ataque das larvas predadoras sobre as presas aumentou com a densidade de presas até atingir a saturação da resposta funcional. O mesmo resultado foi encontrado com o aumento do número de horas de exposição à predação (Figuras 1, 2 e 3).

Nas regressões em que a densidade de predadoras era 1, o aumento no tempo de exposição à predação produziu diminuição do tempo de manuseio ( $T_h$ ) exceto quando a exposição foi de 24 horas. Já a taxa de ataque ( $a$ ) sofreu aumento em função do tempo de

exposição (Figura 7 a). Para a densidade de 5 predadoras notou-se diminuição na taxa de ataque conforme a exposição às predadoras, exceto na análise de 6 para 12 horas que aumentou (Figura 7 b). O tempo de manuseio diminuiu com o aumento das horas de exposição, exceto nas análises de 6 para 12 horas. Já a interferência entre predadoras ( $w$ ) diminuiu com a elevação do tempo de exposição. Na densidade de 10 predadoras o tempo de manuseio, a interferência entre predadoras ( $w$ ) e a taxa de ataque diminuíram com o aumento das horas de exposição às predadoras (Figura 7 c).

Os gráficos em três dimensões foram construídos com valores inferiores à direita para facilitar a visualização e mostram na figura 4 a evolução dos padrões de resposta funcional considerando a variável dependente, número de presas consumidas, em função das duas variáveis independentes, densidade de presas e horas de exposição à predação. Observou-se que o aumento das horas de exposição à predação e da densidade de presas produz diferentes pontos de saturação, porém com curvas de resposta funcional semelhantes (Figura 4).

O aumento das horas de exposição a predação, tanto para a densidade de 5 como de 10 predadoras, produziu diminuição do tempo de manuseio ( $T_h$ ) e da interferência entre predadores ( $w$ ), mas a taxa de ataque ( $a$ ) sofreu acréscimo (Figura 2, 3). Observou-se ainda que o aumento na densidade de predadores influencia expressivamente os valores da curva da resposta funcional, ou seja, à medida que a densidade de predadores aumenta o ponto de saturação também é alterado (Figura 6).

#### *Dinâmica populacional com modelos predador-presa para um ou mais predadores*

##### *Simulações com taxa de crescimento igual a 1*

Em simulações com uma larva predadora de *C. albiceps* e baixa resposta numérica prevaleceu o equilíbrio estável de um ponto em todos os casos (Figura 8 a, b, c e d). Com resposta numérica moderada as simulações considerando horas de exposição iguais a 6, 12 e 18 mostraram comportamento aparentemente cíclico para *C. albiceps* e *L. eximia* (Figura 8 e, f e g). Entretanto, nas simulações com 24 horas de exposição das presas à predação o resultado revelou equilíbrio estável de um ponto (Figura 8 h). Com alta resposta numérica, o comportamento aparentemente cíclico foi também encontrado quando 6, 12 e 18 horas de

exposição à predação foram consideradas (Figura 8 i, j e k). Com 24 horas de exposição o comportamento tendeu ao equilíbrio estável assintótico para ambas as espécies (Figura 8 l).

Com cinco presas e baixa resposta numérica o equilíbrio de um ponto também foi encontrado (Figura 9 a, b, c e d), mas com resposta moderada apenas nas seis primeiras horas o equilíbrio encontrado foi o estável monotônico (Figura 9 e). Para as observações com 12, 18 e 24 horas a extinção determinística foi encontrada (Figura 9 f, g e h). Com resposta numérica alta, para 6, 12 e 24 horas a extinção determinística também foi notada (Figura 9 i, j, k e l). Entretanto, com 18 horas de observação os resultados sugerem oscilações imprevisíveis para *C. albiceps* e *L. eximia* com flutuações fora de fase, porém com persistência até a 18<sup>a</sup>. geração apenas (Figura 9 k).

Com dez presas e resposta numérica baixa, o comportamento encontrado foi também o equilíbrio estável de um ponto para todos os casos (Figura 10 a, b, c e d). Com resposta moderada apenas para a simulação com 6 horas de exposição foi encontrado o ciclo limite de dois pontos (Figura 10 e), para os outros períodos de exposição à extinção determinística foi observada, assim como na alta resposta numérica (Figura 10 f, g, h, i, j, k e l).

#### *Simulações com taxa de crescimento igual a 2*

Em simulações com uma larva predadora e baixa resposta numérica prevaleceu o equilíbrio estável de um ponto em todos os casos (Figura 11 a, b, c e d). Com resposta numérica moderada as simulações considerando horas de exposição iguais a 6, 12 e 18 mostraram comportamento aparentemente cíclico (Figura 11 e, f e g). Entretanto, nas simulações com 24 horas de exposição das presas à predação o resultado revelou equilíbrio estável de um ponto (Figura 11 h). Com alta resposta numérica, o comportamento aparentemente cíclico foi também encontrado em todos os casos (Figura 11 i, j, k e l).

As simulações com cinco larvas predadoras e baixa resposta numérica levaram o sistema ao equilíbrio estável de um ponto (Figura 12 a, b, c e d) para todos os períodos de exposição. Com média e alta resposta numérica os resultados das simulações sugerem extinção determinística em no máximo vinte gerações (Figura 12 e, f, g, h, i, j, k e l). As análises dos sistemas dinâmicos considerando dez predadoras com baixa resposta numérica resultaram também em equilíbrio estável de um ponto (Figura 13 a, b, c e d) com

predomínio de extinção determinística para simulações com moderada e alta resposta numérica (Figura 13 e, f, g, h, i, j, k e l).

### *Simulações com taxa de crescimento igual a 3*

Em simulações com uma larva predadora e baixa resposta numérica o equilíbrio estável de um ponto foi novamente observado (Figura 14 a, b, c e d). Com resposta moderada predominou o comportamento aparentemente cíclico (Figura 14 e, f e g), exceto na simulação em que se considerou 24 horas de exposição à predação (Figura 14 h). Para alta resposta numérica somente o comportamento aparentemente cíclico foi encontrado (Figura 14 i, j, k e l).

Nas análises com cinco larvas predadoras e baixa resposta numérica o equilíbrio estável de um ponto foi observado em todas as simulações (Figura 15 a, b, c e d). Tanto para a resposta numérica moderada como para a alta a extinção determinística foi encontrada em todas as simulações (Figura 15 e, f, g, h, i, j, k e l).

Nas simulações com dez larvas predadoras e baixa resposta numérica o equilíbrio de um ponto também foi observado nas quatro simulações (Figura 16 a, b, c e d). Entretanto, com resposta numérica moderada apenas um comportamento aparentemente cíclico foi encontrado (Figura 16 e), resultando os demais em extinção determinística (Figura 16 f, g e h), assim como também para a alta resposta numérica (Figura 16 i, j, k e l).

#### 4. Discussão

De maneira geral, os resultados encontrados pelos ajustes de regressão não-linear indicaram padrões de resposta funcional do tipo II tanto para experimentos realizados com a presença de um como de mais predadora. Este padrão de resposta vem sendo estudado em moscas-varejeiras, em experimentos com delineamento voltado para investigar a predação intraguilda, com resultados semelhantes (Faria *et al.* 2004a, b). Entretanto, neste estudo a intenção foi investigar se a interferência entre predadores poderia alterar o padrão de resposta funcional, considerando que a presença de diversos predadores pode interferir na ação predatória individual (Beddington, 1975; Turchin, 2003).

Skalski & Gilliam (2001) apresentam evidencia estatística para análise da interferência do predador em sistemas predador-presa. Turchin (2003) discutiu em detalhes a necessidade de adaptar modelos de resposta funcional a situações em que o consumo de presas se dá não somente em meio a relação entre densidade de presas e um único predador, mas principalmente considerando também a densidade de predadores. Em populações larvais de moscas-varejeiras, a predação intraguilda ocorre provavelmente na natureza com a presença maçica de larvas de *C. albiceps* atacando larvas de outras espécies de moscas necrófagas (Faria *et al.* 1999; Rosa *et al.* 2004, 2006). Além disso, a biologia larval observada geralmente em carcaças animais envolve a presença de diversas espécies de califorídeos com alta abundância, interagindo de forma coletiva (Carvalho *et al.* 2001).

Do ponto de vista experimental, a investigação da predação larval utilizando apenas uma larva predadora interagindo com diferentes densidades de presa, tem sido importante para compreender mecanismos que regem a dinâmica da predação em moscas-varejeiras, sobretudo quando o foco do estudo é voltado para analisar a relação entre o consumo de

presas, o comportamento larval e a dinâmica de populações. Contudo, tanto a experimentação como as simulações numéricas considerando a interferência de mais que uma predadora torna o sistema muito mais próximo aos processos biológicos naturais.

Não há vasta literatura disponível que demonstre a importância da relação entre a interferência mútua e a resposta funcional em insetos imaturos, sobretudo se for considerada a predação intraguilda. Os poucos exemplos reportam a interferência mútua de predadores sobre sistemas entomológicos envolvendo apenas interações entre adultos (Lang, 2003) e a vasta maioria dos estudos tem sido focados na relação hospedeiro-parasitoide (Turchin, 2003).

Os resultados da simulação mostram de maneira geral que os comportamentos exibidos pelo modelo de Ricker (1952), tais como, equilíbrio estável, ciclos limite e regime caótico, os quais estão associados à magnitude da taxa de crescimento ( $r$ ), fizeram-se presentes neste estudo. Contudo, deve-se notar que desvios destes padrões foram observados em casos particulares. É sobre eles que esta discussão será focada.

Para toda a magnitude da taxa de crescimento investigada neste trabalho ( $r = 1$ ,  $r = 2$  e  $r = 3$ ), nas simulações com apenas uma predadora e sob moderada resposta numérica, o comportamento cíclico encontrado nos períodos de exposição à predação de 6, 12 e 18 horas sofreu estabilização com 24 horas. É interessante notar inicialmente que apesar do valor da taxa de crescimento,  $r = 1$ , na simulação o comportamento inicialmente apresentado foi cíclico e não monotônico como esperado. Neste caso particular vale ressaltar que o tempo de extinção é essencial e influencia o comportamento dinâmico do sistema.

A provável causa da estabilização foi o significativo aumento do tempo de manuseio da predadora sobre a presa, como já demonstrado teoricamente por Schreiber &

Vejdani (2006). Ressalta-se ainda o comportamento assintótico estável encontrado com 24 horas, com alta resposta numérica para uma predadora. Um efeito estabilizante inusitado foi também encontrado para  $r = 1$ , densidade de predadores igual a cinco e resposta numérica moderada. O comportamento assincrônico entre predador e presa foi também observado para  $r = 1$ , resposta numérica alta e densidade de predadoras igual a 5.

Com respeito à densidade de predadores, é interessante notar que a maioria dos comportamentos cíclicos encontrados foram observados na presença de uma única predadora, exceto em alguns casos notados com dez predadoras. Com cinco predadoras nenhum caso de comportamento cíclico foi encontrado. Sob esta observação pode-se concluir que o aumento do número de predadores parece exercer efeito estabilizante, sobretudo se a relação for analisada à luz da teoria predador-presa, empregada por Freedman & Rao (1982), a qual fundamenta-se no pressuposto que a interferência mútua é estabilizante (Liu & Beretta, 2006). Contudo, o sistema aqui investigado envolve *C. albiceps*, uma espécie predadora intraguilda (Polis et al. 1989), a qual por sua natureza biológica exibe características diferentes de um predador comum, visto apresentar hábitos facultativos de predação, presentes possivelmente em situação de escassez alimentar (Faria et al. 1999; Rosa et al. 2006). Esta característica é importante, sobretudo se for considerado que a predação intraguilda envolve a mudança de nível trófico de uma espécie, que antes da escassez de recursos alimentares porta-se com competidora (Rosa et al. 2006).

Em sistemas biológicos como os que incorporam parasitóides e hospedeiros, o parasitóides sofre influência significativa na sua performance como predador em função da interferência de outros parasitóides atuando conjuntamente (Fathipour et al. 2006). Sob esta perspectiva, a inclusão da dimensão da interferência entre predadores, tanto em modelos estatísticos de resposta funcional, como em modelos matemáticos que analisam a dinâmica

populacional parece importante. A teoria populacional voltada para investigar a dinâmica de populações seja em contexto de produção animal, biologia da conservação ou ainda manejo de pragas, demanda estudos que aperfeiçoem os modelos aplicados aos respectivos sistemas (Yodziz, 1994; Costa & Meza, 2006).

De maneira geral, a inclusão do parâmetro que estima a interferência mútua entre predadores produziu como principal resultado do ponto de vista ecológico o aumento na taxa de consumo de presas. Este resultado, sob a ótica da influência sobre presas, é facilmente explicado se for considerado que a inclusão de mais predadores em sistemas animais produz naturalmente o aumento na taxa de interação entre os organismos do sistema. Isto provavelmente se dá intensamente no caso de larvas de moscas, as quais convivem sob altas densidades e em substratos com alta limitação de recurso e área (Reis *et al.* 1999; Faria *et al.* 1999; Rosa *et al.* 2006). Examinando o sistema sob a ótica do predador, a resposta numérica pode ser influenciada significativamente em função da interferência mútua, porém no presente estudo a avaliação deste tipo de resposta não foi claramente evidenciada, em razão das dificuldades inerentes do sistema para projetar o ganho de prole em imaturos.

Acoplando os resultados das análises feitas no âmbito dos ajustes de funções não-lineares aos resultados gerados pelo modelo matemático é possível notar que a maioria dos comportamentos cíclicos e/ou imprevisíveis foram obtidos em situações em que foi considerada a interferência entre predadores, mesmo considerando a influência intrínseca da magnitude dos valores de  $r$ . Este estudo constitui fundamentação empírica e também teórica para a implementação de programas de pesquisa voltados para o desenvolvimento de modelos de predação intraguilda em populações de moscas-varejeiras.



## *5. Conclusões*

- A inclusão de densidade de predadores influencia substancialmente o sistema analisado com base nas análises de regressão não-linear e também na modelagem matemática.
- O tempo de exposição das presas às predadoras não pode ser negligenciado em estudos desta natureza, pois na análise demonstra mudanças qualitativas no comportamento dinâmico do sistema.
- Os modelos empregados, apesar de não serem projetados para analisar especificamente a predação intraguilda, revelaram aspectos ecológicos importantes para o conhecimento da relação predador-presa em larvas de moscas-varejeiras.

## 6. Referências Bibliográficas

- Barkai, A. & McQuaid, C. (1989) Predator-prey reversal in a marine benthic ecosystem. *Science*, 242, 62-64.
- 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.
- Boldrini, J. L., Bassanezi, R. C., Moretti, A. C., Von Zuben, F. J., Godoy, W. A. C., Von Zuben, C. J. & Reis, S. F. (1997) Non-local interactions and the dynamics of dispersal in immature insects. *Journal of Theoretical Biology*, 185, 523-531.
- Carvalho, L. M. L., Thyssen, P. J., Linhares, A. X., Palhares, F. A. B. (2000) A checklist of arthropods associated with pig carrion and human corpses in Southeastern Brazil. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 95, 135-138.
- Carvalho, L. M. L. & Linhares, A. X. (2001) Seasonality of insect succession and pig carcass decomposition in a natural forest area in southeastern Brazil. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 46, 604-608.
- Carvalho, L. M. L., Thyssen, P. J., Goff, M. L. & Linhares, A. X. (2004) Observations on the succession patterns of necrophagous insects on a pig carcass in an urban area of southeastern Brazil. *Aggrwal's Internet Journal of Forensic Medicine and Toxicology*. 5, 33-39.
- Castellucci, R. S., Costa, M. I. S., Faria, L. D. B., Rosa, G. S., Reigada, C., Godoy, W. A. C. (2007). Dynamics, persistence and synchrony in competitors and intraguild predator. *Biol Res.* (submetido).

- Coe, R. L. (1978) The decomposition of elephant carcasses in the Tsavo (East) National, Kenya. *Journal of Arid Environments*, 1, 71-86.
- Costa, M. I. S & Meza, M. E. M. (2006). Application of a threshold policy in the management of multispecies fisheries and predator culling. *Mathematical Medicine and Biology* (2006) 23,63 –75.
- Dear, J. P. (1985) A revision of the New World Chrysomyini (Diptera: Calliphoridae). *Revista Brasileira de Zoologia*, 3, 109-169.
- Ehler, L. (1995) Structure and impact of natural enemy guilds in biological control of insect pests. In: Polis, G. A. & Winemiller, K. (eds.) Food webs: integration of patterns and dynamics. Chapman & Hall, London.
- Erzinçlioglu, Y. Z., (1990) The larvae of two closely-related blowfly species of the genus *Chrysomya* (Diptera, Calliphoridae). *Entomologica Fennica* 3:151-153.
- Erzinçlioglu, Y. Z. & Whitcombe, R. P. (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*, *Entomologia experimentalis et Applicata*, 90, 149-155.
- Faria, L. D. B. & Godoy, W. A. C. (2001) Prey choice by facultative predator larvae of *Chrysomya albiceps* (Diptera: Calliphoridae). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 96, 875-878.
- Faria, L. D. B., Trinca, L. A. & Godoy, W. A. C. (2004a) 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. (2004b). 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.
- Fathipour, Y., Hosseini, A., Talebi, A. A. & Moharramipour, S. (2006). Functional response and mutual interference of *Diaeretiella rapae* (Hymenoptera: Aphidiidae) on *Brevicoryne brassicae* (Homoptera: Aphidiidae). *Entomologica Fennica* 17 (2), 90-97.
- Ferreira, M. J. M. (1983). Sinantropia de Calliphoridae (Díptera) em Goiânia, GO. *Revista Brasileira de Biologia*, 43, 199-210.
- Freedman, H. L. & Rao, V. S. H. (1982). The trade-off between mutual interference and time lags in predator-prey systems. *Journal Bulletin of Mathematical Biology*. 991-1004.
- Fuller, M. E. (1934) The insect inhabitants of carrion, a study in animal ecology. *Bulletin of the Council for Scientific and Industrial Research*, 82, 5-62.
- Gagné, R. J. (1981). *Chrysomya* spp., Old World blowflies (Diptera, Calliphoridae), recently established in the Americas. *Bulletin of Entomological Society of America*, 27, 21-22.
- Functional Responses with Predator Interference: Viable Alternatives to the Holling Type II Model Garrick T. Skalski, James F. Gilliam *Ecology*, Vol. 82, No. 11 (Nov., 2001), pp. 3083-3092 doi:10.2307/2679836
- 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. (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.
- 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 (Diptera: 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.
- Goodbrood, J. R. & Goff, M. L. (1990). Effects of larval population density on rates of development and interactions between two species of *Chrysomya* (Diptera: Calliphoridae) in the laboratory culture. *Journal of Medical Entomology*, 27, 338-343.

- Hassell, M. P. (1978). The dynamics of arthropod predator-prey systems. Princeton University Press, N. J.
- Hassell, M. P., Lawton, J. H., Beddington, J. R. (1976). Components of arthropod predation. I. Prey-death-rate. *J. Anim. Ecol.* 45: 135-164.
- Holling, C.S., (1959). Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *The Canadian Entomologist.* 91, p. 385-398.
- Holling, C.S., (1965). The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation. *Memoirs of the Entomological Society of Canada.* 45, p. 6-60.
- Juliano, S.A. (2001) Non-linear curve-fitting: predation and functional response curves. *Design and Analysis of Ecological Experiments*, Chapman & Hall, New York. 2nd edn (eds S. M. Scheiner & J. Gurevitch), pp. 178–196.
- Lang, A. (2003). Intraguild interference and biocontrol effects of generalist predators in a winter wheat field. *Oecologia*, 134 (1), 144-153.
- Laurenson. K. (1995). The role of interspecific competition in the population dynamics of cheetahs. *In: Sinclair, A. R. E. & Arcese, P. (eds.) Serengeti. II. Research conservation and management of an ecosystem.* University of Chicago Press, Chicago.
- Linhares, A. X. (1981). Synanthropy of Calliphoridae and Sarcophagidae (Diptera) in the city of Campinas, São Paulo, Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia*, 25, 189-215.
- Linhares, A. X. (1988). The gonotrophic cycle of *Chrysomya megacephala* (Diptera, Calliphoridae) in the laboratory. *Revista Brasileira de Entomologia*, 32, 383-392.
- Liu, S. Q. & Beretta, E. (2006). A stage-structured predator-prey model of Beddington-Deangelis type. *Siam Journal on Applied Mathematics.* 66 (4): 1101-1129.
- Lotka, A. J. (1925). *Elements of Physical Biology.* Baltimore: Williams & Wilkins Co.

- Marchiori, C. H., Silva, C. G., Caldas, E. R., Vieira, C. I. S., Almeida, K. G. S., Teixeira, F. F. & Linhares, A. X. (2000). Dipteros muscoides associados com carcaça de suíno e seus parasitóides em área de pastagem e de mata em Goiás. *Arquivos Brasileiros de Medicina Veterinária e Zootecnia*, 52, 459-460.
- Mendes, J. & Linhares, A. X. (1993). Atratividade por iscas e estágios de desenvolvimento ovariano em fêmeas de várias espécies sinantrópicas de Calliphoridae (Diptera). *Revista Brasileira de Entomologia*, 37, 157-166.
- Moura, M. O., de Carvalho, C. J. B., Monteiro, E. L. A. (1997). A preliminary analysis of insects of medico-legal importance in Curitiba, State of Parana. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 92, 269-274.**
- Oaten, A. & Murdoch, W. W. (1975). Functional response and stability in predator-prey systems. *American Naturalist*. 109, 289-298.
- Polis, G. A. & McCormick, S. (1987). Intraguild predation and competition among desert scorpions. *Ecology*, 68, 332-343.
- Polis, G. A., Myers, C. A. & Holt, R. D. (1989). The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat other. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20, 297-330.
- Polis, G. A. & Holt, R. D. (1992). Intraguild predation: the dynamics of complex trophic interactions. *Trends in Ecology and Evolution*, 7, 151-155.
- Posey, M. H. & Hines, A. H. (1991). Complex predator-prey interactions within an estuarine benthic community. *Ecology*, 72, 2155-2169.
- 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

- Prins, A. J., (1982). Morphological and biological notes on six African blow-flies (Diptera, Calliphoridae) and their immature stages. *Annals of the South African Museum* 90, 201-217.
- Queiroz, M.M.C., Mello, R.P. & Lima, M.M. (1997). Morphological aspects of the larval instars of *Chrysomya albiceps* (Diptera, Calliphoridae) reared in the laboratory. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 92, 187-196.
- Reigada, C. and Godoy, W. A. C. (2005). Seasonal Fecundity and Body Size in *Chrysomya megacephala* (Fabricius) (Diptera: Calliphoridae). *Neo. Entomol.* 34: 163-168.
- 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.
- Revilla, T. (2002). Effects of intraguild predation on resource competition. *Journal of theoretical biology*, 214, 49-62.
- Ricker, E. L. (1952). Stock and recruitment. *Journal of Fisherman Research Bd. Canadian* 11: 559-623.
- Rosa, G. S., Carvalho, L. R. & Godoy, W. A. C. (2004). Survival rate, body size and food abundance in pure and mixed blowfly cultures. *African Entomology*, 12, 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. (Diptera: Calliphoridae): Interactions between Instars and Species under Different Abundances of Food. *Neot Ent.* 25: 775-780.



- Schreiber, S. J. & Vedjani, M. (2006). Handling time promotes the coevolution of aggregation in predator–prey systems. *Proc. R. Soc. B.* 273, 185–191.
- 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). LAB Fit Curve Fitting Software (Nonlinear Regression and Treatment of Data Program) V 7.2.37 (1999-2007), online, available from world wide web: <www.labfit.net>, date of access: Year-Month-Day.
- Skalski, G. T. & Gilliam, J. F. (2001). Functional responses with predator interference viable alternatives to the holling type II model. *Ecology*. 82 (11), 3083-3092.
- Tantawi, T. I. & B. Greenberg, (1993). *Chrysomya albiceps* and *C. rufifacies* (Diptera: Calliphoridae): *Contribution to an Ongoing Taxonomic Problem* 30, 646-648.
- Turchin, P. (2001). *Complex Population Dynamics: a Theoretical/ Empirical Synthesis*. Chapman and Hall, NY.
- Turchin, P. (2003). *Complex population dynamics: a theoretical / empirical synthesis*. Monographs population biology 35. Princeton University Press, N. J.
- Ullyett, G. C. (1950). Competition for food and allied phenomena in sheep-blowfly populations *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, B234, 77-174.
- Valdes, S. E. (1991). Cannibalism and intraguild predation in clupeoids. *Marine Ecology Progress Series*, 79, 17-26.
- 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.
- Volterra, V. (1926). Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. *Memories of the Royal Accademy*. Ser. VI (2).

- Wells, J. D., Greenberg, B. (1992a). Rates of predation by *Chrysomya rufifacies* (Macquart) on *Cochliomyia macellaria* (Fabr.) (Diptera: Calliphoridae) in the laboratory: effect of predator and prey development. *Pan-Pacific Entomology*, 68,12-14.
- Wells, J. D., Greenberg, B. (1992b). Laboratory interaction between introduced *Chrysomya rufifacies* and native *Cochliomyia macellaria* (Diptera: Calliphoridae). *Environmental Entomology*, 21, 640-645.
- Wells, J. D., Greenberg, B. (1992c). Interaction between *Chrysomya rufifacies* and *Cochliomyia macellaria* (Diptera: Calliphoridae): the possible consequences of an invasion. *Bulletin Entomological Research*, 82, 133-137.
- Wissinger, S. A. (1992). Niche overlap and the potential for competition and intraguild predation between size structured populations. *Ecology*, 73, 1431-1444.
- Yasar B., Özger S., (2005). Development, feeding and reproduction responses of *Adalia fasciatopunctata revelierei* (Mulsant) (Coleoptera: Coccinellidae) to *Hyalopterus pruni* (Geoffroy) (Homoptera: Aphididae). *J. Pest. Sci.*78: 199-203.
- Yodziz, P. (1994). Predator-prey theory and management of multispecies fisheries. *Ecol. Appl.*, 4, 51-58.

## 7. Tabelas

Parâmetros	w				Th				a			
	6:00	12:00	18:00	24:00	6:00	12:00	18:00	24:00	6:00	12:00	18:00	24:00
Horas de exposição												
1 predador	0,00	0,00	0,00	0,00	0,29	0,17	0,11	0,87	0,16	0,30	0,37	0,45
5 predadores	0,55	0,57	0,58	0,59	0,12	0,72	0,59	0,43	0,22	0,26	0,26	0,26
10 predadores	0,26	0,27	0,27	0,28	0,54	0,30	0,27	0,14	0,28	0,28	0,27	0,27

Tabela 1. Regressão não-linear para 6, 12, 18 e 24 horas de exposição aos predadores x densidade de predadores com estimativas de parâmetros da resposta funcional e ajuste do modelo de resposta funcional hiperbólica para um único predador e do modelo de resposta funcional com interferência entre predadores ( $P < 0,001$ ).

Horas de exposição	6:00	12:00	18:00	24:00
1 predador valor F	0,1279	0,2072	0,3410	0,4838
5 predadores valor F	0,9376	0,6192	0,1332	0,2587
10 predadores valor F	0,1735	0,5524	0,7639	0,9708
1 predador valor $r^2$	0,4684	0,5897	0,7048	0,7743
5 predadores valor $r^2$	0,5277	0,3985	0,6115	0,7715
10 predadores valor $r^2$	0,6826	0,8864	0,9166	0,9366

Tabela 2. Regressão não-linear para 6, 12, 18 e 24 horas de exposição aos predadores e densidade de predadores com estimativas de parâmetros da resposta funcional e ajuste do modelo de resposta funcional hiperbólica e do modelo de resposta funcional com interferência entre predadores ( $P < 0,001$ ).

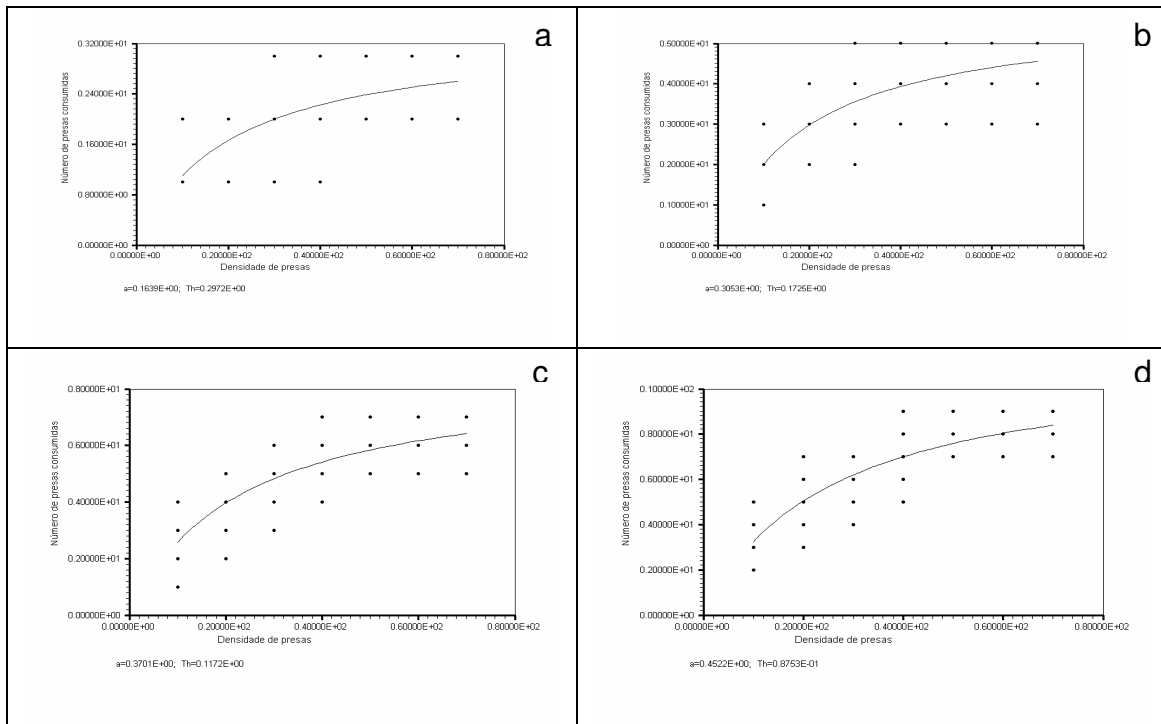


Fig. 1) Resposta funcional para um único predador com estimativas de parâmetros da taxa de ataque, tempo de manuseio e ajuste do modelo de resposta funcional hiperbólica; a) 6 horas de exposição ao predador b) 12 horas de exposição ao predador c) 18 horas de exposição ao predador d) 24 horas de exposição ao predador.

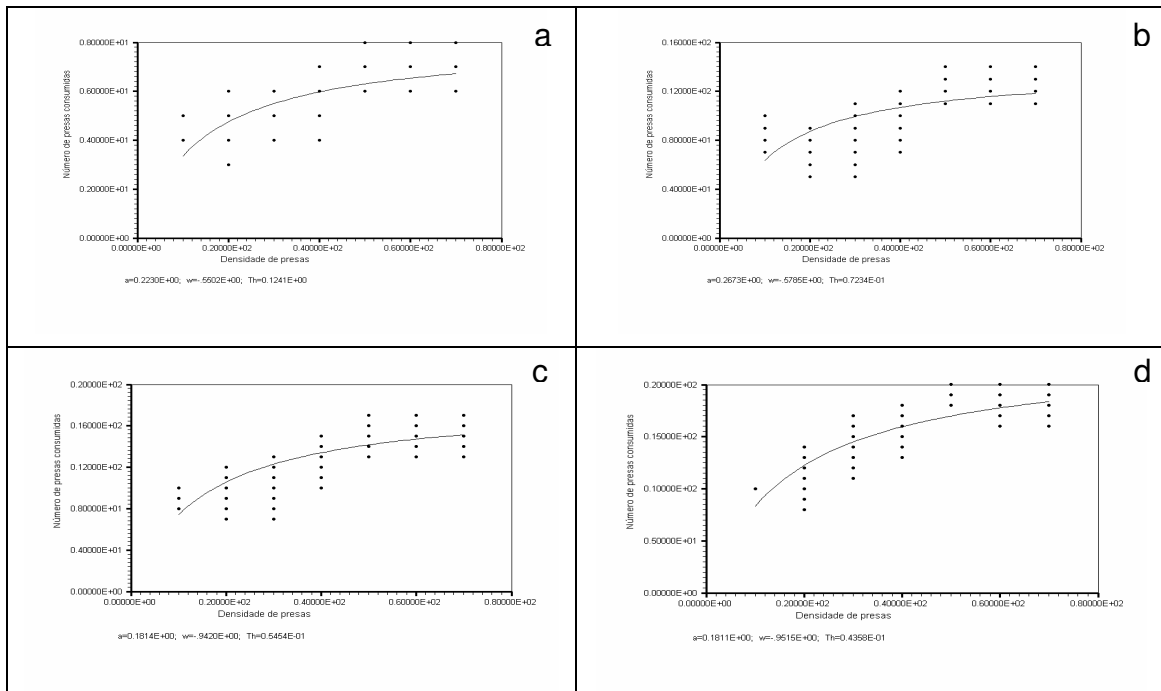


Fig. 2) Resposta funcional para 5 predadores com estimativas de parâmetros da taxa de ataque, tempo de manuseio, interferência do predador e ajuste do modelo de resposta funcional com interferência entre predadores; a) 6 horas de exposição aos predadores b) 12

horas de exposição aos predadores c) 18 horas de exposição aos predadores d) 24 horas de exposição aos predadores.

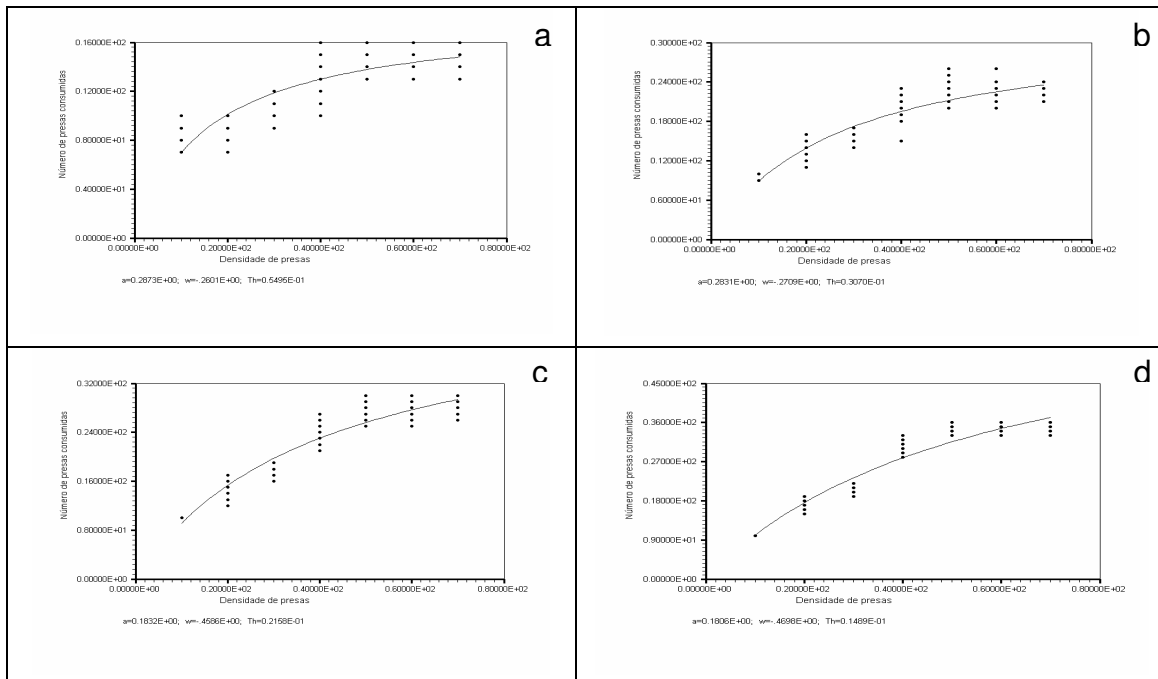


Fig. 3) Resposta funcional para 10 predadores com estimativas de parâmetros da taxa de ataque, tempo de manuseio, interferência do predador e ajuste do modelo de resposta funcional com interferência entre predadores; a) 6 horas de exposição aos predadores b) 12 horas de exposição aos predadores c) 18 horas de exposição aos predadores d) 24 horas de exposição aos predadores.

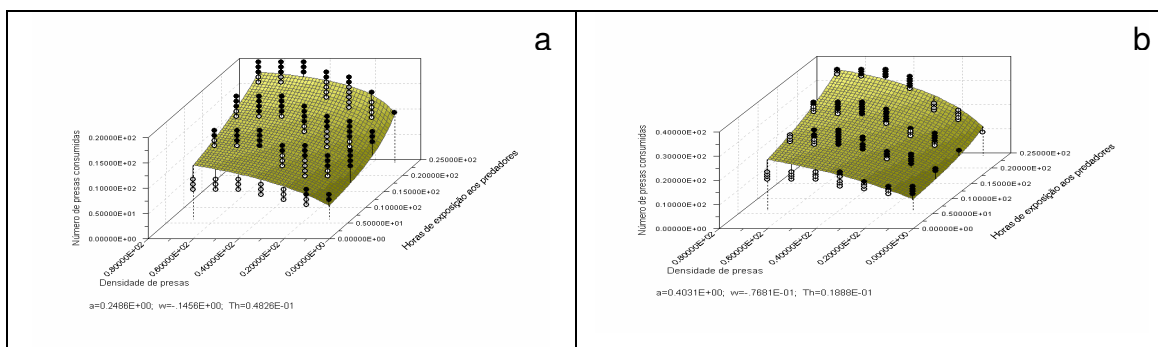


Fig. 4) Resposta funcional em três dimensões para 6, 12, 18 e 24 horas de exposição aos predadores x densidade de presas x número de presas consumidas com estimativas de parâmetros da resposta funcional e ajuste do modelo de resposta funcional com interferência entre predadores; a) 5 predadores b) 10 predadores.

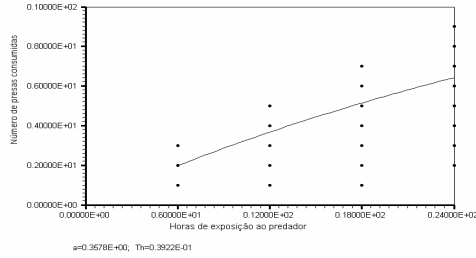


Fig. 5 Resposta funcional para 6, 12, 18 e 24 horas de exposição ao predador e número de presas consumidas, com estimativas de parâmetros da resposta funcional e ajuste do modelo de resposta funcional hiperbólica.

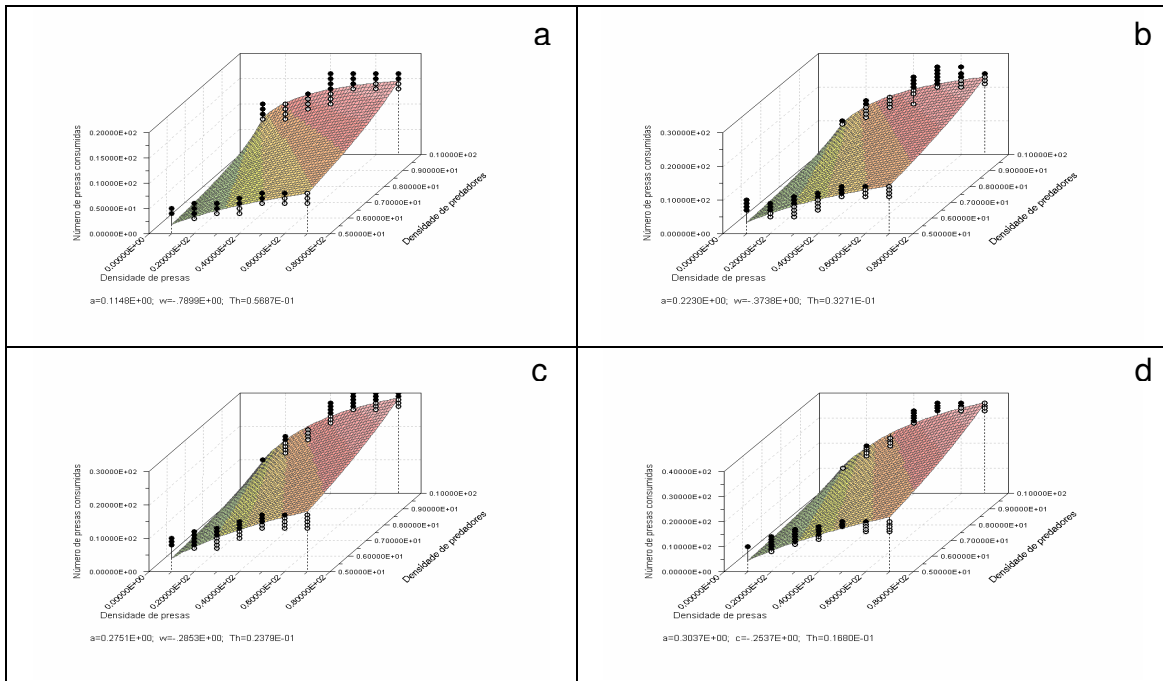


Fig. 6) Resposta funcional em três dimensões para densidades de predadores x densidade de presas x número de presas consumidas com estimativas de parâmetros da resposta funcional e ajuste do modelo de resposta funcional com interferência entre predadores; a) 6 horas de exposição aos predadores b) 12 horas de exposição aos predadores c) 18 horas de exposição aos predadores d) 24 horas de exposição aos predadores.

a

b

c

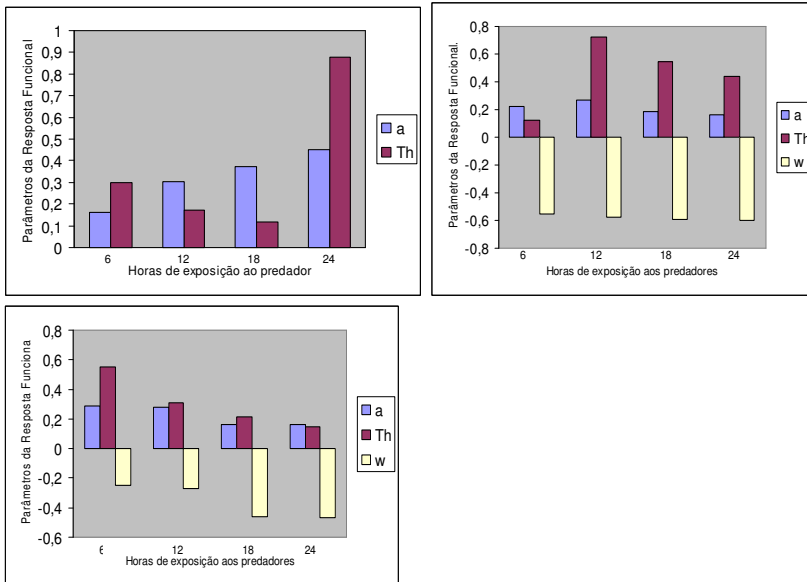


Fig. 7) Evolução da taxa de ataque ( $a$ ), tempo de manuseio ( $Th$ ) e interferência entre predadores ( $w$ ); a) 1 predador b) 5 predadores e c) 10 predadores.

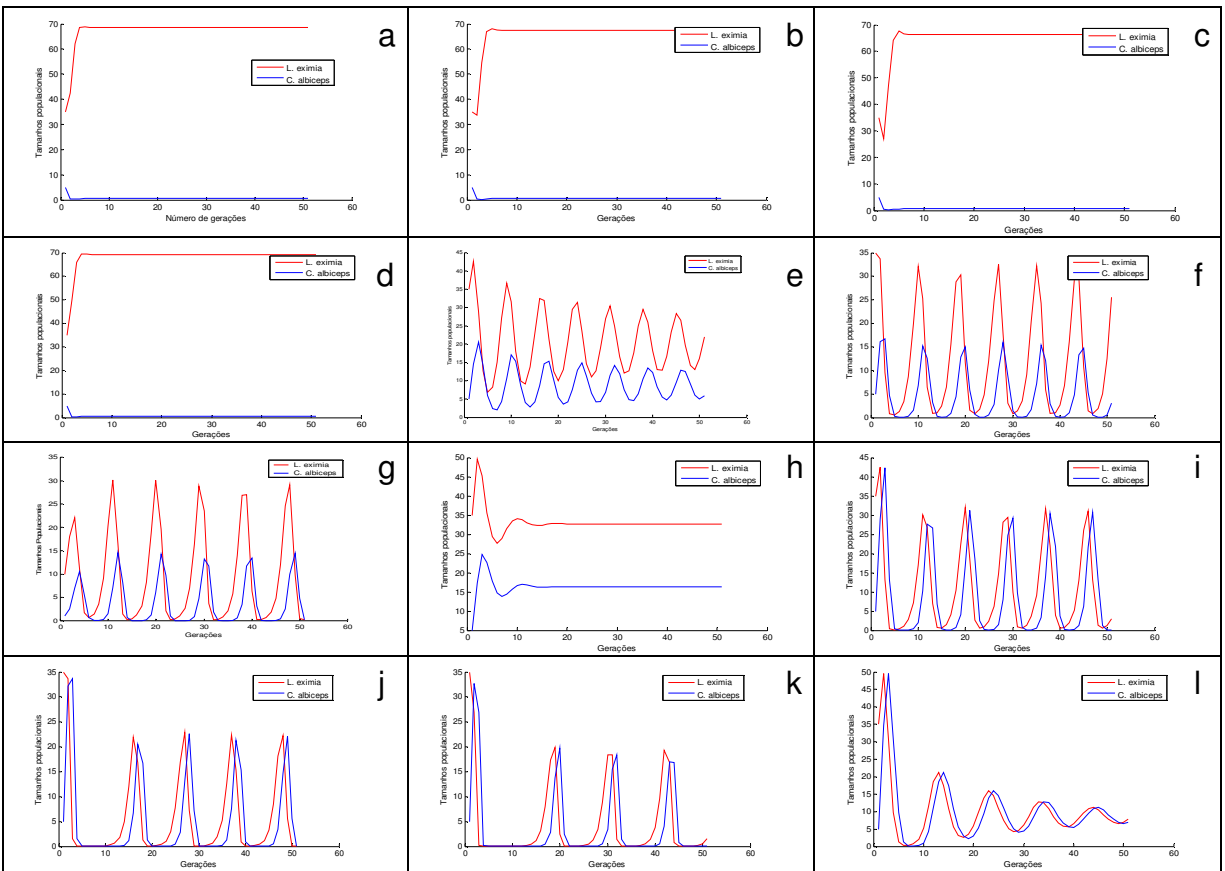


Fig. 8) Recorrência para populações de *C. albiceps* e *L. eximia* com o modelo matemático de Beddington.  $r = 1$ , densidade de predadores = 1. a) 6 horas de exposição ao predador,  $c=0,01$ ,  $w=0$ ,  $Th=0,29$ ,  $a=0,16$ , b) 12 horas de exposição ao predador,  $c=0,01$ ,  $w=0$ ,  $Th=0,17$ ,  $a=0,30$ , c) 18 horas de exposição ao predador,  $c=0,01$ ,  $w=0$ ,  $Th=0,11$ ,  $a=0,37$ , d) 24 horas de exposição ao predador,  $c=0,01$ ,  $w=0$ ,  $Th=0,87$ ,  $a=0,45$ , e) 6 horas de exposição ao predador,  $c=0,5$ ,  $w=0$ ,  $Th=0,29$ ,  $a=0,16$ , f) 12 horas de exposição ao predador,  $c=0,5$ ,  $w=0$ ,  $Th=0,17$ ,  $a=0,30$ , g) 18 horas de exposição ao predador,  $c=0,5$ ,  $w=0$ ,  $Th=0,11$ ,  $a=0,37$ , h) 24 horas de exposição ao predador,  $c=0,5$ ,  $w=0$ ,  $Th=0,87$ ,  $a=0,45$ , i) 6 horas de exposição ao predador,  $c=1$ ,  $w=0$ ,  $Th=0,29$ ,  $a=0,16$ , j) 12 horas de exposição ao predador,  $c=1$ ,  $w=0$ ,  $Th=0,17$ ,  $a=0,30$ , k) 18 horas de exposição ao predador,  $c=1$ ,  $w=0$ ,  $Th=0,11$ ,  $a=0,37$  e l) 24 horas de exposição ao predador,  $c=1$ ,  $w=0$ ,  $Th=0,87$ ,  $a=0,45$ .



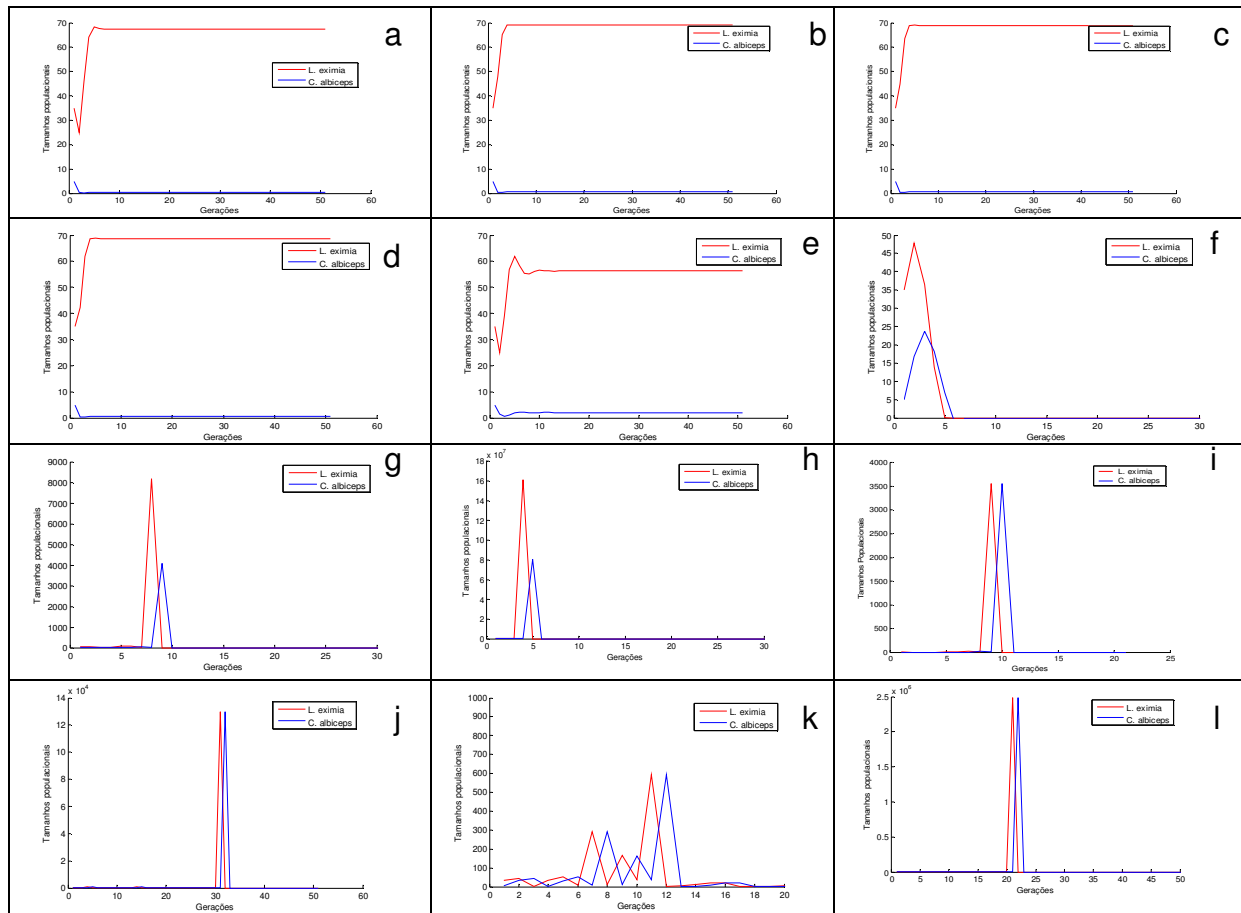


Fig. 9) Recorrência para populações de *C. albiceps* e *L. eximia* com o modelo matemático de Beddington.  $r = 1$ , densidade de predadores = 5. a) 6 horas de exposição ao predador,  $c=0,01$ ,  $w=-0,55$ ,  $Th=0,12$ ,  $a=0,22$ , b) 12 horas de exposição ao predador,  $c=0,01$ ,  $w=-0,57$ ,  $Th=0,72$ ,  $a=0,26$ , c) 18 horas de exposição ao predador,  $c=0,01$ ,  $w=-0,58$ ,  $Th=0,54$ ,  $a=0,26$ , d) 24 horas de exposição ao predador,  $c=0,01$ ,  $w=-0,59$ ,  $Th=0,43$ ,  $a=0,26$ , e) 6 horas de exposição ao predador,  $c=0,5$ ,  $w=-0,55$ ,  $Th=0,12$ ,  $a=0,22$ , f) 12 horas de exposição ao predador,  $c=0,5$ ,  $w=-0,57$ ,  $Th=0,72$ ,  $a=0,26$ , g) 18 horas de exposição ao predador,  $c=0,5$ ,  $w=-0,58$ ,  $Th=0,54$ ,  $a=0,26$ , h) 24 horas de exposição ao predador,  $c=0,5$ ,  $w=-0,59$ ,  $Th=0,43$ ,  $a=0,26$ , i) 6 horas de exposição ao predador,  $c=1$ ,  $w=-0,55$ ,  $Th=0,12$ ,  $a=0,22$ , j) 12 horas de exposição ao predador,  $c=1$ ,  $w=-0,57$ ,  $Th=0,72$ ,  $a=0,26$ , k) 18 horas de exposição ao predador,  $c=1$ ,  $w=-0,58$ ,  $Th=0,54$ ,  $a=0,26$  e l) 24 horas de exposição ao predador,  $c=1$ ,  $w=-0,59$ ,  $Th=0,43$ ,  $a=0,26$ .

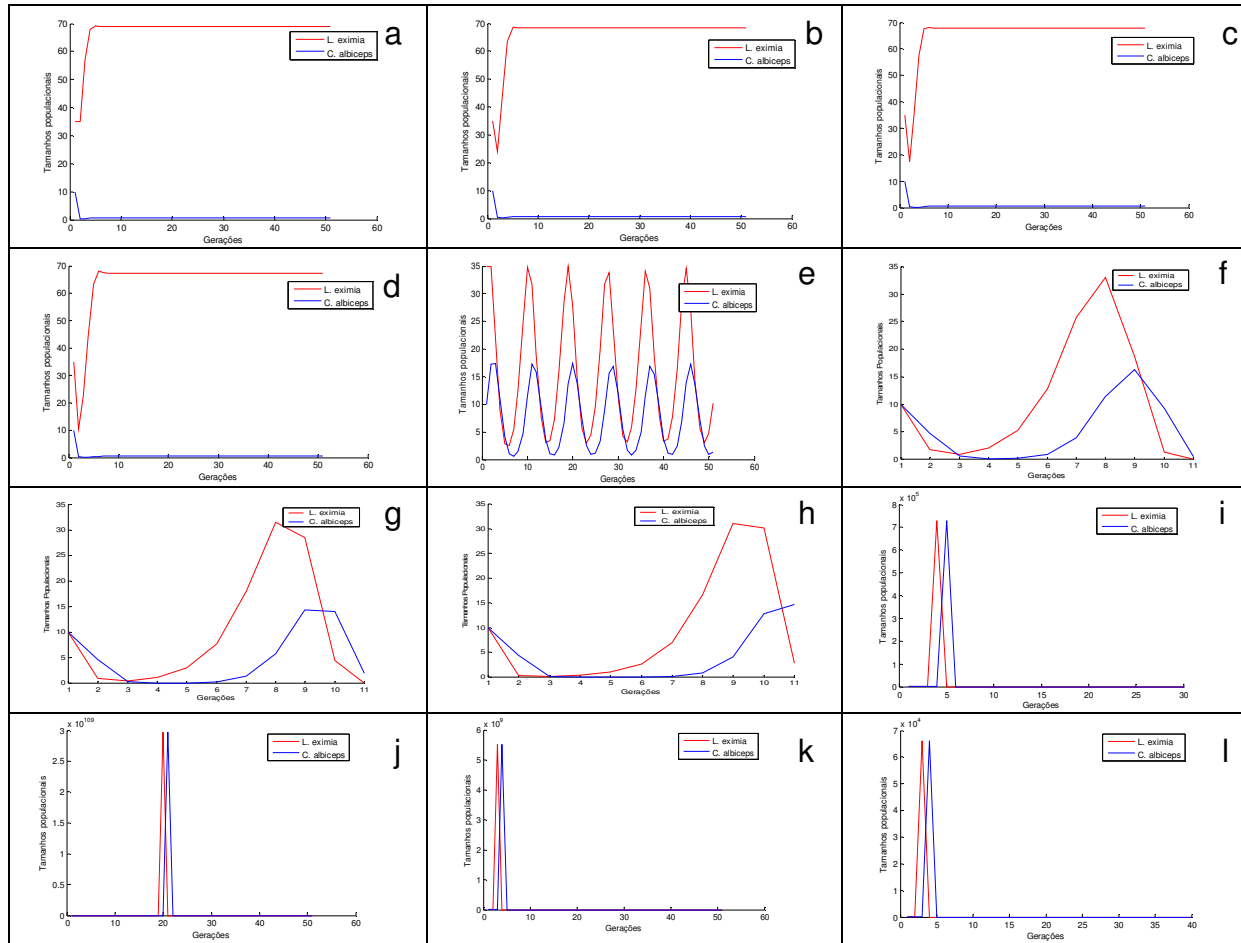


Fig. 10) Recorrência para populações de *C. albiceps* e *L. eximia* com o modelo matemático de Beddington.  $r = 1$ , densidade de predadores = 10. a) 6 horas de exposição ao predador,  $c=0,01$ ,  $w=-0,26$ ,  $Th=0,54$ ,  $a=0,28$ , b) 12 horas de exposição ao predador,  $c=0,01$ ,  $w=-0,27$ ,  $Th=0,30$ ,  $a=0,28$ , c) 18 horas de exposição ao predador,  $c=0,01$ ,  $w=-0,27$ ,  $Th=0,21$ ,  $a=0,27$ , d) 24 horas de exposição ao predador,  $c=0,01$ ,  $w=-0,28$ ,  $Th=0,14$ ,  $a=0,27$ , e) 6 horas de exposição ao predador,  $c=0,5$ ,  $w=-0,26$ ,  $Th=0,54$ ,  $a=0,28$ , f) 12 horas de exposição ao predador,  $c=0,5$ ,  $w=-0,27$ ,  $Th=0,30$ ,  $a=0,28$ , g) 18 horas de exposição ao predador,  $c=0,5$ ,  $w=-0,27$ ,  $Th=0,21$ ,  $a=0,27$ , h) 24 horas de exposição ao predador,  $c=0,5$ ,  $w=-0,28$ ,  $Th=0,14$ ,  $a=0,27$ , i) 6 horas de exposição ao predador,  $c=1$ ,  $w=-0,26$ ,  $Th=0,54$ ,  $a=0,28$ , j) 12 horas de exposição ao predador,  $c=1$ ,  $w=-0,27$ ,  $Th=0,30$ ,  $a=0,28$ , k) 18 horas de exposição ao predador,  $c=1$ ,  $w=-0,27$ ,  $Th=0,21$ ,  $a=0,27$ , e l) 24 horas de exposição ao predador,  $c=1$ ,  $w=-0,28$ ,  $Th=0,14$ ,  $a=0,27$ ,  $po=10$ .

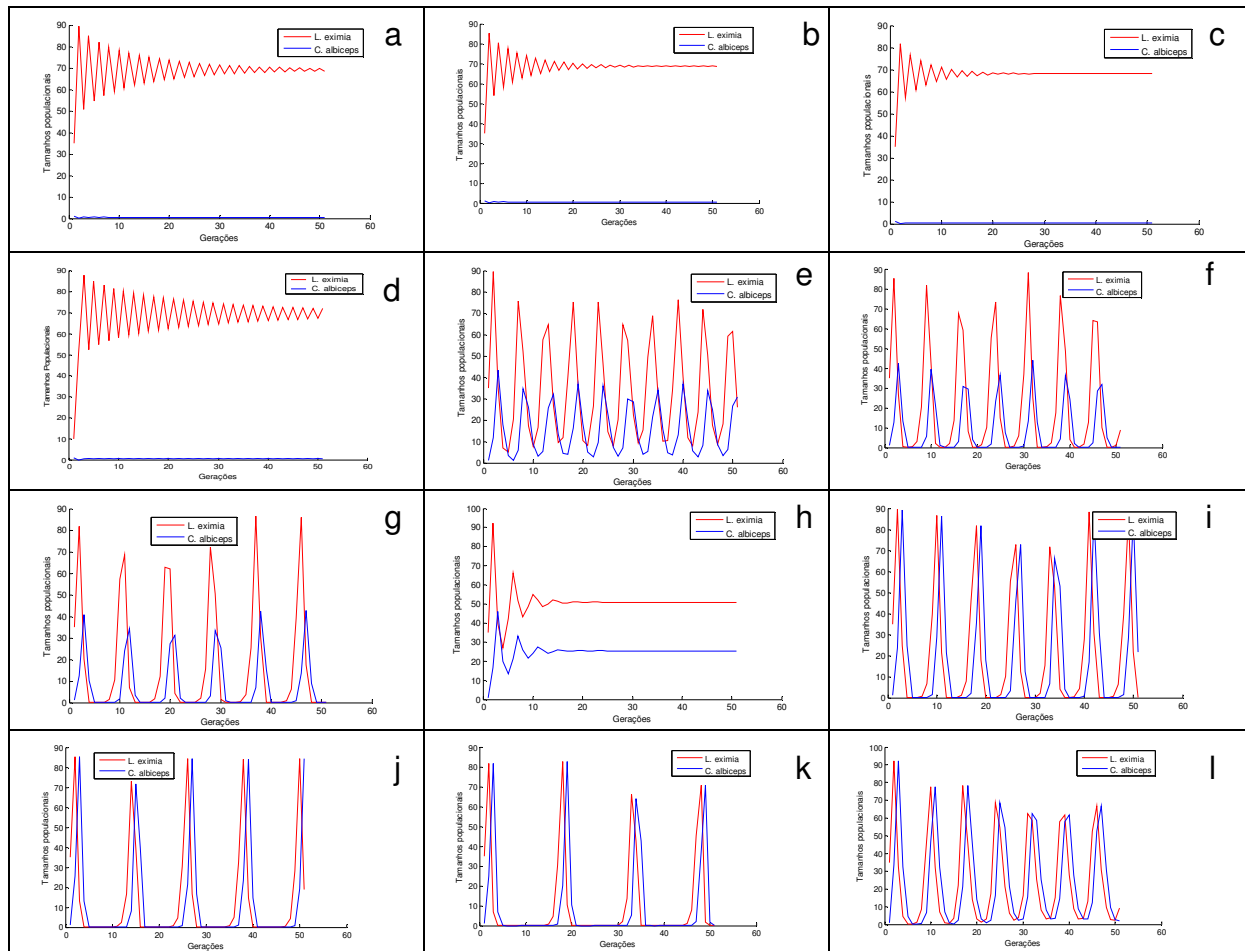


Fig. 11) Recorrência para populações de *C. albiceps* e *L. eximia* com o modelo matemático de Beddington.  $r = 2$ , densidade de predadores = 1. a) 6 horas de exposição ao predador,  $c=0,01$ ,  $w=0$ ,  $Th=0,29$ ,  $a=0,16$ , b) 12 horas de exposição ao predador,  $c=0,01$ ,  $w=0$ ,  $Th=0,17$ ,  $a=0,30$ , c) 18 horas de exposição ao predador,  $c=0,01$ ,  $w=0$ ,  $Th=0,11$ ,  $a=0,37$ , d) 24 horas de exposição ao predador,  $c=0,01$ ,  $w=0$ ,  $Th=0,87$ ,  $a=0,45$ , e) 6 horas de exposição ao predador,  $c=0,5$ ,  $w=0$ ,  $Th=0,29$ ,  $a=0,16$ , f) 12 horas de exposição ao predador,  $c=0,5$ ,  $w=0$ ,  $Th=0,17$ ,  $a=0,30$ , g) 18 horas de exposição ao predador,  $c=0,5$ ,  $w=0$ ,  $Th=0,11$ ,  $a=0,37$ , h) 24 horas de exposição ao predador,  $c=0,5$ ,  $w=0$ ,  $Th=0,87$ ,  $a=0,45$ , i) 6 horas de exposição ao predador,  $c=1$ ,  $w=0$ ,  $Th=0,29$ ,  $a=0,16$ , j) 12 horas de exposição ao predador,  $c=1$ ,  $w=0$ ,  $Th=0,17$ ,  $a=0,30$ , k) 18 horas de exposição ao predador,  $c=1$ ,  $w=0$ ,  $Th=0,11$ ,  $a=0,37$ , e l) 24 horas de exposição ao predador,  $c=1$ ,  $w=0$ ,  $Th=0,87$ ,  $a=0,45$ .

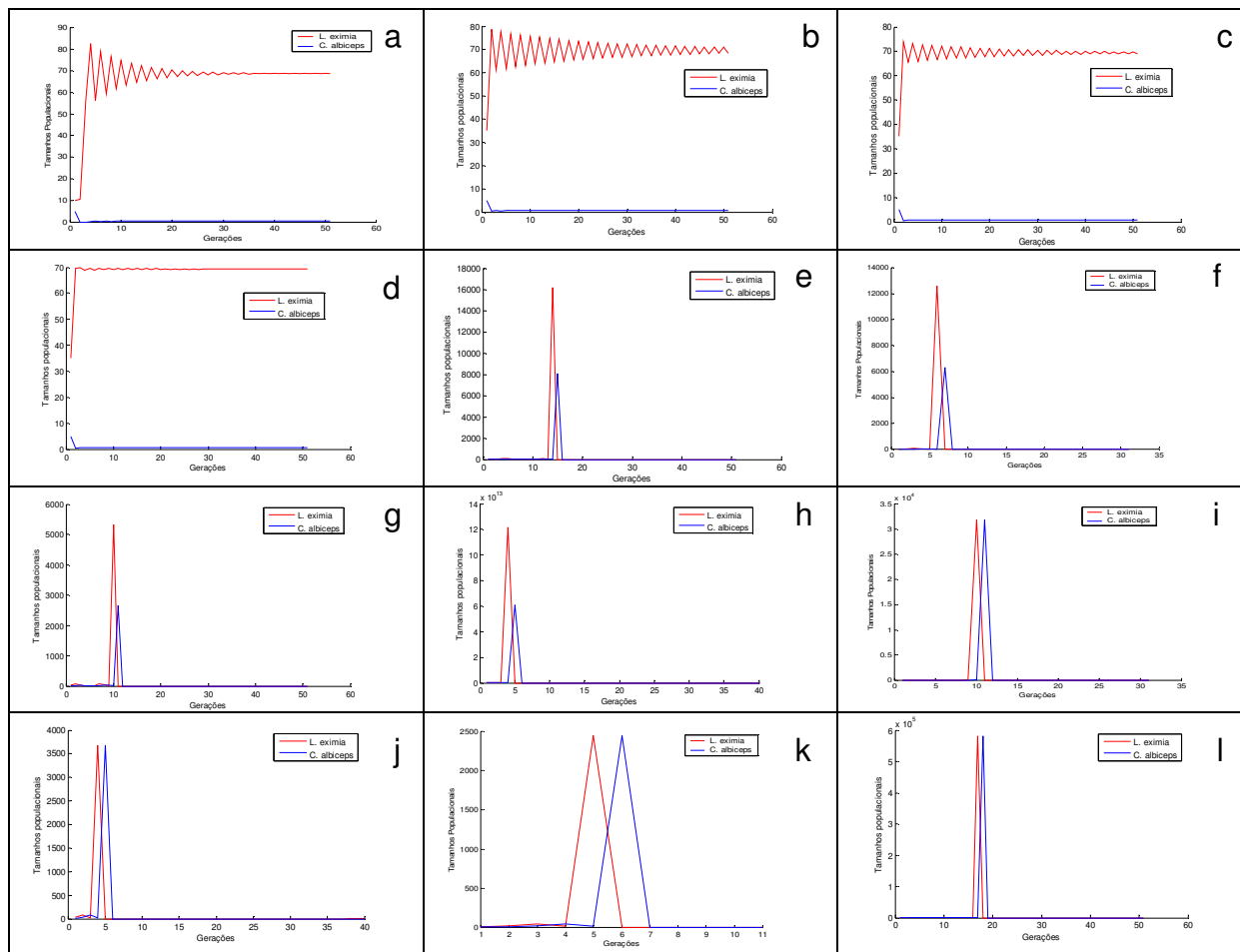


Fig. 12) Recorrência para populações de *C. albiceps* e *L. eximia* com o modelo matemático de Beddington.  $r = 2$ , densidade de predadores = 5. a) 6 horas de exposição ao predador,  $c=0,01$ ,  $w=-0,55$ ,  $Th=0,12$ ,  $a=0,22$ , b) 12 horas de exposição ao predador,  $c=0,01$ ,  $w=-0,57$ ,  $Th=0,72$ ,  $a=0,26$ , c) 18 horas de exposição ao predador,  $c=0,01$ ,  $w=-0,58$ ,  $Th=0,54$ ,  $a=0,26$ , d) 24 horas de exposição ao predador,  $c=0,01$ ,  $w=-0,59$ ,  $Th=0,43$ ,  $a=0,26$ , e) 6 horas de exposição ao predador,  $c=0,5$ ,  $w=-0,55$ ,  $Th=0,12$ ,  $a=0,22$ , f) 12 horas de exposição ao predador,  $c=0,5$ ,  $w=-0,57$ ,  $Th=0,72$ ,  $a=0,26$ , g) 18 horas de exposição ao predador,  $c=0,5$ ,  $w=-0,58$ ,  $Th=0,54$ ,  $a=0,26$ , h) 24 horas de exposição ao predador,  $c=0,5$ ,  $w=-0,59$ ,  $Th=0,43$ ,  $a=0,26$ , i) 6 horas de exposição ao predador,  $c=1$ ,  $w=-0,55$ ,  $Th=0,12$ ,  $a=0,22$ , j) 12 horas de exposição ao predador,  $c=1$ ,  $w=-0,57$ ,  $Th=0,72$ ,  $a=0,26$ , k) 18 horas de exposição ao predador,  $c=1$ ,  $w=-0,58$ ,  $Th=0,54$ ,  $a=0,26$  e l) 24 horas de exposição ao predador,  $c=1$ ,  $w=-0,59$ ,  $Th=0,43$ ,  $a=0,26$ .

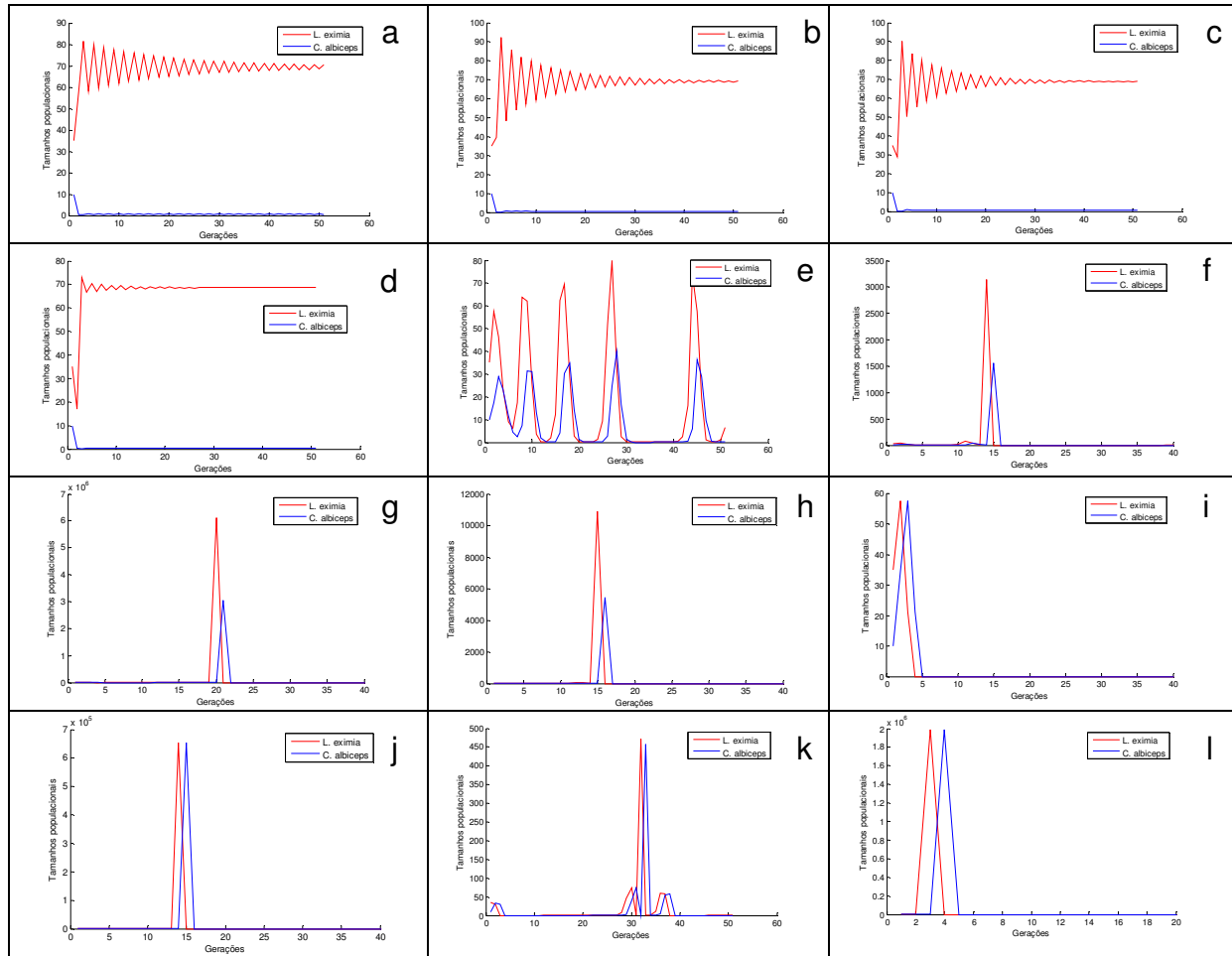


Fig. 13) Recorrência para populações de *C. albiceps* e *L. eximia* com o modelo matemático de Beddington.  $r = 2$ , densidade de predadores = 10. a) 6 horas de exposição ao predador,  $c=0,01$ ,  $w=-0,26$ ,  $Th=0,54$ ,  $a=0,28$ , b) 12 horas de exposição ao predador,  $c=0,01$ ,  $w=-0,27$ ,  $Th=0,30$ ,  $a=0,28$ , c) 18 horas de exposição ao predador,  $c=0,01$ ,  $w=-0,27$ ,  $Th=0,21$ ,  $a=0,27$ , d) 24 horas de exposição ao predador,  $c=0,01$ ,  $w=-0,28$ ,  $Th=0,14$ ,  $a=0,27$ , e) 6 horas de exposição ao predador,  $c=0,5$ ,  $w=-0,26$ ,  $Th=0,54$ ,  $a=0,28$ , f) 12 horas de exposição ao predador,  $c=0,5$ ,  $w=-0,27$ ,  $Th=0,30$ ,  $a=0,28$ , g) 18 horas de exposição ao predador,  $c=0,5$ ,  $w=-0,27$ ,  $Th=0,21$ ,  $a=0,27$ , h) 24 horas de exposição ao predador,  $c=0,5$ ,  $w=-0,28$ ,  $Th=0,14$ ,  $a=0,27$ , i) 6 horas de exposição ao predador,  $c=1$ ,  $w=-0,26$ ,  $Th=0,54$ ,  $a=0,28$ , j) 12 horas de exposição ao predador,  $c=1$ ,  $w=-0,27$ ,  $Th=0,30$ ,  $a=0,28$ , k) 18 horas de exposição ao predador,  $c=1$ ,  $w=-0,27$ ,  $Th=0,21$ ,  $a=0,27$  e l) 24 horas de exposição ao predador,  $c=1$ ,  $w=-0,28$ ,  $Th=0,14$ ,  $a=0,27$ .

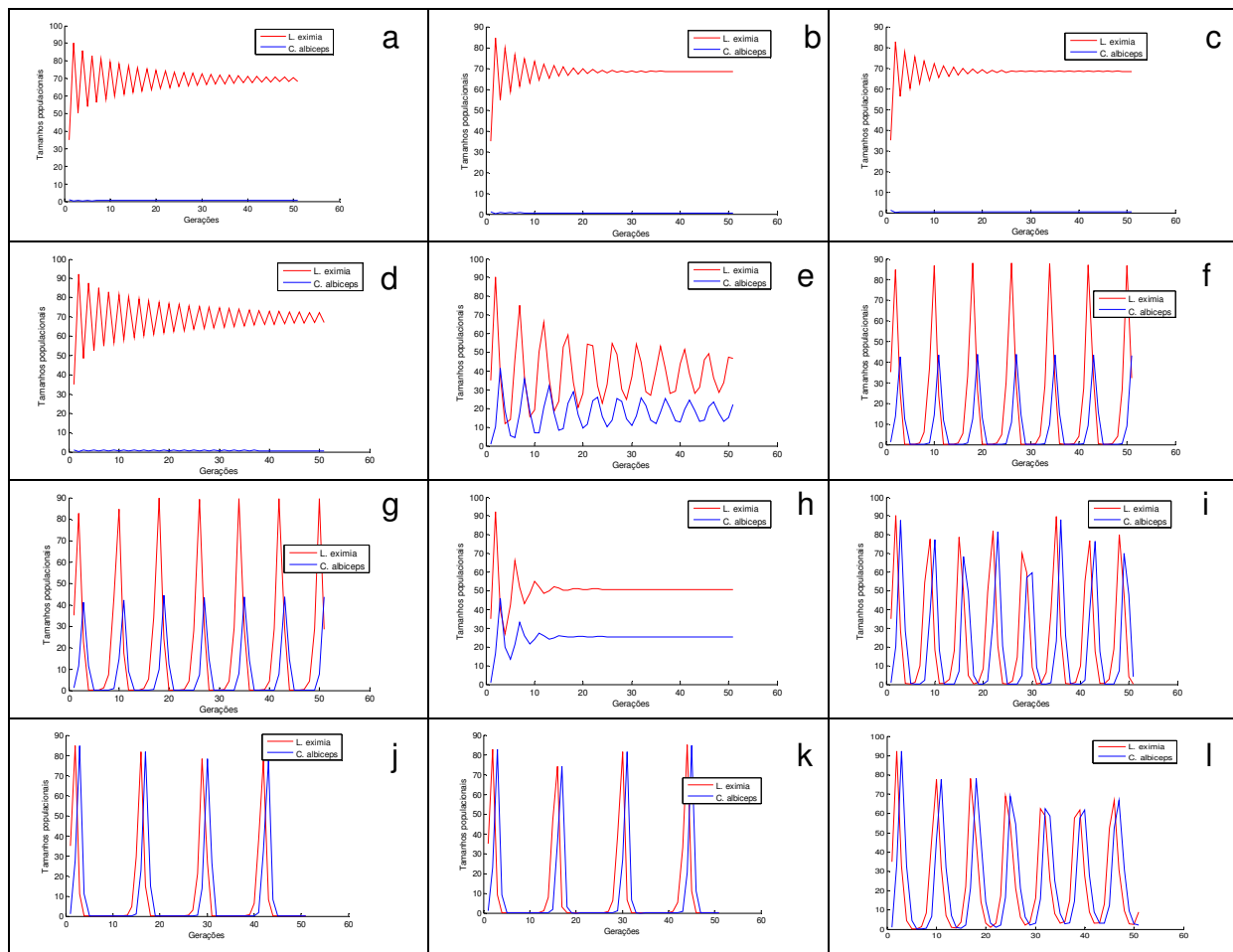


Fig. 14) Recorrência para populações de *C. albiceps* e *L. eximia* com o modelo matemático de Beddington.  $r = 3$ , densidade de predadores = 1. a) 6 horas de exposição ao predador,  $c=0,01$ ,  $w=0$ ,  $Th=0,29$ ,  $a=0,16$ , b) 12 horas de exposição ao predador,  $c=0,01$ ,  $w=0$ ,  $Th=0,17$ ,  $a=0,30$ , c) 18 horas de exposição ao predador,  $c=0,01$ ,  $w=0$ ,  $Th=0,11$ ,  $a=0,37$ , d) 24 horas de exposição ao predador,  $c=0,01$ ,  $w=0$ ,  $Th=0,87$ ,  $a=0,45$ , e) 6 horas de exposição ao predador,  $c=0,5$ ,  $w=0$ ,  $Th=0,29$ ,  $a=0,16$ , f) 12 horas de exposição ao predador,  $c=0,5$ ,  $w=0$ ,  $Th=0,17$ ,  $a=0,30$ , g) 18 horas de exposição ao predador,  $c=0,5$ ,  $w=0$ ,  $Th=0,11$ ,  $a=0,37$ , h) 24 horas de exposição ao predador,  $c=0,5$ ,  $w=0$ ,  $Th=0,87$ ,  $a=0,45$ , i) 6 horas de exposição ao predador,  $c=1$ ,  $w=0$ ,  $Th=0,29$ ,  $a=0,16$ , j) 12 horas de exposição ao predador,  $c=1$ ,  $w=0$ ,  $Th=0,17$ ,  $a=0,30$ , k) 18 horas de exposição ao predador,  $c=1$ ,  $w=0$ ,  $Th=0,11$ ,  $a=0,37$ , e l) 24 horas de exposição ao predador,  $c=1$ ,  $w=0$ ,  $Th=0,87$ ,  $a=0,45$ .

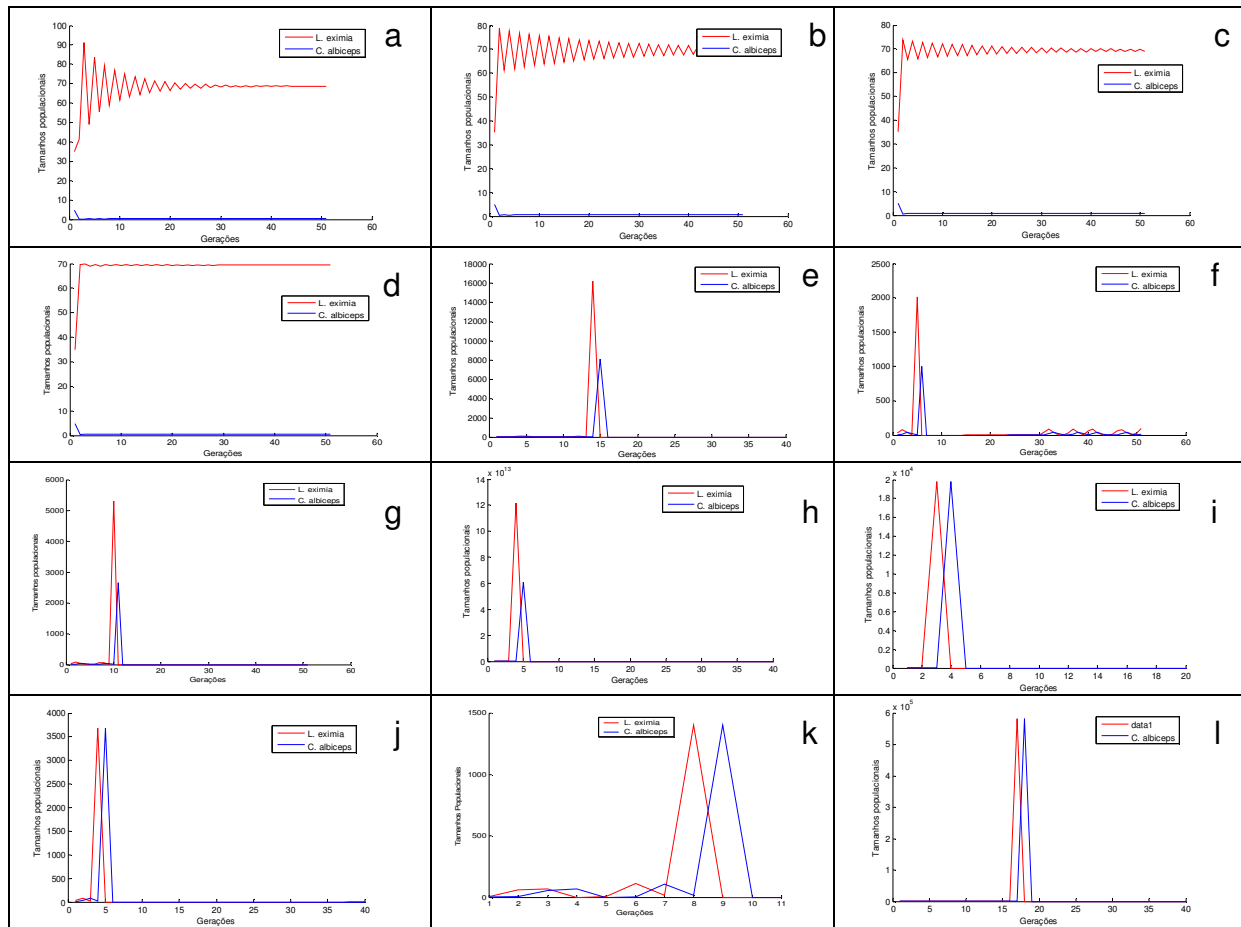


Fig. 15) Recorrência para populações de *C. albiceps* e *L. eximia* com o modelo matemático de Beddington.  $r = 3$ , densidade de predadores = 5. a) 6 horas de exposição ao predador,  $c=0,01$ ,  $w=-0,55$ ,  $Th=0,12$ ,  $a=0,22$ , b) 12 horas de exposição ao predador,  $c=0,01$ ,  $w=-0,57$ ,  $Th=0,72$ ,  $a=0,26$ , c) 18 horas de exposição ao predador,  $c=0,01$ ,  $w=-0,58$ ,  $Th=0,54$ ,  $a=0,26$ , d) 24 horas de exposição ao predador,  $c=0,01$ ,  $w=-0,59$ ,  $Th=0,43$ ,  $a=0,26$ , e) 6 horas de exposição ao predador,  $c=0,5$ ,  $w=-0,55$ ,  $Th=0,12$ ,  $a=0,22$ , f) 12 horas de exposição ao predador,  $c=0,5$ ,  $w=-0,57$ ,  $Th=0,72$ ,  $a=0,26$ , g) 18 horas de exposição ao predador,  $c=0,5$ ,  $w=-0,58$ ,  $Th=0,54$ ,  $a=0,26$ , h) 24 horas de exposição ao predador,  $c=0,5$ ,  $w=-0,59$ ,  $Th=0,43$ ,  $a=0,26$ , i) 6 horas de exposição ao predador,  $c=1$ ,  $w=-0,55$ ,  $Th=0,12$ ,  $a=0,22$ , j) 12 horas de exposição ao predador,  $c=1$ ,  $w=-0,57$ ,  $Th=0,72$ ,  $a=0,26$ , k) 18 horas de exposição ao predador,  $c=1$ ,  $w=-0,58$ ,  $Th=0,54$ ,  $a=0,26$  e l) 24 horas de exposição ao predador,  $c=1$ ,  $w=-0,59$ ,  $Th=0,43$ ,  $a=0,26$ .

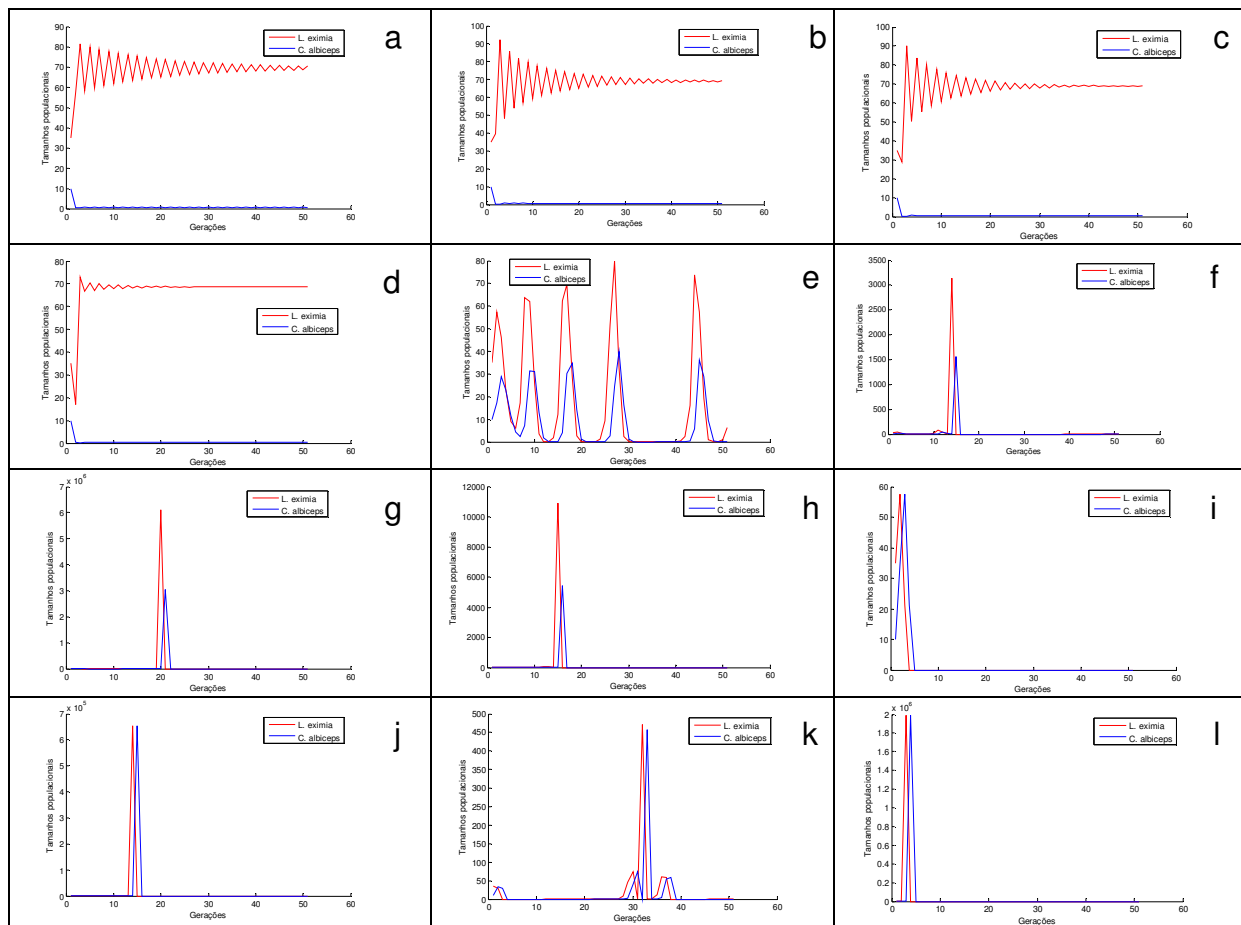


Fig. 16) Recorrência para populações de *C. albiceps* e *L. eximia* com o modelo matemático de Beddington.  $r = 3$ , densidade de predadores = 10. a) 6 horas de exposição ao predador,  $c=0,01$ ,  $w=-0,26$ ,  $Th=0,54$ ,  $a=0,28$ , b) 12 horas de exposição ao predador,  $c=0,01$ ,  $w=-0,27$ ,  $Th=0,30$ ,  $a=0,28$ , c) 18 horas de exposição ao predador,  $c=0,01$ ,  $w=-0,27$ ,  $Th=0,21$ ,  $a=0,27$ , d) 24 horas de exposição ao predador,  $c=0,01$ ,  $w=-0,28$ ,  $Th=0,14$ ,  $a=0,27$ , e) 6 horas de exposição ao predador,  $c=0,5$ ,  $w=-0,26$ ,  $Th=0,54$ ,  $a=0,28$ , f) 12 horas de exposição ao predador,  $c=0,5$ ,  $w=-0,27$ ,  $Th=0,30$ ,  $a=0,28$ , g) 18 horas de exposição ao predador,  $c=0,5$ ,  $w=-0,27$ ,  $Th=0,21$ ,  $a=0,27$ , h) 24 horas de exposição ao predador,  $c=0,5$ ,  $w=-0,28$ ,  $Th=0,14$ ,  $a=0,27$ , i) 6 horas de exposição ao predador,  $c=1$ ,  $w=-0,26$ ,  $Th=0,54$ ,  $a=0,28$ , j) 12 horas de exposição ao predador,  $c=1$ ,  $w=-0,27$ ,  $Th=0,30$ ,  $a=0,28$ , k) 18 horas de exposição ao predador,  $c=1$ ,  $w=-0,27$ ,  $Th=0,21$ ,  $a=0,27$  e l) 24 horas de exposição ao predador,  $c=1$ ,  $w=-0,28$ ,  $Th=0,14$ ,  $a=0,27$ .