

Ana Rita Rocha Romão

**Dinâmica populacional, anautogenia e
dependência da densidade em moscas-
varejeiras: experimentação e teoria
populacional.**

**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
2011**

Ana Rita Rocha Romão

**Dinâmica populacional, anautogenia e
dependência da densidade em moscas-
varejeiras: experimentação e teoria
populacional.**

**Prof. Dr. Wesley A. C. 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
2011**

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO DE AQUIS. E TRAT. DA INFORMAÇÃO
DIVISÃO TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CAMPUS DE BOTUCATU - UNESP
BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: *ROSEMEIRE APARECIDA VICENTE*

Romão, Ana Rita Rocha.

Dinâmica populacional, anautogenia e dependência da densidade em moscas-varejeiras : experimentação e teoria populacional / Ana Rita Rocha Romão. - Botucatu, 2011

Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências de Botucatu, 2011

Orientador: Wesley Augusto Conde Godoy

Capes: 20400004

1. Mosca-varejeira. 2. Inseto - População.

Palavras-chave: Anautogenia; Calliphoridae; Dinâmica populacional; Moscas-varejeiras.

**Dedico este trabalho ao Leandro
que se tornou a minha família e
aos meus grandes amigos pois
estavam por perto sempre que
precisei.**

Agradecimentos

Agradeço ao professor Wesley A. C. Godoy por tudo que pude aprender com ele e por sua dedicação ao trabalho.

Aos meus colegas de laboratório por tudo que pudemos compartilhar juntos.

A todos os professores e funcionários do Departamento de Parasitologia.

Agradeço a preciosa ajuda de Rafael de Andrade Moral (ESALQ-USP) com as análises estatísticas e a modelagem ecológica.

Aos professores por dedicarem seu tempo e dividirem seu conhecimento realizando leitura e avaliação deste trabalho.

A CAPES pelo apoio ao trabalho e bolsa concedida.

Aos meus amigos que estiveram sempre ao meu lado de alguma forma. Não só a companhia de todos será sempre lembrada, mas tudo que fizeram por mim quando o caminho ficou mais difícil.

A Anna por ler todos aqueles emails e pela força que me dava.

Ao Rodolfo que se tornou o irmão de coração e por me ensinar a viver mais.

Marina e Carina pela amizade pra vida inteira.

Ao Leandro por ser o amor que eu precisava.

Qualquer conquista fica ainda melhor quando pode ser dividida, e a cada dia, mesmo as menores, tem mais valor tendo alguém como ele do meu lado.

Resumo

Este estudo analisa a anautogenia em moscas-varejeiras e sua influência sobre a dinâmica populacional dos insetos. O estudo foi dividido em duas partes. Na primeira, os experimentos de laboratório foram realizados para analisar o desenvolvimento ovariano de *Chrysomya albiceps*, *C. megacephala* e *C. putoria*. No segundo, um modelo matemático foi empregado para analisar padrões a partir de dados pré-existentes de *Lucilia cuprina*. Os resultados obtidos para a comparação entre as diferentes fases do desenvolvimento ovariano em diferentes espécies, *Chrysomya albiceps*, *C. megacephala* e *C. putoria* e densidades crescentes foram analisados com modelo linear generalizado binomial. O espaço paramétrico dos parâmetros do modelo proposto por Readshaw & Cuff (1980) foi investigado com recorrências a partir de reduções nos valores do substrato protéico para *L. cuprina*, espécie utilizada para modelar o sistema. Os resultados sugerem que *C. putoria* é a espécie que mais foi influenciada negativamente pela densidade de adultos. *C. megacephala* mostrou ser a espécie que menos foi atingida pela densidade. As reduções nos valores dos parâmetros do modelo matemático produziram mudanças qualitativas e quantitativas nos padrões ecológicos de oscilação nas simulações com *L. cuprina*, com relevância para o contexto de dinâmica e persistência populacional de moscas.

Palavras-chave: anautogenia, dinâmica populacional, modelagem ecológica, moscas-varejeiras

Abstract

This study analyses the anautogeny in blowflies and its influence on the population dynamics of insects. The study was separated in two parts. In the first one, a laboratory experiment was conducted to analyze the ovarian development of *Chrysomya albiceps*, *C. megacephala* and *C. putoria*. In the second part, a mathematical model was employed to investigate patterns from data previously obtained with *Lucilia cuprina*. Results were compared in different species, *Chrysomya albiceps*, *C. megacephala* and *C. putoria* and in increasing densities by using binomial generalized linear model. The parametrical space of the Readshaw & Cuff (1980) model parameters was investigated with recurrences by reducing the protein substrate values for *L. cuprina*, the species used to model the system. The results suggest that *C. putoria* was the most negatively influenced species for adult densities. *C. megacephala* was the least influenced species for density. The reductions of model parameters values produced qualitative and quantitative changes in the ecological patterns of oscillations in *L. cuprina*, with relevance to the context of dynamics and persistence of flies.

Kew-words: anautogeny, population dynamics, ecological modeling, blowflies

Sumário:

1. Introdução -----	1
2. Revisão bibliográfica -----	4
3. Material e Métodos	
3.1 Formação das colônias em Laboratório -----	9
3.2 Obtenção dos dados -----	9
3.3 Análise estatística -----	10
4. Fundamentação teórica	
4.1 Fundamentação teórica para modelos dinâmicos em tempo discreto-	10
4.2 Modelo de Readshaw & Cuff (1980) -----	15
4.2.1 Recorrência e diagramas de bifurcação para o modelo de Readshaw Cuff (1980) -----	18
5. Resultados e discussão	
5.1 Experimentos sobre desenvolvimento ovariano -----	19
5.2 Simulações numéricas sobre o espaço paramétrico do modelo de Readshaw & Cuff (1980) -----	22
6. Literatura citada -----	31

Dinâmica populacional, anautogenia e dependência da densidade em moscas-varejeiras: experimentação e teoria populacional.

1. Introdução

A anautogenia é uma condição pré-reprodutiva a que estão sujeitos diversos grupos de insetos, incluindo moscas-varejeiras (Linhares, 1988; Wall *et al.* 2002). Ela pode influenciar significativamente a produção de prole e, por conseguinte a dinâmica de populações (Gurney & Nisbet, 1998). Insetos anautógenos não são aptos para produzir proteína sem recorrer a uma fonte externa de alimento, visto que dependem dela para a produção de ovos (Linhares, 1988; Wall *et al.* 2002). A conversão da proteína em matéria base para desenvolvimento dos ovários das moscas é parte essencial do seu ciclo reprodutivo (Linhares & Avancini, 1989). O melhor conhecimento a respeito de como a reprodução ocorre nestes insetos, acaba também trazendo informações sobre as estratégias para maximizar o aproveitamento de um recurso que será indispensável para sua reprodução (Wall *et al.*, 2002), refletindo assim na performance da população.

Adquirir informações sobre esses mecanismos é importante para a compreensão dos processos reguladores da dinâmica populacional de insetos. É também essencial na associação com possíveis padrões de comportamento populacional, indispensáveis para programas de controle, seja na dimensão de conservação ou de manejo de pragas (Speight *et al.* 2008). A regulação nutricional está diretamente ligada à demografia, em situações em que o ambiente tem pouca fonte de proteína se tornando assim um fator limitante. O comportamento dinâmico

normalmente depende de fatores associados à demografia tais como, taxa de crescimento e capacidade suporte (Hengeveld, 1989; Lande, 1993; Uchmanski, 1999). A fecundidade, sendo um parâmetro diretamente associado à taxa de crescimento em insetos, sobretudo em moscas, tem um importante papel na persistência da população, determinando o seu potencial de crescimento para gerações subseqüentes (Von Zuben et al., 1993; Godoy et al., 1996). Readshaw & Van Gerwen (1983) demonstraram que, dependendo da estratégia reprodutiva do inseto, a produção de ovos pode ser ausente na escassez de proteína e elevada na sua abundância. Gurney *et al.* (1980) observaram que, diferentes padrões na flutuação das populações podem estar associados a processos ecológicos específicos, tais como o mencionado acima.

Moscas-varejeiras 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 (Ives e 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, predarem ou agirem como canibais (Levot *et al.*, 1979; Goodbrod & Golf, 1990; Faria *et al.*, 2004a, b).

Diversos estudos vêm sendo realizados para investigar os efeitos da competição larval intraespecífica sobre caracteres bionômicos mensuráveis na fase adulta, bem como a influência da interação sobre a dinâmica populacional de moscas-varejeiras (Godoy *et al.* 1993, Reis *et al.* 1996; Godoy *et al.* 2001; Serra *et al.* 2007). Estes estudos têm evidenciado como a competição por alimento é importante para o crescimento populacional das espécies durante a fase imatura. Prout e McChesney (1985) propuseram um modelo matemático com crescimento discreto, que considerava a fecundidade e a sobrevivência como funções da densidade larval, em quantidade fixa de recursos alimentares. Este modelo tem sido intensamente utilizado

na investigação da dinâmica populacional de diferentes espécies de moscas no Brasil (Von Zuben *et al.* 1993; Reis *et al.* 1996; Godoy *et al.* 1997, 2001; Silva *et al.* 2003; Castanho *et al.* 2006; Serra *et al.* 2007).

Apesar do estágio larval em moscas ser de extrema importância, já que dele depende o desempenho do adulto, com implicações para a dinâmica populacional das espécies (Rosa *et al.*, 2004), a fase adulta detém importância quanto à sua maturação sexual e conseqüente fecundidade. Em espécies anautógenas, como as moscas-varejeiras, a escassez de fonte protéica e conseqüente competição por recursos protéicos pode interferir drasticamente na produção de ovos, com reflexos importantes para a dinâmica populacional das espécies (Readshaw & Van Gerven, 1983). Nicholson (1954, 1957) desenvolveu trabalhos com *Lucilia cuprina* (Diptera: Calliphoridae) focando os efeitos da limitação de recursos em diferentes estágios de vida sobre a dinâmica populacional, combinando teoria de populações e experimentação.

Este estudo pretendeu avaliar a influência da competição entre adultos de moscas por recursos protéicos sobre a dinâmica populacional de diferentes espécies de moscas. Para tanto, utilizou duas estratégias para analisar o assunto. A primeira consistiu de investigar a distribuição de fases do ciclo gonotrófico em moscas, a partir do oferecimento de fonte protéica limitada para diferentes espécies, *C. albiceps*, *C. megacephala* e *C. putoria*, com o intuito de analisar a dinâmica de desenvolvimento ovariano em resposta à limitação do recurso suplementar à alimentação dos insetos. A segunda consistiu em revisitar um modelo matemático previamente proposto para avaliar o impacto da competição intraespecífica por adultos de moscas, com o intuito de examinar o espaço paramétrico dos componentes do modelo, associados ao consumo alimentar, verificando assim o efeito dos valores sobre a dinâmica populacional de *L. cuprina*.

2. Revisão bibliográfica

Dinâmica populacional de moscas

As moscas-varejeiras possuem características em sua biologia que as tornam modelos de estudo bastante interessantes. São transmissoras de doenças e causadoras de miíases (Guimarães e Papavero 1999). Porém, algumas espécies podem atuar no tratamento alternativo de lesões necróticas epidérmicas (Marcondes, 2006). As moscas são também úteis na investigação de crimes, ajudando a datar a morte ou como prova no caso de maus tratos, problemas com armazenamento de alimentos ou em outras situações em locais onde possam aparecer (Amendt et al. 2004). Algumas espécies, como *Lucilia cuprina* e outras pertencentes ao gênero *Chrysomya* tornaram-se foco da atenção de ecologistas devido as características biológicas relacionadas à dinâmica e comportamento populacional (Nicholson, 1954a, b; Godoy et al. 2001; Serra et al. 2007).

Talvez o principal fato que tem chamado a atenção de especialistas para a experimentação com as moscas-varejeiras, sobretudo na interface entre modelos e experimentos de laboratório, seja a propensão destes insetos para exibir ciclos, muitos deles com alta complexidade na dinâmica (Nicholson, 1950; Gurney & Nisbet, 1998). Particularmente, no tocante às espécies pertencentes à fauna de dípteros necrófagos no Brasil, os processos ecológicos que dizem respeito à invasão biológica ocorrida com as espécies do gênero *Chrysomya*, têm levantado interessantes questões no cenário de interações interespecíficas (Faria et al. 1999). As espécies *Chrysomya albiceps*, *C. rufifacies*, *C. megacephala* e *C. putoria* foram introduzidas nas Américas nos anos 70 (Guimarães et al. 1978), fato que culminou com o decréscimo no tamanho

populacional de espécies nativas como a *Cochliomyia macellaria* e *Lucilia eximia* em menor escala (Silva *et al.* 2003).

A obtenção de informações relacionadas à dinâmica populacional de insetos geralmente motiva o desenvolvimento de métodos analíticos capazes de avaliar melhor o desempenho de populações, como por exemplo, os modelos matemáticos. Contudo, para que os estudos sejam conduzidos é necessária uma série de informações anteriores geradas por experimento e investigação (Kareiva, 1989). Estas informações levam em consideração fatores biológicos e físicos (Grassberger *et al.* 2003).

A biologia destes insetos envolve adultos procurando substratos para oviposição, que são efêmeros. As larvas que eclodem dos ovos competem por recursos limitados (Gião e Godoy, 2007). Em decorrência disto, as populações de moscas desenvolvem-se em tempo discreto, sofrendo as influências da escassez de recurso alimentar durante a fase imatura, (Godoy *et al.* 1997). A escassez dos recursos alimentares reflete-se sobre a magnitude de parâmetros demográficos, tais como fecundidade e sobrevivência (Prout & McChesney, 1985). A modelagem da dinâmica das espécies de moscas até hoje realizada considera aspectos ecológicos importantes para populações que se desenvolvem em tempo discreto, tais como dependência de densidade no estágio larval e seu efeito sobre a sobrevivência e fecundidade dos adultos (Prout e McChesney, 1985).

O modelo desenvolvido por Prout e McChesney (1985) incorpora a biologia básica para insetos que tem no estágio imaturo a fase mais importante do ciclo de vida. O que foi vivenciado enquanto larva tem repercussões importantes para a fase adulta, influenciando diretamente a magnitude dos parâmetros demográficos fecundidade e sobrevivência, que são funções da densidade larval. O modelo foi desenvolvido para descrever a dinâmica de *Drosophila melanogaster*, mas foi muito

mais intensamente empregado para modelar a dinâmica das espécies exóticas de moscas varejeiras *Chrysomya megacephala*, *C. albiceps*, *C. putoria* e das espécies nativas *Cochliomyia macellaria* e *L. eximia* (Reis *et al.* 1996; Serra *et al.* 2007).

Os resultados encontrados nas simulações numéricas mostraram que as espécies exóticas exibem comportamento cíclico, caracterizado por ciclo limite de dois pontos e as espécies nativas equilíbrio estável (Reis *et al.* 1996; Godoy *et al.* 2001; Silva *et al.* 2003). A dinâmica estocástica destas espécies também foi analisada com o modelo de Prout & McChesney empregando as distribuições uniforme (Serra *et al.* 2007) e normal (Moral *et al.* 2011) para modelar a persistência das espécies.

Dos resultados encontrados pode-se destacar a alta probabilidade de extinção encontrada para *C. albiceps*, uma das espécies exóticas, principalmente se comparada às outras espécies (Serra *et al.* 2007; Moral *et al.* 2011). Para este resultado especificamente, destacamos o fato da espécie exibir algumas diferenças comportamentais em relação às outras. Em princípio, a espécie poderia ser considerada pouco habilidosa no tocante ao desempenho como competidora interespecífica, em face aos resultados já encontrados quando se investigou a competição de *C. albiceps* com outras espécies (Rosa *et al.* 2004).

Contudo, a espécie exibe também o comportamento predatório durante o estágio larval sob determinadas circunstâncias, como por exemplo, sob alto *stress* competitivo quando na presença de *C. megacephala*. Este comportamento faz da espécie uma predadora intraguilda (Polis *et al.* 1989). Dessa forma, o hábito predatório de *C. albiceps* parece compensar o seu baixo desempenho como competidora. Por outro lado, *C. albiceps* também é canibal durante o período larval (Faria *et al.* 2004), comportamento também decorrente da pressão competitiva. Há de se supor que para esta espécie a necessidade de um balanço entre os processos

interativos faz-se necessário para explicar o seu bom desempenho no que diz respeito ao seu sucesso em termos de abundância (Serra *et al.* 2007).

A ecologia trófica de moscas-varejeiras também tem sido intensamente investigada no intuito de compreender como se dá a dinâmica de interações interespecíficas entre espécies exóticas e nativas (Faria *et al.* 1999; 2004a, 2007, Rosa *et al.* 2004). Dos estudos realizados ficou clara a ação negativa da espécie predadora *C. albiceps* sobre as espécies *C. megacephala*, *C. putoria*, *C. macellaria* e *L. eximia*. Além das altas taxas de predação sobre as outras espécies, *C. albiceps* exibiu preferência por *C. macellaria* quando opções de escolha entre diferentes espécies de presas foram possibilitadas (Faria *et al.* 1999). A resposta funcional de *C. albiceps* mediante diferentes presas também foi investigada revelando que o consumo de presas da espécie segue o padrão de resposta do tipo II, caracterizado por uma relação assintótica, com saturação de consumo em resposta às crescentes densidades de presa (Faria *et al.* 2004b).

Outros aspectos ecológicos importantes para compreensão da dinâmica populacional das espécies de moscas-varejeiras também foram investigados à luz da teoria populacional. A estrutura espacial, investigada por mapas acoplados em reticulados, trouxe a dimensão do espaço para a dinâmica das espécies de moscas, mostrando em que condições a estabilidade populacional pode ser obtida (Godoy *et al.* 2001). Os estudos realizados com a aplicação de estocasticidade demográfica, ambiental e lógica *Fuzzy* trouxeram ferramentas analíticas capazes de avaliar o grau de incerteza no que tange à probabilidade de extinção populacional para as espécies exóticas e nativas (Castanho *et al.* 2006; Serra *et al.* 2007; Moral *et al.* 2011).

Os estudos sobre a dinâmica populacional de moscas com ênfase em modelagem ecológica tem recebido a atenção de ecologistas não somente preocupados com a modelagem da fase imatura e suas implicações para a fase adulta

das espécies, como também daqueles que vêm na fase adulta do inseto, aspectos ecológicos e comportamentais essenciais para a dinâmica de invasão, colonização e estabelecimento de espécies em novas áreas (Readshaw & Cuff, 1980; Gurney & Nisbet, 1998). Como resultado disto, de longa data já se nota preocupação acentuada, sobretudo apresentada nos estudos propostos por Nicholson (Gurney *et al.* 1980; Readshaw & Cuff, 1980; Gutierrez, 1992).

Os experimentos descritos por Nicholson (1954a, 1954b) e os modelos matemáticos que se valeram dos seus dados para simulações (Readshaw & Cuff, 1980; Gutierrez, 1992) são enfáticos em propor que a competição entre adultos também é de alta relevância para dinâmica de moscas-varejeiras. Naturalmente, o enfoque segue outro aspecto biológico das espécies de moscas, a anautogenia, porém não menos importante. A Anautogenia caracteriza-se pelo fato da espécie não ser apta para produzir volume suficiente de proteína para o seu completo desenvolvimento ovariano (Wall *et al.* 2002). Assim, uma fonte protéica externa seria necessária para estimular o ciclo gonotrófico (Linhares & Avancini, 1989). Os experimentos de Nicholson focaram sobre a competição por alimento nos adultos e, por conseguinte a capacidade de explorar o substrato rico em proteína, no caso específico das moscas, o fígado (Nicholson, 1954a, b). É sobre este processo que os sucessores de Nicholson exploram seus dados com modelos matemáticos, investigando os efeitos do processo competitivo sobre a dinâmica das populações de moscas.

Estudos em que se alia conhecimento teórico a dados empíricos são, afinal, aqueles que proporcionam a avaliação de questões complexas por meio de instrumentos relativamente simples, como os modelos matemáticos (Godoy, 2007). Os resultados obtidos através de experimentos e modelagem podem ser simples considerando a complexidade de um sistema completo, mas ainda assim podem

descrever características importantes de uma população, com vista à adição de maior complexidade (Hastings, 1997).

3. Material e Métodos

3.1 Formação das colônias em laboratório

Populações experimentais de *C. albiceps*, *C. megacephala* e *C. putoria* foram obtidas a partir de exemplares coletados nas proximidades do Departamento de Parasitologia do Instituto de Biociências da Unesp-Botucatu, São Paulo. Carcaças de roedores em decomposição foram utilizadas 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. Os insetos receberam água e açúcar *ad libitum* e foram mantidos a $25 \pm 1^\circ\text{C}$, fotoperíodo de 12 horas e umidade relativa de 70%. O experimento foi realizado com a geração F2 para assegurar a adaptação das populações às condições artificiais de laboratório. Para a formação das gerações F1, as fêmeas adultas receberam fígado bovino como fonte protéica suplementar, por se tratarem de espécies anautógenas (Linhares, 1988).

3.2 Obtenção dos dados

A influência da densidade e disponibilidade de proteína sobre o desenvolvimento ovariano foi determinada mantendo adultos em gaiolas, com as densidades: 200, 400, 600 e 1000 indivíduos. Aos adultos foram oferecidas 2,5g de fígado com a adição de 1mL de sangue para a obtenção das avaliações do desenvolvimento ovariano. O desenvolvimento gonotrófico das moscas foi então

avaliado pela constatação do nível de desenvolvimento ovariano, classificando os ovários nas categorias: ovários plenamente desenvolvidos, ovários parcialmente desenvolvidos e ausência de desenvolvimento ovariano. Para cada densidade de cada espécie de mosca 05 réplicas foram estabelecidas, com a remoção aleatória de vinte fêmeas por gaiola, que foram mortas com éter sulfúrico e dissecadas para a constatação do nível desenvolvimento ovariano.

3.3 Análise Estatística

Foi ajustado o modelo linear generalizado binomial (Nelder & Wedderburn, 1972), já que os dados consistiam de proporções. As comparações múltiplas foram obtidas a partir dos intervalos de confiança para os preditores lineares, que foram extrapolados para as médias. Os ajustes e cálculos foram feitos no *software* estatístico gratuito R, na sua versão 2.12.2 (R Development Core Team, 2010).

4. Fundamentação teórica

4.1 Fundamentação teórica para modelos dinâmicos em tempo discreto

Parece não haver dúvidas que toda a motivação para a modelagem ecológica de moscas e também de outros grupos taxonômicos surgiu a partir das pesquisas realizadas com as populações experimentais de *Lucilia cuprina* (Diptera: Calliphoridae), investigadas em laboratório por Nicholson em seus estudos clássicos (Nicholson 1954a, b, 1957). Os experimentos de Nicholson tornaram-se referência e base para a teoria empregada na proposição de modelos dinâmicos. A razão da boa aceitação do estudo foi certamente a boa combinação entre sua experimentação e a teoria populacional.

A fundamentação teórica dos seus pressupostos firmou-se nas bases ecológicas do crescimento populacional de moscas, envolvendo vários conceitos sobre interação intraespecífica em moscas, sobretudo competição por alimento (Godoy, 2007). Dentre os mecanismos subjacentes ao processo dinâmico investigado por Nicholson, certamente merece destaque a dependência da densidade, detectada através de diversos estudos analíticos realizados pelo próprio pesquisador e também em estudos subseqüentes que são alvo de citações até os dias de hoje (Nicholson, 1950, 1954a,b, 1957; Gurney & Nisbet, 1978; Readshaw & Cuff, 1980; Readshaw & Van Gerwen, 1983; Gurney & Nisbet, 1998; Gutierrez, 1992).

A dependência da densidade está associada a determinados padrões de competição intraespecífica, como a competição por exploração e por interferência (Nicholson, 1954a). Na competição por exploração os organismos competem diretamente pelo recurso limitante, cada um deles tentando obter o máximo de recursos no menor tempo possível (Stiling, 1996). O resultado é geralmente uma distribuição relativamente homogênea de recursos. Em moscas-varejeiras a competição por exploração parece ser a estratégia mais comumente empregada (Rosa *et al.* 2006). Já na competição por interferência, os competidores interferem diretamente entre si através de algum tipo de comportamento, incluindo ataques, predação ou qualquer tipo de injúria que possa afastar ou eliminar o adversário (Stiling, 1996). Eventualmente, sob determinado *stress* competitivo espécies que ora adotavam a estratégia por exploração poderão mudar de comportamento, assumindo um padrão por interferência, como provavelmente ocorre com *C. albiceps*, deixando de competir para atuar como predadora intraguilda (Rosa *et al.* 2006).

Lomnicki (2009) em recente estudo investigou a relação destes padrões com a estabilidade populacional, considerando situações em que a alocação e a monopolização de recursos ocorrem de forma desigual. Os resultados encontrados

sugerem que a alocação homogênea de recursos entre membros da população interfere negativamente na estabilidade e persistência populacional (Lomnicki, 2009). Conseqüentemente a monopolização de recursos promove a estabilidade e aumenta a persistência das populações (Lomnicki, 2009).

Para insetos com ciclo holometabólico a densidade larval exerce papel preponderante sobre a dinâmica da população (Mueller, 1985) com reflexos importantes sobre o comportamento dinâmico dos adultos (Godoy *et al.*, 1993; Von Zuben *et al.*, 1993; Reis *et al.*, 1996; Godoy *et al.*, 1996, 1997, 2001; Silva *et al.* 2003). Contudo, o estágio adulto além de refletir o que foi vivenciado na fase imatura, também é importante, sobretudo para insetos anautógenos, já que requer consumo de alimento rico em proteína. Para diversos casos a disponibilidade de fonte protéica pode ser limitada pela escassez de recursos alimentares, principalmente quando a densidade de indivíduos é alta, como acontece com moscas em substratos efêmeros (Rosa *et al.* 2006).

A dinâmica para populações de insetos que se procriam em tempo discreto, como é o caso das moscas-varejeiras, pode ser descrita por modelos matemáticos que apresentam equações com estrutura voltada para examinar populações em passos de tempo sucessivos. A forma geral para descrever uma população que desenvolve em tempo discreto pode ser:

$$N_{t+1} = f(N_t) \quad (1).$$

O comportamento populacional é geralmente analisado em sucessivas gerações pela determinação do estado de equilíbrio associado à equação (1). Partindo deste protótipo há uma grande diversidade de opções para modelar populações em tempo discreto (Cushing *et al.*, 2003). Prout & McChesney (1985) propuseram um modelo matemático seguindo a formulação geral acima, porém incorporando fecundidade e sobrevivência como funções da densidade larval. O modelo foi

utilizado para uma série de estudos realizados com cinco espécies de moscas-varejeiras, *L. eximia*, *C. macellaria*, *C. albiceps*, *C. megacephala* e *C. putoria*, já mencionados na revisão de literatura deste trabalho. O modelo é escrito como:

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

onde F^* e S^* são os interceptos da análise de regressão da fecundidade e sobrevivência em função da densidade larval. Esses parâmetros descrevem os valores teóricos para fecundidade e sobrevivência máximas, respectivamente. O fator $\frac{1}{2}$ indica que somente metade da população é constituída por fêmeas adultas. Os valores de f e s são os coeficientes de regressão que estimam a variação da fecundidade e sobrevivência respectivamente, em função da densidade larval.

O autovalor deduz o comportamento dinâmico para as espécies de moscas, sendo obtido pela derivada de n_{t+1} em relação à n_t avaliada no ponto de equilíbrio k . A expressão para o autovalor (λ) associado à equação (5) pode ser escrita como:

$$\lambda = 1 + \frac{1}{2} k S(k) \left. \frac{dF(n_t)}{dn_t} \right|_{n_t=k} + \frac{1}{2} k F(k) \left. \frac{dS(n_t)}{dn_t} \right|_{n_t=k}. \quad (3).$$

Com este modelo foi possível investigar a dinâmica das espécies de moscas-varejeiras, porém o foco do estudo foi sempre sob a competição intraespecífica durante o período larval.

A competição entre adultos de moscas já foi modelada com base nos experimentos clássicos realizados por Nicholson (1950, 1954a, b). Todo o processo de modelagem envolveu o desenvolvimento de diversos estudos e desdobramentos posteriores contendo considerações teóricas (Nicholson & Bailey, 1935), além das questões ecológicas sobre distribuição de abundância de animais e controle populacional (Andrewartha & Birch, 1954). Além disso, os estudos serviram de base

para a expansão da teoria, principalmente com respeito aos modelos de sistemas predador-presa (Hassell, 1978).

Os experimentos de Nicholson (Nicholson, 1954a) foram caracterizados pela manutenção de adultos de *Lucilia cuprina* (Diptera: Calliphoridae) alimentados diariamente com volume limitado de fígado (500 mg), como fonte de proteína para a produção de ovos e supridos com água e açúcar *ad libitum*. A produção diária de ovos era transferida para um suprimento ilimitado de fígado fresco, até que atingissem a fase adulta, emergindo assim em gaiolas na geração seguinte. O ciclo de ovo a adulto demanda entre 10 a 15 dias à 25⁰C. Em experimentos paralelos os adultos eram alimentados com proteína *ad libitum*, porém o alimento para os imaturos era limitado tanto a 25 como 50 g de fígado por dia.

A idéia geral dos experimentos era que populações fossem criadas livremente para desenvolver-se sob condições ambientais pré-determinadas, porém por longos períodos de tempo, geralmente com duração de 1 ano (Nicholson, 1954a,b). O número total de machos e fêmeas era registrado a cada 3 dias durante o curso dos experimentos visando compreender a dinâmica do sistema, caracterizada por oscilações aparentemente periódicas, com valores máximos sendo muito maiores que os mínimos. A conclusão de Nicholson foi que as oscilações eram causadas por competição dependente da densidade, tanto para adultos como para larvas.

Quando se aumentava a produção de ovos por fêmea, bem como a sobrevivência de ovo até adulto, as populações diminuía. Em altas densidades e limitação de recursos alimentares a competição era tão severa que pouco indivíduos ou nenhum produzia ovos. Essencialmente, a causa das oscilações segundo Nicholson era o retardo no tempo entre estímulo e reação das respostas relacionadas à densidade (Nicholson, 1954b). Este cenário motivou a realização de diversos estudos, incluindo a reflexão feita no presente trabalho sobre o espaço paramétrico do modelo de

Readshaw & Cuff (1980), no tocante à dinâmica populacional considerando limitação de recursos e retardo no tempo. O objetivo de Readshaw & Cuff (1980) foi modelar o sistema investigado por Nicholson, com base nos resultados experimentais.

4.2. Modelo de Readshaw & Cuff (1980)

Um modelo matemático foi proposto por Readshaw & Cuff (1980) para melhor compreender os resultados encontrados por Nicholson. O modelo utiliza equações em tempo discreto e simples funções matemáticas para explicar a natureza das oscilações cíclicas obtidas experimentalmente com *L. cuprina* nos experimentos realizados por Nicholson (1954a, b). A equação geral proposta por Readshaw & Cuff (1980) para descrever a dinâmica das populações de moscas é apresentada como:

$$A_{t+1} = sA_t + s'(t-n)e(t-n)A(t-n) \quad (4),$$

onde, A é o número de adultos, t é o tempo em dias, s é a taxa de sobrevivência diária do adulto, e é a produção de ovos por mosca por dia, s' é a taxa de sobrevivência de ovo até adulto e n é a duração do período de ovo à adulto em dias. A equação pode ser compreendida como: número de adultos na gaiola no dia $t+1$ depende do número de sobreviventes do dia anterior (sA_t) mais o número de moscas emergidas, ou seja, moscas originárias dos ovos depositados n dias antes ($s'(t-n)e(t-n)A(t-n)$). Nos experimentos de Nicholson a duração de ovo até adulto foi algo em torno de 10 a 15 dias e a taxa média de sobrevivência do adulto foi 0.8.

A equação (5) mostra a produção de ovos por mosca, e , como função da quantidade de alimento disponível para cada mosca (Fig. 1):

$$e(t) = 3.59 (f_a(t) - 0.14) \quad (5),$$

onde, $f_a(t)$ é a quantidade de fígado (mg) oferecida às moscas por dia e a produção de ovos por mosca por dia é minimizada em 0 quando o recurso alimentar for abaixo de 0.14mg de fígado e maximizada em 10 quando a quantidade de alimento não for limitante. O valor de 3.59 reflete o número de ovos produzidos por miligrama de fígado por adulto, por dia, acima do ponto de compensação. De forma similar, a relação entre a sobrevivência de ovo até adulto (s') e alimento disponível por ovo (Fig. 1) é dada pela equação (6), escrita como

$$s'(t) = 1 - \exp\left(\frac{7 - f_1(t)}{45.5}\right) \quad (6),$$

onde, $f_1(t)$ é a quantidade de fígado (mg) disponível por ovo depositado no tempo t e a sobrevivência é minimizada em 0 quando o alimento for menor que 7. O denominador presente na equação (6) é uma constante estimada por método de convergência que estima em mg a necessidade protéica para produção de ovos por adultos.

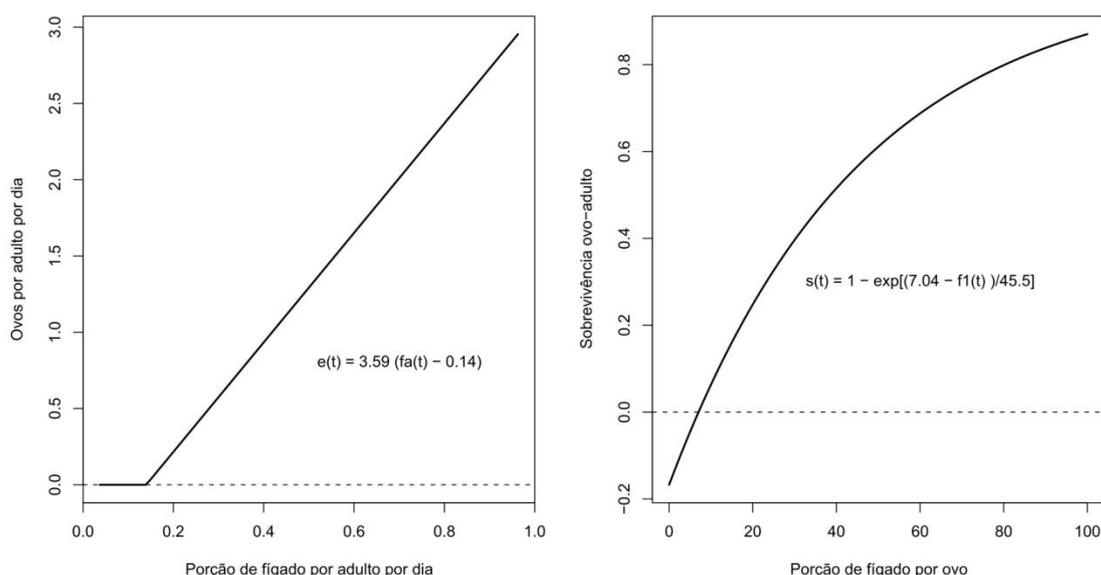


Fig. 1. Funções descritoras da relação entre produção de ovos por mosca e recurso alimentar por adulto por dia (esquerda) e sobrevivência de ovo até adulto e recurso alimentar por ovo (direita)

As duas funções (Fig. 1), a constante da duração do período de ovo até adulto ($n = 10$) e a taxa de sobrevivência constante do adulto ($s = 0.8$) foram incorporadas ao modelo para simular os resultados dos experimentos de Nicholson (Readshaw & Cuff, 1980). A equação de Readshaw & Cuff (1980) com os parâmetros das funções acima mencionadas e as constantes informadas reproduziu os ciclos (Fig. 2) produzidos pelos resultados dos experimentos de Nicholson (1954a, b).

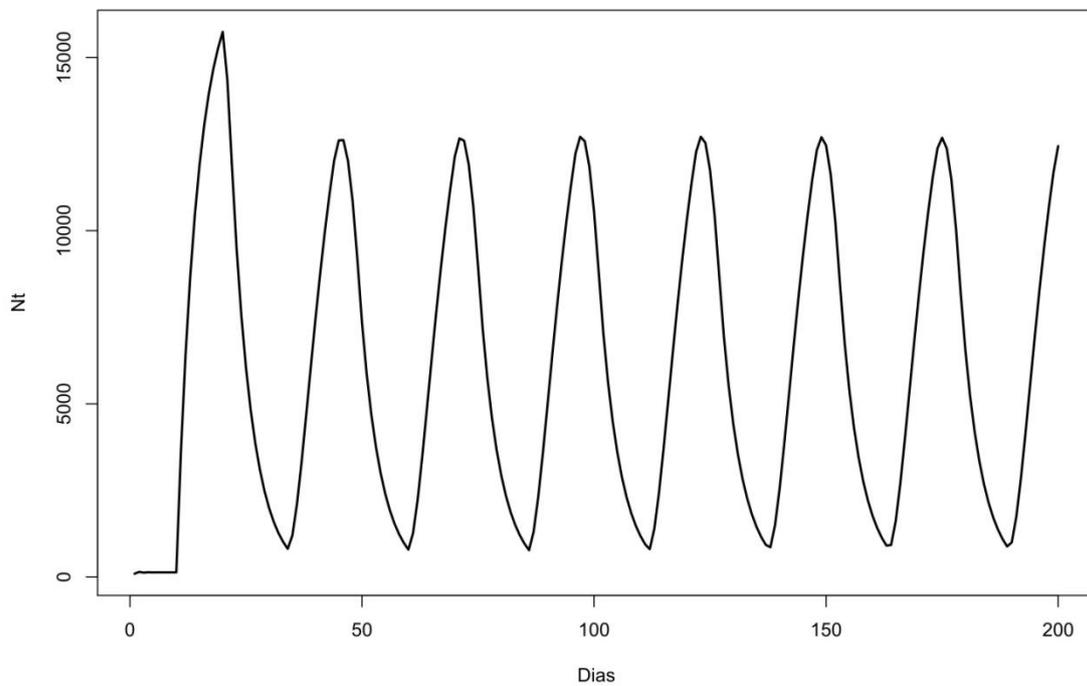


Fig. 2. Recorrência gerada pela equação (4), com os parâmetros das funções de sobrevivência e fecundidade das equações (5) e (6) e constantes resultantes dos experimentos de Nicholson (1954a, b).

4.2.1 Recorrências e diagramas de bifurcação para o modelo de Readshaw & Cuff (1980)

Os resultados desta parte do estudo foram de natureza exploratória, tendo sido obtidos através de simulações, empregando as estimativas utilizadas por Readshaw & Cuff (1980), porém, sob novos pressupostos ecológicos para $f_I(t)$ e para $fa(t)$, tais como:

- a. $f_I(t)$ - quantidade de fígado (mg) disponível por ovo depositado no tempo $t = 50000mg$
- b. $f_I(t)$ - quantidade de fígado (mg) disponível por ovo depositado no tempo $t = 50000/100mg$
- c. $f_I(t)$ - quantidade de fígado (mg) disponível por ovo depositado no tempo $t = 50000/1000mg$
- d. $f_I(t)$ - quantidade de fígado (mg) disponível por ovo depositado no tempo $t = 50000/10000 mg$
- e. $fa(t)$ - quantidade de fígado (mg) oferecida às moscas por dia = $500mg$
- f. $fa(t)$ - quantidade de fígado (mg) oferecida às moscas por dia = $500/2mg$
- g. $fa(t)$ - quantidade de fígado (mg) oferecida às moscas por dia = $500/5mg$
- h. $fa(t)$ - quantidade de fígado (mg) oferecida às moscas por dia = $500/7mg$

O critério para a escolha dos valores acima apresentados foi definido com base na análise exploratória do espaço paramétrico de cada constante, realizada com o intuito de reduzir a porção de alimento oferecida aos insetos. Após diversas simulações realizadas com diversos valores as quantidades acima foram escolhidas por evidenciarem alterações qualitativas nas oscilações e/ou retardos temporais significativos para a dinâmica de *L. cuprina*. Diagramas de bifurcação também foram produzidos para s , $f_I(t)$ e $fa(t)$ a fim de se conhecer o comportamento populacional de *L. cuprina* qualitativa e quantitativamente diante de todo o espaço paramétrico de cada parâmetro. Todas as simulações foram realizadas no *software* estatístico gratuito R, na sua versão 2.12.2 (R Development Core Team, 2010).

5. Resultados e discussão

5.1 Experimentos sobre desenvolvimento ovariano

A comparação estatística entre os níveis de desenvolvimento ovariano para as três espécies de moscas sugere que *C. megacephala* e *C. albiceps* exibem padrões de desenvolvimento ovariano similares considerando as condições experimentais aplicadas. Os valores médios obtidos para estas duas espécies não foram significativamente diferentes (Tab. 1). Contudo, as duas espécies tiveram médias significativamente diferentes do valor médio encontrado para *C. putoria* (Tab. 1). Estes resultados sugerem que *C. putoria* é a espécie mais sensível à competição intraespecífica por fonte protéica, já que o valor médio encontrado para a espécie foi significativamente inferior aos valores observados para *C. megacephala* e *C. albiceps*.

Não há aparentemente, uma explicação clara para este nível de sensibilidade em *C. putoria*. Contudo, das três espécies ela é a única encontrada freqüentando ambientes bastante diferentes que as outras, tais como granjas de galinhas poedeiras (Monteiro, 2000). É possível que, sendo uma espécie que explora outros substratos, incluindo fezes de animais, *C. putoria* possa exibir menor assimilação protéica quando submetida à competição entre adultos.

Tabela 1. Valores médios para diferentes espécies moscas comparando níveis de desenvolvimento ovariano, em resposta à fonte protéica suplementar. Médias próximas de zero denotam piores desempenhos na formação dos ovários

Espécie	Intervalo de confiança inferior	Média	Intervalo de confiança superior	Agrupamento
<i>C. megacephala</i>	0,295577	0,332759	0,372147	a
<i>C. albiceps</i>	0,243959	0,27375	0,305707	a
<i>C. putoria</i>	0,1066987	0,130303	0,1582044	b

Letras diferentes denotam diferenças estatisticamente significantes ($p < 0.01$)

As análises considerando espécies e densidades simultaneamente (Tab. 2), de certa forma também sugerem o resultado observado para a tabela 1. Contudo, determinados padrões foram alterados, sobretudo para *C. megacephala*. Os valores médios entre densidades não diferiram significativamente para *C. megacephala*, exceto para a densidade de 600, resultando em valor inferior aos outros. Este resultado sugere que *C. megacephala* mantém seus níveis de assimilação protéica, independente da densidade de adultos.

Talvez, maior número de réplicas pudesse oferecer maior evidência para interpretações a respeito da queda no valor médio na densidade 600, que, por ser a densidade intermediária, tenderia a seguir os padrões das densidades mais baixas e mais altas. Em *C. albiceps* as densidades de 200 e 400 não exibiram diferença significativa. Em relação às densidades superiores, o efeito da densidade se faz presente. Para *C. putoria*, um resultado similar ao de *C. albiceps* parece acontecer. De maneira geral, parece que a densidade exerce algum efeito sobre as populações de moscas, contudo, as diferenças intrínsecas de cada espécie parecem exercer maior influência.

Tabela 2. Valores médios comparando níveis de desenvolvimento ovariano em diferentes espécies e densidades. Médias próximas de zero denotam piores desempenhos na formação dos ovários

Espécie	Densidade	Intervalo de confiança inferior	Média	Intervalo de confiança superior	Agrupamento
<i>C. megacephala</i>	400	0,465825	0,578947	0,684347	a
<i>C. megacephala</i>	1000	0,406802	0,5	0,593198	a
<i>C. albiceps</i>	200	0,416459	0,485	0,55411	a
<i>C. albiceps</i>	400	0,401834	0,47	0,539304	a
<i>C. megacephala</i>	600	0,226848	0,285714	0,352884	b
<i>C. megacephala</i>	200	0,145835	0,195	0,255776	bc
<i>C. putoria</i>	200	0,13683	0,177536	0,227166	bc
<i>C. putoria</i>	400	0,111168	0,155	0,211992	bc
<i>C. albiceps</i>	600	0,098437	0,14	0,19531	c

<i>C. putoria</i>	1000	0,014722	0,032609	0,070667	d
<i>C. albiceps</i>	1000	0	0	0	

Letras diferentes denotam diferenças estatisticamente significantes ($p < 0.01$)

No presente estudo a avaliação do desenvolvimento foi feita baseada no formato e tamanho dos folículos ovarianos, de acordo com conhecimento prévio de rotina em laboratório e trabalhos similares (Avancini & Prado, 1986). É sabido também que *C. putoria* apresenta um decréscimo no volume do folículo nos seus estágios finais, provavelmente devido à compactação de alguns de seus componentes (Avancini & Prado, 1986).

Os resultados obtidos pela avaliação do desenvolvimento ovariano permitem concluir que o efeito da densidade se fez presente nos resultados, porém de forma discreta, provavelmente em decorrência do suprimento protéico fornecido. Contudo, além das diferenças inerentes entre as espécies pode-se inferir que sob competição intraespecífica os efeitos da escassez de proteína consistiriam significativa influência sobre a produção de prole e conseqüentemente sobre a dinâmica populacional das espécies investigadas. Assim, os resultados experimentais obtidos levantam questões importantes no contexto da relação entre a dinâmica de consumo protéico, a sobrevivência e a fecundidade das gerações subseqüentes.

A despeito de não se ter estimado parâmetros específicos associados aos modelos que descrevem processos competitivos entre adultos, tais como o modelo de Readshaw & Cuff (1980), propõe-se para a segunda parte do presente estudo uma análise do espaço paramétrico dos parâmetros do modelo de Readshaw & Cuff (1980) haja vista a relevância das funções empregadas no formalismo. Mesmo não dispondo de estimativas paramétricas para as espécies de moscas inicialmente investigadas no presente estudo, a revisitação do modelo de Readshaw & Cuff (1980), ainda que empregando os parâmetros estimados para *L. cuprina*, permitirá conhecer melhor a

dinâmica do sistema sob novos aspectos demográficos examinados, com vistas à futura implementação de delineamento experimental para as espécies de moscas-varejeiras nativas e exóticas presentes no Brasil.

5.2 Simulações numéricas sobre o espaço paramétrico do modelo de Readshaw & Cuff (1980)

As simulações realizadas para investigar o efeito da redução da quantidade de fígado ($f(I)t$ em mg) disponível por ovo depositado no tempo t resultaram em mudanças qualitativas de comportamento dinâmico para *L. cuprina* (Fig. 3). Na primeira redução, $F1 = 50000/100\text{mg}$, além do decréscimo quantitativo, baixando o tamanho populacional de 8000 para valores ao redor de 6000 indivíduos e, portanto diminuído o espectro oscilatório, a simulação resultou em um padrão interessante de oscilação populacional, caracterizado por uma trajetória aproximadamente bimodal, com uma ligeira antecipação das curvas em relação à simulação original da proposta de Readshaw & Cuff (1980) à medida que o número de dias aumentava (Fig. 3).

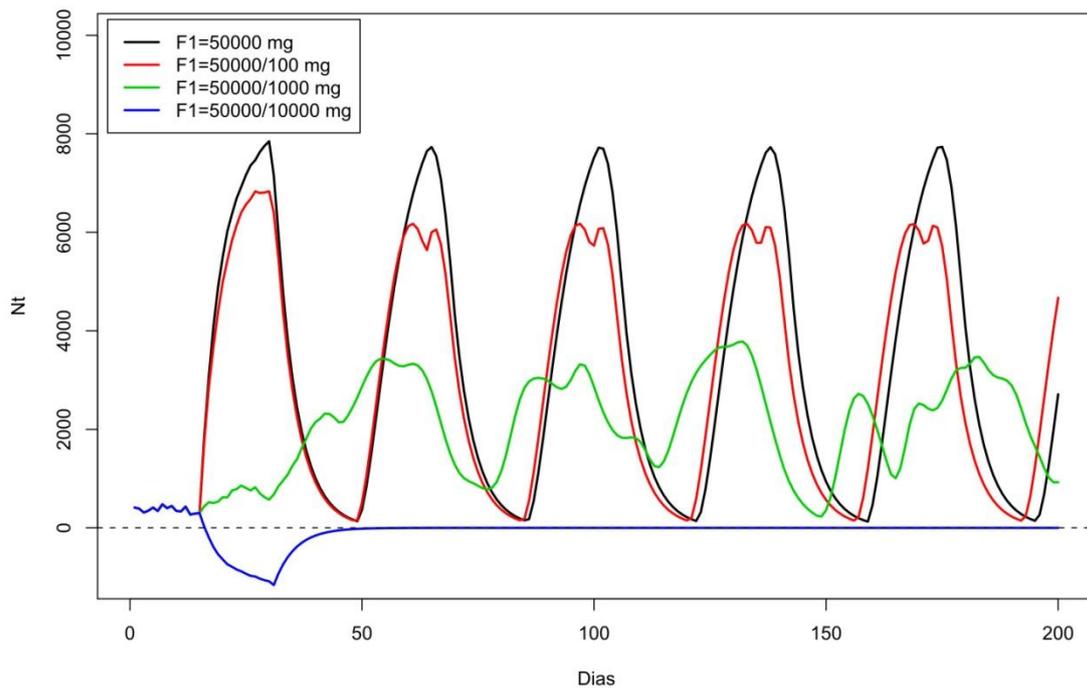


Fig. 3. Recorrência temporal da equação (4) para simular a dinâmica de *L. cuprina* tendo a quantidade de fígado (*mg*) disponível por ovo depositado no tempo *t* reduzida em três tratamentos especificados na legenda da figura

Já para a segunda redução ($F1= 50000/1000\text{mg}$), as curvas foram drasticamente alteradas, gerando flutuações completamente imprevisíveis, com um retardo adiante da curva gerada pelo modelo de Readshaw. Além disso, o espectro de oscilação diminuiu consideravelmente. Porém, este resultado pareceu beneficiar de certa forma a persistência populacional para *L. cuprina*, já que os valores inferiores estão mais distantes de zero do que as simulações anteriormente mencionadas. A última redução ($F1= 50000/10000\text{mg}$) resultou na extinção da população, sugerindo que neste nível de recurso alimentar a população não é capaz de assimilar o alimento.

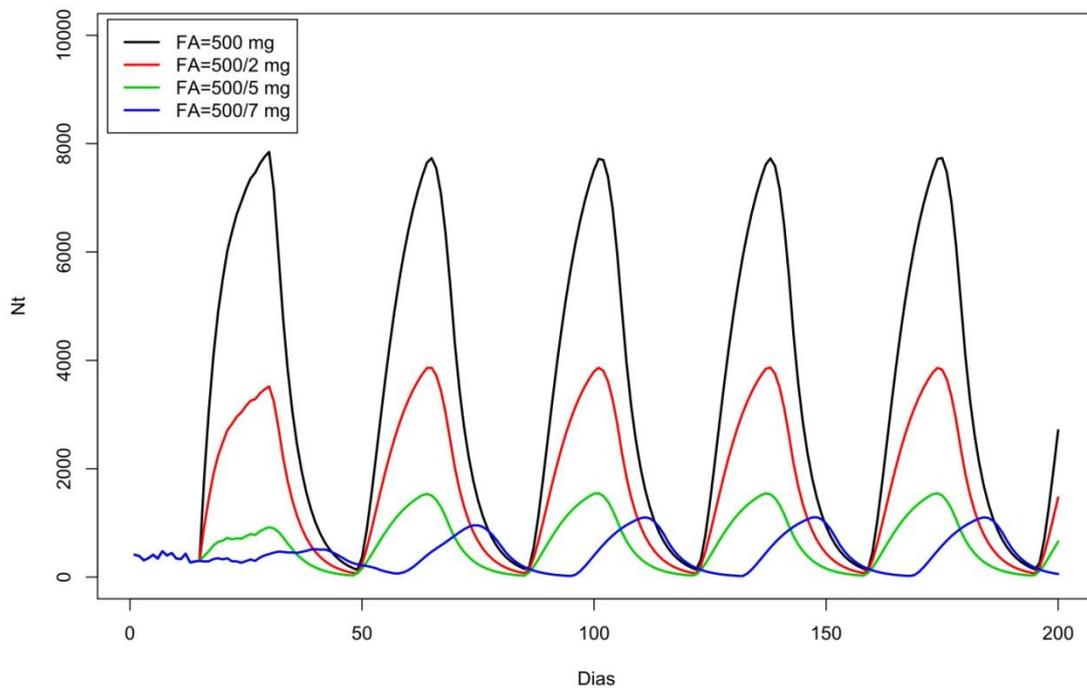


Fig. 4. Recorrência temporal da equação (4) para simular a dinâmica de *L. cuprina* tendo quantidade de fígado (mg) oferecida às moscas por dia reduzida em três tratamentos especificados na legenda da figura

As simulações realizadas para investigar o efeito da redução da quantidade de fígado oferecida às moscas por dia ($f(a)t$ em mg) disponível por ovo depositado no tempo t resultaram em alterações quantitativas e também influenciaram o tempo de retardo (Fig. 4). Para o primeiro caso ($Fa= 500/2mg$) observou-se a diminuição do espectro de oscilação da população condizente com a redução na oferta de alimento aos insetos. Na segunda simulação ($Fa= 500/5mg$) a redução se deu também da mesma forma e na terceira ($Fa= 500/7mg$), além da redução no espectro oscilatório nota-se um retardo no tempo equivalente a quase um “ciclo” de recorrência (Fig. 4).

Os resultados observados nas duas últimas figuras (3 e 4) sugerem que a disponibilidade de alimento influencia significativamente os padrões ecológicos de oscilação populacional, alterando o resultado qualitativamente e quantitativamente quando

se trata de quantidade de fígado (*mg*) disponível por ovo depositado. Para este último caso especificamente, nota-se estreita relação com a probabilidade de extinção populacional, concretizada quando o recurso é reduzido na ordem de 50000/10000 *mg*. Padrões de comportamento dinâmico em populações de moscas-varejeiras já são conhecidos não somente através dos modelos que descrevem a dinâmica de *L. cuprina* utilizando os dados obtidos por Nicholson (1954a, 1954b; Gutierrez, 1992; Gurney & Nisbet, 1998). O comportamento dinâmico de espécies de moscas do gênero *Chrysomya* e das espécies *L. eximia* e *C. macellaria* já é conhecido pelas simulações determinísticas e estocásticas realizadas com o modelo de Prout & McChesney (1985), com resultados exibindo ciclos limite para as espécies do gênero *Chrysomya* e equilíbrio estável para *L. eximia* e *C. macellaria*.

A aparente similaridade entre as oscilações cíclicas geradas pelo modelo de Readshaw (Figs. 2, 3 e 4) e os ciclos limite encontrados pela análise do modelo de Prout & McChesney (1985) não se confirma ao comparar os valores produzidos pelos ciclos. Os ciclos limite encontrados nas simulações com as espécies de moscas do gênero *Chrysomya* são caracterizados pela exata repetição dos valores inferiores e superiores da série temporal ao longo dos passos de tempo recorridos (Reis *et al.* 1996; Godoy *et al.* 2001). Nas simulações com o modelo de Readshaw & Cuff (1980) os valores inferiores e superiores das oscilações cíclicas não se repetem com os passos de tempo, sugerindo que as oscilações, apesar de serem visualmente similares a um ciclo limite de dois pontos, tendem muito mais ao padrão oscilatório imprevisível, denominado regime caótico. Comparativamente ao modelo de Prout & McChesney (1985) este comportamento poderia ser obtido mediante altas taxas de sobrevivência e/ou fecundidade.

O modelo de Readshaw & Cuff (1980) teve o intuito de analisar as influências da dependência da densidade em populações de adultos de moscas, diferindo do modelo de

Prout & McChesney (1985), que tanto para dípteros drosofilídeos como para califorídeos foi utilizado para analisar os efeitos da competição intraespecífica a partir da interação larval. Além disso, o modelo de Readshaw & Cuff (1980) recorre os tamanhos populacional em escala diária, enquanto que o modelo de Prout & McChesney (1985) o faz em escala de gerações. Neste sentido cabe uma comparação visual entre as duas escalas analíticas para o modelo de Reasdshaw (Fig. 5). Nesta figura, nota-se que a dinâmica na escala de gerações (linha vermelha) difere claramente da dinâmica recorrida em dias (linha preta). O resultado disto é bastante óbvio já que para a totalização de uma geração de moscas-varejeiras são necessários pelos menos 10 à 15 dias, considerando o ciclo de *L. cuprina*.

É importante chamar a atenção sobre este aspecto visto que, quando se recorre somente por gerações, parte da trajetória no tempo, mais especificamente em dias, não é considerada na simulação, o que pode levar à omissão de informações importantes para o ciclo biológico da espécie foco de estudo. Contudo, para espécie cujo ciclo biológico já é bastante conhecido, a recorrência por gerações pode ser suficiente para avaliar a dinâmica do sistema. A escala de tempo aplicada em recorrências já foi discutida no contexto de controle biológico (Godfray & Hassell, 1989) e neste caso específico ela depende totalmente da sincronia entre os organismos envolvidos. Contudo, a comparação entre escalas para um mesmo sistema, como discutida acima, não tem sido alvo da atenção de ecologistas, pelos menos no tocante à ênfase dada neste estudo.

O diagrama de bifurcação dado pela figura 6 demonstra todo o espaço paramétrico possível para a sobrevivência do adulto de *L. cuprina*. A trajetória do eixo x revela que a primeira bifurcação acontece para valores acima de 0.5, ou seja, com sobrevivência inferior à 50% as populações de *L. cuprina* tendem a exibir equilíbrio estável de um ponto. Contudo, a figura 7 mostra que a estabilidade de s pode ser encontrada nos valores

extremos, ou seja, próximos a zero e próximos a um. Assim, os valores intermediários de s exibiriam caos (Fig. 7). Este resultado contrasta com os resultados obtidos para *L. eximia*, que exibe equilíbrio estável de um ponto durante todo o espaço paramétrico da sobrevivência (Silva *et al.* 2003). A diferença é certamente decorrente da natureza dos parâmetros e modelos, já que o modelo utilizado para a simulação de *L. eximia* foi o de Prout & McChesney que considera sobrevivência até o estágio adulto. Para este caso específico, ou seja, sobrevivência até o estágio adulto, é importante lembrar que o principal componente ($f_1(t)$) deste parâmetro (s') sugere comportamento caótico para todo o espaço paramétrico (Fig. 5), diferindo também do resultado encontrado com *L. eximia*.

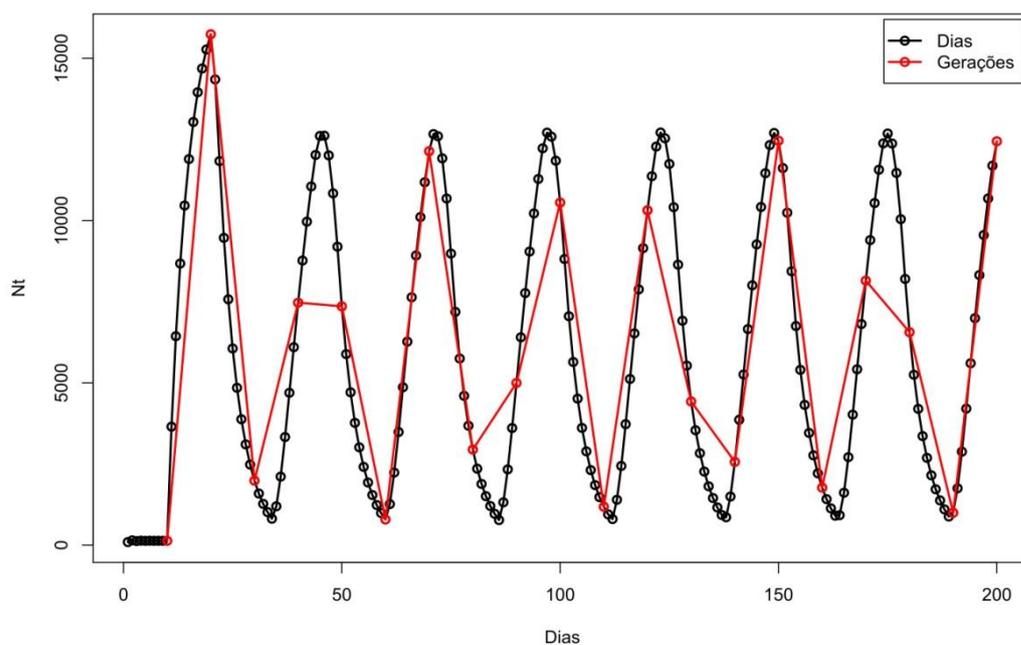


Fig. 5. Recorrência comparativa entre dias e gerações para a equação de Readshaw & Cuff (1980)

A instabilidade em padrões oscilatórios tem sido experimentalmente encontrada em outros grupos taxonômicos, como por exemplo, em populações de *Tribolium castaneum*,

sistema já bem conhecido por ser intensamente estudado com modelos matemáticos estruturados no estágio de vida (Cushing *et al.* 2003). Particularmente no caso dos besouros do gênero *Tribolium*, os resultados parecem estar estreitamente associados à dinâmica dependente da densidade e ao hábito canibal comum na espécie. Para o caso específico das oscilações observadas em *L. cuprina*, as simulações realizadas no presente estudo trazem à tona conjecturas mais específicas no tocante ao papel da escassez da fonte protéica como agente perturbador do sistema populacional de moscas-varejeiras.

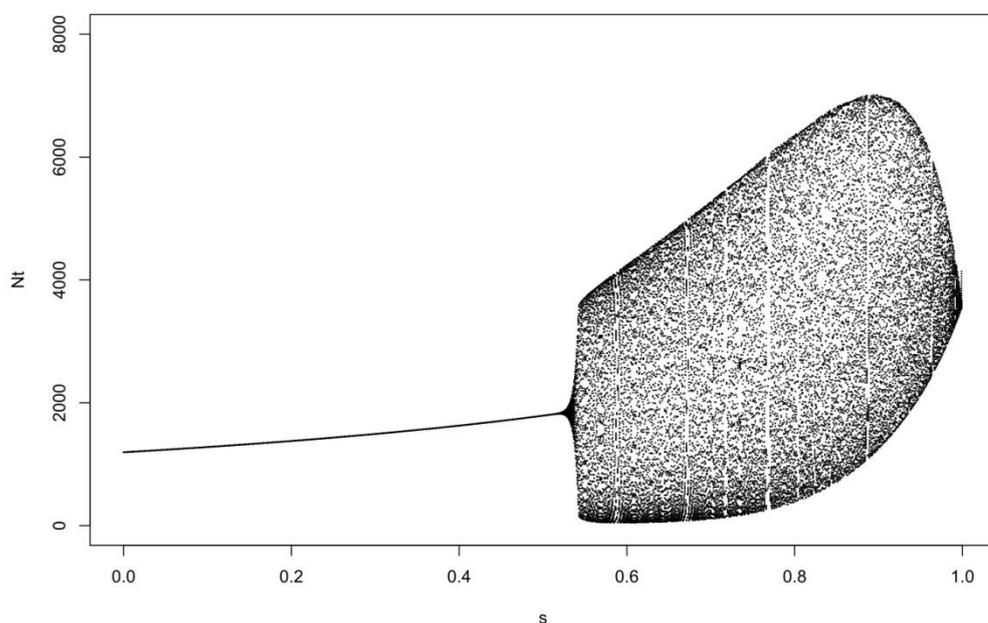


Fig. 6. Diagrama de bifurcação s (sobrevivência do adulto) mostrando a fronteira entre estabilidade e instabilidade

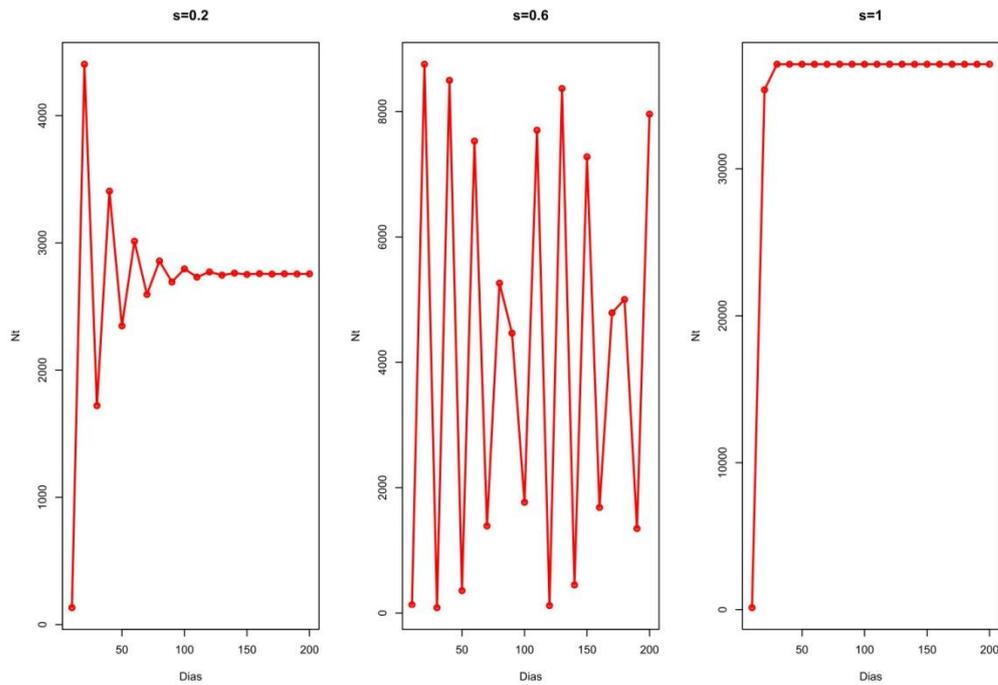


Fig. 7. Recorrência simulada a partir da equação (4) para s (sobrevivência de adultos) com valores específicos atribuídos ao parâmetro

A análise realizada com diagramas de bifurcação, tanto para $F_l(t)$ como para $F_a(t)$ sugere que para os dois casos as populações de *L. cuprina* exibem comportamento caótico durante todo o espaço paramétrico (Fig. 8). O formato das figuras, indicando trajetórias lineares (esquerda) e não lineares (direita) advém das respectivas funções a que pertencem os parâmetros, conforme aparece na figura 1.

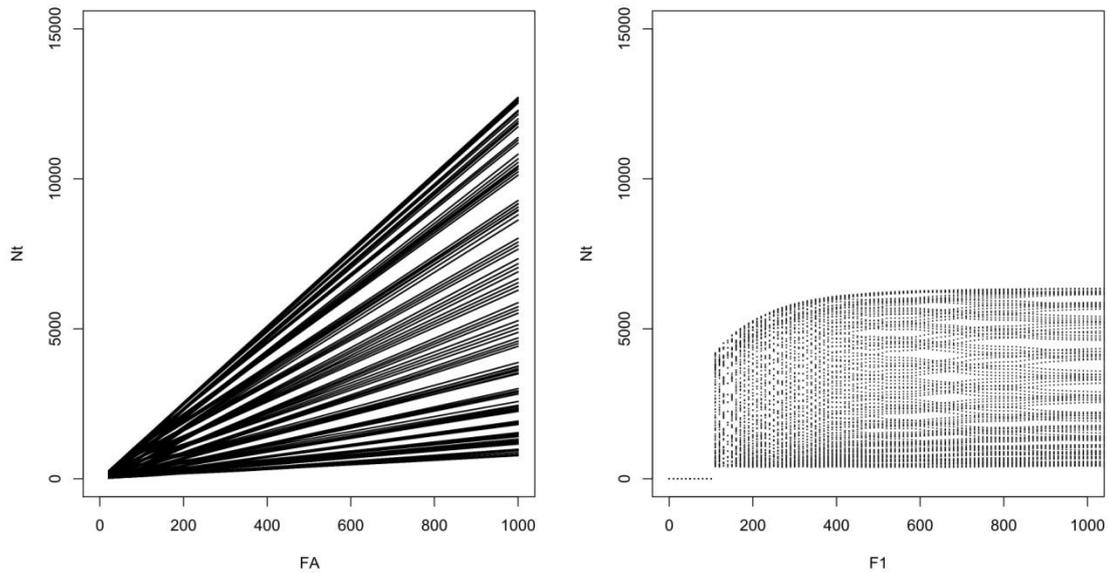


Fig. 8. Diagramas de bifurcação para $Fa(t)$ e $F1(t)$ mostrando a tendência de flutuação caótica para ambos os parâmetros

Os resultados encontrados nos experimentos de Nicholson (1954a, b), nas simulações realizadas por Readshaw & Cuff (1980) e especialmente no presente estudo podem servir como base para a estruturação de modelos matemáticos aplicados a outros casos em que a dependência da densidade exerce forte influência sobre oscilações periódicas ou semi-periódicas, como é o caso dos sistemas caracterizados pela dinâmica predador-presa. Além disso, tanto os experimentos realizados por Nicholson como a modelagem ecológica envolvida nestas questões, indicam alta potencialidade para a realização de experimentos com outras espécies de moscas, como por exemplo, as espécies investigadas na primeira parte deste estudo. Este estudo tem caráter preliminar nesta subárea da ecologia populacional e merece atenção para potencializar futuras ações a fim de investigar questões ecológicas associadas ao consumo alimentar de insetos adultos e imaturos, no contexto de anautogenia.

6. Literatura citada

- Amendt J, Krettek R, Zehner R (2004) Forensic entomology, *Naturwissenschaften* 91, 51-65.
- Andrewartha, H. G., and L. C. Birch. 1954. The Distribution and Abundance of Animals. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Avancini, R.M.P. & Prado, A.P. do., 1986. Oogenesis in *Chrysomya putoria* (Wiedemann) (Diptera, Calliphoridae). *Int J. Insect. Morphol & Embriol.*, 15:375-384.
- Castanho MJP, Magnago KF, Bassanezi RC, Godoy W.A.C. (2006). Fuzzy subset approach in coupled population dynamics of blowflies. *Biological Research* 39, 341-352.
- Cushing JM, Costantino RF, Dennis B, Desharnais RA, Henson SM (2003) Chaos in ecology, experimental non-linear dynamics. Academic, Amsterdam.
- de Jong G (1979) The influence of the distribution of juveniles over patches of food on the dynamics of a population. *Netherlands Journal of Zoology* 29,33-51
- de Jong G (1982) The influence of dispersal pattern on the evolution of fecundity. *Netherlands Journal of Zoology* 32, 1-30.
- Faria LDB, Orsi L, Trinca LA, and Godoy WAC (1999). Larval predation by *Chrysomya albiceps* on *Cochliomyia macellaria*, *Chrysomya megacephala* and *Chrysomya putoria*. *Entomologia Experimentallis et Applicatta* 90, 149–155.
- Faria LDB, Godoy WAC, Reis SF (2004a) Larval predation on different instars in blowfly populations. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 47, 887-894.

- Faria LDB, Godoy WAC, Trinca LZ (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.
- Faria LDB, Trinca LZ, Godoy WAC (2004c) Cannibalistic behavior and functional response in *Chrysomya albiceps* (Diptera: Calliphoridae). *Journal of Insect Behavior* 17, 251-261.
- Gião ZG, Godoy WAC (2007) Ovipositional Behavior in Predator and Prey Blowflies. *Journal of Insect Behavior* 20, 77-86.
- Godfray HCJ, Hassell MP (1989) Discrete and Continuous Insect Populations in Tropical Environments. *Functional Ecosystems and Community* 1, 129-139.
- Godoy WAC (2007) Dynamics of blowfly populations. *Functional Ecosystems and Community* 1, 129-139.
- Godoy WAC, Reis SF, Von Zuben CJ, Ribeiro OB (1993) Population dynamics of *Chrysomya putoria* (Wied.) (Dipt. 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. *Mem. Inst. Osw. Cruz.* 91: 641-648.
- Godoy WAC, Von Zuben CJ, Reis SF dos, Von Zuben FJ (1997) The spatial dynamics of native and introduced blowflies (Dip., Calliphoridae). *Journal of Applied Entomology.* 121, 305-309.
- Godoy WAC, Von Zuben FJ, Von Zuben CJ, Reis SF (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.

- Godoy W.A.C. (2007). Dynamics of Blowfly Populations. *Functional Ecosystems and Communities*. (1)2.129-139.
- Goodbrod JR, Goff ML (1990) Effects of larval population density on rates of development and interactions between two species of *Chrysomya* (Diptera: Calliphoridae) in laboratory culture. *Journal of Medical Entomology* 27, 338-343.
- Guimarães JH, Prado AP, Linhares AX (1978) Three newly introduced blowfly species in Southern Brazil (Diptera: Calliphoridae). *Revista Brasileira de Entomologia* 22, 53-60.
- Guimarães JH, Papavero N (1999) Myiasis in Man and Animals in the Neotropical Region, Plêiade, São Paulo, SP, Brazil, 308 pp.
- Gurney WSC, Blythe SP, Nisbet RM (1980). Nicholson's blowflies revisited. *Nature* 287, 17-21.
- Gurney WSC, Nisbet RM (1998). Ecological Dynamics. Oxford University Press, NY.
- Gutierrez AP, (1992) Physiological basis of ratio-dependent predator-prey theory: the metabolic pool model as a paradigm. *Ecology* 73, 1552-1563.
- Hassell MP (1978). The dynamics of arthropod predator-prey system. Monographs in population biology, 237p.
- Hengeveld, R.,1989. Dynamics of biological invasions. *Chapman and Hall, London*, 160 p.
- Ives AR, May RM (1985) Competition within and between species in a patchy environment: Relations between microscopic and macroscopic models. *Journal of Theoretical Biology* 115, 65-92.
- Kareiva P (1989) Renewing the dialogue between theory and experiments in population ecology. In: Roughgarden J, May RM, Levin SA (Eds)

- Perspectives in Ecological Theory, Princeton University Press, Princeton, pp 68-88.
- Kneidel KA (1984a) Competition and disturbance in communities of carrion breeding Diptera. *Journal of Animal Ecology* 53, 849-865.
- Kneidel KA (1984b) The influence of carcass taxon and size on species composition of carrion-breeding Diptera. *The American Midland Naturalist* 111, 57-63.
- Lande, R., 1993. Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes. *American Naturalist*.142, no. 6, 911-927.
- Linhares AX (1988) The gonotrophic cycle of *Chrysomya megacephala* (Diptera, Calliphoridae) in the laboratory. *Revista Brasileira de Entomologia* 32,383-392.
- Linhares AX, Avancini RMP (1989) Ovarian development of the blowflies *Chrysomya putoria* and *C. megacephala* on several natural diets.. *Medical and Veterinary Entomology*, 3, 293-295.
- Levot GW, Brown KR, Shipp E (1979) Larval growth of some calliphorid and sarcophagid Diptera. *Bulletin of Entomological Research* 69, 469-475.
- Lomnicki A (2009) Scramble and contest competition, unequal resource allocation, and resource monopolization as determinants of population dynamics 11, 371-380.
- Marcondes CB. Terapia larval: de lesões de pele causadas por diabetes e outras doenças. santa catarina: ed. ufsc, 2006. 88p.
- Monteiro MR, Prado AP (2000) Ocorrência de *Trichopria* sp. (Hymenoptera: Diapriidae) atacando pupas de *Chrysomya putoria* (Wiedemann) (Diptera: Calliphoridae) na granja. *Anais da Sociedade Entomologica do Brasil* 29, 159-167.

- Moral RA, Godoy WAC, Reis SF, Demetrio CGB (2011) Stochastic modelling: leading to a better understanding of persistence patterns in native and exotic blowflies. *Neotropical Entomology* (submitted).
- Mueller LD (1985) The evolutionary ecology of *Drosophila*. *Evolutionary Biology* 19, 37-98.
- Nelder JA, Wedderburn RWM (1972) Generalized linear models. *Journal of the Royal Statistical Society, Series A*, Oxford, 135, p. 370-84.
- Nicholson AJ, Bailey VA (1935). The balance of animal populations. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **1**, 551-598.
- Nicholson AJ (1950) Population oscillations caused by competition for food. *Nature* 163, 476.
- Nicholson AJ (1954) An outline of the dynamics of animal populations. *Australian Journal of Zoology* 2, 9-65.
- Nicholson AJ (1957) The self adjustment of populations to change. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22, 153-173.
- Polis GA, Myers CA, Holt RD (1989) The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20, 297-330.
- Prout T., McChesney F. (1985) Competition among immatures affects their adult fertility: population dynamics. *American Naturalist* 126, 521-558.
- R Development core team (2010). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Readshaw JL, Cuff WR (1980) A model of Nicholson's blowfly cycles and its relevance to predation theory. *Journal of Animal Ecology* 49, 1005-1010.

- Readshaw, J. L., Van Gerwen, C.M. (1983). Age-specific survival, fecundity and fertility of the adult blowfly, *Lucilia cuprina*, in relation to crowding, protein food and population cycles. *J. Anim. Ecol.* 52: 879-887.
- Reis SF, Teixeira MA, Von Zuben FJ, Godoy WAC, Von Zuben CJ (1996). Theoretical dynamics of experimental populations of introduced and native blowflies (Diptera, Calliphoridae). *Journal of Medical Entomology* 33, 537-544.
- Rosa GS, Carvalho LR, Godoy WAC (2004). Survival rate, body size and food abundance in pure and mixed blowfly densities. *African Entomology* 12, 97-105.
- Rosa GS, Carvalho LR, Reis, SF, Godoy WAC (2006) The dynamics of intraguild predation in *Chrysomya albiceps* Wied. (Diptera: Calliphoridae): interactions between instars and species under different abundances of food. *Neotropical Entomology* 35, 775-780.
- Serra H, Silva ICR, Mancera PFA, Faria LDB, Von Zuben CJ, Von Zuben FJ, Reis SF, Godoy WAC (2007). Stochastic dynamics in exotic and native blowflies: an analysis combining laboratory experiments and a two-patch metapopulation model. *Ecological Research* 22, 686-695.
- Silva ICR, Mancera PFA, Godoy WAC (2003). Population dynamics of *Lucilia eximia* (Dipt. Calliphoridae). *Journal of Applied Entomology* 127, 2-6.
- Speight, M.R., Hunter, M.D., Watt, A.D. (2008). *Ecology of Insects. Concepts and Applications*. Wiley-Blackwell-UK.
- Stiling P (1996) Ecology, theories and applications. Prentice Hall, Upper Saddle River, NJ., 539p.
- Turchin, P. 1998. Quantitative analysis of movement. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts.

- Uchmanski, J., 1999. What promotes persistence of a single population: an individual bases model. *Ecol. Mod.* 115, 227-241.
- Von Zuben C.J., Reis S.F., do Val J.B.R., Godoy WAC, Ribeiro O.B. (1993). Dynamics of a mathematical model of *Chrysomya megacephala* (Diptera: Calliphoridae). *Journal of Medical Entomology* 30, 443-448.
- Wall, R., Wearmouth, V.J., Smith K. E. (2002). Reproductive allocation by the blow fly *Lucilia sericata* in response to protein limitation. *Physiological Entomology*. 27,267-274.