

ODAIR BENEDITO RIBEIRO

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato(a)

Odair Benedito Ribeiro

e aprovada pela Comissão Julgadora.

SECRETARIA
DE
PÓS GRADUAÇÃO

Sérgio Furtado dos Reis
6/fev/1992

DINÂMICA DE EQUILÍBRIO EM POPULAÇÕES EXPERIMENTAIS
DE *COCHLIOMYIA MACELLARIA* (DIPTERA: CALLIPHORIDAE)

Tese apresentada à Comissão de Pós-Graduação
do Instituto de Biologia da Universidade Estadual
de Campinas, através da Sub-comissão de Pós-
Graduação em Parasitologia, para obtenção do
grau de Doutor em Ciências Biológicas, na área
de Parasitologia

Orientador: Sérgio F. ^{urtado} dos Reis

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS - CAMPINAS, SP.
MAIO DE 1992

9219382
R355d

17085/BC

UNIGAMP
BIBLIOTECA CENTRAL

DADE	8C
CHAMACA:	R 355 d
	11085
	215/92
C	☐
D	☒
EQO	A\$ 20.000,00
TA	08/08/92
CPD	

CM-00028769-3

Dedico à minha esposa Lucia e minhas
filhas Luciana e Paula.

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao Prof. Sérgio F. dos Reis pela orientação durante o desenvolvimento deste estudo. Sou profundamente agradecido ao Prof. Ângelo P. do Prado por ter-me introduzido no estudo da Entomologia e pelos ensinamentos. Agradeço ainda pela leitura e sugestões importantes ao manuscrito. Claudio J. Von Zuben e Wesley A. C. de Godoy colaboraram com a captura, manutenção, discussão do modelo matemático e biologia de *Co. macellaria*, além da inestimável amizade e coleguismo. Fernando J. Von Zuben gentilmente escreveu o programa para o cálculo dos parâmetros do modelo matemático empregado neste estudo. A Profa. Gabriela Stangenhauz pacientemente explicou os detalhes da análise estatística empregada. Agradeço a Liliane Ziti, pela colaboração e dedicação inestimável durante o transcorrer deste trabalho. Sou grato aos Profs. Arício X. Linhares e Rita M. P. Avancini pela leitura e comentários sobre o manuscrito. Agradeço a João B. A. de Oliveira e Ivo G. Pereira por auxiliarem no trabalho de campo. Sou grato aos Profs. Marlene T. Ueta e Luiz C. de S. Dias, chefes do Departamento de Parasitologia pelas facilidades concedidas. Célia C. Borelli pela atenção e auxílio durante a fase acadêmica. Este trabalho foi realizado com auxílio financeiro do Departamento de Parasitologia da UNICAMP e FAPESP (Proc. nº 90/2703-5). Agradeço aos colegas, Professores e funcionários, pelo incentivo e compreensão. À Universidade Estadual de Campinas pela oportunidade.

RESUMO

Cochliomyia macellaria (Diptera: Calliphoridae) é um componente importante da entomofauna necrófila da América do Sul. Esta espécie tem importância médico-veterinária por seus hábitos hemissinantrópicos, podendo veicular enteropatógenos, além de determinar miíase secundária nos animais e no homem. *Cochliomyia macellaria* era aparentemente abundante entre os dípteros califorídeos, embora esta espécie tenha diminuído notadamente em frequência na última década, fenômeno este associado à introdução de moscas varejeiras do gênero *Chrysomya*, originariamente ocorrendo no Velho Mundo. O objetivo deste estudo foi analisar a dinâmica de populações experimentais de *Co. macellaria* aplicando o formalismo teórico desenvolvido por Prout & McChesney (1985), que modela o crescimento populacional dependente da densidade. Este modelo incorpora dois componentes importantes de aptidão, fertilidade e sobrevivência, na dedução da dinâmica populacional. Foram estabelecidas 30 densidades, variando de 100 a 3000 ovos para uma quantidade fixa de meio artificial (100g). Larvas e adultos foram mantidos em sala com fotoperíodo de 12 horas, temperatura de 25° C e umidade relativa de 60%. A dependência da fertilidade e sobrevivência sobre o número de ovos foi descrita por regressões linear, exponencial e hiperbólica. Os parâmetros obtidos por estas regressões foram incorporados à equação de diferenças finitas $n_{t+1} = \frac{1}{2}F(n_t)S(n_t)n_t$. Os resultados obtidos por esta equação para *Co. macellaria* foram comparados aos de *Chrysomya megacephala* e *C. putoria*, bem como discutidas as implicações da dinâmica populacional de espécies de califorídeos nativas e introduzidas.

ABSTRACT

Cochliomyia macellaria (Diptera: Calliphoridae) is an important component species in the community of necrophagous diptera. This blowfly is known to produce myiasis in humans and other animals, and has also been shown to be a mechanical carrier of enteropathogens. *Cochliomyia macellaria* is thought to have been a common species among calliphorid flies, although its numbers have sharply decreased in the last decade, apparently due to the introduction of other blowfly species of the genus *Chrysomya*, previously restricted in distribution to the Old World. The objective of this study was to analyse the dynamics of experimental populations of *Co. macellaria* with a model developed by Prout & McChesney (1985), which describes density-dependent population growth. This model incorporates two important components of fitness, fertility and survival, in a finite difference equation that allows the deduction of the population dynamics. Thirty egg densities, varying from 100 to 3000 eggs, were established on a fixed amount of food (100g). Larvae and adults were kept in constant photoperiod (12L:12D), temperature of 25 °C, and relative humidity of 60%. Linear, exponential, and hiperbolic regressions were fitted to describe the dependence of fertility and survival on egg density. The parameters obtained from the regressions were incorporated into the equation $n_{t+1} = \frac{1}{2}F(n_t)S(n_t)n_t$. The results obtained with the application with this equation for *Co. macellaria* were compared to those for *Chrysomya megacephala* and *C. putoria*. The implications of these findings for the dynamics of native and introduced blowflies are discussed.

ÍNDICE

1. INTRODUÇÃO	1
2. REVISÃO DA LITERATURA	7
3. MATERIAL E MÉTODOS	11
3.1 MANUTENÇÃO DAS COLÔNIAS EM LABORATÓRIO	11
3.2 MODELO MATEMÁTICO	13
3.3 APLICAÇÃO DO MODELO MATEMÁTICO E ANÁLISE ESTATÍSTICA	15
4. RESULTADOS	19
5. DISCUSSÃO	44
6. CONCLUSÕES	52
7. LITERATURA CITADA	53

1. INTRODUÇÃO

As moscas do gênero *Cochliomyia* da família Calliphoridae são nativas do Novo Mundo, sendo representadas por quatro espécies, viz. *Co. minima* (Shannon), *Co. aldrichi* (Del Ponte), *Co. macellaria* (Fabricius) e *Co. hominivorax* (Coquerel). Das quatro espécies, *Co. hominivorax* é a única obrigatoriamente parasita de tecidos vivos, ou seja, causadora de miíase primária (Guimarães *et al.*, 1983; Dear, 1985). *Cochliomyia macellaria* (Fabricius, 1775) possui ampla distribuição geográfica, sendo encontrada desde Quebec no leste do Canadá até a Argentina e Chile, e por toda região das Antilhas e Ilhas Galápagos (James, 1970; Dear, 1985). *Cochliomyia macellaria* foi assinalada no Brasil para os estados do Paraná, cidade de Curitiba (Ferreira, 1978), Bahia e Espírito Santo (Guimarães *et al.*, 1978), São Paulo, cidade de Campinas (Linhares, 1981), Minas Gerais, Belo Horizonte (Madeira *et al.*, 1982), Goiás, Goiânia (Ferreira, 1983) e Rio de Janeiro (D'Almeida & Lopes, 1983).

Cochliomyia macellaria é considerada uma espécie hemissinantrópica, ou seja, adapta-se às condições ambientais modificadas pelo homem, e os adultos são atraídos preferencialmente por iscas de peixes e fígado em estado de decomposição (Ferreira, 1978; Linhares, 1981; D'Almeida & Lopes, 1983). *Cochliomyia macellaria* é ainda considerada um indicador forense, por ser usada como datadora de cadáveres humanos (Greenberg, 1971; Liu & Greenberg, 1985). A importância médica, veterinária e sanitária de *Co. macellaria*, deve-se principalmente ao fato das larvas causarem miíase secundária nos animais ou no homem e, considerando o hábito dos adultos serem comunicativos, pousar em dejetos e matéria orgânica em decomposição,

contribuírem na transmissão e disseminação de patógenos para o alimento humano (James, 1970; Greenberg, 1971, 1973).

Cochliomyia macellaria, como a maioria das espécies de califorídeos da fauna nativa, viz. *Hemilucilia semidiaphana* (Rondani), *Hemilucilia segmentaria* (Fabricius), *Compsomyiops fulvicrura* (Robineau-Desvoidy), *Myolucilia fulvinota* (Walker), *Paralucilia* spp, *Phaenicia eximia* (Wied.), *Phaenicia sericata* (Meigen), *Phaenicia cuprina* (Wied.), utiliza a carcaça como unidade natural para desenvolvimento das formas imaturas, na qual os dípteros necrófagos depositam seus ovos ou larvas. A oviposição é feita próxima dos orifícios naturais e pelagem dos animais, locais com baixa intensidade de luz e umidade (James, 1970). É neste ambiente que as fêmeas copulam e alimentam-se dos líquidos drenados da carcaça, fonte altamente protéica utilizada para desenvolvimento dos oócitos (Kitching, 1981). Desta forma, as larvas de *Co. macellaria*, como as das demais espécies de dípteros necrófagos, desempenham papel importante na decomposição de carcaças.

As várias espécies de dípteros necrófagos não utilizam a carcaça de forma homogênea, mas coexistem, pois aparentemente tendem a explorar de forma diferente os recursos oferecidos pelas carcaças (Denno & Cothran, 1975). Estas espécies mostram um padrão de sucessão, que consiste de uma seqüência de colonização e substituição de espécies em comunidades efêmeras, provocado pelas condições naturais ou por intermédio do homem (Connell & Slatyer, 1977). Durante o processo de sucessão, os artrópodes distribuem-se em diferentes comunidades biocenóticas, viz. necrófagas, saprófagas, dermatófagas e ceratófagas, incluindo também seus predadores e parasitas (Nurteva, 1977).

O padrão de sucessão observado nas comunidades de artrópodes é muito

semelhante na Europa e Austrália para os principais grupos de insetos (Nuorteva, 1977). Ao contrário do que ocorre nas zonas temperadas, onde existem estudos detalhados sobre a estrutura de comunidade de dípteros necrófagos, pouco se conhece da estrutura da comunidade destes dípteros no Brasil, e os estudos existentes, são esporádicos e voltados para determinação do índice de sinantropia. Os dados existentes, ainda que limitados, sugerem, todavia, que *Co. macellaria* seja uma importante componente da fauna nativa de dípteros necrófagos. Segundo Guimarães *et al.* (1978:55), *Co. macellaria* mostrou-se muito abundante em coletas realizadas no sul da Bahia e norte do Espírito Santo em 1971 e 1972. Resultados semelhantes foram obtidos por Ferreira (1983) em estudos de campo conduzidos na cidade de Goiânia, estado de Goiás, em 1975-1976, onde *Co. macellaria* representava 77,13% da população de califorídeos.

Na década passada foram introduzidos no Brasil califorídeos do gênero *Chrysomya*, incluindo *C. albiceps*, *C. megacephala* e *C. putoria* (Guimarães *et al.* (1978), espécies até então restritas em sua distribuição aos trópicos e sub-trópicos do Velho Mundo (Zumpt, 1965). Em 1975 foi detectado em Curitiba, Paraná, um grande número de exemplares de *C. putoria* (Wied.) [(= *C. chloropyga* forma *putoria*] (Imbiriba, *et al.*, 1977). Posteriormente, Guimarães *et al.*, (1978) registraram a presença de *C. putoria*, *C. albiceps* (Wied.) e *C. megacephala* (Fabr.) nas cidades de Campinas, São Paulo e Santos, estado de São Paulo. Entre 1978 e 1979 *C. putoria* foi detectada nos estados da Bahia, Rio Grande do Sul, Mato Grosso do Sul, Pará e Santa Catarina. *Chrysomya putoria*, *C. albiceps* e *C. megacephala*, foram detectadas em União da Vitória, Paraná, em 1979 e *C. putoria* e *C. albiceps* em Itiquira, Mato Grosso do Sul, no mesmo ano. Estas espécies dispersaram-se rapida-

mente após a sua introdução (Guimarães *et al.*, 1979). Das três espécies de *Chrysomya*, *C. putoria* foi a espécie que alcançou o maior índice de dispersão, cerca de 5000km em 5 anos. *Chrysomya megacephala*, que aparentemente invadiu o território brasileiro juntamente com *C. putoria* e *C. albiceps* pelo estado de São Paulo, dispersou cerca de 500km, restringindo-se todavia ao longo da costa brasileira. Atualmente, *C. megacephala* é assinalada a mais de 1000km da costa brasileira (A. P. Prado, IB, UNICAMP, 1992, comunicação pessoal). *Chrysomya albiceps* foi a espécie com menor capacidade de dispersão (Prado & Guimarães, 1982). *Chrysomya megacephala* foi a única espécie a atingir os Estados Unidos da América (Greenberg, 1988).

As espécies de *Chrysomya* introduzidas no Brasil além de terem se dispersado de forma notável (Prado & Guimarães, 1982), tiveram um impacto sobre a comunidade nativa de dípteros necrófagos, aparentemente deslocando espécies como *Co. macellaria* e *Phaenicia eximia* (Guimarães *et al.*, 1979:252; Prado *et al.*, 1982:229; Ferreira, 1983:199; Guimarães, 1984:10; Greenberg e Szyska, 1984:504). Em particular, *Co. macellaria* foi, aparentemente, a espécie que mais sofreu com a introdução das espécies de *Chrysomya*. Entre 1975 e 1976, *Co. macellaria*, representava 77,13% da população de calíforídeos, declinando entretanto esta percentagem drasticamente para 3,88% no período 1978-1979 na cidade de Goiânia, estado de Goiás (Ferreira, 1983). Fenômeno semelhante foi observado em San Ramon, Peru, onde a frequência de *Co. macellaria* decresceu de 89% para 0,2% em apenas oito meses (Greenberg & Szyska, 1984).

O aparente deslocamento de *Co. macellaria* com a introdução das espécies de *Chrysomya* em localidades fisiograficamente distintas como Goiânia, em Goiás (Ferreira, 1983) e San Ramon no Peru (Greenberg e

Szyska, 1984), indica que este fenômeno ocorre independente da área geográfica, e pode estar associado a interações ecológicas de *Co. macellaria* com as espécies invasoras. Diversos autores já atentaram para esta possibilidade (Guimarães *et al.*, 1979; D'Almeida e Lopes, 1983; Ferreira, 1983; Guimarães, 1984), sendo que Guimarães *et al.* (1979:252) explicitamente postularam que "*C. chloropyga* [= *C. putoria*] presumably plays an ecological role roughly similar to that of *Cochliomyia macellaria* (Fab.) and the species are in intensive intraspecific competition".

A introdução de espécies exóticas e o deslocamento de espécies nativas são fenômenos complexos que não resultam de um único fator, e envolvem interações ecológicas ao nível da comunidade (Groves & Burdon, 1986). Todavia, a compreensão de processos ao nível de comunidade requer uma análise dos mecanismos que determinam a dinâmica populacional das espécies na comunidade (Witteman *et al.*, 1990). Em nosso laboratório, foi iniciada uma linha de trabalho com o objetivo de investigar a estrutura de comunidades de dípteros necrófagos, em particular da família Calliphoridae, incluindo espécies nativas e introduzidas. Nossos esforços iniciais dirigiram-se à compreensão da biologia larval e dinâmica populacional das espécies do gênero *Chrysomya* e também de *Co. macellaria*. Os resultados preliminares indicam que, tanto em *C. putoria* quanto em *C. megacephala*, diversas características bionômicas dos adultos incluindo fertilidade e sobrevivência, dependem da densidade larval (Reis *et al.*, 1992; Ribeiro *et al.*, 1992a,b). Nossos estudos demonstraram ainda que estas duas espécies apresentam uma dinâmica não-linear complexa, com ciclo limite de dois pontos (Godoy *et al.*, 1992; Von Zuben *et al.*, 1992).

O presente estudo dá prosseguimento à nossa linha de trabalho, e tem

como objetivo a análise da dinâmica de populações experimentais de *Co. macellaria*. Especificamente é analisada a relação entre a aptidão, estimada pela sobrevivência e fertilidade, e a densidade na fase larval e suas conseqüências para a regulação populacional em *Co. macellaria*. As características qualitativas da dinâmica populacional de *Co. macellaria* são deduzidas a partir do modelo matemático desenvolvido por Prout & McChesney (1985) e comparadas aos resultados obtidos para *C. putoria* e *C. megacephala*.

2. REVISÃO DA LITERATURA

A família Calliphoridae é constituída por duas sub-famílias, Chrysomyinae e Calliphorinae, cujos imaturos podem determinar a formação de miíases nos animais ou no homem (Guimarães *et al.*, 1983). Os danos determinados pelas larvas dos califorídeos nos animais domésticos podem ter sérias conseqüências. A infestação dos animais ocorre praticamente em todos os países, assumindo várias formas de acordo com o animal atacado e conseqüentemente a espécie envolvida (Norris, 1959; Leclercq, 1990). Além destes aspectos, as larvas fazem uso de carcaças e outros tipos de matéria orgânica em decomposição para seu desenvolvimento. Os adultos podem veicular mecanicamente patógenos de matéria orgânica em decomposição para o alimento humano (James, 1970; Greenberg, 1971). Por todos estes motivos, as moscas-varejeiras são consideradas insetos importantes do ponto de vista médico-veterinário e econômico, mas também pela eliminação de grande parte das carcaças disponíveis naturalmente (James, 1970).

A sub-família Chrysomyinae contém o gênero *Cochliomyia* representado por quatro espécies, das quais *Co. hominivorax* (Coquerel, 1858) e *Co. macellaria* (Fabricius, 1775) são espécies nativas do Novo Mundo. Especificamente, *Co. macellaria* possui ampla distribuição, sendo encontrada desde Quebec no leste do Canadá até a Argentina e Chile, e por toda região ocidental das ilhas Galápagos (James, 1970; Dear, 1985). Os primeiros estudos da biologia de *Co. macellaria* foram realizados por Cushing & Patton (1933) e Laake (*et al.*, 1936). Nesta época, era comum confundir *Co. macellaria* com *Co. hominivorax*, a primeira considerada como sendo produtora de miíase secundária, portanto saprófita, e a segunda, obrigatoriamente causadora de

miíase primária (Greenberg, 1971; Guimarães *et al.*, 1983).

A não distinção taxonômica entre *Co. hominivorax* e *Co. macellaria* era prejudicial do ponto de vista médico-veterinário, pois as larvas de *Co. hominivorax* são de hábitos biontófagos, ao passo que *Co. macellaria* é necrófaga, e raramente tende a ser necrobiontófaga (Greenberg, 1971; Leclercq, 1990). A situação taxonômica destas espécies foi solucionada por Laake *et al.* (1936), que demonstraram diferenças morfológicas nos estágios larvais de *Co. hominivorax* e *Co. macellaria*, esclarecendo assim definitivamente as possíveis dúvidas que eventualmente poderiam surgir entre estas espécies.

A maior parte dos estudos com o gênero *Cochliomyia* têm sido realizados com *Co. hominivorax*, sendo que existem relativamente poucos trabalhos feitos com *Co. macellaria*. Denno & Cothran (1975) investigaram as relações de insetos adultos que exploram carcaças como fonte alimentar em benefício próprio, mas também para o desenvolvimento dos seus estágios imaturos, concluindo que *Co. macellaria* tem preferência por carcaças de maior tamanho, e experimentalmente é a última espécie, dentro dos califorídeos, na sucessão a ocupar as carcaças.

O conhecimento sobre a biologia de *Co. macellaria* provém, na sua maioria, de estudos de levantamentos faunísticos e de sinantropia realizados por Ferreira (1978; 1983), Linhares (1981), D'Almeida & Lopes (1983), D'Almeida *et al.* (1991) e Mendes (1991).

Estudos de distribuição sazonal e altitudinal de espécies de califorídeos de importância médica bem como preferência por iscas, abundância sazonal, sinantropia e endofilia com descrição dos imaturos e suas taxas de desenvolvimento, foram realizados no Peru, destacando que *Co. macellaria* é mais

fortemente atraída por peixe, fígado e fruta, estes dois últimos com menos intensidade, que fezes humanas. Em San Ramon a 1000m de altitude, *Co. macellaria* apresenta pico de atividade entre 11:00 e 14:00 horas, declinando à medida que a luz do sol diminui. A 200m de altitude, *Co. macellaria* tem seu pico de atividade alterado para as 14:00 horas, não sendo mais observada após as 15:30 horas (Greenberg & Szyska, 1984; Baumgartner & Greenberg, 1985).

O crescimento da civilização humana a olhos vistos, e conseqüentemente a proliferação de lixos e restos de matéria orgânica, ampliam sobremaneira a disponibilidade de nichos para insetos sinantrópicos. Juntamente com estes fatores, os insetos prosperam com a intensa domesticação de animais nas zonas urbanas e cidades. Nos supermercados, açougues e feiras livres é muito comum a exposição de alimentos consumidos pelo homem que os insetos partilham por períodos efêmeros, na busca de uma fonte extra de proteínas para maturação dos oócitos (Kitching, 1981). Nessa atividade pela busca de novas fontes de alimento, as espécies de califorídeos em primeiro lugar e os sarcófagídeos em segundo lugar, têm sido usados em estudos de Entomologia Forense, disciplina ainda incipiente em nosso meio, como indicadores na datação do tempo decorrido pós-morte.

Mais recentemente, têm sido abordados alguns aspectos da biologia de *Co. macellaria* no que se refere ao tempo de desenvolvimento dos instares larvais, bem como as características morfológicas dos ovos, larvas e pupas (Greenberg & Szyska, 1984; Liu & Greenberg, 1985). Dentre as várias espécies de califorídeos, *Chrysomya rufifacies* (Macquart), *Calliphora livida* (Hall), *Phaenicia coeruleiviridis* (Macquart), *Lucilia illustris* (Meigen), *Phormia regina* (Meigen), *Calliphora vicina* (Robineau-Desvoidy), *Phaenicia*

sericata (Meigen), *Chrysomya putoria* (Wiedemann), *Calliphora peruviana* (Robineau-Desvoidy), *Phaenicia cuprina* (Wiedemann), *Phaenicia eximia* (Wiedemann), *Phaenicia ibis* (Shannon), e *Cochliomyia macellaria* (Fabricius), têm sido usadas como indicadores forensicos na elucidação da possível data da ocorrência de crimes. É nesse sentido que mais recentemente *Co. macellaria* tem recebido atenção, no que se refere à sua biologia e morfologia larval, destacando-se principalmente o tempo de desenvolvimento da fase de ovo até a fase de adulto, em diferentes regimes de temperaturas. Para esta nova situação, é extremamente importante saber com exatidão os vários tempos de desenvolvimento das larvas submetidas a diferentes regimes de temperatura (Nuorteva, 1977; Liu & Greenberg, 1985; Greenberg, 1985, 1991).

Estudos sobre a biologia de *Co. macellaria* têm sido desenvolvidos, recentemente, na Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, no que se refere a tempo de desenvolvimento larval em diferentes dietas e temperaturas. Além desse aspecto, tem sido testado o potencial reprodutivo das fêmeas submetidas às diferentes dietas e temperaturas (Silva, 1990).

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Manutenção das Colônias de *Co. macellaria* em Laboratório

Os exemplares de *Co. macellaria* utilizados neste estudo foram coletados no *campus* da Universidade Estadual de Campinas, Campinas, São Paulo, com auxílio de puçá e de armadilhas, usando como isca carcaça de peixes, devido à preferência de *C. macellaria* por este tipo de substrato (Ribeiro, 1990; em preparo). Os adultos foram então acondicionados em gaiolas e mantidos em sala com temperatura controlada, e constituíram a geração parental deste estudo.

O efeito da densidade larval sobre a fertilidade e sobrevivência de *Co. macellaria* e suas conseqüências para a dinâmica populacional, foram estudados utilizando os descendentes da geração F_1 , por tratar-se de progênie de uma geração cujo ciclo completo ocorreu em condições de laboratório. Foram utilizadas 30 densidades de ovos, iniciando-se com 100 ovos e concluindo com 3000 ovos para uma quantidade fixa de meio (100g). A manutenção das larvas para obtenção dos dados do experimento, bem como das larvas que foram utilizadas na manutenção das colônias de cujos adultos foram obtidos os descendentes, geração F_2 , foi feita em meio artificial descrito por Leal *et al.* (1982), constituído de 100g de leite em pó, 100g de levedura, 2g de Nipagin, 5g de caseína, 20g de agar e 1000 ml de água destilada.

Para cada densidade foi feita uma replicata. Em todo o experimento foi utilizada a geração F_2 de *Co. macellaria*. Os adultos de Calliphoridae têm como hábito depositar seus ovos agregados por uma substância cimentante, que, aparentemente, impede o dessecamento dos ovos e propicia um maior número de imaturos. Para facilitar a manipulação dos ovos de *Co. macel-*

laria, foi usado Hipossulfito de Sódio a 1%, uma substância que atua sobre o "cimento" permitindo assim que se manipule os ovos para a contagem das densidades desejadas.

O procedimento bem como as etapas seguidas para estudo da geração F_2 de *Co. macellaria* experimentalmente, foram como segue: o substrato para obtenção das desovas da geração F_1 foi carne moída. Por um período de duas horas, a carne moída ficou exposta na gaiola para que houvesse a postura. Após este período, os ovos foram separados e pincelados com Hipossulfito de Sódio a 1% para que a desova desagregasse. Os ovos foram contados com uma replicata para as densidades desejadas e transferidos para uma quantidade fixa de meio (100g), permanecendo aí até o momento em que as larvas iniciavam o abandono do meio para pupariar.

Ao final do desenvolvimento larval, os frascos contendo as pré-pupas foram transferidos para embalagens plásticas maiores, em cujo fundo foi colocada maravalha para que o processo de pupariação ocorresse naturalmente. Após a emergência, a maravalha foi peneirada e contado o número de larvas L_2 e L_3 mortas, pupas e pupários para que se determinasse a taxa de sobrevivência.

Em um período pós-emergência de cinco dias, foi oferecida aos adultos, durante cinco dias consecutivos, uma dieta rica em proteínas (fígado bovino) como fonte suplementar para que se completasse a oogênese. Os dípteros anautógenos necessitam dessa fonte suplementar de proteínas, pois os corpos gordurosos incorporados durante a fase de larva, não são suficientes para completar o ciclo gonotrófico (Avancini & Prado, 1986; Linhares, 1988). Normalmente, estes adultos eram mantidos com uma dieta composta basicamente de açúcar, leite em pó e água. Uma amostra de trinta fêmeas

escolhida aleatoriamente, foi dissecada em solução fisiológica e os ovos contados, determinando-se assim a fertilidade dos adultos. Adultos e larvas foram mantidos em sala com fotoperíodo de 12 horas, temperatura de 25° C e umidade relativa de 60%.

3.2 Modelo Matemático

No modelo matemático de Prout & McChesney (1985; ver também Prout, 1980, 1984), a fertilidade (F) e a sobrevivência (S), dois componentes do ciclo biológico dependentes da densidade, ou seja, do número de imaturos (ovos ou larvas), são empregados para deduzir a dinâmica de populações mantidas em regime de gerações discretas. A equação que modela a dinâmica populacional tem a seguinte forma,

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

onde a fertilidade $F(n_t)$ e a sobrevivência $S(n_t)$ são funções decrescentes do número de imaturos (n_t) na geração t . O fator de $1/2$ indica que a metade dos sobreviventes são fêmeas. A dependência da fertilidade e sobrevivência sobre o número de ovos (ou larvas) pode ser estimada por funções analíticas tais como as funções linear, exponencial e hiperbólica (Luenberg, 1979; Edelstein-Keshet, 1988).

A equação (1) é uma equação de diferenças finitas não-linear de primeira ordem, pois envolve o produto de duas funções do número de imaturos (n) em dois tempos subseqüentes, t e $t + 1$ (Edelstein-Keshet, 1988). As propriedades da equação (1) podem ser deduzidas por linearização em torno do ponto de equilíbrio (May, 1975; Luenberger, 1979; Edelstein-Keshet, 1988; Murray, 1989). Em equilíbrio, $n_{t+1} = n_t = n^*$ e, assumindo que, dada a equação (1) já tenhamos determinado a solução constante (n^*), analisa-se a estabilidade

do equilíbrio pela linearização em torno do ponto de equilíbrio n^* . Seja ξ_t uma pequena quantidade denominada perturbação no estado de equilíbrio n^* , temos então,

$$n_t = n^* + \xi_t,$$

donde segue-se que,

$$n_{t+1} = f(n^* + \xi_t)$$

Expandindo a função $f(n^* + \xi_t)$ em uma série de Taylor temos que:

$$f(n^* + \xi_t) = f(n^*) + \left. \frac{df}{dn_t} \right|_{n_t=n^*} \xi_t + O(\xi_t^2)$$

mas lembrando que $\xi_{t+1} = f(n^* + \xi_t) - n^*$, temos $\xi_{t+1} + n^* = f(n^* + \xi_t)$, donde obtem-se:

$$\begin{aligned} \xi_{t+1} + n^* &= f(n^*) + \left. \frac{df}{dn_t} \right|_{n_t=n^*} \xi_t + O(\xi_t^2) \\ \xi_{t+1} &= f(n^*) - n^* + \left. \frac{df}{dn_t} \right|_{n_t=n^*} \xi_t + O(\xi_t^2) \\ \xi_{t+1} &\approx \left. \frac{df}{dn_t} \right|_{n_t=n^*} \xi_t, \end{aligned} \tag{2}$$

onde

$$\left. \frac{df}{dn_t} \right|_{n_t=n^*} = \lambda.$$

A equação (2) é linear e, portanto, os resultados da análise de equações de diferenças lineares (Edelstein-Keshet, 1988) podem ser utilizados, e sua solução é dada como,

$$\xi_t = \lambda^t \xi_0. \tag{3}$$

O autovalor (λ) que governa a dinâmica da equação (3) é obtido calculando a derivada de f avaliada no ponto de equilíbrio n^* . Assim, n^* será um ponto de equilíbrio estável da equação (3) se

$$\lambda = \left. \frac{df}{dn_t} \right|_{n_t=n^*} < 1 \tag{4}$$

(May, 1975, 1976, 1987; Luenberg, 1979; Edelstein-Keshet, 1988; Murray, 1989).

3.3 Aplicação do Modelo Matemático e Análise Estatística

No modelo de Prout & McChesney (1985) as funções linear, exponencial e hiperbólica são escritas da seguinte forma:

$$\begin{array}{lll} \text{Linear} & S(n) = S^* - sn & F(n) = F^* - fn \\ \text{Exponencial} & S(n) = S^* e^{-sn} & F = F^* e^{-fn} \\ \text{Hiperbólica} & S(n) = S^* (1 + sn)^{-1} & F(n) = F^* (1 + fn)^{-1} \end{array}$$

Estas funções são comumente empregadas em modelos matemáticos por descreverem razoavelmente bem fenômenos biológicos, químicos e físicos e por serem analiticamente convenientes (Hallam, 1986; Edelstein-Keshet, 1988).

A combinação destas três funções dos componentes do ciclo biológico fornece as seguintes expressões:

Sobrevivência x Fertilidade	Símbolo	Função
Linear x linear	$L_s L_f$	$R - \frac{1}{2}(SF + Fs)n + \frac{1}{2}sf n^2$
Exponencial x exponencial	$E_s E_f$	$Re^{-(f+s)n}$
Hiperbólica x hiperbólica	$H_s H_f$	$R(1 + (f + s)n + fsn^2)^{-1}$
Linear x exponencial	$L_s E_f$	$Re^{-fn} - \frac{1}{2}Fne^{-fn}$
Linear x hiperbólica	$L_s H_f$	$(R - \frac{1}{2}Fsn)(1 + fn)^{-1}$
Exponencial x hiperbólica	$E_s H_f$	$R(1 + fn)^{-1}e^{-sn}$
Exponencial x linear	$E_s L_f$	$Re^{-sn} - \frac{1}{2}Sfne^{-sn}$
Hiperbólica x linear	$H_s L_f$	$(R - \frac{1}{2}Sfn)(1 + sn)^{-1}$
Hiperbólica x exponencial	$H_s E_f$	$R(1 + sn)^{-1}e^{-fn}$

O número de ovos em equilíbrio (k) é dado por $n_{t+1} = n_t = k$, e esta condição existe para

$$\frac{1}{2}F(k)S(k) = 1. \quad (5)$$

Aplicando as combinações de funções acima à equação (5), obtêm-se as expressões para o número de ovos em equilíbrio como:

$$L_s L_f$$

$$k = \frac{Fs + Sf \pm \sqrt{(Fs + Sf)^2 - 4fs(FS - 2)}}{2fs} \quad (6)$$

$$E_s E_f$$

$$k = \frac{\ln \frac{FS}{2}}{f + s} \quad (7)$$

$$H_s H_f$$

$$k = \frac{(s + f) \pm \sqrt{(s + f)^2 - 4sf(1 - \frac{FS}{2})}}{2fs} \quad (8)$$

$$L_s E_f$$

$$G(k) = \ln(FS - sFk) - fk - \ln 2 = 0 \quad (9)$$

$$L_s H_f$$

$$k = \frac{FS - 2}{2f + Fs} \quad (10)$$

$$E_s H_f$$

$$G(k) = FS e^{-sk} - 2 - 2fk = 0 \quad (11)$$

$$E_s L_f$$

$$G(k) = \ln(FS - kfS) - sk - \ln 2 = 0 \quad (12)$$

$$H_s L_f$$

$$k = \frac{SF - 2}{2s + fS} \quad (13)$$

$$H_s E_f$$

$$k = SF e^{-fk} - 2 - 2sk = 0 \quad (14)$$

Segundo a equação (4), a expressão geral para o autovalor (λ) associado com a equação (1) é dado pela derivada de n_{t+1} com relação a n_t , avaliada em k , que produz as seguintes expressões para as combinações de funções linear, exponencial e hiperbólica:

$$L_s L_f$$

$$\lambda = 1 - \frac{1}{2}kfS(k) - \frac{1}{2}ksF(k) \quad (15)$$

$$E_s E_f$$

$$\lambda = 1 - \frac{1}{2}kFfe^{-fk}S(k) - \frac{1}{2}kSse^{-sk}F(k) \quad (16)$$

$$H_s H_f$$

$$\lambda = 1 - \frac{1}{2}k\frac{Ff}{(1+fk)^2}S(k) - \frac{1}{2}k\frac{Ss}{(1+sk)^2}F(k) \quad (17)$$

$$L_s E_f$$

$$\lambda = 1 - \frac{1}{2}kfFe^{-fk}S(k) - \frac{1}{2}ksF(k) \quad (18)$$

$$L_s H_f$$

$$\lambda = 1 - \frac{1}{2}kfF(1+fk)^{-2}S(k) - \frac{1}{2}ksF(k) \quad (19)$$

$$E_s H_f$$

$$\lambda = 1 - \frac{1}{2}kfF(1+fk)^{-2}S(k) - \frac{1}{2}kF(k)sSe^{-sk} \quad (20)$$

$$H_s L_f$$

$$\lambda = 1 - \frac{1}{2}kfS(k) - \frac{1}{2}kF(k)\frac{Ss}{(1+sk)^2} \quad (21)$$

$$E_s L_f$$

$$\lambda = 1 - \frac{1}{2}kfS(k) - \frac{1}{2}skF(k)Se^{-sk} \quad (22)$$

$$H_s E_f$$

$$\lambda = 1 - \frac{1}{2}kfFe^{-fk}S(k) - \frac{1}{2}kF(k)\frac{Ss}{(1+sk)^2} \quad (23)$$

As funções linear, exponencial e hiperbólica foram ajustadas aos dados de fertilidade e sobrevivência por regressão pelo método dos quadrados mínimos (Wonnacott & Wonnacott, 1981). Nestas funções, F^* e S^* são, respectivamente, a fertilidade e a sobrevivência máximas, e f e s são os parâmetros de sensibilidade, ou seja, os coeficientes de regressão que estimam

a dependência da fertilidade e da sobrevivência sobre a densidade dos estágios imaturos (ovos ou larvas). Nos casos exponencial e hiperbólico foi utilizada a forma linearizada destas funções, ou seja, no caso exponencial temos, $\ln S(n) = \ln S - sn$, e no caso hiperbólico temos, $F(n) = (1/k_1)/1 + (k_2/k_1)n$. Expressões semelhantes foram empregadas para as funções exponencial e hiperbólica para os dados de fertilidade. O grau de ajuste de cada uma das regressões, viz. linear, exponencial e hiperbólica aos dados de fertilidade e sobrevivência foi avaliado pelo coeficiente de determinação, R^2 (Wonnacott & Wonnacott, 1981). As regressões foram calculadas com o módulo REG do SAS (SAS Institute, 1988)

4. RESULTADOS

A fertilidade em *Co. macellaria*, estimada pelo número de ovos por fêmea, decresceu com o aumento na densidade dos imaturos (Figura 1). A Tabela 1 ilustra a fertilidade média em todas as densidades estudadas, bem como os valores mínimos e máximos. Nota-se um efeito acentuado da dependência da densidade sobre a média do número de ovos, ou seja, a fertilidade foi dependente do número de imaturos que atingiu a fase adulta, oscilando positivamente ou negativamente em função dos imaturos. A análise de regressão para as três funções, linear, exponencial e hiperbólica, ajustadas aos dados de fertilidade foi significativa ($P < 0,0001$; Tabela 2). Este resultado reflete o efeito da densidade dos imaturos sobre a fertilidade, em uma quantidade constante de substrato alimentar. Os ajustes (R^2) das regressões linear (32,20%) e exponencial (29,51%) têm valores semelhantes, ao passo que a regressão hiperbólica (20,33%) apresentou um ajuste inferior às demais regressões (Tabela 2).

A sobrevivência em *Co. macellaria* foi determinada pela percentagem de adultos que emergiram nas densidades estudadas (Tabela 3). A Figura 2 evidencia um forte efeito das densidades na percentagem de sobreviventes. Inicialmente a densidade de sobreviventes é baixa, atingindo uma média mais elevada entre as densidades 200 e 1200 quando então observa-se o decaimento da sobrevivência. A análise de regressão para as três funções aplicadas à sobrevivência foi significativa ($P < 0,0001$; Tabela 4). Os ajustes (R^2), para sobrevivência foram praticamente semelhantes para as regressões linear (50,73%), exponencial (52,73%) e hiperbólica (48,06%) (Tabela 4).

A recorrência que descreve a variação no número de ovos nas gerações

subseqüentes n_{t+1} e n_t em *Co. macellaria* foi avaliada usando as combinações das funções linear, exponencial e hiperbólica descritas na secção 3.3 do MATERIAL E MÉTODOS. Estas equações podem ser escritas da seguinte forma:

$$n_{t+1} = [R - \frac{1}{2}(SF + Fs)n_t + \frac{1}{2}sf n_t^2]n_t \quad (24)$$

$$n_{t+1} = [Re^{-(f+s)n_t}]n_t \quad (25)$$

$$n_{t+1} = [R(1 + (f + s)n_t + f s n_t^2)^{-1}]n_t \quad (26)$$

$$n_{t+1} = [Re^{-fn_t} - \frac{1}{2}F n_t e^{-fn_t}]n_t \quad (27)$$

$$n_{t+1} = [(R - \frac{1}{2}F s n_t)(1 + f n_t)^{-1}]n_t \quad (28)$$

$$n_{t+1} = [R(1 + f n_t)^{-1}e^{-s n_t}]n_t \quad (29)$$

$$n_{t+1} = [Re^{-s n_t} - \frac{1}{2}S f n_t e^{-s n_t}]n_t \quad (30)$$

$$n_{t+1} = [(R - \frac{1}{2}S f n_t)(1 + s n_t)^{-1}]n_t \quad (31)$$

$$n_{t+1} = [R(1 + s n_t)^{-1}e^{-f n_t}]n_t \quad (32)$$

Aplicando os parâmetros de fertilidade (F^*) e sobrevivência (S^*) máximas e os coeficientes de regressão que descrevem a dependência da fertilidade (f) e sobrevivência (s), obtidos nas análises de regressão (Tabelas 3 e 4), sobre a densidade dos imaturos (n) às equações (24) a (32), obtem-se as seguintes expressões:

$$n_{t+1} = \frac{1}{2}[13,552.0,614(0,614.2,414.10^{-3} + 13,552.1,32.10^{-4})n_t + 1,32.10^{-4}.2,414.10^{-3}n_t^2]n_t \quad (33)$$

$$n_{t+1} = \frac{1}{2}.14,554.0,781[1 + (3,40.10^{-5} + 1,03.10^{-3})n_t + 3,40.10^{-5}.1,03.10^{-3}n_t^2]n_t \quad (34)$$

$$n_{t+1} = \frac{1}{2}[14,554.0,649(1 + 3,40.10^{-5}n_t)^{-1} \exp - 3,48.10^{-4}]n_t \quad (35)$$

$$n_{t+1} = \frac{1}{2}[13,703.0,614\exp(2,66.10^{-4})n_t(1,32.10^{-4}.13,703)n_t \exp - (2,66.10^{-4})n_t]n_t \quad (36)$$

$$n_{t+1} = \frac{1}{2}[13,703.0,649\exp - (2,66.10^{-4} + 3,48.10^{-4})n_t]n_t \quad (37)$$

$$n_{t+1} = \frac{1}{2}[(14,554.0,614 - 14,554.1,32.10^{-4})n_t (1 + 3,40.10^{-5})n_t]^{-1}n_t \quad (38)$$

$$n_{t+1} = \frac{1}{2}[13,552.0,614\exp(3,48.10^{-4})n_t - 0,649.2,44.10^{-3} \exp - (3,48.10^{-4})n_t]n_t \quad (39)$$

$$n_{t+1} = \frac{1}{2}[(13,552.0,781 - 0,781.2,41.10^{-3})^{-1}n_t (1 + 1,03.10^{-3})n_t]n_t \quad (40)$$

$$n_{t+1} = \frac{1}{2}[13.703.0,781(1 + 1,03.10^{-3})^{-1}\exp - (2,66.10^{-4})n_t]n_t \quad (41)$$

As equações (33) a (41) descrevem a recorrência do número de ovos na geração n_{t+1} em função do número de ovos na geração n_t . O número de adultos (N_t) produzido nas diferentes densidades de ovos (n_t) foi obtido pela equação

$$N_t = S(n_t)n_t \quad (42)$$

(Prout & McChesney, 1985). As Figuras de 3 a 5 ilustram as trajetórias do número de ovos (n) nas gerações subseqüentes n_{t+1} e n_t , e o número de adultos (N) nas diferentes densidades avaliadas. A recorrência para o número de

ovos, atinge um ponto máximo, decaindo nas gerações subseqüentes (Figuras 3 - 5). Todavia, as combinações $L_s H_f$ (Figura 3C) e $H_s H_f$ (Figura 5C) ilustram comportamento diferente daqueles apresentados pelas demais combinações. Na combinação $L_s H_f$ após atingir o ponto máximo, o decaimento é abrupto. Já na combinação $H_s H_f$, a curva do número de ovos aumenta aproximadamente até a densidade 5000, permanecendo então constante a partir desta densidade.

As trajetórias para o número de adultos (N) calculadas com a expressão (42) para as diferentes funções empregadas, também passam por um ponto máximo e decaem, de um modo geral, suavemente nas combinações $L_s L_f, L_s E_f, L_s H_f, E_s L_f, E_s H_f$ e $H_s L_f$ (Figuras 3 - 5). As combinações $H_s H_f$ (Figura 5C) e $H_s E_f$ (Figura 5B) não apresentam um máximo nas densidades avaliadas.

O número de ovos em equilíbrio (k) é determinado graficamente pelo bissetor de 45° que intercepta o mapa da equação de recursão (Figuras 3 a 5). Esse ponto indica que o número de ovos na geração n_{t+1} é igual a geração n_t . O ponto de equilíbrio foi calculado analiticamente com as equações (6) a (14) descritas na secção 3.3 do MATERIAL E MÉTODOS. O número de ovos em equilíbrio (k), calculado a partir destas equações está representado na Tabela 5. Das nove combinações avaliadas, $H_s H_f, E_s H_f$ e $L_s H_f$ predizem um número de ovos em equilíbrio k além das densidades analisadas neste estudo. As combinações $L_s E_f, E_s E_f, E_s L_f, H_s L_f$ e $H_s E_f$ predizem número de ovos em equilíbrio (k) dentro da amplitude de densidades estudadas.

A dinâmica de equilíbrio das populações experimentais de *Co. macellaria* foi analisada pelo autovalor (λ) calculado pelas expressões (15) a (23), para as diferentes combinações de funções (Tabela 5). Os autovalores variam

de - 2,102 na combinação $L_s H_f$ à 0,082 na combinação $H_s H_f$. O autovalor calculado para as combinações $L_s E_f$, $E_s E_f$, $E_s L_f$, $E_s H_f$, $H_s H_f$, $H_s H_f$ e $H_s H_f$ é menor que 1, e indica que as populações de *Co. macellaria* possuem equilíbrio estável de um ponto. Em todas estas funções, exceto na $H_s H_f$, o autovalor é negativo e, portanto, o retorno ao equilíbrio é oscilatório. A função $H_s H_f$ tem autovalor positivo e prediz retorno assintótico ao equilíbrio. As combinações das funções $L_s L_f$ e $L_s H_f$ produziram autovalores maiores que 1 (Tabela 5) e, portanto, indicam que o equilíbrio não é de apenas um ponto. Autovalores maiores que 1 indicam que o comportamento dinâmico da população pode incluir ciclos limite de 2 ou mais pontos ou mesmo caos.

O comportamento dinâmico das populações de *Co. macellaria* foi examinado graficamente para o número de ovos (n) pelas equações (33) a (41), e para o número de adultos (N) pela equação (42). No caso da recorrência para o número de ovos, a densidade inicial (n_t) foi de 100 ovos, e no caso da recorrência para o número de adultos os valores de n_t utilizados foram os obtidos pela equação de recorrência para o número de ovos nas respectivas gerações. Confirmando os resultados analíticos obtidos com o cálculo dos autovalores, as Figuras 6 - 11 mostram que após qualquer perturbação as populações de *Co. macellaria* retornam de forma oscilatória ao equilíbrio de 1 ponto nas combinações de funções $L_s E_f$, $E_s E_f$, $E_s L_f$, $E_s H_f$, $H_s L_f$ e $H_s E_f$. Como predito pelo autovalor calculado para a combinação $H_s H_f$, o retorno ao equilíbrio de 1 ponto é assintótico (Figura 12). A projeção do número de ovos e adultos de *Co. macellaria* para combinação $L_s L_f$ cujo autovalor é igual a - 1,099 (Tabela 5), mostra um ciclo limite de dois pontos (Figura 13), com valores mínimo e máximo de ovos de 400 e 3067, respectivamente (Tabela 5). O gráfico da combinação $L_s H_f$ (Figura 14) cujo autovalor é igual

a - 2,102 mostra que esta função prediz tamanhos populacionais negativos. Os valores calculados foram $n = - 244$ para o número de ovos na 14^a geração $N = - 390$ para o número de adultos na 13^a geração.

TABELA 1

Estatísticas descritivas para o número de ovos incluindo tamanho das amostras (N), médias ($\bar{X}$), desvios padrão ($\pm DP$) e valores mínimos (MIN) e máximos (MAX) para a fertilidade de *Cochliomyia macellaria* em diferentes densidades.

Densidade	N	$\bar{X} \pm DP$	MIN	MAX
100	41	164,29 $\pm$ 33,92	103	254
200	53	157,32 $\pm$ 30,72	89	220
300	60	150,23 $\pm$ 32,19	73	218
400	52	154,42 $\pm$ 29,28	96	245
500	60	147,68 $\pm$ 28,97	87	209
600	60	165,00 $\pm$ 36,13	31	229
700	60	162,63 $\pm$ 39,63	86	236
800	60	117,91 $\pm$ 32,79	67	207
900	60	140,96 $\pm$ 36,89	69	223
1000	60	120,06 $\pm$ 31,57	68	200
1100	60	130,63 $\pm$ 29,61	81	214
1200	60	121,40 $\pm$ 37,40	48	193
1300	60	120,13 $\pm$ 38,52	37	190
1400	60	137,65 $\pm$ 42,22	50	247
1500	60	116,75 $\pm$ 43,26	47	198
1600	60	139,36 $\pm$ 47,37	33	219
1700	60	94,63 $\pm$ 29,63	24	177
1800	60	87,78 $\pm$ 32,85	29	178
1900	60	111,46 $\pm$ 34,18	20	201
2000	60	57,46 $\pm$ 21,65	18	123
2100	60	108,13 $\pm$ 27,22	56	158
2200	60	87,93 $\pm$ 28,34	27	151
2300	60	102,96 $\pm$ 30,51	44	162
2400	60	115,15 $\pm$ 36,39	47	180
2500	60	89,83 $\pm$ 19,68	50	164
2600	60	104,25 $\pm$ 24,40	61	169
2700	60	95,63 $\pm$ 26,88	30	156
2800	60	92,01 $\pm$ 31,92	41	149
2900	60	69,06 $\pm$ 22,19	27	111
3000	60	71,45 $\pm$ 25,20	17	128

TABELA 2

Resultados do ajuste das regressões linear, exponencial e hiperbólica aos dados de fertilidade de *Cochliomyia macellaria*

	Linear	Exponencial	Hiperbólica
F^*	13,65 ($\pm 1,5 \times 10^{-1}$)	13,70 ($\pm 2,42 \times 10^{-1}$)	14,65 ($\pm 6,34 \times 10^{-1}$)
f	$2,41 \times 10^{-3}$ ($\pm 8,33 \times 10^{-5}$)	$2,66 \times 10^{-4}$ ($\pm 9,78 \times 10^{-6}$)	$3,40 \times 10^{-5}$ ($\pm 1,6 \times 10^{-6}$)
Valor de t	28,97*	27,19*	21,24*
R^2	32,20	29,51	20,33
ANOVA	839*	739*	451*

* $P < 0,0001$

F^* = Fertilidade máxima

f = Parâmetro de sensibilidade

TABELA 3

Estatísticas descritivas para a percentagem de sobrevivência incluindo tamanho das amostras (N), médias ($\bar{X}$), desvios padrão ($\pm DP$) e valores mínimos (MIN) e máximos (MAX) para a sobrevivência de *Cochliomyia macellaria* em diferentes densidades.

Densidade	N	$\bar{X} \pm DP$	MIN	MAX
100	2	44,00 $\pm$ 9,89	37,00	51,00
200	2	62,75 $\pm$ 4,59	59,50	66,00
300	2	65,00 $\pm$ 4,24	62,00	68,00
400	2	55,25 $\pm$ 8,83	49,00	61,50
500	2	45,90 $\pm$ 15,69	34,80	57,00
600	2	40,30 $\pm$ 0,00	40,30	40,30
700	2	46,48 $\pm$ 18,50	33,40	59,57
800	2	61,06 $\pm$ 7,69	55,62	66,50
900	2	58,15 $\pm$ 7,14	53,10	63,20
1000	2	54,90 $\pm$ 24,60	37,50	72,30
1100	2	68,00 $\pm$ 5,79	63,90	72,10
1200	2	54,50 $\pm$ 2,96	52,41	56,60
1300	2	51,86 $\pm$ 1,49	50,80	52,92
1400	2	33,57 $\pm$ 19,41	19,85	47,30
1500	2	34,28 $\pm$ 7,32	29,10	39,46
1600	2	22,30 $\pm$ 3,53	19,80	24,80
1700	2	50,00 $\pm$ 23,90	33,10	66,90
1800	2	43,90 $\pm$ 3,67	41,30	46,50
1900	2	32,15 $\pm$ 2,75	30,20	34,10
2000	2	33,52 $\pm$ 8,94	27,20	39,85
2100	2	29,38 $\pm$ 5,91	25,20	33,57
2200	2	31,92 $\pm$ 2,99	29,80	34,04
2300	2	33,74 $\pm$ 0,91	33,10	34,39
2400	2	28,08 $\pm$ 0,30	27,87	28,30
2500	2	29,35 $\pm$ 9,68	22,50	36,20
2600	2	32,98 $\pm$ 0,58	32,57	33,40
2700	2	25,68 $\pm$ 6,67	20,96	30,40
2800	2	25,00 $\pm$ 3,53	22,50	27,50
2900	2	21,63 $\pm$ 9,09	15,20	28,06
3000	2	15,18 $\pm$ 1,15	14,36	16,00

TABELA 4

Resultados do ajuste das regressões linear, exponencial e hiperbólica aos dados de sobrevivência em *Cochliomyia macellaria*

	Linear	Exponencial	Hiperbólica
S^*	0,614 ($\pm 2,97 \times 10^{-2}$)	0,649 ($\pm 1,21 \times 10^{-1}$)	0,781 ($\pm 1,86 \times 10^{-1}$)
s	$1,32 \times 10^{-4}$ ($\pm 1,67 \times 10^{-5}$)	$3,48 \times 10^{-4}$ ($\pm 4,25 \times 10^{-5}$)	$1,03 \times 10^{-3}$ ($\pm 1,39 \times 10^{-4}$)
Valor de t	7,86*	8,17*	7,46*
R^2	50,73	52,73	48,06
ANOVA	61,74*	66,81*	55,60*

* $P < 0,0001$

S^* = Sobrevivência máxima

s = Parâmetro de sensibilidade

TABELA 5

Valores dos parâmetros que descreve a dinâmica populacional de *Cochliomyia macellaria* incluindo autovalores (λ), ovos em equilíbrio (k), adultos em equilíbrio (K) e número de pontos de ciclos limite

Função	λ	k	K	Ciclos		
				Nº Pontos	Min	Max
$L_s L_f$	-1,099	2.583	706	2	400	3067
$L_s E_f$	-0,828	2.503	710			
$L_s H_f$	-2,102	3.489	536			
$E_s E_f$	-0,492	2.430	677			
$E_s L_f$	-0,703	2.583	680			
$E_s H_f$	-0,544	4.807	639			
$H_s H_f$	0,082	3.890	605			
$H_s L_f$	-0,323	2.172	523			
$H_s E_f$	-0,221	2.042	512			

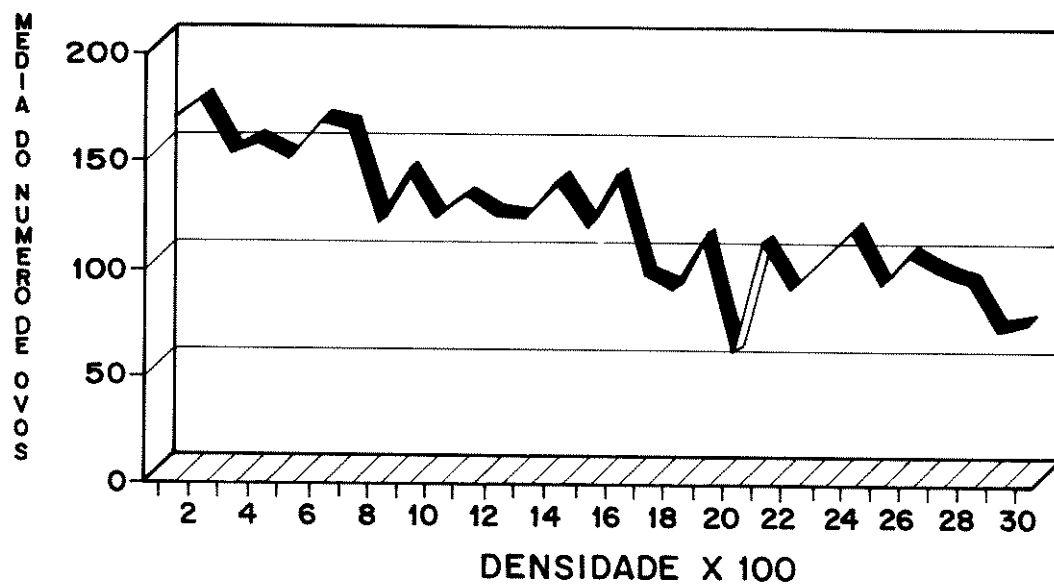


Figura 1. Variação na fertilidade de *Cochliomyia macellaria* em função da densidade larval.

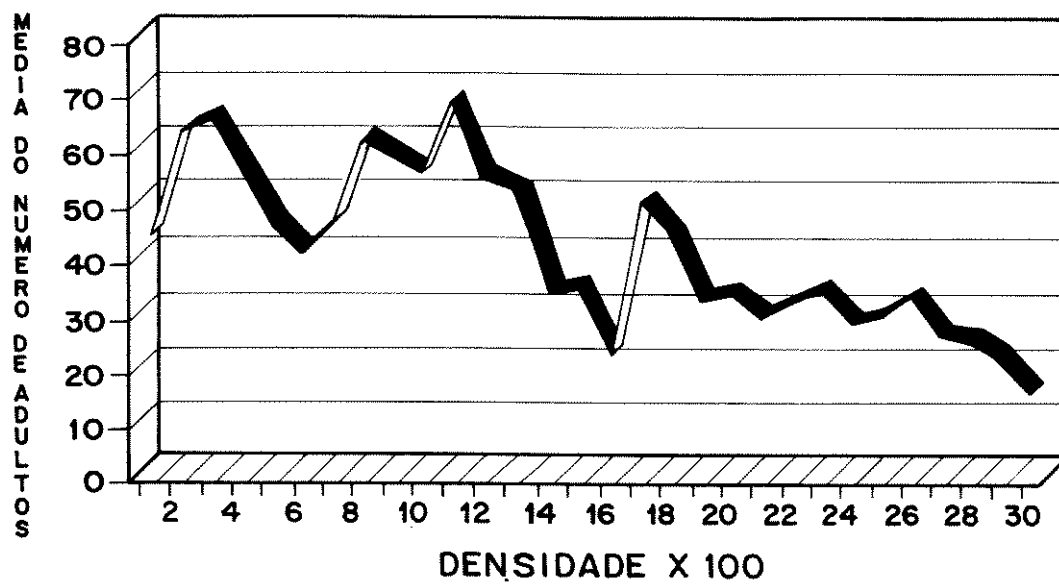


Figura 2. Variação na sobrevivência de *Cochliomyia macellaria* em função da densidade larval.

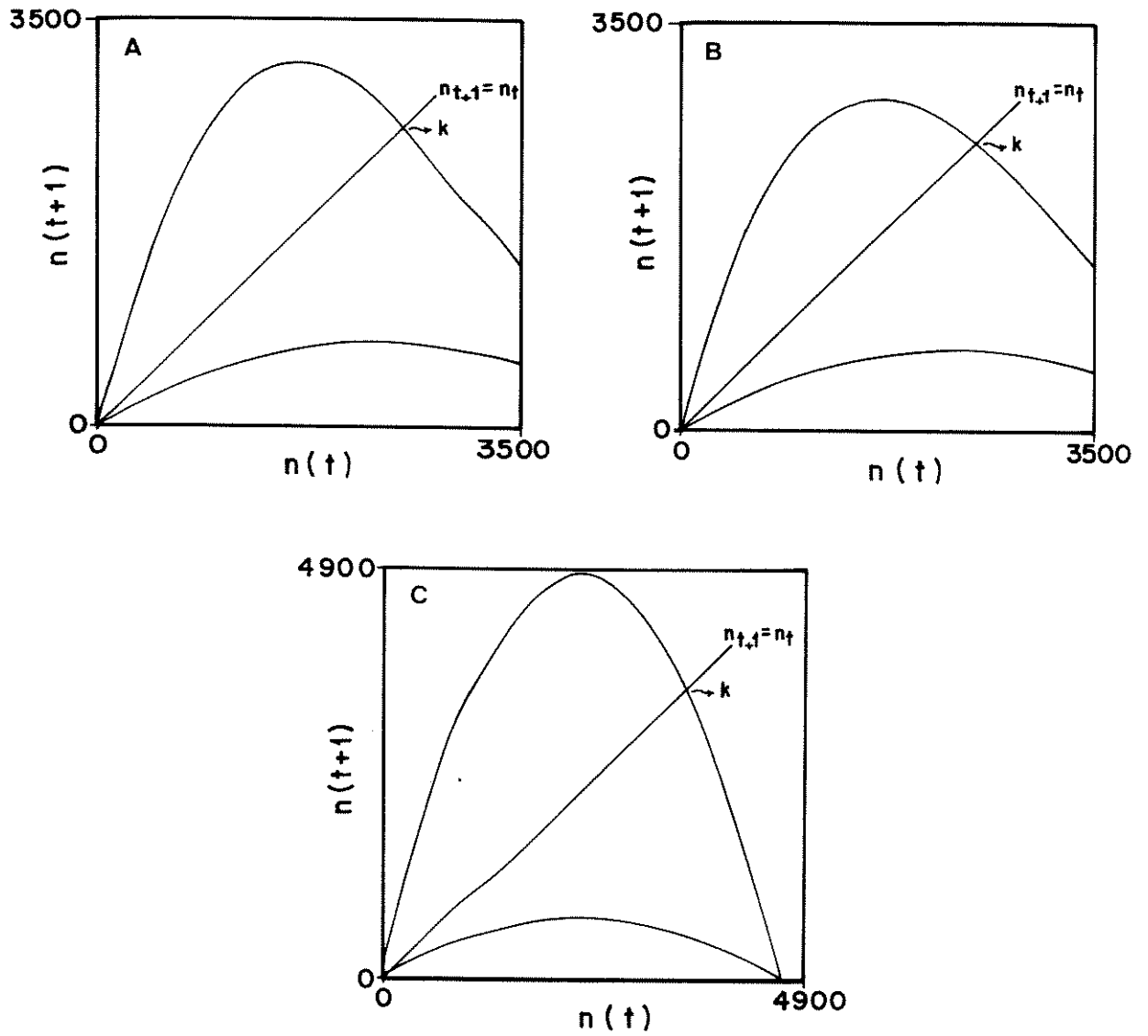


Figura 3. Função de recorrência para o número de ovos (n) (curva superior) e adultos (N) (curva inferior) nas gerações n_t e n_{t+1} para as diferentes combinações de funções. (A) $L_s L_f$, (B) $L_s E_f$ e (C) $L_s H_f$. k é o número de ovos em equilíbrio.

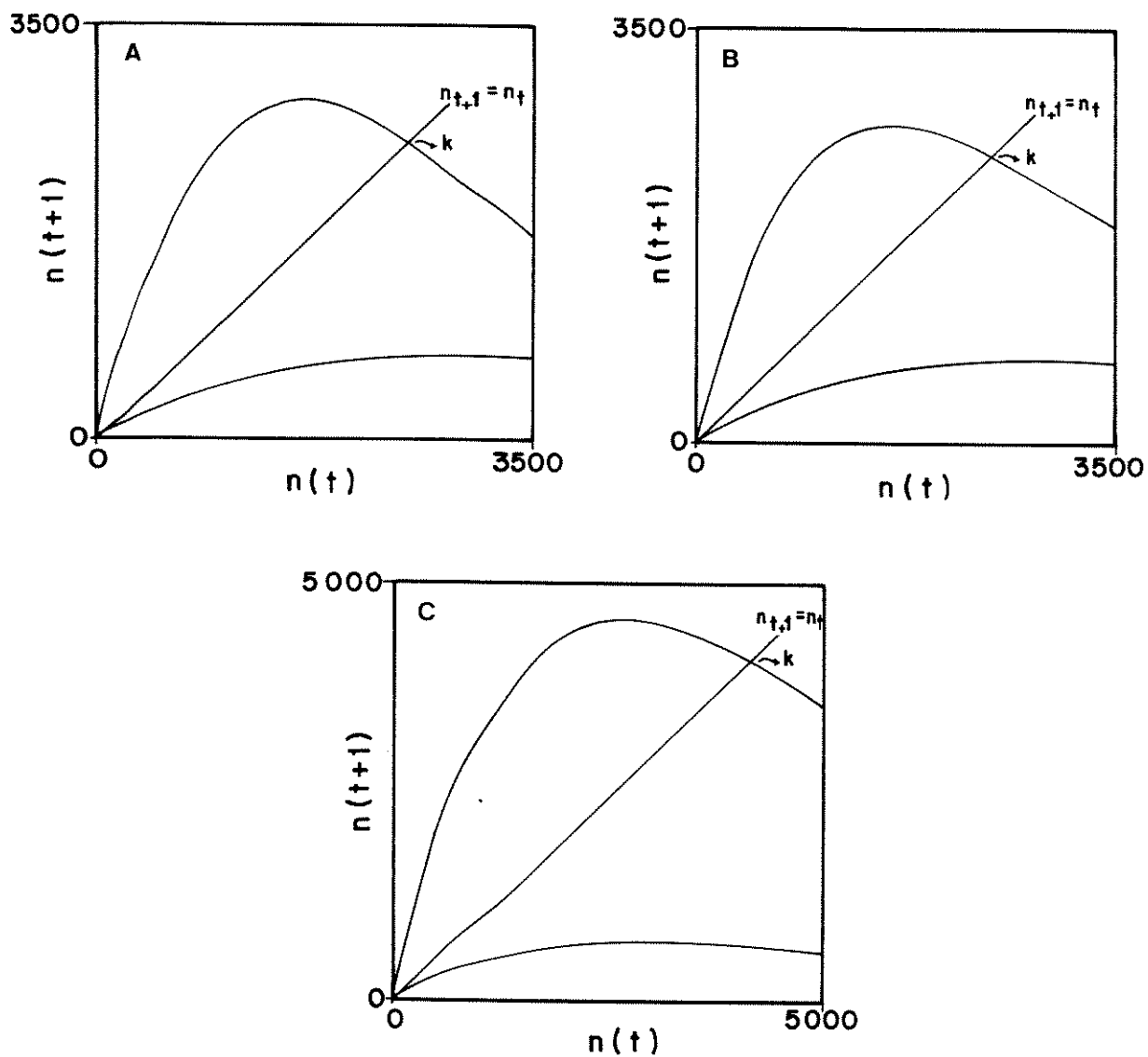


Figura 4. Função de recorrência para o número de ovos (n) (curva superior) e adultos (N) (curva inferior) nas gerações n_t e n_{t+1} para as diferentes combinações de funções. (A) $E_s L_f$, (B) $E_s E_f$ e (C) $E_s H_f$. k é o número de ovos em equilíbrio.

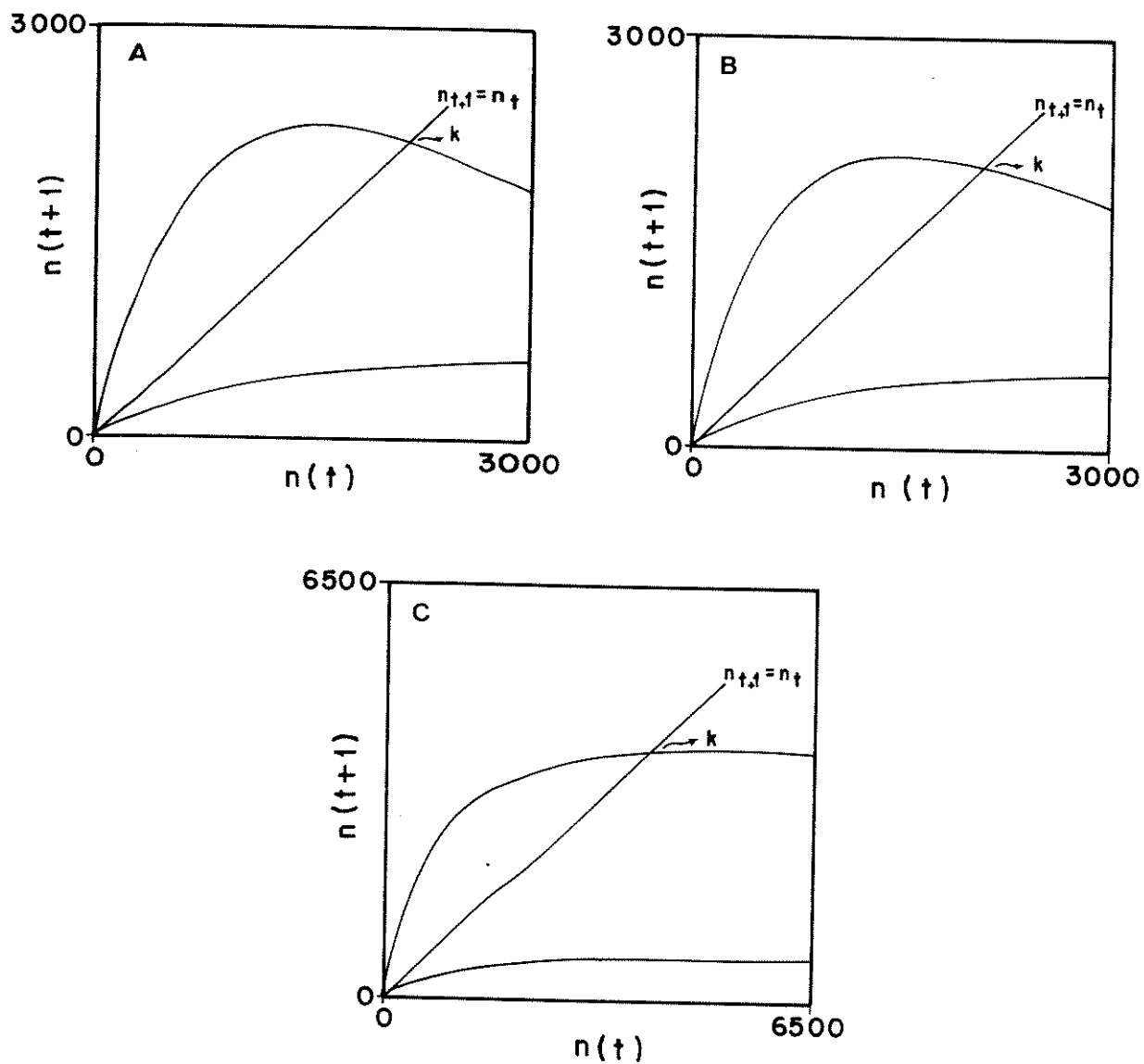


Figura 5. Função de recorrência para o número de ovos (n) (curva superior) e adultos (N) (curva inferior) nas gerações n_t e n_{t+1} para as diferentes combinações de funções. (A) $H_s L_f$, (B) $H_s E_f$ e (C) $H_s H_f$. k é o número de ovos em equilíbrio.

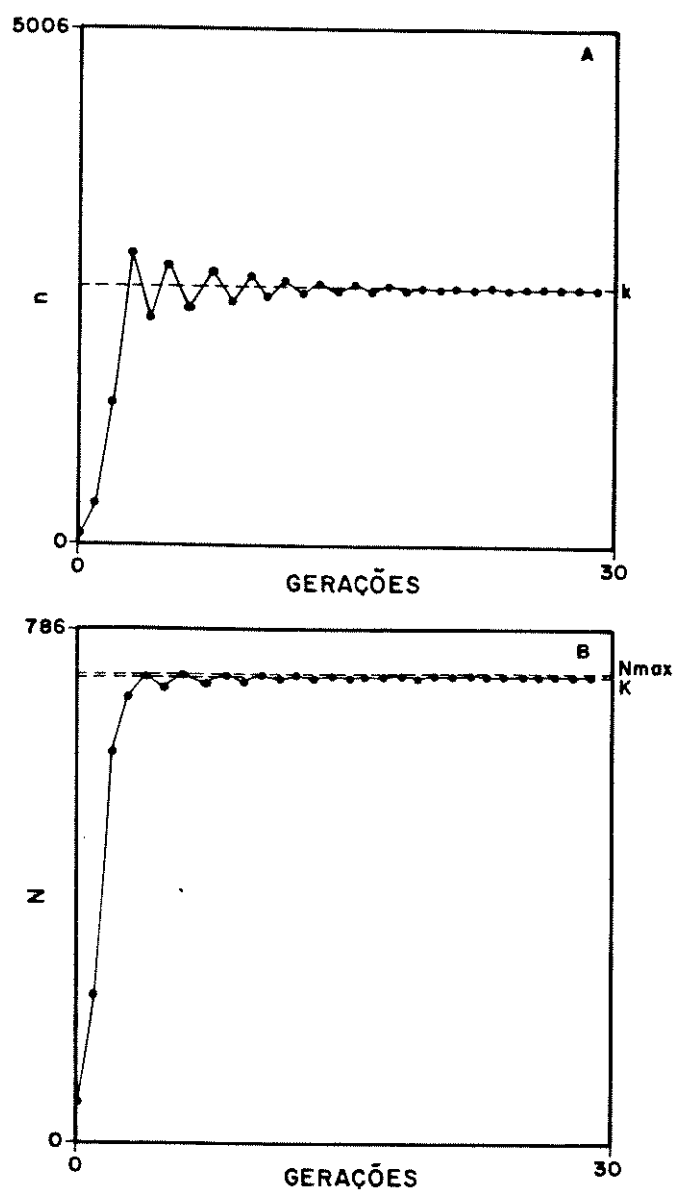


Figura 6. Iteração por 30 gerações da recorrência para o número de ovos (n) (A) e adultos (N) (B) na combinação $L_s E_f$. k e K são, respectivamente, o número de ovos e adultos em equilíbrio. N_{max} é o número máximo de adultos.

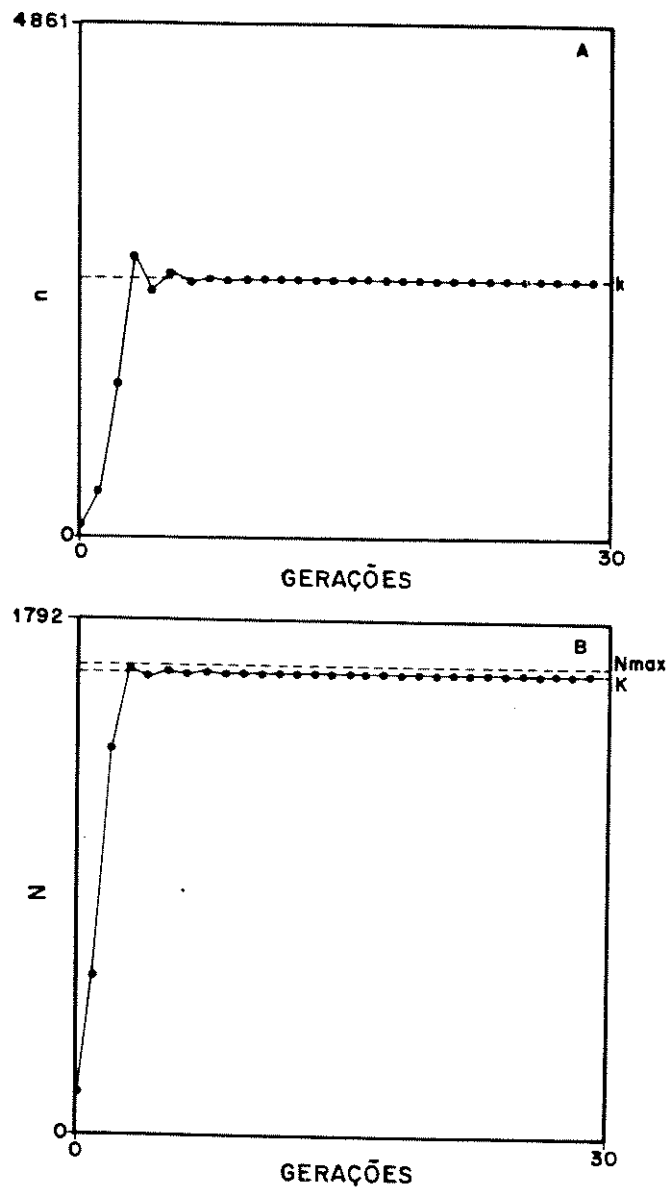


Figura 7. Iteração por 30 gerações da recorrência para o número de ovos (n) (A) e adultos (N) (B) na combinação $E_s E_f$. k e K são, respectivamente, o número de ovos e adultos em equilíbrio. N_{max} é o número máximo de adultos.

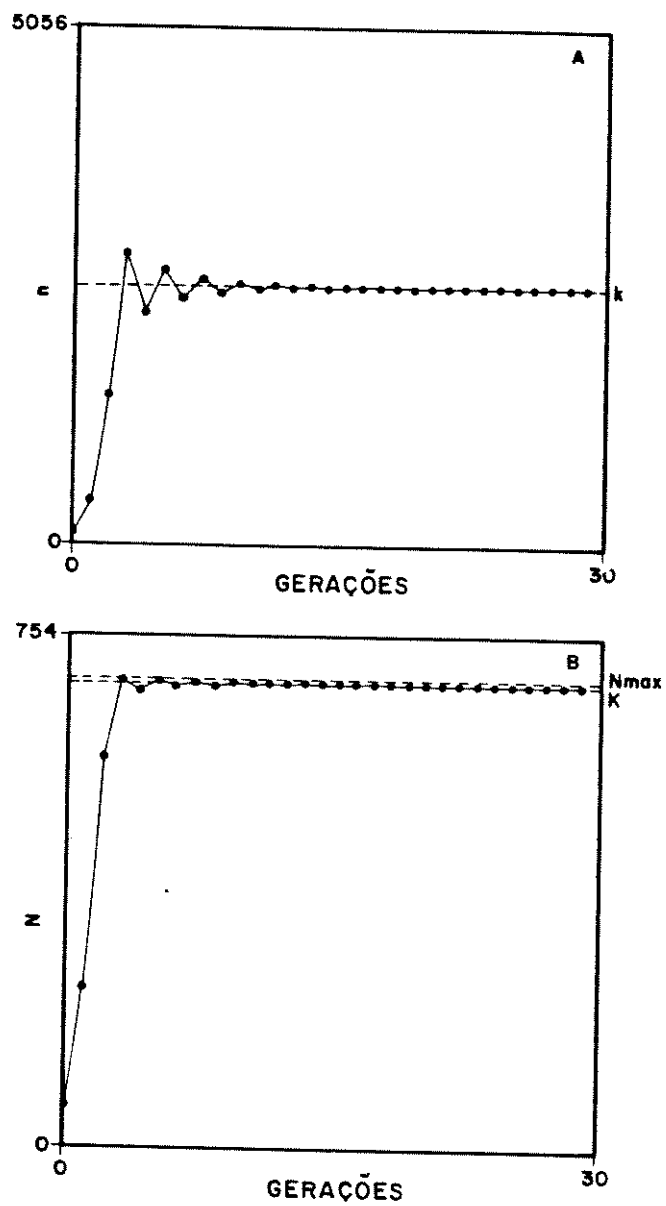


Figura 8. Iteração por 30 gerações da recorrência para o número de ovos (n) (A) e adultos (N) (B) na combinação $E_s L_f$. k e K são, respectivamente, o número de ovos e adultos em equilíbrio. N_{max} é o número máximo de adultos.

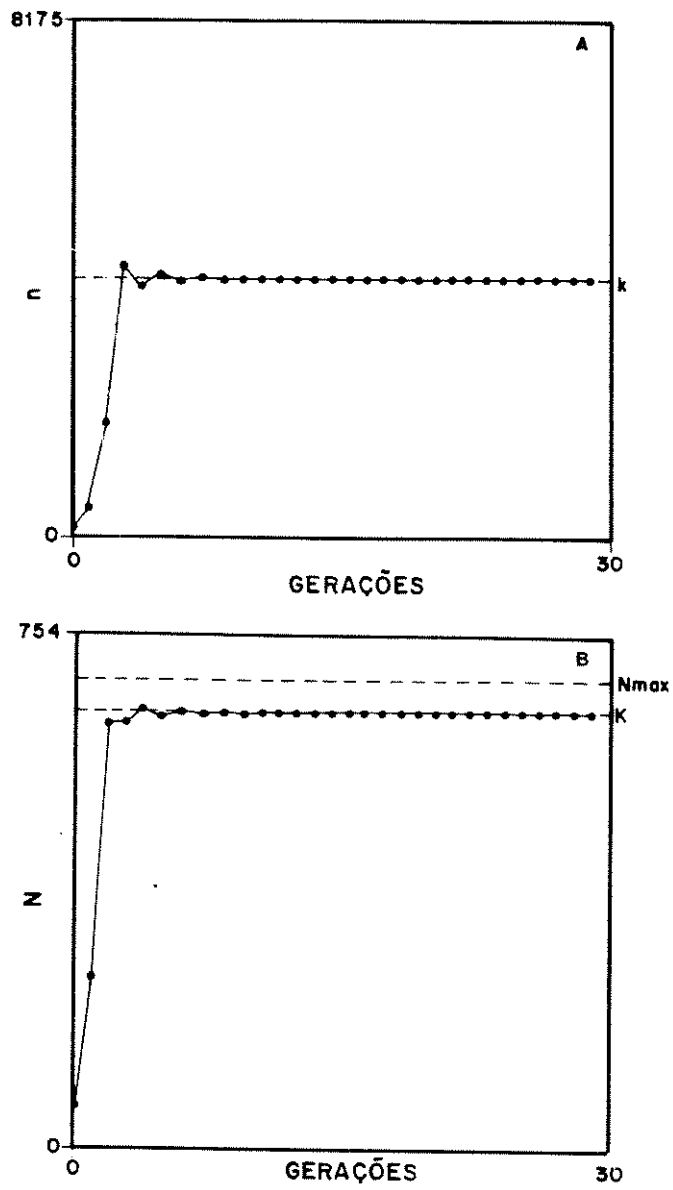


Figura 9. Iteração por 30 gerações da recorrência para o número de ovos (n) (A) e adultos (N) (B) na combinação $E_s H_f$. k e K são, respectivamente, o número de ovos e adultos em equilíbrio. N_{max} é o número máximo de adultos.

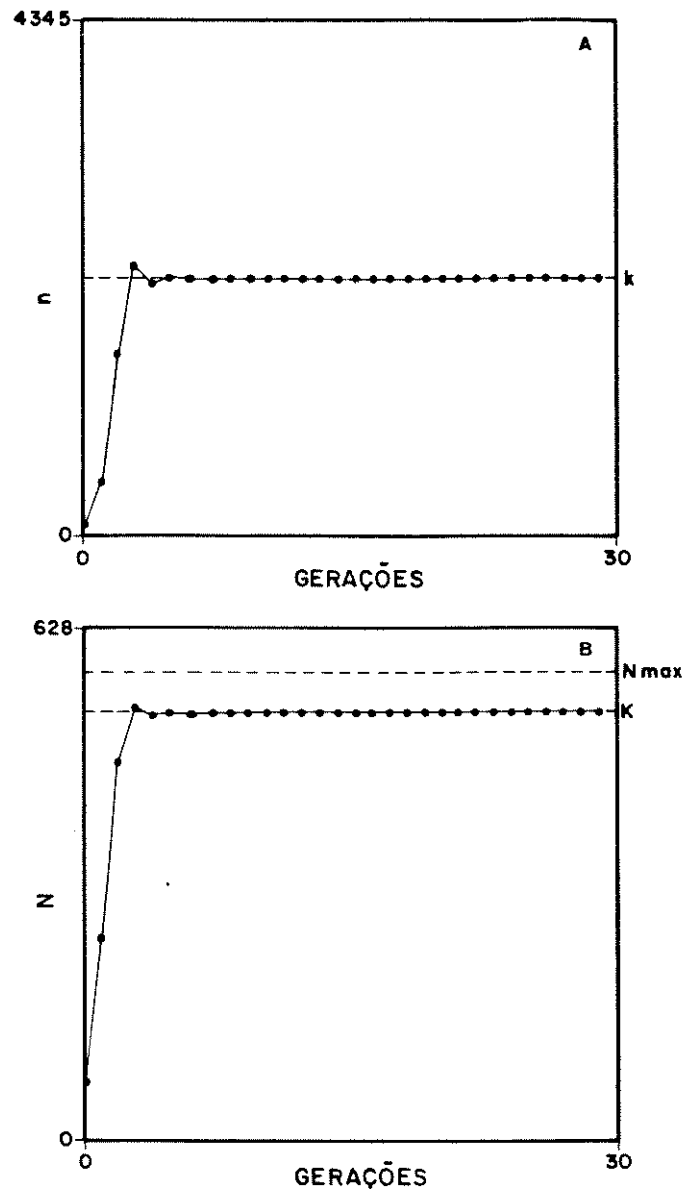


Figura 10. Iteração por 30 gerações da recorrência para o número de ovos (n) (A) e adultos (N) (B) na combinação $H_s L_f$. k e K são, respectivamente, o número de ovos e adultos em equilíbrio. N_{max} é o número máximo de adultos.

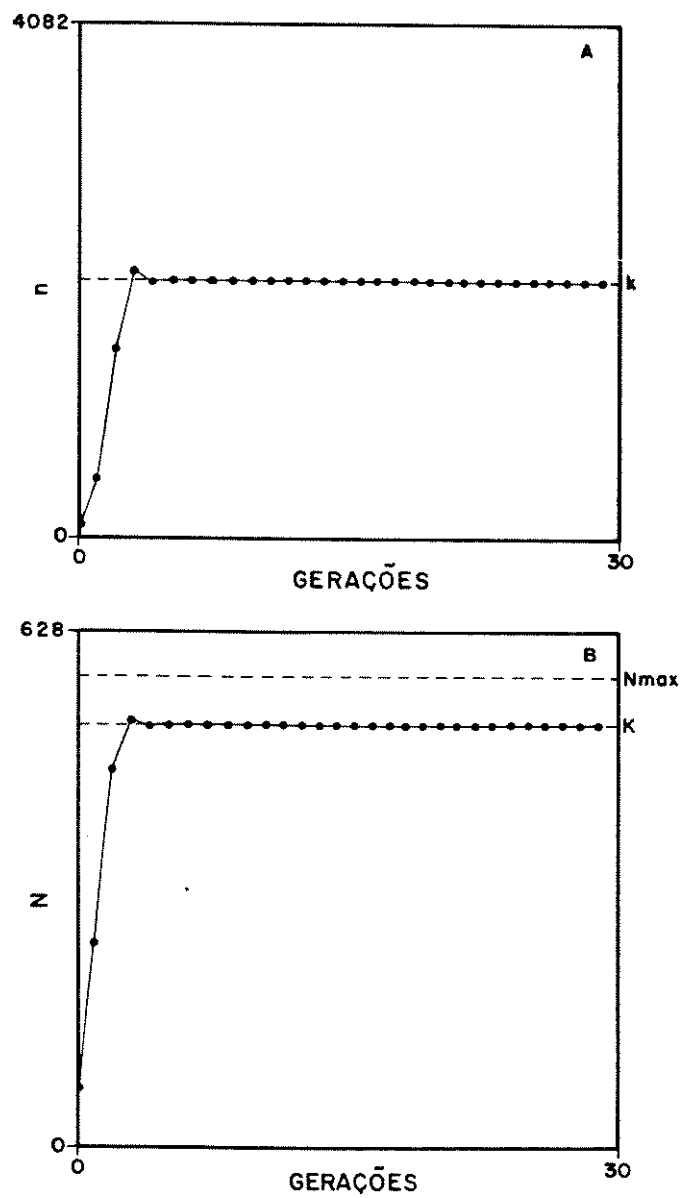


Figura 11. Iteração por 30 gerações da recorrência para o número de ovos (n) (A) e adultos (N) (B) na combinação $H_s E_f$. k e K são, respectivamente, o número de ovos e adultos em equilíbrio. N_{max} é o número máximo de adultos.

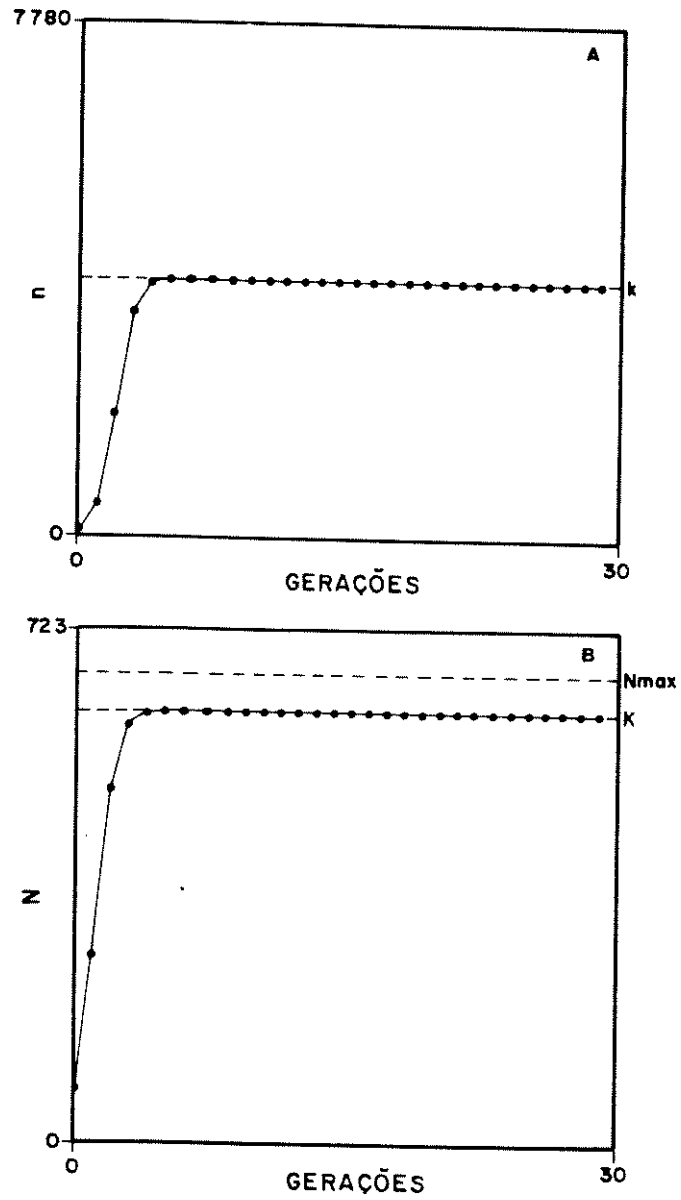


Figura 12. Iteração por 30 gerações da recorrência para o número de ovos (n) (A) e adultos (N) (B) na combinação $H_s H_f$. k e K são, respectivamente, o número de ovos e adultos em equilíbrio. N_{max} é o número máximo de adultos.

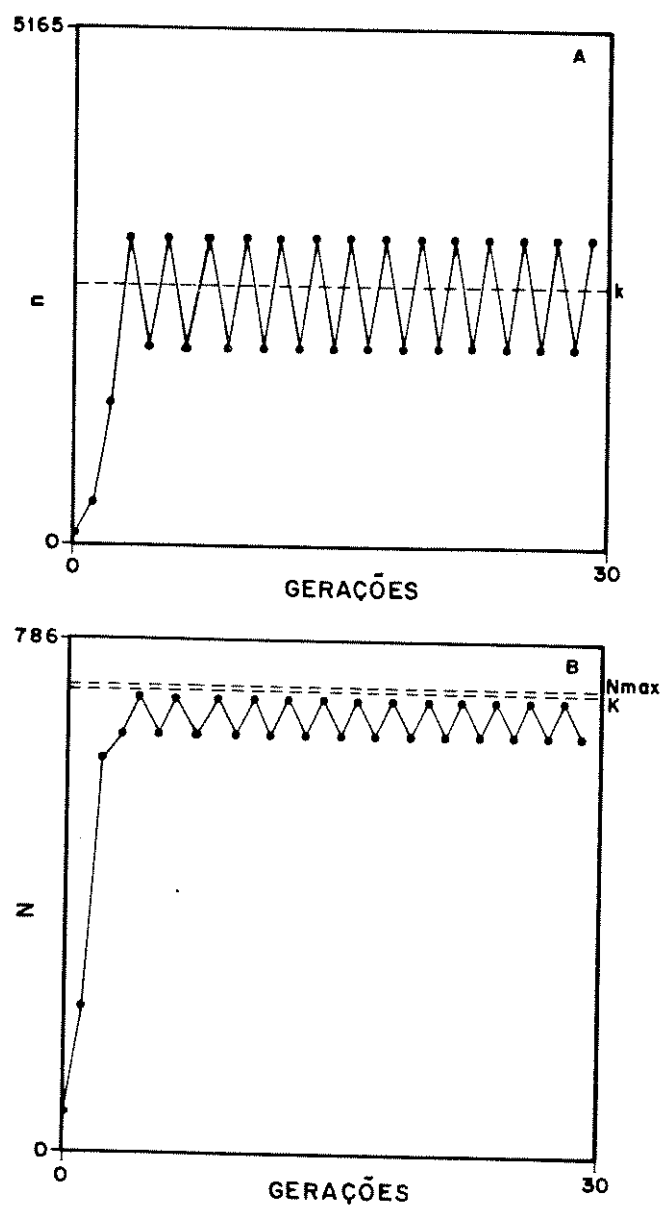


Figura 13. Iteração por 30 gerações da recorrência para o número de ovos (n) (A) e adultos (N) (B) na combinação $L_s L_f$. k e K são, respectivamente, o número de ovos e adultos em equilíbrio. N_{max} é o número máximo de adultos.

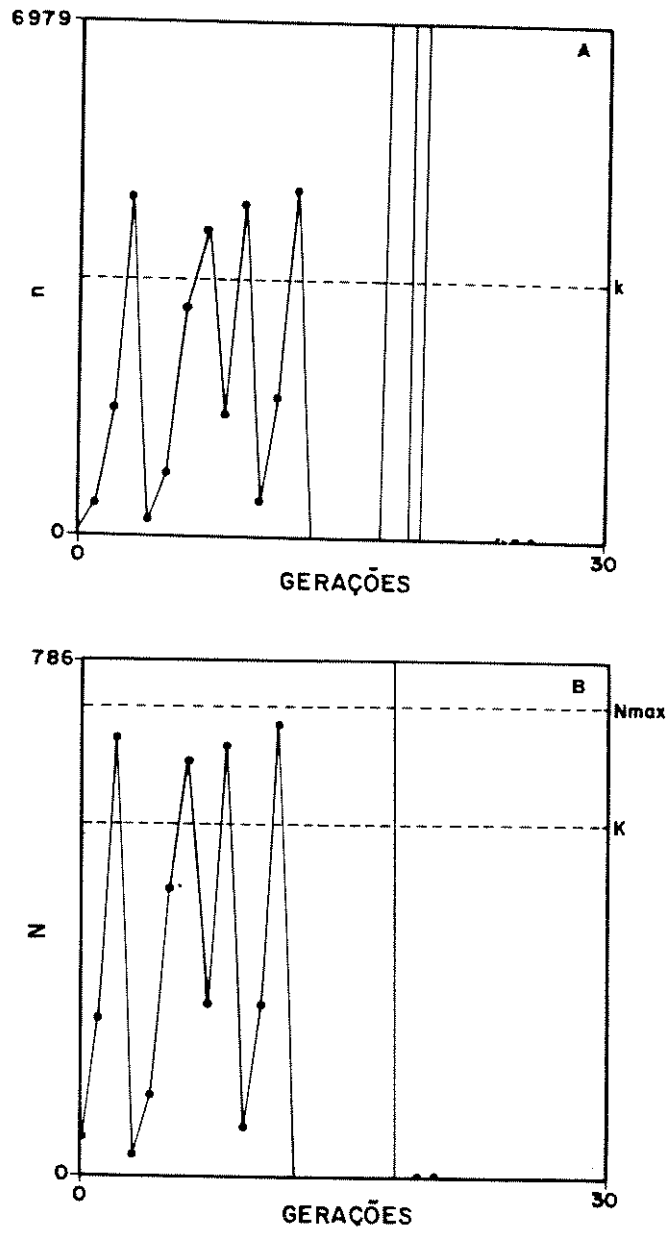


Figura 14. Iteração por 30 gerações da recorrência para o número de ovos (n) (A) e adultos (N) (B) na combinação $L_s H_f$. k e K são, respectivamente, o número de ovos e adultos em equilíbrio. N_{max} é o número máximo de adultos.

5. DISCUSSÃO

As três regressões, linear, exponencial e hiperbólica, empregadas neste estudo demonstraram que a aptidão, estimada pela fertilidade e sobrevivência decresce significativamente com o aumento da densidade larval em *Co. macellaria*. Os ajustes das regressões da fertilidade sobre a densidade larval foram baixos ($\approx 30\%$ para as regressões linear e exponencial e $\approx 20\%$ para a regressão hiperbólica), indicando um alto grau de variabilidade na fertilidade média nas fêmeas ao longo das densidades analisadas. De forma semelhante à fertilidade, a densidade dos ovos exerceu uma forte influência sobre a sobrevivência dos adultos de *Co. macellaria*. As três regressões para a sobrevivência foram estatisticamente significativas e os ajustes, embora mais altos que aqueles obtidos para a fertilidade, foram ainda relativamente baixos ($\approx 60\%$ para as três funções). O baixo ajuste observado não implica que as regressões não descrevem adequadamente o decréscimo da fertilidade e sobrevivência com o aumento da densidade larval, uma vez que os resíduos não apresentaram qualquer tendência de variação (Neter & Wasserman, 1976; G. Stangenhuis, IMECC - UNICAMP, 1992, comunicação pessoal). Este resultado, na verdade, não é inesperado, especialmente para a fertilidade, uma vez que medidas diretas de fertilidade como a empregada neste estudo, apresentam geralmente alta variabilidade (Prout & McChesney, 1985).

O decréscimo na fertilidade e sobrevivência com aumento da densidade larval foi observado em outros dípteros califorídeos como, por exemplo, *He-*

mipyrellia ligurriens (So & Dudgeon, 1989), *C. putoria* e *C. megacephala* (Reis et al., 1992; Ribeiro et al., 1992a,b), e deve-se provavelmente à competição larval por recursos alimentares limitados e que tem sido documentada em diversos estudos (Mackerras, 1933; Ulyett, 1950; Kneidel, 1985; So & Dudgeon, 1989). Todavia, embora estes resultados demonstrem que processos dependentes da densidade no estágio larval sejam potencialmente importantes na regulação populacional de dípteros necrófagos, a dependência da densidade larval não foi ainda formalmente incorporada em estudos de dinâmica populacional de califorídeos, exceto pelos trabalhos de Godoy et al. (1992) e Von Zuben et al. (1992) com *C. putoria* e *C. megacephala*, respectivamente.

Godoy et al. (1992) e Von Zuben et al. (1992) descreveram a dinâmica populacional de *C. putoria* e *C. megacephala* com o modelo matemático desenvolvido por Prout & McChesney (1985) que explicitamente considera o efeito da densidade larval sobre a aptidão dos adultos. O formalismo teórico de Prout & McChesney (1985) foi também empregado no presente estudo, e permitiu analisar o comportamento qualitativo de populações experimentais de *Co. macellaria*. As estimativas de fertilidade (F^*) e sobrevivência (S^*) máximas e as taxas de variação, f e s , da fertilidade e sobrevivência em função da densidade de ovos foram incorporadas à equação de Prout & McChesney (1985) [equação (1)], e produziram as curvas que descrevem a trajetória do crescimento populacional dependente da densidade em *Co. macellaria*.

Como demonstrado nos resultados, nenhuma das regressões empregadas, *viz.*, linear, exponencial e hiperbólica, mostrou ajuste notadamente superior quando aplicada aos dados de fertilidade e sobrevivência em *Co. macellaria*. Prout & McChesney (1985) obtiveram resultados semelhantes em seu estudo com *Drosophila melanogaster*, onde nenhuma das funções produziu ajuste notavelmente melhor. De forma semelhante a Prout & McChesney (1985), as nove equações de diferença resultantes das combinações das funções linear, exponencial e hiperbólica foram empregadas neste estudo, para descrever a trajetória populacional de ovos e adultos em diferentes densidades em *Co. macellaria*. Embora as diferentes funções apresentem ajustes semelhantes aos dados de fertilidade e sobrevivência em *Co. macellaria*, estas funções, quando combinadas nas equações de diferenças, produzem resultados diferentes. Nas combinações $L_s H_f$, $E_s H_f$ e $H_s H_f$ estas equações preveem número de ovos em equilíbrio (k) além das densidades estudadas. A combinação $L_s H_f$ prevê ainda tamanho populacional negativo, o que não se aplica em modelos populacionais (Rose, 1989). Estas três combinações de funções apresentam comportamento espúrio e, portanto, não serão consideradas na análise da dinâmica populacional de *Co. macellaria*. As demais combinações de funções, $L_s L_f$, $L_s E_f$, $E_s E_f$, $E_s L_f$, $H_s L_f$ e $H_s E_f$ aparentemente descrevem adequadamente a dinâmica populacional de *Co. macellaria*, e serão aqui consideradas.

As trajetórias do número de ovos em função da densidade larval nestas combinações mostram um aumento linear nas densidades baixas, e após um

ponto máximo as curvas retornam à abscissa, indicando que a divisão de recursos entre os indivíduos é aproximadamente igual, de modo que em altas densidades poucos indivíduos obtêm recursos suficientes para sobreviver. A trajetória das curvas observadas para *Co. macellaria* indica competição explorativa (Nicholson, 1954; De Jong, 1976), que é o mecanismo comumente encontrado para dípteros necrófagos (Baxter & Morrison, 1983; So & Dudgeon, 1989). Na verdade, acredita-se que competição seja importante não somente na regulação populacional, mas também um importante fator influenciando a estrutura de comunidades de dípteros necrófagos (Ulyett, 1950; Norris, 1965; So & Dudgeon, 1989).

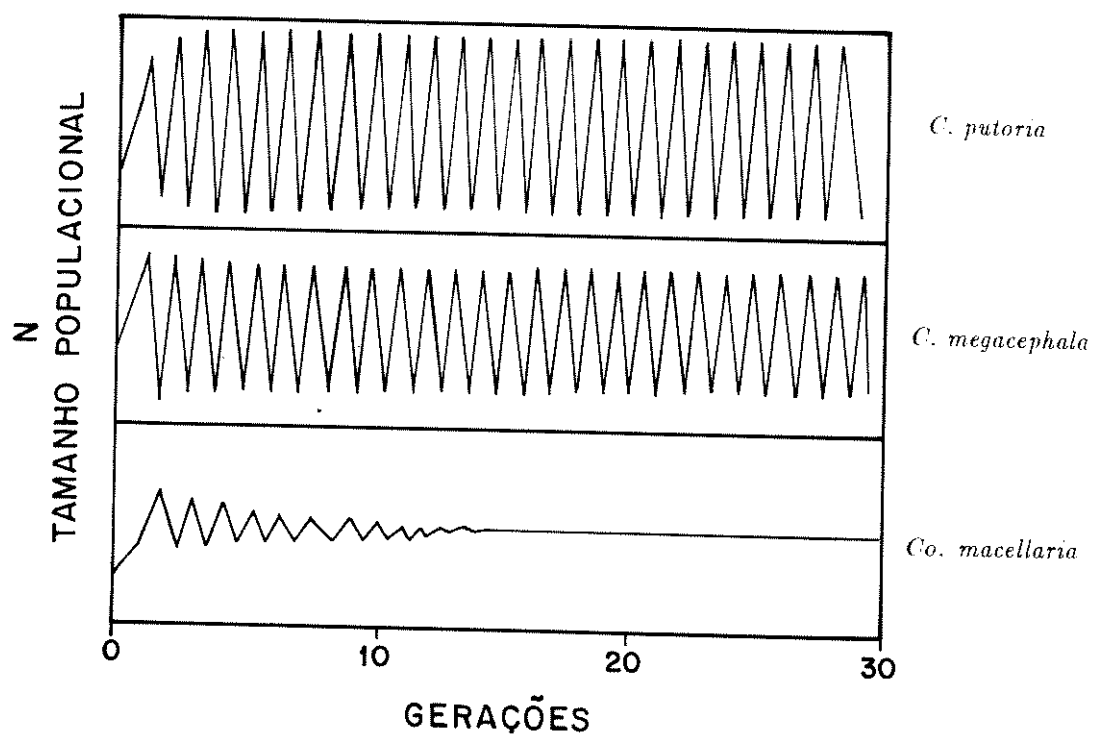
As características da dinâmica populacional de *Co. macellaria* foram deduzidas pelos autovalores associados às nove equações de diferenças produzidas pelas combinações das funções linear, exponencial e hiperbólica aplicadas à equação geral $n_{t+1} = \frac{1}{2}F(n_t)S(n_t)n_t$. Nas equações definidas pelas combinações de funções L_sE_f , E_sE_f , E_sL_f , H_sL_f e H_sE_f , o autovalor é menor que 1 e negativo, e prediz equilíbrio estável de 1 ponto com retorno oscilatório. Este comportamento das populações de *Co. macellaria* ao longo das gerações foi confirmado pela análise gráfica pela recorrência das equações. Por outro lado, a equação de diferenças obtida pela combinação das regressões lineares para a sobrevivência e fertilidade (L_sL_f) produziu um autovalor negativo maior que 1 em módulo ($\lambda = -1,099$), e a análise gráfica mostrou que este autovalor prediz um ciclo limite estável de dois pontos para as populações de *Co. macellaria*.

Autovalores maiores que 1 foram também obtidos por Prout & McChesney (1985) em seu estudo de dinâmica de populações experimentais de *D. melanogaster*. Todavia, como demonstrado por Mueller (1986), os autovalores maiores que 1 obtidos por Prout & McChesney foram calculados a partir de equações de diferenças que envolviam combinações de regressões lineares e, em particular, a combinação das funções lineares para a fertilidade e sobrevivência ($L_s L_f$). Mueller (1986) demonstrou ainda que os coeficientes das regressões lineares tendem a ser maiores que aqueles obtidos das regressões exponencial e hiperbólica e, portanto, produzem autovalores maiores em magnitude. Nossos resultados com *Co. macellaria* são semelhantes, pois, em média, os coeficientes de regressão para as funções lineares ($1,27 \times 10^{-3}$) são maiores que os das funções exponencial ($3,07 \times 10^{-4}$) e hiperbólica ($5,32 \times 10^{-4}$). A equação de diferenças resultante da combinação das funções lineares produz assim um autovalor viciado (cf. Mueller, 1986) e, portanto, a combinação $L_s L_f$ provavelmente não descreve adequadamente a dinâmica de populações experimentais de *Co. macellaria*. Além disto, apenas esta combinação prediz uma dinâmica cíclica para *Co. macellaria*, ao passo que cinco combinações de funções predizem equilíbrio estável de 1 ponto. Desta forma a hipótese mais parcimoniosa é que *Co. macellaria* tenha um equilíbrio estável de 1 ponto.

As características qualitativas da dinâmica populacional de *Co. macellaria* obtidas neste estudo diferem daquelas apresentadas para *C. putoria* (Godoy et al., 1992) e *C. megacephala* (Von Zuben et al., 1992). Estes estu-

dos, desenvolvidos em nosso laboratório empregando o modelo de Prout & McChesney (1985), mostraram que o autovalor (λ) obtido para *C. putoria* é igual a - 1,0793, e - 1,2474 para *C. megacephala*. Estes autovalores são maiores que 1 em módulo e, portanto, predizem que o equilíbrio dinâmico destas espécies não é de apenas 1 ponto como em *Co. macellaria*. A análise gráfica da dinâmica das *Chrysomya* ao longo das gerações mostrou a existência de um ciclo limite de dois pontos para a combinação de funções exponenciais. As outras combinações empregadas, também predizem um ciclo limite de dois pontos (C. J. Von Zuben e W. A. C. Godoy, IB, UNICAMP, 1992, comunicação pessoal).

O comportamento qualitativo das populações experimentais de *C. megacephala* (cf. Von Zuben et al., 1992), *C. putoria* (cf. Godoy et al., 1992) e *Co. macellaria* (presente estudo) é demonstrado graficamente no quadro abaixo. Esta figura mostra claramente que, enquanto a dinâmica é cíclica em *C. putoria* e *C. megacephala*, em *Co. macellaria* a dinâmica não é cíclica, mas apresenta apenas 1 ponto de equilíbrio. É possível que as diferenças qualitativas na dinâmica de equilíbrio das três espécies, estejam relacionadas ao possível deslocamento de *Co. macellaria* com a introdução de *C. putoria* e *C. megacephala*. A evidência para este fenômeno é fragmentária, simplesmente pela escassez de dados sobre a frequência e abundância das espécies nativas de dípteros da comunidade necrófaga, antes da introdução das *Chrysomya*. A hipótese para o deslocamento de *Co. macellaria* está embasada nos estudos de Ferreira (1983) e Greenberg & Szyska (1984) em Goiânia, Goiás e no Peru,



respectivamente. Aparentemente, estes são os únicos estudos que documentam quantitativamente o decréscimo de *Co. macellaria* após a introdução das *Chrysomya*. Todavia, a despeito do limitado número de estudos sobre comunidades de dípteros necrófagos, há consenso entre os entomologistas que *Co. macellaria* era espécie abundante, senão dominante, antes da introdução das *Chrysomya* (Guimarães *et al.*, 1979; Prado & Guimarães, 1982; Avancini & Linhares, 1988).

O comportamento dinâmico de diferentes espécies pode variar de equilíbrio estável de 1 ponto, ciclos limite de período variável até ciclos mais complexos onde a variação não pode ser distinguida de variação estocástica (May, 1975; 1987). Recentemente, tem-se sugerido que organismos com dinâmica cíclica seriam favorecidas em relação as organismos que apresentam dinâmica simples (May, 1989). É possível que a diferença na dinâmica de *Co. macellaria* em relação à dinâmica de *C. putoria* e *C. megacephala*, possa ter sido um dos fatores que contribuíram para o seu deslocamento. Esta conjectura pressupõe interações ecológicas entre *Co. macellaria* e as espécies de *Chrysomya*. A possibilidade de interações desta natureza foi levantada por Guimarães *et al.* (1979), especificamente para *Co. macellaria* e *C. putoria*, segundo os quais estas espécies estariam em intensa competição interespecífica por serem ecologicamente semelhantes.

O comportamento de espécies exóticas em novos ambientes não tem sido documentado adequadamente com relação aos fatores que determinam o estabelecimento destas espécies nos estágios iniciais de colonização (Groves

& Burdon, 1986). Considerando que a invasão de espécies exóticas é caracterizada pelo sucesso destas espécies numa determinada região seguido por uma rápida expansão e distribuição da espécie invasora (Barrett & Richardson, 1986), a invasão biológica pode ocorrer em várias escalas geográficas, desde pequenas extensões a migrações intercontinentais (Barrett & Richardson, 1986). Dessa forma, os efeitos destes movimentos podem envolver a entrada de espécies em um novo ambiente físico ou biológico, e sofrer consequências de redução no tamanho da população, restrição do fluxo gênico e dificuldade de cópula. Estes são fatores determinantes no estabelecimento e colonização das populações e suas interações com a fauna nativa.

A introdução de espécies exóticas e deslocamento e extinção de espécies nativas é um fenômeno complexo (Hanski, 1977; Guimarães, 1984; Groves & Burdon, 1986), e certamente envolve outros fatores além da dinâmica populacional. O estudo da dinâmica populacional de *Co. macellaria* aqui apresentado analisa um dos aspectos que pode ter influenciado no deslocamento desta espécie. Diversos outros aspectos, incluindo biologia larval, seleção de ambiente, preferência alimentar, comportamento populacional em ambientes efêmeros como carcaças, bem como análises experimentais e teóricas de competição interespecífica deverão ser abordados, antes que se possa ter uma compreensão dos fatores que determinam a interação entre os dípteros da fauna necrófaga nativa e as espécies invasoras.

6. CONCLUSÕES

A fertilidade e a sobrevivência decresceram significativamente em *Co. macellaria* com o aumento da densidade dos ovos, devido provavelmente à competição do tipo explorativa no estágio larval. Das nove combinações das funções linear, exponencial e hiperbólica aplicadas à equação de diferenças finitas desenvolvida por Prout & McChesney, três combinações ($L_s H_f$, $E_s H_f$ e $H_s H_f$) apresentaram comportamento espúrio e não descrevem corretamente a dinâmica populacional de *Co. macellaria*. A combinação $L_s L_f$ produziu autovalor maior que 1 em módulo, e prediz ciclo limite de dois pontos. Também neste caso esta combinação não descreve adequadamente a dinâmica populacional de *Co. macellaria* pois o autovalor é viciado devido aos elevados coeficientes de regressão para fertilidade e sobrevivência estimados pela função linear. As combinações de funções $L_s E_f$, $E_s E_f$, $E_s L_f$, $H_s L_f$ e $H_s E_f$ descrevem adequadamente a dinâmica de equilíbrio de *Co. macellaria*. A dinâmica desta espécie é caracterizada por equilíbrio de 1 ponto com retorno oscilatório. A dinâmica de *Co. macellaria* difere daquela de *C. megacephala* e *C. putoria* cuja dinâmica é cíclica com dois pontos de equilíbrio. É possível que a dinâmica complexa das espécies introduzidas tenha contribuído para o deslocamento de *Co. macellaria*.

7. LITERATURA CITADA

- Avancini, R. M. P. & A. P. Prado. 1986. Oogenesis in *Chrysomya putoria* (Wiedemann)(Diptera: Calliphoridae). **Int. J. Insect Morphol. & Embryol.** 15: 375-384.
- Avancini, R. M. P. & A. X. Linhares. 1988. Selective attractiveness of rodent-baited traps for female blowflies. **Med. Vet. Entomol.** 2: 73-76.
- Barrett, S. C. H. & B. J. Richardson. 1986. Genetic attributes of invading species. in **Ecology of Biological Invasions**, (eds R. H. Groves & J. J. Burdon), pp. 21-34, Cambridge University Press, Cambridge.
- Baumgartner, D. L. & B. Greenberg. 1985. Distribution and ecology of the blow flies (Calliphoridae, Diptera) of Peru. **Ann. Entomol. Soc. Am.** 78: 565-588.
- Baxter, J. A., A. M. Mjeni & P. E. Morrison. 1973. Expression of autogeny in relation to larval population density of *Sarcophaga bullata* Parker (Diptera: Sarcophagidae). **Can. J. Zool.** 51: 1189-1193.
- Connel, J. H. & R. O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. **Am. Nat.** 111: 1119-1144.

- Cushing, E. C. & S. Patton. 1933. Studies on the higher diptera of medical and veterinary importance *Cochliomyia americana* sp. nov., the screw-worm fly of the New World. **Ann. Trop. Parasitol.** **27**: 539-551.
- D'Almeida, J. M. & H. S. Lopes. 1983. Sinantropia de dípteros caliptrados (Calliphoridae), no estado do Rio de Janeiro. **Arq. Univ. Fed. Rur. R. J.** **6**: 31-38.
- D'Almeida, J. M., M. C. Jourdan & S. Cesario. 1991. Dípteros caliptrados sinantrópicos do aterro sanitário de Jardim Gramacho, Rio de Janeiro. **Rev. Brasil. Biol.** **51**: 307-311.
- Dear, J. P. 1985. A revision of the New World Chrysomyini (Diptera: Calliphoridae). **Revta bras. Zool.** **3**: 109-169.
- Denno, R. F. & W. R. Cothran. 1975. Niche relationships of a guild of necrophagous flies. **Ann. Entomol. Soc. Am.** **68**: 741-754.
- Edeltein-Keshet, L. 1988. **Mathematical Models in Biology**. Randon House, 586 pp.
- Ferreira, M. J. M. 1978. Sinantropia de dípteros muscoideos de Curitiba, Paraná. I. Calliphoridae. **Revta Bras. Biol.** **38**: 445-454.
- Ferreira, M. J. M. 1983. Sinantropia de Calliphoridae (Diptera) em Goiânia, Goiás. **Revta Bras. Biol.** **43**: 199-210.
- Godoy, W. A. C., S. F. dos Reis, C. J. Von Zuben & O. B. Ribeiro. 1992. Population dynamics of *Chrysomya putoria*. **Oecologia** (submetido).

- Greenberg, B. 1971. **Flies and Disease. Ecology, Classification, and Biotic Associations.** Vol. I. Princeton University Press, Princeton, N.J. 865 pp.
- Greenberg, B. 1973. **Flies and Disease. Biology and Disease Transmission.** Vol. II. Princeton University Press, Princeton, N.J. 447 pp.
- Greenberg, B. 1985. Forensic entomology: Case studies. **Bull. Entomol. Soc. Am. 31:** 25-28.
- Greenberg, B. 1988. *Chrysomya megacephala* (F.) (Diptera: Calliphoridae) collected in North America and notes on *Chrysomya* species present in the New World. **J. Med. Entomol. 25:** 199-200.
- Greenberg, B. 1991. Flies as forensic indicators. **J. Med. Entomol. 28:** 565-577.
- Greenberg, B. & M. L. Szyska. 1984. Immatures stages and biology of fifteen species of Peruvian Calliphoridae (Diptera). **Ann. Entomol. Soc. Am. 77:** 448-517.
- Groves, R. H. & J. J. Burdon (eds.). 1986. **Ecology of Biological Invasions.** Cambridge University Press, Cambridge, 166pp.
- Guimarães, J. H., A. P. Prado & A. X. Linhares. 1978. Three newly introduced blowflies species in southern Brazil (Diptera: Calliphoridae). **Revta bras. Ent. 22:** 53-60.

- Guimarães, J. H., A. P. Prado & G. M. Buralli. 1979. Dispersal and distribution of three newly introduced species of *Chrysomya* Robineau-Desvoidy in Brazil (Diptera, Calliphoridae). **Revta bras. Ent.** **23**: 245-255.
- Guimarães, J. H., N. Papavero & A. P. Prado. 1983. As miíases na região Neotropical (Identificação, Biologia, Bibliografia). **Revta bras. Zool.** **1**: 239-416.
- Guimarães, J. H. 1984. Considerações gerais sobre moscas dos gênero *Chrysomya* no Brasil. **Agroquímica (Ciba-Geigy)** **24**: 8-12.
- Hallam, T. G. 1986. Biomathematics. **Mathematical Ecology** **17**: 61-94.
- Hanski, I. 1977. Biogeography and ecology of carrion flies in the Canary Island. **Ann. Entomol. Fenn.** **43**: 101-107
- Imbiriba, A., D. T. Izutani, I. T. Milhoretto & E. Luz. 1977. Introdução de *Chrysomya chloropyga* (Wiedemann, 1818) na região neotropical (Diptera: Calliphoridae). **Arq. Biol. Tecnol.** **20**: 35-39.
- James, M. T. 1970. A catalogue of the diptera of the Americas South of The United States. 102. Family Calliphoridae. **Museu Zool. Univ. S. Paulo**, 28 pp.
- Kitching, R. L. 1981. The Sheep Blowfly: A resource-limited specialist species. 193-214. in **The Ecology of Pests: Some Australian Case-Histories** ed. by R. L. Kitching & R. E. Jones, Publ. by C.S.I.R.O.,

Melbourne.

- Kneidal, K. A. 1985. Patchiness, Aggregation, and the coexistence of competitors for ephemeral resources. **Ecol. Entomol.** **10**: 441-448.
- Laak, E. W., E. C. Cushing & H. E. Parish. 1936. Biology of the primary screw worm fly, *Cochliomyia americana*, and a comparison of stages with those of *Co. macellaria*. **Tech. Bull. U. S. Dep. Agric.** **500**: 24 pp 14 figs., 1 pl.
- Leal, T. T. S., A. P. Prado & A. J. Antunes. 1982. Rearing the larvae of the blowfly *Chrysomya chloropyga* (Wiedemann) (Diptera, Calliphoridae) on oligidic diets. **Revta bras. Zool.** **1**: 41-44.
- Leclercq, M. 1990. Les myiases. **Annls. Soc. Ent. Fr. (N.S)** **26**: 335-350.
- Linhares, A. X. 1981. Synanthropy of Calliphoridae and Sarcophagidae (Diptera) in the city of Campinas, São Paulo, Brasil. **Revta bras. Ent.** **25**: 189-215.
- Liu, D. & B. Greenberg. 1985. Immature stages of some flies of forensic importance. **Ann. Entomol. Soc. Am.** **83**: 80-93.
- Luenberg, D.G. 1979. **Introduction to Dynamic Systems**. New York: John Wiley, 446 pp.
- Mackerras, M. J. 1933. Observations on the life histories, natural requirements and fecundity of blowflies. **Bull. Ent. Res. London** **24**:

353-362.

Madeira, N. G., E. S. Dias & C. S. Mascarenhas. 1982. Contribuição ao conhecimento da fauna de Calliphoridae (diptera) sinantrópicas da Pampulha, Belo Horizonte, Minas Gerais. **Revta bras. Ent.** **26**: 137-140.

May, R. M. 1975. Biological populations obeying difference equations: stable points, stable cycles, and chaos. **J. Theor. Biol.** **51**: 511-524.

May, R. M. 1976. Simple mathematical models with very complicated dynamics. **Nature** **261**: 459-467.

May, R. M. 1987. Chaos and the dynamics of biological populations. **Proc. R. S. Lond.**, **413**: 27-44.

May, R. M. 1989. The chaotic rhythms of life. **New Scientist** 18 de novembro: 37-41.

Mendes, J. 1991. **Relação entre atividade por iscas e estágios de desenvolvimento ovariano em fêmeas de dípteros muscóides sinantrópicos de Campinas, S.P.**. Tese de mestrado, UNICAMP, 129 pp.

Mueller, L. D. 1986. Density-dependent rates of population growth: Estimation in laboratory populations. **Am. Nat.** **128**: 282-293.

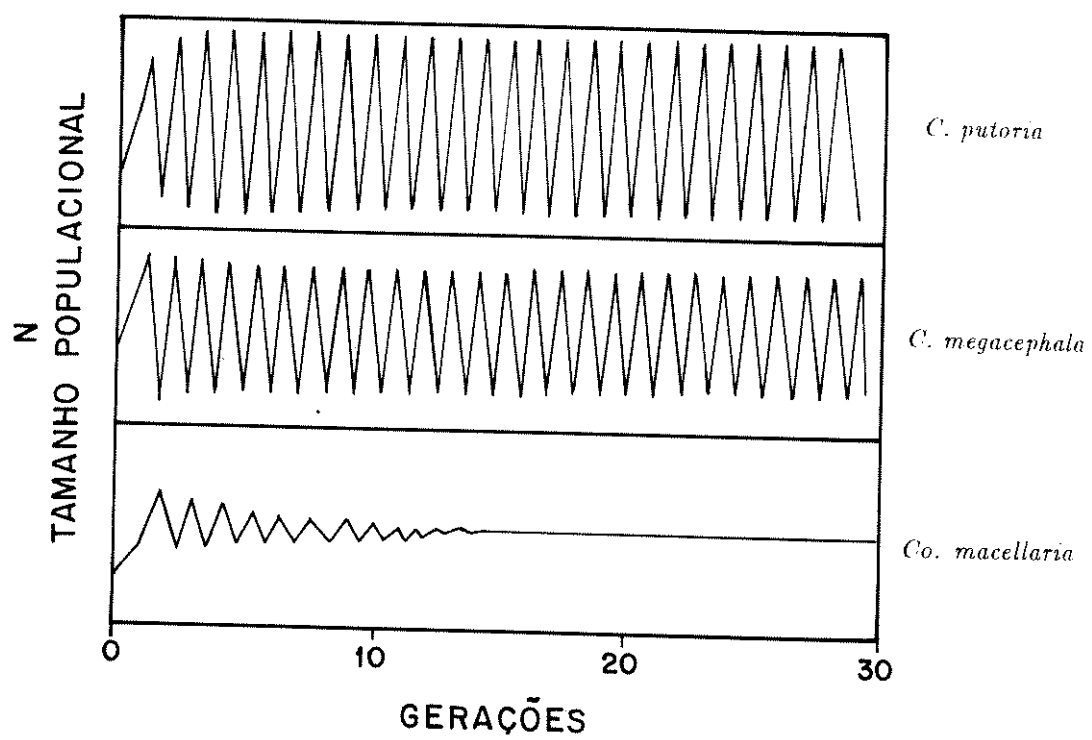
Murray, J. D. 1989. **Mathematical Biology**. Berlin: Springer Verlag.

- Neter, J. & W. Wasserman. 1974. **Applied Linear Statistical Models**.
Richard D. Irwin, Inc. Homewood. 842 pp.
- Nicholson, A. J. 1954. An outline of the dynamics of animal populations.
Aust. J. Zool. **2**: 9-65.
- Norris, K. R. 1959. The ecology of sheep blowflies in Australia. in **Biogeography and ecology in Australia**, XXXII, 514-544 - Monographiae Biologicae.
- Norris, K. R. 1965. The bionomics of blow flies. **Ann. Rev. Ent.** **10**:
47-68.
- Nuorteva, P. 1977. Sarcosaprophagous insects as forensic indicators, pp
1072-1095, vol 2. in **Forensic Medicine** C. G. Tedeschi, W. G. Eckert
& L. G. Tedeschi [eds]: A study in trauma and Environmental Hazards.
Saunders, Philadelphia.
- Prado, A. P. & J. H. Guimarães. 1982. Estado atual de dispersão e distribuição do gênero *Chrysomya* Robineau-Desvoidy na região Neotropical (Diptera, Calliphoridae). **Revta bras. Ent.** **26(3/4)**: 225-231.
- Prout, T. 1980. Some relationships between density independent and density-dependent population growth. **Evol. Biol.** **13**: 1-68.
- Prout, T. 1984. The delayed effect on adult fertility of immature crowding: Populations dynamics. in **Populations Biology and Evolution**. K. Woehrmann and V. Loeschcke. Eds. Berlin: Springer Verlag, 83-86 p.

- Prout, T. & F. McChesney. 1985. Competition among immatures affects their adult fertility. Populations dynamics. **Am. Nat.** **126**: 521-558.
- Reis, S. F., C. J. Von Zuben, W. A. C. Godoy & O. B. Ribeiro. 1993. Variação em caracteres bionômicos em função da densidade larval em *Chrysomya megacephala* e *Chrysomya putoria* (Diptera: Calliphoridae). **Revta bras. Ent.** (submetido).
- Ribeiro, O. B. 1990. **Estudo da competição intra-específica em *Chrysomya putoria* (Wiedemann, 1830) (Diptera: Calliphoridae) e *Musca domestica* (Linnaeus, 1758) (Diptera: Muscidae) em diferentes meios e temperaturas manipulados.** Tese de mestrado, USP, 114 pp.
- Ribeiro, O. B., A. P. Prado & J. H. Guimarães. 1992a. Competição intra-específica em *Chrysomya putoria* (Wiedemann, 1830) (Diptera: Calliphoridae) em meio artificial. I. Tempo de desenvolvimento larval, curva de crescimento e taxa de mortalidade **Revta bras. Ent.** (submetido).
- Ribeiro, O. B., J. H. Guimarães & A. P. Prado. 1992b. Competição intra-específica em *Chrysomya putoria* (Wiedemann, 1830) (Diptera: Calliphoridae) em meio artificial. II. Peso pupal, taxa de pupariação emergência e fertilidade **Revta bras. Ent.** (submetido).
- Rose, M. 1989. **An Introduction to Quantitative Mathematical Ecology.** Johns Hopkins, Maryland, 215 pp.

dos, desenvolvidos em nosso laboratório empregando o modelo de Prout & McChesney (1985), mostraram que o autovalor (λ) obtido para *C. putoria* é igual a - 1,0793, e - 1,2474 para *C. megacephala*. Estes autovalores são maiores que 1 em módulo e, portanto, predizem que o equilíbrio dinâmico destas espécies não é de apenas 1 ponto como em *Co. macellaria*. A análise gráfica da dinâmica das *Chrysomya* ao longo das gerações mostrou a existência de um ciclo limite de dois pontos para a combinação de funções exponenciais. As outras combinações empregadas, também predizem um ciclo limite de dois pontos (C. J. Von Zuben e W. A. C. Godoy, IB, UNICAMP, 1992, comunicação pessoal).

O comportamento qualitativo das populações experimentais de *C. megacephala* (cf. Von Zuben *et al.*, 1992), *C. putoria* (cf. Godoy *et al.*, 1992) e *Co. macellaria* (presente estudo) é demonstrado graficamente no quadro abaixo. Esta figura mostra claramente que, enquanto a dinâmica é cíclica em *C. putoria* e *C. megacephala*, em *Co. macellaria* a dinâmica não é cíclica, mas apresenta apenas 1 ponto de equilíbrio. É possível que as diferenças qualitativas na dinâmica de equilíbrio das três espécies, estejam relacionadas ao possível deslocamento de *Co. macellaria* com a introdução de *C. putoria* e *C. megacephala*. A evidência para este fenômeno é fragmentária, simplesmente pela escassez de dados sobre a frequência e abundância das espécies nativas de dípteros da comunidade necrófaga, antes da introdução das *Chrysomya*. A hipótese para o deslocamento de *Co. macellaria* está embasada nos estudos de Ferreira (1983) e Greenberg & Szyska (1984) em Goiânia, Goiás e no Peru,



respectivamente. Aparentemente, estes são os únicos estudos que documentam quantitativamente o decréscimo de *Co. macellaria* após a introdução das *Chrysomya*. Todavia, a despeito do limitado número de estudos sobre comunidades de dípteros necrófagos, há consenso entre os entomologistas que *Co. macellaria* era espécie abundante, senão dominante, antes da introdução das *Chrysomya* (Guimarães *et al.*, 1979; Prado & Guimarães, 1982; Avancini & Linhares, 1988).

O comportamento dinâmico de diferentes espécies pode variar de equilíbrio estável de 1 ponto, ciclos limite de período variável até ciclos mais complexos onde a variação não pode ser distinguida de variação estocástica (May, 1975; 1987). Recentemente, tem-se sugerido que organismos com dinâmica cíclica seriam favorecidas em relação as organismos que apresentam dinâmica simples (May, 1989). É possível que a diferença na dinâmica de *Co. macellaria* em relação à dinâmica de *C. putoria* e *C. megacephala*, possa ter sido um dos fatores que contribuíram para o seu deslocamento. Esta conjectura pressupõe interações ecológicas entre *Co. macellaria* e as espécies de *Chrysomya*. A possibilidade de interações desta natureza foi levantada por Guimarães *et al.* (1979), especificamente para *Co. macellaria* e *C. putoria*, segundo os quais estas espécies estariam em intensa competição interespecífica por serem ecologicamente semelhantes.

O comportamento de espécies exóticas em novos ambientes não tem sido documentado adequadamente com relação aos fatores que determinam o estabelecimento destas espécies nos estágios iniciais de colonização (Groves

& Burdon, 1986). Considerando que a invasão de espécies exóticas é caracterizada pelo sucesso destas espécies numa determinada região seguido por uma rápida expansão e distribuição da espécie invasora (Barrett & Richardson, 1986), a invasão biológica pode ocorrer em várias escalas geográficas, desde pequenas extensões a migrações intercontinentais (Barrett & Richardson, 1986). Dessa forma, os efeitos destes movimentos podem envolver a entrada de espécies em um novo ambiente físico ou biológico, e sofrer consequências de redução no tamanho da população, restrição do fluxo gênico e dificuldade de cópula. Estes são fatores determinantes no estabelecimento e colonização das populações e suas interações com a fauna nativa.

A introdução de espécies exóticas e deslocamento e extinção de espécies nativas é um fenômeno complexo (Hanski, 1977; Guimarães, 1984; Groves & Burdon, 1986), e certamente envolve outros fatores além da dinâmica populacional. O estudo da dinâmica populacional de *Co. macellaria* aqui apresentado analisa um dos aspectos que pode ter influenciado no deslocamento desta espécie. Diversos outros aspectos, incluindo biologia larval, seleção de ambiente, preferência alimentar, comportamento populacional em ambientes efêmeros como carcaças, bem como análises experimentais e teóricas de competição interespecífica deverão ser abordados, antes que se possa ter uma compreensão dos fatores que determinam a interação entre os dípteros da fauna necrófaga nativa e as espécies invasoras.

6. CONCLUSÕES

A fertilidade e a sobrevivência decresceram significativamente em *Co. macellaria* com o aumento da densidade dos ovos, devido provavelmente à competição do tipo explorativa no estágio larval. Das nove combinações das funções linear, exponencial e hiperbólica aplicadas à equação de diferenças finitas desenvolvida por Prout & McChesney, três combinações ($L_s H_f$, $E_s H_f$ e $H_s H_f$) apresentaram comportamento espúrio e não descrevem corretamente a dinâmica populacional de *Co. macellaria*. A combinação $L_s L_f$ produziu autovalor maior que 1 em módulo, e prediz ciclo limite de dois pontos. Também neste caso esta combinação não descreve adequadamente a dinâmica populacional de *Co. macellaria* pois o autovalor é viciado devido aos elevados coeficientes de regressão para fertilidade e sobrevivência estimados pela função linear. As combinações de funções $L_s E_f$, $E_s E_f$, $E_s L_f$, $H_s L_f$ e $H_s E_f$ descrevem adequadamente a dinâmica de equilíbrio de *Co. macellaria*. A dinâmica desta espécie é caracterizada por equilíbrio de 1 ponto com retorno oscilatório. A dinâmica de *Co. macellaria* difere daquela de *C. megacephala* e *C. putoria* cuja dinâmica é cíclica com dois pontos de equilíbrio. É possível que a dinâmica complexa das espécies introduzidas tenha contribuído para o deslocamento de *Co. macellaria*.

7. LITERATURA CITADA

- Avancini, R. M. P. & A. P. Prado. 1986. Oogenesis in *Chrysomya putoria* (Wiedemann)(Diptera: Calliphoridae). **Int. J. Insect Morphol. & Embryol.** 15: 375-384.
- Avancini, R. M. P. & A. X. Linhares. 1988. Selective attractiveness of rodent-baited traps for female blowflies. **Med. Vet. Entomol.** 2: 73-76.
- Barrett, S. C. H. & B. J. Richardson. 1986. Genetic attributes of invading species. in **Ecology of Biological Invasions**, (eds R. H. Groves & J. J. Burdon), pp. 21-34, Cambridge University Press, Cambridge.
- Baumgartner, D. L. & B. Greenberg. 1985. Distribution and ecology of the blow flies (Calliphoridae, Diptera) of Peru. **Ann. Entomol. Soc. Am.** 78: 565-588.
- Baxter, J. A., A. M. Mjeni & P. E. Morrison. 1973. Expression of autogeny in relation to larval population density of *Sarcophaga bullata* Parker (Diptera: Sarcophagidae). **Can. J. Zool.** 51: 1189-1193.
- Connel, J. H. & R. O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. **Am. Nat.** 111: 1119-1144.

- Cushing, E. C. & S. Patton. 1933. Studies on the higher diptera of medical and veterinary importance *Cochliomyia americana* sp. nov., the screw-worm fly of the New World. **Ann. Trop. Parasitol.** **27**: 539-551.
- D'Almeida, J. M. & H. S. Lopes. 1983. Sinantropia de dípteros caliptrados (Calliphoridae), no estado do Rio de Janeiro. **Arq. Univ. Fed. Rur. R. J.** **6**: 31-38.
- D'Almeida, J. M., M. C. Jourdan & S. Cesario. 1991. Dípteros caliptrados sinantrópicos do aterro sanitário de Jardim Gramacho, Rio de Janeiro. **Rev. Brasil. Biol.** **51**: 307-311.
- Dear, J. P. 1985. A revision of the New World Chrysomyini (Diptera: Calliphoridae). **Revta bras. Zool.** **3**: 109-169.
- Denno, R. F. & W. R. Cothran. 1975. Niche relationships of a guild of necrophagous flies. **Ann. Entomol. Soc. Am.** **68**: 741-754.
- Edelstein-Keshet, L. 1988. **Mathematical Models in Biology**. Randon House, 586 pp.
- Ferreira, M. J. M. 1978. Sinantropia de dípteros muscoideos de Curitiba, Paraná. I. Calliphoridae. **Revta Bras. Biol.** **38**: 445-454.
- Ferreira, M. J. M. 1983. Sinantropia de Calliphoridae (Diptera) em Goiânia, Goiás. **Revta Bras. Biol.** **43**: 199-210.
- Godoy, W. A. C., S. F. dos Reis, C. J. Von Zuben & O. B. Ribeiro. 1992. Population dynamics of *Chrysomya putoria*. **Oecologia** (submetido).

- Greenberg, B. 1971. **Flies and Disease. Ecology, Classification, and Biotic Associations.** Vol. I. Princeton University Press, Princeton, N.J. 865 pp.
- Greenberg, B. 1973. **Flies and Disease. Biology and Disease Transmission.** Vol. II. Princeton University Press, Princeton, N.J. 447 pp.
- Greenberg, B. 1985. Forensic entomology: Case studies. **Bull. Entomol. Soc. Am.** **31**: 25-28.
- Greenberg, B. 1988. *Chrysomya megacephala* (F.) (Diptera: Calliphoridae) collected in North America and notes on *Chrysomya* species present in the New World. **J. Med. Entomol.** **25**: 199-200.
- Greenberg, B. 1991. Flies as forensic indicators. **J. Med. Entomol.** **28**: 565-577.
- Greenberg, B. & M. L. Szyska. 1984. Immatures stages and biology of fifteen species of Peruvian Calliphoridae (Diptera). **Ann. Entomol. Soc. Am.** **77**: 448-517.
- Groves, R. H. & J. J. Burdon (eds.). 1986. **Ecology of Biological Invasions.** Cambridge University Press, Cambridge, 166pp.
- Guimarães, J. H., A. P. Prado & A. X. Linhares. 1978. Three newly introduced blowflies species in southern Brazil (Diptera: Calliphoridae). **Revta bras. Ent.** **22**: 53-60.

- Guimarães, J. H., A. P. Prado & G. M. Buralli. 1979. Dispersal and distribution of three newly introduced species of *Chrysomya* Robineau-Desvoidy in Brazil (Diptera, Calliphoridae). **Revta bras. Ent.** **23**: 245-255.
- Guimarães, J. H., N. Papavero & A. P. Prado. 1983. As miíases na região Neotropical (Identificação, Biologia, Bibliografia). **Revta bras. Zool.** **1**: 239-416.
- Guimarães, J. H. 1984. Considerações gerais sobre moscas dos gênero *Chrysomya* no Brasil. **Agroquímica (Ciba-Geigy)** **24**: 8-12.
- Hallam, T. G. 1986. Biomathematics. **Mathematical Ecology** **17**: 61-94.
- Hanski, I. 1977. Biogeography and ecology of carrion flies in the Canary Island. **Ann. Entomol. Fenn.** **43**: 101-107
- Imbiriba, A., D. T. Izutani, I. T. Milhoretto & E. Luz. 1977. Introdução de *Chrysomya chloropyga* (Wiedemann, 1818) na região neotropical (Diptera: Calliphoridae). **Arq. Biol. Tecnol.** **20**: 35-39.
- James, M. T. 1970. A catalogue of the diptera of the Americas South of The United States. 102. Family Calliphoridae. **Museu Zool. Univ. S. Paulo**, 28 pp.
- Kitching, R. L. 1981. The Sheep Blowfly: A resource-limited specialist species. 193-214. in **The Ecology of Pests: Some Australian Case-Histories** ed. by R. L. Kitching & R. E. Jones, Publ. by C.S.I.R.O.,

Melbourne.

- Kneidal, K. A. 1985. Patchiness, Aggregation, and the coexistence of competitors for ephemeral resources. **Ecol. Entomol.** **10**: 441-448.
- Laak, E. W., E. C. Cushing & H. E. Parish. 1936. Biology of the primary screw worm fly, *Cochliomyia americana*, and a comparison of stages with those of *Co. macellaria*. **Tech. Bull. U. S. Dep. Agric.** **500**: 24 pp 14 figs., 1 pl.
- Leal, T. T. S., A. P. Prado & A. J. Antunes. 1982. Rearing the larvae of the blowfly *Chrysomya chloropyga* (Wiedemann) (Diptera, Calliphoridae) on oligidic diets. **Revta bras. Zool.** **1**: 41-44.
- Leclercq, M. 1990. Les myiases. **Annls. Soc. Ent. Fr. (N.S)** **26**: 335-350.
- Linhares, A. X. 1981. Synanthropy of Calliphoridae and Sarcophagidae (Diptera) in the city of Campinas, São Paulo, Brasil. **Revta bras. Ent.** **25**: 189-215.
- Liu, D. & B. Greenberg. 1985. Immature stages of some flies of forensic importance. **Ann. Entomol. Soc. Am.** **83**: 80-93.
- Luenberg, D.G. 1979. **Introduction to Dynamic Systems**. New York: John Wiley, 446 pp.
- Mackerras, M. J. 1933. Observations on the life histories, natural requirements and fecundity of blowflies. **Bull. Ent. Res. London** **24**:

353-362.

Madeira, N. G., E. S. Dias & C. S. Mascarenhas. 1982. Contribuição ao conhecimento da fauna de Calliphoridae (diptera) sinantrópicas da Pampulha, Belo Horizonte, Minas Gerais. **Revta bras. Ent.** **26**: 137-140.

May, R. M. 1975. Biological populations obeying difference equations: stable points, stable cycles, and chaos. **J. Theor. Biol.** **51**: 511-524.

May, R. M. 1976. Simple mathematical models with very complicated dynamics. **Nature** **261**: 459-467.

May, R. M. 1987. Chaos and the dynamics of biological populations. **Proc. R. S. Lond.**, **413**: 27-44.

May, R. M. 1989. The chaotic rhythms of life. **New Scientist** 18 de novembro: 37-41.

Mendes, J. 1991. **Relação entre atividade por iscas e estágios de desenvolvimento ovariano em fêmeas de dípteros muscóides sinantrópicos de Campinas, S.P.**. Tese de mestrado, UNICAMP, 129 pp.

Mueller, L. D. 1986. Density-dependent rates of population growth: Estimation in laboratory populations. **Am. Nat.** **128**: 282-293.

Murray, J. D. 1989. **Mathematical Biology**. Berlin: Springer Verlag.

- Neter, J. & W. Wasserman. 1974. **Applied Linear Statistical Models**. Richard D. Irwin, Inc. Homewood. 842 pp.
- Nicholson, A. J. 1954. An outline of the dynamics of animal populations. **Aust. J. Zool.** **2**: 9-65.
- Norris, K. R. 1959. The ecology of sheep blowflies in Australia. in **Biogeography and ecology in Australia**, XXXII, 514-544 - Monographiae Biologicae.
- Norris, K. R. 1965. The bionomics of blow flies. **Ann. Rev. Ent.** **10**: 47-68.
- Nuorteva, P. 1977. Sarcosaprophagous insects as forensic indicators, pp 1072-1095, vol 2. in **Forensic Medicine** C. G. Tedeschi, W. G. Eckert & L. G. Tedeschi [eds]: A study in trauma and Environmental Hazards. Saunders, Philadelphia.
- Prado, A. P. & J. H. Guimarães. 1982. Estado atual de dispersão e distribuição do gênero *Chrysomya* Robineau-Desvoidy na região Neotropical (Diptera, Calliphoridae). **Revta bras. Ent.** **26(3/4)**: 225-231.
- Prout, T. 1980. Some relationships between density independent and density-dependent population growth. **Evol. Biol.** **13**: 1-68.
- Prout, T. 1984. The delayed effect on adult fertility of immature crowding: Populations dynamics. in **Populations Biology and Evolution**. K. Woehrmann and V. Loeschcke. Eds. Berlin: Springer Verlag, 83-86 p.

- Prout, T. & F. McChesney. 1985. Competition among immatures affects their adult fertility. Populations dynamics. **Am. Nat.** **126**: 521-558.
- Reis, S. F., C. J. Von Zuben, W. A. C. Godoy & O. B. Ribeiro. 1993. Variação em caracteres bionômicos em função da densidade larval em *Chrysomya megacephala* e *Chrysomya putoria* (Diptera: Calliphoridae). **Revta bras. Ent.** (submetido).
- Ribeiro, O. B. 1990. **Estudo da competição intra-específica em *Chrysomya putoria* (Wiedemann, 1830) (Diptera: Calliphoridae) e *Musca domestica* (Linnaeus, 1758) (Diptera: Muscidae) em diferentes meios e temperaturas manipulados.** Tese de mestrado, USP, 114 pp.
- Ribeiro, O. B., A. P. Prado & J. H. Guimarães. 1992a. Competição intra-específica em *Chrysomya putoria* (Wiedemann, 1830) (Diptera: Calliphoridae) em meio artificial. I. Tempo de desenvolvimento larval, curva de crescimento e taxa de mortalidade **Revta bras. Ent.** (submetido).
- Ribeiro, O. B., J. H. Guimarães & A. P. Prado. 1992b. Competição intra-específica em *Chrysomya putoria* (Wiedemann, 1830) (Diptera: Calliphoridae) em meio artificial. II. Peso pupal, taxa de pupariação emergência e fertilidade **Revta bras. Ent.** (submetido).
- Rose, M. 1989. **An Introduction to Quantitative Mathematical Ecology.** Johns Hopkins, Maryland, 215 pp.

SAS Institute Inc., 1988. Sas/Stat User's guide, release 6.03 edition.
Cary, NC.

Silva, S. L. C. 1990. Aspectos da biologia de *Cochliomyia macellaria* (Fabricius) (Diptera: Calliphoridae), em condições de laboratório. Tese de mestrado, UFRRJ, 89 pp.

So, P. -M. & D. Dudgeon. 1989. Variations in the life history parameters of *Hemipyrellia ligurriens* (Diptera: Calliphoridae) in response to larval competition for food. **Ecol. Ent.** **14**: 109-116.

Ulyett, G. C. 1950. Competition for food and allied phenomena in sheep-blowfly populatons. **Phil. trans. Roy. Soc. London B** **234**: 77-174.

Von Zuben, C. J. 1991. Dinâmica larval e efeitos sobre a aptidão do adulto em *Chrysomya megacephala* (Diptera: Calliphoridae). Tese de mestrado, UNESP, Rio Claro, 87 pp.

Von Zuben, C. J., S. F. Reis, J. B. R. do Val, W. A. C. Godoy & O. B. Ribeiro. 1992. Dynamics of experimental populations of *Chrysomya megacephala*. **J. Med. Entomol.** (submetido).

Witteman, G. J., A. Redfearn & S. L. Pimm. 1990. The extent of complex populations changes in nature. **Evol. Ecol.** **4**: 173- 183.

Wonnacott, T. & R. Wonnacott. 1981. **Regression. A Second Course in Statistics.** New York: John Wiley, 423 pp.