

WESLEY AUGUSTO CONDE GODOY

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato(a)
Wesley Augusto Conde Godoy
e aprovada pela Comissão Julgadora.



Campinas 7/1/92 Sérgio F. dos Reis

DINÂMICA POPULACIONAL DE *CHRYSOMYA PUTORIA*

(WIEDEMANN)

(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 Mestre em Ciências Biológicas, na área de Parasitologia

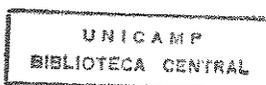
Orientador: Sérgio F. dos Reis†

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS - CAMPINAS, SP.

MAIO DE 1992

G548d

17086/BC



UNIDADE	BC
N.º CHAMADA	6548d
V.	
TC (R)	17086
PROD.	215/92
C	<input type="checkbox"/>
D	<input checked="" type="checkbox"/>
PREÇO	68.20.000,00
DATA	08/08/92
N.º CPD	

CM-00028770-7

Dedico à minha esposa Raquel; à meus pais, Alayde e Astrogildo e a minha irmã, Tânia.

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao Prof. Sérgio F. dos Reis pela orientação durante o desenvolvimento deste trabalho. Sou grato ao Prof. Odair B. Ribeiro pela valiosa colaboração durante a fase experimental e pelas sugestões no manuscrito. Agradeço a Claudio J. Von Zuben pelo auxílio na coleta de dados, na utilização do programa estatístico e por sua amizade e companheirismo. Fernando J. Von Zuben elaborou o programa para o cálculo dos parâmetros do modelo matemático utilizado. Sou grato à Liliane Ziti pelo auxílio no desenvolvimento da metodologia de laboratório. Agradeço aos Profs. Ângelo P. do Prado, Arício X. Linhares e Luis Cândido de S. Dias pela leitura e comentários sobre o manuscrito. Agradeço também a Célia C. Borelli e Ana M. Machado pela atenção e auxílio durante a minha estada no Departamento de Parasitologia. Sou muito grato a todos os funcionários do Departamento de Parasitologia do Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas pelo carinho e atenção que me dispensaram. Agradeço também aos professores e colegas do curso de pós-graduação em Parasitologia pela atenção e apoio dados. Este trabalho foi realizado com o auxílio financeiro do Departamento de Parasitologia da Universidade Estadual de Campinas e da FAPESP (Processo 90/2703-5). Agradeço à CAPES pela bolsa de estudos concedida através do programa de pós-graduação em Parasitologia da Universidade Estadual de Campinas.

RESUMO

Foi analisado neste estudo o efeito da densidade larval sobre a fertilidade e sobrevivência em *Chrysomya putoria*, com objetivo de caracterizar a dinâmica populacional desta espécie. Os parâmetros de fertilidade e sobrevivência obtidos de populações experimentais foram incorporados a uma equação de diferença finita de primeira ordem, escrita como $n_{t+1} = \frac{1}{2}F(n_t)S(n_t)n_t$, empregada para determinar a natureza da dinâmica populacional de *C. putoria*.

ABSTRACT

The effect of larval density on fertility and survival of *Chrysomya putoria* was analyzed in this study in order to characterize the dynamics of experimental populations of this species. Estimates of fertility and survival were incorporated into a first-order finite difference equation, written as $n_{t+1} = \frac{1}{2}F(n_t)S(n_t)n_t$. The dynamic behavior of this equation was assessed to deduce the nature of the population dynamics of *C. putoria*.

ÍNDICE

1. Introdução	1
2. Revisão de literatura	4
3. Material e métodos	8
3.1. Metodologia para coleta dos dados	8
3.2. Modelo matemático	10
3.3. Análise estatística	13
4. Resultados	15
5. Discussão	23
6. Conclusões	27
7. Referências bibliográficas	28

1. INTRODUÇÃO

Chrysomya putoria (Wiedemann) é uma espécie de mosca-varejeira da família Calliphoridae que ocorre na África desde a Tanzânia até o Congo (Zumpt, 1965). Esta espécie tem importância médico-sanitária devido aos seus hábitos de procriar-se em matéria orgânica em decomposição de origem animal (Guimarães *et al.*, 1978; Baumgartner & Greenberg, 1984), e por causar miíase no homem e nos animais, ou atuar como invasora secundária (Zumpt, 1965; Leclercq, 1990). *Chrysomya putoria* pode ainda veicular microorganismos patogênicos (Greenberg, 1971; Furlanetto *et al.*, 1984).

Recentemente três espécies de califorídeos, *C. putoria*, *C. megacephala* (Fabricius) e *C. albiceps* (Wiedemann), foram introduzidas no Brasil aparentemente com a chegada de portugueses refugiados da África (Angola e Moçambique), que em diversos casos portavam animais domésticos (Guimarães *et al.*; 1978,1979). *Chrysomya putoria* foi assinalada pela primeira vez no Brasil em Curitiba, Paraná, em 1975 (Imbiriba *et al.*, 1977). A partir de 1977, *C. putoria* foi encontrada nas cidades de São Paulo, Campinas e Santos, São Paulo (Guimarães *et al.*, 1978), sendo que coletas realizadas em 1979 no estado de São Paulo, registraram a ocorrência de *C. putoria* em 127 dos 139 municípios amostrados (Guimarães *et al.*, 1979).

Chrysomya putoria é uma espécie de rápida dispersão, tendo alcançado, após cinco anos, um raio de mais de 5000 km do local de introdução (Prado & Guimarães, 1982). A velocidade de dispersão de *C. putoria* na América do Sul foi estimada em 1,8 km/dia por Baumgartner (1984). Prado

& Guimarães (1982) ressaltaram que a alta prolificidade e a falta de especialização alimentar da fase larval, sugerem que *C. putoria* seja generalista e *r*-estrategista (alta razão entre esforços reprodutivos e esforços de manutenção [MacArthur & Wilson, 1967]); aspectos que, provavelmente, estariam associados à grande dispersão apresentada por esta espécie. Segundo Safriel & Ritte (1980), a capacidade de colonização bem sucedida, do ponto de vista demográfico, relaciona-se à taxa intrínseca de crescimento populacional (r) e à capacidade suporte (K); parâmetros estes que classicamente descrevem a dinâmica populacional dependente da densidade na equação logística

$$\frac{dN}{dt} = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right)$$

(Emlen, 1984).

Embora a colonização de uma nova área por uma espécie esteja relacionada a parâmetros da dinâmica populacional, raramente tem-se investigado formalmente as características da dinâmica de espécies invasoras. O crescimento populacional é um fenômeno quantitativo, cuja análise depende do uso de modelos que permitam deduzir os processos envolvidos na regulação e dinâmica populacional (Rose, 1989). Modelos teóricos (May, 1987) e análises em populações de insetos (Hassel *et al.*, 1976) demonstraram que as populações podem exibir comportamentos distintos dependendo da espécie. O espectro da dinâmica populacional pode variar de um simples ponto de equilíbrio estável a ciclos complexos que podem conduzir a regimes caóticos, passando por ciclos estáveis com oscilações entre dois ou mais pontos (May, 1975).

O objetivo do presente estudo é aplicar a teoria da ecologia populacional para analisar a dinâmica de *C. putoria*. Especificamente é empregado o modelo de Prout & McChesney (1985), que analisa o crescimento populacional dependente da densidade incorporando estimativas de fertilidade e sobrevivência, para deduzir as características da dinâmica de populações experimentais de *C. putoria*. O formalismo de Prout & McChesney (1985) é aqui empregado para determinar se o equilíbrio é de apenas um ponto ou cíclico, ou ainda, a existência de comportamento caótico.

2. REVISÃO DE LITERATURA

Chrysomya putoria (Wiedemann) teve sua origem no Velho Mundo, sendo encontrada inicialmente na África, ocorrendo desde a Tanzânia até o Congo (Zumpt, 1965). O gênero *Chrysomya* é reconhecido mundialmente pela importância médico-veterinária. Miíase primária na verdade só ocorre em *C. bezziana*. Outras espécies do gênero como *C. albiceps*, *C. putoria* e *C. megacephala* são consideradas necrófagas, sendo que já são conhecidos registros de miíases secundárias, humana e animal, provocadas por *C. putoria* em localidades como Guiné e Nigéria respectivamente (Zumpt, 1965; Otesile & Dipeolu, 1981). *Chrysomya putoria* é também considerada importante vetor mecânico de organismos patogênicos (Greenberg; 1971, 1973; Furlaneto *et al*, 1984).

Levantamentos feitos no território brasileiro, constataram a presença de *C. putoria* nos seguintes estados: Amazonas, Pará, Maranhão, Bahia, Goiás, Mato Grosso do Sul, São Paulo, Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul (Guimarães *et al.*, 1979; Ferreira, 1983; Paraluppi & Castellón, 1991). Em 1976 *C. putoria* atingiu a Argentina e é provável que, entre outubro de 1978 e julho de 1979, tenha chegado à Colômbia. É possível que *C. putoria* tenha se introduzido no Peru e Paraguai em 1980, pois, em dezembro de 1981, foi a mosca-varejeira mais abundante no Peru (Laurence, 1986). Em 1983 a espécie já se encontrava na Bolívia (Laurence, 1986).

Chrysomya putoria tem sido observada em grande número nos aviários, sobre carcaças de aves, ovos quebrados e no esterco acumulado sob as gaiolas

de galinhas poedeiras, superando em número até mesmo *Musca domestica* (Guimarães, 1984). A atual freqüência de *C. putoria*, particularmente na região de Campinas, São Paulo, difere daquela observada por Linhares em 1977 (Linhares, 1981). É possível que *C. putoria* inicialmente tenha obtido maior sucesso na colonização que *C. megacephala*, graças à fatores como melhor capacidade de dispersão (Guimarães, 1984) e/ou ciclo de vida mais rápido (Linhares, 1988). Deve-se considerar ainda o fato de que as coletas foram feitas na região urbana de Campinas, São Paulo, local em que *C. megacephala* aparece normalmente com grande freqüência, pois é mais sinantrópica que *C. putoria* (Mendes, 1991).

A freqüência de *C. putoria* tem variado geograficamente e ao longo do tempo desde a sua introdução. Os dados sobre a freqüência de *C. putoria*, embora escassos, sugerem que a abundância desta espécie tem variado desde a sua introdução. Em Campinas *C. putoria* foi a espécie mais freqüente em 1977 representando 87,5% do total coletado (Linhares, 1981), ao passo que em 1991 representou apenas 10,8% dos califorídeos encontrados nesta cidade (Mendes, 1991). A espécie mais freqüente neste último levantamento foi *C. megacephala* representando 58,5% dos califorídeos, seguida de *C. albiceps* que representou 11,2% das espécies de califorídeos coletados (Mendes, 1991). Já em Manaus, Amazonas, *C. putoria*, foi a segunda espécie mais encontrada na zona urbana em 1991, representando 41% dos califorídeos. A primeira espécie em abundância foi *C. megacephala* representando 44,5% dos dípteros da família Calliphoridae e a terceira, *C. albiceps* que representou 11,6% dos

califorídeos encontrados (Paraluppi & Castellón, 1991).

Assim, *C. putoria* apresenta aparentemente uma vantagem na colonização inicial, mas posteriormente cede lugar principalmente à *C. megacephala*. O índice sinantrópico de *C. putoria* também varia geograficamente. Em 1977 esta espécie apresentou um índice de sinantropia de +31,7 em Campinas, São Paulo. Em Goiânia, Goiás, o índice foi de +88,3 em 1983 (Ferreira, 1983). No mesmo ano, *C. putoria* apresentou um índice de sinantropia de +57,4 na cidade do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro (D'Almeida & Lopes, 1983).

Algumas pesquisas básicas e de grande significância tem sido realizadas com *C. putoria*, como os aspectos da biologia reprodutiva (Avancini & Prado, 1986). Um mínimo de seis dias foi constatado ser necessário para que as fêmeas de *C. putoria* tenham seus folículos ovarianos totalmente desenvolvidos desde que devidamente alimentadas com dieta protéica. Sob dieta constituída por água e açúcar, *C. putoria* demonstrou-se anautógena, porém preservou seu potencial reprodutivo. A espécie desenvolveu folículos da segunda camada mesmo quando os primeiros não tinham ainda sido ovipostos, multiplicando assim o número de ovos a serem deixados durante uma postura (Avancini & Prado, 1986). Os ovários de *C. putoria* são do tipo meroístico politrófico contendo cerca de 80 ovariolos por ovário. Há 15 células tróficas por folículo e o núcleo destas pode apresentar uma ploidia final de até 13 vezes a inicial. No início do processo de multiplicação desse material nuclear são visíveis cromossomos politênicos típicos. Esses núcleos apresentam um

corpúsculo de DNA bastante evidente o qual não é encontrado descrito para outras espécies da família (Avancini & Prado, 1986).

A alteração cromatínica/cromossômica mais marcante durante o desenvolvimento das células relacionadas ao processo de formação dos ovos, foi a organização do material cromatínico sob a forma de cromossomos politênicos típicos (Avancini, 1988). Em fêmeas adultas sem dieta proteica, os cromossomos politênicos podem permanecer como tal por um período muito mais longo do que quando sob dieta padrão (Avancini, 1988).

Em recente estudo da competição intra-específica em *C. putoria*, demonstrou-se que a fecundidade e a taxa de pupariação de *C. putoria* decrescem com a competição intra-específica quando esta é intensa (Ribeiro, 1990). Já a taxa de emergência não foi influenciada pelo efeito das densidades, indicando que todas as larvas que atingiram o peso mínimo para pupar, o fizeram, mantendo uma taxa entre 60 a 98% (Ribeiro, 1990). A temperatura parece ter sido a variável que mais influenciou *C. putoria*, já que à 40°C obteve-se ótimo desenvolvimento larval, contudo a pupariação não ocorreu. A média do número de ovos por fêmea foi a maior à 29°C (Ribeiro, 1990). O tempo de desenvolvimento diminuiu à medida que as densidades eram manipuladas para valores mais altos, o que caracteriza a competição como do tipo explorativo (Ribeiro, 1990).

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Metodologia para coleta dos dados

Exemplares de *C. putoria* foram coletados nas proximidades do Departamento de Parasitologia do Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP. Para a realização da coleta, foi utilizado um recipiente contendo carcaça de roedores e fezes de galinha, que ficou exposto ao ambiente como atrativo. A coleta foi feita utilizando um puçá com diâmetro de 40 cm. Depois de coletados, os insetos foram anestesiados submetendo-os à baixa temperatura. Após a triagem e identificação, os exemplares de *C. putoria* foram acondicionados em gaiola de nylon com armação de ferro, medindo 30x30x48 cm. Água e açúcar foram fornecidos regularmente às moscas. Esta foi considerada a geração parental do experimento.

Para estudar o efeito da densidade larval sobre a fertilidade e sobrevivência de *C. putoria*, foi utilizada a geração F_2 , pelo fato de ser progênie de uma geração cujo ciclo completo se deu em condições de laboratório. Para a formação da geração F_1 foi oferecida carne moída às fêmeas adultas da geração parental como estímulo à oviposição. Após a postura, os ovos foram colocados em placa de petri contendo papel de filtro umedecido com solução fisiológica a 0,85%, para aguardar a eclosão. As larvas que eclodiram foram transferidas para carcaças e/ou carne moída contidos em frascos de vidro cobertos com organza. Os frascos foram então colocados em sala com temperatura à $25 \pm 1^\circ\text{C}$, umidade relativa de 60% e fotoperíodo de 12 horas.

Ao final do desenvolvimento larval, os frascos foram colocados em recipientes plásticos maiores cobertos com organza, contendo maravalha, substrato este utilizado para a pupariação. Imediatamente após a emergência, as moscas foram transferidas para a gaiola, onde receberam água e açúcar. Fígado bovino fresco, foi oferecido aos adultos, para possibilitar o desenvolvimento ovariano (Linhares, 1988). O processo de alimentação destinado às fêmeas adultas foi feito da seguinte forma: no terceiro e quarto dia após a emergência, o fígado foi fornecido por oito horas seguidas. No quinto e no sexto dia os adultos receberam fígado por três horas já que não se alimentam imediatamente após a sua emergência, e sim, apenas 48 ou 72 horas depois, quando a maior parte do corpo gorduroso já tiver sido consumida. Além disso este processo impede o início do desenvolvimento do segundo ciclo gonotrófico do inseto, sem que a postura dos ovos do primeiro tenha ocorrido, o que pode ocorrer com alimentação excessiva de proteína (Linhares, 1988). A carne moída foi oferecida em seguida para a oviposição e formação da geração F_2 .

Os ovos foram mantidos em papel de filtro embebido em solução fisiológica a 0,85% até o momento da eclosão. Foram formadas 20 densidades larvais (100 a 2000) replicadas da seguinte forma: da densidade 100 à 500 foram feitas três replicatas, ou seja, um frasco teste com três réplicas; da densidade 600 à 900, um frasco teste com duas réplicas; da densidade 1000 até a 1200, um frasco teste e uma réplica e a partir da densidade 1300, somente um frasco para cada densidade foi utilizado (Ribeiro, 1990; Von

Zuben, 1992).

As larvas correspondentes às diferentes densidades foram contadas com o auxílio de um contador manual Veeder-root e colocadas em frascos de vidro contendo 50g de meio de cultura artificial consistente de dieta oligídica (Leal *et al.*, 1982) com a seguinte composição para 1000 mL de água destilada:

- Leite em pó - 100g
- Levedura de cerveja - 100g
- Ágar - 10g
- Caseína - 5g
- Nipagin - 2g

Os frascos com o meio artificial foram cobertos com organza e posteriormente colocados em recipientes plásticos maiores, cobertos também com organza e contendo maravalha. Após a pupariação e emergência, os adultos foram transferidos para as gaiolas formando as colônias das diversas densidades.

A sobrevivência nas diferentes densidades foi determinada pela contagem do número de pupários que representam os indivíduos que emergiram. A fertilidade foi determinada pela contagem do número de ovos produzidos por trinta fêmeas aleatoriamente retiradas de cada gaiola e mortas com éter sulfúrico. Para a dissecação das fêmeas utilizou-se pinças e estiletos entomológicos. De cada exemplar foram retirados os ovários para a contagem dos ovos. Para a contagem dos ovos foram utilizados lupa e contador manual.

3.2. Modelo matemático

A dinâmica populacional de *C. putoria* foi analisada com o modelo de Prout & McChesney (1985) que incorpora estimativas de fertilidade e sobrevivência em uma função recursiva. A análise considera os efeitos produzidos pelas crescentes densidades em gerações subseqüentes, n_t e n_{t+1} .

A equação que modela a dinâmica populacional é escrita como,

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

onde a fertilidade $[F(n)]$ e a sobrevivência $[S(n)]$ são funções decrescentes do número de imaturos (n). A fração $1/2$ indica que metade dos sobreviventes são fêmeas.

A equação (1) pode ser escrita na forma geral

$$N_{t+1} = f(N_t). \quad (2)$$

A análise do comportamento de uma população ao longo das gerações, é feita determinando o estado de equilíbrio associado à equação 2. O valor que satisfaz a relação

$$N_{t+1} = N_t = N^*$$

para que não haja alteração de uma geração para outra, é denominado solução de equilíbrio (Hassell, 1975). A equação (2) implica que N^* também satisfaz a relação

$$N^* = f(N^*) \quad (3)$$

considerando-o como um ponto fixo da função f , uma vez que uma solução para a equação (3) é mais simples que uma solução geral para a equação (2). Considerando N^* uma solução de equilíbrio, é importante saber se dado

um valor N_t próximo a N^* , este retorna ao equilíbrio (Luenberg, 1979) . A equação

$$N_t = N^* + \xi_t \quad (4)$$

onde ξ_t é uma pequena perturbação de N^* , reduz o problema a uma equação linear, permitindo assim a aplicação da teoria das equações de diferença lineares (Luenberg, 1979). Deduz-se a partir das equações (3) e (4) que a perturbação ξ_t satisfaz

$$\xi_{t+1} = N_{t+1} - N^* = f(N_t) - N^* = f(N^* + \xi_t) - N^*$$

(Luenberg, 1979). Considerando que ξ_t é uma pequena quantidade, expandimos a função $N(t)$ em uma série de Taylor para aproximar o valor de f de N_{t+1} . Assim,

$$f(N^* + \xi_t) = f(N^*) + \left. \frac{df}{dN} \right|_{N_t=N^*} \xi_t + O(\xi_t^2),$$

onde $O(\xi_t^2)$ indica termos de ordem superior que são pequenos comparados ao termo linear e podem ser desprezados. Esta aproximação resulta do cancelamento de termos na equação (5), já que $f(N^*) = N^*$ de acordo com a equação (3). Portanto a aproximação

$$\xi_{t+1} \approx f(N^*) - N^* + \left. \frac{df}{dN} \right|_{N_t=N^*} \xi_t$$

pode ser escrita da seguinte forma:

$$\xi_{t+1} = \left. \frac{dN_{t+1}}{dN_t} \right|_{N_t=N^*} \xi_t \quad (5)$$

onde:

$$\left. \frac{dN_{t+1}}{dN_t} \right|_{N_t=N^*} = \lambda. \quad (6)$$

A constante λ é obtida calculando a derivada de f no ponto N^* , que determina a dinâmica da equação (6) (Murray, 1989). A equação (6) é linear e sua solução pode ser escrita como

$$\xi_t = \lambda^t \xi_0. \quad (7)$$

Observando a equação (7) é evidente que se $\lambda < 1$, a perturbação diminui e o equilíbrio é estável. Portanto, a condição de equilíbrio pode ser escrita como

$$\left. \frac{dN_{t+1}}{dN_t} \right|_{N_t=N^*} < 1 \quad (8)$$

(Hofbauer & Sigmund, 1988).

Empregando a equação (1) deduz-se que o número de imaturos em equilíbrio k é dado por $n_{t+1} = n = k$, e esta condição ocorre quando

$$\frac{1}{2}F(k)S(k) = 1 \quad (9)$$

ou $F(k)S(k) = 2$. Já o número de adultos em equilíbrio K pode ser obtido através da relação

$$K = S(k)k. \quad (10)$$

De acordo com a equação (6), a expressão geral para o autovalor (λ) associado à equação (1) é obtida pela derivada de n_{t+1} em relação a n_t avaliada em k , produzindo

$$\lambda = 1 + \frac{1}{2}kS(k) \left. \frac{dF(n_t)}{dN_t} \right|_{n_t=k} + \frac{1}{2}kF(k) \left. \frac{dS(n_t)}{dn_t} \right|_{n_t=k} \quad (11)$$

3.3. Análise estatística

Para cada densidade larval foi calculada a média e desvio padrão do número de ovos obtidos, bem como o percentual médio de sobrevivência, com respectivo desvio padrão. Foram empregadas regressões linear, exponencial e hiperbólica para ajustar os dados de fertilidade e sobrevivência. As regressões foram calculadas com o módulo PROC REG do pacote estatístico SAS (SAS Institute, 1988).

4. RESULTADOS

A fertilidade e a sobrevivência de *C. putoria* decresceram com o aumento da densidade larval (Figura 1). O número médio de ovos obtido na densidade 100 foi 187,43 decrescendo para 65,46 na densidade 1900 (Tabela 1). A maior taxa média de sobrevivência (73,25 %) também foi observada na densidade 100 e sofreu uma queda gradativa com algumas oscilações nas densidades 700, 1300 e 1800, atingindo um valor mínimo de 4,65% na densidade 2000 (Tabela 1).

Três regressões, linear, exponencial e hiperbólica foram ajustadas aos dados de fertilidade e sobrevivência (Tabela 2). O decréscimo da fertilidade e sobrevivência com o aumento da densidade larval foi estatisticamente significativo ($P < 0,0001$). Os ajustes linear e exponencial para fertilidade mostraram-se semelhantes entre si e superiores ao ajuste hiperbólico (Tabela 2). Para a sobrevivência, o ajuste exponencial foi ligeiramente superior ao linear mas ambos apresentaram valores superiores ao do ajuste hiperbólico (Tabela 2).

Considerando que a regressão exponencial ajustou-se melhor aos dados especialmente à sobrevivência, a função exponencial foi utilizada para descrever a dinâmica populacional de *C. putoria*. A equação exponencial pode ser escrita como $F = F^* e^{-fn}$ para fertilidade e $S = S^* e^{-sn}$ para sobrevivência. F^* e S^* são os interceptos da análise de regressão que representam valores máximos de fertilidade e sobrevivência e f e s são os coeficientes de regressão que estimam a taxa de variação da fertilidade e sobrevivência em

função da densidade de imaturos (Tabela 2). A aplicação das funções exponenciais à equação (1) ao modelo de Prout & McChesney (1985) pode ser escrita como:

$$n_{t+1} = Re^{-(f+s)n_t} n_t, \quad (12)$$

onde $R = \frac{1}{2}FS$ é a taxa finita de crescimento populacional nas densidades baixas (Prout & McChesney 1985). O número de imaturos em equilíbrio (k) obtido da equação (9) é dado por

$$k = \frac{\ln \frac{FS}{2}}{f+s}. \quad (13)$$

Com o uso da função exponencial e da equação (10) o número de adultos em equilíbrio (K) pode ser obtido pela equação

$$K = Se^{-sk}k, \quad (14)$$

e o autovalor (λ) que descreve a estabilidade do ponto de equilíbrio é obtido a partir da equação (11) como

$$\lambda = 1 - \frac{1}{2}kFfe^{-JkS}(k) - \frac{1}{2}kSse^{-sk}kF(k). \quad (15)$$

Utilizando os parâmetros F^* , S^* , s e f (Tabela 2) na equação (12) a dinâmica populacional de *C. putoria* pode ser descrita pela expressão:

$$n_{t+1} = \frac{1}{2}[(19,47exp - 0,00059n_t)(0,82exp - 0,00116n_t)]n_t. \quad (16)$$

A Figura 2 descreve o crescimento populacional dependente da densidade em *C. putoria* modelado pela equação (16). Este gráfico é obtido multiplicando valores de n_t para diferentes densidades para obter os valores de n_{t+1} . A

linha de 45° intercepta a função no ponto de equilíbrio (k). O número de ovos em equilíbrio (k) obtido a partir da equação (13) é 1184 e o número de adultos em equilíbrio (K), obtido a partir da equação (14) é 246.

A estabilidade do equilíbrio demonstrado na Figura 2 foi analisada pelo autovalor ($\lambda = -1,07786$) dado pela equação (15) calculado no ponto de equilíbrio (k). O autovalor é maior que 1 em módulo; portanto o estado de equilíbrio não é de apenas um ponto [ver equação (8)].

A dinâmica de imaturos e adultos de *C. putoria* é representada graficamente pelas equações $n_{t+1} = \frac{1}{2}Fe^{-fn_t}Se^{-sn_t}n_t$ e $N_{t+1} = Se^{-sn_t}n_t$ por 30 gerações, e exibe um ciclo limite estável de dois pontos para imaturos e adultos nas populações experimentais analisadas (Figuras 3 A,B). Os números de imaturos e adultos em equilíbrio são representados pela linha pontilhada (Figuras 3 A,B). O número máximo de adultos (N_{max}) é 260. Os números de imaturos no ciclo são 789 e 1577, e os números de adultos no ciclo limite são 205 e 258 (Figura 3B).

TABELA 1

Estimativas de Fertilidade e Sobrevivência em

20 Densidades Larvais de *Chrysomya putoria*

Densidade	Fertilidade		Sobrevivência (%)	
	N	Média± DP	N	Média ± DP
100	90	187.43±34.54	4	73.25±3.86
200	90	171.63±22.74	4	70.12±5.08
300	89	168.00±48.84	4	39.66±5.47
400	90	157.23±31.35	4	40.12±5.21
500	90	172.33±33.45	4	44.70±5.29
600	90	154.61±31.19	3	45.05±8.44
700	90	129.98±30.46	3	52.95±2.06
800	90	109.14±24.53	3	52.41±1.82
900	90	115.70±30.52	3	38.92±3.52
1000	60	126.61±35.36	2	25.10±4.24
1100	60	97.86±34.29	2	20.95±3.66
1200	60	86.36±23.57	2	19.41±2.24
1300	30	82.06±28.02	1	25.38
1400	30	73.90±18.07	1	9.35
1500	30	82.76±19.89	1	10.93
1600	30	75.26±12.58	1	7.18
1700	30	80.13±17.94	1	13.64
1800	30	86.96±16.32	1	18.00
1900	30	65.46±16.65	1	7.94
2000	30	67.86±15.81	1	4.65

TABELA 2

Ajuste de Regressões aos Dados de Fertilidade e Sobrevivência de *Chrysomya putoria*

	Fertilidade		
	Linear	Exponencial	Hiperbólica
Fertilidade máxima (F^*)	186,63 ($\pm 1,72$)	19,47 ($\pm 2,88 \times 10^{-1}$)	22,26 ($\pm 8,63 \times 10^{-1}$)
Coefficiente de regressão (f)	$6,96 \times 10^{-2}$ ($\pm 1,79 \times 10^{-3}$)	$5,94 \times 10^{-4}$ ($\pm 1,52 \times 10^{-5}$)	$5,69 \times 10^{-5}$ ($\pm 1,74 \times 10^{-6}$)
Valor de t	38,78*	38,94*	32,70*
R^2	55,08	55,28	46,58
ANOVA	1504*	1516*	1070*
	Sobrevivência		
	Linear	Exponencial	Hiperbólica
Sobrevivência máxima (S^*)	0,656 ($\pm 2,75 \times 10^{-2}$)	0,821 ($\pm 6,86 \times 10^{-2}$)	0,706 ($\pm 7,39 \times 10^{-1}$)
Coefficiente de regressão (s)	$3,31 \times 10^{-4}$ ($\pm 3 \times 10^{-5}$)	$1,16 \times 10^{-3}$ ($\pm 8,76 \times 10^{-5}$)	$6,02 \times 10^{-3}$ ($\pm 6,80 \times 10^{-4}$)
Valor de t	11,01*	13,26*	8,85*
R^2	73,39	80,01	64,99
ANOVA	121*	176*	77,09*

* $P < 0,001$

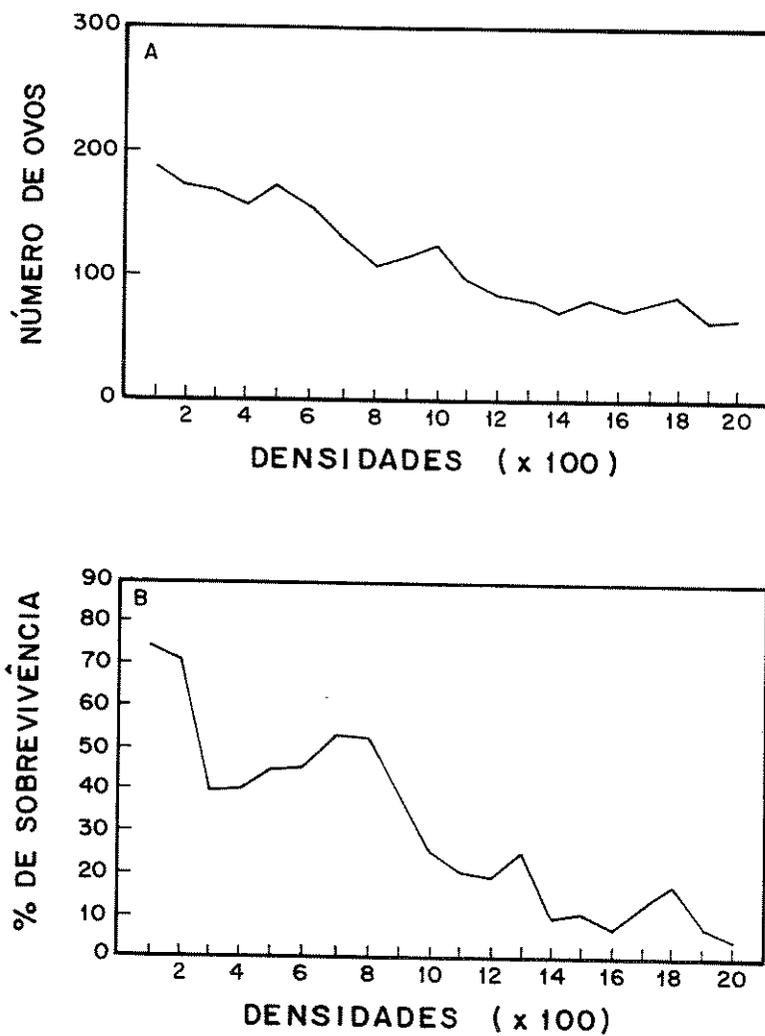


Figura 1. Variação na fertilidade (A) e na sobrevivência (B) em função da densidade larval em *Chrysomya putoria*.

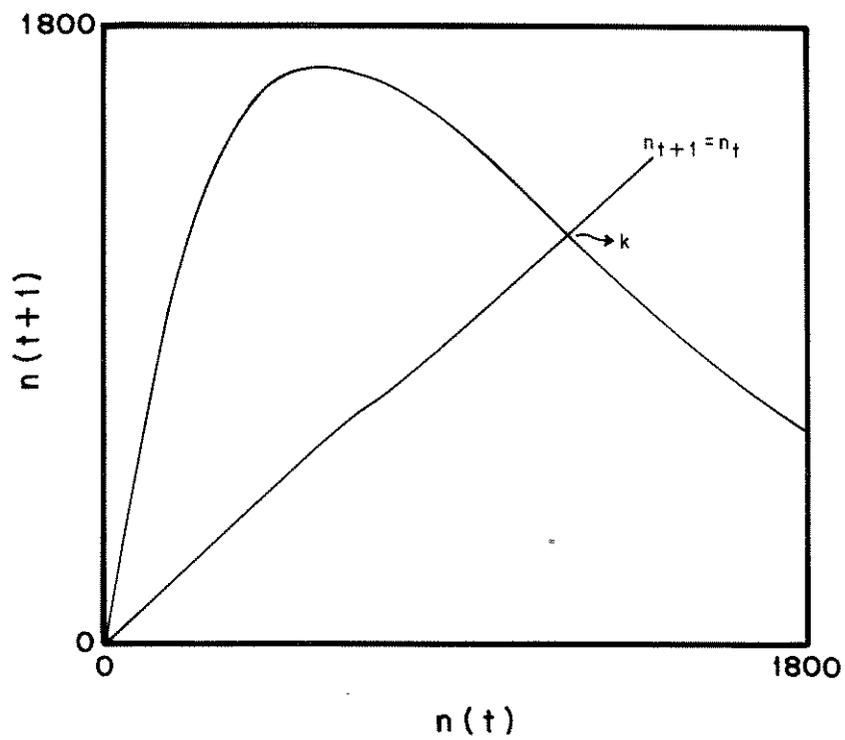


Figura 2. Gráfico da recorrência para o número de imaturos nas gerações n_t e n_{t+1} . k é o número de imaturos em equilíbrio em *C. putoria*.

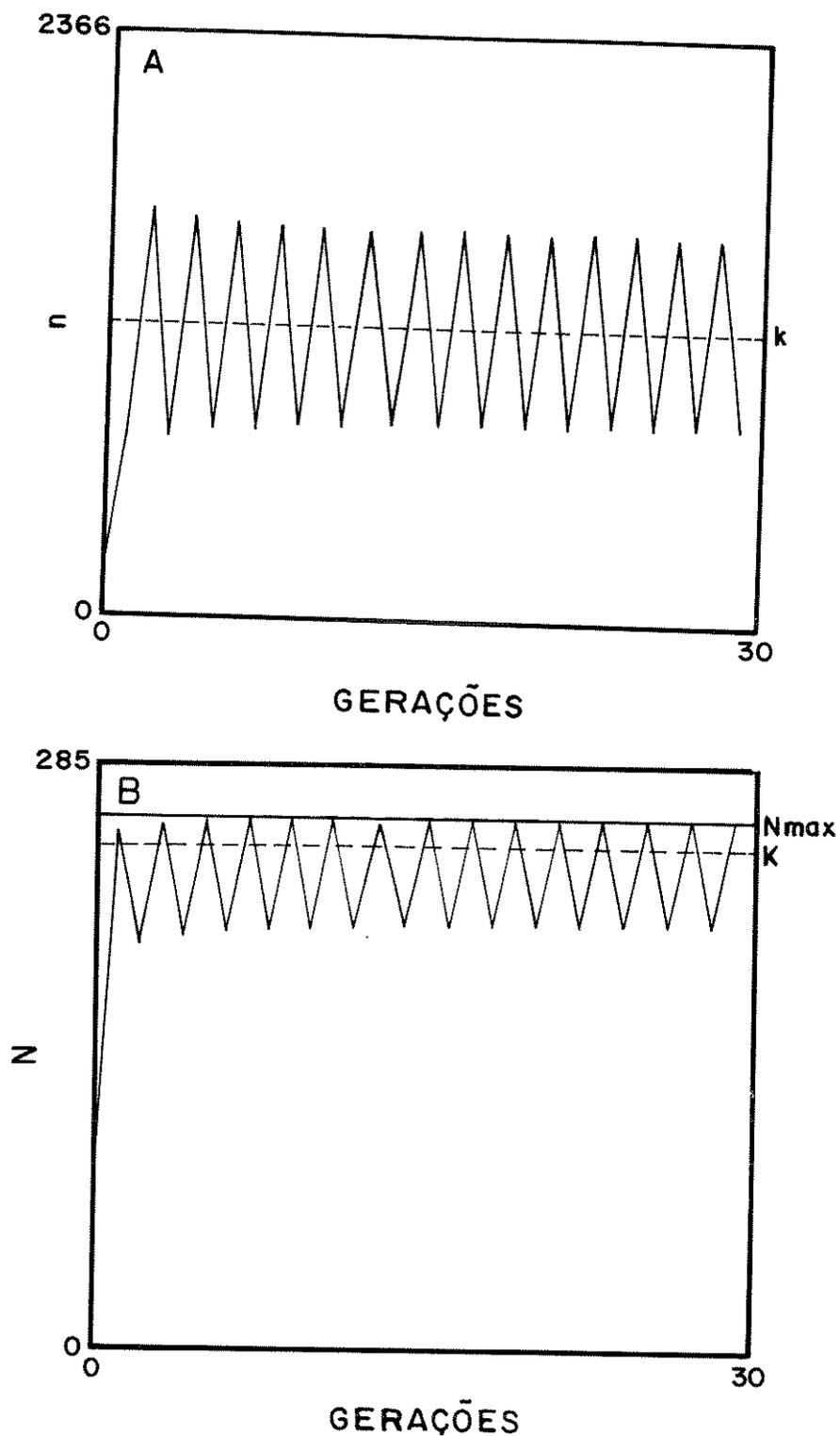


Figura 3. Iteração por 30 gerações da recorrência para o número de imaturos (n) (A) e adultos (N) (B). k e K são, respectivamente, o número de imaturos e de adultos em equilíbrio. N_{max} é o número máximo de adultos em *Chrysomya putoria*.

5. DISCUSSÃO

Os resultados obtidos neste estudo mostram que a fertilidade e a sobrevivência decresceram significativamente com o aumento da densidade larval em *C. putoria*. Resultados semelhantes foram obtidos por Ribeiro *et al* (1990). O efeito da densidade larval sobre a sobrevivência e a fertilidade tem sido também observado em outros dípteros necrófagos, como *Hemipyrellia ligurriens* (Calliphoridae) e *Boettcherisca formosensis* (Sarcophagidae) (So & Dudgeon, 1989), e resultados semelhantes foram obtidos recentemente com *C. megacephala* (Goodbrod & Goff, 1990; Reis *et al.*, 1992). O decréscimo na fertilidade e sobrevivência a partir das densidades intermediárias observado para *C. putoria* neste estudo reflete, provavelmente, competição por recursos limitados no estágio larval (Mueller, 1985).

A trajetória da densidade larval de *C. putoria* em gerações subsequentes modelada pela equação (1) sugere a existência de competição por alimento do tipo explorativo, na qual ocorre divisão equitativa de recursos entre os indivíduos (Nicholson, 1954; De Jong, 1976). O padrão produzido por este tipo de competição é exatamente aquele observado na Figura 2, onde a trajetória larval é representada graficamente por uma curva aproximadamente convexa que retorna á abcissa após atingir um ponto máximo. Competição intra-específica do tipo explorativo no estágio larval tem sido demonstrada em estudos com diferentes espécies de dípteros necrófagos (Mackerras, 1933; Ulyett, 1950; Reis *et al.*, 1992; Ribeiro *et al.*, 1992), e acredita-se que a competição seja também um importante mecanismo na estruturação de co-

munidades de dípteros necrófagos (Kneidel, 1985; So & Dudgeon, 1989).

A dinâmica de *C. putoria* modelada pela equação de diferença finita desenvolvida por Prout & McChesney (1985), revelou um ciclo limite com dois pontos para imaturos e adultos, conforme a Figura 3. Resultados semelhantes foram obtidos para *C. megacephala* (Von Zuben *et al.*, 1992). O número de ovos em equilíbrio ($k = 1184$) bem como o número de adultos em equilíbrio ($K = 246$) obtidos para *C. putoria* foram também semelhantes àqueles obtidos por Von Zuben *et al.* (1992) com *C. megacephala*, onde $k = 1100$ e $K = 178$. A estabilidade do equilíbrio de *C. putoria*, analisada pelo autovalor associado à equação (10), revelou que $\lambda = -1,07786$ é próximo ao obtido no estudo com *C. megacephala* ($\lambda = -1,2474$) (Von Zuben *et al.*, 1992).

O comportamento qualitativo da dinâmica de *C. putoria* apresentando dinâmica com ciclo limite de dois pontos, é uma das possibilidades dentro do espectro de comportamento dinâmico que teoricamente pode ocorrer em populações naturais, e que pode abranger ainda equilíbrio estável de um ponto, além de dinâmica cíclica com período variável, até ciclos que não se repetem, denominados caóticos (May, 1985). As características dinâmicas de populações experimentais e na natureza têm sido objeto de controvérsia. Em estudo clássico, Hassel *et al.* (1976) analisaram dados de densidade populacional em 24 espécies de insetos, e empregaram um modelo populacional para determinar as características dinâmicas de cada espécie. A maioria das populações de insetos estudadas por Hassel *et al.* (1976), mostraram um re-

torno monotônico a um ponto de equilíbrio estável. Poucos foram os exemplos de depressão oscilatória e ciclo limite estável, e nenhuma espécie apresentou regime caótico. Os resultados do estudo de Hassel *et al.* (1976) levaram os autores a concluir que a dinâmica cíclica e caótica são fenômenos raros na natureza. Esta conclusão foi sustentada por Mueller (1985) em estudo realizado com populações de *Drosophila*. O comportamento das populações de *Drosophila* foi determinado por equilíbrio assintoticamente estável com eventuais flutuações, tidas como reflexo das oscilações ambientais.

Todavia, estudos recentes tanto em populações experimentais quanto na natureza, sugerem que a dinâmica cíclica complexa como observada para *C. putoria* e *C. megacephala* (Von Zuben *et al.*, 1992), não é um fenômeno raro como suposto por Hassel *et al.* (1976). O estudo da dinâmica de insetos de florestas tem revelado dinâmica estável, ciclo limite e regime caótico (Turchin; 1990, 1991). Além disto Witteman *et al.* (1990) demonstraram recentemente que a dinâmica complexa com ciclos que apresentam mais de um ponto não são infreqüentes em populações naturais.

Os resultados de Turchin (1990, 1991) e Witteman *et al.* (1990) contrastam com os de Hassel *et al.* (1976), e são evidência da existência de dinâmica não linear complexa em populações naturais (Logan & Allen, 1992), e sugerem que a dinâmica cíclica observada em *C. putoria* neste estudo e em *C. megacephala* por Von Zuben *et al.* (1992), não reflete apenas a dinâmica de populações experimentais mantidas em laboratório. Todavia, a confirmação da existência de comportamento oscilatório nestas espécies

exigirá o monitoramento de populações naturais.

A análise de parâmetros populacionais como os enfocados neste estudo pode contribuir para a caracterização de espécies colonizadoras como *C. putoria*. É evidente, todavia, que a colonização e dispersão de espécies é um fenômeno complexo cuja compreensão demanda estudos de natureza genética (Groves & Burdon, 1986), além da dedução das características da dinâmica populacional e demografia. *Chrysomya putoria* por sua rápida dispersão, bem como suas interações com *C. megacephala* e outros dípteros necrófagos da fauna nativa (Prado & Guimarães, 1982) apresenta-se como um modelo para análise de processos ecológicos e genéticos de diferenciação em novos ambientes.

6. CONCLUSÕES

A fertilidade e a sobrevivência decresceram significativamente com o aumento da densidade larval em *Chrysomya putoria*. A trajetória da densidade larval em gerações subseqüentes apresentou uma forma convexa que, após atingir um ponto máximo, retorna à abcissa indicando competição do tipo explorativo. A dinâmica de *C. putoria* exibiu um ciclo limite estável de dois pontos para imaturos e adultos.

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Avancini, M. R. P. & A. P. Prado. 1986. Oogenesis in *Chysomya putoria* (Wiedemann) (Diptera: Calliphoridae). Int. J. Insect Morphol. & Embryol. 15:375-384.
- Avancini, M. R. P. 1988. Desenvolvimento nuclear de células tróficas ovarianas de *Chysomya putoria* (Wiedemann) (Diptera: Calliphoridae). Tese de Doutorado - Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- Baumgartner, D. L. & B. Greenberg. 1984. The genus *Chrysomya* (Diptera: Calliphoridae) in the New World. J. Med. Entomol. 21:105-113.
- D'Almeida, J. M. & H. S. Lopes. 1983. Sinantropia de dípteros caliptratos (Calliphoridae) no Estado do Rio de Janeiro. Arq. Univ. Fed. Rur. Rio de Janeiro. 6:39-48.
- De Jong, G. 1976. A model of competition for food. I. Frequency dependent viabilities. Amer. Natur. 110:1013-1027.
- Emlen, J. M. 1984. Population Biology. Macmillan Publishing Company, New York.
- Ferreira, M. J. M. 1983. Sinantropia de Calliphoridae (Diptera) em Goiânia, Goiás. Revta. Brasil. Biol. 43:199-210.
- Furlanetto, S. M. P., M. L. C. Campos & C. M. Harsi. 1984. Microorganismos enteropatogênicos em moscas africanas pertencentes ao gênero

- Chrysomya* (Diptera: Calliphoridae) no Brasil. Revta. Microbiol., São Paulo, 15:170-174.
- Goodbrod, J. R. & M. L. Goff. 1990. Effects of larval population density on rates of development and interactions between two species of *Chrysomya* (Diptera: Calliphoridae) in laboratory culture. J. Med. Entomol. 27:338-343.
- Greenberg, B. 1971. Flies and disease. Vol. 1. Princeton Univ. Press. Princeton.
- Greenberg, B. 1973. Flies and disease. Vol. 2. Princeton Univ. Press. Princeton.
- Groves, R. H. & J. J. Burdon (eds.). 1986. Ecology of biological invasions. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Guimarães, J. H., A. P. Prado & A. X. Linhares. 1978. Three newly introduced blowfly species in Southern Brazil (Diptera: Calliphoridae). Rev. 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 Brasil (Diptera: Calliphoridae). Rev. bras. Ent. 23:245-255.
- Guimarães, J. H. 1984. Considerações gerais sobre moscas do gênero *Chrysomya* no Brasil. Agroquímica 24:8-12.

- Hassell, M. P. 1975. Density dependence in single-species populations. *J. Anim. Ecol.* 44:283-295.
- Hassell, M. P., J. Lawton & R. M. May. 1976. Patterns of dynamical behaviour in single-species populations. *J. Anim. Ecol.* 45:471-486.
- Hofbauer, J. & K. Sigmund. 1988. The theory of evolution and dynamical systems. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Imbiriba, A. S., D. T. Izutani, I. T. Milhoretto & E. Luz. 1977. Introdução da *Chrysomya chloropyga* (Wiedemann, 1818) na região neotropical (Diptera, Calliphoridae). *Arq. Biol. Tecnol.* 20:35-39.
- Kneidel, K. A. 1985. Patchiness, aggregation and the coexistence of competitors for ephemeral resources. *Ecol. Entomol.* 10:441-448.
- Laurence, B. R. 1986. Old World blowflies in the New World. *Parasitol. Today* 2:77-79.
- Leal, T. T. S., A. P. Prado & A. J. Antunes. 1982. Rearing the larvae of blowfly *Chrysomya chloropyga* (Wiedemann) (Diptera, Calliphoridae) on oligidic diets. *Revta. bras. Zool.* 1:41-44.
- Leclercq, M. 1990. Les Myiases. *Annls. Soc. Ent. Fr.* 26:335-350.
- Linhares, A. X. 1981. Synanthropy of Calliphoridae and Sarcophagidae (Diptera) in the city of Campinas, São Paulo, Brazil. *Rev. bras. Ent.* 25:189-215.

- Linhares, A. X. 1988. The gonotrophic cycle of *Chrysomya megacephala* (Diptera, Calliphoridae) in the laboratory. *Revta bras. Ent.* 32:383-392.
- Logan, J. A. & J. C. Allen. 1992. Nonlinear dynamics and chaos in insect populations. *Annu. Rev. Entomol.* 37:455-477.
- Luenberg, D. G. 1979. Introduction to dynamical systems. John Wiley, New York.
- MacArthur, R. H. & Wilson, E. O. 1967. The theory of island biogeography. Princeton: Princeton University Press.
- Mackerras, M. J. 1933. Observations on the life-histories, nutritional requirements and fecundity of blowflies. *Bull. Ent. Res.* 24:354-362.
- May, R. M. 1975. Biological populations obeying difference equations: stable points, stable cycles, and chaos. *J. Theor. Biol.* 51:511-524.
- May, R. M. 1985. Regulation of populations with non-overlapping generations by microparasites: a purely chaotic system. *Am. Nat.* 125:573-584.
- May, R. M. 1987. Chaos and the dynamics of biological populations. *Proc. R. Soc. Lond.* 413:27-44.
- Mendes, J. 1991. Relação entre atratividade por iscas e estágios de desenvolvimento ovariano em fêmeas de dípteros muscóides sinantrópicos de Campinas, SP. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, São Paulo.

- Mueller, L. D. 1985. The evolutionary ecology of *Drosophila*. *Evol. Biol.* 19:37-98.
- Murray, J. D. 1989. *Mathematical biology*. Springer Verlag, Berlin.
- Nicholson, A. J. 1954. An outline of the dynamics of animal populations. *Austr. J. Zool.* 2:9-65.
- Otesile, E. B. & O. O. Dipeolu. 1981. A case of sheep strike in a neonatal lamb caused by *Lucilia cuprina*. *Zentrabl. Veterinarmed. Reihe B.* 28:654-658.
- Paraluppi, N. D. & E. G. Castellón. 1991. Levantamento Taxonômico e Variação sazonal de Calliphoridae (Diptera) em Manaus, Amazonas. Resumo XII Cong. Soc. Bras. Parasitologia. *Rev. Inst. Med. Trop. São Paulo.*33(8):S78.
- 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.* 26:225-231.
- Prout, T. & F. McChesney. 1985. Competition among immatures affects their adult fertility: population dynamics. *Am. Nat.* 126:521-558.
- Reis, S. F., C. J. Von Zuben, W. A. C. Godoy & O. B. Ribeiro. 1992. Dinâmica larval e efeitos sobre a aptidão do adulto em *Chrysomya megacephala* e *Chrysomya putoria* (Diptera: Calliphoridae) *Revta. brasil. Ent.* (submetido).

- Ribeiro, O. B. 1990. Estudo da Competição intra-específica em *C.putoria* e *M. domestica* em diferentes meios e temperaturas manipulados. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo, São Paulo, SP.
- Rose, M. 1989. An introduction to quantitative models in ecology. Johns Hopkins, Baltimore.
- Safriel U. N. & U. Ritte. 1980. Criteria for the identification of potential colonizers. Biol. Journ. Linn. Soc. 13:287-297.
- SAS Institute. 1988. SAS/STAT User's Guide, release 6.03 Edition. Cary, N.C.
- 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.
- So, P. -M. & D. Dudgeon. 1989. Life-history responses of larviparous *Boettcherisca formosensis* (Diptera: Sarcophagidae) to larval competition for food, including comparisons with oviparous *Hemipyrellia ligurriens* (Calliphoridae). Ecol. Ent. 14:349-356.
- Turchin, P. 1990. Rarity of density dependence or population regulation with lags? Nature. 344:660-663.
- Turchin, P. 1991. Limit cycles and chaos in insect populations. Sumposium presentation at. Int. Congr. Int. Union For. Res. Org., 20th Montreal.

- Ullyett, G. C. 1950. Competition for food and allied phenomena in sheep-blowfly populations. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* 234:77-174.
- Von Zuben, C. J., S. F. dos Reis, W. A. C. Godoy & O. B. Ribeiro. 1992. Dynamics of experimental populations of *Chrysomya megacephala* (Diptera: Calliphoridae). *J. Med. Entomol.* (submitted).
- Witteman, G. J., A. Redfearn & S. L. Pimm. 1990. The extent of complex population changes in nature. *Evol. Ecol.* 4:173-183.
- Zumpt, F. 1965. *Myiasis in man and animals in the Old World.* Butterworths, London.