

**ECOLOGIA, COMPORTAMENTO E BIONOMIA****Comportamento de Oviposturas Individuais, Percentagem de Eclosão e Peso Larval Mínimo para Pupação em Populações de *Chrysomya megacephala* (F.)**CLAUDIO J. VON ZUBEN<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Departamento de Zoologia/IB, Universidade Estadual Paulista, Av. 24 A, 1515, Caixa Postal 199, 13506-900, Rio Claro, SP.

---

An. Soc. Entomol. Brasil 27(4): 525-533 (1998)

Individual Oviposition Behavior, Percentage of Egg Hatching and Minimum Weight for Successful Pupation in Populations of *Chrysomya megacephala* (F.)

**ABSTRACT** - *Chrysomya megacephala* (F.), like many blowfly species, utilizes discrete and ephemeral resources such as decomposing carrion for feeding and egg laying. The spatial context in which exploitative competition takes place in *C. megacephala* is characterized by two populations: dispersing adult individuals, and immatures that are laid in clutches on the substrate by adult females. Aspects of the life-history associated with larval competition for food in experimental populations of *C. megacephala*, including individual oviposition behavior and minimum weight for larvae to become pupae were investigated. Results indicated that females may lay only a portion of their eggs at a time, as opposed to the previous held notion that the female *C. megacephala* deposits its eggs at once. The percentage of eggs hatched was ca. 90 %, and the critical weight for pupation was 30 - 32 mg.

**KEY WORDS:** Insecta, Diptera, blowflies, life-history traits, larval competition.

**RESUMO** - *Chrysomya megacephala* (F.), a exemplo de muitas outras moscas-varejeiras, utiliza recursos discretos e efêmeros para alimentação e oviposição, tais como carcaças em decomposição. O contexto espacial em que ocorre competição por alimento em *C. megacephala* caracteriza-se por duas populações: indivíduos adultos dispersando-se e imaturos que são depositados nos substratos pelas fêmeas adultas. O objetivo do estudo foi investigar aspectos da bionomia associados com competição larval por alimento em populações experimentais de *C. megacephala*, incluindo comportamento de ovipostura e peso mínimo necessário para pupação. Os resultados indicaram que fêmeas depositam parte de seus ovos produzidos, contrastando com estudos anteriores que consideraram apenas ovipostura completa. A percentagem de eclosão de larvas foi alta (90 %) e o peso mínimo necessário para pupação situou-se entre 30 e 32 mg.

**PALAVRAS-CHAVE:** Insecta, Diptera, moscas-varejeiras, caracteres biológicos, competição larval.

---

Muitas espécies de moscas-varejeiras depositam seus ovos ou larvas em substratos discretos, constituindo unidades pequenas e separadas espacialmente, tais como carcaças, fezes, frutos, fungos e vegetais em decomposição (De Jong 1979, Atkinson & Shorrocks 1981, Hanski 1987a). Estes substratos discretos são também considerados efêmeros, em virtude das mudanças sucessivas e rápidas que neles ocorrem, havendo na maioria dos casos, tempo suficiente para apenas uma geração de cada espécie de inseto procriar, antes da completa exaustão dos recursos (Atkinson & Shorrocks 1981, Ives 1988).

O padrão de distribuição espacial dos imaturos nos substratos, por intermédio da dispersão das fêmeas adultas, tem influência direta no nível de competição por espaço e alimento que estes imaturos irão enfrentar, com conseqüências na viabilidade dos adultos resultantes (Hanski, 1987a, Ives, 1988, 1991). Assim sendo, a densidade de competidores que um imaturo irá encontrar em um determinado substrato vai depender do comportamento de ovipostura das fêmeas, sua fecundidade, quantidade de fêmeas depositando ovos naquele substrato, além da ocorrência de oviposturas totais ou parciais por parte destas fêmeas. O nível de competição larval por alimento vai depender também da quantidade de larvas que eclodirem em cada substrato.

Em ambientes naturais, substratos de alimentação, como carcaças e fezes, normalmente apresentam-se saturados de indivíduos de uma ou mais espécies de insetos, caracterizando uma competição intensa por recursos (Hanski 1987b). Em situações de competição por recursos alimentares em moscas-varejeiras, apenas os indivíduos que atingirem um peso larval mínimo necessário para a pupação, característico para cada espécie, é que apresentarão condições de prosseguir no seu desenvolvimento e originar adultos viáveis (Kamal 1958, Putman 1977, Hanski 1987a).

Entre as espécies de moscas-varejeiras que utilizam-se de substratos alimentares discretos

e apresentam competição intensa por recursos, incluem-se aquelas do gênero *Chrysomya* (Robineau-Desvoidy) como *C. megacephala*, que procria principalmente em carcaças e fezes (Guimarães *et al.* 1978, Baumgartner & Greenberg 1984). Esta espécie foi recentemente introduzida de maneira acidental no Brasil (Guimarães *et al.* 1978) e tem considerável importância médico-sanitária, podendo ser veiculadora de microrganismos patogênicos ao homem bem como causar miíases facultativas nos animais e no homem (Zumpt 1965, Furlanetto *et al.* 1984, Wells 1991).

Assim sendo, o objetivo do presente trabalho foi investigar em populações experimentais de *C. megacephala*, o comportamento de ovipostura individual das fêmeas, observando a ocorrência de oviposturas parciais. A percentagem de eclosão das larvas também foi investigada, e o peso larval mínimo necessário para pupação foi estimado para as condições experimentais utilizadas no presente estudo.

## Material e Métodos

**Coleta e Manutenção dos Espécimens em Condições Experimentais.** Exemplos de *Chrysomya megacephala* (F.) foram coletados nas proximidades do Departamento de Parasitologia, do Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas, em Campinas, São Paulo, sendo os mesmos considerados como geração parental do presente estudo. Foram utilizadas como iscas matéria orgânica de origem animal em decomposição, como carcaças de roedores e peixes. Os adultos de ambos os sexos foram coletados com o auxílio de um puçá, identificados e acondicionados em gaiolas com armação de ferro (30x30x48 cm) e tela de náilon. Foram fornecidos separadamente água e açúcar refinado *ad libitum* aos insetos. As gaiolas foram mantidas em sala com temperatura controlada ( $25 \pm 1$  °C), umidade relativa de  $60 \pm 10$  % e fotoperíodo de 12 horas.

Para a formação da geração seguinte,

foram obtidas oviposturas com a colocação nas gaiolas de pequenos frascos de vidro com carne moída putrefata, como estímulo à oviposição. As larvas da geração  $F_1$  foram criadas em frascos de vidro (8 cm de altura x 7 cm de diâmetro) com dieta artificial desenvolvida por Leal *et al.* (1982), em condições ótimas de alimentação. Para o desenvolvimento gonotrófico das fêmeas da geração  $F_1$ , foi fornecido fígado bovino macerado como fonte protéica, sendo o mesmo fornecido por oito horas nos terceiro e quarto dias após a emergência dos adultos, e por quatro horas nos quinto e sexto dias.

**Comportamento de Oviposturas Individuais.** O comportamento de oviposturas em *C. megacephala* foi observado em fêmeas da geração  $F_1$  escolhidas aleatoriamente, as quais foram alimentadas como descrito anteriormente. Ao completarem 15 dias após a emergência, as fêmeas foram individualizadas em frascos de vidro (8 cm de altura x 7 cm de diâmetro) cobertos com organza, contendo cada um 15 gramas de carne moída putrefata como estímulo à oviposição. O horário de colocação das fêmeas nos frascos foi às 15 horas, seguindo resultados de observação dos períodos preferenciais de ovipostura nesta espécie obtidos por Wijesundara (1957) e Herzog *et al.* (1992).

A ovipostura de cada fêmea foi observada individualmente, e 15 minutos após o final da mesma, a fêmea foi retirada do frasco e dissecada sob estereomicroscópio, para a observação e contagem dos ovos que não foram depositados. As fêmeas que não depositaram ovos em um intervalo de duas horas foram descartadas, isto porque o objetivo do trabalho foi observar a ocorrência de oviposturas parciais e totais. Para as 100 fêmeas que depositaram ovos, foram medidos o seu tamanho da asa direita e comprimento da tibia posterior direita. As massas de ovos depositadas foram individualizadas em placas de Petri com papel de filtro embebido em solução fisiológica (cloreto de sódio) 0,85 %. Os ovos foram individualizados com hipossulfito de sódio a 1 %, para se verificar

o tamanho das oviposturas.

**Eclosão das Larvas.** A eclosão das larvas foi estimada para um total de 2.648 ovos, correspondendo às oviposturas de 12 fêmeas da geração  $F_1$  com idade de 15 dias após a emergência. Imediatamente após a ovipostura de cada fêmea, as massas de ovos foram separadas e acondicionadas em placas de Petri como descrito anteriormente. Estas placas foram mantidas em câmara climática a  $25 \pm 0,2$  °C e umidade relativa de  $60 \pm 10$  % até o pico de eclosão das larvas. Passadas duas horas do pico de eclosão, com o auxílio de um contador manual, foram feitas contagens do número de larvas recém-eclodidas para cada ovipostura, bem como do número de ovos onde não ocorreu eclosão.

**Peso Larval Mínimo para Pupação.** Para a obtenção do peso larval mínimo para pupação, foram utilizadas larvas da geração  $F_1$  criadas como citado anteriormente. Foram pesadas individualmente em balança analítica, 100 larvas da geração  $F_1$  com idade de 72 horas após a eclosão, priorizando larvas de terceiro instar de tamanho médio e pequeno. Estas larvas foram individualizadas em frascos plásticos (3 cm de altura x 2 cm de diâmetro), com espessura de 1,5 cm de maravalha para as larvas penetrarem e empuparem. Os frascos foram numerados e cobertos com organza presa em elástico, e mantidos em câmara climática a  $25 \pm 0,2$  °C, umidade relativa de  $60 \pm 10$  % e fotoperíodo de 12 horas. Para cada frasco, observou-se a formação ou não de pupas, com o objetivo de investigar o peso larval mínimo que permite a pupação para *C. megacephala*.

## Resultados e Discussão

**Comportamento de Oviposturas Individuais.** Foram observadas individualmente oviposturas de 100 fêmeas da geração  $F_1$  de *C. megacephala*. No caso de 77 fêmeas, a ovipostura foi total, e nas demais 23 fêmeas ocorreram oviposturas parciais, ou seja, alguns ovos foram depositados e outros

ficaram retidos, isto é, permaneceram sem ser depositados. Isto significa que em *C. megacephala*, as fêmeas podem depositar de uma só vez apenas parte do seu total de ovos produzidos em um ciclo gonotrófico. Na Tabela 1 estão representadas as médias  $\pm$  desvio-padrão  $/\sqrt{n}$ , onde  $n$  representa o tamanho amostral, do número e percentagem de ovos depositados e retidos, tamanho de asa e comprimento de tibia, respectivamente para as 77 fêmeas com oviposturas totais e finalmente para as 23 fêmeas com oviposturas parciais.

Não houve diferenças significativas no que se refere ao tamanho de asa ( $P = 0,6965$ ;  $F = 0,15$ ) e comprimento de tibia ( $P = 0,8086$ ;  $F = 0,06$ ) entre fêmeas com oviposturas totais e parciais. A partir destes resultados, pode-se inferir que não há evidências de que o tamanho das fêmeas interfere no seu comportamento de ovipostura.

O comportamento de ovipostura de *C. megacephala* foi estudado por Wijesundara (1957), Esser (1990, 1991) e Herzog *et al.* (1992), atentando principalmente para o tamanho e horário preferencial das oviposturas. Esser (1990) constatou que a ovipostura nesta espécie é iniciada por um estímulo químico, através de um feromônio liberado pelas fêmeas durante a ovipostura, associado com a presença de ovos recentemente depositados. Assim sendo, as fêmeas preferem depositar ovos em substratos já contendo outros ovos, caracterizando uma ovipostura agregada (Esser 1990). Isto também foi observado em *Lucilia cuprina* (Barton Browne *et al.* 1969), *Cochliomyia hominivorax* (Thomas & Mangan 1989) e em simúlideos (Coupland 1991).

Em alguns Hymenoptera, Diptera e Lepidoptera, as fêmeas são capazes de distinguir, em termos qualitativos, substratos com e sem ovipostura (Rothschild & Schoonhoven 1977, Roitberg & Prokopy 1981, Ikawa & Suzuki 1982), mas em moscas-varejeiras pode ser importante uma distinção quantitativa entre carcaças com números variáveis de ovos ou larvas (Ives 1991), visto que é incomum que apenas uma fêmea encontre uma determinada

carcaça (Macleod & Donnelly 1962, Hanski 1987a, Sjerps *et al.* 1993). Além disso, uma fêmea pode optar por não depositar todos os seus ovos em um substrato saturado de imaturos (Ives 1991), e no caso de fêmeas com desenvolvimento ovariano incompleto, a procura pelos substratos é feita exclusivamente para alimentação, ao invés de ovipostura (Avancini & Linhares 1988, Olsen & Sidebottom 1990, Mendes & Linhares 1993).

No entanto, nenhum estudo havia atentado para a possibilidade de ocorrência de oviposturas parciais em *C. megacephala*, sempre considerando que as fêmeas apresentavam oviposturas totais. Os resultados obtidos no presente estudo demonstram que podem ocorrer oviposturas parciais nesta espécie, e neste caso a maioria dos ovos é depositada (Tabela 1). Este resultado pode estar relacionado à possibilidade das fêmeas fazerem uma distinção quantitativa dos substratos para ovipostura (Ives 1991), ou seja, uma distinção entre substratos com número variável de ovos já depositados por outras fêmeas. Dessa forma, apesar da preferência das fêmeas de *C. megacephala* em depositar ovos em substratos já contendo outras oviposturas (Esser 1990), uma fêmea poderia optar por não depositar todos os seus ovos em um substrato já saturado de imaturos, podendo caracterizar, neste caso, um ajuste do tamanho da ovipostura em função da disponibilidade de recursos neste substrato, para as futuras larvas.

**Eclosão das Larvas.** A percentagem de eclosão de larvas considerou uma amostra total de 2.648 ovos depositados por um total de 12 fêmeas (Tabela 2). O menor valor de percentagem de eclosão observado foi de 79,6 % e o maior valor foi 97,9 %. A percentagem média de eclosão, considerando a amostra total de fêmeas, foi de  $90,2 \pm 1,90$  % (Tabela 2). Este último valor pode ser considerado alto, e muito próximo àquele de 98,49 % obtido por Wijesundara (1957) para esta mesma espécie. A eclosão das larvas pode não

Tabela 1. Número e percentagem de ovos depositados, percentagem de retenção de ovos, tamanho de asa e comprimento de tibia para 77 fêmeas de *Chrysomya megacephala* que apresentaram oviposturas totais e 23 fêmeas com oviposturas parciais.

	Ovipostura total (n=77)	Ovipostura parcial (n=23)
nº ovos depositados ( $\bar{x} \pm DP/\sqrt{n}$ )	228,8±5	160,9 ± 13,70
% ovos depositados ( $\bar{x} \pm DP/\sqrt{n}$ )	100	65,6 ± 5,90
% de retenção ( $\bar{x} \pm DP/\sqrt{n}$ )	0	34,4 ± 5,90
Tamanho de asa (mm) ( $\bar{x} \pm DP/\sqrt{n}$ )	7,1±0,05	7,1 ± 0,09
Comprimento de tibia (mm) ( $\bar{x} \pm DP/\sqrt{n}$ )	2,2±0,02	2,2 ± 0,03

ocorrer devido a efeitos de dessecação e/ou não fertilização dos óvulos. Ulyett (1950) considerou que a mortalidade é baixa durante

Tabela 2. Número total de ovos depositados ( $n_0$ ), número de ovos que apresentaram eclosão ( $n_1$ ) e percentagem de eclosão em oviposturas de 12 fêmeas de *Chrysomya megacephala*.

Fêmeas	( $n_0$ )	( $n_1$ )	% Eclosão
1	247	241	97,6
2	172	144	83,7
3	144	141	97,9
4	256	219	85,5
5	206	172	83,5
6	218	207	94,9
7	198	174	87,9
8	229	201	87,8
9	191	186	97,4
10	268	262	97,8
11	347	310	89,3
12	172	137	79,6
$\Sigma = 2648$			= 90,2

a incubação dos ovos em moscas-varejeiras, desde que estes não fiquem expostos à dessecação.

**Peso Larval Mínimo para Pupação.** Os

resultados de peso larval de uma amostra de 100 larvas de *C. megacephala* estão demonstrados na Tabela 3. Os valores de peso larval (P) foram distribuídos em sete faixas de peso. A percentagem de pupação em larvas com peso igual ou inferior a 30 mg foi nula, sendo que 57,14 % empuparam na faixa de  $30 < P \leq 35$  mg, 50 % na faixa de  $35 < P \leq 40$  mg, e acima de 40 mg, 100 % de pupação (Tabela 3). Dentro da faixa de peso de  $30 < P \leq 35$  mg, o menor peso larval que originou pupa foi de 30,1 mg, porém a pupa não foi viável, isto é, não houve a emergência de um indivíduo adulto. Já com o peso larval

Tabela 3. Percentagem de pupação (% Pup) em 100 larvas ( $n_0$ ) pesadas após 168 horas da eclosão, distribuídas em sete faixas de peso em mg (P) em *Chrysomya megacephala*. ( $n_1$ ) representa o número de larvas que empuparam.

Faixas de peso (mg)	( $n_0$ )	( $n_1$ )	(% Pup)
$P \leq 15$	23	0	0
$15 < P \leq 20$	20	0	0
$20 < P \leq 25$	12	0	0
$25 < P \leq 30$	14	0	0
$30 < P \leq 35$	14	8	57,1
$35 < P \leq 40$	6	3	50
$P > 40$	11	11	100
$\Sigma = 100$			

de 30,5 mg, houve a emergência de um macho. No caso das fêmeas, o menor peso larval que permitiu a emergência de um adulto foi de 32 mg. Assim sendo, o peso larval mínimo necessário para permitir a formação de pupas viáveis situou-se entre 30,5 e 32 mg, em populações experimentais de *C. megacephala* desenvolvendo-se na dieta artificial utilizada no presente estudo.

A estimativa deste parâmetro de peso larval é de fundamental importância na interpretação de resultados de competição larval por recursos alimentares limitados em moscas-varejeiras. Isto porque o estágio larval é o principal período em que ocorre limitação de recursos alimentares em moscas-varejeiras, cuja competição por recursos alimentares é geralmente considerada do tipo por exploração, onde cada larva independentemente procura ingerir o máximo de alimento no menor intervalo de tempo possível, antes da completa exaustão dos recursos (De Jong 1976, Levot *et al.* 1979, Lomnicki 1988, Von Zuben 1993, Von Zuben *et al.* 1998), e apenas os indivíduos que atingiram o peso larval mínimo para pupação, característico de cada espécie, terão condições de prosseguir no seu desenvolvimento e originar adultos viáveis (Kamal 1958, Putman 1977, Levot *et al.* 1979, Reis *et al.* 1994).

Mueller (1988) modelou matematicamente o efeito de recursos alimentares limitados sobre o crescimento populacional, em situações de competição por exploração em *Drosophila*. Este autor observou que mudanças na quantidade mínima de alimento necessária para pupação podem levar a (1) mudanças no tamanho mínimo do adulto sem alterações na eficiência de utilização do alimento, ou a (2) mudanças na eficiência de utilização do alimento e tamanho mínimo do adulto constante.

Já Saunders & Bee (1995) observaram que no califorídeo *Calliphora vicina*, o fator mais importante que permite o desenvolvimento do inseto até a emergência do adulto não é representado pelo peso larval mínimo necessário para a pupação, e sim por um período obrigatório de alimentação larval

seguindo a ecdise para o terceiro instar (Zdárek & Sláma 1972, Saunders & Bee 1995). Dessa forma, indivíduos que chegam ao terceiro instar larval, situados dentro de uma determinada amplitude de tamanho, apresentam condições de empupar, desde que tenham acesso ao alimento dentro deste período crítico de alimentação que precede a ecdise para o terceiro instar larval.

A existência deste período obrigatório de alimentação larval, bem como a relação entre o tamanho mínimo do adulto e a eficiência larval na utilização do alimento, são aspectos importantes a serem considerados em estudos posteriores com *C. megacephala*.

### Agradecimentos

O autor agradece a Wesley A. C. Godoy, do Departamento de Parasitologia, IB, UNESP-Botucatu, pelas sugestões dadas no planejamento dos experimentos. O trabalho foi realizado com auxílio da FAPESP (Proc. no. 94/3851-9 e 94/5355-9). O autor é bolsista do CNPq (proc. nº 300030/96-7).

### Literatura Citada

- Atkinson, W. D. & B. Shorrocks. 1981.** Competition on a divided and ephemeral resource: a simulation model. *J. Anim. Ecol.* 50: 461-471.
- Avancini, R. M. P. & A. X. Linhares. 1988.** Selective attractiveness of rodent-baited traps for female blowflies. *Med. Vet. Entomol.* 2: 73-76.
- Barton Browne, L., R. J. Bartell & H. H. Shorey. 1969.** Pheromone-mediated behaviour leading to group oviposition in the blowfly *Lucilia cuprina*. *J. Insect Physiol.* 15: 1003-1014.
- Baumgartner, D.L. & B. Greenberg. 1984.** The genus *Chrysomya* (Diptera: Calliphoridae) in the New World. *J. Med. Entomol.* 21: 105-113.

- Coupland, J. B. 1991.** Oviposition response of *Simulium reptans* (Diptera: Simuliidae) to the presence of conspecific eggs. *Ecol. Entomol.* 16: 11-15.
- De Jong, G. 1976.** A model of competition for food. I. Frequency-dependent viabilities. *Amer. Natur.* 110: 1013-1027.
- De Jong, G. 1979.** The influence of the distribution of juveniles over patches of food on the dynamics of a population. *Neth. J. Zool.* 29: 33-51.
- Esser, J. R. 1990.** Factors influencing oviposition, larval growth and mortality in *Chrysomya megacephala* (Diptera: Calliphoridae), a pest of salted dried fish in south-east Asia. *Bull. Entomol. Res.* 80: 369-376.
- Esser, J. R. 1991.** Biology of *Chrysomya megacephala* (Diptera: Calliphoridae) and reduction of losses caused to the salted-dried fish industry in south-east Asia. *Bull. Entomol. Res.* 81: 33-41.
- Furlanetto, S. M. P., M. L. C. Campos, C. M. Hársi, G. M. Buralli & G. K. Ishihata. 1984.** Microrganismos enteropatogênicos em moscas africanas pertencentes ao gênero *Chrysomya* (Diptera: Calliphoridae) no Brasil. *Rev. Microbiol.* 15: 170-174.
- Guimarães, J. H., A. P. Prado & A. X. Linhares. 1978.** Three newly introduced blowfly species in Southern Brazil (Diptera: Calliphoridae). *Rev. Bras. Entomol.* 22: 53-60.
- Hanski, I. 1987a.** Carrion fly community dynamics: patchiness, seasonality and coexistence. *Ecol. Entomol.* 12: 257-266.
- Hanski, I. 1987b.** Nutritional ecology of dung- and carrion-feeding insects, p. 837-844. In Slansky, F. & Rodriguez, F. G. (eds.), *Nutritional ecology of insects, mites, spiders, and related invertebrates.* New York, John Wiley and Sons, 1016 p.
- Herzog, J. D. A., E. M. V. Milward-Azevedo & Y. L. Ferreira. 1992.** Observações preliminares sobre o ritmo horário de oviposição de *Chrysomya megacephala* (Fabricius) (Diptera, Calliphoridae). *An. Soc. ent. Brasil* 21: 101-106.
- Ikawa, T. & Y. Suzuki. 1982.** Ovipositional experience of the gregarious parasitoid *Apanteles glomeratus* (Hymenoptera: Braconidae) influencing her discrimination of the host larvae *Pieris rapae crucivora*. *Appl. Entomol. Zool.* 17: 119-126.
- Ives, A. R. 1988.** Aggregation and the coexistence of competitors. *Ann. Zool. Fenn.* 25: 75-88.
- Ives, A. R. 1991.** Aggregation and coexistence in a carrion fly community. *Ecol. Monog.* 61: 75-94.
- Kamal, A. S. 1958.** Comparative study of thirteen species of sarcosaprophagous Calliphoridae and Sarcophagidae (Diptera) I. *Bionomics. Ann. Entomol. Soc. Am.* 51: 261-271.
- Kneidel, K. A. 1985.** Patchiness, aggregation, and the coexistence of competitors for ephemeral resources. *Ecol. Entomol.* 10: 441-448.
- 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.
- Levot, G. W., K. R. Brown & E. Shipp. 1979.** Larval growth of some calliphorid and sarcophagid Diptera. *Bull. Entomol. Res.* 69: 469-475.

- Lomnicki, A. 1988.** Population ecology of individuals. Princeton: Princeton Press, 223 p.
- Macleod, J. & J. Donnelly. 1962.** Microgeographic aggregations in blowfly populations. *J. Anim. Ecol.* 31: 525-543.
- Mendes, J. & A. X. Linhares. 1993.** Atratividade por iscas e estágios de desenvolvimento ovariano em várias espécies sinantrópicas de Calliphoridae (Diptera). *Rev. Bras. Entomol.* 37: 157-166.
- Mueller, L. D. 1988.** Density-dependent population growth and natural delection in food-limited environments: the *Drosophila* model. *Amer. Natur.* 132: 786-809.
- Olsen, A. R. & T. H. Sidebottom. 1990.** Biological observations on *Chrysomya megacephala* (Fabr.) (Diptera: Calliphoridae) in Los Angeles, California and the Palau Islands. *Pan-Pac. Entomol.* 66: 126-133.
- Putman, R. J. 1977.** Dynamics of the blowfly, *Calliphora erythrocephala*, within carrion. *J. Anim. Ecol.* 46: 853-866.
- Reis, S. F. dos, G. Stangenhuis, W. A. C. Godoy, C. J. Von Zuben & O. B. Ribeiro. 1994.** Variação em caracteres bionômicos em função de densidade larval em *Chrysomya megacephala* e *Chrysomya putoria* (Diptera, Calliphoridae). *Rev. Bras. Entomol.* 38: 33-46.
- Roitberg, B. D. & R. J. Prokopy. 1981.** Experience required for pheromone recognition by the apple maggot fly. *Nature* 292: 352-355.
- Rothschild, M. & L. M. Schoonhoven. 1977.** Assessment of egg load by *Pieris brassicae* (Lepidoptera: Pieridae). *Nature* 266: 352-355.
- Saunders, D. S. & A. Bee. 1995.** Effects of larval crowding on size and fecundity of the blowfly *Calliphora vicina* (Diptera: Calliphoridae). *Eur. J. Entomol.* 92: 615-622.
- Sjerps, M., P. Haccou, E. Meelis & E. van der Meijden. 1993.** Egg distribution within patches: an optimality problem for insects. *Theor. Pop. Biol.* 43: 337-367.
- Thomas, D. B. & R. L. Mangan. 1989.** Oviposition and wound-visiting behavior of the screw worm fly, *Cochliomyia hominivorax* (Diptera: Calliphoridae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 82: 526-534.
- Ulyett, G. C. 1950.** Competition for food and allied phenomena in sheep-blowfly populations. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* B234: 77-174.
- Von Zuben, C. J. 1993.** Competição larval em *Chrysomya megacephala* (Diptera, Calliphoridae): Estimativa de perdas em biomassa e na fecundidade e cálculo de conversão de alimento em biomassa. *Rev. Bras. Entomol.* 37: 793-802.
- Von Zuben, C. J., R. C. Bassanezi & F. J. Von Zuben. 1998.** Theoretical approaches to forensic entomology. II. Mathematical model of larval development. *J. Appl. Entomol.* (no prelo).
- Wells, J. D. 1991.** *Chrysomya megacephala* (Diptera: Calliphoridae) has reached the continental United States: review of its biology, pest status, and spread around the world. *J. Med. Entomol.* 28: 471-473.
- Wiens, J. A. 1976.** Population responses to patchy environments. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 7: 81-120.
- Wijesundara, D. P. 1957.** The life-history and bionomics of *Chrysomya mega-*

*cephala* (Fab.). Ceylon J. Sci. B25: 169-185.

**Zdárek, J. & K. Sláma. 1972.** Super-numerary larval instars in cyclorrhaphous Diptera. Biol. Bull. 142: 350-357.

**Zumpt, F. 1965.** Myiasis in man and animals in the Old World. London, Butterworths, 267 p.

*Recebido em 27/10/97. Aceito em 23/08/98.*

---