Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia- INPA
Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Entomologia)
Dissertação de Mestrado

Dispersão larval de *Hemilucilia segmentaria* (Fabricius, 1805) (Diptera: Calliphoridae) em área de Floresta Tropical Úmida de Terra Firme de Manaus, Brasil

Mestranda: Gilderlânia de Oliveira Barbosa
Orientadora: Dra. Beatriz Ronchi Teles
Coorientadora: Dra. Ruth L. Ferreira Keppler
Coorientador: Dr. Renato Tavares Martins

Manaus
Outubro/2018

Dispersão larval de *Hemilucilia segmentaria* (Fabricius, 1805) (Diptera: Calliphoridae) em área de Floresta Tropical Úmida de Terra Firme de Manaus, Brasil

Mestranda: Gilderlânia de Oliveira Barbosa
Orientadora: Dra. Beatriz Ronchi Teles
Coorientadora: Dra. Ruth L. Ferreira Keppler
Coorientador: Dr. Renato Tavares Martins

Dissertação apresentada do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, como pré-requisito para obtenção do título de mestra em Ciências Biológicas (Entomologia).

Manaus
Outubro/ 2018

Banca Examinadora

Dr. Ulisses Gaspar Neiss
(Titular)

Dra. Karime Rita de Souza Bentes
(Titular)

Dr. Pedro A. C. L. Pequeno
(Titular)

Dr. Márcio Luís Leitão Barbosa
(Suplente)

Dr. Rafael Augusto P. de F. Silva
(Suplente)

B238 Barbosa, Gilderlânia de Oliveira
Dispersão larval de *Hemilucilia segmentaria* (Fabricius, 1805) (Diptera: Calliphoridae) em área de Floresta Tropical Úmida de Terra Firme de Manaus, Brasil/ Gilderlânia de Oliveira Barbosa. - Manaus: [s.n.], 2018.
55 f. : il. color.

Dissertação (Mestrado) - INPA, Manaus, 2018.
Orientadora: Beatriz Ronchi Teles
Coorientadores: Ruth Leila Ferreira Keppler, Renato Tavares Martins
Programa: Entomologia

1. Dispersão larval. 2. *Hemilucilia segmentaria*. 3. Calliphoridae. I. Título.

CDD 595.773

Sinopse:

Estudou-se a dispersão larval de *Hemilucilia segmentaria* em uma Floresta Tropical Úmida de Manaus. Foram avaliadas as distâncias e direção de dispersão e o possível efeito da densidade larval para o padrão de dispersão.

Palavras-chave: Entomologia, ciclo de vida, distribuição de imaturos.

Dedicatória

Aos Amigos Verdadeiros de João Pessoa, que são força extra para continuar lutando pelos meus objetivos e sonhos.

Agradecimentos

A Dra. Beatriz Telles, pela orientação e por escutar e aceitar a ideia para este trabalho.

Ao Laboratório de Entomologia Sistemática, Urbana e Forense (Lesuf), pelo empréstimo de materiais de campo e de laboratório.

A Divisão de Suporte às Estações e Reservas (DSER) do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), os senhores Rubenildo da Silva, Pedro Cássio de Albuquerque, Jean Buffon, Isaias Neto e Átila... pelo apoio logístico.

A Dra. Ruth Keppler, pela coorientação.

Ao Dr. Renato Martins, pela coorientação.

A Vívian Campos, pela colaboração com o encaminhamento de documentos relativos a minha permanência na Ducke e pelo apoio técnico para o laboratório.

A Jackson Júnior, pelo apoio técnico na confecção das arenas para dispersão larval e pelo auxílio logístico.

Aos colegas de estadia na Área de Proteção Ambiental Adolpho Ducke, pela maioria dos bons momentos vividos em Manaus.

A Tatijana Macedo e a Ivanery Garcia, pelo auxílio na coleta das pupas e por nossos três Aniversários em campo.

A Tohnson Sales, pelas sugestões para o experimento.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela concessão da Bolsa de Mestrado.

Ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA, pela oportunidade de formação.

Resumo

Estudou-se a dispersão larval pós-alimentar de *Hemilucilia segmentaria* em uma Floresta Tropical Úmida de Manaus, no período de julho a dezembro de 2017. Foram coletados insetos adultos tendo como isca carcaça de porco doméstico no interior de uma armadilha Shannon. Os adultos foram criados com substrato alimentar e para estimular à oviposição. Os ovos foram criados em carne bovina como substrato alimentar, até o estágio de larva. Foram construídas seis arenas com substrato para avaliar a dispersão larval, sendo utilizadas três densidades larvas (100, 300, 500), uma por arena e as três testadas ao mesmo tempo. Após atingir a condição pós-alimentar, as larvas foram transferidas para as arenas. Após dois dias, as pupas foram coletadas e suas posições registradas. O número de pupas aumentou com densidade larvar e foi maior próximo ao centro da arena. Não houve diferença significativa na abundância de pupas de acordo com a distância vertical ou direção preferencial. O menor número de pupas em relação ao de larvas colocadas para dispersar sugere predação, pois não foi registrado canibalismo ou larvas mortas. As distâncias horizontais com maior abundância de pupas de *H. segmentaria* foram de 10 cm a 30 cm em relação ao centro de dispersão. Este trabalho sugere como distâncias e direções favoráveis à coleta de pupas de *H. segmentaria* em área de dispersão larval, a partir do centro de dispersão e em condições semelhantes as deste experimento, no mínimo até 30 cm, em profundidades de até 25 cm e em todas as direções. Ressalta-se a importância de testar a dispersão larval de *H. segmentaria* associada a outras espécies e em diferentes áreas de dispersão, para ampliar o conhecimento sobre seu padrão de dispersão.

Abstract

The post-feeding larval dispersion of *Hemilucilia segmentaria* was studied in Manaus Tropical Rain Forest, in 2017. Adult insects were collected with a domestic pig carcass bait inside a Shannon trap. Such insects were bred with food substrate and to stimulate oviposition. The eggs were raised in beef as a food substrate until the larva stage. Three arenas were constructed as substrate to evaluate the larval dispersion, using three densities (100, 300, 500), one per arena and all three tested at the same time. After reaching the post-feeding condition, the larvae were transferred to the sands. After two days, the pupae were collected and their positions recorded. The number of pupae increased the higher the larval density and was larger near the center. There was no significant difference in the abundance of pupae according to the vertical distance, nor was there any preferential direction. The lower number of pupae in relation to the larvae placed to disperse suggests predation, as there was no apparent reason for cannibalism nor were dead larvae found. Larvae showed pupate near the dispersion center, when there is no adverse condition. The horizontal distances with greater abundance of *H. segmentaria* pupae were 10 cm to 30 cm in relation to the dispersion center. This work suggests as distances and directions favorable to the collection of *H. segmentaria* pupae in larval dispersion area, from the dispersion center and in conditions similar to those of this experiment, at least up to 30 cm and at depths of up to 25 cm in all directions. It is important to test the larval dispersion of this species associated to others and in different areas of dispersion, to increase the knowledge about its dispersion pattern.

Sumário

Listas de Figuras x
1. Introdução.....11
1.1 Dispersão larval pós-alimentar.....11
1.2 Dispersão larval pós-alimentar de insetos associados a matéria animal em decomposição.....14
1.3 Importância do estudo da dispersão larval pós-alimentar de *Hemilucilia segmentaria*.....17
2. Objetivos.....18
2.1 Objetivo geral.....18
2.2 Objetivos específicos.....19
3. Material e métodos 19
3.1 Área de estudo.....19
3.2 Coleta dos insetos adultos e criação das colônias para dispersão larval pós-alimentar.....20
3.3 Coleta de dados da Dispersão larval pós-alimentar.....23
3.4 Análises estatísticas.....28
4. Resultados.....28
4.1 Observação da dispersão larval na superfície das arenas e nas áreas não delimitadas e na criação.....28
4.2 Resultados da GLM e demais análises gráficas.....29
5. Discussão.....35
5.1 Dispersão horizontal observada diretamente.....35
5.2 Interações entre variáveis testadas.....37
5.2.1 Abundância de pupas em função da densidade de larvas.....37
5.2.2 Frequência de pupas *versus* Distância horizontal.....37
5.2.3 Abundância de pupas de acordo com a Distância vertical.....40
5.2.4 Abundância de pupas em função do Quadrante.....41
5.2.5 Influência dos predadores.....42
6. Conclusão.....42
Referências.....43
Apêndice.....48
Apêndice A.....48
Apêndice B.....49

Lista de figuras

Figura 1: A- Área de Proteção Ambiental Adolpho Ducke (em vermelho). Fonte: PPBio 2018 (adaptado); B- Aspecto da vegetação da área onde foi realizado o experimento de dispersão larval.

Figura 2: A- Armadilha *Shannon* utilizada na coleta de adultos de *Hemilucilia segmentaria*; B- carcaça de porco doméstico utilizada como isca para coleta dos insetos.

Figura 3: A- Área de criação da colônia de larvas de *Hemilucilia segmentaria*; B- gaiola de criação de insetos adultos para postura; C- gaiola de criação para postura e criação de larvas.

Figura 4: A- Substratos alimentares (carne e algodão com água e açúcar) e para oviposição; B- Modelo de recipiente de criação dos insetos imaturos.

Figura 5: Arenas para dispersão larval, A- Arenas das repetições 1 e 2 do experimento; B- arenas das demais repetições.

Figura 6: Modelo de arena para dispersão larval.

Figura 7: Detalhe do recipiente constituinte das arenas, com indicação dos intervalos de profundidade (P= Profundidade).

Figura 8: A- Recipiente removido da arena com material para coleta das pupas; B- Pupas coletadas em cada profundidade dos recipientes que compunham as arenas.

Figura 9: Abundância de pupas e exúvias coletadas nas três arenas (A= Arena).

Figura 10: Abundância de pupas coletadas nas distâncias horizontais (D= distância horizontal).

Figura 11: Abundância de pupas por Profundidade (P= Profundidade).

Figura 12: Abundância de pupas e exúvias coletadas entre as quatro direções/quadrantes (Q= Quadrante).

Figura 13: Abundância de pupas considerados os dados absolutos, médias do número de pupas e número de pupas em porcentagem, além das interações entre variáveis (Dist-distância).

Figura 14: Interações entre Densidades (preto - densidade 100, cinza escuro - densidade 300, cinza claro- densidade 500) e Quadrantes e Distâncias horizontais.

Figura 15: Distribuição das pupas coletadas no experimento; A- na "arena 1", B- na "arena 2", C- na "arena 3".

Figura 16: Distribuição das pupas coletadas no experimento (com todas as arenas).

1. Introdução

1.1 Dispersão larval pós-alimentar

A dispersão dos organismos é especialmente importante para aqueles cujos adultos são sésseis ou sedentários (ex.: macroalgas, invertebrados e peixes) (Kinlan e Gaines 2003). Esse processo resulta na exposição a pressões ambientais e, consequentemente, leva à evolução (Kinlan e Gaines 2003). A dispersão também pode ocorrer para fuga dessas pressões. Alguns grupos animais, além da dispersão na fase adulta, dispersam como imaturos, para completar o desenvolvimento. Por exemplo, espécies de Diptera e Coleoptera que têm pelo menos uma parte do ciclo de vida no solo.

Estudar a dispersão larval dos referidos insetos é complexo pela dificuldade de observação da locomoção (sem influenciar o comportamento) desses indivíduos. Estudos sobre dispersão larval abordaram pragas agrícolas, gerando informações sobre a capacidade de dispersão e deslocamento entre hábitats (Dimou *et al.* 2003; Arakaki *et al.* 2010; Schallhart *et al.* 2011). Tais estudos investigaram a capacidade de dispersão dos insetos imaturos, distâncias de dispersão e preferência por determinados hábitats, resultando em informações importantes para a ecologia espacial e para o manejo desses insetos praga (Dimou *et al.* 2003; Arakaki *et al.* 2010; Schallhart *et al.* 2011). Por exemplo, conhecer a profundidade de enterramento de uma praga pode resultar em uma amostragem mais eficiente das pupas e em uma ação mais precisa contra ela. Outro grupo de insetos cuja dispersão larval é importante (especialmente Diptera) é aquele associado à matéria orgânica em decomposição. E o estudo desse grupo abordou interações entre espécies, distâncias e tempo de dispersão e fatores que os influenciam (Gomes *et al.* 2006a).

Indivíduos de Diptera que se desenvolvem em matéria animal em decomposição, após consumir alimento suficiente para pupar (ou quando cessar o recurso alimentar; Balme *et al.* 2012), dispersam, a procura de um substrato para pupação ou de uma fonte adicional de alimento, processo denominado dispersão larval pós-alimentar (Greenberg 1990; Arnott e Turner 2008; Lima 2008). De modo geral, pode ocorrer a dispersão das larvas no solo horizontalmente em todos as direções e verticalmente para baixo (Greenberg 1990). Com o progresso do processo de dispersão, podem ocorrer duas populações de imaturos: uma de pupas fixadas e outra de larvas dispersando (Bassanezi *et al.* 1997).

Os padrões de dispersão dos imaturos são caracterizados basicamente pelas distâncias e pelo tempo de dispersão, bem como pelo tipo de distribuição dos imaturos (uniforme ou agregada). Tais padrões de dispersão variam de acordo com elementos como luminosidade, temperatura, umidade, pluviosidade, direção e velocidade do vento, conforme a composição e o estado de compactação do solo, com a declividade e a presença de obstáculos na área de dispersão, além da influência de parasitas, predadores e competidores das espécies dispersantes, da hibernação e da diapausa (Greenberg 1990; Bernardes 2009). E um mesmo elemento que influencie o padrão de dispersão pode estimular ou dificultar a dispersão, ou alterar o padrão de dispersão, de acordo com as espécies envolvidas.

Quanto à influência do tipo de solo (efeito da textura e do estado de compactação), temperatura e umidade foram testados por Dimou *et al.* (2003) sobre a pupação de *Bactrocera (Dacus) oleae* (Gmel.) (Dipt., Tephritidae). A profundidade de pupação variou de acordo com o tipo de solo, e ocorreram variações de temperatura e umidade para o mesmo tipo de solo. O solo tipo calcário, por formar agregados de 1-2 mm favoreceu o deslocamento das larvas e pupação em maiores profundidades, em comparação com os outros tipos. Os autores ainda destacaram que altos níveis de umidade no solo podem diminuir a disponibilidade de oxigênio, que temperaturas mais baixas podem diminuir a taxa metabólica e a mobilidade das larvas, e esses fatores podem induzir a pupação superficial.

Além das características do solo (substrato de dispersão/pupação), a direção e as distâncias de dispersão são alteradas pelas condições de colonização do substrato alimentar, como relatado para a dispersão com direção preferencial em *Phormia regina* (Calliphoridae, Diptera), em um estudo realizado em condições naturais (Lewis *et al.* 2011). Indicou-se como possíveis explicações para a dispersão de larvas em massa (cerca de 90% das larvas): excesso de umidade no solo, pela deposição de água da chuva, que impediria a pupação local; saturação do solo por substâncias liberadas pela decomposição da carcaça; procura por uma fonte adicional de alimento; ou a presença de predadores, que teria causado a dispersão agregada e unidirecional das larvas (Lewis *et al.* 2011).

Além disso, quando o substrato adequado (abrigo com características a que a espécie esteja habituada) para a pupação estiver afastado do centro de dispersão, as distâncias e o tempo de dispersão podem aumentar. Como pode ocorrer com larvas dispersando de um cadáver em um ambiente fechado, como um apartamento. Para uma área interna de dispersão, Arnott e Turner (2008) relataram que a dispersão larval de mais

de cinco horas causou atraso na pupação e mencionou que espécies que pupam na fonte de alimento ou próximo a ela têm menor tempo de dispersão.

Outra característica dos substratos que influencia a dispersão são obstáculos como rochas e raízes, que podem causar mudança na direção de dispersão ou estimular a formação de trilhas. Em casos extremos formam-se ondas de dispersão, quando mais de 90% das larvas que colonizam um cadáver dispersam ao mesmo tempo e na mesma direção (Lewis e Benbow 2011).

Quanto à influência de predadores e parasitas sobre a dispersão larval, observa-se que algumas espécies de presas mudam o tipo de distribuição dos imaturos de agregado para difuso ou o contrário, na presença de predadores (larvas dispersantes, insetos adultos ou quaisquer outros animais), bem como predadores mudam o padrão de dispersão na presença de presas (Andrade *et al.* 2002). Há espécies que dispersam à noite, o que supostamente confere maior proteção contra predadores, parasitas e parasitoides (Kocarek *et al.* 2001), já que a maioria dos indivíduos dos três últimos grupos tem atividade diurna, como os referidos autores relataram sobre os predadores de duas espécies de Calliphoridae.

Outro tipo de interação que interfere na dispersão é a competição por local de pupação. Por exemplo, as larvas de Calliphoridae que chegam em um local ocupado por larvas (ou pupas) de outra espécie tendem a procurar outras áreas para pupar (Boldrini *et al.* 1997). O que talvez ocorra também quando os indivíduos "enterrados" são da mesma espécie. Esse comportamento explica, em parte, o tipo de distribuição dos imaturos quando espécies dispersam juntas. *Chrysomya megacephalla* (Fabricius, 1794) tem seu padrão de dispersão alterado (direção e distâncias de dispersão) pelo contato físico com pupas de outras espécies, enquanto *Chrysomya albiceps* (Wiedemann, 1819) modifica a direção de dispersão quando percebe o odor de outra espécie enterrada (Bernardes 2009). Esse efeito inibitório de imaturos "enterrados" sobre os dispersantes depende das espécies envolvidas e das densidades larvais (Boldrini *et al.* 1997), podendo ser maiores as distâncias de dispersão quanto maiores as densidades larvais.

Além da exposição a predadores e parasitas e da competição por local de pupação, a dispersão larval implica em gasto de energia (Gomes e Von Zuben 2004) e pode causar desidratação, especialmente quando o substrato adequado para pupação está afastado do centro de dispersão, podendo ter consequências para a sobrevivência, afetar o tamanho dos insetos adultos, como relatado por Arnott e Turner 2008, e influenciar o sucesso

reprodutivo. O que pode levar a consequências para as populações desses insetos. Portanto, informações a respeito dos padrões de dispersão larval contribuem para o conhecimento sobre a dinâmica populacional.

1.2 Dispersão larval pós-alimentar de insetos associados a matéria animal em decomposição

O estudo da dispersão larval de insetos associados a cadáveres, além de contribuir para o conhecimento sobre a dinâmica populacional, é importante para a Entomologia Forense. Insetos imaturos coletados em cenas de crimes são utilizados, principalmente, para estimar o intervalo pós-morte (IPM), o tempo entre a morte e a descoberta do corpo (Smith 1986). Um dos métodos para calcular o IPM é com base no período de atividade dos insetos (PIA- corresponde ao tempo entre a oviposição no cadáver e a coleta dos imaturos), e calculando-se a idade dos imaturos ou criando-se os imaturos coletados até o estágio adulto, se possível em condições climáticas semelhantes ao registrado para a cena do crime. O PIA (correspondente ao IPM) é calculado pela diferença entre o tempo total de desenvolvimento da espécie e o tempo de criação dos imaturos coletados, até o estágio adulto (Kosmann *et al.* 2011). Outro método para estimar o IPM, quando a decomposição do cadáver estiver muito avançada ou por qualquer motivo não existirem imaturos vivos, é identificando as espécies através de pupas ou exúvias. É o método de análise de associação, que indica as espécies que colonizaram o cadáver ao longo do tempo (com base no conhecimento prévio sobre a colonização de cadáveres por insetos na área), estimando o IPM máximo (Oliveira-Costa 2011). Um dos grupos taxonômicos de maior importância para cálculos de IPM e demais aplicações da Entomologia Forense médico-criminal é Calliphoridae, cujas espécies estão entre os primeiros insetos colonizadores dos cadáveres e ocorrem na maior parte do processo de decomposição (Oliveira-Costa 2011).

Estudos da dispersão larval de Calliphoridae foram realizados em diversos países de clima temperado e em outros de clima tropical. Diversas metodologias foram utilizadas e variados padrões de dispersão descritos. Pode haver variações inclusive no padrão de

dispersão da mesma espécie, testada em diferentes condições ou momentos, na mesma área. A seguir um relato dos principais estudos envolvendo dispersão larval da Calliphoridae.

Na República Checa, o estudo do padrão diário de dispersão de *Calliphora vomitoria* (Linnaeus, 1756) e *Lucilia caesar* (Linnaeus, 1758), utilizou como iscas carcaças de ratos. As larvas de *Calliphora vomitoria* (Linnaeus, 1756) e *Lucilia caesar* (Linnaeus, 1758) dispersaram exclusivamente à noite, comportamento que diminui a exposição a predadores, já que a maioria destes tem atividade diurna (Kocárek 2001).

Na França, para dispersão circular de *Protophormia terranovae* (Robineau - Desvoidy 1830) (Roux *et al.* 2006), larvas foram colocadas em substrato alimentar (carne) no solo, a área foi coberta com areia para proteger as larvas e evitar a pupação a grandes profundidades. A dispersão observada teve um padrão de pupas agregadas, com diminuição da frequência de pupas do centro para a borda.

Na Inglaterra, um estudo relatou a dispersão com distribuição aleatória dos imaturos de *Calliphora vicina* Robineau - Desvoidy, 1830 quando o local de dispersão foi limpado após dispersão das primeiras larvas, e uma atração para a direção para onde larvas já tinham dispersado (sem limpeza do local após a dispersão das primeiras larvas), indicando a formação de trilhas (Arnott e Turner 2008).

Nos Estados Unidos, realizou-se o estudo da distribuição espacial de pupas de Calliphoridae em condições naturais, considerando os insetos coletados com armadilhas de emergência, com direção preferencial tendo ocorrido para larvas de diferentes espécies (Tesser e Meek 1996). Porém não foi possível determinar os fatores que iniciaram a dispersão e que causaram os movimentos direcionais.

Outro estudo que abordou direção preferencial, além das distâncias de dispersão, ocorreu no México, também em condições naturais e destacou a importância de investigar se a dispersão depende ou não das características bioclimáticas (Vergara-Pineda *et al.* 2012). No referido trabalho o padrão de dispersão larval foi agregado e indicou direção preferencial (necessitando de mais estudos para confirmar ou refutar os resultados).

No Brasil, os estudos abordaram a dispersão larval de espécies isoladas e associadas, utilizando principalmente carne bovina como substrato alimentar e as áreas de dispersão foram preenchidas com serragem ou vermiculita; e com base em dados experimentais em laboratório, criou-se modelos matemáticos para explicar a dispersão (Von Zuben *et al.* 1996; Boldrini *et al.* 1997; Von Zuben *et al.* 1998; Lima 2008).

Ressaltando-se a importância das interações durante a dispersão larval, investigou-se o efeito da predação durante a dispersão de *C. albiceps* e *Cochliomyia macellaria* (Fabricius 1775), utilizando um canal acrílico com 1 m de comprimento, 10 cm de altura e 20 cm de largura (Andrade *et al.* 2002). Larvas da primeira espécie predaram as da segunda. O nível de agregação larval de *C. macellaria* diminuiu quando *C. albiceps* estava presente, enquanto a agregação desta aumentou na presença da outra. Em área de dispersão com forma semelhante à do trabalho anterior, estudou-se a dispersão de espécies isoladas de Calliphoridae em caixas de papelão de 300 cm de comprimento, 30 cm de largura e 12 cm de altura: *Chrysomya putoria* (Wiedemann, 1818) e *C. megacephalla* tiverem comportamento de dispersão mais semelhante entre si que com *C. macellaria* (Godoy *et al.* 1995). É importante também investigar se/como as distâncias de dispersão mudam quando as referidas espécies dispersam associadas e em área de dispersão com outros formatos e tamanhos.

Outro estudo que abordou dispersão isolada foi com *Lucilia cuprina* (Wiedmann, 1830), em arena circular de 50 cm de diâmetro e 20 cm de altura, delimitada por papelão, dividida em 72 setores de 5 graus cada; ambas as distâncias máximas de dispersão foram alcançadas (Gomes e Von Zuben 2004). Os autores destacaram a importância dos estudos sobre dispersão larval para a Entomologia Forense.

Estudou-se a dispersão interespecífica com *C. megacephalla* e *C. albiceps* em arena com 200 cm de diâmetro e 5 cm de altura- 72 setores e 4 quadrantes, construída com serragem (com 968 e 984 larvas em cada evento de dispersão- metade para cada espécie) (Gomes e Von Zuben 2005b). Larvas de *C. megacephalla* foram predadas pelas de *C. albiceps*, de acordo com o número de pupas recuperadas, menor que o número de larvas colocadas para dispersar, enquanto o número de pupas de *C. albiceps* foi igual ao de larvas. A distribuição dos imaturos (considerando ambas espécies) diferiu entre os quadrantes e as distâncias máximas foram alcançadas pelas larvas. *C. megacephalla* atingiu maiores distâncias horizontais, o que sugere fuga para evitar predação por *C. albiceps* (Gomes e Von Zuben 2005b; Gomes *et al.* 2007).

Outra espécie cuja dispersão larval foi estudada foi *Lucilia sericata* (Meigen 1862), em arenas com diâmetro de 100 cm e profundidade de 10 cm e substrato alimentar com farinha de carne (Pires *et al.* 2010). Os autores relataram que larvas mais pesadas dispersaram maiores distâncias, em contraste com o relato de Gomes e Von Zuben 2005b, que estudaram a dispersão associada de *C. albiceps* e *C. megacephalla* e afirmaram que quanto mais próximo ao centro as pupas estavam, menos pesavam.

1.3 Importância do estudo da dispersão larval pós-alimentar de *Hemilucilia segmentaria*

Além das espécies mencionadas, há diversas espécies de Calliphoridae de importância forense cujo processo de dispersão larval pós-alimentar pode ser estudado, abordando os padrões de dispersão e os fatores que os influenciam. Uma delas é *Hemilucilia segmentaria*. Espécie com distribuição Neotropical, endêmica das Américas Central e do Sul: registrada em El Salvador, na Costa Rica, Panamá, Colômbia, Equador, Bolívia, Peru, Guiana, Brasil, Paraguai, Argentina (Dear 1985), no Chile e no México (James *et al.* 1970, apud Fraga, 2004).

H. segmentaria é assinantrópica, registrada quase exclusivamente em áreas de floresta (Ferraz *et al.* 2010; Souza e Zuben 2012) e quando em área urbana ocorre principalmente em fragmentos de floresta. Em área de floresta de Manaus esteve entre as espécies mais abundantes em cadáveres (Fraga 2004; Ururay-Rodrigues 2008); também foi registrada em área urbana (Barros-de-Souza 2009; Barros-Souza 2012) entre as menos abundantes. Nos anos 2016 e 2017, usando a mesma metodologia de coleta, em área urbana de Manaus a espécie não foi registrada (Barbosa, observação pessoal).

Há estudos sobre o tempo de desenvolvimento da referida espécie em área urbana (Barros-de-Souza 2009) e de floresta de Manaus (Fraga 2004). Na Reserva Adolpho Ducke, área de estudo do atual trabalho, os comportamentos descritos para *H. segmentaria* foram: oviposição, 3 horas após a exposição de carcaça, voo rápido e alimentação com fluidos da carcaça; oviposição principalmente nos estágios fresco e de inchamento (maior entre 15:00 e 19:00h) e a média de ovos (por fêmea) foi 88,6 na estação chuvosa e 146 na estação menos chuvosa (Fraga 2004). Outro estudo, realizado em São Paulo, além de descrever a morfologia dos imaturos, abordou a taxa de emergência da espécie (que variou de 63 % a 80 %), a razão sexual dos emergidos (2:1, maior número de fêmeas) e o tempo de desenvolvimento em diferentes temperaturas (de ~13 dias a 25ºC e de ~12 dias a 30ºC), além da identificação dos imaturos por marcadores moleculares (Thyssen 2005).

O primeiro registro do uso de *H. segmentaria* em investigação criminal (para estimar o IPM) ocorreu em Minas Gerais (Kosmann *et al.* 2011). O segundo relato foi no Amazonas, em Manaus: de 108 larvas de Calliphoridae de 3º estádio coletadas e criadas, emergiram 20 indivíduos identificados como *H. segmentaria*. Calculou-se o PIA/IPM (corrigido com informação sobre colonização do cadáver pelo coleóptero *Oxelytrum cayennense* (Sturm, 1826)), com base nos dados do desenvolvimento e comportamento

de colonização da espécie em Manaus (Souza *et al.* 2014). Os autores relataram que a imprecisão no IPM levando em conta apenas os dados de *H. segmentaria*, poderia ser devido às larvas de 3º estádio coletadas não serem as mais antigas no local, causando uma subestimativa do IPM. O que ressalta a importância da coleta de insetos imaturos mais velhos em locais de crime.

Neste contexto, decidiu-se estudar a dispersão larval pós-alimentar de *H. segmentaria* em área de Floresta de Manaus, espécie de importância sanitária e na decomposição de matéria animal e de interesse forense, registrada na área de estudo como uma das espécies de Calliphoridae mais abundantes em todas as estações climáticas (Fraga 2004; Ururay-Rodrigues 2008; Barros-de-Souza 2009).

Conhecer o padrão de dispersão de imaturos da espécie facilitará a coleta desses indivíduos em cenas de crimes, indicando as prováveis áreas de ocorrência dos imaturos mais velhos que dispersaram do cadáver. Coletar indivíduos mais velhos, especialmente pupas, é fundamental para uma estimativa mais realista do IPM (Von Zuben *et al.* 1996). Especialmente quando não são encontradas larvas vivas. Além disso, conhecer as áreas com maior chance de se encontrar pupas/pupários diminui o esforço de coleta.

Apesar do risco de influência de variáveis que não podem ser controladas ou medidas, experimentos em condições naturais representam melhor certos aspectos da dispersão larval, incluindo características do substrato de dispersão e a exposição a condições ambientais variantes. E embora os protocolos de coleta de insetos em cenas de crimes sugiram explorar a área ao redor do cadáver entre 2 e 10 m (Amendt e Campobasso 2006), há modelos matemáticos que descrevem a dispersão larval e podem estimar distâncias de dispersão, a partir de outras informações empíricas como densidade larval inicial, tempo de dispersão e profundidade de enterramento (Von Zuben *et al.* 1996), que possibilitam (com ressalvas) extrapolar dados obtidos a partir de menores áreas de dispersão.

2. Objetivos

2.1 Objetivo geral

Determinar o padrão de dispersão de imaturos de *Hemilucilia segmentaria* em uma área de Floresta Tropical Úmida.

2.2 Objetivos específicos

Descrever a dispersão larval na superfície de arena;

Verificar as distâncias de dispersão (horizontal e vertical) após a pupação;

Analisar se existe direção preferencial para dispersão;

Avaliar se a densidade larval influencia as distâncias e a direção de dispersão.

3. Material e Métodos

3.1 Área de estudo

O estudo foi realizado em uma área de vegetação mais aberta e de platô na Área de Proteção Ambiental Adolpho Ducke sede, rodovia AM-010, km 26, em Manaus (Figura 1). A coleta da espécie foi realizada em área acima do riacho/igarapé do Barro Branco (norte) e a criação e dispersão dos insetos foram realizados na área de mata nas proximidades do alojamento (oeste). A área possui aproximadamente 100 km^2, cujos solos variam de argiloso a arenoso, de acordo com a inclinação e a redução da altitude (PELD 2016). Grande parte da área é formada por platôs com 80 m a 140 m de altitude, área de Floresta Tropical Úmida de Terra Firme, com árvores cuja altura varia entre 30 m e 35 m (Baccaro *et al.* 2008). O clima da área é tropical úmido, com umidade entre 75-86 %, temperatura média anual de 26ºC, precipitação de 1750-2500 mm; a estação mais chuvosa é de novembro a maio e a menos chuvosa de junho a outubro (Baccaro *et al.* 2008).

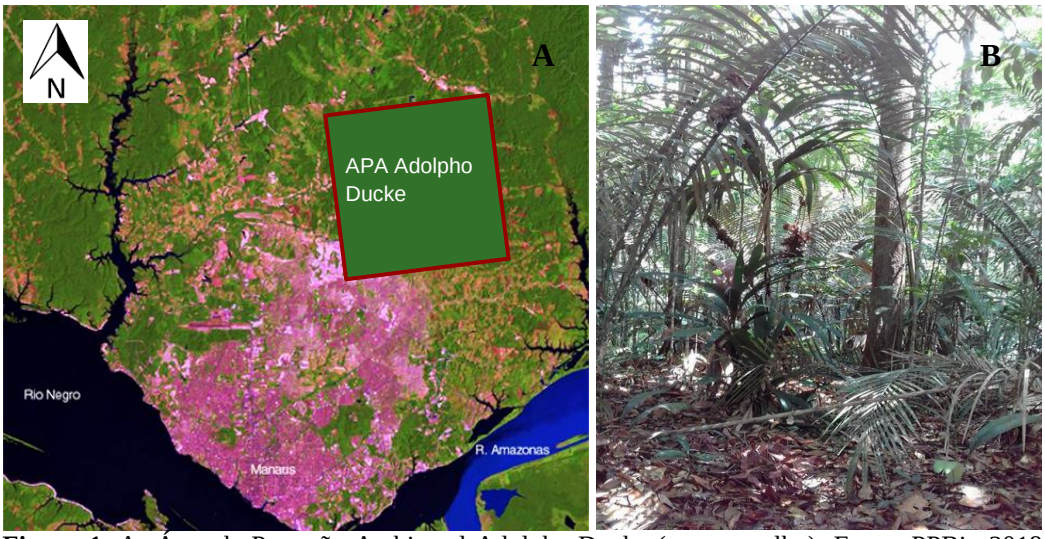


Figura 1: A- Área de Proteção Ambiental Adolpho Ducke (em vermelho). Fonte: PPBio 2018 (adaptado); B- Aspecto da vegetação da área onde foi realizado o experimento de dispersão larval.

3.2 Coleta dos insetos adultos e criação das colônias para dispersão larval pós-alimentar

Foram coletados insetos adultos para formação de colônias de larvas de *H. segmentaria* em condições naturais. As coletas foram realizadas manualmente com tubos Falcon, no interior de uma armadilha *Shannon* modificada (Figura 2, A), com 2 m × 1,5 m × 2 m, com tecido transparente (*voil*) na parte superior e tecido de algodão nas laterais e uma abertura lateral para entrada da coletora, tendo como isca uma carcaça de porco doméstico de 20 kg (Figura 2, B; autorização do Comitê de Ética-001/2016CEUA/UFAM). Esta isca foi escolhida por ser mais atrativa para uma maior diversidade e abundância de espécies (Ururahy-Rodrigues 2008), aumentando as chances de coletar indivíduos da espécie selecionada, entre tantas espécies possíveis, e em número suficiente de indivíduos para formar as colônias de larvas. A isca foi colocada dentro de uma gaiola metálica para proteção contra vertebrados.

Figura 2: A- Armadilha *Shannon* utilizada na coleta de adultos de *Hemilucilia segmentaria*; B- carcaça de porco doméstico utilizada como isca para coleta dos insetos.

A criação da colônia de larvas foi realizada em condições naturais (Figura 3, A). Parte das fêmeas coletadas foi individualizada em gaiolas de criação, as demais foram criadas juntas, para aumentar a chance de sucesso na oviposição (caso algum dos tipos de criação fosse o mais adequado- não foi possível concluir isso previamente). As gaiolas para criação individual foram confeccionadas com garrafas plásticas de 5 L adaptadas com tecido *voil* em uma das laterais (Figura 3, B), para manter a ventilação e o manejo

das amostras. As demais gaiolas de criação foram construídas com "caixas organizadoras" de plástico com tecido *voil* em uma das laterais (Figura 3, C). O substrato alimentar e para oviposição (Figura 4, A) foi carne bovina moída com 12h de decomposição (tempo de decomposição modificação dos protocolos citados aqui) e foi mantido um pedaço de algodão umedecido em solução de água com açúcar *ad libitum* (Oliveira-Costa *et al.* 2011; Scaglia 2014). Após as posturas, aproximadamente 100 ovos foram transferidos para cada recipiente plástico de 250 ml contendo papel filtro umedecido na base e 50 g de carne bovina moída (Figura 4, B) substituída diariamente (por 100 g a partir do estágio larval), evitando-se a colonização por outros organismos decompositores e o acúmulo de substâncias liberadas pela decomposição da carne e pelo metabolismo das larvas. Os estádios larvais foram identificados de acordo com Greenberg e Szyska 1984 e Oliveira-Costa e Queiroz 2011, principalmente de acordo com o número de aberturas dos espiráculos posteriores (o número de aberturas corresponde ao estádio larval).

Figura 3: A- Área de criação da colônia de larvas de *Hemilucilia segmentaria*; B- gaiola de criação de insetos adultos para postura; C- gaiola de criação para postura e criação de larvas.

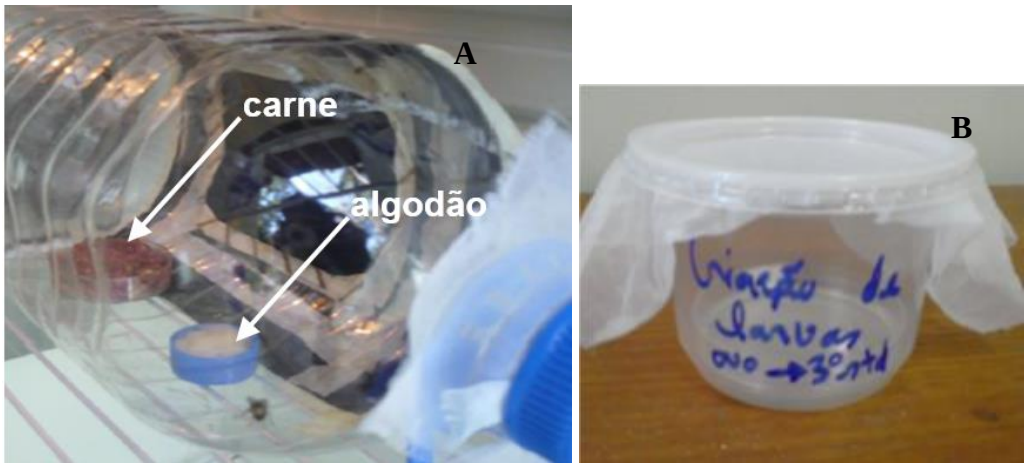


Figura 4: A- Substratos alimentares (carne e algodão com água e açúcar) e para oviposição; B- Modelo de recipiente de criação dos insetos imaturos.

3.3 Coleta de dados da Dispersão larval pós-alimentar

Para o estudo da dispersão larval foram utilizadas três arenas nas duas primeiras réplicas e seis nas réplicas seguintes do experimento, cada arena com 60 cm de raio, 120 cm de diâmetro e 25 cm de altura (cada arena composta por 112 recipientes com 10 cm de diâmetro), (Figura 5, A e B), divididas em quatro quadrantes de 90º, no sentido anti-horário e com a indicação dos pontos cardeais (Figura 6), expostas em condições naturais, no período de julho a dezembro de 2017. O número de arenas foi definido para possibilitar testar três densidades de larvas ao mesmo tempo, sob as mesmas condições ambientais. Foram testadas três densidades de insetos imaturos (100, 300 e 500 em seis repetições), definidas de acordo com uma fração das densidades que ocorrem em condições naturais numa carcaça em decomposição (valores muito variados) e de acordo com a capacidade de criação (de acordo com números estimados de: fêmeas coletadas, ovos obtidos e tempo de sobrevivência dos imaturos até o terceiro estádio larval), com base em dados do experimento-piloto. Vale mencionar que o número de larvas testado foi definido a partir dos insetos adultos coletados para formação da colônia de larvas, coletas até o sexto dia de decomposição da isca, até o período de inchamento (coliquativo), a partir do qual a espécie foi pouco frequente ou ausente. Em geral, a espécie de estudo foi a segunda ou terceira a aparecer na carcaça e uma das mais frequentes (até o estágio de inchamento).
Quanto as dimensões das arenas, foram definidos 60 cm de raio a partir de experimento-piloto, cujas arenas possuíam 110 cm de raio. Porém, de 60 cm para a borda ocorreram menos de 10 % das pupas do total para cada arena, motivo pelo qual se alterou essa medida, para otimizar o tempo de coleta das pupas e o espaço entre os eventos de

dispersão (réplicas). O número de recipientes por distância (do centro para a borda) foi, respectivamente: 1, 2, 4, 5, 7 e 9.

As arenas foram confeccionadas com garrafas de Politereftalato de etileno (PET) de 2 L sem as extremidades e com paredes perfuradas para permitir o fluxo de indivíduos entre os recipientes, de substâncias e calor, evitando-se tendências na dispersão (Figura 7). Tais recipientes foram constituídos por cinco camadas de 5 cm (profundidade 1 (P1) de 1 a 5 cm, P2 de 6 a 10 cm, P3 de 11 a 15 cm, P4 de 16 a 20 cm e P5 de 21 a 25 cm).

Os quadrantes foram marcados com arame, bem como as bordas das arenas (arames presos a estacas). As arenas possuíram cinco distâncias horizontais a partir do centro (D1- 1 a 10 cm, D2- 11 a 20 cm, D3- 21 a 30 cm, D4 - 31 a 40 cm e D5- 41 a 50 cm; além de D0- centro de dispersão), formadas por círculos concêntricos (Figura 6). As coletas das pupas foram realizadas no sentido anti-horários a partir do quadrante 1 e da D5.

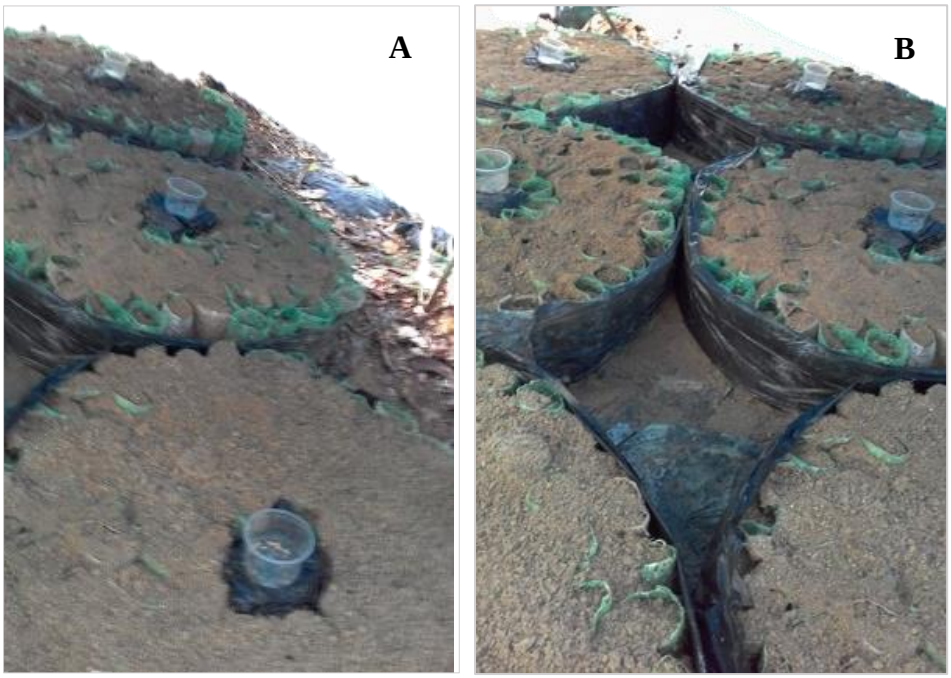


Figura 5: Arenas para dispersão larval, A- Arenas das repetições 1 e 2 do experimento; B- arenas das demais repetições.

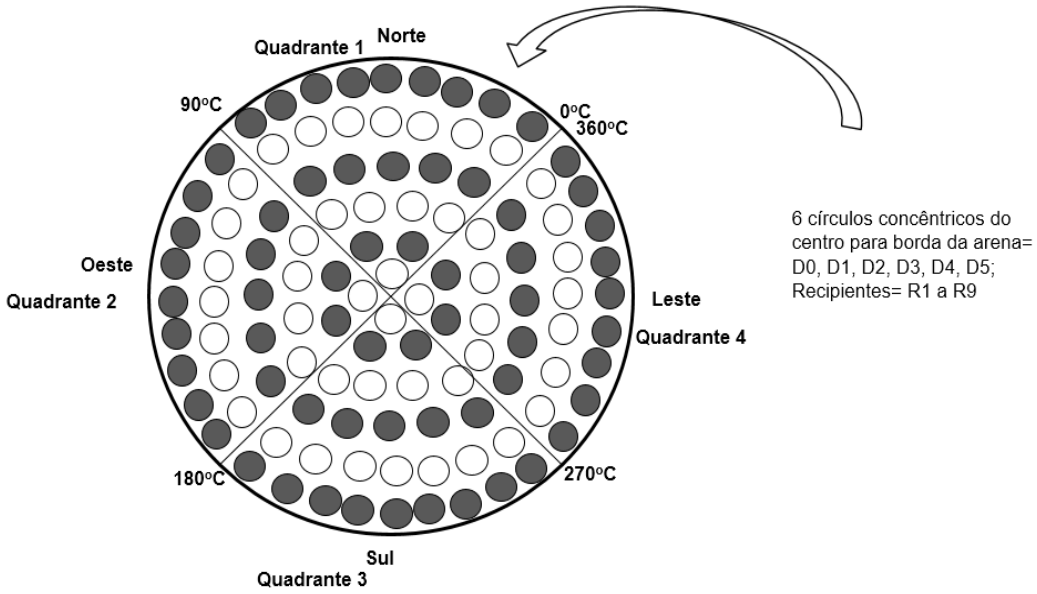


Figura 6: Modelo de arena para dispersão larval.

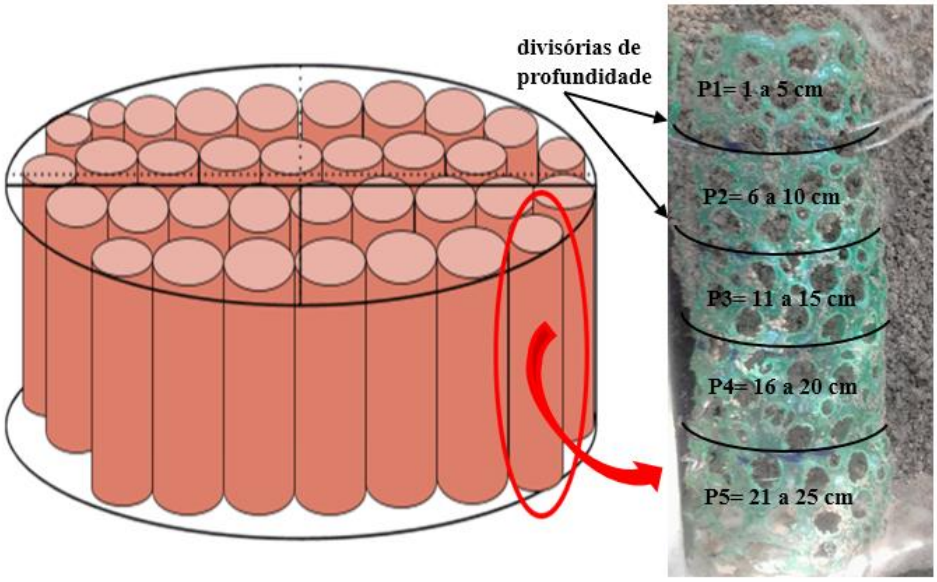


Figura 7: Detalhe do recipiente constituinte das arenas, com indicação dos intervalos de profundidade (P= Profundidade).

Tanto os recipientes cilíndricos como os espaços entre eles foram preenchidos com material do solo da área de estudo misturado com vermiculita (20 %). O material do solo foi observado, para excluir eventuais pupários/exúvias e eliminar possíveis obstáculos que poderiam causar tendências na dispersão, como rochas, raízes e galhos.

Os eventos de dispersão larval pós-alimentar foram iniciados entre 06:00 h e 18:00 h, para possibilitar a observação direta da dispersão horizontal até as primeiras 12 h com luminosidade ambiente e não interferir alterando as condições de luminosidade à noite. Larvas de 3º estádio foram transferidas para recipientes plásticos e colocadas no centro das arenas para o estudo de dispersão. Os recipientes foram abertos após 15 minutos (tempo para adaptação das larvas ao novo ambiente).

Foi realizada a observação da dispersão larval na superfície da "arena 3" (com maior densidade de larvas), a cada 5 minutos antes do "enterramento" de todas as larvas e a cada 30 minutos depois desse comportamento, para ajudar a compreender o padrão de distribuição das pupas. Foi possível acompanhar o comportamento em uma arena por réplica da dispersão.

Também foram realizadas observações pontuais (uma por área, com larvas excedentes da dispersão nas arenas) sobre a dispersão de larvas de *H. segmentaria* em áreas não delimitadas de mata, em área aberta (campo), outra pavimentada e no

Laboratório II da APA Adolpho Ducke, para complementar as informações sobre a capacidade e comportamentos de dispersão da referida espécie.

Após dois dias de "enterramento" das larvas, tempo suficiente para pupação (Fraga 2004), cada recipiente que compunha as arenas foi retirado (Figura 8, A). As pupas e exúvias foram coletadas e suas distâncias em relação ao centro da arena e em relação à superfície (profundidade) foram registradas. Parte das pupas foi transferida para recipientes plásticos contendo material do solo de onde foram coletadas, identificados com etiqueta e cobertos com tecido *voil* e deixadas para emergência dos insetos e confirmação da espécie.

Após a emergência, os insetos foram sacrificados com acetato de etila em câmara mortífera e a identificação da espécie foi confirmada sob esteromicroscópio de acordo com Mello 2003, Amat *et al.* 2008 e Carvalho e Mello-Patiu 2008. Os espécimes foram mantidos em etanol 80 % e posteriormente montados em alfinetes e depositados na Coleção de Invertebrados do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia.

Figura 8: A- Recipiente removido da arena com material para coleta das pupas; B- Pupas coletadas em cada profundidade dos recipientes que compunham as arenas.

3.4 Análises estatísticas

Realizou-se uma Análise GLM (Modelo Linear Generalizado) no software R, com os dados do número de pupas em %, uma vez que a tabela de dados (montada para cada ponto de coleta- cada nível de profundidade em cada distância) apresentou muitos zeros, dificultando a observação de possíveis efeitos das variáveis testadas.

4. Resultados

4.1 Observação da dispersão larval na superfície das arenas e nas áreas não delimitadas e na criação

Durante a observação da dispersão larval na superfície das arenas, as larvas, em geral, dispersaram e "se enterraram" pouco tempo depois de expostas, até a primeira hora de exposição. A maioria das larvas se enterrou nas primeiras três distâncias em relação ao centro (até 30 cm), embora algumas tenham chegado até 50 cm (mas não foi observada fuga da arena).

Algumas vezes as larvas que saíram do centro de dispersão formaram pequenos grupos e "se enterraram" no mesmo local onde se agruparam, ou se separaram e "se enterraram" em locais diferentes. Parte das larvas mudou a direção original de deslocamento antes de "se enterrar". A maioria das larvas dispersou de modo aleatório (solitárias e sem formar trilhas), sem direção preferencial.

Sobre as interações com outras espécies, foram registrados dois morfotipos de formigas, um deles transportou parte das larvas da arena. Também foram observados alguns indivíduos de Vespidae e de Diptera.

Tabela 1: Etograma com as frequência (%) dos comportamentos observados durante a observação da dispersão larval na superfície da "arena 3" (considerando todos as observações, com presença e ausência dos comportamentos) na APA Adolpho Ducke em 2017. (100% são todos os comportamentos em todas as observações)

Comportamentos	Tempo 1	Tempo 2	Tempo 3	Tempo 4	Total
Dispersão solitária	10,8	2,5	4	4,7	0,1
Dispersão associada	9,5	2,5	3,4	2	0,09
Mudança de direção	0,8	0,4	0	1,3	0,01
Permanência no centro	7,7	0,8	1,3	1,3	0,06
Interações interespecíficas	1,7	3	2	0,6	0,05
Enterramento solitário	1,7	2,5	5,4	4,7	0,03
Enterramento em grupo	3,4	3	2	2	0,06
Volta a superfície	0,4	0	0,6	0	0,05

Também foram realizadas observações pontuais (uma vez em cada área, devido ao pequeno número de larvas disponíveis após a dispersão nas arenas) em áreas não delimitadas, para comparar com os comportamentos nas arenas. Tanto na "área de campo" como na pavimentada, poucos minutos depois da exposição das larvas, como era esperado, formigas as transportaram do centro de dispersão. No laboratório, as formigas chegaram em algumas horas e também transportaram as larvas para fora. Em todos os

casos, as larvas logo procuraram um abrigo, antes de serem alcançadas pelas formigas (exceto no caso da área de mata, em poucos minutos de observação), não dispersando mais que dois metros em relação ao centro de dispersão. Na área de mata não foi possível determinar as distâncias finais de dispersão, pois as larvas se abrigaram na serapilheira e não possível acompanhar sua dispersão até o fim.

4.2 Resultados da GLM e demais análises gráficas

Em cada uma das seis repetições dos eventos de dispersão, foram colocadas 900 larvas (para cada 3 arenas) para dispersão, totalizando 5400 larvas, das quais se originaram (foram coletadas) 1317 pupas e exúvias (Figuras 9 a 12).

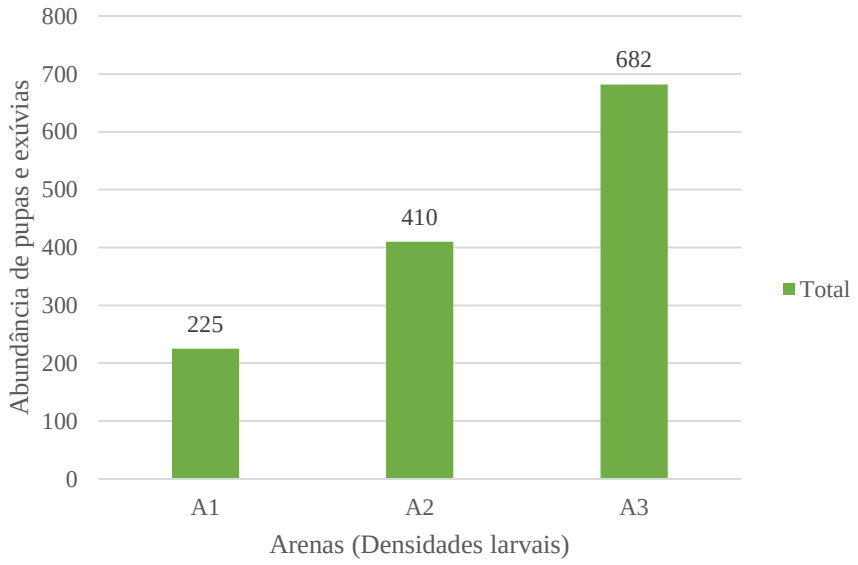


Figura 9: Abundância de pupas e exúvias coletadas nas três arenas (A= Arena).

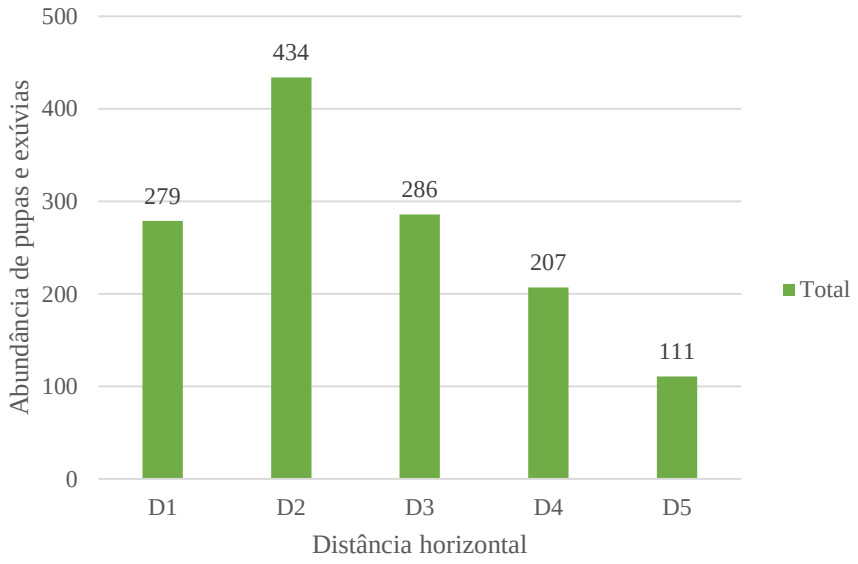


Figura 10: Abundância de pupas coletadas nas distâncias horizontais (D= distância horizontal).

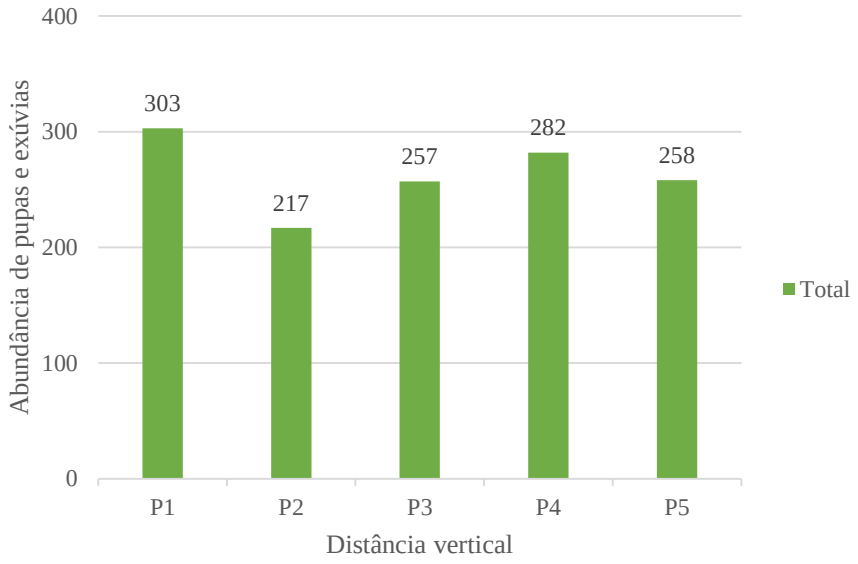


Figura 11: Abundância de pupas por Profundidade (P= Profundidade).

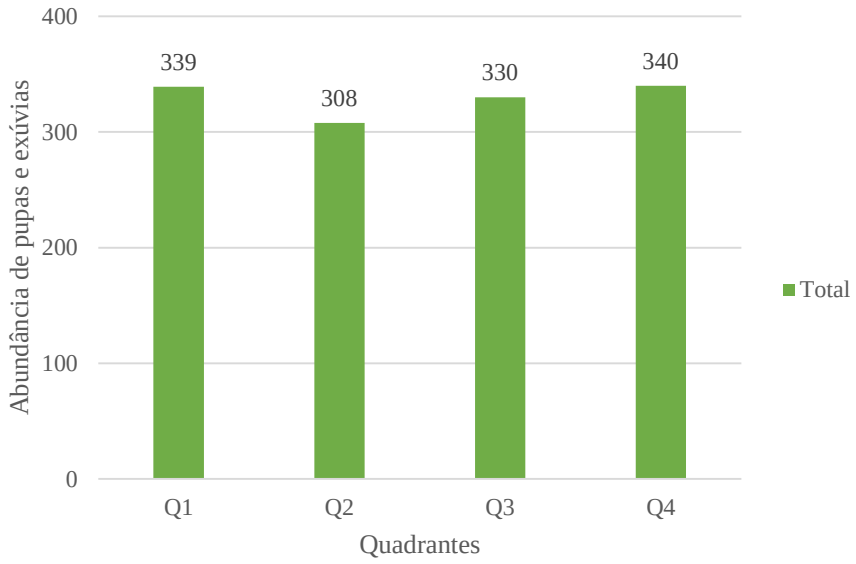


Figura 12: Abundância de pupas e exúvias coletadas entre as quatro direções/ quadrantes (Q= Quadrante).

A análise de GLM mostrou que a abundância de pupas teve diferença significativa entre quase todas as variáveis, exceto para densidade larval (Tabela 2).

Tabela 2: Resultados da GLM com os dados do experimento de dispersão larval para dados em porcentagem (resultados significativos em negrito).

	Df	F	p
Densidade larval	1	9476,90	0,999
Quadrante	3	9459,70	0,001
Distância horizontal	1	8427,10	< 0,001
Distância vertical	1	8418,60	0,004

Porém, as diferenças no número de pupas entre as variáveis são mais visíveis quando observamos os gráficos de boxplot (Figura 13). Ocorreu diferença significativa no número de pupas entre as densidades, considerando os números absolutos e as médias do número de pupas.

Não existiu distância vertical nem quadrante (direção) preferencial (pois só foi significativa a diferença quando analisados os dados em porcentagem, mas não com as médias dos dados; Figura 14). Quanto à distância horizontal, embora ocorra uma tendência na redução no número de pupas com o aumento da distância, existiu uma maior

concentração de pupas na distância de 20 cm e 10 cm, distâncias preferenciais, portanto. Aliás, também houve uma diminuição no número de pupas com o aumento da distância horizontal e da densidade (efeito de interação).

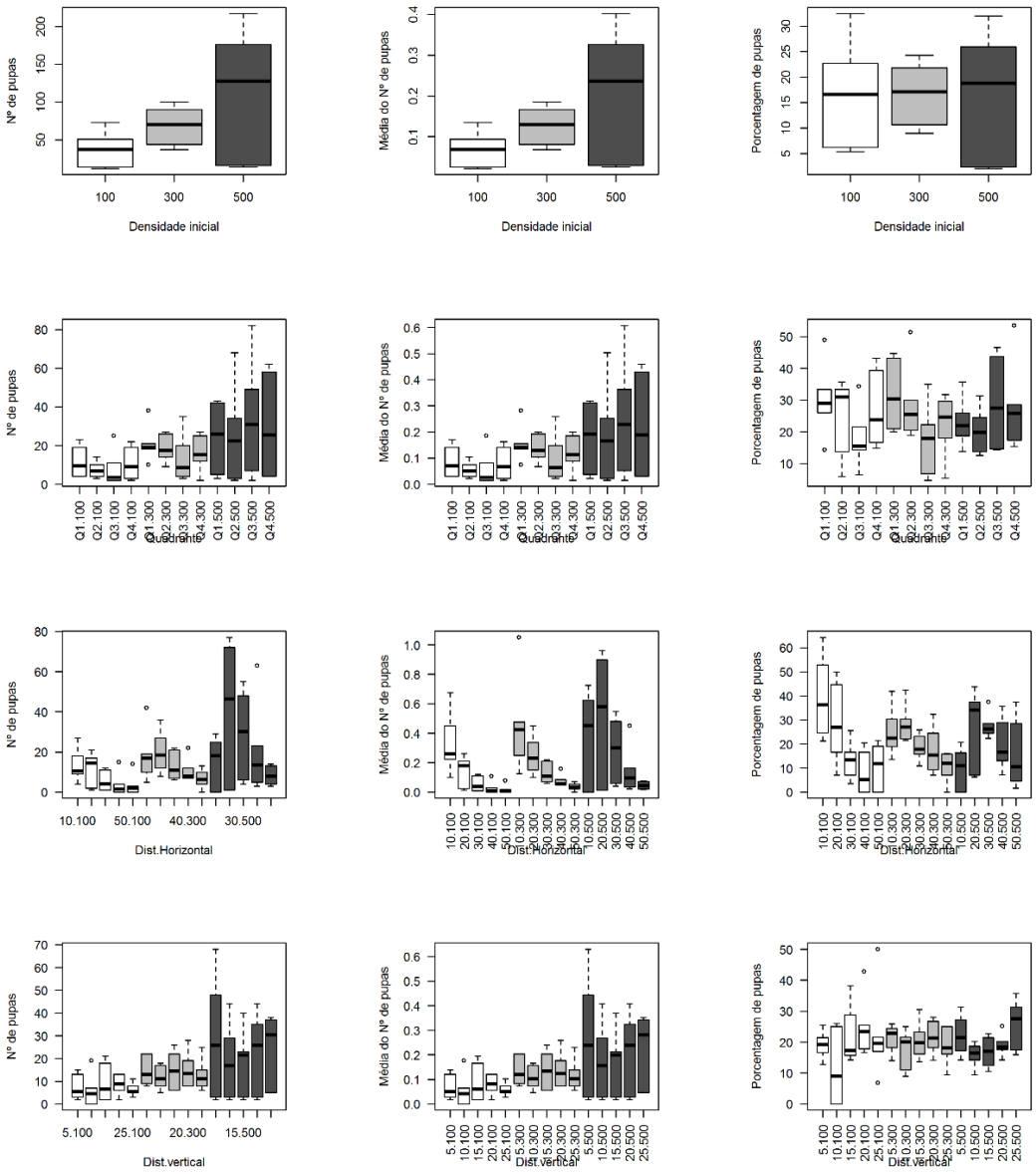


Figura 13: Abundância de pupas considerados os dados absolutos, médias do número de pupas e número de pupas em porcentagem, além das interações entre variáveis (Dist- distância).

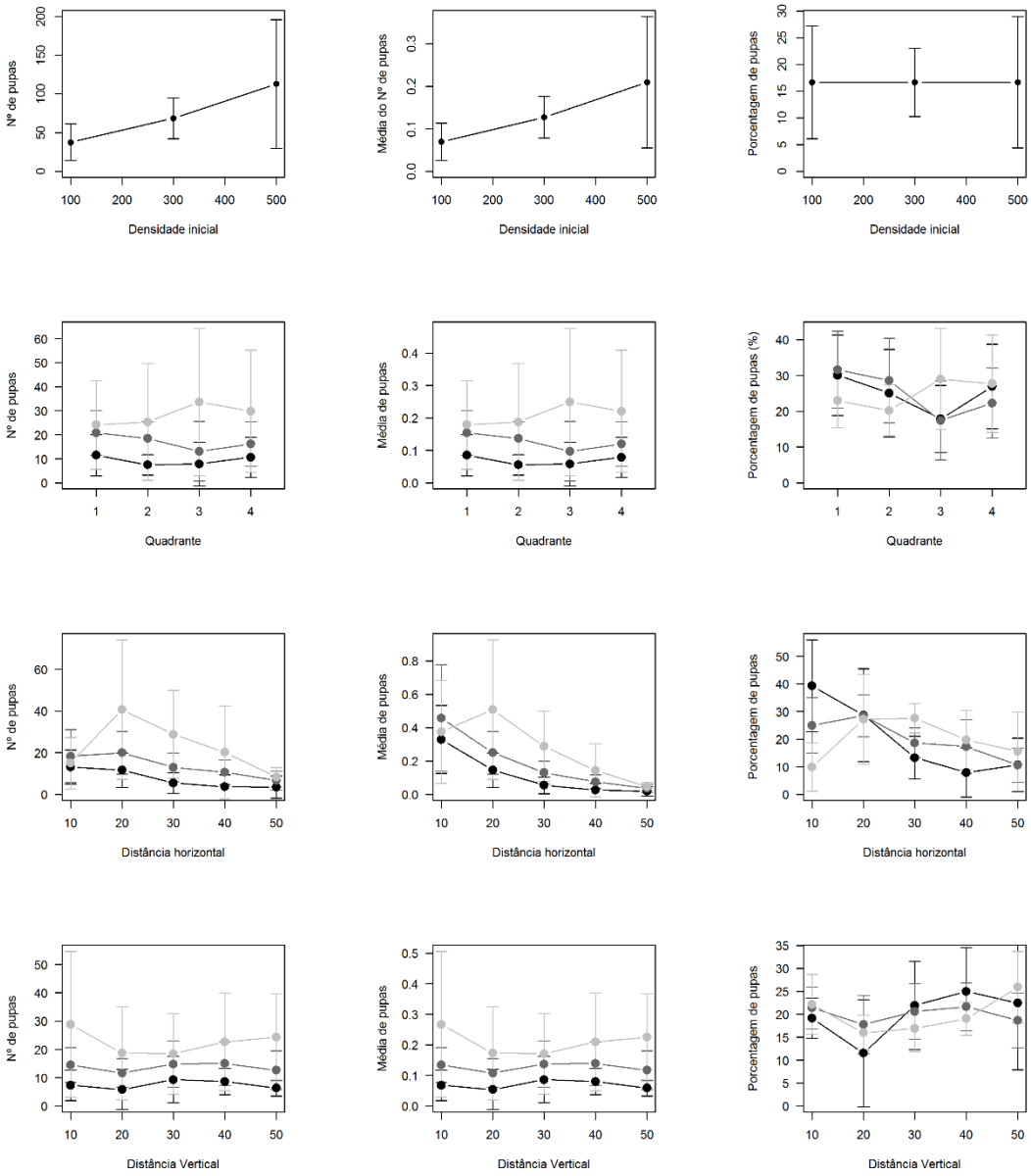


Figura 14: Interações entre Densidades (preto – densidade 100, cinza escuro – densidade 300, cinza claro- densidade 500) e Quadrantes e Distâncias horizontais.

Outro modelo da distribuição das pupas pode ser visto nas Figuras 15 (dispersão por arena) e 16 (dispersão total).

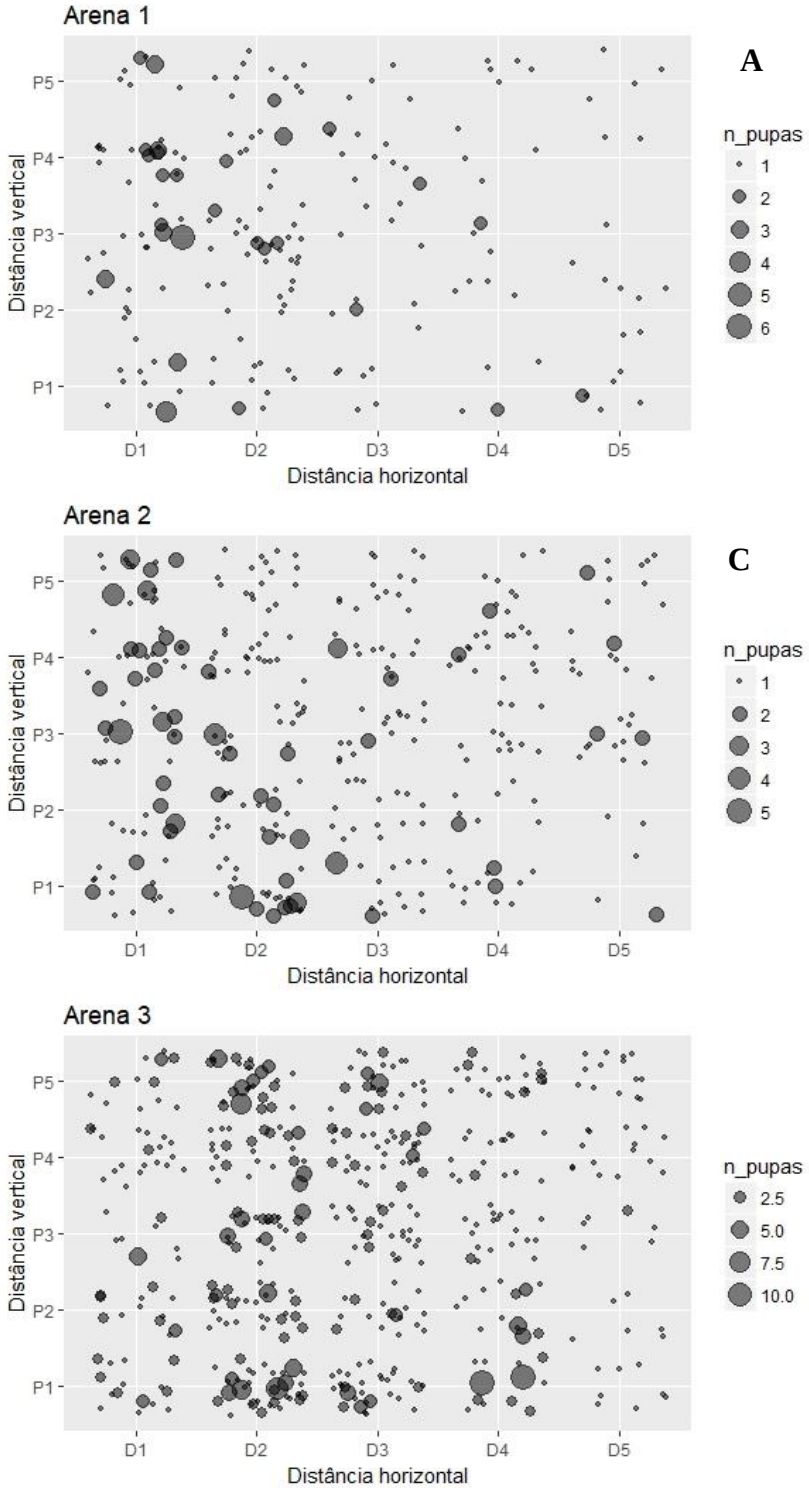


Figura 15: Distribuição das pupas coletadas no experimento; A- na "arena 1", B- na "arena 2", C- na "arena 3".

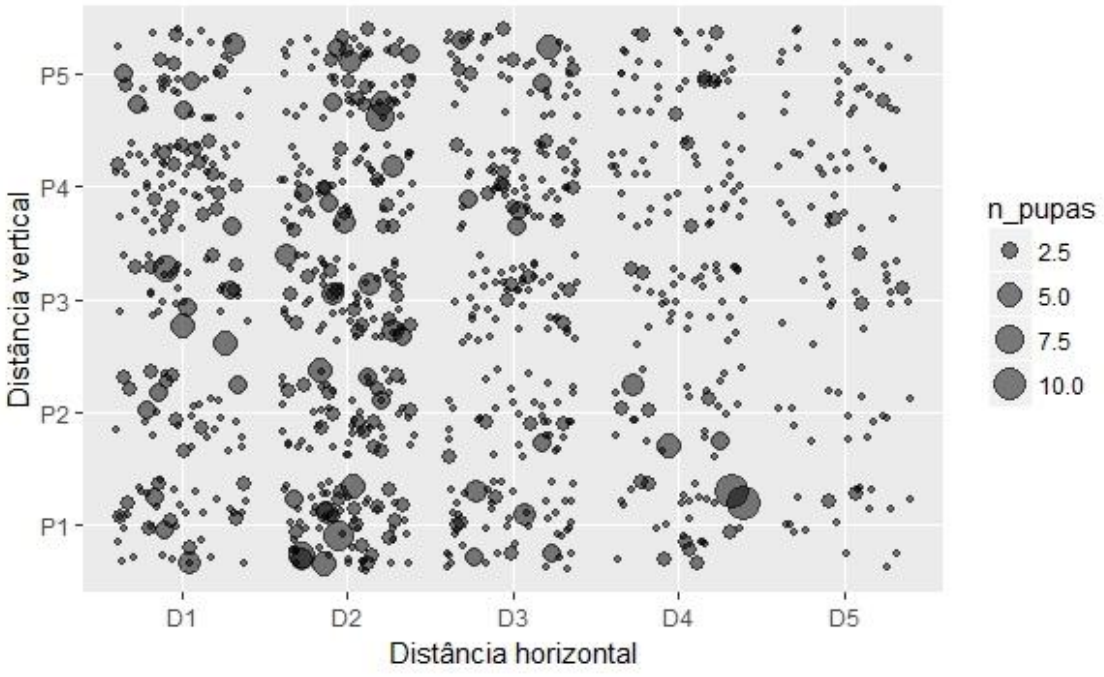


Figura 16: Distribuição das pupas coletadas no experimento (com todas as arenas).

5. Discussão

5.1 Dispersão horizontal observada diretamente

O maior número de larvas observadas "enterrando-se" nas três primeiras distâncias em relação ao centro coincide com o maior número de pupas registrado para essas distâncias. Vale ressaltar que durante a criação das larvas, em alguns recipientes, larvas deixadas após o período pós-alimentar (impedidas de sair dos recipientes), em geral puparam (indício da capacidade de pupação no centro de dispersão ou próximo a ele, embora nem todos os indivíduos que puparam nessa condição tenham emergido).

A ausência de direção preferencial pode ser explicada pela falta de obstáculos ou de condição diferente em algum quadrante (como maior incidência de luz ou ventos fortes) que estimulasse direção preferencial ou formação de trilha pela influência não significativa das interações com outras espécies durante a observação diurna.

No período de dispersão as larvas estão especialmente vulneráveis a predadores e parasitas (Berrigan e Pepin 1995). Além dos potenciais predadores mencionados nos resultados deste trabalho, outro indício de predação ou transporte de larvas é que durante a coleta das pupas foram encontrados nas arenas indivíduos de Silphidae e Staphylinidae (Coleoptera) - táxons com espécies predadoras da fauna necrófaga, incluindo larvas de Diptera (Lewis e Benbow 2011). Outras indicações de predação são discutidas a seguir. Não foram encontradas larvas mortas e provavelmente não houve tempo para a

decomposição de larvas, caso tivessem morrido nas arenas (em no máximo dois dias, a partir da exposição); não existiu razão aparente para o canibalismo (comportamento relatado por Fraga 2004, no último estágio de decomposição da carcaça), pois as larvas foram colocadas para dispersar quando já rejeitavam o substrato alimentar, tinham características morfológicas (forma, tamanho e espiráculos posteriores com três aberturas) e comportamentais (alimentação reduzida ou ausente, tentativas frequentes de fuga dos recipientes de criação e redução da mobilidade) de larva pós-alimentar. Embora não se possa descartar, no período noturno principalmente, alguma condição adversa na área de dispersão que possa ter induzido o canibalismo (que não foi observado durante a criação das larvas, exceto quando testada a criação com alimento reduzido- amostras que não foram utilizadas para dispersão larval). Além disso, o substrato de pupação foi suficiente para todas as larvas. E o número de pupas coletadas for menor que o de larvas colocadas para dispersar.

Os comportamentos e dispersão observados diretamente tiveram diferenças e semelhanças com o modelo de dispersão descrito por Lima 2008 para outras espécies, em que as larvas inicialmente dispersaram de forma aleatória e, à medida que parte delas "se enterrou", as demais dispersaram de forma mais direcionada. Também Arnott e Turner 2008 observaram imaturos dispersando de forma direcionada quando após um primeiro grupo de larvas dispersar, se colocou o segundo grupo, que dispersou mais para o quadrante que tinha recebido as larvas do primeiro grupo. Porém, quando a arena foi limpada após a dispersão do primeiro grupo de larvas (eliminando o odor deixado por elas), o grupo seguinte dispersou de forma aleatório e sem direção preferencial. O comportamento de trilha seria vantajoso se levasse a uma área de pupação adequada, mas seria um problema se o local de pupação encontrado não fosse apropriado, além do aumento da densidade de larvas no mesmo local aumentar a atração a predadores e parasitas (Arnott e Turner 2008).

A rápida detecção e o transporte de larvas nas áreas de dispersão não delimitadas podem ser explicados, principalmente, pela falta de abrigos para as larvas, além do pequeno número de presas para as formigas (predadores mais comuns nessas áreas), comparado à área de mata.

5.2 Interações entre variáveis testadas

5.2.1 Abundância de pupas em função da densidade de larvas

A maior abundância de pupas na "arena 3" deve ter ocorrido pela maior densidade de larvas colocadas na referida arena para dispersar, que aumentou o número de sobreviventes. E a ausência de diferença significativa (exceto quando analisados os dados absolutos) no número de pupas entre as densidades/arenas poderia ser explicada pelos valores de densidade pequenos para mostrar um efeito ou outro motivo.

E o baixo número de pupas em todas as arenas, comparado ao de larvas colocadas para dispersar, está de acordo com a maioria dos estudos realizados em condições controladas (em laboratório), que relataram números de pupas semelhantes ao de larvas colocadas para dispersar, com diferenças entre o número de larvas e o de pupas quando a dispersão foi entre espécies associadas e uma espécie predou larvas da outra (Gomes e Von Zuben 2005b). Porém, em estudos em condições naturais a sobrevivência dos imaturos é menor, como registrado para *P. terraenovae* (Roux *et al.* 2006). Portanto, o menor número de pupas consideravelmente menos que o de larvas colocadas para dispersar pode ser explicado, entre outros fatores, pela predação por outras espécies (possivelmente maior à noite, horário que não teve observação direta da dispersão). Um fato que corrobora essa hipótese é não ter sido encontradas larvas mortas durante a coleta das pupas. Destacando que se tivessem morrido (na ausência de predação, com alimento suficiente para pupar, sem canibalismo e não carregadas mortas por outros animais) não haveria tempo para a decomposição completa das mesmas, o que deixaria algum vestígio.

5.2.2 Abundância de pupas *versus* Distância horizontal

A partir da observação de indivíduos que puparam no substrato de criação neste trabalho, pode-se concluir que indivíduos de *H. segmentaria* podem pupar no substrato alimentar (que poderia ser um cadáver), na ausência de estímulos para a dispersão (predadores, parasitas, grande competição por local de pupação, necessidade de alimento adicional, substâncias tóxicas liberadas pelo processo de decomposição da carcaça ou condição abiótica extrema- excesso de umidade, incidência de luz intensa, ventos fortes, chuva intensa etc.). Este resultado está de acordo com o relatado para larvas de Chrysomyinae, que tendem a pupar perto da fonte alimentar, mesmo com distância de até 8 m para dispersar (Greenberg 1990). Embora se tenha afirmado, em uma observação

pontual, que uma espécie do mesmo gênero da espécie de estudo- *H. semidiaphana*, tenha dispersado até 3 m a partir de uma carcaça (Fraga 2004).

No atual estudo, nas três densidades de larvas as distâncias horizontais preferenciais foram 10 cm e 20 cm (principalmente), semelhante ao registrado na dispersão associada entre *C. megacephalla* e *C. albiceps*: a primeira teria dispersado mais - média de 16 cm contra 12 cm de *C. albiceps*, para escapar da predação pela segunda (Gomes *et al.* 2007). Em contraste com outro relato de dispersão associada das referidas espécies, quando a maioria das pupas se concentrou até 40 cm do centro de dispersão, com distâncias médias de 31 cm para *C. megacephalla* e 22 cm para *C. albiceps* (Gomes e Von Zuben 2005b).

Uma possível razão para as distâncias horizontais mais frequentes terem sido aquelas próximas ao centro, como discutido anteriormente, pode ser porque as larvas receberam alimento suficiente e não "precisariam" dispersar a procura de uma fonte de alimento adicional nem de espaço para pupação. A referida espécie também demonstrou abrigar-se logo que encontrou locais adequados para pupar. A dispersão horizontal mostrou um modelo semelhante ao de dispersão monotônica (Bassanezi *et al.* 1997) que, exceto por um pico em D2, tende a diminuir o número de pupas continuamente. No presente trabalho não deve ter havido o "efeito da vizinhança", quando larvas fixadas ou pupas exercem efeito inibitório sobre as larvas dispersantes, que procuram outro local para "se enterrar" (Bassanezi *et al.* 1997; Boldrini *et al.* 1997). Quando tal efeito ocorre, como relatado pelos referidos autores, a abundância/frequência de pupas apresenta um padrão com oscilações amortecidas.

Outra possível explicação para a atual distribuição horizontal de pupas são os valores de densidade larval. Embora o número de pupas em geral diminua do centro de dispersão para a borda, espera-se que o aumento da densidade de larvas e, por consequência da abundância de pupas, aumente a ocorrência de distâncias mais afastadas do centro, mas não necessariamente que essas distâncias sejam as mais frequentes. Há um modelo matemático que explica os padrões de dispersão mencionados (de oscilações amortecidas e monotônico), com base nos parâmetros: concentração inicial de larvas, tempo de dispersão e distância máxima de dispersão (Bassanezi *et al.* 1997).

No entanto, é importante ressaltar que as distâncias de dispersão podem ser consideravelmente maiores, para *H. segmentaria* e quaisquer outras espécies. Há registros de distâncias de dispersão horizontal de 60 cm para *C. macellaria* e de 290 cm para *C.*

putoria e *C. megacephalla*, embora o substrato de dispersão tenha sido uma caixa retangular, que só permitiu a dispersão em uma direção (Godoy *et al.* 1995).

Quando a dispersão larval acontecer a partir de uma carcaça podem ocorrer maiores densidades larvais intraespecífica e interespecífica que, além da competição por alimento, aumentam o risco de predação e a competição por local de pupação, levando a maiores distâncias de dispersão. Como relatado por Tessmer e Meek 1996, que utilizando carcaças de porcos como iscas, sugeriram que as larvas podem ter dispersado mais de 4,6 m. Portanto, ao dispersar de uma carcaça colonizada também por outras espécies, larvas de *H. segmentaria* poderiam dispersar por distâncias maiores que as registradas neste trabalho. Embora no experimento piloto, com arenas de 2 m de diâmetro, menos de 10 % das pupas tenham ocorrido em distâncias horizontais maiores que 50 cm.

Outra possibilidade é que a referida espécie possa ser a primeira ou a principal colonizadora das carcaças e, neste caso, dependendo também de características favoráveis dos processos de decomposição e colonização, poderia não dispersar e ou dispersar pouco e pupar nas carcaças ou ao redor delas. Neste trabalho, como mencionado, a espécie pupou em recipientes de criação, quando não foi permitido que as larvas saíssem de tais recipientes. Quando à distribuição dos imaturos é mais agregada, próxima ao centro de dispersão, sugere-se maior esforço de coleta dos imaturos nessa área (Vergara-Pineda *et al.* 2012).

A importância da coleta de pupas em uma área provável de dispersão de larvas também foi destacada a partir da observação de uma segunda fase de larvas em uma carcaça, 48h depois que o primeiro grupo tinha dispersado (Swiger *et al.* 2014). Os referidos autores ressaltaram que se fosse calculado um IPM com base nas larvas da segunda fase, o cálculo seria subestimado. Porém, coletando-se as pupas da primeira fase de larvas (que já dispersou) esse cálculo seria mais preciso. Neste contexto, para casos onde *H. segmentaria* seja a primeira, a única ou principal colonizadora de um cadáver, as distâncias de dispersão horizontal relatadas no atual trabalho como mais frequentes são indicadas como distâncias prováveis de se encontrar larvas mais velhas ou pupas/exúvias e, portanto, sugeridas para coleta inicial de pupas. Ressaltando-se a importância de ampliar a área de coleta tanto quanto possível, uma vez que embora existam padrões de dispersão, ocorrem variações dos mesmos.

Outro aspecto relativo à distância de dispersão horizontal é o tempo de dispersão. Foi ressaltado que larvas que demoram alguns ou muitos dias para conseguir um local adequado para pupar (em relação ao seu tempo de dispersão habitual), retardam o tempo

de desenvolvimento, o que induziria erros nas estimativas de IPM, que seria subestimado, pois o tempo de desenvolvimento dos insetos seria considerado menor que o habitual (Arnott e Turner 2008). Neste contexto, o uso de pupas de *H. segmentaria,* cujas larvas conseguem pupar próximo a ou no recurso alimentar (na ausência de condições adversas) é vantajoso para o cálculo do IPM, em relação a espécies que necessitam dispersar mais (mais difícil de se encontrar as pupas), além de diminuir o risco de imprecisão do IPM devido a diferenças entre o tempo de desenvolvimento estudado em laboratório e o aplicado no campo (quando o tempo de dispersão influenciar o tempo de desenvolvimento).

5.2.3 Abundância de pupas de acordo com a Distância vertical

Como relatado, *H. segmentaria* demonstrou facilidade para pupar tanto no substrato de criação quanto a profundidade de até 25 cm, embora tenha sido mais abundante a 5 cm de profundidade. De modo semelhante ao registrado para *Chrysomya megacephalla*, *C. putoria* e *Cochliomyia macellaria*, que apresentaram maior frequência nas profundidades 4 cm e 5 cm (Godoy *et al.* 1995). Porém, em outros estudos *C. megacephalla* teve profundidade mais frequente entre 7 cm e 8 cm (Gomes *et al.* 2003) e profundidade média de 11 cm e máxima de 32 cm (Gomes *et al.* 2005). Sugeriu-se que indivíduos de Calliphoridae sobrevivem a profundidades de até 50 cm (Balme *et al.* 2012). Isso demonstra, mais uma vez, a importância de testar a dispersão da mesma espécie em diferentes associações entre espécies e em condições diversas.

Embora a GLM com dados em porcentagem tenha apontado diferença entre as profundidades, isso não se mantém quando observamos os dados absolutos e as médias. Portanto, não houve distância vertical preferencial. Vale ressaltar que a profundidade de enterramento depende em grande parte das características do substrato de dispersão (composição, nível de compactação etc.), pois quanto mais as condições permitirem a locomoção das larvas, maiores as chances de profundidades maiores serem alcançadas. Portanto, sugere-se que a coleta de pupas a partir de um centro de dispersão larval pós-alimentar seja feita em uma maior ou menor profundidade, de acordo com o grau de acessibilidade das larvas ao substrato de pupação e com o comportamento de dispersão da espécie.

5.2.4 Abundância de pupas em função do Quadrante

Houve diferença significativa no número de pupas entre os quadrantes (para dados analisados em porcentagem), embora a observação direta da dispersão não tenha mostrado explicação para isso. Embora a abundância tenha sido maior entre os quadrantes 3 e 4, não se pode afirmar que houve direção preferencial. Devido à falta de elementos que induzissem a direção preferencial (exceto os que possam ter ocorrido fora do período de observação direta), já mencionados, como interação significativa com outras espécies, exposição dos quadrantes a condições diferentes (como diferenças na incidência de luz, do vento, da chuva, condições adversas em alguma direção). As arenas estavam pouco distanciadas entre si (exposição semelhante as condições ambientais) e o material do solo que as compunha foi homogeneizado antes de ser distribuído entre elas, evitando-se atratividade diferencial no material de diferentes quadrantes/direções. Resultado semelhante foi registrado para dispersão larval de *P. regina*, que apresentou diferenças na direção de dispersão em cada réplica, mas não no experimento como todo (Roux *et al.* 2006). Os autores justificaram esse resultado através de elementos como diferenças na densidade do solo e na exposição à luz solar (condições naturais). De modo semelhante um estudo sobre a dispersão larval de *C. albiceps* também não encontrou diferença significativa na abundância de pupas entre quadrantes (Gomes e Von Zuben 2005a). Porém, os autores ressaltaram a importância de se investigar os elementos que iniciam a dispersão e que contribuem para a dispersão direcional, considerando períodos climáticos e diapausa, além da influência de predadores e parasitas e das condições do solo. Em casos semelhantes, e experimentos realizados em laboratório, houve diferença na abundância de pupas entre quadrantes, mas sem direção preferencial, como ocorreu na dispersão de *L. cuprina* (Gomes e Von Zuben 2004). Porém, os autores não justificaram esse resultado. Provavelmente porque não houve, como em outros trabalhos, motivo aparente para dispersão preferencial.

Há casos em que a mesma espécie, dispersando em situações diferentes, por exemplo dispersão solitária e em diversas associações com outras espécies, apresenta resultados diferentes quanto à direção preferencial. É o caso de *C. albiceps*, cuja dispersão com direção preferencial (diferença significativa) ocorreu quando associada a *C. megacephalla* (Gomes *et al.* 2007), ao contrário do que aconteceu quando dispersou com *C. megacephalla*, *C. putoria* e *C. macellaria* (Lima 2008). O que ressalta a importância de estudar a dispersão de uma espécie em diferentes condições, inclusive dispersão em associação com diferentes espécies e em condições distintas.

A ocorrência de direção preferencial pode estar ou não associada a formação de agregações de imaturos: as larvas podem dispersar inicialmente em grupos ou de forma difusa e, nos dois casos, dirigirem-se para e se fixarem o/no mesmo local/mesma direção. Registrou-se a formação de agregações a cada 0,5 h em larvas de *Lucilia sericata* (Boulay *et al.* 2013). O número de larvas aumentou nas agregações ao longo do tempo até 24 h, depois ocorreu a redução das agregações.

5.2.5 Influência dos predadores

Além da influência dos predadores na sobrevivência, podem ter influenciado as distâncias e direções no período noturno: 1- predação pode ter ocorrido após a fixação das larvas; 2- ou enquanto as larvas se locomoviam entre as distâncias; 3- ou quando/se as larvas voltaram a superfície. No entanto, se a predação foi semelhante em todas as distâncias/direções não teve efeito significativo no padrão de dispersão.

6. Conclusão

Larvas de *Hemilucilia segmentaria* "enterram-se" assim que encontram um abrigo no solo, podendo pupar ao redor do centro de dispersão, quando não existir qualquer condição adversa.

As distâncias horizontais mais prováveis de encontrar pupas da espécie em condições semelhantes as desse experimento são de 10 cm a 30 cm, em relação ao centro de dispersão; as distâncias verticais e direções são igualmente prováveis de ocorrerem, sugerindo-se a coleta com esforço igual em todas elas.

Este trabalho indicou as distâncias e direções favoráveis à coleta de pupas de *H. segmentaria* em área de dispersão larval, a partir do centro de dispersão e em condições semelhantes as deste experimento. Ressalta-se a importância de testar a dispersão larval da referida espécie associada a outras e em diferentes áreas de dispersão, para ampliar o conhecimento sobre seu comportamento de dispersão.

Referências

Andrade, J.B.DE; Rocha, F.A.; Rodrigues, P.; Rosa, G.S.; Faria, L.D.B.; Zuben, C.J.V.; Rossi, M.N.; Godoy, W.A.C. 2002. Larval Dispersal and Predation in Experimental Populations of *Chrysomya albiceps* and *Cochliomyia macellaria* (Diptera: Calliphoridae). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz,* 97: 1137-1140.

Amat, E.; Vélez, M.C.; Wolff, M. 2008. Clave ilustrada para la identificación de los géneros y las especies de califóridos (Diptera: Calliphoridae) de colombia. *Caldasia*, 30: 231-244.

Amendt, J.; Campobasso, C.P.; Gaudry, E.; Reiter, C.; LeBlanc, H.N.; Hall, M.J.R. 2007. Best practice in forensic entomology - standards and guidelines. *International Journal of Legal Medicine,* 121: 90-104.

Arakaki, N.; Hokama, Y.; Yamamura, K. 2010. Estimation of the dispersal ability of Melanotus okinawensis (Coleoptera: Elateridae) larvae in soil. *Applied Entomology and Zoology*, 45: 297-302.

Arnott, S.; Turner, B. 2008. Postfeeding larval behaviour in the blow fly, *Calliphora vicina*: effects on post-mortem interval estimates. *Forensic Science International*, 177: 162–167.

Baccaro, F.B.; Drucker, D. P.; Vale, J.DO; Oliveira, M.L.DE; Magalhães, C.; Lepsch-Cunha, N.; Magnusson, W.E. 2008. A Reserva Ducke. In: Oliveira, M.L.DE; Baccaro, F.B.; Braga-Neto, R.; Magnusson, W.E. [Organizadores]. *Reserva Ducke: A biodiversidade amazônica através de uma grade.* Áttema Design Editorial, Manaus, Amazonas, p.11-20.

Balme, G.R.; Denning, S.S.; Cammack, J.A.; Watson, D.W. 2012. Blow flies (Diptera: Calliphoridae) survive burial: Evidence of ascending vertical dispersal. *Forensic Science International*, 216: e1-e4.

Barros-de-Souza, A.S. 2009. Calliphoridae (Diptera) associados a cadáver de porco doméstico *Sus scrofa* (L.) na cidade de Manaus, Amazonas, Brasil. Dissertação de Mestrado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Amazonas. 55p.

Barros-Souza, A.S.; Ferreira-Keppler, R.L.; Agra, D.DEB. 2012. Development Period of Forensic Importance Calliphoridae (Diptera: Brachycera) in Urban Area Under Natural Conditions in Manaus, Amazonas, Brazil. *EntomoBrasilis*, 5: 99-105.

Bassanezi, R.C.; Leite, M.B.F.; Godoy, W.A.C.; Von Zuben, C.J.; Von Zuben, F.J.; Dos Reis, S.F. 1997. Diffusion Model Applied to Postfeeding Larval Dispersal in Blowflies (Diptera: Calliphoridae). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz,* 92: 281-286.

Bernardes, A. M. 2009. Padrões de Enterramento Associados à Distribuição Larval e Predação Intraguilda em Moscas-varejeiras. Trabalho de Curso de Graduação em Ciências Biológicas, Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, Botucatu, São Paulo. 23p.

Berrigan, D.; Pepin, D.J. 1995. How Maggots Move: Allometry and Kinematics of Crawling in Larval Diptera. *Journal of Insect Physiology*, 41: 329-337.

Boldrini, J.L.; Bassanezi, R.C.; Moretti, A.C.; Von Zuben, F.J.; Godoy, W.A.C.; Von Zuben, J.C.; Dos Reis, S.F. 1997. Non-local Interactions and the Dynamics of Dispersal in Immature Insects. *Journal of Theoretical Biology*, 185: 523-531.

Boulay, J.; Devigne, C.; Gosset, D.; Charabidze, D. 2013. Evidence of active aggregation behaviour in *Lucilia sericata* larvae and possible implication of a conspecific mark. *Animal Behaviour*, 85: 1191-1197.

Carvalho, C.J.B.; Mello-Patiu, C.A. 2008. Key to the adults of the most common forensic species of Diptera in South America. Revista Brasileira de Entomologia. 52: 390–406.

Dear, J.P. 1985. A Revision of the New Word Chrysomyini (Diptera: Calliphoridae). *Revista Brasileira de Zoologia*, 3: 109-169.

Ferraz, A.C.P.; Gadelha, B.Q.; Aguiar-Coelho, V.M. 2010. Influência Climática e Antrópica na Abundância e Riqueza de Calliphoridae (Diptera) em Fragmento Florestal da Reserva Biológica do Tinguá, RJ. *Neotropical Entomology*, 39: 476-485.

Dimou, I.; Koutsikopoulos, C.; Economopoulos, A.P.; Lykakis1, J. 2003. Depth of pupation of the wild olive fruit fly, *Bactrocera (Dacus) oleae* (Gmel.) (Dipt., Tephritidae), as affected by soil abiotic factors. *Journal of Applied Entomology*, 127: 12-17.

Fraga, N.DE.J. 2004. *Comportamento de oviposição de adultos, tempo de desenvolvimento e morfologia dos imaturos de Hemilucilia segmentaria (Fabricius), H. semidiaphana (Rondoni) e Lucilia eximia (Wiedemann) (Diptera: Calliphoridae) na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, AM. Brasil.* Dissertação de Mestrado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Universidade Federal do Amazonas, Manaus, Amazonas. 71p.

Godoy, W.A.C.; Fowler, H.G.; Von Zuben, C.J.; Ziti, L.; Ribeiro, O.B. 1995. Larval dispersion in *Chrysomya megacephala*, *Chrysomya puforia* and *Cochliomyia macellaria* (Dipt., Calliphoridae). Journal of Applied Entomology, 119: 263-266.

Gomes, L.; Godoy, W.A.C; Von Zuben, C.J. 2006a. A review of postfeeding larval dispersal in blowflies: implications for forensic entomology. *Naturwissenschaften*, 93: 207-215.

Gomes, L.; Sanches, M.R.; Von Zuben, C.J. 2007. Behavior of the Combined Radial Post-feeding Larval Dispersal of the Blowflies *Chrysomya megacephala* and *Chrysomya albiceps* (Diptera, Calliphoridae) and implications for Forensic Entomology. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 50: 279-288.

Gomes, L.; Von Zuben, C.J.; Sanches, M.R. 2003. Estudo da dispersão larval radial pós-alimentar em *Chrysomya megacephala* (Fabricius) (Diptera, Calliphoridae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 47: 229-234.

Gomes, L.; Von Zuben, C.J. 2004. Dispersão larval radial pós-alimentar em *Lucilia cuprina* (Diptera, Calliphoridae): profundidade, peso e distância de enterramento para pupação. *Iheringia Série Zoologia*, 94: 135-138.

Gomes, L.; Von Zuben, C.J.; 2005a. Postfeeding radial dispersal in larvae of *Chrysomya albiceps* (Diptera: Calliphoridae): implications for forensic entomology. *Forensic Science International*, 155: 61-64.

__ __ 2005b. Study of the combined radial post-feeding dispersion of the blowflies *Chrysomya megacephala* (Fabricius) and *C. albicep*s (Wiedemann) (Diptera, Calliphoridae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 49: 415-420.

Greenberg, B. 1990. Behavior of Postfeeding Larvae of Some Calliphoridae and a Muscid (Diptera). *Annals of the Entomological Society of America*, 83: 1210-1214.

Greenberg, B.; Szyska, L.M. 1984. Immature stages and biology of fifteen species of Peruvian Calliphoridae. *Annals of the Entomological Society of América*, 77: 488-515.

Kocarek, P. 2001. Diurnal patterns of postfeeding larval dispersal in carrion blowflies (Diptera: Calliphorida). *European Journal of Entomology*, 98: 117-119.

Kosmann, C.; Macedo, M.P.; Barbosa, T.A.F.; Pujol-Luz, J.R. 2011. *Chrysomya albiceps* (Wiedemann) and *Hemilucilia segmentaria* (Fabricius) (Diptera, Calliphoridae) used to estimate the postmortem interval in a forensic case in Minas Gerais, Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia*, 55: 621-623.

Kinlan, B.P.; Gaines, S.D. 2003. Propagule dispersal in marine and terrestrial environments: a community perspective. *Ecology*, 84: 2007-2020.

Lewis, A.J.; Benbow, M.E. 2011. When Entomological Evidence Crawls Away: *Phormia regina* em masse Larval Dispersal. *Journal of Medical Entomology*, 48:1112-1119.

Mello, R.P. 2003. Chave para a identificação das formas adultas das espécies da família Calliphoridae (Diptera, Brachycera, Cyclorrapha) encontrados no Brasil. *Entomologia y Vectores*, 10: 255-268.

Oliveira-Costa, J. 2011. Estimativas de Intervalo Pós-Morte - IPM. In: Oliveira-Costa, J. *Entomologia Forense: quando os insetos são vestígios.* 3ª ed. Millennium, Campinas, São Paulo, p.25-37.

Oliveira-Costa, J.; Dias, G. DOS S.; Meloni, E. 2011. Metodologia de Criação e Curadoria de Vestígios Entomológicos. In: Oliveira-Costa, J. *Entomologia Forense: quando os insetos são vestígios.* 3ª ed. Millennium, Campinas, São Paulo, p.427-436.

Oliveira-Costa, J.; Queiroz, M. M. DE C. 2011. Bionomia de Dípteros de Interesse Forense. In: Oliveira-Costa, J. Entomologia Forense: quando os insetos são vestígios. 3ª ed. Millennium, Campinas, São Paulo, p.131-155.

PELD- Pesquisas Ecológicas de Grande Duração, 2016. Reserva Florestal Adolpho Ducke, (peld.inpa.gov.br/sitios/ducke). Acessado em 26/09/2016.

Pires, S.M.; Zimmer, C.R.; Cárcamo, M.C.; Ribeiro, P.B. 2010. Dispersão larval pós-alimentar de *Lucilia sericata* (Diptera, Calliphoridae) em condições de laboratório. *Iheringia Série Zoologia*, 100: 254-258.

PPBIO- Programa de Pesquisa em Biodiversidade, 2018. Reserva Florestal Adolpho Ducke, (https://ppbio.inpa.gov.br/sitios/ducke). Acessado em 26/01/2018.

Roux, O.; Gers, C.; Telmon, N.; Legal, L. 2006. Circular dispersal of larvae in the necrophagous Diptera *Protophormia terraenovae* (Diptera: Calliphoridae). *Annales de la Société Entomologique de France*, 42: 51-56.

Scaglia, J. A.P. 2014. A manutenção de Imaturos em Laboratório. In: Scaglia, J. A. P. *Manual de entomologia forense.* Mizuno, São Paulo, São Paulo, p.203-219.

Schallhart, N.; Tusch, M.J.; Staudacher, K.; Wallinger, C.; Traugott, M. 2011. Stable isotope analysis reveals whether soil-living elaterid larvae move between agricultural crops. *Soil Biology & Biochemistry*, 43: 1612-1614.

Smith, K. G. V. 1986. *A Manual of Forensic Entomology*. University Printing, Oxford. 205p.

Souza, E.R.DE; Rafael, J.A.; Xavier Filho, F.F.; Da-Silva-Freitas, J.O.; Oliveira-Costa, J.; Ururahy-Rodrigues, A. 2014. First Medicolegal Forensic Entomology Case of Central Amazon: A Suicide by Hanging with Incomplete Suspension. *EntomoBrasilis*, 7: 12-15.

Souza, C.R.DE; Zuben, C.J.V. 2012. Diversity and Synanthropy of Calliphoridae (Diptera) in the Region of Rio Claro, SP, Brazil. *Neotropical Entomology*, 41: 243-248.

Swiger, S. L.; Hogsette, J. A.; Butler, J. F. 2014. Larval Distribution and Behavior of *Chrysomya rufifacies* (Macquart) (Diptera: Calliphoridae) Relative to Other Species on Florida Black Bear (Carnivora: Ursidae) Decomposing Carcasses. *Neotropical Entomology*, 43:21–26.

Tessmer J.W.; Meek, C.L. 1996. Dispersal and distribution of Calliphoridae (Diptera) immatures from animal carcasses in Southern Lousiana. *Journal of Medical Entomology*, 33: 665-669.

Thyssen, P.J. 2005. Caracterização das formas imaturas e determinação das exigências térmicas de duas espécies de califorídeos (Diptera) de importância forense. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas, São Paulo. 102p.

Ururahy-Rodrigues, A. 2008. Distribuição Temporal dos Calliphoridae (Diptera) associados à decomposição de *Sus scrofa* Linnaeus (Suidae) na Reserva Adolpho

Ducke, Manaus, Amazonas. Tese de Doutorado. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Amazonas. 107p.

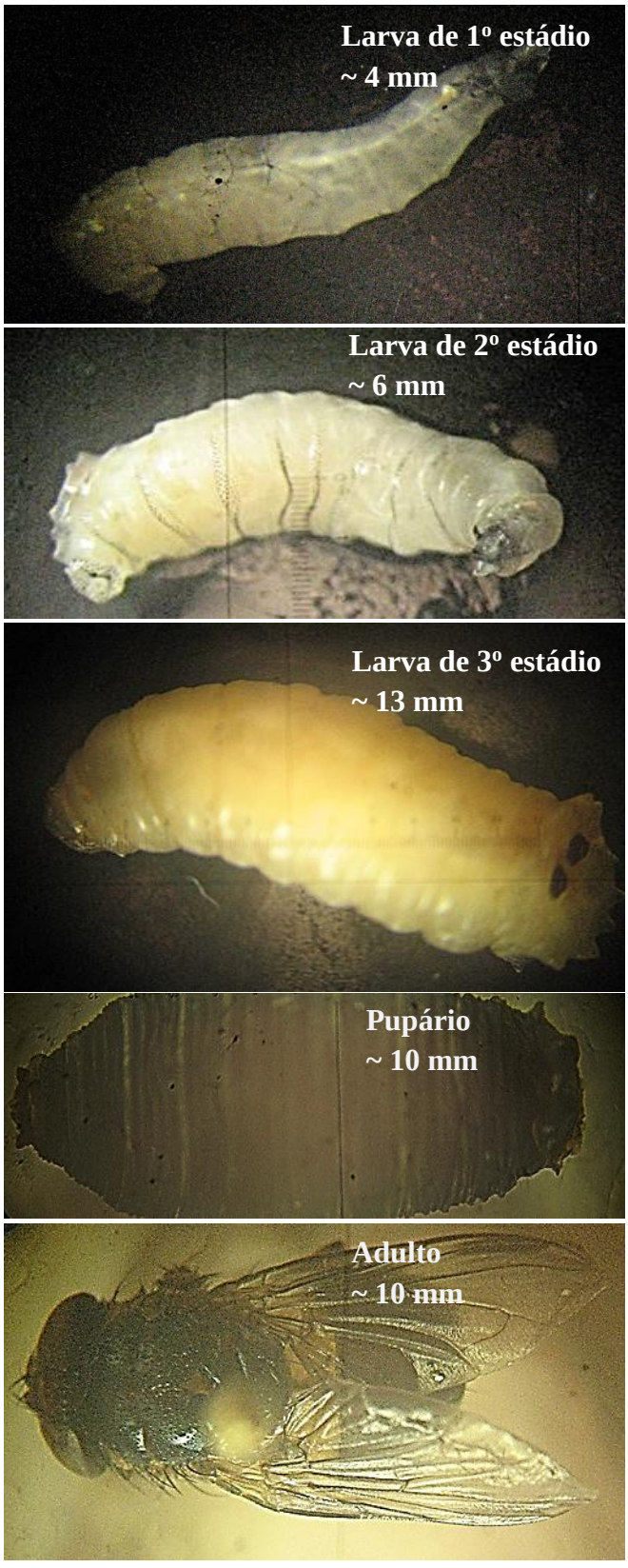
Vergara-Pineda, S.; León-Múzquiz, H. DE; García-Martínez, H.; Cantú-Sifuentes, M.; Landeros-Flores, J.; Tomberlin, J. K. 2012. Dispersión espacial de larvas de *Lucilia sericata* y *Calliphora coloradensis* (Diptera: Calliphoridae) en etapa de postalimentación. *Revista Colombiana de Entomología*, 38: 97-99.

Von Zuben, C.J.; Bassanezi, R.C.; Dos Reis, S.F.; Godoy, W.A.C.; Von Zuben, F.J. 1996. Theoretical approaches to forensic entomology: I. Mathematical model of postfeeding larval dispersal. *Journal of Applied Entomology*, 120: 379-382.

Von Zuben, C.J.; Bassanezi, R.C.; Von Zuben, F.J. 1998. Theoretical approaches to forensic entomology: II. Mathematical model of larval development. *Journal of Applied Entomology*, 122: 275-278.

Apêndice

Apêndice A- Estágios de decomposição da carcaça de porco doméstico exposta durante o período de coleta de *Hemilucilia segmentaria* para experimento de dispersão larval na APA Adolpho Ducke em 2017 (A- Fresco; B- Inchamento; C- Coliquativo).

C

Apêndice B- Estágios de vida de *Hemilucilia segmentaria* criados para o experimento de dispersão larval na APA Adolpho Ducke em 2017 (em sentido póstero-anterior as larvas de 1º e 2º estádio, demais imagens/espécimes em sentido ântero-posterior).