

Implicações do fenômeno
de agregação espacial
para a dinâmica de
populações em insetos:
I. Competição por recursos
alimentares e espaço²
(Artigo de Revisão)

Claudio José Von Zuben¹

IMPLICATIONS OF THE SPATIAL
AGGREGATION FOR
THE POPULATION DYNAMICS
IN INSECTS:
I. COMPETITION FOR FEEDING
RESOURCES AND SPACE.

ABSTRACT: The present article review, some important aspects related to the widely observed phenomenon of spatial aggregation of organisms, and also their implications for the population dynamics of the involved species. Aspects related to intra and interspecific competition and possibility of coexistence in animals, mainly insects, are discussed.

Key-words: spatial aggregation, population dynamics, competition, coexistence, insects

¹ Departamento de Zoologia/IB, Universidade Estadual Paulista, Campus de Rio Claro, Caixa Postal 199, 13506-900, Rio Claro-SP, e-mail: vonzuben@rc.unesp.br Bolsista do CNPq

² Trabalho desenvolvido com o auxílio da FAPESP (Proc. 98/09939-6)

INTRODUÇÃO

Todas as populações de organismos apresentam flutuações em quantitativas, e em função disso, o seu tamanho não se mantém constante com o tempo. A investigação do crescimento e declínio de populações é, historicamente, o tópico mais antigo em ecologia matemática (PIELOU, 1977), e todos os processos envolvidos na variação populacional no tempo, como nascimento, morte, migração e processos dependentes e independentes da densidade, devem ser considerados em estudos de dinâmica de populações (SOUTHWOOD, 1978; KREBS, 1989; BEGON *et al.*, 1990).

A distribuição de populações em seus ambientes naturais apresenta padrões e intercorrelações espaciais, cujo estudo tem uma história bem diferente daquela da dinâmica de populações, isto porque os métodos empregados são essencialmente estatísticos. Neste caso, o objetivo é analisar os dados coletados em determinado espaço físico (PIELOU, 1977), incluindo então conotações espaciais implícitas (DIGGLE, 1979, 1983). Daí segue-se que as ciências ambientais, e em particular a ecologia, constituem-se em uma área natural de aplicação para a metodologia estatística associada com processos espaciais estocásticos (DIGGLE, 1979; STEELE, 1989; TILMAN, 1989).

É interessante notar que por muito tempo a dinâmica de populações considerou apenas padrões temporais de variação no tamanho populacional, ao passo que a ecologia estatística considerou padrões espaciais de variação populacional (PIELOU, 1977). No entanto, o padrão de distribuição espacial de indivíduos de uma população é de considerável importância para o estudo da dinâmica de populações. Isto porque a dispersão de uma população, ou seja, a descrição do padrão de distribuição ou disposição dos indivíduos no espaço é de considerável significância ecológica, podendo ser utilizada para estimar o tamanho populacional e, conseqüentemente, descrever a condição geral da população no espaço (SOUTHWOOD, 1978). As alterações no padrão de distribuição dos indivíduos e no tamanho populacional devem então ser consideradas conjuntamente na interpretação dos resulta-

dos da dinâmica de populações, sendo de fundamental importância que se considere onde e em que condições estariam ocorrendo processos dependentes e independentes da densidade populacional (TAYLOR & TAYLOR, 1977; SOUTHWOOD, 1978; BEGON *et al.*, 1990).

A disposição espacial pode ser considerada como um resultado do equilíbrio entre dois grupos de comportamento antitéticos sempre presentes entre indivíduos de uma ou mais espécies relacionadas. Um destes comportamentos é o de repulsão, que resulta da pressão seletiva para a maximização dos recursos pelos indivíduos, causando a sua separação no espaço (TAYLOR & TAYLOR, 1977). Já o outro comportamento é o de atração, que resulta da pressão seletiva para os indivíduos se agruparem para fazer uso dos recursos disponíveis, onde quer que estes recursos sejam mais abundantes (TAYLOR & TAYLOR, 1977). O equilíbrio entre estas duas tendências conflitantes de comportamento operando em cada indivíduo determina seus movimentos e o conseqüente padrão espacial da população em cada instante de tempo. A resposta desse equilíbrio às condições ambientais constitui o elemento dinâmico das populações, e representa o mecanismo funcional para os processos de distribuição da população que conduzem às taxas de difusão e disposições espaciais observadas na natureza (TAYLOR & TAYLOR, 1977; LEVIN, 1978, 1981; OKUBO, 1980).

A análise estatística da disposição espacial dos indivíduos constitui-se em evidência espacial sólida que aplica-se igualmente a populações de todos os tipos de organismos. Os três tipos gerais de distribuição que podem ocorrer em populações de ambientes naturais são: distribuição uniforme, aleatória ou agregada (SOUTHWOOD, 1978; KREBS, 1989). No entanto, em contraste com a dispersão no contexto das ciências físicas, o processo de dispersão de organismos vivos envolve respostas comportamentais intrínsecas que tornam a aleatoriedade espacial pouco provável (CLARK *et al.*, 1978; TAYLOR *et al.*, 1978). Dessa forma, o padrão de distribuição agregada é considerado predominante em muitos grupos de animais (TAYLOR, 1961; HAMILTON, 1971; TAYLOR *et al.*, 1978; ROSEWELL *et al.*, 1990), em função de uma série de comportamentos, instintos sociais, modos de postura, competição por

nutrientes, fuga de predadores e estresse físico (CLARK *et al.*, 1978; LEVIN, 1978; DOUGLAS, 1980).

O objetivo do presente trabalho foi iniciar uma revisão sobre alguns aspectos importantes relativos ao fenômeno de agregação espacial de organismos, que constam na literatura biológica, e suas implicações para a dinâmica de populações. Foram aqui discutidos aspectos da agregação espacial relacionados à competição intra e interespecífica em animais, principalmente insetos, e suas implicações para a coexistência de organismos competidores.

Quanto aos desdobramentos em relação à esta revisão inicial, podem ser consideradas discussões sobre as diferentes medidas de agregação que podem ser utilizadas, noções sobre conceitos de hierarquia, escala e entidade em sistemas biológicos, agregação relacionada a interações locais e globais em substratos discretos (modelos micro e macroscópicos), além de tópicos em dinâmica da agregação.

2. Aspectos importantes de agregação no contexto de dinâmica de populações

São analisados a seguir alguns aspectos importantes envolvendo o fenômeno de agregação espacial de indivíduos, e suas diversas implicações para o estudo de dinâmica de populações em animais, principalmente insetos.

2.1. Efeitos da agregação intra e interespecífica sobre o resultado de competição por recursos alimentares e espaço

A agregação de indivíduos competindo por recursos alimentares e espaço pode ser tanto intra como interespecífica (ATKINSON & SHORROCKS, 1981, 1984; DE JONG, 1979; IVES, 1991). A agregação refere-se ao nível em que indivíduos estão agrupados (aglomerados) em determinada área geográfica. Assim, se muitos indivíduos de uma mesma espécie ocorrerem agrupados em uma determinada área, em outras áreas o seu número pode ser baixo ou insignificante. Isto causa uma variância alta no número de indivíduos por área e sua distribuição pode ser considerada como intraespecificamente agregada (IVES, 1991). A agregação intraespecífica constitui-se em

um fenômeno bem documentado em animais em geral (IVES, 1988 a,b) e, em particular, para animais que vivem em substratos discretos e efêmeros (HANSKI, 1981, 1987; ROSEWELL *et al.*, 1990; HEARD, 1998; HIRSCHBERGER, 1998). Estes substratos são considerados discretos por constituírem unidades separadas no espaço, e efêmeros por persistirem por apenas uma geração antes da completa exaustão de seus recursos pelos indivíduos competidores (BEAVER, 1977; ATKINSON & SHORROCKS, 1981; MAY & SOUTHWOOD, 1990; SHORROCKS, 1991; REMER & HEARD, 1998). Os principais exemplos destes substratos são frutos, carcaças, madeiras e vegetais em decomposição (MYERS, 1976; WIENS, 1976; KNEIDEL, 1985).

Já a agregação interespecífica refere-se ao grau em que duas espécies ocorrem nos mesmos substratos, produzindo uma correlação positiva entre as distribuições das duas espécies (IVES, 1991). O padrão de distribuição dos organismos em substratos discretos e efêmeros implica em uma certa associação entre estes organismos, a qual tem sido estudada relacionando-se a agregação das espécies competidoras e sua possibilidade de coexistência (SHORROCKS *et al.*, 1979; HANSKI, 1981; ATKINSON, 1985; IVES, 1988 b; ROSEWELL *et al.*, 1990; SHORROCKS, 1990, 1991). A variação da agregação de uma espécie ocorrendo independentemente da agregação de outra espécie constitui-se em um dos aspectos mais importantes neste contexto, isto porque a agregação independente pode amplificar a competição intra ou a interespecífica, com conseqüências diretas no resultado final de competição por recursos alimentares limitados e espaço (SHORROCKS *et al.*, 1979; IVES, 1988b; ROSEWELL *et al.*, 1990; SHORROCKS, 1990; REIS *et al.*, 1999).

Em estudos de competição por recursos limitados, uma variável normalmente utilizada é a proporção de indivíduos competindo por um determinado recurso disponível. Esta proporção representa então a divisão do número de indivíduos competidores pela quantidade de recursos. Assim sendo, o resultado de competição por recursos alimentares é influenciado ao mesmo tempo pela densidade dos indivíduos competidores e pela quantidade e qualidade de recursos disponíveis. No entanto, o resultado de competição pode não ser o mesmo

em duas situações em que a proporção de indivíduos competidores por um determinado recurso seja igual, mas com densidades de competidores e quantidades do recurso proporcionalmente diferentes, uma vez que estas duas variáveis podem ao mesmo tempo influenciar a variação de parâmetros individuais e populacionais, como sobrevivência e fecundidade (DE JONG, 1979; IVES, 1991; KOUKI & HANSKI, 1995; VON ZUBEN *et al.*, 2000).

Além disso, o resultado de competição por alimento pode não ser o mesmo ao se considerar vários substratos com a mesma densidade média de competidores, e comparar-se com o mesmo número de substratos com densidades variadas, obedecendo-se em ambos os casos o mesmo nível médio de agregação (DE JONG, 1979; VON ZUBEN *et al.*, 2000). Dessa forma, em determinadas situações é possível detectar-se processos dependentes da densidade dos competidores dentro de um mesmo nível de agregação, enquanto que em outras situações similares isto pode não ser possível (IVES, 1992).

Os aspectos espaciais de competição por recursos entre indivíduos também devem considerar a dimensão do espaço onde ocorre esta competição, ou seja, se os recursos são bi ou tridimensionais (CORMACK, 1979). Por exemplo, em situações de competição por recursos alimentares ou espaço, os indivíduos podem estar competindo por uma área onde se encontra o recurso ou por um determinado volume deste. Neste caso, o enfoque do problema deve mudar de duas para três dimensões.

Se, por um lado, a agregação pode aumentar a competição por alimento e espaço, por outro lado isto pode ser contrabalançado pela maior sobrevivência do grupo, através de sua maior capacidade de defesa, de encontrar recursos ou modificar o microclima ou micro-habitat (ODUM, 1983; DENNO & BENREY, 1997; STORER *et al.*, 1997; FAETH, 1998; FENTON *et al.*, 1999). Há ainda em alguns casos o fator complicador do tamanho populacional mínimo viável, onde densidades populacionais inferiores a este valor em determinadas condições de competição por recursos alimentares, não produzem nenhum sobrevivente (ALLEE *et al.*, 1949; SOULÉ, 1986).

O nível de agregação dos competidores aliado ao tipo

de competição por recursos alimentares limitados, se por exploração ou por interferência, pode determinar quantos indivíduos competidores obterão sucesso na incorporação de nutrientes, antes da completa exaustão dos recursos ou da necessidade de mudança de faixa etária. No tipo de competição por exploração, cada competidor procura independentemente adquirir o máximo de recursos no menor intervalo de tempo possível. Assim sendo, os sobreviventes serão aqueles que conseguirem adquirir uma quantidade mínima necessária de recursos antes da completa exaustão dos mesmos (DE JONG, 1976; LEVOT *et al.*, 1979; LOMNICKI, 1988; VON ZUBEN, 1993). Neste caso, os efeitos adversos da densidade de competidores sobre o número de sobreviventes tendem a aumentar de forma não linear com o número de competidores (IVES & MAY, 1985).

Na competição por interferência, os indivíduos agem diretamente uns sobre os outros, onde a aquisição de recursos por um indivíduo impede que ocorra o mesmo com outro competidor (DE JONG, 1976; LOMNICKI, 1988). Neste caso, o aumento de competidores por uma quantidade limitada de recursos conduz a um valor máximo de número de sobreviventes, valor este que se mantém até um determinado incremento de competidores, havendo em seguida uma queda drástica do número de sobreviventes.

2.2. Efeitos da agregação no contexto de coexistência de duas ou mais espécies

A teoria de competição tem atentado para as condições gerais que permitem coexistência de duas ou mais espécies competidoras (KEDDY, 1989; SHORROCKS, 1990). Para esta coexistência, algum tipo de refúgio é exigido, sendo que o mesmo tem sido tradicionalmente considerado como uma diferença em necessidades ecológicas, principalmente utilização de recursos, entre duas espécies (SHORROCKS, 1990). Esta diferença na utilização de recursos pode ser tanto via especialização em tipos ou frações diferentes destes recursos (DENNO & COTHRAN, 1975, 1976; IVES, 1991) ou partição temporal dos mesmos (BRAACK, 1987; IVES, 1991).

Já em situações onde o recurso está presente na forma de substratos discretos (dispostos separadamente em uma área

geográfica) e efêmeros (geralmente permitem o desenvolvimento de somente uma geração das espécies colonizadoras, em virtude da rápida exaustão de seus recursos), outros tipos de refúgio são possíveis para os indivíduos competidores, principalmente em função do fenômeno de agregação dos mesmos (SHORROCKS, 1990, 1991; REMER & HEARD, 1998).

A agregação de indivíduos é um mecanismo geral que pode explicar a coexistência em qualquer comunidade cujas espécies competem por recursos discretos e efêmeros (ATKINSON & SHORROCKS, 1981; IVES, 1991; SHORROCKS & BINGLEY, 1994; SEVENSTER, 1996; SEVENSTER & VAN ALPHEN, 1996). Para se entender como a agregação facilita coexistência, é preciso primeiramente considerar um ambiente com substratos distribuídos de maneira discreta no espaço, onde agregação refere-se ao nível em que os competidores encontram-se agrupados entre estes substratos. Como já explicado anteriormente, a agregação pode ser tanto intra como interespecífica, e age como um mecanismo promovendo coexistência através de mudanças na relação entre competição intra e interespecífica (IVES, 1991).

Quando a agregação intra é maior que a agregação interespecífica, os indivíduos competem mais freqüentemente pelo recurso com coespecíficos que com heteroespecíficos. Dessa maneira, a competição interespecífica decresce em relação à competição intraespecífica, o que facilita a persistência e coexistência das espécies (ATKINSON & SHORROCKS, 1981; IVES, 1988 a, b, 1991; ROSEWELL *et al.*, 1990). É importante citar que a agregação não depende de um processo particular que conduz à distribuição de competidores entre os substratos, e sim pode emergir por exemplo a partir de diferenças qualitativas entre estes substratos, tornando-os diferentes em termos de atratividade (IVES, 1991). Assim sendo, quando indivíduos de uma ou mais espécies competem pelo mesmo recurso alimentar, a relação entre a agregação das diferentes espécies é um fator fundamental para a coexistência de competidores de duas ou mais espécies diferentes, mesmo em situações onde a habilidade competitiva de uma espécie é superior à das demais.

Este efeito da agregação na facilitação da coexistência foi modelado independentemente por HANSKI (1981) e

ATKINSON & SHORROCKS (1981). HANSKI (1981) demonstrou de uma maneira geral como a agregação intraespecífica facilita coexistência, ao passo que ATKINSON & SHORROCKS (1981) consideraram com maior detalhamento o ciclo de vida dos competidores, como por exemplo competição por interferência em insetos. A relação entre o nível de agregação e o número de gerações de coexistência de duas espécies de insetos foi demonstrada por ATKINSON & SHORROCKS (1981), em que níveis altos de agregação ($k > 2$) teoricamente permitem a coexistência permanente. Posteriormente, as consequências da agregação intraespecífica sobre a coexistência de insetos foram exploradas matematicamente em maiores detalhes por IVES & MAY (1985) e IVES (1988a) considerando distribuições independentes dos indivíduos de cada espécie e competição por exploração e por interferência, e por ROSEWELL *et al.* (1990) que levaram em consideração a possibilidade de variação na agregação em função da densidade de competidores.

IVES (1988b) apresentou um modelo que estuda os efeitos de covariância entre as distribuições de duas espécies competidoras sobre a sua coexistência, e chegou à conclusão de que o aumento da covariância torna mais difícil a coexistência, porém em um grau de dificuldade inferior ao de uma situação onde os indivíduos de ambas as espécies estejam distribuídos homoganeamente entre os substratos. Além disso, quando duas espécies coexistem, a covariância irá influenciar tanto as densidades populacionais em equilíbrio como a dinâmica populacional. Com alta covariância positiva entre as distribuições de duas espécies, a redução na taxa de crescimento populacional de uma espécie, quando a mesma sofre perturbações no tamanho populacional para baixas densidades, é maior que a redução nas densidades populacionais em equilíbrio (IVES, 1988b). Dessa maneira, a covariância pode causar uma fragilidade dinâmica, no sentido de que as espécies são menos aptas para reagir em situações onde a população aproxima-se da extinção (IVES, 1988b).

Portanto, em todos os estudos de coexistência citados acima, a agregação intraespecífica facilita a coexistência de duas espécies a despeito de forte competição e de possíveis diferenças em habilidade competitiva entre as espécies. A agre-

gação da espécie superior reduz a sua densidade em alguns locais permitindo assim que a espécie com habilidade competitiva inferior persista nestes refúgios (ROSEWELL *et al.*, 1990). Isto porque por um determinado intervalo de tempo, indivíduos de uma espécie com habilidade competitiva inferior podem não ter contato direto com indivíduos da espécie com habilidade competitiva superior, não havendo assim condições para a ocorrência de exclusão competitiva. Assim sendo, dependendo da quantidade do recurso disponível e da relação de agregação intra e interespecífica das espécies competidoras, existe a possibilidade de coexistência entre estas últimas.

2.3. Efeitos de diferentes padrões de distribuição espacial dos competidores sobre o resultado de competição: relação de recursos per capita

Em uma determinada situação de competição por recursos alimentares e/ou espaço, o padrão de distribuição e o conseqüente nível de agregação dos indivíduos competidores podem apresentar variações de uma espécie para outra. Esta variação no padrão espacial dos competidores pode ter implicações diretas no resultado final de competição por alimento ou espaço, visto que a relação de recursos per capita pode ser diferente para cada espécie.

Dentro deste enfoque, IVES (1991) considerou uma situação hipotética de competição por alimento entre duas espécies que exemplifica bem a relação entre diferentes padrões de distribuição dos indivíduos competidores de duas espécies, sobre o resultado final de competição. Neste caso, um dos enfoques principais é a relação entre o padrão de distribuição dos competidores, as taxas reprodutivas das fêmeas que dispersam (o número de imaturos gerados que obterão sucesso na competição por recursos alimentares, e conseqüentemente produzirão adultos viáveis) e as condições que teoricamente permitem a coexistência das duas espécies competidoras.

IVES (1991) utiliza como exemplo duas espécies de moscas-varejeiras A e B, cujas fêmeas adultas dispersam-se à procura de substratos alimentares para a postura de seus ovos, substratos estes que após a eclosão das larvas a partir dos ovos, abrigam diferentes densidades larvais competindo por alimen-

to. Estas duas espécies apresentam necessidades nutricionais idênticas, e a primeira questão que emerge refere-se às condições que permitiriam as duas espécies competidoras coexistirem. Levando-se em conta apenas metade desta questão, tem que se considerar quais condições permitiriam a espécie B (sp B) coexistir com a espécie A (sp A). Assumindo que exista apenas uma única fêmea da sp B, e que a sp A encontra-se por sua vez estabelecida no ambiente, a população da sp B irá desenvolver-se e persistir com a sp A se a única fêmea da espécie tiver uma taxa reprodutiva maior que a taxa reprodutiva média das fêmeas da sp A. No entanto, para se analisar esta questão é necessário considerar o padrão de distribuição dos ovos, e para isso IVES (1991) considerou três casos distintos. Nestes casos, primeiramente são definidas as condições iniciais de competição, sendo posteriormente discutidos os limites dentro dos quais as duas espécies podem coexistir, chamados de condições de contorno.

(1) Ambas as espécies depositam ovos aleatoriamente entre os substratos, não havendo neste caso agregação intra nem interespecífica. Visto que as duas espécies são muito semelhantes, a taxa reprodutiva de uma fêmea da espécie B é igual à taxa reprodutiva das fêmeas da espécie A; isto representa a condição de contorno para a espécie B persistir com a espécie A.

(2) As fêmeas de cada espécie depositam ovos em grupos com igual quantidade, mas estes grupos são depositados aleatoriamente entre os substratos. Nestes grupos de ovos, há agregação intraespecífica para as duas espécies. Caso os resultados da teoria da agregação sejam aplicados a este caso, espera-se que a consequente competição larval intraespecífica seja maximizada em relação à competição interespecífica. Assim sendo, o efeito deletério da densidade larval sobre o resultado de competição se fará sentir principalmente nos indivíduos coespecíficos, o que induz à conclusão de que a fêmea da sp B terá uma taxa reprodutiva maior que a média das fêmeas da sp A. No entanto, a fêmea da espécie B irá competir por locais de postura com um número de coespecíficos e heterospecíficos que será o mesmo experimentado pelas fêmeas da sp A, porque fêmeas das duas espécies são muito semelhantes e depositam seus ovos em grupos distribuídos alea-

toriamente uns em relação aos outros. Dessa forma, a fêmea da espécie B terá a mesma taxa reprodutiva que a média das fêmeas da espécie A, o que representa uma condição de fronteira para a persistência da sp B.

(3) As fêmeas depositam ovos isoladamente, mas as da sp A são agregadas intraespecificamente no momento de postura, enquanto uma fêmea da sp B deposita aleatoriamente em relação às fêmeas da sp A, não havendo, neste caso, agregação interespecífica. As larvas da sp A experimentam em média mais competidores, uma vez que elas tendem a estar agregadas no substrato alimentar. No entanto, as larvas da sp B experimentam em média o mesmo número de competidores da sp A, uma vez que as larvas da sp B estão distribuídas aleatoriamente em relação às larvas da sp A. Além disso, as larvas da sp B não têm que competir com coespecíficos, porque as fêmeas desta espécie depositam ovos isoladamente e distribuem-se aleatoriamente em relação às fêmeas da sp A durante a postura. Dessa maneira, as larvas da sp A sempre enfrentarão níveis de competição mais severos que as larvas da sp B; uma fêmea da sp B terá conseqüentemente uma taxa reprodutiva maior que a média das fêmeas da sp A. A agregação intraespecífica das fêmeas da sp A durante a postura permite a persistência da sp B, e assim a coexistência das duas espécies. Neste caso, tem-se então o favorecimento da espécie rara.

3. Perspectivas no estudo de dinâmica populacional considerando o fenômeno de agregação

KAREIVA (1989) atentou para a necessidade da aproximação entre teoria ecológica e procedimentos experimentais em estudos de ecologia populacional. Em estudos de competição por recursos alimentares e /ou espaço onde se considera o nível de agregação como a proporção de indivíduos por quantidade do recurso, duas variáveis podem influenciar o resultado de competição, a saber, densidade de competidores e quantidade do recurso disponível. Dentro deste enfoque, faz-se então necessária a manipulação de diferentes níveis de agregação de competidores, em procedimentos experimentais envolvendo competição por recursos em animais.

A agregação é considerada como um fator estabilizador em vários modelos propostos de competição (DE JONG, 1979; IVES & MAY, 1985). A idéia de agregação como um fator primário permitindo coexistência de espécies tem sido avaliada demonstrando se sistemas naturais seriam consistentes com modelos fenomenológicos de agregação e interação. Um teste direto dentro deste enfoque seria a manipulação do nível de agregação em determinadas espécies, atentando para mudanças previstas no tamanho populacional entre os organismos envolvidos em competição por recursos alimentares e/ou espaço físico (KAREIVA, 1989).

4. Referências Bibliográficas

- ALLEE, W. C.; A.E. EMERSON; O. PARK; T. PARK & K.P. SCHMIDT. 1949. **Principles of animal ecology**. Philadelphia, W.B. Saunders Co., 837 p.
- ATKINSON, W.D. 1985. Coexistence of australian rainforest Diptera breeding in fallen fruit. **J. Anim. Ecol.** **54**: 507-518.
- ATKINSON, W.D. & B. SHORROCKS. 1981. Competition on a divided and ephemeral resource: a simulation model. **J. Anim. Ecol.** **50**: 461-471.
- ATKINSON, W.D. & B. SHORROCKS. 1984. Aggregation of larval Diptera over discrete and ephemeral breeding sites: the implications for coexistence. **Am. Natur.** **124**: 336-351.
- BEAVER, R.A. 1977. Non-equilibrium 'island' communities: Diptera breeding in dead snails. **J. Anim. Ecol.** **46**: 783-798. *In*: BEGON, M.; J. L. HARPER & C. R. TOWNSEND. 1990. **Ecology. Individuals, populations and communities**. 2nd. Ed., Boston, Blackwell Scientific Publ., 1068p.
- BRAACK, L.E.O. 1987. Community dynamics of relationships of a guild of necrophagous flies. **Ann. Entomol. Soc. Amer.** **68**: 741-754.
- DENNO, R.F. & W.R. COTHRAN. 1976. Competitive interactions and ecological strategies of sarcophagid and calliphorid flies inhabiting rabbit carrion. **Ann. Entomol. Soc. Amer.** **69**: 109-113.
- DENNO, R.F. & B. BENREY. 1997. Aggregation facilitates larval growth in the neotropical nymphalid butterfly *Chlosyne*

- janais*. **Ecol. Entomol.** 22: 133-141.
- DIGGLE, P.J. 1979. Statistical methods for spatial point patterns in ecology, p. 95-150. *In*: R. M. CORMACK & J. K. ORD (Eds.). **Spatial and temporal analysis in ecology**. Fairland, Maryland, International Co-operative Publishing House, 356 p.
- DIGGLE, P.J. 1983. **Statistical analysis of spatial point patterns**. London, Academic Press, 148 p.
- DOUGLAS, J.B. 1980. **Analysis with standard contagious distributions**. Fairland, Maryland, International Co-operative Publishing House, 520 p.
- FAETH, S.H. 1998. The evolution of egg clustering in butterflies: a test of the egg desiccation hypothesis. **Evol. Ecol.** 12 (5): 543-552.
- FENTON, A.; R. WALL & N.P. FRENCH. 1999. The effects of oviposition aggregation on the incidence of sheep blowfly strike. **Vet. Parasitol.** 83 (2): 137-150.
- HAMILTON, W.D. 1971. Geometry for the selfish herd. **J. Theor. Biol.** 31: 295-311.
- HANSKI, I. 1981. Coexistence of competitors in patchy environments with and without predation. **Oikos** 37: 306-312.
- HANSKI, I. 1987. Carrion fly community dynamics: patchiness, seasonality and coexistence. **Ecol. Entomol.** 12: 257-266.
- HEARD, S.B. 1998. Resource patch density and larval aggregation in mushroom-breeding flies. **Oikos** 81 (1): 187-195.
- HIRSCHBERGER, P. 1998. Spatial distribution, resource utilisation and intraspecific competition in the dung beetle *Aphodius ater*. **Oecologia** 116 (1-2): 136-142.
- IVES, A.R. 1988a. Aggregation and the coexistence of competitors. **Ann. Zool. Fennici** 25: 75-88.
- IVES, A.R. 1988b. Covariance, coexistence and the population dynamics of two competitors using a patchy resource. **J. Theor. Biol.** 133: 345-361.
- IVES, A.R. 1991. Aggregation and coexistence in a carrion fly community. **Ecol. Monographs** 61: 75-94.
- IVES, A.R. 1992. Density-dependent and density-independent parasitoid aggregation in model host-parasitoid systems. **Amer. Natur.** 140: 912-937.

- IVES, A.R. & R.M. MAY. 1985. Competition within and between species in a patchy environment: relations between microscopic and macroscopic models. **J. Theor. Biol.** **115**: 65-92.
- KAREIVA, P. 1989. Renewing the dialogue between theory and experiments in population ecology, p. 68-88. *In*: J. ROUGHGARDEN; R.M. MAY & S.A. LEVIN (Eds.). **Perspectives in ecological theory**. Princeton, Princeton University Press, 394 p.
- KEDDY, P.A. 1989. **Competition**. London, Chapman & Hall, 202 p.
- KNEIDEL, K.A. 1985. Patchiness, aggregation, and the coexistence of competitors for ephemeral resources. **Ecol. Entomol.** **10**: 441-448.
- KOUKI, J. & I. HANSKI. 1995. Population aggregation facilitates coexistence of many competing carrion fly species. **Oikos** **72**: 223-227.
- KREBS, C.J. 1989. **Ecological methodology**. New York, Harper & Row Publishers, 654 p.
- LEVIN, S.A. 1978. Pattern formation in ecological communities, p. 433-465. *In*: J. H. STEELE (Ed.). **Spatial pattern in plankton communities**. New York, Plenum Press.
- LEVIN, S.A. 1981. The role of theoretical ecology in the description and understanding of populations in heterogeneous environments. **Amer. Zoologist** **21**: 865-875.
- 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, New Jersey, Princeton University Press, 223 p.
- MAY, R.M. & T. R. E. SOUTHWOOD. 1990. Introduction: living in a patchy environment, p. 1-22. *In*: B. SHORROCKS & I. R. SWINGLAND (Eds.). **Living in a patchy environment**. Oxford, Oxford University Press, 246 p.
- MYERS, J.H. 1976. Distribution and dispersal in populations capable of resource depletion. **Oecologia** **23**: 255-269.
- ODUM, E.P. 1983. **Ecologia**. Rio de Janeiro, Editora Guanabara S.A., 434 p.
- OKUBO, A. 1980. **Diffusion and ecological problems: mathematical models**. Heidelberg, Springer-Verlag, 254 p.

- PIELOU, E.C. 1977. **Mathematical ecology**. Wiley-Interscience Publ., 385 p.
- REMER, L.C. & S.B. HEARD. 1998. Local movement and edge effects on competition and coexistence in ephemeral-patch models. **Am. Nat.** **152** (6): 896-904.
- REIS, S.F.; C. J. VON ZUBEN & W.A. C. GODOY. 1999. Larval aggregation and competition for food in experimental populations of *Chrysomya putoria* (Wied.) and *Cochliomyia macellaria* (F.) (Dipt., Calliphoridae). **J. Appl. Entomol.** **123** (8): 485-489.
- ROSEWELL, J.; B. SHORROCKS & K. EDWARDS. 1990. Competition on a divided and ephemeral resource: testing the assumptions. I. Aggregation. **J. Anim. Ecol.** **59**: 977-1001.
- SEVENSTER, J.G. 1996. Aggregation and coexistence. I. Theory and analysis. **J. Anim. Ecol.** **65**: 297-307.
- SEVENSTER, J.G. & J.M. VAN ALPHEN. 1996. Aggregation and coexistence. II. A neotropical *Drosophila* community. **J. Anim. Ecol.** **65**: 308-324.
- SHORROCKS, B. 1990. Coexistence in a patchy environment, p. 91-106. *In*: B. SHORROCKS & I. R. SWINGLAND (Eds.). **Living in a patchy environment**. Oxford, Oxford University Press, 246 p.
- SHORROCKS, B. 1991. Competition on a divided and ephemeral resource: a cage experiment. **Biol. J. Linn. Soc.** **43**: 211-220.
- SHORROCKS, B.; W.D. ATKINSON & W. CHARLESWORTH. 1979. Competition on a divided and ephemeral resource. **J. Anim. Ecol.** **48**: 899-908.
- SHORROCKS, B. & M. BINGLEY. 1994. Priority effects and species coexistence: experiments with fungal-breeding *Drosophila*. **J. Anim. Ecol.** **63**: 799-806.
- SOULÉ, M.E. 1986. **Conservation biology: the science of scarcity and diversity**. Sunderland, Sinauer, 584 p.
- SOUTHWOOD, T.R.E. 1978. **Ecological methods, with particular reference to the study of insect populations**. London, Chapman & Hall, 524 p.
- STEELE, J.H. 1989. Discussion: scale and coupling in ecological systems, p. 177-180. *In*: J. ROUGHGARDEN; R. M. MAY & S. A. LEVIN (Eds.). **Perspectives in ecological theory**.

- Princeton, Princeton University Press, 394 p.
- STORER, A.J.; D. WAINHOUSE & M R. SPEIGHT. 1997. The effect os larval aggregation behaviour on larval growth of the spruce bark beetle *Dendroctonus micans*. *Ecol. Entomol.* 22: 109-115.
- TAYLOR, L.R. 1961. Aggregation, variance, and the mean. **Nature** 189: 732-735.
- TAYLOR, L. R. & R. A. J. TAYLOR. 1977. Aggregation, migration and population mechanics. **Nature** 265: 415-421.
- TAYLOR, L.R.; I. P. WOIWOD & J. N. PERRY. 1978. The density-dependence of spatial behaviour and the rarity of randomness. **J. Anim. Ecol.** 47: 383-406.
- TILMAN, D. 1989. Discussion: population dynamics and species interactions, p. 89-100. *In*: J. ROUGHGARDEN; R. M. MAY & S.A. LEVIN (Eds.). **Perspectives in ecological theory**. Princeton, Princeton University Press, 394 p.
- 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. **Revta. bras. Ent.** 37: 793-802.
- VON ZUBEN, C.J.; G. STANGENHAUS & W.A.C. GODOY. 2000. Competição larval em *Chrysomya megacephala* (F.) (Diptera: Calliphoridae): efeitos de diferentes níveis de agregação larval sobre estimativas de peso, fecundidade e investimento reprodutivo. **Rev. Brasil. Biol.** 60: 195-203.
- WIENS, J.A. 1976. Population responses to patchy environments. **Ann. Review Ecol. Syst.** 7: 81-120.