

Cláudio Casanova 262

ECOLOGIA POPULACIONAL DAS FASES IMATURAS DE
Aedes scapularis RONDANI, 1848 (DIPTERA: CULICIDAE)

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

CLAUDIO CASANOVA

aprovada pela Comissão Julgadora.

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

Orientador: Prof. Dr. Ângelo Pires do Prado

Campinas-São Paulo
1994

A minha família

A Maricy

Agradecimentos

Agradeço a todos que nos mais diversos momentos ajudaram na realização deste trabalho

Ao Prof. Dr. Angelo Pires do Prado, pelo companheirismo e orientação

Ao Prof. Dr. Flavio A. M. dos Santos, pela contribuição em diversos momentos através da leitura de manuscritos, discussões e sugestões imprescindíveis

Aos Profs. Drs. Arício X. Linhares e Delsio Natal pela leitura atenciosa da tese e pelas sugestões e críticas

A SUCEN, pela oportunidade e incentivo para cursar a Pós-graduação e realizar este estudo

A Fundação M.B., pela concessão de bolsa no início deste estudo

A Prof. Angela Fagnani da FEAGRI-UNICAMP, pela orientação na análise do balanço hídrico

Ao Pesquisador Marcelo P. de Camargo da Seção de Climatologia Agrícola do I.A.C. pela atenção e fornecimento dos dados de balanço hídrico

Ao Prof. Hilton do CEPAGRI-UNICAMP, pelo fornecimento e discussão dos dados meteorológicos

A Prof. Maria Anice A. M. Sallum da FSP-USP, pela confirmação da identificação das espécies de mosquitos

Ao Odair, pela enorme ajuda nas fotos

Ao Prof. Nelson, pela ajuda na identificação dos microsporídeos

Ao Klink, pela leitura do manuscrito e pelas sugestões
dadas

Ao Prof. Benson, pela atenção e fornecimento de
referências bibliográficas

Ao Sr. Aldo da Fazenda Santa Genebra, pelo apoio
"logístico" na realização do trabalho

Aos funcionários, professores e colegas da
Parasitologia

A Ciça, pela ajuda no computador

Ao Júlio, pela ajuda na montagem das figuras

A Dulce, pelas discussões e constante interesse neste
estudo

A Maricy, pela enorme ajuda em **todas** as etapas deste
trabalho, pelo apoio, carinho e muuuuita paciência

INDICE

| | Pg. |
|---|-----|
| 1. INTRODUÇÃO..... | 01 |
| 1.1. Abundância populacional..... | 01 |
| 1.2. Abundância populacional em <u>Aedes scapularis</u> | 05 |
| 2. OBJETIVOS..... | 10 |
| 3. MATERIAIS E METODOS..... | 11 |
| 3.1. Area de estudo..... | 11 |
| 3.2. A espécie em estudo..... | 14 |
| 3.3. Avaliação da influência das chuvas na formação e manutenção de criadouros..... | 18 |
| 3.4. Acompanhamento das populações de <u>Aedes scapularis</u> | 20 |
| 3.4.1. Metodologia de coleta..... | 21 |
| 3.4.1.1. Larvas e pupas..... | 21 |
| 3.4.1.2. Adultos..... | 22 |
| 3.4.2. Tempo de desenvolvimento das formas imaturas..... | 22 |
| 3.4.3. Dinâmica populacional em formas imaturas de <u>Aedes scapularis</u> | 23 |
| 3.4.3.1. Análises de fatores "chave" de mortalidade... | 24 |
| 3.4.3.2. Análise para mortalidade dependente da densidade..... | 26 |
| 3.4.3.3. Importância relativa da natalidade e da mortalidade na determinação do tamanho da população subsequente..... | 26 |
| 4. RESULTADOS..... | 28 |
| 4.1. Formação e manutenção de criadouros..... | 28 |
| 4.2. Tempo de desenvolvimento das formas imaturas..... | 32 |
| 4.3. Sincronização no desenvolvimento das formas imaturas.... | 34 |

| | |
|--|----|
| 4.4. Análises dos fatores "chave" de mortalidade | 36 |
| 4.4.1. Análise do fator chave para gerações..... | 36 |
| 4.4.2. Análise do fator chave para coortes completas..... | 41 |
| 4.4.3. Testando mortalidade dependente da densidade..... | 46 |
| 4.5. Importância relativa da Natalidade/Mortalidade na determinação do tamanho da população de adultos..... | 49 |
| 5. DISCUSSÃO..... | 52 |
| 6. CONCLUSÕES..... | 63 |
| 7. REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS..... | 65 |

INDICE DE FIGURAS

| | Pg. |
|---|-----|
| Fig. 1. Aspecto geral do pasto da Fazenda Santa Genebra..... | 12 |
| Fig. 2. Detalhe de um criadouro temporário de <u>Aedes scapularis</u> situado no pasto da Fazenda Santa Genebra, Campinas-SP..... | 13 |
| Fig. 3. Adultos, macho e fêmea, de <u>Aedes scapularis</u> | 16 |
| Fig. 4. Larvas de <u>Aedes scapularis</u> em seus 4 estádios de desenvolvimento..... | 17 |
| Fig. 5. Balanço hídrico mensal normalizado (1961 a 1990) para a região de Campinas - SP..... | 30 |
| Fig. 6a. Extrato do balanço hídrico decendial (outubro/90 a setembro/91) para a região de Campinas - SP..... | 31 |
| Fig. 6b. Número de criadouros formados, e número de criadouros que secaram ou transbordaram na Fazenda Santa Genebra, Campinas - SP, no período de outubro/90 a setembro/91..... | 31 |
| Fig. 7. Desenvolvimento dos estádios imaturos de <u>Aedes scapularis</u> nas 16 coortes completas acompanhadas na Fazenda Santa Genebra, Campinas - SP..... | 35 |
| Fig. 8. Reconhecimento do fator chave através da correlação visual das mortalidades k_a , k_b e k_c , com a mortalidade total K , para as gerações de <u>Aedes scapularis</u> acompanhadas na Fazenda Santa Genebra, no período de outubro/90 a março/91..... | 39 |
| Fig. 9. Análise do fator chave através do método de regressão de Podoler & Rogers, para as gerações de <u>Aedes scapularis</u> acompanhadas na Fazenda Santa Genebra, Campinas - SP, de outubro/90 a março/91..... | 40 |
| Fig. 10. Reconhecimento do fator chave através da correlação visual das mortalidades parciais (k_1 a k_5), com a mortalidade total (K), para as 16 coortes completas de <u>Aedes scapularis</u> acompanhadas na Fazenda Santa Genebra, Campinas - SP, de outubro/90 a março/91..... | 44 |
| Fig. 11. Análise do fator chave através do método de regressão de Podoler & Rogers, para as 16 coortes completas de <u>Aedes scapularis</u> acompanhadas na Fazenda Santa Genebra, Campinas - SP, de outubro/90 a março/91..... | 45 |

- Fig. 12. Relação entre mortalidade (k_1 a k_5) e densidade (Log densidade), para as 16 coortes completas de Aedes scapularis acompanhadas na Fazenda Santa Genebra, Campinas - SP, de outubro/90 a março/91.....47
- Fig. 13. Relação entre natalidade e mortalidade na determinação da população de adultos das 16 coortes completas de Aedes scapularis acompanhadas na Fazenda Santa Genebra, outubro/90 a março/91.....50
- Fig. 14. Regressão da população de adultos com a população de larvas de 1º estágio das 16 coortes completas de Aedes scapularis que se desenvolveram na Fazenda Santa Genebra, Campinas - SP, de outubro/90 a março/91.....51

INDICE DE TABELAS

| | Pg. |
|--|-----|
| Tab. 1. Duração média, em dias, do desenvolvimento das formas imaturas de <u>Aedes scapularis</u> , observada em 16 coortes, na Fazenda Santa Genebra, Campinas - SP, no período de outubro/90 a março/91..... | 33 |
| Tab. 2. Mortalidades expressas como valores de k, para as gerações de <u>Aedes scapularis</u> acompanhadas na Fazenda Santa Genebra, outubro/90 a março/91..... | 38 |
| Tab. 3. Estimativas das populações totais de larvas e pupas, e o número total de adultos das 16 coortes completas acompanhadas na Fazenda Santa Genebra, de outubro/90 a março/91..... | 42 |
| Tab. 4. Mortalidades expressas como valores de k, das 16 coortes completas de <u>Aedes scapularis</u> acompanhadas na Fazenda Santa Genebra, Campinas - SP, de outubro/90 a março/91..... | 43 |
| Tab. 5. Predadores da fase imatura de <u>Aedes scapularis</u> observados nos criadouros da Fazenda Santa Genebra, Campinas - SP, de outubro/90 a março/91..... | 48 |

RESUMO

Aedes scapularis (Diptera: Culicidae) é uma das espécies de mosquito de mais ampla distribuição no Novo Mundo, sendo reconhecida como importante vetor de diversas viroses. Sua fase imatura desenvolve-se em criadouros temporários formados no solo pelas águas das chuvas.

Este estudo foi desenvolvido na Fazenda Santa Genebra, Campinas- SP, onde vários criadouros de Aedes scapularis foram localizados. O objetivo básico foi determinar os principais fatores de mortalidade da fase imatura e suas consequências sobre a flutuação e regulação populacional.

Os resultados obtidos indicaram que:

1. A análise do balanço hídrico decendial da região reflete com precisão a influência da distribuição e quantidade das chuvas na produção de criadouros efetivos de Aedes scapularis;
2. Aedes scapularis apresenta um rápido tempo de desenvolvimento da fase imatura e alto potencial de crescimento populacional;
3. O secamento dos criadouros é o principal fator chave de mortalidade;
4. Predação deve ser um importante fator de mortalidade da fase imatura de Aedes scapularis, embora atue independentemente da densidade;
5. Em sua fase imatura, Aedes scapularis não apresenta regulação dependente da densidade;
6. A natalidade, expressa como número de indivíduos no 1º estágio do desenvolvimento larval, é um bom indicador do futuro tamanho populacional de adultos de Aedes scapularis.

Abstract

In addition to being widely distributed throughout the New World, Aedes scapularis is recognized as an important vector of several virus diseases. Its immature stages develop in natural ground pool breeding sites which are formed by rain fall.

This study has been done at The Santa Genebra Farm, Campinas - SP, where several Aedes scapularis breeding sites were found. The main objective was to determine the mortality factors which act over Aedes scapularis immature stages and their consequences to population fluctuation and regulation processes.

The results indicated that:

1. The analysis of regional 10-day water balance period reflects precisely the influence of rain water amount and distribution on Aedes scapularis effective formation of breeding sites;
2. Individuals of Aedes scapularis present rapid development period for the immature stages and high potencial of population growth;
3. Drying up of breeding sites was considered the most important key factor of mortality;
4. Although acting density-independently, predation is on important mortality factor of Aedes scapularis immature stages;
5. There is no density-dependent regulation for Aedes scapularis immature stages;
6. Natalty, expressed as individuals on the first larval stage, may be a good predictor for future Aedes scapularis adult population size.

1. INTRODUÇÃO

1.1. Abundância populacional

Uma questão central no estudo da ecologia de populações é o entendimento dos fatores que determinam a abundância populacional.

O número de indivíduos de uma população, em um dado momento e lugar, é o resultado de um processo dinâmico de entradas (devido a nascimentos e/ou imigrações) e saídas (devido a mortes e/ou emigrações) de indivíduos desta população (Rabinovich, 1980; Solomon, 1980; Begon *et al.*, 1990).

O efeito combinado de todos os fatores e processos que atuam sobre uma população, sejam eles dependentes ou independentes de densidade, devem determinar sua abundância, assim como, a estabilidade ou flutuação do tamanho populacional ao longo do tempo (Southwood, 1975; Solomon, 1980; Huffaker *et al.*, 1984; Begon *et al.*, 1990).

Investigações sobre o papel de processos dependentes de densidade têm assumido que estes ao atuarem em oposição a um aumento ou decréscimo natural do tamanho populacional, tendem a manter as populações num estado de equilíbrio. Alguns pesquisadores, no entanto, têm considerado a possibilidade de que muitas populações naturais raramente se aproximem deste estado de equilíbrio, e têm dirigido atenção para fatores estocásticos como a flutuação aleatória das condições ambientais (Solomon, 1964; Begon & Mortimer, 1986; Begon *et al.*, 1990). Fatores, como por

exemplo aqueles impostos pelas condições climáticas, podem exercer um grande efeito sobre a abundância de uma população, atuando diretamente na mortalidade de uma fração desta ou determinando as condições favoráveis que capacitem a população a aumentar rapidamente estabelecendo, assim, as condições básicas para a atuação dos processos da dinâmica de populações, incluindo regulação (Solomon, 1964). Outros pesquisadores tem mostrado, ainda que, dependendo da intensidade e forma, processos dependentes da densidade podem "sobrecompensar" ou retardar mortalidades, levando a grandes flutuações da população (Varley & Gradwell, 1970; Varley *et al.*, 1973; May, 1974; Hassel, 1975; Southwood, 1975).

A importância relativa da atuação de processos dependentes e independentes da densidade na regulação de populações foi motivo de atenção considerável e controvérsias no passado recente, e farta discussão e apresentação das teorias propostas são encontradas em muitos textos de ecologia (Solomon, 1964; Clark *et al.*, 1967; Rabinovich, 1980; Huffaker *et al.*, 1984; Begon *et al.*, 1990). Todavia, uma das maneiras mais utilizadas para se observar a importância relativa destes processos é através da construção e análise de tabelas de vida (Solomon, 1964; Harcourt, 1969; Southwood, 1978; Rabinovich, 1980). Estas tabelas sintetizam os dados de sobrevivência e mortalidade específica por idade ou estágio, possibilitando a estimativa de uma série de outros parâmetros populacionais que são de grande importância para a compreensão do crescimento e da regulação de populações animais (Solomon, 1964; Service, 1976;

Birley, 1977; Southwood, 1978; Rabinovich, 1980).

Para o estudo de dinâmica de populações, a mortalidade por estágio só tem importância quando comparada entre sucessivas gerações, e assim, permitindo a identificação dos principais fatores de mortalidade que determinam e regulam o tamanho de uma população ao longo do tempo (Solomon, 1964; Varley & Gradwell, 1970; Varley *et al.*, 1973; Rabinovich, 1980; Manly, 1990). Morris (1957) (em Rabinovich, 1980) foi o primeiro a enfatizar " que é a variação na mortalidade, e não o nível absoluto de mortalidade, que é importante na dinâmica de populações... Se um fator de mortalidade não está sujeito a variação, não contribui para que ocorram mudanças na população, contribui somente para a taxa potencial de crescimento da população. Por esta razão, uma única tabela de vida aplicada para uma geração de um inseto revela pouco a respeito da dinâmica da população do inseto. Nem pode ser usada para indicar a importância relativa dos diferentes fatores de mortalidade, porque algumas das mais altas mortalidades podem ser relativamente constantes enquanto que aquelas mais baixas podem variar grandemente". Dentro deste contexto, Morris (1959) (em Varley & Gradwell, 1960) criou o conceito de "fator chave", que é a variação na mortalidade ou na sobrevivência dentro de um estágio do ciclo de vida do animal que mais contribui para a variação no número final total da população. As mortalidades são medidas e denominadas como valores de k (Varley & Gadwell, 1970), geralmente chamados de "força de mortalidade". Estas mortalidades são estimadas pela subtração do logaritmo do número de indivíduos encontrados após a atuação do fator causador da

fator causador da mortalidade, daquele encontrado antes da mortalidade. As principais vantagens em expressar mortalidades desta maneira são: a) mortalidades sucessivas são facilmente calculadas e sua somatória fornece a mortalidade total (K) e, b) o valor de k é uma medida proporcional porque quanto maior, proporcionalmente, a perda de organismos entre duas amostragens, maior o valor de k (Putman & Wratten, 1984; Begon & Mortimer, 1986).

Dois métodos de análise de tabelas de vida através do fator chave, propostos por Varley & Gradwell (1960) e Podoler & Rogers (1975), tem sido utilizados extensivamente por vários pesquisadores para diferentes espécies de insetos (Harcourt, 1971; Varley *et al.*, 1973; Podoler & Rogers, 1975; Southwood, 1975; Stubbs, 1977; Hassel *et al.*, 1987; Stiling, 1988; Southwood *et al.*, 1989; Knutson & Gilstrap, 1990), mas pouco se tem realizado com mosquitos (Southwood *et al.*, 1972; Chubachi, 1979; Scorza *et al.*, 1981). Estas análises de tabelas de vida permitem identificar os estádios do ciclo de vida e os fatores que são importantes: a) em determinar a taxa de mortalidade total dentro de uma geração; b) em determinar flutuações nas taxas de mortalidade (atuando como fator chave); c) na regulação da população (atuando como mecanismo dependente da densidade).

1.2. Abundância populacional em Aedes scapularis (RONDANI, 1848)

Tem sido amplamente aceita a relação observada entre o aumento da densidade de mosquitos e a chegada da "estação favorável", representada pelas temperaturas mais elevadas do verão nas latitudes mais altas, e pelas chuvas nas regiões tropicais (Bates, 1949; Forattini et al., 1968; Machado-Allison, 1981).

Para as espécies de mosquitos, como Aedes scapularis, que se utilizam de criadouros temporários formados pelas chuvas para o desenvolvimento de suas larvas, tem sido observada uma relação entre a flutuação no tamanho populacional de mosquitos adultos e a variação das chuvas. Altas densidades populacionais na estação chuvosa, e baixas densidades na estação seca foram registradas por diversos autores (Causey & Santos, 1949; Aitken et al., 1968; Kruijf, 1972; Neves & Silva, 1973; Guimarães & Arlé, 1984; Oliveira et al., 1985). Todavia, Forattini et al. (1981) e Forattini & Gomes (1988), apesar de terem encontrado maiores densidades de adultos de Aedes scapularis logo após o início da estação chuvosa, observaram também um nítido declínio da abundância ao longo desta estação e, inversamente ao esperado, observaram também um pico de densidade no período mais frio e seco do ano.

Apesar da importância epidemiológica de que se reveste o conhecimento da distribuição de mosquitos adultos ao longo das estações, cujos números estão associados a surtos epidêmicos de várias doenças, os estudos citados acima não se concentram nas

causas que determinam as taxas de natalidade e mortalidade das fases imaturas, e sim apenas nas suas consequências.

Mosquitos precisam de água para o desenvolvimento de sua fase imatura, e certamente o grau de permanência e previsibilidade (estabilidade do ambiente, como definido por Southwood, 1975) de um criadouro explorado por uma determinada espécie, deve em grande parte condicionar o modo de regulação e flutuação de suas populações (Machado-Allison, 1981; Service, 1985b).

Das várias propostas de classificação dos diferentes ambientes explorados pelas fases imaturas de Culicidae, poucas levam em consideração o seu tempo de permanência. O grau de persistência dos criadouros, possui um importante significado evolutivo e ecológico. Por exemplo, criadouros naturais formados no solo e dependentes das águas das chuvas para sua formação são bastante efêmeros, e as espécies que os exploram provavelmente estão submetidas a pressões seletivas que devem favorecer os genótipos responsáveis por um rápido desenvolvimento larval (Machado-Allison, 1981). Também, adaptações específicas quanto ao comportamento de oviposição das fêmeas, padrão de desenvolvimento embrionário, resistência dos ovos à seca, ocorrência de eclosão parcelada, tempo de desenvolvimento de toda fase imatura, e ainda, os tipos e intensidades dos fatores que determinam e/ou regulam as populações de mosquitos, devem se apresentar de maneira diferente para as espécies que exploram criadouros permanentes ou temporários (Bates, 1949; Forattini, 1962; Clements, 1963; Horsfall, 1963; Gunstream & Chew, 1967;

Mattingly, 1969; Service, 1968; Machado-Allison, 1981; Becker, 1989; Logan *et al.*, 1991). Neste sentido, as classificações de Bates (1949) e Forattini (1962), por levarem em conta a persistência dos criadouros, apresentam-se bastante oportunas.

A observação da variação sazonal na abundância de indivíduos adultos de várias espécies de mosquitos apontam em direção à idéia de regulação populacional independentemente da densidade, provocada por algumas variáveis meteorológicas, especialmente as chuvas. No entanto, mesmo não se levando em conta a influência de outros fatores abióticos e bióticos sobre as formas imaturas de Aedes scapularis, e portanto no número de adultos, as tentativas de associação das densidades destes mosquitos com as chuvas podem se mostrar mais complexas. Uma questão a ser considerada é a de que embora se possa prever, pelo menos para as regiões tropicais, a ocorrência de uma estação chuvosa, a quantidade e a distribuição das chuvas nesta estação e ao longo do ano não são previsíveis. Assim o cômputo de chuvas mensais pode ser considerado um parâmetro "grosseiro" para tentativas de associações com as densidades de mosquitos adultos, tais como Aedes scapularis, que se desenvolvem em criadouros temporários sujeitos a um rápido secamento.

Poucos estudos tem procurado analisar as relações das densidades de mosquitos com outros parâmetros, que não seja aquele de chuvas mensais. Tentativas neste sentido foram feitas por Kruijf (1972, 1975) e Kruijf *et al.* (1973) na região amazônica, ao relacionarem a quantidade de chuva acumulada e o padrão de dias secos e úmidos em determinados períodos de tempo,

com a abundância de adultos de algumas espécies de mosquitos amostradas em suas áreas de estudo. Embora tenham deixado implícita a idéia da influência destes parâmetros climáticos sobre a formação, manutenção e variação da área de superfície dos criadouros, estes autores não tiveram a oportunidade de acompanhar no campo a dinâmica dos criadouros.

Dentro deste contexto, a observação de uma possível associação entre variáveis climáticas e abundância de mosquitos adultos deve ser mais facilmente visualizada se as dimensões dos criadouros e as medidas de parâmetros climáticos forem contabilizadas em períodos de tempo de tamanho aproximado ao necessário para o desenvolvimento completo da fase imatura de mosquitos.

No entanto, deve ser ressaltado que processos como predação, competição e parasitismo também devem atuar na determinação (flutuação) e regulação das populações. Vários estudos têm demonstrado a importante influência de alguns destes processos sobre as taxas de mortalidade larvária de espécies de mosquitos (Christie, 1959; Service, 1971, 1973, 1977; Southwood *et al.*, 1972; Lakanni & Service, 1974; Mogi, 1978; Mogi *et al.*, 1980a; 1980b; Mogi & Okazawa, 1990; Chubachi, 1979; Reisen & Siddiqui, 1979; Lacey & Lacey, 1990; Walton *et al.*, 1990).

Para a aplicação de estratégias de controle, é de grande interesse observar, além das principais causas de mortalidade natural, se populações larvárias de mosquitos experimentam mortalidades dependentes ou independentes de densidade (Service, 1983, 1985a, 1985b). Mortalidades

independentes de densidade podem ser importantes em determinar o nível de abundância de uma população, e não serão alteradas por adição de medidas de controle impostas pelo homem. Já mortalidades dependentes de densidade, por agirem no sentido de resistir a flutuações, tendem a manter a população em uma densidade de equilíbrio, e podem compensar mortalidades adicionais (biológicas ou químicas) impostas como medidas de controle, produzindo uma população de adultos tão grande ou maior do que antes do controle (Service, 1983, 1985a, 1985b). Assim, evidencia-se a importância de um melhor entendimento da dinâmica populacional das fases imaturas como um pré-requisito para a formulação de estratégias mais adequadas para o controle de mosquitos. Também fica clara a necessidade de realização, a partir de dados coletados no campo, de análises de tabelas de vida das fases imaturas de mosquitos que propiciem um melhor conhecimento dos fatores ou estádios que mais contribuem para as flutuações observadas na abundância de suas populações (atuando como fatores chave), e daqueles que atuam de forma dependente de densidade, provocando regulação das mesmas.

2. OBJETIVOS

Os objetivos básicos deste estudo são:

- 1) Verificar a influência da quantidade e ritmo das chuvas na formação e manutenção dos criadouros e na determinação da abundância da população de Aedes scapularis na área de estudo;
- 2) Determinar o tempo médio de desenvolvimento dos estágios imaturos de Aedes scapularis em condições naturais;
- 3) Identificar, para a fase imatura de Aedes scapularis, os fatores e os estágios chave de mortalidade que atuam na determinação e/ou regulação da população;
- 4) Verificar como interagem os fatores dependentes e independentes da densidade na regulação da população de Aedes scapularis;
- 5) Verificar a importância relativa da natalidade vs mortalidade, na determinação da população adulta de Aedes scapularis.

3. MATERIAIS E METODOS

3.1. Area de estudo

O estudo foi realizado numa área de pastagem da Fazenda Santa Genebra (Figura 1), situada ao lado da "Reserva Municipal de Santa Genebra", no distrito de Barão Geraldo, Campinas-SP (22°49'45"S e 47°06'33"W). O clima da região é sazonal, apresentando uma estação quente e chuvosa correspondente aos meses de outubro a março e uma estação mais fria e seca correspondente aos meses de abril a setembro. A pluviosidade média anual é de 1381 mm, e a temperatura média anual é de 21,6°C.

Com as águas das chuvas, várias poças são formadas no pasto desta fazenda e a maioria delas serve de criadouro para formas imaturas de diversas espécies de culicídeos, tais como: Aedes scapularis, Psorophora ciliata FABRICIUS, 1749, Ps. confinnis ARRIBALZAGA, 1891, Ps. pseudomelanota BARATA & COTRIM, 1971, Anopheles argyritarsis ROBINEAU-DESVOIDY, 1827, Culex coronator DYAR & KNAB, 1906, Cx eduardoi, Cx bidens DYAR, 1922 (observação pessoal). A identificação do material foi confirmada pelo Departamento de Epidemiologia da Faculdade de Saúde Pública da Universidade de São Paulo- USP, e parte do mesmo foi depositado na Coleção Entomológica de Referência deste Departamento.

Estes criadouros formam-se em pequenas depressões do solo, com profundidades de até 20 cm, e apresentam áreas de

superfície que variam de aproximadamente $0,3 \text{ m}^2$ a $3,6 \text{ m}^2$ (Figura 2). Ao longo de todo o trabalho, nove criadouros foram acompanhados. Estes se encontravam em locais ensolarados, cercados por gramíneas e localizados em uma baixada caracterizada por solo hidromórfico. Na área de estudo, formam-se rapidamente com as águas das chuvas, entretanto, também secam completamente em poucos dias caso não ocorram outras chuvas. Segundo Forattini (1962) podem ser classificados como criadouros temporários.



Figura 1. Aspecto geral do pasto da Fazenda Santa Genebra,
Campinas - SP.



Figura 2. Detalhe de um criadouro temporário de Aedes scapularis situado no pasto da Fazenda Santa Genebra, Campinas-SP.

3.2. A espécie em estudo

Aedes (Ochlerotatus) scapularis RONDANI, 1848, (Figura 3) tem uma das distribuições mais amplas entre os mosquitos do Novo Mundo. É encontrada desde o Sudoeste dos Estados Unidos da América do Norte até a Argentina (Arnell, 1976).

As larvas (Figura 4) criam-se em coleções de água doce, temporárias ou semi-permanentes, formadas no solo principalmente pelas águas das chuvas, em locais ensolarados ou parcialmente sombreados (Forattini, 1965; Aitken et al., 1968; Kruijf et al., 1973; Arnell, 1976; Oliveira et al., 1986). Espécies de diversos gêneros de culicídeos são frequentemente encontradas associadas a Aedes scapularis nestes criadouros, sendo as mais comuns as dos gêneros Anopheles, Uranotaenia, Culex, Psorophora e Aedes (Arnell, 1976).

Aedes scapularis é uma espécie que apresenta ciclo de vida rápido (Kruijf et al., 1973). As fêmeas desta espécie colocam os ovos no solo, nas bordas dos criadouros, acima do nível da água (Forattini, 1965). A eclosão ocorre de forma sincrônica quando os ovos são encobertos pelas águas. Como os ovos são resistentes à seca, um grande número de posturas pode ficar acumulado no solo, e provocar em poucos dias o súbito aparecimento, de enormes quantidades de mosquitos adultos por ocasião do advento das chuvas (Forattini, 1965).

Aedes scapularis faz parte do grupo de mosquitos que tem grande importância do ponto de vista epidemiológico (Forattini & Gomes, 1988). As fêmeas adultas tem hábito

hematófago e são consideradas vetores da filária Wuchereria bancrofti, e de pelo menos 15 tipos de viroses, entre elas a febre amarela e encefalite equina-venezuelana as quais já foram isoladas de adultos desta espécie (Arnell, 1976).

O alto grau de adaptação ao ambiente modificado pelo homem, e sua tendência a endofilia e a domiciliação (Forattini, 1961; Forattini *et al.*, 1981, 1986, 1987, 1989, 1990; Forattini & Gomes, 1988; Oliveira, 1984), caracterizam a importância epidemiológica de Aedes scapularis na transmissão de agentes infecciosos à população humana. A competência vetorial para o vírus do Rocio demonstrada em laboratório (Mitchel & Forattini, 1984; Mitchel *et al.*, 1986) somada à abundância, hábito alimentar e forte associação com o homem em áreas epidêmicas, permitiram considerar Aedes scapularis como o provável vetor do vírus Rocio (Forattini *et al.*, 1978a, 1978b, 1981), na epidemia de encefalite humana no Vale do Ribeira, SP nos anos de 1975 a 1978 (Iverson, 1989).

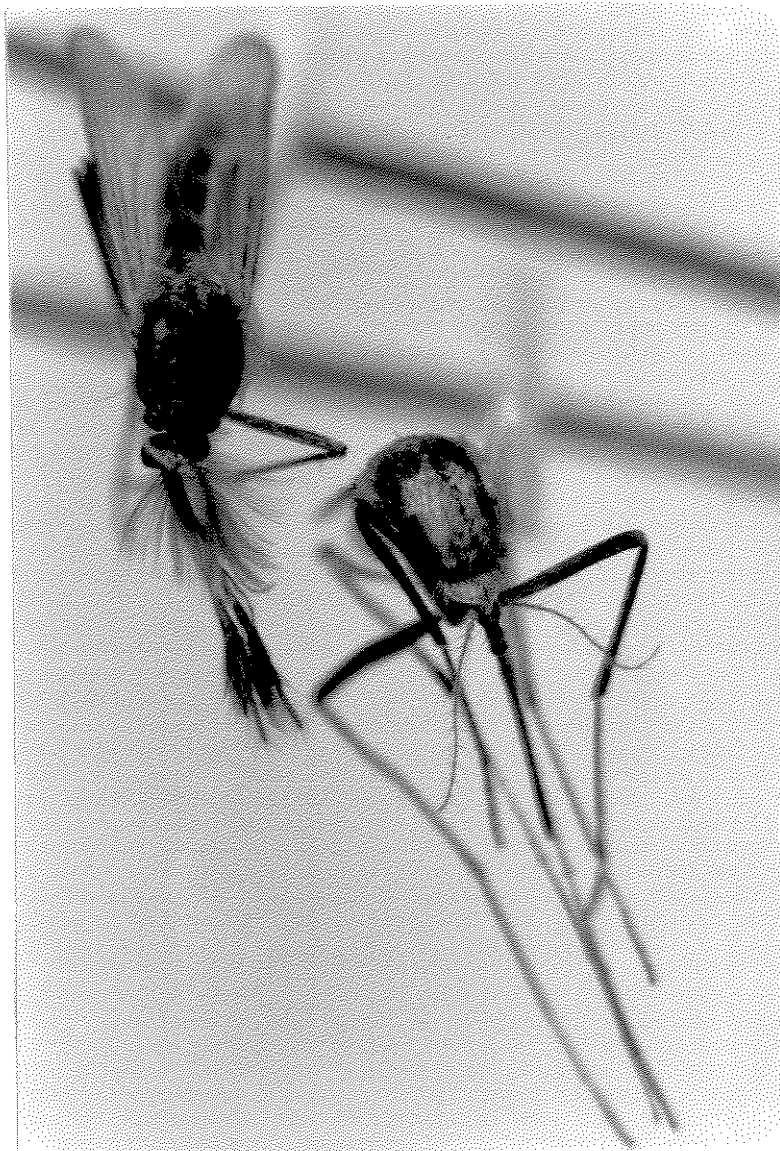


Figura 3. Adultos, macho e fêmea, de Aedes scapularis, ampliados 8x.



Figura 4. Larvas de Aedes scapularis, em seus 4 estádios de desenvolvimento, ampliadas 8x.

3.3. Avaliação da influência das chuvas na formação e manutenção dos criadouros

Neste estudo, procurou-se avaliar a relação entre a formação e manutenção dos criadouros da área de estudo e características climáticas da região de Campinas - SP. Para tal foram utilizadas medidas de balanço hídrico, que permitem uma estimativa da disponibilidade de água no solo.

O método de balanço hídrico foi desenvolvido por Thornthwaite & Mather (1955) (em Camargo *et al.*, 1974), e registros para o Estado de São Paulo foram obtidos extensivamente por Camargo (1971). Este método estima a disponibilidade de água no solo, resultante de um processo de ganho de água, através da precipitação, e de perda de água, através da evapotranspiração potencial, e, quando em excesso, percolação (Camargo *et al.*, 1974; Pessoa, 1985).

O conceito de evapotranspiração potencial foi introduzido por Thornthwaite (1948) (em Camargo *et al.*, 1974) para designar a quantidade de água que evapora do solo e transpira pelas plantas em uma condição ideal, onde o solo esteja totalmente suprido de umidade (isto é, em sua capacidade de campo), e todo coberto com vegetação verde e uniforme. O mesmo autor considerou, além da precipitação e temperatura, a evapotranspiração potencial como um importante elemento de classificação climática. Por ser uma função direta da temperatura e do comprimento do dia, a evapotranspiração potencial mede indiretamente a eficiência térmica de uma localidade (Ometo,

1981; Camargo *et al.*, 1974) e, portanto, varia de acordo com a latitude do local onde é medida.

Desta maneira, considerando uma determinada capacidade de retenção de água no solo (em mm), a contabilidade da precipitação (em mm) e da evapotranspiração potencial (em mm), é possível quantificar a umidade do solo através do balanço hídrico de Thornthwaite (Camargo *et al.*, 1974). Os parâmetros fornecidos pelo balanço hídrico são:

- a) excedente hídrico - é a água no solo acima da capacidade de retenção, sujeita à percolação;
- b) deficiência hídrica - é a água que deixa de ser evapotranspirada pela falta de umidade do solo, corresponde à quantificação da seca;.
- c) retirada hídrica - é a água retirada do solo através da evapotranspiração, quando esta excede à precipitação pluvial;
- d) reposição hídrica - é a água reposta no solo até atingir a capacidade máxima de retenção, quando a chuva excede a evapotranspiração potencial.

Para a elaboração dos gráficos de balanço hídrico, consideraram-se neste estudo, uma capacidade de retenção de água no solo de 100 mm, a precipitação em mm e a evapotranspiração potencial em mm. Foram utilizados 30 anos de registros mensais (1961 a 1990) para se obter o gráfico de balanço hídrico normalizado. Para o ano de estudo, outubro/90 a setembro/91, foram utilizados períodos de 10 dias (decêndios) para o cálculo do balanço hídrico da região.

Os dados climatológicos foram fornecidos pela Seção de Climatologia Agrícola do Instituto Agronômico de Campinas, que mantém uma estação meteorológica a aproximadamente 3 km da área de estudo.

Com relação aos criadouros da área de estudo, apenas aqueles nos quais verificou-se a presença de larvas de Aedes scapularis foram considerados nesta avaliação. Estes criadouros apresentaram 3 situações possíveis durante o período de estudo:

- a) secaram completamente em poucos dias, impedindo que as larvas de Aedes scapularis completassem o desenvolvimento até o estágio adulto;
- b) mantiveram-se, permitindo a produção de indivíduos adultos;
- c) transbordaram com as chuvas, produzindo correntes de água que provocaram o desaparecimento das larvas.

3.4. Acompanhamento das populações de Aedes scapularis

Formas imaturas e adultas (Figura 4) de Aedes scapularis foram observadas e coletadas na área de estudo a fim de se obter informações a respeito: a) do tempo de desenvolvimento das formas imaturas; b) dos fatores chave de mortalidade; c) da relação entre as taxas de mortalidade e os processos de determinação e regulação populacional.

3.4.1. Metodologia de amostragem e coleta

3.4.1.1. Larvas e pupas

Durante o período de outubro de 1990 a março de 1991, larvas e pupas de Aedes scapularis foram amostradas diariamente em 9 criadouros da área de estudo. Procurou-se manter aproximadamente, o mesmo horário nas coletas diárias.

As áreas de superfície de água dos criadouros foram estimadas, a cada coleta, com armações de madeira e barbante que formavam quadrados de 0,16 m². Estas armações eram colocadas sobre os criadouros e o número de quadrados que cobriam totalmente a superfície de água eram contados.

Estas mesmas armações de madeira, também foram utilizadas nas amostragens das formas imaturas. Em cada criadouro existente no dia da coleta, 4 amostras eram tomadas em cada 0,16 m² de superfície de água. Vasilhas plásticas de 11 cm de diâmetro e com capacidade de 500 ml foram utilizadas nas amostragens. Estas vasilhas eram cuidadosamente mergulhadas nos criadouros e o número de indivíduos de Aedes scapularis e seu estágio de desenvolvimento, eram registrados para cada amostra. Após a amostragem total do criadouro, cada amostra era retornada cuidadosamente para seu local de origem.

No período de abril a setembro de 1991, os criadouros foram amostrados a cada três ou cinco dias

Os predadores aquáticos de formas imaturas de mosquitos encontrados nos criadouros foram coletados juntamente com as

amostras das larvas de Aedes scapularis, e alguns indivíduos foram levados ao laboratório para identificação.

3.4.1.2. Adultos

Para a coleta de indivíduos adultos, os criadouros foram recobertos totalmente com telas de "nylon" tão logo era observada a presença de pupas. As telas ficavam apoiadas sobre fios de arame fixados nas bordas dos criadouros de maneira a formar um semi-círculo de aproximadamente 45 cm de raio impedindo, desta maneira, a saída dos indivíduos adultos emergentes. Estes foram coletados utilizando-se um aparelho aspirador, e em seguida foram levados para o laboratório para contagem.

3.4.2. Tempo de desenvolvimento das formas imaturas

O tempo de permanência dos indivíduos de Aedes scapularis em cada estágio de desenvolvimento, foi calculado como sendo o número de dias necessários para que os indivíduos coletados em um determinado estágio, aparecessem no estágio seguinte, na proporção de pelo menos 50 % + 1 dos indivíduos amostrados (Gunstream & Chew, 1967; Southwood et al., 1972; Lakani & Service, 1974; Rajagopalan et al., 1975; Mogi, 1978).

3.4.3. Dinâmica populacional das formas imaturas de Aedes scapularis

O número de indivíduos de A. scapularis em cada estágio larval ou pupa, nos criadouros de estudo, foi definido como sendo o maior número de indivíduos amostrado em cada estágio. Considerou-se este procedimento adequado, uma vez que os indivíduos desta espécie apresentam tempo de duração relativamente curto em cada estágio, e apresentam também, tendência em passar de um estágio para outro de forma sincrônica (Southwood, 1977).

As estimativas das populações totais de cada estágio, em números absolutos, foram feitas a partir do número médio de indivíduos coletados por amostra. Este cálculo foi feito tomando-se o número de indivíduos coletados e dividindo-se pelo número total de amostras. Este valor, foi em seguida, dividido pela área da unidade amostral (95 cm^2), para se obter o número de indivíduos por m^2 . Finalmente, o número de indivíduos por m^2 foi multiplicado pela área da superfície líquida do criadouro estimada no momento da coleta. Foi considerada uma eficiência de coleta constante para todos os estágios imaturos (Service, 1971; 1973; 1977; Lakani & Service, 1974; Reisen & Siddiqui, 1979; Mogi *et al.*, 1984)

Em virtude da técnica empregada na coleta dos adultos, o número total de adultos emergente de cada coorte não precisou ser estimado, pois todos os indivíduos foram coletados.

As mortalidades em cada estágio larval e no estágio de pupa foram expressas como valores de k (Varley & Gradwell, 1970).

3.4.3.1. Análises de Fatores "Chaves" de Mortalidade

Neste estudo, dois métodos de análise de "fator chave" de mortalidade foram utilizados, o método gráfico de Varley & Gradwell (1960) e o método de regressão de Podoler & Rogers (1975).

O método gráfico de Varley & Gradwell foi utilizado para se analisar a influência de mortalidades catastróficas na determinação populacional. Para tal, foram considerados: a) as gerações desenvolvidas na área de estudo, que são definidas pela soma do número de indivíduos em um mesmo estágio, presentes em todas as coortes desenvolvidas nos criadouros; b) os fatores de mortalidade devido a seca (k_a), inundação (k_b), e demais fatores de mortalidade (k_c). Nove gerações foram utilizadas nesta análise. Os valores dos fatores de mortalidade k_a , k_b e k_c foram plotados contra as respectivas gerações e, em seguida, comparados com a curva da mortalidade total (K). O "fator chave" é reconhecido como sendo aquele fator de mortalidade, cuja variação é a que mais contribui para a variação da mortalidade total K , isto é, o fator que graficamente melhor acompanha a linha de K .

A utilização do conceito de geração foi possível devido as seguintes características observadas: formação rápida e simultânea dos criadouros da área de estudo; sincronia da eclosão

das larvas; e sincronia nas passagens de um estágio larval para outro.

O método gráfico de análise de fator chave de Varley & Gradwell, também foi utilizado para estimar a contribuição da mortalidade de cada estágio (k), para a mortalidade total (K), para aquelas coortes que completaram o desenvolvimento até a fase adulta, e que aqui são denominadas "coortes completas". As mortalidades de cada estágio, expressas como valores de k , foram plotadas contra cada coorte completa e, em seguida, comparadas com a mortalidade total K das mesmas coortes. O "fator chave" foi reconhecido como sendo a mortalidade do estágio larval, cuja variação é a que mais contribui para a variação da mortalidade total K , isto é, o fator que graficamente melhor acompanha a linha de K . Neste estudo, 16 coortes completas foram analisadas.

O outro método utilizado para avaliar a importância relativa dos diferentes valores de k , como determinantes de flutuações na mortalidade, foi aquele desenvolvido por Podoler & Rogers (1975). Este método é considerado como complementar àquele desenvolvido por Varley & Gradwell (1960) (Podoler & Rogers, 1975; Southwood, 1975, Putman & Wratten, 1984; Manly, 1990). Além de possibilitar o reconhecimento do fator chave quando ele não pode ser facilmente observado pelo método gráfico de Varley & Gradwell, também possibilita o reconhecimento da importância relativa de outros fatores de mortalidades, que não o fator chave. Este método utiliza a regressão dos diferentes valores de k contra a mortalidade total K . Por definição o fator chave é a mortalidade que apresenta o maior valor de inclinação da reta.

3.4.3.2. Análise para mortalidade dependente da densidade

Para se verificar se os fatores de mortalidade atuaram de forma dependente ou independente da densidade, foram feitas regressões das mortalidades de cada estágio das 16 coortes completas observadas, expressas como valores de k , contra o logaritmo da densidade populacional dos estádios sobre os quais elas atuam (Southwood *et al.*, 1972, 1989; Varley *et al.*, 1973; Southwood, 1977; Scorza *et al.*, 1981).

3.4.3.3. Importância relativa da natalidade e mortalidade, na determinação do tamanho da população subsequente.

O método proposto por Southwood (1967) para comparar a importância relativa da natalidade e da mortalidade na determinação do tamanho da população adulta subsequente foi utilizado na análise das 16 coortes completas observadas neste estudo. Diferentemente do proposto no método original, onde a natalidade (N_e) é considerada como sendo o número de ovos colocados, aqui, devido às dificuldades metodológicas para a amostragem de ovos, a consideramos como o número estimado de indivíduos de primeiro estágio (N_{L1}). Assim, a correlação dos diferentes valores da equação: $\log N_{L1} - \log N_{ad} = K$ (onde, N_{L1} é o número de larvas de 1º estágio, N_{ad} é o número de adultos emergentes, e K é a mortalidade total da coorte), foram

determinados tanto pelo método gráfico, como pelo coeficiente de determinação (r^2) para $\log N_{ad}$ contra $\log N_{L1}$. Esta é uma medida percentual da quantidade de variação de N_{ad} explicada pela variação de N_{L1} .

4..RESULTADOS

4.1. Formação e manutenção dos criadouros

A Figura 5 apresenta o gráfico de balanço hídrico normalizado, correspondente a 30 anos de observações (1961 a 1990) para a região de Campinas- SP. Pode-se observar através desta série histórica a ocorrência de 2 períodos bem definidos: um de déficit hídrico (de abril a outubro) e um de excedente hídrico (novembro a março). Da mesma forma, o extrato do balanço hídrico decendial para a região de Campinas correspondente ao período de estudo, outubro/90 a setembro/91 (Fig. 6a), também apresenta períodos de excedente e de deficit hídricos bem definidos. Porém, o período de excedente hídrico estendeu-se até o mes de maio, e o período de déficit hídrico incluiu os meses de novembro e dezembro.

A Figura 6 permite uma comparação da distribuição das condições de umidade do solo estimadas por períodos de 10 dias (Fig. 6a), com o número e a dinâmica de formação e manutenção dos criadouros (Fig. 6b). Pode-se observar que, embora tenha ocorrido a formação de criadouros tanto durante o período de déficit como de excedente hídrico, nos decêndios com deficit hídrico, os poucos criadouros que se formaram, secaram antes que as coortes de larvas de Aedes scapularis alcançassem o estágio adulto, provocando a mortalidade total das formas imaturas. Este fato ocorreu inclusive durante o decêndio de deficit hídrico do mes de fevereiro, em meio ao período geral de excedente hídrico, quando

também foi observado o secamento de todos os criadouros de Aedes scapularis. Ao todo, das 62 coortes que iniciaram seu desenvolvimento no período de estudo, cerca de 46% secaram antes que ocorresse o desenvolvimento completo da fase imatura.

A ocorrência de criadouros que produziram coortes completas (que alcançam o estágio adulto) foi registrada somente em decêndios com excedente hídrico. Particularmente nos meses de janeiro e março ocorreu a formação e manutenção de um maior número de criadouros.

Os transbordamentos de criadouros foram observados durante alguns períodos de excedente hídrico, provocando também a mortalidade total das coortes de Aedes scapularis em 27% dos criadouros formados no período de estudo.

Nos decêndios finais do período de excedente hídrico, correspondente aos meses de abril e maio, as poças se mantiveram constantemente cheias e em apenas uma ocasião foi observado o desenvolvimento de uma coorte de Aedes scapularis.

As outras poças formadas na área de estudo podem ser consideradas como criadouros potenciais de Aedes scapularis e, as mesmas, apresentaram uma dinâmica de formação e manutenção iguais aos apresentados pelos criadouros efetivos. Para exemplificar, juntamente com os 3 criadouros formados no segundo decêndio de outubro, outras 6 poças também se formaram e secaram poucos dias depois.

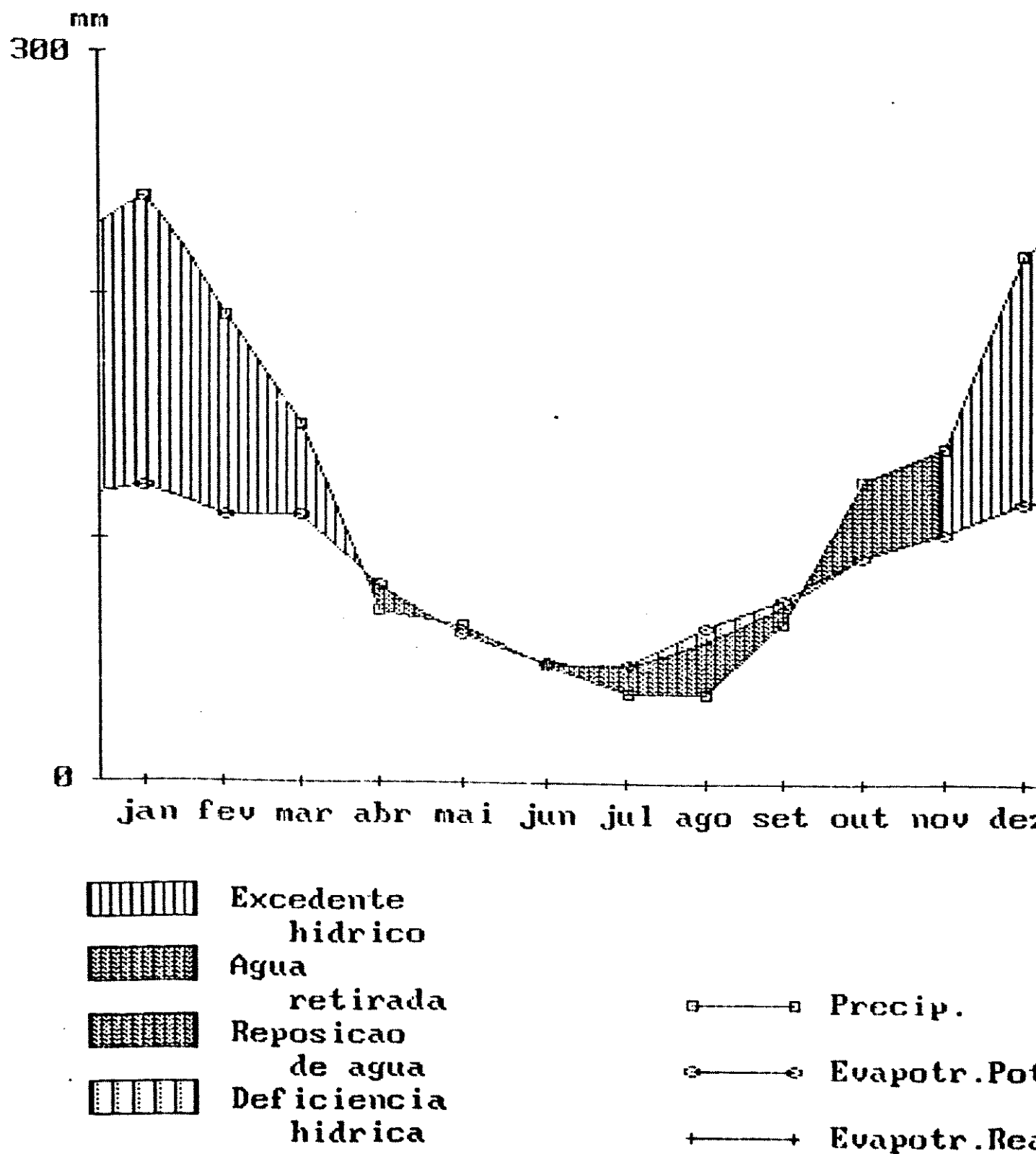


Figura 5. Balanço hídrico mensal normalizado (1961 a 1990) para a região de Campinas - SP.

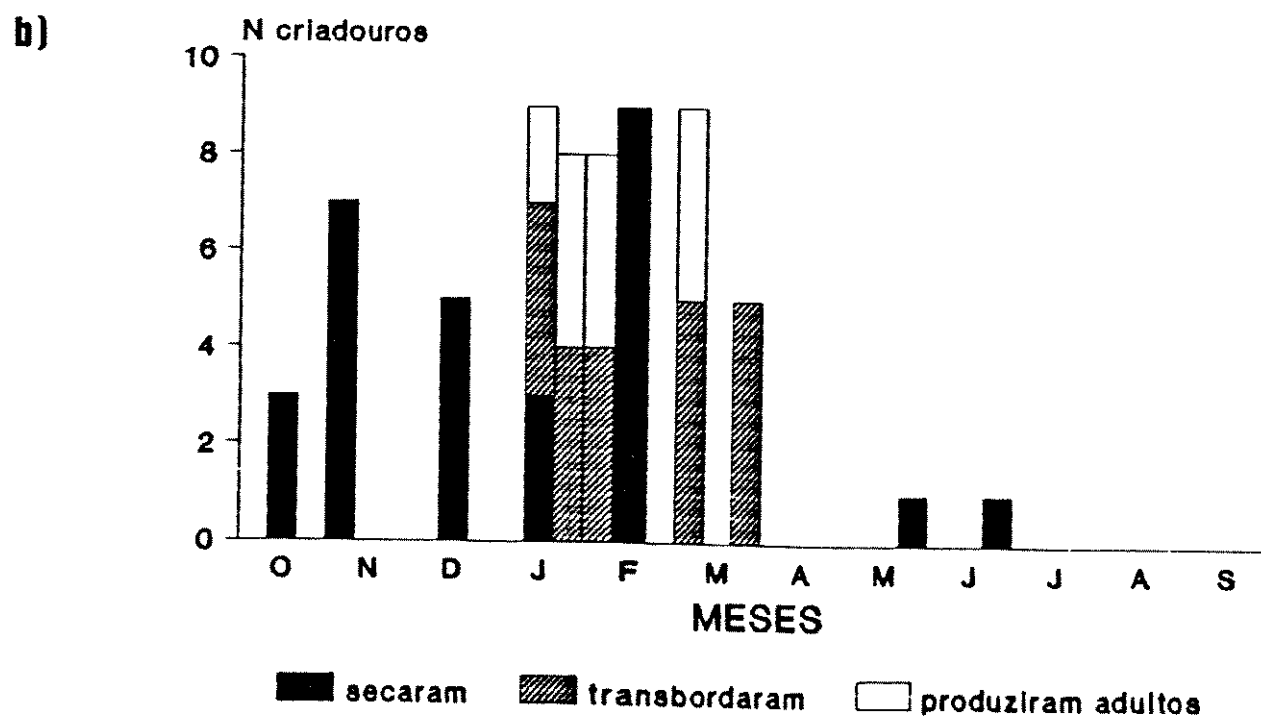
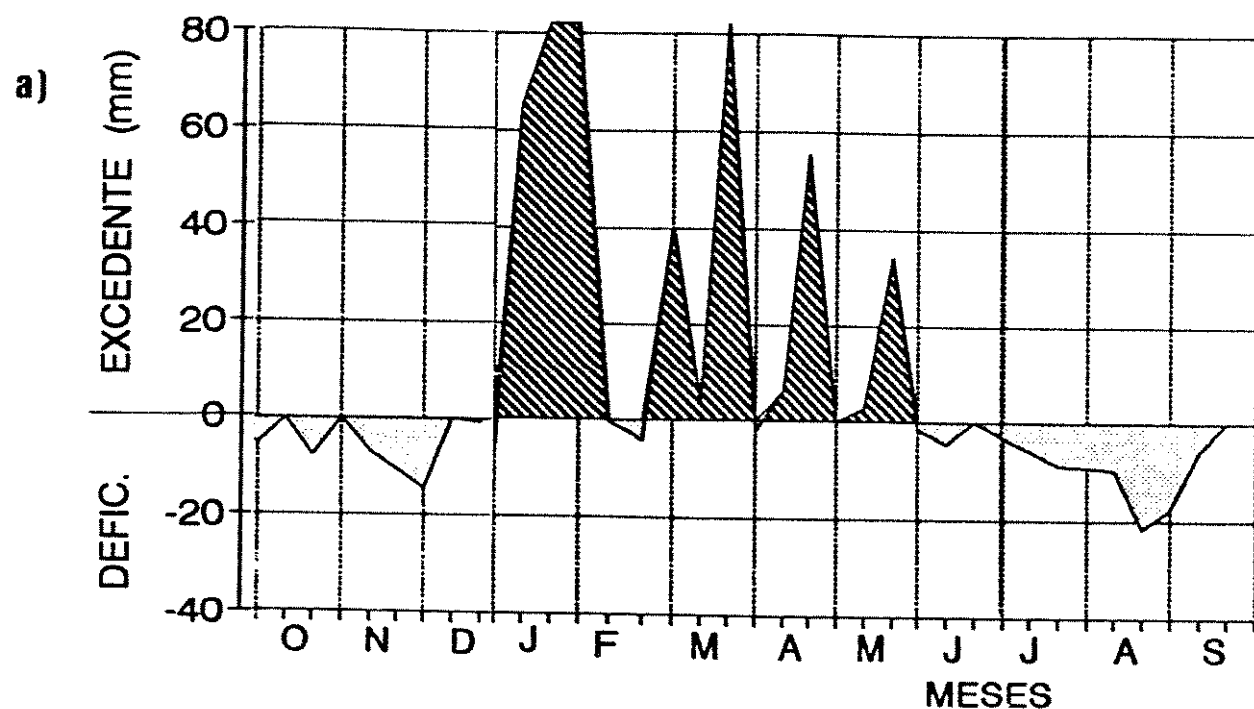


Figura 6. a) Extrato do balanço hídrico decenal (outubro/90 a setembro/91) para a região de Campinas - SP.
 b) Número de criadouros formados, e número de criadouros que secaram ou transbordaram na Fazenda Santa Genebra, Campinas - SP, no período de outubro/90 a setembro/91.

4.2. Tempo de desenvolvimento das formas imaturas

Durante o período de outubro/90 a março/91, apenas 16 coortes de Aedes scapularis completaram seu desenvolvimento (se desenvolveram até o estágio adulto), nos criadouros da Fazenda Santa Genebra. A Tabela 1 mostra a duração média, em dias, de cada estágio do desenvolvimento imaturo, calculada para as 16 coortes completas.

Os baixos valores do desvio padrão e do coeficiente de variação indicam similaridade no tempo de desenvolvimento de cada estágio. Assim, podemos observar que os indivíduos de 1º e 2º estádios permanecem apenas 1 dia nestes estádios, sem apresentar variação. Os indivíduos de 3º estágio, e os de 4º e pupas permanecem aproximadamente 1 e 2 dias respectivamente, com pequenas variações.

As 16 coortes estudadas mostraram um tempo de desenvolvimento médio, de toda a fase imatura, de 7,12 dias ($s = 0,50$; $CV = 0,07$), indicativo de um tempo de desenvolvimento total extremamente rápido em condições naturais. O tempo de desenvolvimento total não apresentou relação com as diferentes densidades das formas imaturas encontradas nos criadouros.

Com relação às temperaturas atmosféricas registradas para os dias de desenvolvimento das coortes completas, foi observada pouca variação entre as médias das temperaturas máximas e mínimas destes períodos. A menor média das temperaturas máximas foi de 27,2°C, e a menor média das temperaturas mínimas foi de 19,4°C.

Tabela 1. Duração média, em dias, do desenvolvimento das formas imaturas de Aedes scapularis, observada em 16 coortes, na Fazenda Santa Genebra, Campinas - SP, de outubro/90 a março/91 (X = média; s = desvio padrão; CV = coeficiente de variação).

| Estádio | X | s | CV |
|---------|------|------|------|
| 1º | 1,0 | 0,0 | 0,0 |
| 2º | 1,0 | 0,0 | 0,0 |
| 3º | 1,12 | 0,34 | 0,30 |
| 4º | 2,18 | 0,31 | 0,14 |
| Pupa | 1,81 | 0,47 | 0,25 |

Entre os meses de abril e setembro/91 somente 2 coortes se desenvolveram na área de estudo. Embora não acompanhadas diariamente (impossibilitando desta forma a determinação do tempo de desenvolvimento de cada estágio), estas coortes apresentaram um tempo mínimo de desenvolvimento até a fase adulta de 10 e 11 dias. Sendo portanto, superiores aos das coortes que se desenvolveram de janeiro a março/91. As médias das temperaturas máximas e mínimas para estes 2 períodos foram de respectivamente 26,2°C e 14,5°C, e 23,4°C e 14,0°C, portanto, com as médias das temperaturas mínimas bem inferiores àsquelas observadas nos períodos de janeiro a março/91.

4.3. Sincronização no desenvolvimento das formas imaturas

A Figura 7 mostra a ocorrência de sincronização na passagem de um estágio a outro nas 16 coortes completas de Aedes scapularis. Pode ser observado que não mais do que 2 estágios foram encontrados em cada dia de coleta e, em muitos casos, somente 1 estágio de desenvolvimento foi amostrado. As duas únicas exceções ocorreram nas coortes de números 7 e 14, onde algumas larvas de 4º estágio não conseguiram atingir o estágio de pupa. Verificou-se posteriormente que estas larvas estavam parasitadas por microsporídeos.

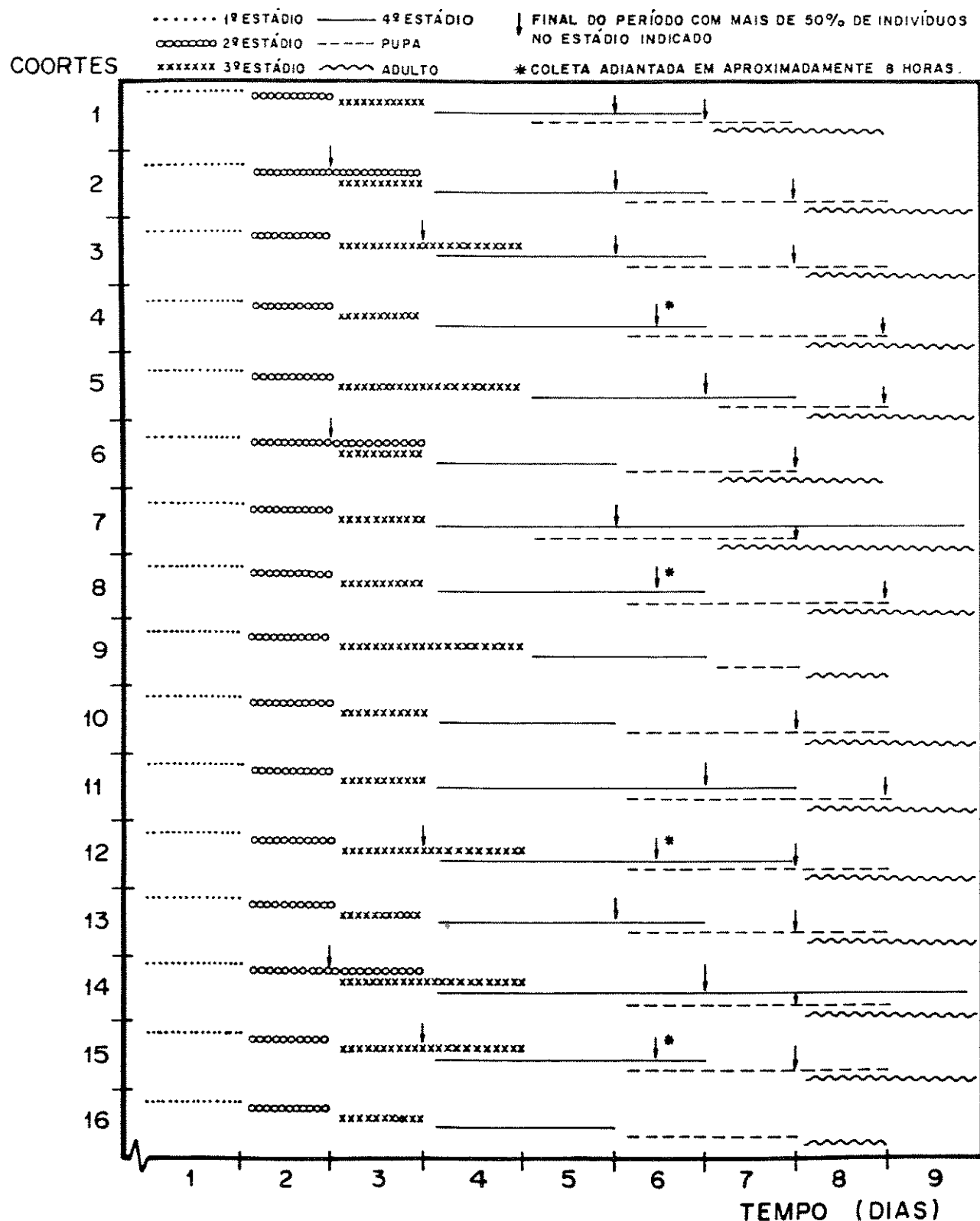


Figura 7. Desenvolvimento dos estádios imaturos de *Aedes scapularis* nas 16 coortes completas acompanhadas na Fazenda Santa Genebra, Campinas - SP. (Diferentes tipos de barras indicam a presença do respectivo estágio nas amostras tomadas em intervalos de 1 dia \pm 3 horas).

4.4. Análises de Fatores "Chave" de Mortalidades

4.4.1. Análise do fator chave para gerações

Levando-se em conta as gerações (soma do número de indivíduos do mesmo estágio presentes em todos os criadouros da área de estudo num mesmo período), a Tabela 2 apresenta as mortalidades provocadas pelo secamento (k_a) e transbordamento (k_b) dos criadouros, e por outros fatores (k_c). O maior valor da média dos valores de k_a ($X = 1,080$) indica sua maior força como causa de mortalidade em cada geração, quando comparada com a média dos valores dos outros fatores de mortalidade.

A análise de fator chave mostra claramente que k_a é o fator chave, não por causa de sua maior força de mortalidade, mas porque, como mostra a análise gráfica de fator chave apresentada na Figura 8, a linha de k_a é a que melhor acompanha a linha de K . Isto indica que a variação na mortalidade provocada pelo secamento dos criadouros (k_a) é a mortalidade que mais contribui para as variações na mortalidade total K , e portanto, é o fator chave em determinar mudanças na população. Cabe ressaltar, que embora k_a se apresente como o fator chave para o período de estudo como um todo, é marcante o papel da mortalidade provocada por k_c durante os períodos em que não ocorre o secamento de criadouros. Estes períodos correspondem aos de excedente hídrico que são os períodos em que os criadouros permanecem por um tempo suficiente para o desenvolvimento das coortes de Aedes scapularis até o estágio adulto.

Também através do método de Podoler & Rogers, k_a foi confirmado como fator chave de mortalidade, apresentando o maior coeficiente de regressão ($b = 1,336$) (Figura 9).

Tabela 2. Mortalidades expressas como valores de k , para as gerações de Aedes scapularis acompanhadas na Fazenda Santa Genebra de outubro/90 a março/91. (k_a = somatória das mortalidades causadas pelo secamento dos criadouros; k_b = somatória das mortalidades causadas por transbordamento dos criadouros; k_c = somatória das mortalidades causadas por outros fatores; K = mortalidade total; X = média; s = desvio padrão).

| GERAÇÕES | k_a | k_b | k_c | K |
|----------|-------|-------|-------|-------|
| 20/10/90 | 2,323 | 0,000 | 0,292 | 2,615 |
| 05/11/90 | 2,452 | 0,000 | 0,169 | 2,621 |
| 15/12/90 | 2,769 | 0,000 | 0,080 | 2,849 |
| 12/01/91 | 0,159 | 0,222 | 0,815 | 1,196 |
| 26/01/91 | 0,000 | 0,050 | 0,613 | 0,663 |
| 06/02/91 | 0,000 | 0,036 | 0,846 | 0,882 |
| 19/02/91 | 2,024 | 0,000 | 0,463 | 2,487 |
| 02/03/91 | 0,000 | 0,050 | 0,761 | 0,811 |
| 04/03/91 | 0,000 | 0,000 | 0,945 | 0,945 |
| X | 1,081 | 0,040 | 0,553 | 1,674 |
| s | 1,259 | 0,072 | 0,316 | 0,933 |

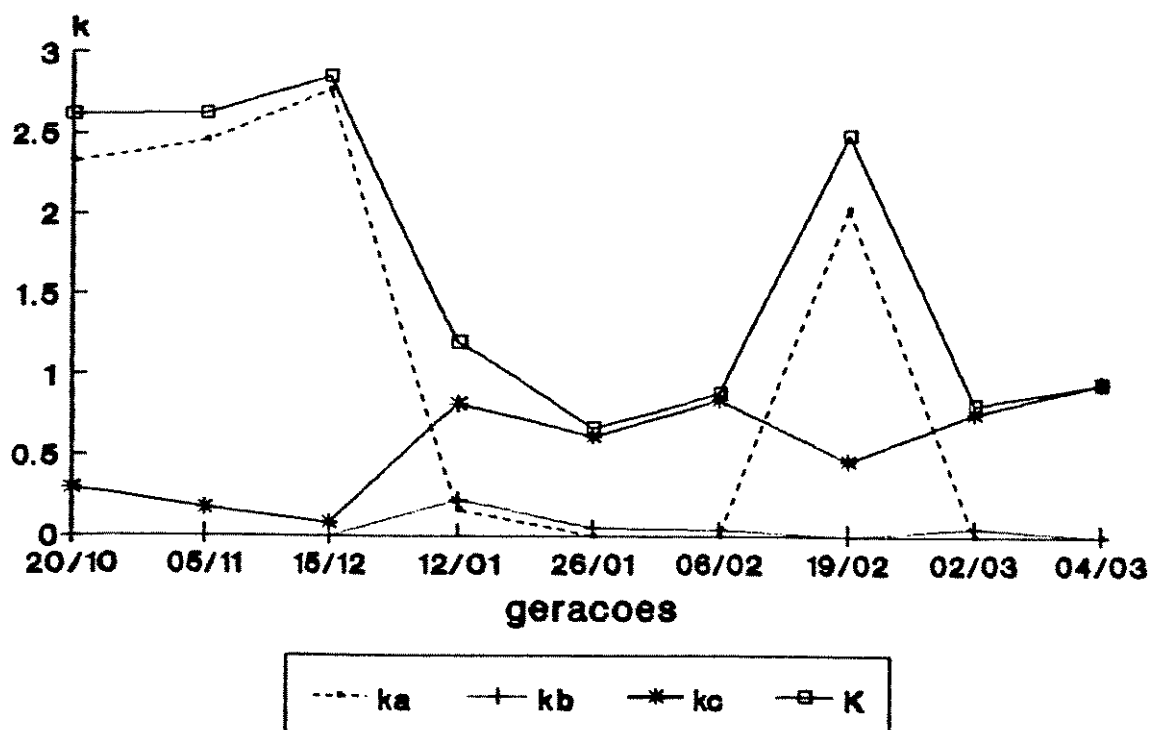


Figura 8. Reconhecimento do fator chave através da correlação visual das mortalidades k_a , k_b e k_c com a mortalidade total K , para as gerações de Aedes scapularis acompanhadas na Fazenda Santa Genebra, Campinas - SP, de outubro/90 a março/91. (k_a = somatória das mortalidades causadas pelo secamento dos criadouros; k_b = somatória das mortalidades causadas por transbordamento dos criadouros; k_c = somatória das mortalidade causadas por outros fatores; K = mortalidade total).

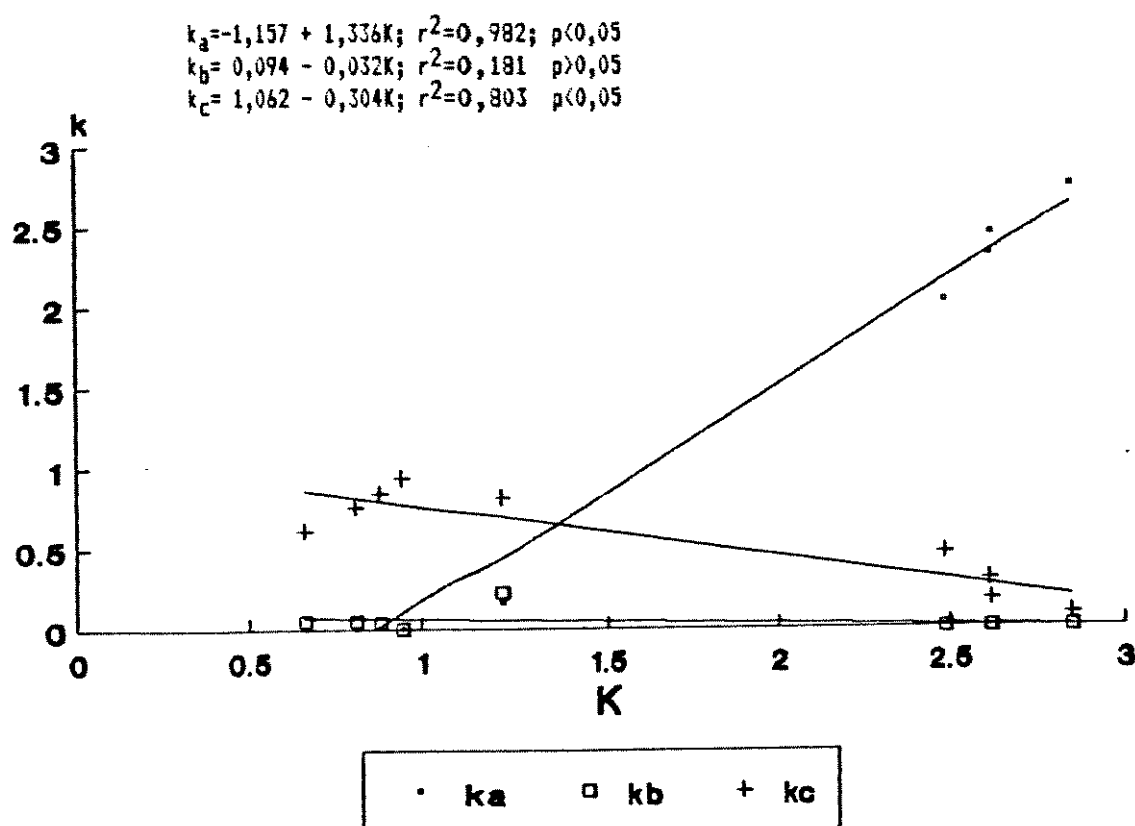


Figura 9. Análise do fator chave através do método de regressão de Podoler e Rogers, para as gerações de *Aedes scapularis* acompanhadas na Fazenda Santa Genebra, Campinas - SP, de outubro/90 a março/91. (k_a = somatória das mortalidades causadas pelo secamento dos criadouros; k_b = somatória das mortalidades causadas por transbordamento dos criadouros; k_c = somatória das mortalidades causadas por outros fatores; K = mortalidade total; b = coeficiente de regressão; r^2 = coeficiente de determinação).

4.4.2. Análise do fator chave para coortes completas

As estimativas das populações totais de cada estágio larval e do estágio de pupa, e o número total de adultos para cada uma das coortes completas que se desenvolveram nos criadouros de estudo estão representadas na Tabela 3.

As mortalidades específicas por estágio (expressas como valores de k) para estas 16 coortes que completaram seu desenvolvimento até a fase adulta são apresentadas na Tab. 4. Os maiores valores médios das mortalidades de pupa ($X = 0,316$) e do 4º estágio larval ($X = 0,201$) indicam que as maiores forças de mortalidade ocorrem nestas fases do ciclo de vida, e portanto são as que contribuem mais para a taxa de mortalidade total das coortes. Desta maneira estas duas mortalidades podem ser importantes para determinar o tamanho da população de Aedes scapularis, mas isto não significa que sejam importantes para determinar mudanças na população. Esta informação é obtida pela análise do fator chave, através do método de correlação gráfica de Varley e Gradwell, que é apresentada na Fig. 10. Podemos observar que a variação na mortalidade k_4 é a que melhor acompanha a variação na mortalidade total K . Portanto, quando somente as coortes completas são consideradas, a mortalidade de larvas entre o 4º estágio e o estágio de pupa é a principal causa de mudanças no número da população de Aedes scapularis.

A análise do fator chave pelo método de regressão de Podoler e Rogers também confirma que k_4 , com o maior coeficiente de regressão ($b = 0.521$), é o fator chave (Figura 11).

Tabela 3. Estimativas das populações totais de larvas de 1º a 4º estádios (N_1 a N_4) e pupas (N_5), e o número total de adultos (N_6), das 16 coortes completas acompanhadas na Fazenda Santa Genebra, Campinas - SP, de outubro/90 a março/91.

| coorte | N_1 | N_2 | N_3 | N_4 | N_5 | N_6 |
|--------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| 1 | 543 | 438 | 345 | 396 | 290 | 123 |
| 2 | 286 | 232 | 219 | 177 | 130 | 57 |
| 3 | 337 | 240 | 227 | 219 | 114 | 39 |
| 4 | 2509 | 2037 | 1595 | 1242 | 699 | 442 |
| 5 | 168 | 126 | 109 | 97 | 67 | 30 |
| 6 | 391 | 349 | 324 | 316 | 274 | 107 |
| 7 | 3081 | 2656 | 2749 | 1999 | 1237 | 469 |
| 8 | 817 | 741 | 673 | 328 | 232 | 90 |
| 9 | 362 | 354 | 177 | 93 | 46 | 30 |
| 10 | 118 | 76 | 67 | 59 | 29 | 13 |
| 11 | 370 | 320 | 177 | 109 | 29 | 14 |
| 12 | 455 | 404 | 181 | 135 | 80 | 50 |
| 13 | 210 | 177 | 177 | 135 | 114 | 68 |
| 14 | 551 | 455 | 333 | 333 | 206 | 105 |
| 15 | 1494 | 1250 | 926 | 568 | 497 | 328 |
| 16 | 46 | 38 | 38 | 25 | 21 | 10 |

Tabela 4. Mortalidades, expressas como valores de k , das 16 coortes completas de Aedes scapularis acompanhadas na Fazenda Santa Genebra, Campinas - SP, no período de outubro/90 a março/91. (k_1 a k_5 = mortalidades do 1º ao 4º estádios e do estágio de pupa; K = mortalidade total; X = média; s = desvio padrão).

| coorte | k_1 | k_2 | k_3 | k_4 | k_5 | K |
|--------|-------|--------|--------|-------|-------|-------|
| 1 | 0,093 | 0,103 | -0,059 | 0,135 | 0,372 | 0,644 |
| 2 | 0,091 | 0,025 | 0,092 | 0,134 | 0,358 | 0,700 |
| 3 | 0,147 | 0,024 | 0,016 | 0,284 | 0,466 | 0,937 |
| 4 | 0,091 | 0,106 | 0,109 | 0,250 | 0,199 | 0,755 |
| 5 | 0,125 | 0,063 | 0,051 | 0,161 | 0,349 | 0,749 |
| 6 | 0,049 | 0,032 | 0,011 | 0,062 | 0,408 | 0,562 |
| 7 | 0,064 | -0,015 | 0,138 | 0,208 | 0,421 | 0,816 |
| 8 | 0,042 | 0,042 | 0,312 | 0,150 | 0,411 | 0,957 |
| 9 | 0,010 | 0,301 | 0,279 | 0,306 | 0,186 | 1,082 |
| 10 | 0,191 | 0,055 | 0,055 | 0,308 | 0,348 | 0,957 |
| 11 | 0,063 | 0,257 | 0,211 | 0,575 | 0,316 | 1,422 |
| 12 | 0,052 | 0,349 | 0,127 | 0,227 | 0,204 | 0,959 |
| 13 | 0,074 | 0,000 | 0,118 | 0,073 | 0,224 | 0,489 |
| 14 | 0,083 | 0,136 | 0,000 | 0,209 | 0,293 | 0,721 |
| 15 | 0,077 | 0,130 | 0,212 | 0,058 | 0,180 | 0,657 |
| 16 | 0,083 | 0,000 | 0,182 | 0,076 | 0,322 | 0,663 |
| X | 0,043 | 0,110 | 0,120 | 0,201 | 0,316 | 0,817 |
| s | 0,043 | 0,101 | 0,098 | 0,131 | 0,093 | 0,230 |

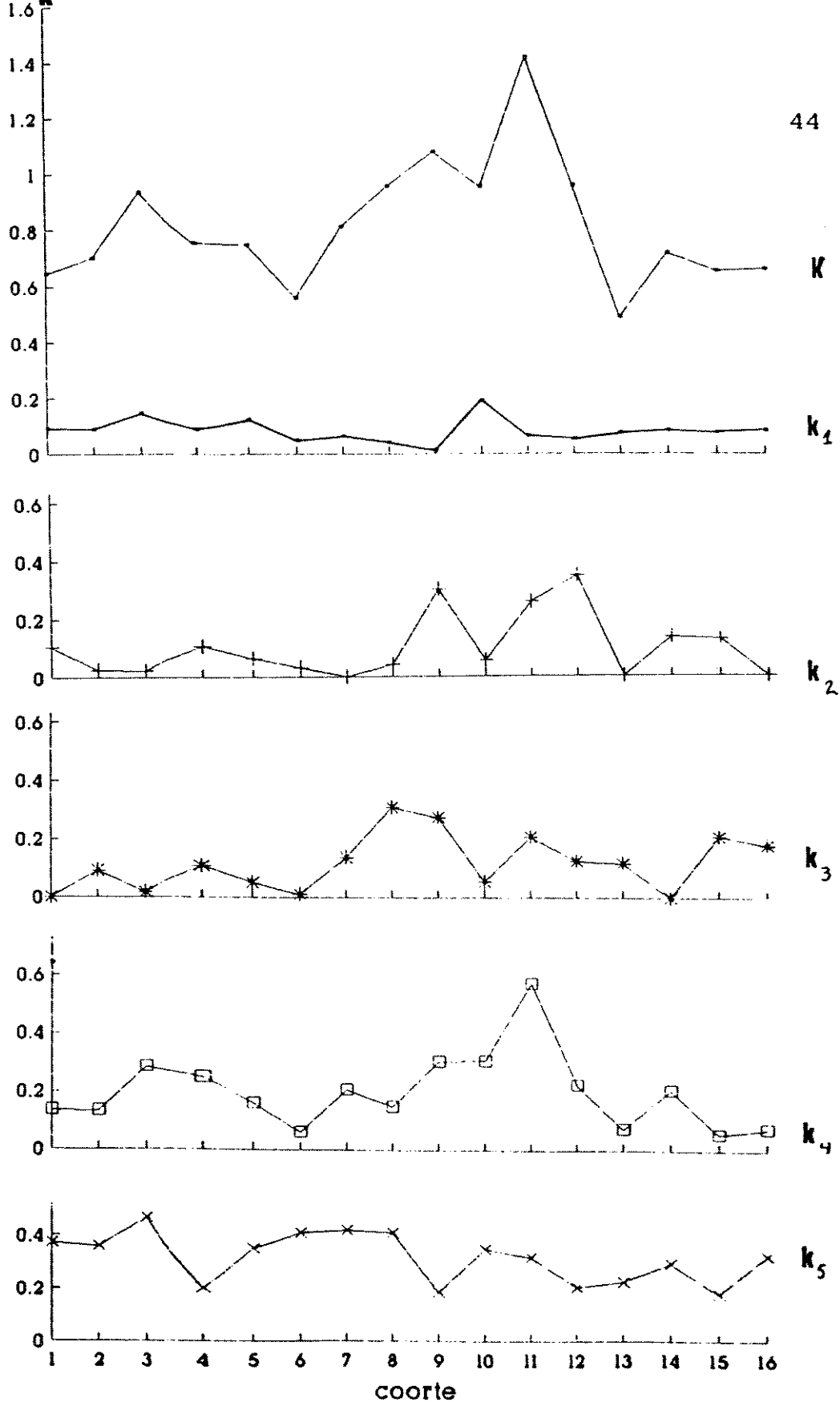


Figura 10. Reconhecimento do fator chave através da correlação visual das mortalidades parciais (k_1 a k_5) com a mortalidade total (K), para as 16 coortes completas de *Aedes scapularis* acompanhadas na Fazenda Santa Genebra de outubro/90 a março/91. (k_1 a k_5 = mortalidades do 1º ao 4º estádios e do estágio de pupa; K = mortalidade total).

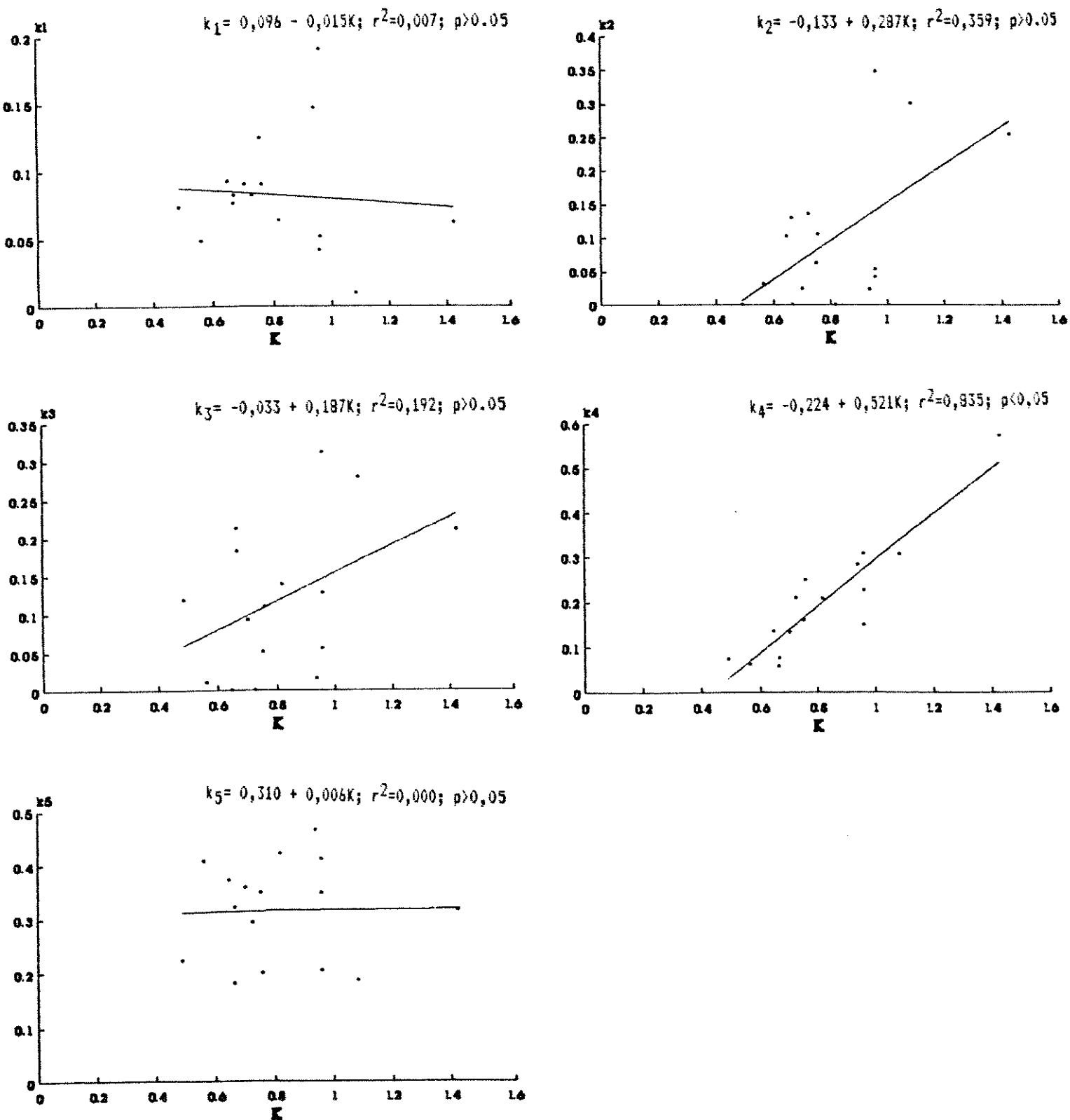


Figura 11. Análise do fator chave através do método de regressão de Podoler e Rogers, para as 16 coortes completas de Aedes scapularis acompanhadas na Fazenda Santa Genebra, Campinas - SP, de outubro/90 a março/91. (k_1 a k_5 = mortalidades do 1º ao 4º estádios e do estágio de pupa; K = mortalidade total; b = coeficiente de regressão; r^2 = coeficiente de determinação).

4.4.3. Testando mortalidade dependente da densidade

Para verificação da ocorrência de mortalidade dependente de densidade, as mortalidades para cada fase do desenvolvimento imaturo (k_1 a k_5) foram plotadas contra o logaritmo das respectivas densidades populacionais nestas fases (Figura 12). Os baixos valores dos coeficientes de regressão (b) indicam que as mortalidades nos estádios ocorreram independentemente da densidade. Não houve também, relação entre as densidades dos estádios 1 a 4 com as respectivas mortalidades subsequentes, indicando a inexistência de um tempo de resposta das mortalidades às densidades prévias de outros estádios.

Conforme exposto na Tabela 4, verificou-se através dos valores das mortalidades totais (K), a ocorrência de altas taxas de mortalidade das formas imaturas de Aedes scapularis. Estas mortalidades podem estar associadas a presença de vários grupos de insetos predadores de larvas de mosquitos que foram frequentemente coletados nos criadouros da área de estudo (Tabela 5). Alguns destes organismos foram observados predando larvas e pupas de Aedes scapularis. Dentre estes, larvas de Psorophora ciliata representam, provavelmente, o único grupo especialista em predação formas imaturas de mosquitos. No entanto, deve-se considerar que a técnica de coleta empregada ("conchadas") para a amostragem de formas imaturas de mosquitos, pode apresentar-se com baixa eficiência para a coleta de outros grupos de insetos, incluindo os predadores.

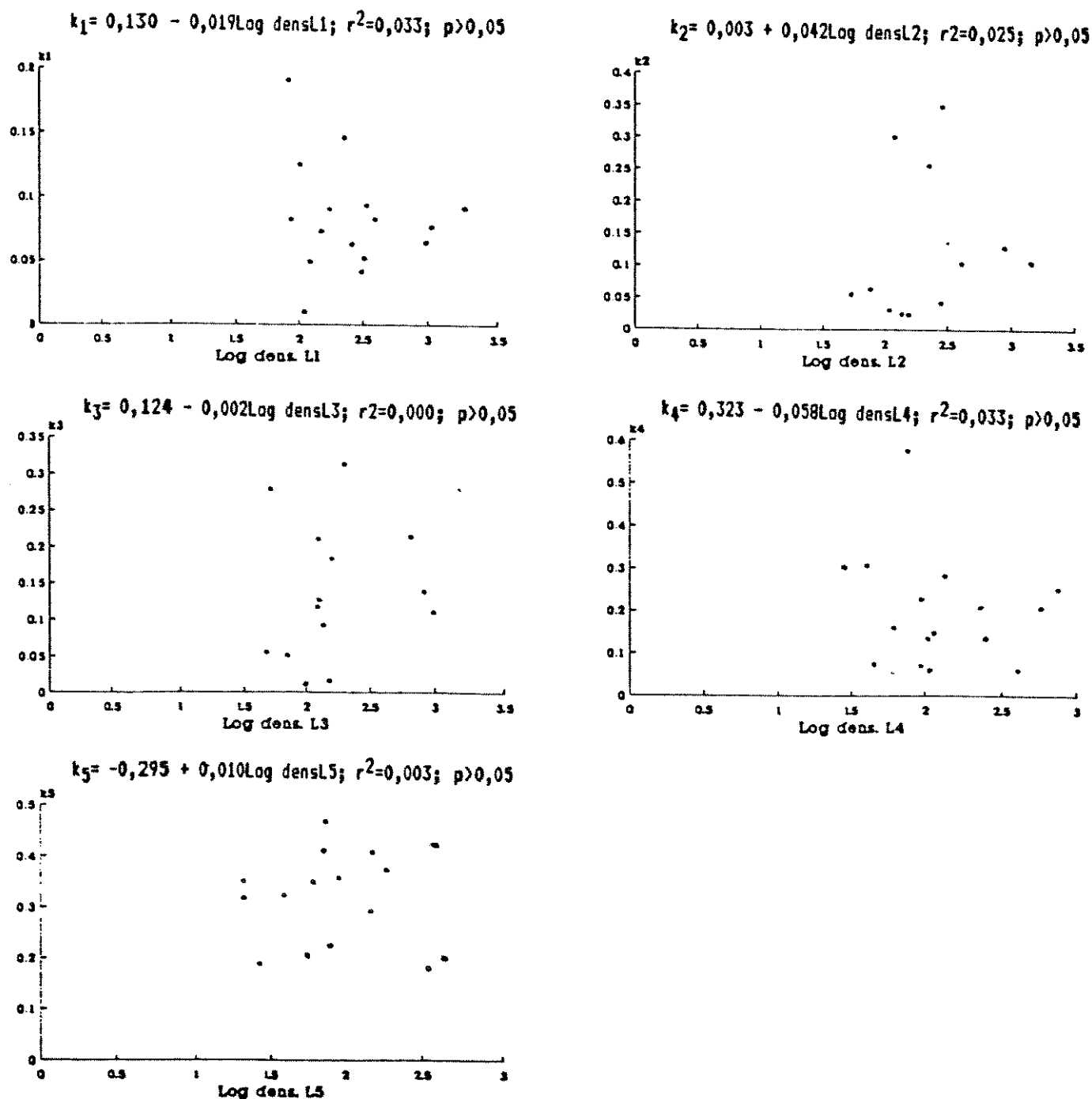


Figura 12. Relação entre mortalidade (k_1 a k_5) e densidade (Log densidade), para as 16 coortes completas de *Aedes scapularis* acompanhadas na Fazenda Santa Genebra, Campinas - SP, de outubro/90 a março/91. (b = coeficiente de regressão; r^2 = coeficiente de determinação).

Tabela 5. Predadores da fase imatura de Aedes scapularis observados nos criadouros da Fazenda Santa Genebra, Campinas - SP, entre outubro/90 e março/91. (I = Estágio imaturo; A = Estágio adulto)

| ORDEM | FAMILIA | ESTAGIO |
|------------|----------------|---------|
| COLEOPTERA | DYTISCIDAE | I/A |
| | HYDROPHILIDAE | I/A |
| DIPTERA | CULICIDAE * | I |
| HEMIPTERA | BELASTOMATIDAE | I |
| | NEPIDAE | I |
| ODONATA | ? | I |

* Psorophora ciliata

4.5. Importância relativa da Natalidade e da Mortalidade na determinação do tamanho da população de adultos

O gráfico da Figura 13, mostra a associação dos diferentes valores de natalidade, mortalidade e tamanho da população adulta resultante, para as respectivas coortes completas que se desenvolveram nos criadouros de estudo. Nesta Figura, a mortalidade total (K) foi plotada em escala invertida para facilitar a visualização da relação entre esta mortalidade e o número de adultos resultantes. Pode-se observar que a variação no número de adultos emergentes está mais relacionada com as variações no número de larvas de 1º estágio do que com a variação na mortalidade total (K), ou seja, enquanto a natalidade fornece uma previsão do tamanho da população adulta futura, a mortalidade não regula a população (não atua como um fator dependente de densidade). A mesma conclusão pode ser tomada através do cálculo do coeficiente de determinação ($r^2 = 0.801$) do número de adultos sobre o número de larvas de 1º estágio (Figura 14). Este valor do coeficiente mostra que cerca de 80% da variação no número de adultos é explicada pela variação no número de larvas de 1º estágio.

Uma vez que a mortalidade entre o 4º estágio e o estágio de pupa também contribui para a determinação da população de Aedes scapularis (k_4 , Figuras 10 e 11), procurou-se avaliar a ocorrência de alguma relação entre - o número de indivíduos de 1º estágio de desenvolvimento ($\log NL_1$) e k_4 . A regressão mostrou a inexistência de relação ($k_4 = 0,168 + 0,012 \log NL_1$; $r^2 = 0,001$; $p > 0,05$).

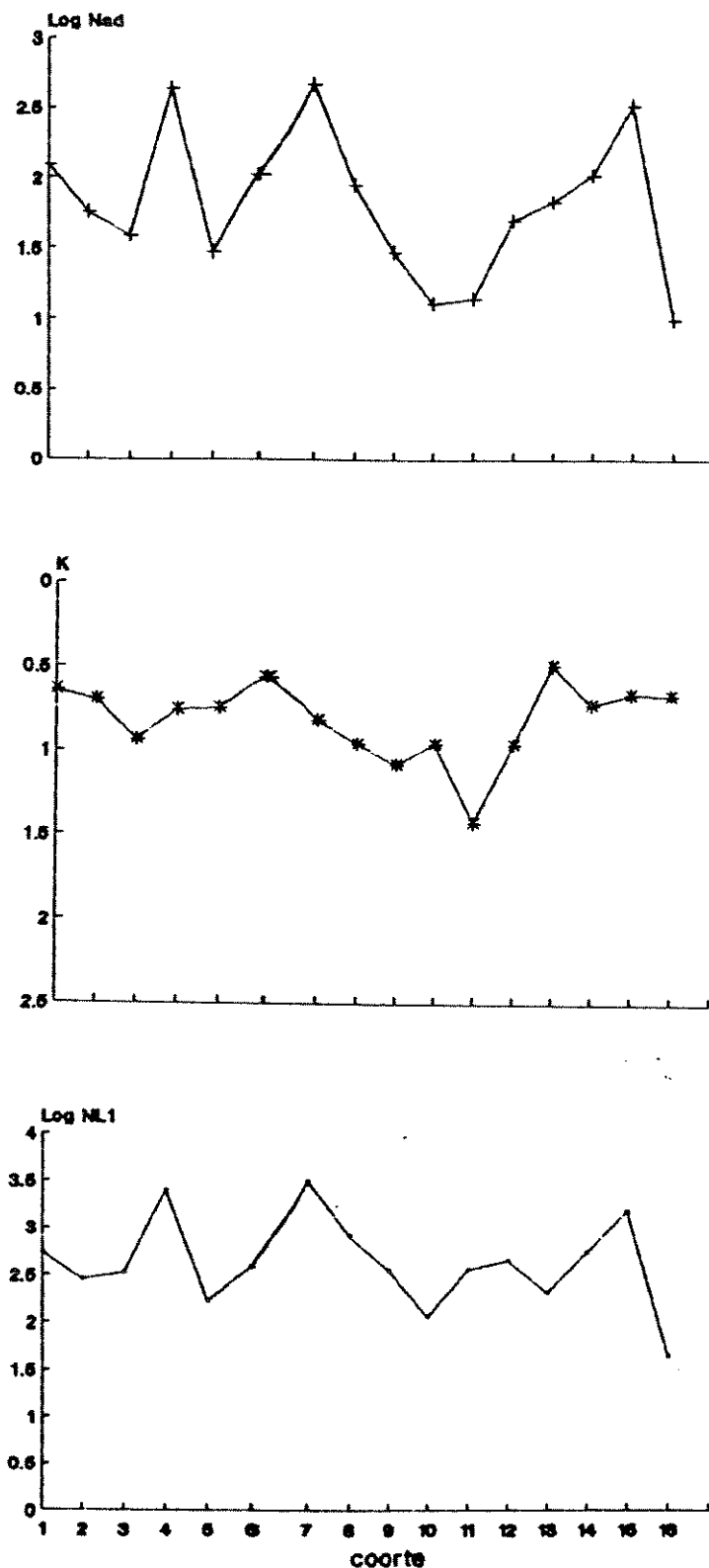


Figura 13. Relação entre natalidade e mortalidade na determinação da população de adultos das 16 coortes completas de *Aedes scapularis* acompanhadas na Fazenda Santa Geneva de outubro/90 a março/91. (Log Nad = logaritmo do número de adultos; Log NL₁ = logaritmo do número estimado de larvas de 1º estágio; K = mortalidade total).

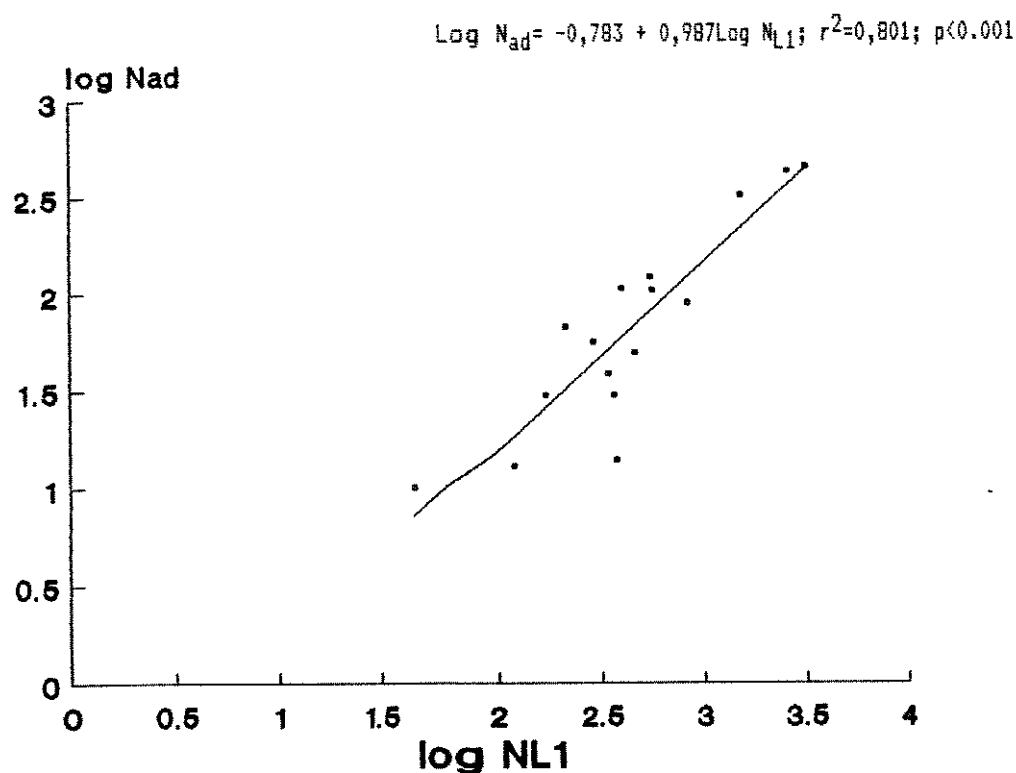


Figura 14. Regressão da população de adultos com a população de larvas de 1º estágio das 16 coortes completas de Aedes scapularis que se desenvolveram na Fazenda Santa Genebra de outubro/90 a março/91. (Log N L₁ = logaritmo do número estimado de larvas de 1º estágio; Log N_{ad} = logaritmo do número de adultos).

5. DISCUSSÃO

Neste estudo foram observadas relações diretas entre períodos de excedente hídrico e a formação de criadouros que permitiram o desenvolvimento completo das larvas de Aedes scapularis até a fase adulta, e também entre períodos de déficit hídrico e a ausência de criadouros ou criadouros que não permaneceram com água por tempo suficiente para o desenvolvimento completo da fase imatura de Aedes scapularis.

A importância do conhecimento da influência de algumas condições meteorológicas na dinâmica de formação e manutenção de criadouros também pode ser ressaltada, como observado neste estudo, pela presença de larvas de 1º estágio de Aedes scapularis apenas em criadouros recém formados ou que tiveram suas superfícies líquidas aumentadas. O aparecimento destas larvas poucas horas após a formação dos criadouros é uma evidência de que os ovos já se encontravam nos locais de criação antes da formação dos mesmos. Desta forma, a análise do balanço hídrico pode colaborar para o entendimento da abundância das populações de mosquitos adultos que na fase imatura exploram criadouros temporários, e sua relação com as chuvas. Por exemplo, observou-se neste estudo que ao final do período prolongado de excedente hídrico (a partir do final do mês de março até maio/1991) os criadouros permaneceram completamente cheios de água. Nesta condição, os criadouros ficam mais sujeitos a transbordamentos e, também, podem não propiciar sítios de oviposição adequados para as fêmeas, ou impedir a eclosão das larvas que em aedíneos, de

maneira geral, necessitam ficar em condições secas por um determinado período de tempo. Este quadro já foi sugerido para outros aedíneos por diversos autores (Forattini, 1962; Horsfall, 1963; Kruijf, 1972; Kruijf et al., 1973; Becker, 1989). Assim, o declínio de formas adultas de Aedes scapularis observado ao longo da estação chuvosa por diversos pesquisadores (Kruijf, 1972; Forattini et al., 1981; Guimarães & Arlé, 1984; Oliveira et al., 1985; Forattini & Gomes, 1988) poderia ser explicado por estas condições desfavoráveis para o desenvolvimento de sua fase imatura impostas por um regime prolongado de chuvas durante períodos de excedente hídrico. Da mesma maneira, o balanço hídrico pode explicar como uma mesma quantidade de chuva produz efeitos diferentes na dinâmica de formação e manutenção de criadouros, quando ocorre em períodos de déficit ou de excedente hídrico do solo. Por exemplo, foi observado neste estudo que durante o período de déficit hídrico de outubro a dezembro/90, chuvas diárias de até 30mm ou mensais de até 100mm, não foram suficientes para formar ou manter criadouros por períodos de tempo suficientes para o desenvolvimento completo da fase imatura. Por outro lado, durante o período de excedente hídrico de março a maio/91, quantidades menores de chuvas diárias ou mensais, foram suficientes para formar ou manter os criadouros por períodos de tempo bem maiores. Portanto, através do cômputo da disponibilidade de água no solo fornecido pelo balanço hídrico decendial, evidenciam-se as vantagens em se utilizar dados meteorológicos contabilizados em períodos de tempo menores. Os resultados de excedente e déficit hídrico por períodos de 10

dias, refletem melhor o acúmulo e distribuição das chuvas, e consequentemente a distribuição das condições de umidade do solo mais propícias para a formação e manutenção dos criadouros de Aedes scapularis.

Por outro lado, os valores do balanço hídrico normalizado para uma determinada região, são bons indicadores dos períodos do ano que são mais favoráveis para a ocorrência de excedentes e déficit hídricos e, consequentemente, da formação de criadouros e de mudanças numéricas na população adulta de mosquitos. Estas informações podem servir de subsídio para a aplicação de medidas preventivas mais eficazes, voltadas para o controle de Aedes scapularis, ou de outros mosquitos que exploram criadouros temporários situados no solo e que dependem das chuvas para sua formação e manutenção.

De acordo com Southwood (1975) e Stubbs (1977), as condições impostas por ambientes imprevisíveis e efêmeros, como estes que se apresentam para Aedes scapularis, devem em grande parte determinar as características biológicas e populacionais de uma espécie. Neste sentido, o rápido tempo de desenvolvimento de toda fase aquática de Aedes scapularis, observado neste estudo em condições naturais, pode ser uma adaptação às pressões exercidas pelo tipo de criadouro explorado pela espécie. Outras espécies de mosquitos que se desenvolvem em criadouros temporários, também apresentam esta mesma característica (Forattini, 1962, 1965; Gunstream & Chew, 1967; Becker, 1972; Machado-Allison, 1980; Hawley, 1988).

O tempo médio de aproximadamente sete dias para o desenvolvimento da fase imatura de Aedes scapularis observado neste estudo, além de indicar um alto potencial de crescimento populacional ao longo de uma estação, também é menor do que aquele encontrado por Kruijf (1970) (em Kruijf et al., 1973) de 11 dias, no Suriname. No entanto, como Kruijf et al. (1973) não apresentaram informações sobre a metodologia empregada e sobre as condições de temperaturas em que tal resultado foi obtido, é difícil fazer uma análise comparativa destes resultados. Diferenças no tempo de desenvolvimento de uma espécie de mosquito podem ser devido às diferentes condições de temperatura e de densidade a que estão sujeitas suas larvas (Lopes et al., 1976; Reisen & Siddiqui, 1979; Machado-Allison, 1980).

A influência da temperatura no tempo de desenvolvimento da fase imatura de mosquitos foi reconhecida por diversos pesquisadores (Bates, 1949; Gunstream & Chew, 1967; Nayar, 1967; Shelton, 1973; Rajagopalan et al., 1976; Mogi, 1978; Chubachi, 1979; Machado-Allison, 1980; Becker, 1989; Walton et al., 1990). Embora neste estudo somente duas coortes tenham sido acompanhadas durante a estação mais fria do ano, o aumento para até 11 dias necessário para que emergissem os primeiros adultos, mostra uma relação inversa da temperatura com o tempo de desenvolvimento da fase imatura de Aedes scapularis. A presença de larvas nos criadouros durante a época mais fria do ano indica que, pelo menos para os níveis de temperatura observados no período de estudo, temperaturas baixas não impedem a eclosão das larvas, nem parecem atuar diretamente na mortalidade delas. Desta maneira, a

formação e permanência dos criadouros constituir-se-iam nos principais fatores limitantes para o desenvolvimento da população nesta época do ano, embora o crescimento da população possa ficar prejudicado, pois o aumento no tempo de desenvolvimento da fase imatura pode tornar a população mais sujeita às mortalidades provocadas pelo secamento dos criadouros ou por inimigos naturais (Rajagopalan *et al.*, 1976; Mogi, 1978; Mogi *et al.*, 1980a; 1980b).

O comportamento de oviposição das fêmeas, o curto espaço de tempo necessário para o enchimento dos criadouros e a eclosão simultânea das larvas, além de determinarem somente o desenvolvimento de uma coorte a cada formação dos criadouros, são condições básicas para um desenvolvimento sincrônico da fase imatura de mosquitos aedíneos (Al-Azawi & Chew, 1959; Horsfall, 1963), que como observado neste estudo, se manteve por todo período de desenvolvimento da fase imatura de Aedes scapularis. Estas características, além de facilitarem as estimativas do número de indivíduos que passam por cada estágio de desenvolvimento, são importantes na construção e análise de tabelas de vida (Southwood, 1977; Manly, 1990).

A análise das tabelas de vida através do método de fator chave, mostrou que o secamento dos criadouros, além de causar a maior mortalidade média, também foi o principal fator de mortalidade responsável por flutuações na população de Aedes scapularis. Mortalidades catastróficas e independentes de densidade são características de espécies r-selecionadas que vivem em ambientes imprevisíveis e efêmeros (Pianka, 1970), como

estes explorados por Aedes scapularis. Service (1985a; 1985b) sugere, ainda, que as altas mortalidades provocadas pelo secamento dos criadouros podem acarretar extinções temporárias das populações de mosquitos que exploram criadouros temporários, atuando, quando responsáveis por mudanças na população, como fator chave no controle do tamanho da população.

Poucos estudos sobre fator chave de mortalidade foram realizados com mosquitos (Southwood *et al.*, 1972; Chubachi, 1979; Scorza *et al.*, 1981). No trabalho realizado por Chubachi (1979), o secamento dos campos de irrigação de arroz foi identificado como um fator chave de mortalidade secundário das fases imaturas de Culex tritaeniorrynchus summorosus. O fato desta mortalidade não ter se apresentado como o principal fator chave, portanto diferentemente do observado para Aedes scapularis no presente estudo, deve estar relacionado com as características semi-permanentes apresentadas por aqueles criadouros durante a maior parte do tempo. No entanto, as altas taxas de mortalidade larvária provocadas pelo secamento dos criadouros, em determinados períodos do processo de irrigação, tem levado diversos pesquisadores (em Lacey & Lacey, 1990) a considerarem o manejo de irrigação dos campos de arroz como estratégia de controle de diversas espécies de mosquitos vetores de doenças.

Uma questão importante e que tem sido amplamente aceita em estudos de dinâmica de populações, é que por causarem flutuações nas populações, fatores chave de mortalidade se apresentariam, geralmente, como independentes da densidade, e portanto, não atuariam na regulação das populações. Por outro

lado, fatores dependentes da densidade, exceto quando atuam de maneira sobrecompensada ou retardada, tenderiam a regular as populações (Varley *et al.*, 1973; Hassel, 1975; Southwood, 1975; Rabinovich, 1980; Putman & Wratten, 1984; Service, 1985a; 1985b; Begon *et al.*, 1990).

Assim, além do reconhecimento do principal fator responsável pelas maiores mortalidades e daquele responsável pelas flutuações da população de Aedes scapularis na área de estudo, faz-se necessário reconhecer quais seriam os fatores que, atuando de forma dependente da densidade, têm o potencial de regular esta população. Isto foi testado para as coortes completas, ou seja, para aquelas coortes em que não foram observadas mortalidades catastróficas provocadas pelo secamento ou inundação dos criadouros. No entanto, embora se tenha evidenciado um novo fator, ou estágio, de mortalidade chave (o 4º estágio larval), não foi detectada mortalidade dependente da densidade em nenhum dos estágios da fase imatura de Aedes scapularis. Diante deste resultado, poder-se-ia supor que a regulação da população estivesse ocorrendo na fase adulta, relacionada à sobrevivência, fecundidade e fertilidade das fêmeas, ou na fase de ovo, relacionada à sua mortalidade.

No entanto, para mosquitos assume-se frequentemente que regulação dependente da densidade esteja quase que inteiramente restrita aos estágios aquáticos (Service, 1985a), onde competição durante a fase larval tem sido comumente encontrada como principal fator dependente da densidade (Southwood *et al.*, 1972; Chubachi, 1979). Neste sentido, a ausência de fatores dependentes

da densidade atuando durante a fase imatura, indica que provavelmente a população de Aedes scapularis não esteve regulada durante o período de estudo. Em muitos estudos tem se evidenciado que populações podem ficar a maior parte do tempo flutuando entre limites máximos e mínimos de densidade sob a influência de processos estocásticos (Stiling, 1988). para populações de ambientes temporários, Southwood (1967) também considerou a possibilidade da ausência de atuação de algum processo significativo dependente da densidade. Possivelmente, a alta mortalidade independente da densidade, provocada pelo secamento ou inundação dos criadouros, observada neste estudo, não permitiu que a população de Aedes scapularis atingisse níveis de densidade suficientemente altos para que se manifestasse algum fator regulador de sua população, como por exemplo competição. No outro extremo, a resistência dos ovos à seca pode ter assegurado a permanência da população durante os períodos de condições climáticas desfavoráveis, ou de baixa densidade populacional.

As altas taxas de mortalidade da fase imatura, evidenciadas neste estudo pelos valores de K (mortalidade total), podem ser devidas à predação exercida pelos grupos de insetos frequentemente encontrados nos criadouros, e que em várias ocasiões foram observados predando larvas e pupas de Aedes scapularis. Esta situação se contrapõe àquelas geralmente relatadas na literatura onde, embora reconhecida como um importante processo para a redução de populações larvárias de mosquitos em criadouros permanentes ou semi-permanentes, a predação não seria importante na redução populacional de

espécies que se desenvolvem em criadouros temporários (Service, 1971; 1977; 1985a; Mogi 1978; Chubachi, 1979; Machado-Allison, 1980). Tem sido sugerido que o curto tempo de permanência dos criadouros temporários não permitiria o estabelecimento de populações de predadores ou, ainda, que devido ao rápido tempo de desenvolvimento das espécies de mosquitos que exploram tais criadouros, os mesmos poderiam completar seu ciclo antes que os predadores concluíssem seu desenvolvimento embrionário ou atingissem tamanhos adequados. No entanto, no presente estudo, foram encontrados grupos de insetos amplamente reconhecidos como importantes predadores de formas imaturas de mosquitos, como coleópteros das famílias Dytiscidae e Hydrophilidae nas fases larvária e adulta, e odonatas na fase ninfal (Hinman, 1934; Service, 1971; 1974; 1977; Bay, 1974; Mogi, 1978; Reisen & Siddiqui, 1979; Mogi *et al.*, 1980a; 1980b; 1984). Formas imaturas destes predadores foram encontradas em estágio avançado de desenvolvimento, indicando uma adaptação para permanecerem, pelo menos por poucos dias, em substrato úmido.

Com exceção de Psorophora ciliata, a maioria dos predadores coletados são polípagos e as larvas de Aedes scapularis podem representar parte de suas dietas. Isto estaria de acordo com o ponto de vista de Mogi (1978), Mogi *et al.* (1980a), Service (1985b) e Murdoch & Bence (1987) de que um complexo de predadores generalistas, embora responsáveis por altas taxas de mortalidade de mosquitos imaturos, não atuariam de forma dependente da densidade.

Larvas de Ps. ciliata foram observadas nos criadouros de estudo em associação com larvas e pupas de Aedes scapularis. Como estas, as larvas de Ps. ciliata eclodiram rapidamente após o enchimento dos criadouros, e se desenvolveram rapidamente e sincrônicamente, até a fase adulta. Estas características, somadas às suas preferências em predação de larvas e pupas de mosquitos, apontam para a possibilidade de utilização desta espécie no controle biológico de espécies de mosquitos que se desenvolvem neste tipo de criadouro. Oliveira et al., (1986) também encontraram esta espécie em associação com Aedes scapularis em criadouros temporários no Rio de Janeiro.

Provavelmente, as maiores taxas médias de mortalidade do 4º estágio e do estágio de pupa de Aedes scapularis, evidenciadas através dos valores de K (mortalidade total de cada coorte), podem estar relacionadas aos tempos de desenvolvimento pois, como sugerido por Mogi (1978), Mogi et al. (1980) e Service (1971), mesmo que seja assumida uma taxa de mortalidade diária constante para todos estágios, aqueles com maior tempo de desenvolvimento sofrerão uma mortalidade final maior.

A observação da importância do número de larvas de 1º estágio na previsão da população adulta das coortes acompanhadas neste estudo reveste-se de grande interesse epidemiológico. Primeiramente, porque o número de adultos geralmente está associado à ocorrência de surtos epidêmicos de várias doenças. Em segundo lugar, o método de determinação do papel da natalidade e mortalidade no número da população adulta, mostra-se importante na avaliação de medidas de controle integrado que utilizam

agentes biológicos, pois permite comparar o efeito destes agentes e da natalidade, nas flutuações da população alvo (Southwood, 1967; 1975; 1978).

6. CONCLUSÕES

1- O balanço hídrico decendial reflete com precisão a influência da distribuição e quantidade das chuvas na produção de criadouros efetivos de Aedes scapularis. Portanto, o balanço hídrico pode ser utilizado como mais uma ferramenta na interpretação e previsão da variação de abundância de mosquitos que como Aedes scapularis, desenvolvem-se em criadouros naturais situados no solo e que dependem das chuvas para a sua formação.

2- Em condições naturais, a identificação de um rápido tempo de desenvolvimento da fase imatura indica o alto potencial de crescimento populacional de Aedes scapularis.

3- O secamento dos criadouros é o principal fator de mortalidade responsável pelas variações na mortalidade da fase imatura de Aedes scapularis, constituindo-se, portanto, no seu fator chave.

4- Predação deve ser um importante fator de mortalidade da fase imatura de Aedes scapularis, embora atue de forma independente da densidade.

5- O padrão de flutuação populacional de Aedes scapularis, pelo menos para a amplitude de densidade observada neste estudo, parece estar sendo governado por processos estocásticos, não sofrendo, portanto, regulação dependente da densidade.

6. Excluindo-se as mortalidades provocadas pelo secamento e transbordamento dos criadouros, a natalidade, expressa como número de indivíduos de 1^o estágio, mostrou-se como um bom fator de previsão do futuro tamanho populacional de adultos de Aedes scapularis, indicando que as variações na mortalidade da fase imatura não são significantes na regulação da população.

7. Medidas de controle artificial, se aplicadas, deverão provocar mortalidade adicional às mortalidades naturais, uma vez que não foi observada qualquer evidência de atuação de mortalidade dependente da densidade que poderia sobrecompensar as mortalidades produzindo um aumento da população alvo.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- Aitken, T.H.G.; C.B. Worth & E.S. Tikasingh. 1968. Arbovirus studies in Bush Bush forest, Trinidad, W.I., September 1959 - December 1964. III - Entomologic studies. Am. J. Trop. Med. Hyg., 17: 253-268.
- Al-Azawi, A. & R.M. Chew. 1959. Notes on the ecology of the dark rice field mosquito, Psorophora confinnis, in the Coachella Valley, California (Diptera: Culicidae). Ann. Entomol. Soc. Am., 52: 345-351.
- Arnell, J.H. 1976. Mosquito studies (Diptera, Culicidae). XXXIII - A revision of the Scapularis group of Aedes (Ochlerotatus). Contr. Amer. Ent. Inst., 13: 1-144.
- Bay, E.C. 1974. Predator-prey relationships among aquatic insects. Annu. Rev. Entomol., 19: 441-453.
- Bates, M. 1949. The Natural History of Mosquitoes. New York. MacMillan Co. 379 p.
- Becker, N. 1989. Life strategies of mosquitoes as an adaptation to their habitats. Bull. Soc. Vector Ecol., 14: 6-25.
- Begon, M. & M. Mortimer. 1986. Population Ecology: A unified study of animals and plants. 2nd. ed. Oxford. Blackwell Scientific Publications. 200 p.
- Begon, M.; J.L. Harper & C.R. Townsend. 1990. Ecology. Individuals, populations and communities. 2nd. ed. Cambridge. Blackwell Scientific Publications. 945 p.
- Birley, M. 1977. The estimation of insect density and instar survivorship functions from census data. J. Anim. Ecol., 46: 497-510.
- Camargo, A.P. de. 1971. Balanco hidrico no Estado de São Paulo. 3^a ed. Campinas, Instituto Agrônômico (Boletim 116). 24 p.
- Camargo, A.P. de.; H.S. Pinto; O. Brunini; M.J. Pedro Jr.; A.A. Ortolani & R.R. Alfonsi. 1974. Clima do Estado de São Paulo. Em: Zoneamento Agrícola do Estado de São Paulo. Vol. 1. São Paulo. Secretaria da Agricultura do Estado de São Paulo.
- Causey, O.R. & G.V. dos Santos. 1949. Diurnal mosquitoes in an area of small residual forests in Brazil. Ann. Entomol. Soc. Am., 42: 471-482.
- Christie, M. 1959. A critical review of the role of immature stages of anopheline mosquitos in the regulation of adult numbers, with particular reference to Anopheles gambiae. Trop. Dis. Bull., 56: 385-399.

- Chubachi, R. 1979. An analysis of the generation-mean life table of the mosquito, Culex tritaeniorhynchus summorosus, with particular reference to population regulation. J. Anim. Ecol., 48: 681-702.
- Clark, L.R.; P.W. Geier; R.D. Hughes & R.F. Morrris. 1967. The ecology of insect populations in theory and practice. London. Methuen & Co Ltd. 232 p.
- Clements, A.N. 1963. The Physiology of Mosquitoes. New York. Pergamon Press. 393 p.
- Forattini, O.P. 1961. Some data on the domesticity of Aedes scapularis (Rondani) in São Paulo, Brazil. Mosq. News, 21: 295-296.
- Forattini, O.P. 1962. Entomologia médica. 1º vol. São Paulo. Ed. USP. 662 p.
- Forattini, O.P. 1965. Entomologia médica. 2º vol. São Paulo. Ed. USP. 506 p.
- Forattini, O.P.; O.S. Lopes & E.X. Rabello. 1968. Investigações sobre o comportamento de formas adultas de mosquitos silvestres no Estado de São Paulo, Brasil. Rev. Saúde Pública, S. Paulo, 2: 111-173.
- Forattini, O.P.; A. de C. Gomes; E.A.B. Galati; E.X. Rabello & L. Iversson. 1978a. Estudos ecológicos sobre mosquitos Culicidae no sistema da Serra do Mar, Brasil. 1 - Observações no ambiente extradomiciliar. Rev. Saúde Pública, S. Paulo, 12: 297-325.
- Forattini, O.P.; A. de C. Gomes; E.A.B. Galati; E.X. Rabello & L. Iversson. 1978b. Estudos ecológicos sobre mosquitos Culicidae no sistema da Serra do Mar, Brasil. 2 - Observações no ambiente domiciliar. Rev. Saúde Pública, S. Paulo, 12: 476-496.
- Forattini, O.P.; A. de C. Gomes; J.L.F. Santos; E.A.B. Galati; E.X. Rabello & D. Natal. 1981. Observações sobre atividade de mosquitos Culicidae, em mata residual no Vale do Ribeira, São Paulo, Brasil. Rev. Saúde Pública, S. Paulo, 15: 557-586.
- Forattini, O.P.; A. de C. Gomes; D. Natal & J.L.F. Santos. 1986. Observações sobre atividade de mosquitos Culicidae, em matas primitivas da planície e perfis epidemiológicos de vários ambientes no Vale do Ribeira, São Paulo, Brasil. Rev. Saúde Pública, S. Paulo, 20: 178-203.
- Forattini, O.P.; A. de C. Gomes; D. Natal; I. Kakitani & D. Marucci. 1987. Frequência domiciliar e endofilia de mosquitos Culicidae no Vale do Ribeira, São Paulo, Brasil. Rev. Saúde Pública, S. Paulo, 21: 188-192.

- Forattini, O.P. & A. de C. Gomes. 1988. Biting activity of Aedes scapularis (Rondani) and Haemagogus mosquitoes in southern Brazil (Diptera: Culicidae). Rev. Saúde Pública., S. Paulo, 22: 84-93.
- Forattini, O.P.; A. de C. Gomes; D. Natal; I. Kakitani & D. Marucci. 1989. Preferências alimentares e domiciliação de mosquitos Culicidae no Vale do Ribeira, São Paulo, Brasil, com especial referência a Aedes scapularis e a Culex (Melanoconion). Rev. Saúde Pública., S. Paulo, 23: 9-19.
- Forattini, O.P.; A. de C. Gomes; J.L.F. Santos; I. Kakitani & D. Marucci. 1990. Frequência ao ambiente humano e dispersão de mosquitos Culicidae em área adjacente à Mata Atlântica primitiva da planície. Rev. Saúde Pública., S. Paulo, 24: 101-107.
- Guimarães, A.E. & M. Arlé. 1984. Mosquitos no Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Estado do Rio de Janeiro, Brasil. I - Distribuição estacional. Mem. Inst. Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro, 79: 309-323.
- Gunstream, S.E. & R.M. Chew. 1967. The ecology of Psorophora confinnis (Diptera: Culicidae) in Southern California. II. Temperature and development. Ann. Entomol. Soc. Am., 60: 434-439.
- Harcourt, D.G. 1969. The development and use of life tables in the study of natural insect populations. Annu. Rev. Entomol., 14: 175-196.
- Harcourt, D.G. 1971. Population dynamics of Leptinotarsa decemlineata (SAY) in eastern Ontario. Can. Ent., 103: 1049-1061.
- Hassell, M.P. 1975. Density-dependence in single-species populations. J. Anim. Ecol., 44: 283-296.
- Hassell, M.P.; T.R.E. Southwood & P.M. Reader. 1987. The dynamics of the Viburnum Whitefly (Aleurotrachelus jelinekii): a case study of population regulation. J. Anim. Ecol., 56: 283-300.
- Hawley, W.A. 1988. The biology of Aedes albopictus. J. Am. Mosq. Control Assoc., (Supplement 1): 1-40
- Hinman, E.H. 1934. Predators of the Culicidae (mosquitoes). I. The predators of larvae and pupae exclusive of fish. J. Trop. Med. Hyg., 37: 129-134.
- Horsfall, W.R. 1963. Eggs and floodwater mosquitoes (Diptera: Culicidae) IX. Local distribution. Ann. Entomol. Soc. Am., 56: 426-441.

- Huffaker, C.B.; A.A. Berryman & J.B. Laing. 1984. Natural control of insect populations. In: Huffaker, C.B. & R.L. Rabb (eds.), Ecol. Entomol., New York. Wiley. 359-398 pp.
- Iverson, L.B. 1989. Rocio encephalitis. In: The arboviruses: Epidemiology and ecology. (Thomas P. Monath ed.) 77-92 pp.
- Knutson, A.E. & F.E. Gilstrap. 1990. Life tables and population dynamics of the Southwestern Corn Borer (Lepidoptera: Pyralidae) in Texas corn. Environ. Entomol., 19: 684-696.
- Kruijf, H.A.M. de. 1972. Aspects of the ecology of mosquitoes in Surinam. Stud. Fauna Suriname other Guyanas, 13: 3-56.
- Kruijf, H.A.M. de. 1975. The relation between rainfall and mosquito populations. In: Tropical ecological systems. Trends in terrestrial and aquatic research. cap. 6.
- Kruijf, H.A.M. de; J.P. Woodall & A.T. Tang. 1973. The influence of accumulated rainfall and its pattern on mosquito (Diptera) populations in Brazil. Bull. ent. Res., 63: 327-333.
- Lacey, L.A. & C.M. Lacey. 1990. The medical importance of riceland mosquitoes and their control using alternatives to chemical insecticides. J. Am. Mosq. Control Assoc. (supplement 2): 1-93.
- Lakani, K.H. & M.W. Service. 1974. Estimating mortalities of the immature stages of Aedes cantans (Mg.) (Diptera, Culicidae) in a natural habitat. Bull. ent. Res., 64: 265-276.
- Logan, T.M.; K.J. Linthicum; P.C. Thande; J.N. Wagateh; G.O. Nelson & C.R. Roberts. 1991. Egg hatching of Aedes mosquitoes during successive floodings in a rift valley fever endemic area in Kenya. J. Am. Mosq. Control Assoc., 7: 109-112.
- López, C.; M.M. de Ibáñez & C.E. Machado-Allison. 1976. Densidad larval y dinámica poblacional de Aedes aegypti (L.) en condiciones de laboratorio. Acta Cient. Venez., 27: 317- 320.
- Machado-Allison, C.E. 1981. Ecología de los mosquitos (Culicidae) II. Larvas y pupas. Acta Biol. Venez., 11: 51-129.
- Manly, B.F.J. 1990. Stage-structured Populations. Sampling, analysis and simulation. London. Chapman and Hall Ltd. 187 p.
- Mattingly, P.F. 1969. The biology of mosquito-borne disease. London. Allen & Unwin. 184 p.
- May, R.M. 1974. Biological populations with non-overlapping generations: stable points, stable cycles and chaos. Science, 186: 645-647.

- Mitchell, C.J. & O.P. Forattini. 1984. Experimental transmission of Rocio encephalitis virus by Aedes scapularis (Diptera: Culicidae) from the epidemic zone in Brazil. J. Med. Entomol., 21: 34-37.
- Mitchell, C.J.; O.P. Forattini; B.R. Miller. 1986. Vector competence experiments with Rocio virus and three mosquito species from the epidemic zone in Brazil. Rev. Saúde Pública., S. Paulo, 20: 171-177.
- Mogi, M. 1978. Population studies on mosquitoes in the rice field area of Nagasaki, Japan, especially on Culex tritaeniorhynchus. Trop. Med., 20: 173-263.
- Mogi, M.; A. Mori & Y. Wada. 1980a. Survival rates of Culex tritaeniorhynchus (Diptera, Culicidae) larvae in fallow rice fields before summer cultivation. Tropical Medicine, 22: 47-59.
- Mogi, M.; A. Mori & Y. Wada. 1980b. Survival rates of immature stages of Culex tritaeniorhynchus (Diptera, Culicidae) in rice fields under summer cultivation. Tropical Medicine, 22: 111-126.
- Mogi, M.; T. Okazawa; I. Miyagi; S. Sucharit; W. Tumrasvin; T. Deesin & C. Khamboonruang. 1984. Development and survival of anopheline immatures (Diptera, Culicidae) in rice fields in northern Thailand. J. Med. Entomol., 23: 244-250.
- Mogi, M. & T. Okazawa. 1990. Factors influencing development and survival of Culex pipiens pallens (Diptera: Culicidae) in polluted urban creeks. Res. Popul. Ecol., 32: 135-149.
- Murdoch, W.W. & J. Bence. 1987. General predators and unstable prey populations. Em: Predation. Direct and indirect impacts on aquatic communities. W.C. Kerfoot and A. Sih eds. Hanover. University Press of New England. 17-30 pp.
- Nayar, J.K. 1967. The pupation rhythm in Aedes taeniorhynchus (Diptera: Culicidae). II. Ontogenetic timing, rate of development and endogenous diurnal rhythm of pupation. Ann Entomol. Soc. Am., 60: 946-971.
- Neves, D.P. & J.E. da Silva. 1973. Aspectos da biologia dos culicinae do Parque das Mangabeiras, Belo Horizonte. I - espécies locais e variação estacional. Arq. Esc. Vet., 25: 287-298.
- Oliveira, R. de. 1984. Alguns aspectos da ecologia de mosquitos (Diptera: Culicidae) em uma área de planície (Granjas Calábria), em Jacarepaguá, Rio de Janeiro. I - Frequência comparativa das espécies em diferentes ambientes e métodos de coleta. Mem. Inst. Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro, 79: 479-490.

- Oliveira, R.L. de; T.F. da Silva & R. Heyden. 1985. Alguns aspectos da ecologia de mosquitos (Diptera: Culicidae) em uma área de planície (Granjas Calábria), em Jacarepaguá, Rio de Janeiro. II - Frequência mensal e no ciclo lunar. Mem. Inst. Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro, 80: 123-133.
- Oliveira, R.L. de; R. Heyden & T.F. da Silva. 1986. Alguns aspectos da ecologia de mosquitos (Diptera: Culicidae) de uma área de planície (Granjas Calábria), em Jacarepaguá, Rio de Janeiro. V - Criadouros. Mem. Inst. Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro, 81: 265-271.
- Ometo, J.C. 1981. Bioclimatologia Vegetal. São Paulo. Editora Agronômica Ceres. 425 p.
- Pessoa, N. da S. 1985. Balanco Hídrico. Campinas. Coordenadoria de Assistência Técnica Integral, Boletim técnico 190. 32 p.
- Pianka, E.R. 1970. On r and k selection. Am. Nat., 104: 592-597.
- Podoler, H. & D. Rogers. 1975. A new method for the identification of key factors from life-table data. J. Anim. Ecol., 44: 85-115.
- Putman, R.J. & S.D. Wratten. 1984. Principles of Ecology. London. Chapman and Hall. 388 p.
- Rabinovich, J.E. 1980. Introducción a la ecología de poblaciones animales. México, DF. Compañía Editorial Continental, S.A. 313 p.
- Rajagopalan, P.K.; M. Yasuno & S. Russel. 1975. Studies on the development and survival of immature stages of Culex fatigans in nature. J. Com. Dis., 7: 10-14.
- Rajagopalan, P.K.; G.D. Brooks & P.K.B. Menon. 1976. Estimation of natural survival rates of immatures of Culex pipiens fatigans in open effluent drains in Faridabad, Northern India. J. Com. Dis., 8: 11-17.
- Reisen, W.K. & T.F. Siddiqui. 1979. Horizontal and vertical estimates of immature survivorship for Culex tritaeniorhynchus (Diptera: Culicidae) in Pakistan. J. Med. Entomol., 16: 207-218.
- Scorza, J.V.; E. Rodriguez & G. Moreno. 1981. Ecología poblacional de Anopheles nuñeztovari Gabaldon, 1940 en el occidente de Venezuela. Bol. Dir. Malariol. y San. Amb., 21: 1-27.
- Service, M.W. 1968. The ecology of the immature stages of Aedes detritus (Diptera: Culicidae). J. Appl. Ecol., 5: 613-630.

- Service, M.W. 1971. Studies on sampling larval populations of the Anopheles gambiae complex. Bull. Wld. Hlth Org., 45: 169-180.
- Service, M.W. 1973. Mortalities of the larvae of the Anopheles gambiae Giles complex and detection of predators by the precipitin test. Bull. ent. Res., 62: 359-369.
- Service, M.W. 1976. Mosquito ecology. Field sampling methods. Applied Science Publishers Ltd., London, 583 p.
- Service, M.W. 1977. Mortalities of the immature stages of species B of the Anopheles gambiae complex in Kenya: comparison between rice fields and temporary pools, identification of predators, and effects of insecticidal spraying. J. Med. Ent., 13: 535-545.
- Service, M.W. 1983. Biological control of mosquitoes - has it a future?. Mosq. News, 43: 113-120.
- Service, M.W. 1985a. Population dynamics and mortalities of mosquito pre-adults. In: Ecology of mosquitoes. L.P. Lounibos, J.R. Rey & J.H. Frank (eds). pp 185-201.
- Service, M.W. 1985b. Some ecological considerations basic to the biocontrol of Culicidae and other medically important arthropods. In: Integrated mosquito control methodologies, vol. 2. London. Academic Press. pp 9-30.
- Shelton, R.M. 1973. The effect of temperatures on development of eight mosquito species. Mosq. News, 33: 1-12.
- Solomon, M.E. 1964. Analysis of processes involved in the natural control of insects. Adv. ecol. res., 2: 1-58.
- Solomon, M.E. 1980. Dinâmica de populações. Temas em Biologia vol. 3. São Paulo. E.P.U. Ltda. 78p.
- Southwood, T.R.E. 1967. The interpretation of population change. J. Anim. Ecol., 36: 519-529.
- Southwood, T.R.E. 1975. The dynamics of insect populations. Em: Insects, Science and Society. (D. Pimentel ed.). New York. Academic Press. 151-199 pp.
- Southwood, T.R.E. 1977. Habitat, the templet for ecological strategies? J. Anim. Ecol., 46: 337-365.
- Southwood, T.R.E. 1978. Ecological methods. With particular reference to the study of insect populations. 2nd ed. London. Chapman and Hall. 524 p.

- Southwood, T.R.E.; G. Murdie; M. Yasuno; R.J. Tonn & P.M. Reader. 1972. Studies on the life budget of Aedes aegypti in Wat Samphaya, Bangkok, Thailand. Bull. Wld. Hlth Org., 46: 211-226.
- Southwood, T.R.E.; M.P. Hassell; P.M. Reader & D.J. Rogers. 1989. Population dynamics of the Viburnum Whitefly (Aleurotrachelus jelinekii). J. Anim. Ecol., 58: 921-942.
- Stiling, P. 1988. Density-dependent processes and key factors in insect populations. J. Anim. Ecol., 57: 581-593.
- Stubbs, M. 1977. Density dependence in the life-cycles of animals and its importance in K - and r -strategies. J. Anim. Ecol., 46: 677-688.
- Varley, G.C. & G.R. Gradwell. 1960. Key factors in population studies. J. Anim. Ecol., 29: 399-401.
- Varley, G.C. & G.R. Gradwell. 1970. Recent advances in insect population dynamics. Ann. Rev. of Entomol., 15: 1-24.
- Varley, G.C.; G.R. Gradwell & M.P. Hassell. 1973. Insect population ecology. An analytical approach. Oxford. Blackwell Scientific Publications. 212 p.
- Walton, W.E.; N.S. Tietze & M.S. Mulla. 1990. Ecology of Culex tarsalis (Diptera: Culicidae): factors influencing larval abundance in Mesocosms in Southern California. J. Med. Entomol., 27: 57-67.