

## **PADRÕES ECOLÓGICOS E TAMANHOS POPULACIONAIS CRÍTICOS: SENSORES IMPORTANTES EM MODELAGEM E CONTROLE**

*Wesley Augusto Conde Godoy*<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Universidade de São Paulo, Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Departamento de Entomologia e Acarologia, Av. Pádua Dias, 11. Caixa Postal: 09 - Piracicaba, SP, Brasil. CEP: 13418-900.  
E-mail: [wacgodoy@esalq.usp.br](mailto:wacgodoy@esalq.usp.br)

### **RESUMO**

Populações biológicas são caracterizadas por séries temporais governadas por parâmetros demográficos que recebem influências do ambiente. Assim, as trajetórias exibem particularidades que resultam muitas vezes em padrões ecológicos expressos por oscilações dependentes dos valores dos parâmetros envolvidos no crescimento populacional. Usualmente, mais atenção é dada somente aos padrões de oscilação observados nas populações, pois podem refletir instabilidades capazes de colocar em risco de extinção local as espécies. Apesar da atenção que padrões ecológicos têm recebido no tocante à estabilidade populacional, há também outros aspectos que merecem destaque. Particularmente, trajetórias e tamanhos populacionais críticos que precedem surtos ou vales populacionais são referências importantes para a análise de tendências no tempo. Neste estudo saliento a importância destes fatores como sensores populacionais em programas controle de pragas e também em conservação. Simulações e intervenções temporais são analisadas com ênfase no monitoramento populacional de pragas ou de espécies importantes sob a ótica conservacionista.

**Palavras-chave:** Monitoramento populacional; pontos críticos; dinâmica populacional.

### **ABSTRACT**

**ECOLOGICAL PATTERNS AND CRITICAL POPULATION SIZES: IMPORTANT SENSORS IN MODELLING AND CONTROL.** Biological populations are characterized by time series, which receive influence from the environment. Thus, the time trajectories exhibit particularities that result many times in ecological patterns expressed by oscillations dependent on the parameter values involved in population growth. Usually more attention is given only to oscillation patterns observed in populations because they can reflect instabilities capable of driving species to local extinction. Despite the attention given to ecological patterns with respect to population stability, other aspects are also important. Particularly, trajectories and population sizes previous to outbreaks or crashes are important elements with respect to trend analysis in time. In this study I stress the importance of these factors as population probes for pest control and conservation programs. The simulations and time interventions are analyzed with emphasis in pest population monitoring or species important with respect to conservation.

**Keywords:** Population monitoring; critical points; population dynamics.

### **RESUMEN**

**PATRONES ECOLÓGICOS Y TAMAÑOS POBLACIONALES CRÍTICOS: SENSORES IMPORTANTES EN MODELAMIENTO Y CONTROL.** Las poblaciones biológicas están caracterizadas por series temporales gobernadas por parámetros demográficos influenciados por el ambiente. De esta manera, las trayectorias exhiben particularidades que causan muchas veces patrones ecológicos expresados por oscilaciones dependientes de los valores de los parámetros involucrados en el crecimiento poblacional. Usualmente se da más atención a los patrones de oscilación observados en las poblaciones, pues pueden

reflejar instabilidades capazes de colocar a las especies en riesgo de extinción local. A pesar de la atención que los patrones ecológicos han recibido en relación a la estabilidad poblacional, hay también otros aspectos que merecen ser resaltados. Particularmente, las trayectorias y tamaños poblacionales críticos que preceden picos o valles poblacionales son referencias importantes para el análisis de tendencias en el tiempo. En este estudio, destaco la importancia de estos factores como sensores poblacionales en programas de control de plagas y también en conservación. Simulaciones e intervenciones temporales son analizadas con énfasis en el monitoreo poblacional de plagas o de especies importantes bajo la óptica conservacionista.

**Palabras clave:** Monitoreo poblacional; puntos críticos; dinámica poblacional.

## INTRODUÇÃO

Séries temporais refletem influências ambientais às quais espécies estão geralmente sujeitas ao longo do tempo (Rasmussen *et al.* 2001). As influências advêm de forças endógenas, que agindo isolada ou sinergicamente sobre o sistema são capazes de alterar profundamente a demografia populacional, com substanciais implicações para a dinâmica das populações (Hastings 2010). Contudo, há frequentemente dificuldades para gerar séries longas, advindas de diversas causas. Alguns sistemas biológicos não oferecem condições propícias à fácil obtenção de séries temporais longas, dificultando assim análises populacionais, sobretudo as de caráter preditivo (Bonsall *et al.* 2008). Além disso, em casos específicos como, por exemplo, processos de invasão de pragas em sistemas agrícolas, ou mesmo no caso de vetores de patógenos presentes abundantemente, os extensos períodos de tempo necessários à aquisição de longas séries podem resultar em prejuízos para o sistema de produção agropecuária, além de aumentar o risco de epidemias em populações de animais e humanos (Massad *et al.* 2004, Hawkins & Cornell 2008). Modelos matemáticos podem gerar simulações de trajetórias populacionais, constituindo assim em métodos alternativos à análise de séries pequenas, dada a possibilidade de projeção de tendências populacionais, tanto no âmbito determinístico como no estocástico (Serra *et al.* 2007). Os modelos matemáticos constituem uma forma sintética para a descrição de sistemas biológicos, expressando na maioria das vezes, a essência do sistema, com vistas à demonstração de padrões outrora ocultados em sistemas complexos (Gillman & Hails 1997, Costa & Godoy 2010).

Modelos matemáticos são assim simplificações de sistemas (Godoy & Costa 2005), possibilitando

reduzir complexidades a priori, visando a produção de protótipos compatíveis com os níveis de interpretação adequados para o conhecimento do sistema, no momento em que é analisado (Kot 2001). A variedade de comportamentos dinâmicos encontrada em diversas espécies de animais, sobretudo em insetos (Nicholson 1957, Turchin 1991, Dennis *et al.* 1995, Godoy *et al.* 1997, 2001), tem aumentado o interesse de ecólogos, tanto pelo desenvolvimento de experimentos biológicos com delineamentos focados nestas questões, como de modelos matemáticos com maior grau de especialização e adequação (Kot 2001). Contudo, a abordagem adequada para analisar a complexidade inerente dos sistemas populacionais só foi possível após o acesso à tecnologia computacional direcionada para quantificar sistematicamente os efeitos gerados pelos multi fatores endógenos e exógenos (Gurney & Nisbet 1998, Krakauer *et al.* 2011).

A teoria ecológica aplicada à dinâmica de populações tem se tornado mais adequada para analisar a variabilidade populacional sob diferentes óticas, buscando dimensões alternativas para ampliar o conhecimento dos processos demográficos complexos (Ranta *et al.* 1997, Kendall *et al.* 1999). O real desafio ainda é o confronto com os dados, sobretudo por conta da variação intrínseca de populações naturais, que não é considerada em modelos determinísticos. Abordagens determinísticas prestam-se a analisar tamanhos populacionais em gerações subsequentes sem levar em conta incertezas advindas de causas endógenas ou exógenas (Gotelli 1995, Hastings 1997). As causas endógenas, substancialmente abordadas no presente estudo, não são as únicas a influenciarem as populações biológicas. Causas exógenas, advindas de fatores externos tais como, temperatura, umidade, precipitação, fotoperíodo, dentre muitos outros, influenciam sobremaneira os valores dos parâmetros

demográficos, com implicações significativas para a dinâmica populacional da espécie (Lande *et al.* 2003). A aleatoriedade é, portanto, importante para sistemas dinâmicos em ecologia por duas razões. A primeira é não há ambientes naturais absolutamente previsíveis no que diz respeito aos recursos disponíveis para seus habitantes; e a segunda, que os organismos provavelmente não respondem aos estímulos ambientais de forma homogênea (Gurney & Nisbet 1998).

Dessa forma, a introdução da dimensão probabilística em modelos determinísticos pode representar importante ferramenta para avaliar a probabilidade de extinção populacional em nível local e global, além de obter informações sobre o tamanho mínimo viável para a persistência de uma população sujeita à estocasticidade ambiental e/ou demográfica, ou mesmo estimar erros de predição para abordagens destinadas ao controle populacional (Renshaw 1991, Lande *et al.* 2003). Há parâmetros demográficos que podem exibir variações em seus valores, em função de influências ambientais ou de natureza intra e interespecífica (Gotelli 1995, Gurney & Nisbet 1998).

Dentre eles, destacam-se a taxa de sobrevivência e a fecundidade, parâmetros essenciais para análise do crescimento populacional (Prout & McChesney 1985, Hastings 1997). Entretanto, a taxa de migração pode também não ser constante e flutuar de acordo com a disponibilidade de recursos entre os habitats (Turchin 1998). Apesar da relevância dos modelos de natureza estocástica, os modelos determinísticos por sua vez são capazes de descrever padrões ecológicos muitas vezes ocultos em dados que refletem a abundância no tempo. Isto é particularmente importante em populações reguladas por parâmetros demográficos tais como taxa de crescimento e capacidade suporte (Hastings 1997).

A escolha do tipo de modelo a ser empregado como ferramenta analítica depende essencialmente das perguntas do modelador, principalmente se dizem respeito à análise de padrões ecológicos existentes ou à dinâmica de persistência populacional (Serra *et al.* 2007). Historicamente, os modelos lineares de série temporal (Royama 1992) têm sido usados para analisar tendências populacionais no tempo com ênfase para ciclos populacionais e possíveis retardamentos inerentes da regulação populacional

dependente da densidade. Já os modelos não-lineares têm sido mais recentemente empregados e as técnicas de superfície de resposta tem se tornado usuais em análises de processos biológicos temporais de maior complexidade (Turchin 1991).

A combinação de modelos bem estruturados e fundamentados em profundo conhecimento do sistema biológico alvo de estudo, com experimentos bem delineados e técnicas estatísticas sensíveis à natureza dos dados, geralmente contribui com o sucesso de programas de pesquisa aplicados à análise de processos demográficos relevantes para o controle populacional (Kareiva 1989). Parece não haver dúvidas sobre a necessidade de combinar modelos matemáticos com experimentos, sejam laboratoriais ou de campo (Desharnais 2005). Intenso debate tem sido mantido há mais de trinta anos, discutindo prós e contras da ênfase isolada a qualquer dos meios utilizados, sejam as ferramentas teóricas expressas por modelos matemáticos, ou ainda a experimentação em campo ou laboratório (Kareiva 1989, Daehler & Strong 1996).

Este estudo tem a finalidade de abordar importantes aspectos ecológicos que dizem respeito à análise populacional por meio de modelos que geram séries temporais, com vistas ao monitoramento e controle populacional. Inicialmente, são apresentados alguns dos principais padrões ecológicos encontrados em séries temporais investigadas com modelos ecológicos em populações de insetos. Em seguida, padrões ecológicos e tamanhos populacionais críticos são apresentados e discutidos como importantes sensores para o monitoramento populacional, à luz da modelagem ecológica. Tanto a apresentação como a discussão do tópico são feitas com base na teoria populacional, porém referendadas por exemplos em populações de insetos e com dados obtidos experimentalmente enfatizando interações intra e interespecíficas.

## INVESTIGANDO PADRÕES ECOLÓGICOS

Insetos são comumente utilizados como bons modelos de estudo para investigar padrões ecológicos. Dentre os principais grupos taxonômicos utilizados para esta finalidade destacam-se os besouros do gênero *Tribolium* (Cushing *et al.* 2003), as moscas do gênero *Drosophila* (Mueller *et al.* 2005), os

besouros do gênero *Callosobruchus*, os parasitóides (Tuda & Shimada 2005) e as moscas-varejeiras, que são consideradas de longa data bons modelos experimentais (Nicholson 1954, 1957, Godoy 2007). Em especial, a variedade de interações intra e interespecíficas que ocorrem em moscas-varejeiras, faz da família Calliphoridae um ótimo sistema para a investigação experimental e a aplicação de modelos matemáticos. Estas interações ocorrem em sistemas discretos tais como, carcaças de animais e substratos orgânicos em decomposição, os quais têm natureza efêmera impedindo a sobreposição de indivíduos de diferentes gerações.

Modelos ecológicos podem ajudar a identificar padrões de comportamento populacional, gerando projeções temporais importantes para a compreensão da dinâmica populacional do grupo taxonômico de interesse ou mesmo da dinâmica de interações tróficas (Faria *et al.* 1999, Reis *et al.* 1999, Godoy *et al.* 2001, Faria *et al.* 2004a, 2004b, 2004c, Serra *et al.* 2007). No presente estudo, tomam-se como base os exemplos com populações de moscas em razão do acúmulo consistente de dados ao longo dos últimos quinze anos, incluindo o uso de modelos matemáticos (Godoy 2007). O nível de complexidade da biologia de moscas-varejeiras requer investigações pormenorizadas durante dois períodos essenciais para o ciclo vital, a fase larval e a adulta (Smith 1986). A fase larval é um período fundamental para o desenvolvimento do organismo já que nela ocorrem os processos biológicos e as interações mais importantes para a dinâmica populacional das espécies. Na fase adulta as moscas refletem o que vivenciaram durante a fase larval (Ullyett 1950).

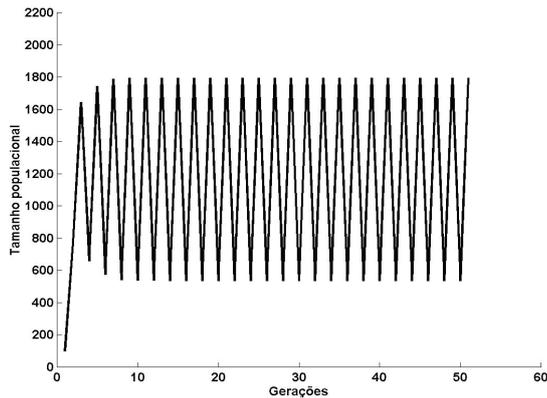
Essencialmente, sobrevivência, fecundidade e tamanho corpóreo, são características biológicas extremamente sensíveis aos processos e interações ocorridas na fase larval (Prout & McChesney 1985). Apesar da importância das duas fases mencionadas do ciclo biológico, é na fase larval que interações como as competitivas, predação, canibalismo e parasitismo ocorrem, podendo influenciar o desempenho do adulto, com reflexos sobre as características citadas (Faria *et al.* 1999, 2004, Rosa *et al.* 2004, Reigada, 2009). A dinâmica populacional de moscas com aplicações em modelagem ecológica é conhecida de longa data, motivada pelos estudos clássicos de Nicholson (1954, 1957), que realizou estudos com *Lucilia cuprina* (Diptera: Calliphoridae) em laboratório.

Em seus estudos, Nicholson (1957) enfatizou os efeitos da limitação de recursos em diferentes estágios de vida sobre a dinâmica da espécie. Os resultados encontrados indicam a presença de oscilações cíclicas nas populações, que foram também modeladas com o emprego de equações dinâmicas nos estudos realizados por Gurney *et al.* (1980). Valendo-se da motivação encontrada nestes resultados, a dinâmica populacional de moscas-varejeiras foi analisada no Brasil em cinco espécies, três exóticas e duas nativas. A análise foi feita com um modelo matemático de crescimento populacional desenvolvido em tempo discreto para modelar a dinâmica das espécies, tendo dois parâmetros demográficos, sobrevivência e fecundidade como funções recursivas da densidade (Prout & McChesney 1985). A recorrência típica do modelo considera os efeitos produzidos por densidades crescentes em gerações sucessivas,  $n_t$  e  $n_{t+1}$ , podendo ser escrita como:

$$n_{t+1} = \frac{1}{2} F^* S^* e^{-(f+s)} n_t \quad (1)$$

Onde  $F$  e  $S$  são os parâmetros fecundidade e sobrevivência, obtidos por experimentação em laboratório. Os experimentos consistiram em estimar o número de ovos de fêmeas de moscas, obtidas a partir de diferentes densidades crescentes de larva, ou seja, 100, 200, 400... 2000 larvas, em quantidade fixa de alimento. Por meio de experimentos, também foi estimada a sobrevivência dos insetos em cada densidade acima especificada. Aos resultados foram ajustadas funções exponenciais, gerando os interceptos da regressão  $F$  and  $S$ , bem como seus respectivos coeficientes de regressão  $f$  e  $s$ , presentes como componentes da Equação (1).

As simulações revelaram diferentes dinâmicas para espécies exóticas e nativas. As espécies exóticas *Chrysomya megacephala*, *C. putoria* e *C. albiceps*, exibiram oscilações cíclicas entre dois pontos fixos e as espécies nativas *Cochliomyia macellaria* e *Lucilia eximia* não exibiram oscilações cíclicas, mantendo suas populações em equilíbrio estável de um ponto, ou seja, com tamanhos populacionais sucessivos constantes (Godoy *et al.* 2001). A recorrência temporal típica encontrada para descrever flutuações populacionais em moscas varejeiras do gênero *Chrysomya* aparece na Figura 1.



**Figura 1.** Iterações sucessivas utilizando parâmetros demográficos estimados em laboratório para *Chrysomya putoria* (Godoy et al. 2001).  
**Figure 1.** Successive iterations using demographic parameters estimated in laboratory for *Chrysomya putoria* (Godoy et al. 2001).

## UTILIZANDO PADRÕES ECOLÓGICOS COMO SENSORES POPULACIONAIS

O controle de densidades em séries temporais visando o manejo de pragas é uma prática bastante difundida em programas de monitoramento de pragas, valendo-se de amostragem seqüencial, desenvolvimento de planos de decisão e estimativa do nível de dano econômico (Pedigo & Zeiss 1996). Para estes casos, é comum a observação apenas de um valor representativo do tamanho populacional, que funciona como um limiar para a tomada de decisão sobre aplicação de alguma medida de controle. Outra forma interessante para investigar a susceptibilidade da população para atingir níveis danosos aos produtores, ou mesmo para atingir níveis críticos que possam colocar a população em risco, é a avaliação de padrões ecológicos previamente ao surto ou decréscimo populacional.

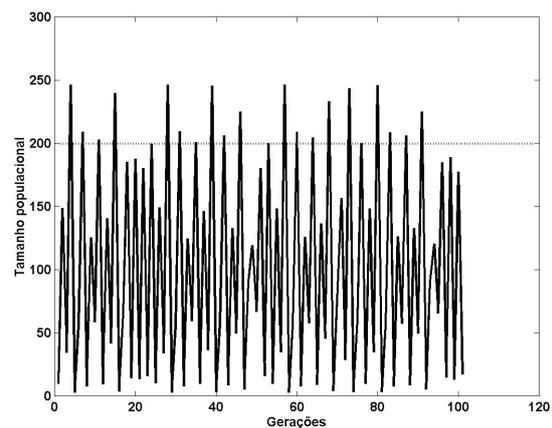
Este procedimento envolve a análise de passos de tempo que antecedem os surtos populacionais ou mesmo os súbitos decréscimos, à procura de padrões ecológicos de oscilação (Hilker & Westerhoff 2007). O objetivo é encontrar e testar a efetividade de um período de tempo denominado “zona de alerta” (Hilker & Westerhoff 2007), como período de diagnóstico para o evento. Uma vez analisada a “zona de alerta”, pode-se optar por intervenções específicas de controle populacional, tais como, liberação de parasitóides,

predadores, controle microbiano ou ainda o uso de produtos químicos.

Assim, foi proposto um modelo de intervenções por Hilker & Westerhoff (2007) com análises feitas em um sistema caracterizado por flutuações caóticas, simulado computacionalmente. Em sistemas caóticos, ou mesmo em sistemas caracterizados por flutuações quase periódicas, mas com picos e decréscimos abruptos, é comum a observação de padrões de flutuação que se repetem antecedendo picos e vales. Estes sistemas são geralmente semelhantes às séries temporais observadas em populações de pragas ou de espécies ameaçadas de extinção (Hilker & Westerhoff 2007). A Figura 2 mostra uma série temporal hipotética gerada pela equação de Ricker (1952), com flutuações irregulares simulando o regime caótico. A Equação (2) governa a dinâmica populacional observada na Figura 2, caracterizada por crescimento em tempo discreto e escrita como:

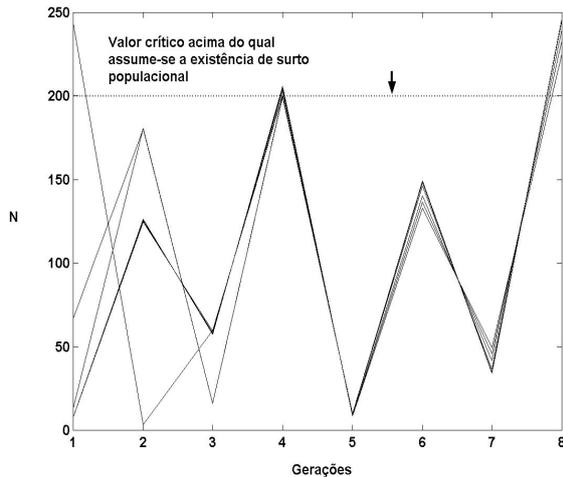
$$N_{t+1} = N_t \exp \left[ r \left( 1 - \frac{N(t)}{K} \right) \right] \quad (2)$$

onde  $n_{t+1}$  é o tamanho populacional no tempo seguinte ao tempo de  $n_t$ ,  $r$  expressa a taxa de crescimento populacional e  $K$  a capacidade suporte da população.



**Figura 2.** Dinâmica caótica gerada pela equação de Ricker, com  $r = 3$ ,  $N_0 = 10$  e  $K = 100$ . A linha pontilhada intercepta os valores considerados críticos para a definição da zona de alerta.

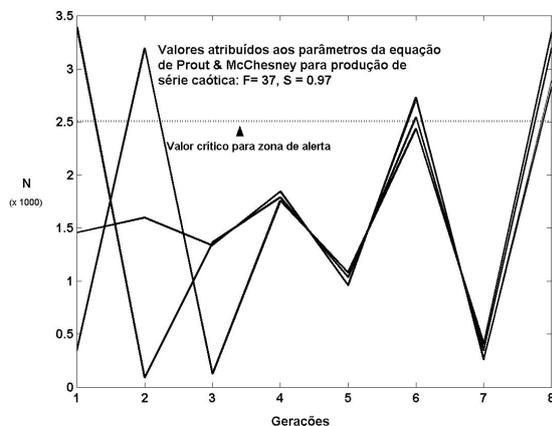
**Figure 2.** Chaotic dynamics generated by the Ricker equation, with  $r = 3$ ,  $N_0 = 10$  and  $K = 100$ . The dotted line intercepts the values considered critical to the definition of the alert zone.



**Figura 3.** Zona de alerta para a equação de Ricker ( $r = 3$ ,  $N_0 = 10$  e  $K = 100$ ) com passos de tempo antecedentes ao surto.

**Figure 3.** Alert zone for the Ricker equation ( $r = 3$ ,  $N_0 = 10$  and  $K = 100$ ) with time steps preceding the outbreak.

A zona de alerta (Figura 3) é obtida pelos passos antecedentes aos pontos indesejáveis ( $N = 200$  no presente exemplo), que podem ser interpretados como valores de alta magnitude que caracterizem um surto populacional. As simulações são produzidas por muitas iterações da equação de Ricker, apresentadas na Figura 3 como passos sincrônicos de tempo que comumente aparecem antes de uma explosão da população. As linhas que se sobrepõem na Figura 3 foram obtidas pelos valores que precederam  $N = 200$  na Figura 2. Na Figura 3 nota-se o aumento da sincronia à medida que o surto se aproxima (gerações 3 à 8).



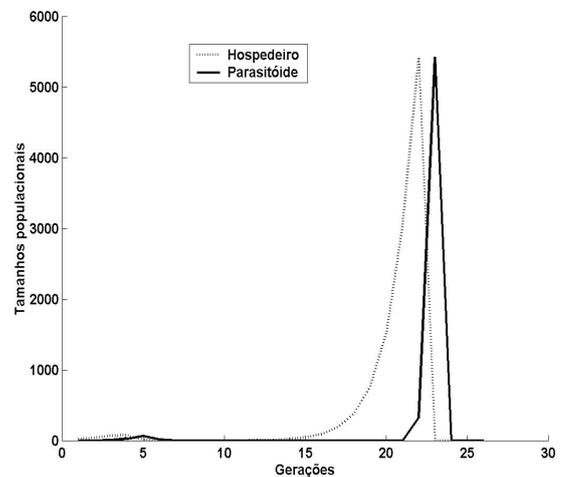
**Figura 4.** Zona de alerta aplicada ao modelo de Prout & McChesney (1985).

**Figure 4.** Alert zone applied to the model of Prout & McChesney (1985).

Este tipo de análise pode ser aplicado a outros sistemas mais específicos, como por exemplo, ao modelo de crescimento populacional proposto por Prout & McChesney (1985) descrito pela Equação 1, utilizada para descrever a dinâmica das moscas. O artifício aplicado à equação de Prout & McChesney (Figura 4) resulta também em zona de alerta similar à da Figura 3, porém agora considerando os valores dos parâmetros demográficos, atribuídos ao modelo de Prout & McChesney (1985), Equação 1.

### INVESTIGANDO TAMANHOS POPULACIONAIS CRÍTICOS EM SISTEMAS INTERATIVOS

O controle biológico tem, naturalmente, pontos de convergência com a teoria trófica, dada a ênfase no uso de inimigos naturais que são representados em grande parte por predadores e parasitóides. O embasamento para modelos hospedeiro-parasitóide, os quais são em essência derivados da teoria predador-presa inicialmente formulada por Lotka-Volterra, foi proposto por Nicholson & Bailey (1935).



**Figura 5.** Recorrência para a equação de Nicholson & Bailey.  
**Figure 5.** Recurrence equation of Nicholson & Bailey.

As equações de Nicholson & Bailey produzem oscilações instáveis, predizendo extinção tanto para o hospedeiro (ou presa) como para o parasitóide (ou predador) em poucas gerações (Figura 5). Porém, tem se mostrado úteis em estudos experimentais quando feitos alguns ajustes. Para tornar o modelo mais próximo da realidade e, portanto mais adequado ao

crescimento limitado como ocorre com a maioria das populações, introduz-se auto-limitação na equação do hospedeiro, o que reflete a dependência da densidade no modelo. Beddington *et al.* (1975) combinaram a teoria de Nicholson & Bailey com o modelo de Ricker (Equação 2), introduzindo o termo  $K$ , dando a capacidade suporte ao sistema, tendo  $r = \ln \psi$ . O resultado pode ser visto nas equações abaixo:

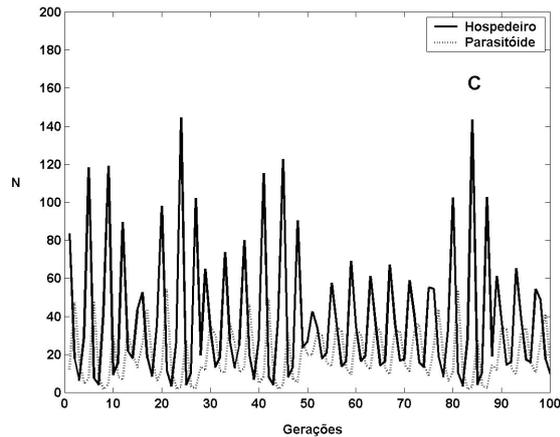
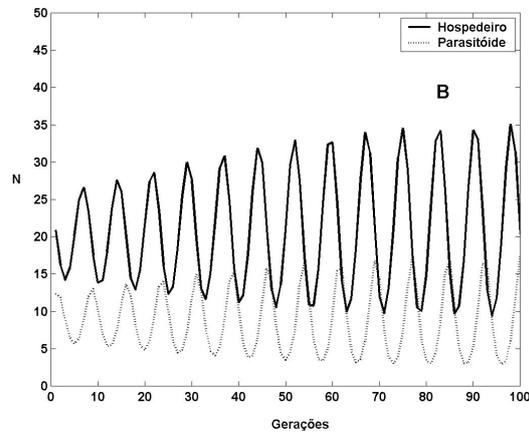
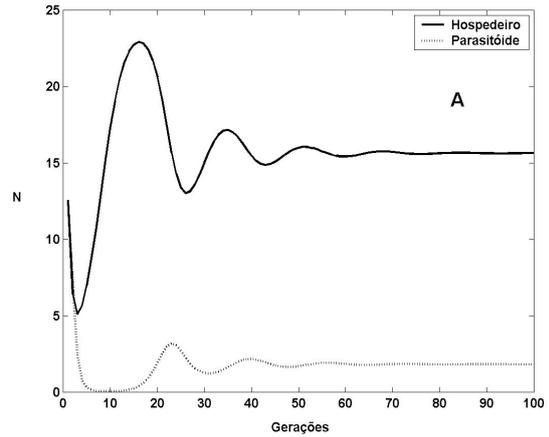
$$Ho_{t+1} = \psi Ho_t \exp \left[ r \left( 1 - \frac{Ho_t}{K} \right) - aPa_t \right] \quad (3a)$$

$$Pa_{t+1} = Ho_t [1 - \exp(-aPa_t)] \quad (3b)$$

O formato em tempo discreto, como apresentado nas equações 3a e 3b, permite obter distintos comportamentos dinâmicos (Figuras 6A, 6B e 6C), tais como, equilíbrio estável, ciclos e caos (Beddington *et al.* 1975), como também ocorre com os exemplos anteriores para as equações de Ricker (1952) e de Prout & McChesney (1985). A relação entre a densidade de hospedeiros e o número de ataques a eles pelo parasitóide é denominada resposta funcional, que basicamente é classificada por três padrões ecológicos: a do tipo I, descrita por uma trajetória linear, a do tipo II, representada por uma assíntota que sofre saturação a partir de determinada densidade de hospedeiros e a do tipo III, que tem resposta sigmoideal (Hassell 1978). Assumindo que a resposta do tipo II é a mais freqüente entre insetos, a função poderia ser escrita como:

$$f(Ho_t, Pa_t) = \exp \left( - \frac{aTPa_t}{1 + aTmHo_t} \right) \quad (4)$$

onde  $T$  é o tempo disponível para a procura da presa e  $Tm$  é o tempo de manuseio que o parasitóide necessita para ovipositar em seu hospedeiro. Com esta função acoplada ao sistema de equações hospedeiro-parasitóide a resposta funcional seria incorporada à dinâmica dos insetos, gerando o comportamento observado na Figura 7.



**Figura 6.** Recorrência com a equação de Nicholson & Bailey demonstrando equilíbrio estável (A), ciclo limite (B) e caos (C).

**Figure 6.** Recurrence equation of Nicholson & Bailey showing stable equilibrium (A), limit cycle (B) and chaos (C).

A teoria proposta para modelar hospedeiros e parasitóides simultaneamente, trouxe nova dimensão para a área de modelagem ecológica, criando uma conexão entre os fundamentos da ecologia teórica com a ecologia aplicada. A evidência vem do desenvolvimento de modelos hospedeiro-parasitóide, em que a essência da construção das equações descritoras do fenômeno é assegurar que a dinâmica do parasitóide naturalmente dependa do hospedeiro, sobretudo de sua densidade e distribuição espacial. A despeito de se ter evidenciado no modelo dinâmico hospedeiro-parasitóide a preocupação com a conexão entre ecologia teórica e aplicada, dos modelos propostos até hoje com ênfase em inimigos naturais, nenhum deles combinou ainda o formalismo matemático de Nicholson & Bailey com a teoria de estratégia de controle populacional.

Recentemente, Tang & Cheke (2008) combinaram a dinâmica clássica do modelo exibido pelas equações de Nicholson & Bailey (1935) com a estratégia de monitoramento populacional presente nos programas de manejo integrado de pragas. A estratégia é controlada por monitoramentos periódicos da população de praga, com o intuito de verificar se os tamanhos populacionais atingiram o nível de dano econômico. O nível de dano é na verdade um limiar populacional, acima do qual se recomenda o tratamento da população de praga com medidas de controle, tais como: aplicação de inseticidas e/ou liberação de inimigos naturais em escala compatível com os riscos de dano para a cultura (Pedigo 1996).

O modelo de Nicholson & Bailey (1935) com o incremento para a estratégia de manejo de pragas proposto por Tang & Cheke (2008), recebeu o formato:

$$H_{o,t+1} = f(H_{o,t})H_{o,t}, g(H_{o,t}, Pa_t) \quad (5a)$$

$$Pa_{t+1} = \gamma H_{o,t} [1 - g(H_{o,t}, Pa_t)] + \delta Pa_t \quad (5b)$$

onde  $f(H_{o,t}) = \exp[r(1 - \frac{H_{o,t}}{K})]$

e  $g(H_{o,t}, Pa_t) = \exp(-\frac{aTPa_t}{1 + aTmH_{o,t}})$  são,

respectivamente, a fração de hospedeiros que não são atingidos pelo parasitismo e  $\gamma$  o número médio de

fêmeas parasitóides que emergem de cada hospedeiro parasitado, denominado também de resposta numérica. O termo  $\delta$  define a sobrevivência do parasitóide independente da densidade.

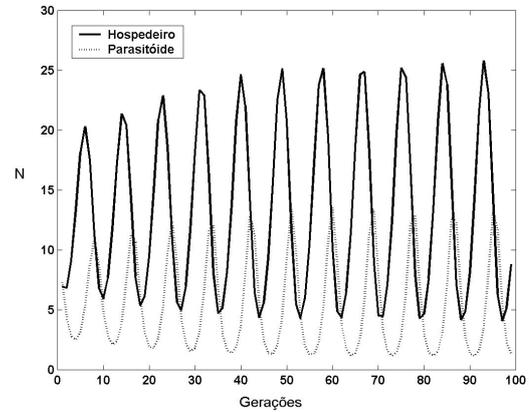


Figura 7. Iterações recorrentes com o modelo de Nicholson & Bailey sem estratégias de manejo de pragas.

Figure 7. Recurring iterations with the model of Nicholson & Bailey without pest management strategies.

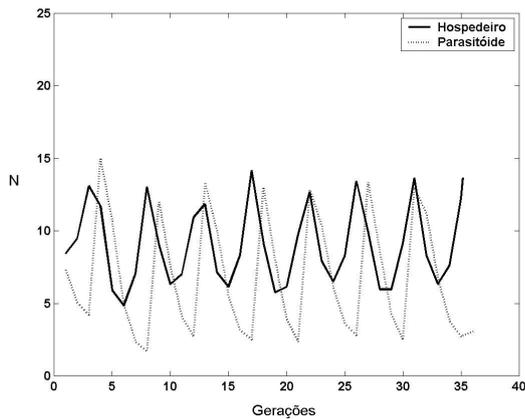
O modelo de Tang & Cheke (2008) considera que na ausência da estratégia de monitoramento populacional por nível de dano econômico (NDE) as Equações (5a) e (5b) permanecem no formato original, produzindo os ciclos com o espectro observado na Figura 7. As fórmulas são assim mantidas desde que  $f(H_{o,t})H_{o,t}, g(H_{o,t}, Pa_t)$  sejam menores ou iguais ao nível de dano econômico. Se  $f(H_{o,t})H_{o,t}, g(H_{o,t}, Pa_t)$  forem maiores que o nível de dano econômico, então a dinâmica hospedeiro-parasitóide será governada por:

$$H_{o,t+1} = NDE \quad (6a)$$

$$Pa_{t+1} = Pa_t + \tau \quad (6b)$$

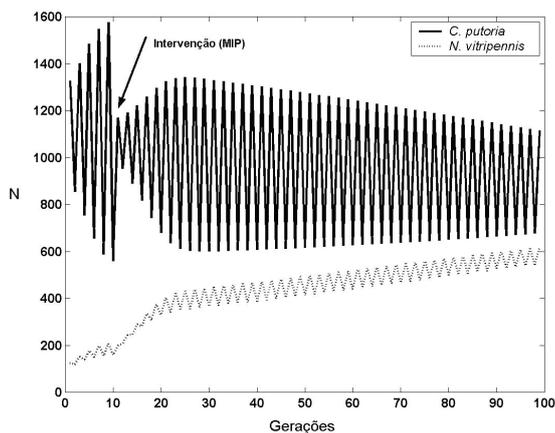
O termo  $\tau$  corresponde ao número de parasitoides liberados no tempo  $t$ , para o nível de dano igual a 15, como apresentado no exemplo da Figura 8. Para as condições acima especificadas entende-se que:

$$H_{o,0} = H_{o,0}NDE, \quad Pa_{0} = Pa_0 \quad (7)$$



**Figura 8.** Iterações recorrentes com o modelo de Nicholson & Bailey (1935) com estratégias de manejo de pragas.

**Figure 8.** Recurring iterations with the model of Nicholson & Bailey (1935) with pest management strategies.



**Figura 9.** Dinâmica populacional de *Chrysomya putoria* e *Nasonia vitripennis* simulada com o modelo de Prout & McChesney (1985) acoplado ao formalismo de Nicholson & Bailey (1935), sob intervenção pelo manejo integrado (Tang & Cheke 2008).

**Figure 9.** Population dynamics of *Chrysomya putoria* and *Nasonia vitripennis* simulated with the model of Prout & McChesney (1985) coupled to the formalism of Nicholson & Bailey (1935), under the integrated management intervention (Tang & Cheke 2008).

O acoplamento entre os três modelos, Prout & McChesney, Nicholson & Bailey e Tang & Cheke produz a simulação de um sistema dinâmico exibindo trajetórias temporais de hospedeiros e parasitóides, levando em conta as estratégias do manejo de pragas. No presente estudo, foram utilizados os resultados obtidos por Godoy *et al.* (2001) para a espécie hospedeira *C. putoria* e os dados encontrados na literatura para *N. vitripennis* (Hassell 1978). Os resultados da simulação mostram claramente a

influência da estratégia de manejo integrado sobre a população de *C. putoria*, alterando o comportamento cíclico da espécie para equilíbrio assintoticamente estável (Figura 9). A estabilidade adquirida com a intervenção seria o nível hipotético desejável para a população de hospedeiros, no caso, *C. putoria*.

O presente estudo apresentou diferentes modelos populacionais para demonstrar como estas ferramentas podem auxiliar na elucidação de padrões ecológicos, muitas vezes não claramente visíveis em sistemas dinâmicos, como os aqui citados. Além disso, o artigo também traz à tona formas alternativas para controlar tendências populacionais por antecipação. Isto pode ser feito pela análise de zonas de alerta em séries temporais ou ainda pela incorporação de estratégias de manejo de pragas em modelos que descrevem a dinâmica de pragas e inimigos naturais. Com as proposições transcritas neste texto espera-se ter criado cenários motivacionais para o aprofundamento do tema nas áreas aplicadas. Espera-se ainda incentivar a utilização de modelos matemáticos como analisadores de padrões ecológicos e ferramentas adequadas para a intervenção e controle de populações.

**AGRADECIMENTOS:** O autor agradece ao CNPq pela bolsa de produtividade em pesquisa, à FAPESP pelo suporte financeiro em diversos projetos de pesquisa e aos revisores anônimos deste artigo por suas sugestões.

## REFERÊNCIAS

- BEDDINGTON, J. R.; FREE, C.A. & LAWTON, J.H. 1975. Dynamic complexity in predator-prey models framed in difference equations. *Nature*, 225: 58-60, <http://dx.doi.org/10.1038/255058a0>
- BONSALL, M.B.; VAN DER MEIJDEN, E. & CRAWLEY, M.J. 2008. Contrasting dynamics in the same plant-herbivore interaction. *PNAS*, 100: 14932-14936, [doi/10.1073/pnas.2535677100](http://dx.doi.org/10.1073/pnas.2535677100).
- COSTA, M.I.S. & GODOY, W.A.C. 2010. *Fundamentos da ecologia teórica*. Manole, São Paulo, SP. 66p.
- DAEHLER, C.C. & STRONG, D.G. 1996. Can you bottle nature? The roles of microcosms in ecological research. *Ecology*, 77: 663-664, <http://dx.doi.org/10.2307/2265487>
- DENNIS, B.R.; DESHARNAIS, A.; CUSHING, J.M. & COSTANTINO, R.F. 1995. Nonlinear demographic dynamics:

- mathematical models, statistical methods and biological experiments. *Ecological Monographs*, 65: 261-281, <http://dx.doi.org/10.2307/2937060>
- DESHARNAIS, R.A. 2005. *Advances in ecological research. Population dynamics and laboratory ecology*. Elsevier, Amsterdam, NH. 374p.
- FARIA, L.D.B.; ORSI, L.; TRINCA, L.A. & GODOY, W.A.C., 1999. Larval predation by *Chrysomya albiceps* on *Cochliomyia macellaria*, *Chrysomya megacephala* and *Chrysomya putoria*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 90: 149-155, <http://dx.doi.org/10.1046/j.1570-7458.1999.00433.x>
- FARIA, L.D.B.; GODOY, W.A.C. & REIS, S.F. 2004a. Larval predation on different instars in blowfly populations. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 47: 887-894, <http://dx.doi.org/10.1590/S1516-89132004000600008>
- FARIA, L.D.B.; GODOY, W.A.C. & TRINCA, L.Z. 2004b. Dynamics of handling time and functional response by larvae of *Chrysomya albiceps* (Dipt., Calliphoridae) on different prey species. *Journal of Applied Entomology*, 128: 432-436, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1439-0418.2004.00868.x>
- FARIA, L.D.B.; TRINCA, L.Z. & GODOY, W.A.C. 2004c. Cannibalistic behavior and functional response in *Chrysomya albiceps* (Diptera: Calliphoridae). *Journal of Insect Behavior*, 17: 251-261, <http://dx.doi.org/10.1023/B:JOIR.0000028574.91062.18>
- GILLMAN, M. & HAILS, R. 1997. *An introduction to ecological modeling. Putting practice into theory*. Blackwell Science, Maiden, MA. 199p.
- GODOY, W.A.C. 2007. Dynamics of blowfly populations. *Functional Ecosystems and Communities*, 1: 129-139.
- GODOY, W.A.C.; VON ZUBEN, C.J.; REIS, S.F. & VON ZUBEN, F.J. 1997. The spatial dynamics of native and introduced blowflies (Dip., Calliphoridae). *Journal of Applied Entomology*, 121: 305-309, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1439-0418.1997.tb01410.x>
- GODOY, W.A.C.; VON ZUBEN, F.J.; VON ZUBEN, C.J. & REIS, S.F. 2001. Spatio-temporal dynamics and transition from asymptotic equilibrium to bounded oscillations in *Chrysomya albiceps* (Diptera, Calliphoridae). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 96: 627-634.
- GODOY, W.A.C. & COSTA, M.I.S. 2005. Dynamics of extinction in coupled populations of the flour beetle *Tribolium castaneum*. *Brazilian Journal of Biology*, 65: 271-280, <http://dx.doi.org/10.1590/S1519-69842005000200010>
- GOTELLI, N.J. 1995. *A primer of ecology*. Sinauer and Associates, Sunderland, MA. 206p.
- GURNEY, W.S.C.; BLYTHE, S.P. & NISBET, R.M. 1980. Nicholson's blowflies revisited. *Nature*, 287: 17-21, <http://dx.doi.org/10.1038/287017a0>
- GURNEY, W.S.C. & NISBET, R.M. 1998. *Ecological dynamics*. Oxford University Press, New York, NY. 335p.
- HASSELL, M.P. 1978. *The dynamics of arthropod predator-prey systems*. Princeton University Press, Princeton, NJ. 237p.
- HASTINGS, A. 1997. *Population biology, concepts and models*. Springer-Verlag, New York, NY. 220p.
- HASTINGS, A. 2010. Timescales, dynamics and ecological understanding. *Ecology*, 91: 3471-3480, <http://dx.doi.org/10.1890/10-0776.1>
- HAWKINS, B.A. & CORNELL, H.V. 2008. *Theoretical approaches to biological control*. Cambridge University Press, Cambridge, CAM. 412p.
- HILKER, F.M. & WESTERHOFF, F.H. 2007. Preventing Extinction and Outbreaks in Chaotic Populations. *The American Naturalist*, 170: 232-241, <http://dx.doi.org/10.1086/518949>
- KAREIVA, P. 1989. Renewing the dialogue between theory and experiments in population ecology. Pp. 68-88. *In*: J. Roughgarden, R.M. May & S.A. Levin (eds.). *Perspectives in ecological theory* Princeton University Press, Princeton, NJ. 223p.
- KENDALL, B.E.; BRIGGS, C.J.; MURDOCH, W.W.; TURCHIN, P.; ELLNER, S.P.; MCCAULEY, E.; NISBET, R.M. & WOOD, S.N. 1999. Why do populations cycle? A synthesis of statistical and mechanistic modeling approaches. *Ecology*, 80: 1789-1805, [http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[1789:WDPCAS\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[1789:WDPCAS]2.0.CO;2)
- KOT, M. 2001. *Elements of mathematical ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, CAM. 453p.
- KRAKAUER, D.C.; COLLINS, J.P.; ERWIN, D.; FLACK, J.C.; FONTANA, W.; LAUBICHLER, M.D.; PROHASKA, S.J.; WEST, G.B. & STADLER, P.F. 2011. The challenges and scope of theoretical biology. *Journal of Theoretical Biology*, 276: 269-276, <http://dx.doi.org/10.1016/j.jtbi.2011.01.051>
- LANDE, R.; ENGEN, S. & SAETHER, B.E. 2003. *Stochastic population dynamics in ecology and conservation*. Oxford Series

- in Ecology and Evolution. Oxford University Press, Oxford, OXF. 212p.
- MASSAD, E; MENEZES, R.X.; SILVEIRA, P.S.P. & ORTEGA, N.R.S. 2004. *Métodos quantitativos em medicina*. Manole, Barueri, SP. 562p.
- NICHOLSON, A.J. & BAILEY, V.A. 1935. The balance of animal populations. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1935: 551-598.
- NICHOLSON, A.J. 1954. An outline of the dynamics of animal populations. *Australian Journal of Zoology*, 2: 9-65, <http://dx.doi.org/10.1071/ZO9540009>
- NICHOLSON, A.J. 1957. The self adjustment of populations to change. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22: 153-173.
- PEDIGO, L.P. & ZEISS, M.R. 1996. *Analyses in insect ecology and management*. Iowa State University Press, Ames, IA. 168p.
- PROUT, T. & McCHESNEY, F. 1985. Competition among immatures affects their adult fertility: population dynamics. *American Naturalist*, 126: 521-558, <http://dx.doi.org/10.1086/284436>
- RANTA, E.; KAITALA, V.; LINDSTROM, J. & HELLE, E. 1997. The Moran effect and synchrony in population dynamics. *Oikos*, 78: 136-142, <http://dx.doi.org/10.2307/3545809>
- RASMUSSEN, P.W.; HEISEY, D.M.; NORDHEIM, E.V. & FROST, T.M. 2001. Time series intervention analysis: unreplicated large-scale experiments. Pp. 158-177. In: S.M. Scheiner & J. Gurevitch (eds.). *Design and analysis of ecological experiments*. Oxford University Press, New York, NY. 415p.
- REIGADA, C. 2009. Dinâmica tritrófica experimental em populações de moscas-varejeiras. *Tese de doutorado*. Universidade Estadual Paulista, Botucatu, SP, Brasil, 178p.
- REIS, S.F.; VON ZUBEN C.J. & GODOY, W.A.C. 1999. Larval aggregation for food in experimental population of *Chrysomya putoria* (Wied.) and *Cochliomyia macellaria* (F.) (Dipt. Calliphoridae). *Journal of Applied Entomology*, 123: 485-489, <http://dx.doi.org/10.1046/j.1439-0418.1999.00397.x>
- RICKER, E.L. 1952. Stock and recruitment. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 11: 559-623, <http://dx.doi.org/10.1139/f54-039>
- ROSA, G.S.; CARVALHO, L.R. & GODOY, W.A.C. 2004. Survival rate, body size and food abundance in pure and mixed blowfly densities. *African Entomology*, 12: 97-105.
- ROYAMA, T. 1992. *Analytical population dynamics*. Chapman & Hall, London, GL. 371p.
- SERRA, H.; SILVA, I.C.R.; MANCERA, P.F.A.; FARIA, L.D.B.; ZUBEN, C.J.V.; ZUBEN, F.J.V.; REIS, S.F. & GODOY, W.A.C. 2007. Stochastic dynamics in exotic and native blowflies: an analysis combining laboratory experiments and a 2-patch metapopulation model. *Ecological research*, 22: 686-695, <http://dx.doi.org/10.1007/s11284-006-0322-3>
- SMITH, K.G.V. 1986. *A manual of forensic entomology*. University Printing House, Oxford, OXF. 205p.
- TANG, S. & CHEKE, R.A. 2008. Models for integrated pest control and their biological implications. *Mathematical Bioscience*, 215: 115-125, <http://dx.doi.org/10.1016/j.mbs.2008.06.008>
- TURCHIN, P. 1991. Limit cycles and chaos in insect populations. In: 20<sup>th</sup> International Union of Forest Research Organizations. Montreal, QC, Canada. Symposium presentation.
- ULLYETT, G.C. 1950. Competition for food and allied phenomena in sheep-blowfly populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 234: 77-174, <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.1950.0001>

Submetido em 21/11/2010

Aceito em 05/05/2011