

1 **MODELOS MATEMÁTICOS PREDADOR-PRESA**  
2 **E APLICAÇÕES AO MANEJO INTEGRADO DE PRAGAS**

3  
4 *Ana Paula M. B. Battel<sup>1</sup>, Rafael A. Moral<sup>1,2</sup>, Wesley A. C. Godoy<sup>1</sup>*

5  
6 Universidade de São Paulo, Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz (ESALQ), <sup>1</sup>Departamento de Entomologia e  
7 Acarologia, <sup>2</sup>Departamento de Ciências Exatas, Av. Pádua Dias, 11, Piracicaba, São Paulo, Brasil, CEP 13418-900

8  
9 **RESUMO**

10 A modelagem matemática de sistemas predador-presa e hospedeiro-parasitoide é uma  
11 ferramenta importante para descrever as interações entre pragas e inimigos naturais em  
12 programas de controle biológico. Os modelos predador-presa desenvolvidos por Lotka e  
13 Volterra vêm sendo aprimorados, com a inserção de parâmetros relevantes a cada tipo de  
14 estudo. Dentre as inserções realizadas em modelos, abordagens direcionadas para o manejo  
15 integrado de pragas têm sido implementadas para avaliar o efeito de pesticidas sobre a  
16 dinâmica predador presa. É possível inserir os efeitos da aplicação de pesticidas e avaliar o  
17 comportamento dinâmico resultante dessa aplicação em presas e predadores ou hospedeiros  
18 e parasitoides. Também se pode atribuir estocasticidade aos parâmetros do modelo, a fim  
19 de se obter simulações mais próximas à realidade, levando em conta os efeitos das  
20 variações não-controláveis. O desenvolvimento de novos modelos é encorajado nesta  
21 revisão, a fim de que os efeitos dos principais fatores que influenciam as dinâmicas em  
22 agroecossistemas sejam modelados mais precisamente.

23 **Palavras-chave:** modelagem do manejo de pragas, modelos presa-predador

24 **ABSTRACT**

25 Mathematical modeling of predator-prey and host-parasitoid systems is an important tool  
26 for describing the interactions among pests and natural enemies in biological control  
27 programs. Predator-prey models developed by Lotka and Volterra have been improved  
28 with the insertion of relevant parameters for each type of study. Among the insertions  
29 made in models, approaches directed towards the integrated pest management have been  
30 implemented to evaluate the effect of pesticides in the predator prey dynamics. It is  
31 possible to infer the effects of pesticide application and evaluate the dynamic behavior  
32 resultant of this application in prey, predator or host and parasitoid. One could also add  
33 stochasticity to the models' parameters, in order to obtain dynamic behavior simulations  
34 which are closer to reality, with the non-controllable variation effects taken into account.  
35 The development of new models is encouraged in this review, so as to the effects of the  
36 main factors which influence the dynamics in agroecosystems are more precisely modeled.

37

38

39

40

41

42

43

44

## 45 1 INTRODUÇÃO

46 Modelos matemáticos aplicados a sistemas ecológicos podem ser vistos como  
47 caricaturas idealizadas a partir da abstração de biosistemas, desenhadas para descrever  
48 padrões geralmente de difícil visualização apenas pela inspeção visual de dados (Lima *et*  
49 *al.* 2009). Os modelos que buscam a descrição de interações entre espécies têm como meta  
50 capturar a essência dos processos biológicos envolvidos no sistema, utilizando para tanto  
51 formalismos matemáticos que incluem funções adequadas para explicitar a dimensão  
52 correta do comportamento das populações em sistemas dinâmicos (Kot, 2001). As funções  
53 utilizadas geralmente incluem desde simples relações lineares até complexos formatos de  
54 natureza não-linear (Prout & McChesney, 1985, Cushing *et al.* 2003). Os modelos que  
55 incorporam interações interespecíficas incluem proposições interessantes para descrever a  
56 dinâmica de sistemas envolvendo diferentes espécies, tais como, competidores, predadores,  
57 presas, hospedeiros, parasitóides e parasitas (Kot, 2001). Tomando como base o  
58 formalismo teórico clássico, é natural que, no contexto de agroecossistemas, o foco da  
59 atenção esteja sobre os modelos do tipo predador-presa ou hospedeiro-parasitóide,  
60 sobretudo quando se pensa em enfatizar estratégias de controle biológico de pragas  
61 (Murdoch *et al.* 1985).

62 Nesta revisão, alguns modelos matemáticos são apresentados de forma a historiar a  
63 trajetória do pensamento sobre modelagem ecológica aplicada ao manejo de pragas. O  
64 estudo relata desde as bases ecológicas que inicialmente deram sustentação aos modelos do  
65 tipo predador-presa, até a combinação com funções matemáticas capazes de inserir  
66 diferentes estratégias de controle de pragas nas formulações. A revisão é finalizada com  
67 detalhada análise do formalismo proposto por Hassell (1984), com vistas à comparação de  
68 quatro cenários de manejo de pragas, os quais pressupõem a ação de pesticidas sobre a  
69 dinâmica predador-presa ou hospedeiro-parasitóide em diferentes instantes de aplicação e  
70 atingindo parcialmente ou integralmente os componentes do modelo interativo. A  
71 fundamentação teórica inerente dos modelos de Lotka-Volterra foi apresentada como  
72 estrutura básica para a proposição de formalismos teóricos voltados para o controle de  
73 pragas. Contudo, a teoria ecológica foi revisitada visando o aprimoramento da abordagem  
74 teórica aplicada à modelagem do manejo integrado de pragas.

75

## 76 2 MODELOS PREDADOR-PRESA

77

78 Lotka (1925) e Volterra (1926) foram os precursores da idéia de investigar as relações  
79 entre predadores e presas assumindo, inicialmente, premissas extremamente simples,  
80 porém capazes de produzir visualização do que é primordial para o sistema. A proposição  
81 pressupunha que, exceto pela presença de predadores, presas poderiam sobreviver  
82 satisfatoriamente em ambientes desprovidos de limitações de recursos e, por sua vez,  
83 predadores seriam limitados somente pela disponibilidade de presas. O modelo preliminar  
84 foi assim proposto para descrever um sistema que se autosustentaria por tempo  
85 indeterminado somente com estas simplificações, gerando ciclos periódicos (Fig. 1).  
86 Contudo, para viabilizar este processo outras pressuposições foram feitas, como por  
87 exemplo, a reprodução contínua de predadores e presas produzindo indivíduos idênticos e a  
88 taxa de predação sendo proporcional à taxa de encontro entre os componentes do sistema,  
89 com função aleatória da densidade populacional (Costa & Godoy, 2010). As equações (1) e  
90 (2) descrevem o processo de predação proposto por Lotka & Volterra.

$$\frac{dp}{dt} = rp - fpP \quad (1),$$

$$\frac{dP}{dt} = -mP + nfpP \quad (2).$$

91 Nas equações acima, a trajetória da população de presas ( $p$ ) e de predadores ( $P$ ) seguem  
92 em tempo contínuo, de acordo com as equações diferenciais. A população de presas (eq. 1)  
93 depende da sua taxa intrínseca de crescimento ( $r$ ) e do seu número inicial de indivíduos

94 ( $p$ ). A taxa de encontro entre  $p$  e  $P$  é governada por  $f$ , comumente denominada de resposta  
 95 funcional do predador. Assume-se, para este caso simplificado, que essa constante varia  
 96 linearmente de acordo com a abundância de presas. A equação para predadores (eq. 2)  
 97 descreve o crescimento populacional pressupondo que  $m$  é a mortalidade da população de  
 98 predadores na ausência da população de presas. A resposta numérica, definida como a  
 99 eficiência de conversão de presas em predadores, é dada por  $n$ , que mede a produção *per*  
 100 *capita* de prole de predadores também como uma função da abundância de presas.

101

102 Fig. 1. Recorrência temporal para o modelo predador-presa em tempo contínuo. Valores dos  
 103 parâmetros usados na simulação:  $r = 0.9, f = 0.1, m = 0.6, n = 0.5, p = 10, P = 10$ .

104 A inclusão da dependência da densidade no modelo descrito pelas equações (1) e (2)  
 105 pode ser obtida pela modificação da equação (1) resultando em:

$$\frac{dp}{dt} = rp \left(1 - \frac{p}{K}\right) - fpP \quad (3).$$

106 Com a dependência da densidade inserida na equação da presa, o sistema é estabilizado,  
 107 deixando de exibir as oscilações periódicas (Fig. 2). Voltando às equações (1) e (2), resta  
 108 ainda investigar os aspectos relacionados à resposta funcional. A resposta funcional é uma  
 109 relação que estima a saturação do consumo de presas pelo predador (Holling, 1965),  
 110 podendo convencionalmente assumir três formatos (Fig. 3), linear (tipo I), assintótico (tipo  
 111 II) e sigmóide (tipo III). Os formatos mais comuns encontrados em agrossistemas,  
 112 enfatizando a dinâmica populacional de pragas, são o assintótico e o sigmóide (De Clercq  
 113 *et al.* 2000). Assumindo que  $p_a$  determina o número de presas atacadas, postula-se que este  
 114 termo depende essencialmente da taxa de ataque de um único predador sobre suas presas  
 115 ( $a$ ), do tempo de procura por presas ( $T_p$ ) e também da densidade de presas ( $p$ ). A equação  
 116 que representa esta dependência pode então ser escrita como

$$p_a = aT_p p \quad (4).$$

117

118 Fig. 2. Recorrência temporal para o modelo predador-presa em tempo contínuo com dependência da  
 119 densidade incluída. Valores dos parâmetros usados na simulação:  $r = 0.9, f = 0.1, m = 0.6, n = 0.5, K$   
 120  $= 25, p = 10, P = 10$ .

121

122 Fig. 3. Resposta funcional do tipo linear (tipo I), assintótico (tipo II) e sigmóide (tipo III)

123

124 Assumindo que cada presa consumida demanda algum tempo de manipulação ( $T_m$ ), este  
 125 período de tempo deve ser subtraído do tempo total ( $T_t$ ), assim:

$$T_p = T_t - T_m p_a \quad (5).$$

126 Fazendo-se a substituição, tem-se que

$$p_a = ap(T_t - T_m p_a) \quad (6),$$

127 que, rearranjada, resulta em

$$p_a = \frac{apT_t}{1 + apT_m} \quad (7).$$

128 Com base nisso, o número de presas atacadas por unidade de tempo é

$$\frac{p_a}{T_t} = \frac{ap}{1 + apT_m} \quad (8).$$

129 Incluindo a resposta funcional nas equações de dinâmica para presas e predador, obtém-se

$$\frac{dp}{dt} = rp - \frac{ap}{1 + apT_m}P \quad (9)$$

$$\frac{dP}{dt} = -mP + n \frac{ap}{1 + apT_m}P \quad (10).$$

130

### 131 3 MODELOS HOSPEDEIRO-PARASITÓIDE

132

133 As formulações teóricas pioneiras para estudar a dinâmica de pragas em agrossistemas  
134 foram propostas por Nicholson & Bailey (1935), que partiram de pontos básicos para  
135 investigar sistemas dinâmicos mais complexos. A teoria foi fundamentada em duas  
136 simplificações: (1) o encontro ( $E$ ) entre parasitóides ou predadores ( $P$ ) com hospedeiros ou  
137 presas ( $p$ ) deveria ser proporcional à densidade de hospedeiros ou presas e (2) os encontros  
138 seriam aleatoriamente distribuídos entre as presas. Esta função pode ser descrita pelo  
139 termo zero da distribuição de Poisson, escrita como

$$p_0 = \exp\left(\frac{-E}{p}\right) \quad (11)$$

140 e o número de presas (ou hospedeiros) atacadas (ou parasitadas) assume a forma:

$$p_a = p\left[1 - \exp\left(\frac{-Ec}{p}\right)\right] \quad (12).$$

141 Então, o encontro entre predadores  $P$  e presas  $p$  pode ser expresso por

$$E = apP \quad (13),$$

142 onde  $a$  é uma constante de proporcionalidade denominada área de captura pelo predador.  
143 Trata-se de uma estimativa da eficiência de encontro. Assim,  $E_c/p = aP$  e o número de  
144 presas consumidas pode ser escrito como

$$p_a = p[1 - \exp(-aP)] \quad (14).$$

145 A equação (14) denota que a predação ou parasitismo aumentará até determinado  
146 ponto de saturação  $aP$ , visto que a taxa de encontro entre predadores e presas diminui à  
147 medida que a eficiência de encontro também aumenta. Isto vem da conclusão que o número  
148 de presas disponíveis diminui em decorrência da boa eficiência de encontro de presas pelo  
149 predador. O modelo geral para descrever a dinâmica predador presa incluindo a resposta  
150 funcional é demonstrado pelas equações (9) e (10) e aparece no formato de equações  
151 diferenciais para representar um sistema contínuo. Contudo, muitos sistemas como, por  
152 exemplo, aqueles em que os indivíduos se reproduzem sem sobreposição de gerações, são  
153 melhores descritos por equações em tempo discreto. Nesse caso, as equações recursivas  
154 assumem o formato:

$$155 \quad p_{t+1} = \psi pf(p, P) \quad (15)$$

$$156 \quad P_{t+1} = p[1 - f(p, P)] \quad (16),$$

157 onde  $f(p, P) = \exp(-aP)$  determina o número de presas não atacadas ou de hospedeiros não  
158 parasitados. O parâmetro  $\psi$  representa a taxa intrínseca de crescimento geométrico para  
159 presas. Com este formato, a dinâmica predador presa seria descrita por um padrão linear de  
160 resposta funcional (tipo I). Para descrever a dinâmica do sistema com resposta funcional  
161 assintótica (tipo II), basta assumir

$$f(p, P) = \exp\left(\frac{-aTP}{1 + aT_m p}\right) \quad (17).$$

162 Na equação (17)  $T_m$  determina o tempo de manipulação que um predador requer sobre a  
 163 presa,  $a$  é a taxa de ataque e  $T$  representa o tempo total. Em altas densidades de presa, o  
 164 tempo utilizado pelo predador para consumir a presa deve ser otimizado, o que pode levar  
 165 à saturação da resposta funcional, traduzida pela resposta assintótica, conhecida como do  
 166 tipo II. Quando  $a$  e  $T_m$  são constantes e a busca por presas é aleatória, a função que  
 167 determina a sobrevivência das presas é

$$f(p, P) = \exp\left(\frac{-aTP}{1 + aT_m p}\right) \quad (18).$$

168 A resposta sigmóide (tipo III) aparece quando um ou mais parâmetros associados à captura  
 169 de presas ( $a$ ,  $T$ , ou ambos) são funções crescentes da densidade de presas. Já a função de  
 170 sobrevivência das presas para a resposta do tipo III pode ser escrita como:

$$f(p, P) = \exp\left(\frac{-b_1 T p P}{1 + b_2 p + b_1 T_m p^2}\right) \quad (19).$$

171 Nesta função,  $b_1$  e  $b_2$  são constantes, sendo que  $b_2$  denota a resposta numérica do predador,  
 172 ou seja, o número de presas convertidas em prole. Em parasitoides, é comum atribuir 1  
 173 para  $b_2$ , visto que as fêmeas do inseto geralmente obtêm apenas um indivíduo (em termos  
 174 de prole) por hospedeiro. A dinâmica populacional de um sistema predador-presa incluindo  
 175 a resposta funcional assintótica (tipo II) poderia ser descrita pela recorrência que aparece  
 176 na figura 4.

177

178 Fig. 4. Recorrência no tempo para a dinâmica predador presa com resposta funcional do  
 179 tipo II. Valores dos parâmetros usados na simulação:  $\psi = 2$ ,  $T_m = 0.1$ ,  $T = 1$ ,  $a = 0.1$ ,  $p =$   
 180  $25$ ,  $P = 10$ .

181

## 182 4 INCORPORANDO O EFEITO DE PESTICIDAS

183

### 184 4.1 MODELOS DE HASSEL (1984)

185

186 O que foi demonstrado até a equação (19) sintetiza de certa forma os fundamentos  
 187 ecológicos para a aplicação de modelos matemáticos do tipo predador presa em  
 188 agroecossistemas, sobretudo quando se pensa em controle biológico de pragas. Contudo,  
 189 raramente em agroecossistemas aplicam-se somente estratégias estritamente de controle  
 190 biológico. Outros métodos de controle de pragas estão geralmente associados às práticas de  
 191 controle, trazendo também a dimensão de manejo integrado de pragas MIP (Pedigo, 1996)  
 192 para o arcabouço teórico aqui mencionado. O manejo integrado de pragas consiste de uma  
 193 combinação de métodos de controle de pragas, usualmente desenvolvido para programas  
 194 de longa duração. O programa de controle inclui estratégias capazes de combinar controle  
 195 biológico, cultural, e aplicações de produtos químicos para reduzir populações de pragas a  
 196 níveis toleráveis para a agricultura (Pedigo, 1996, van Lenteren, 2000). Geralmente, os  
 197 níveis são determinados por monitoramento periódico com fundamento no nível de dano  
 198 econômico (Pedigo, 1996, Lima *et al* 2009).

199 Um estudo pioneiro na combinação entre modelo dinâmico para hospedeiro-parasitóide  
 200 e outro método de controle de pragas, no caso, aplicação de pesticida, foi proposto por  
 201 Hassell (1984). Em sua proposição, o autor analisa, do ponto de vista teórico, o equilíbrio e  
 202 a estabilidade de um modelo que combina a dinâmica hospedeiro-parasitóide com os  
 203 efeitos da aplicação de inseticida no sistema (Hassell, 1984). O sistema foi investigado  
 204 considerando-se quatro possibilidades: (1) inseticidas agindo antes do parasitismo e

205 eliminando somente hospedeiros, (2) inseticidas agindo após o parasitismo e eliminando  
 206 somente hospedeiros, (3) inseticidas agindo após o parasitismo e eliminando também os  
 207 hospedeiros parasitados na mesma taxa que a possibilidade anterior e, finalmente, (4)  
 208 inseticidas agindo antes do parasitismo e eliminando também parasitóides adultos.

209 O estudo proposto por Hassell (1984) manteve a mesma estrutura teórica empregada na  
 210 função da resposta funcional tipo II (eq. 18). Contudo, a dimensão de aleatoriedade dada  
 211 pela distribuição de Poisson apresentada na equação (11) foi substituída pela dimensão de  
 212 agregação dada pela distribuição Binomial negativa, com média igual a  $aP/(1+aT_{mp})$ . A  
 213 função de sobrevivência de presas modificada pode ser escrita como:

$$f(p, P) = \left[1 + \frac{aP}{k(1 + aT_{mp})}\right]^{-k} \quad (20).$$

214 O parâmetro  $k$  (eq. 20) descreve o grau de agregação de predadores/parasitóides, sendo que  
 215 quando  $k$  tende à zero obtém-se o maior nível de agregação populacional (Southwood &  
 216 Henderson, 2006). O processo de agregação espacial em populações biológicas tem sido  
 217 considerado comum em diferentes espécies, com destaque para parasitas e insetos (Hassell,  
 218 1980, Evans & Toler, 2007).

219 A inserção do termo que caracteriza a aplicação de inseticida antes da liberação de  
 220 parasitóides que resulta na eliminação somente de hospedeiros (possibilidade 1) produz as  
 221 recursões:

$$p_{t+1} = rp_t i f(p_t, i, P_t) \quad (21)$$

$$P_{t+1} = p_t i [1 - f(p_t, i, P_t)] \quad (22),$$

224 onde  $i$  determina a probabilidade de um hospedeiro (ou uma presa) sobreviver à aplicação  
 225 de inseticida. Para tanto, a função de sobrevivência do hospedeiro pode ser escrita como:

$$f(p_t, i, P_t) = \left[1 + \frac{aP_t}{k(1 + a\theta p_t i)}\right]^{-k} \quad (23).$$

226 A inclusão do efeito do inseticida no sistema com ação após o parasitismo e eliminando  
 227 somente hospedeiros (possibilidade 2) resulta em

$$p_{t+1} = rp_t f(p_t, P_t) i \quad (24)$$

$$P_{t+1} = p_t [1 - f(p_t, P_t)] \quad (25),$$

230 com  $f(p_t, P_t)$  definido na equação (20). Se a aplicação de inseticida for feita após o  
 231 parasitismo, porém eliminando também os hospedeiros parasitados na mesma proporção  
 232 que o caso anterior (possibilidade 3), as recursões serão escritas como:

$$p_{t+1} = rp_t f(p_t, P_t) i \quad (26)$$

$$P_{t+1} = p_t i [1 - f(p_t, P_t)] \quad (27),$$

235 com  $f(p_t, P_t)$  também definido pela equação (20). Assumindo que o inseticida atue antes do  
 236 parasitismo, porém eliminando também os parasitóides adultos (possibilidade 4) obtém-se:

$$p_{t+1} = rp_t i f(p_t, i, P_t, i^*) \quad (28)$$

$$P_{t+1} = p_t i [1 - f(p_t, i, P_t, i^*)] \quad (29),$$

239 onde  $i^*$  representa a probabilidade de um adulto sobreviver à aplicação de inseticida. Para  
 240 este caso, a função de sobrevivência do hospedeiro é escrita como

$$f(p_t, i, p_t, i^*) = \left[1 + \frac{aP_t i^*}{k(1 + a p_t i)}\right]^{-k} \quad (30).$$

241 As recorrências para os quatro tipos de efeitos de aplicação de inseticidas podem ser vistas  
 242 na figura 5.

243

244

245

246 Fig. 5. Recorrência no tempo para a dinâmica predador presa com efeitos da aplicação de  
247 inseticidas. Valores dos parâmetros comuns a todos os casos:  $r=2$ ,  $a=1$ ,  $k=0.6$ ,  $i=0.8$ ,  
248  $p=25$ ,  $P=10$ . Antes da liberação de parasitóides resultando na eliminação somente de  
249 hospedeiros (A),  $\theta=1$ ; após o parasitismo e eliminando somente hospedeiros (B),  $T_m =$   
250  $0.05$ ; após o parasitismo, porém eliminando também os hospedeiros parasitados (C),  $T_m =$   
251  $0.05$  e antes do parasitismo, porém eliminando também os parasitóides adultos (D),  $i=1$ .

252 O parâmetro  $i$  foi analisado no que diz respeito à sua sensibilidade às mudanças na sua  
253 magnitude. A análise foi feita empregando-se a teoria de bifurcação (May & Oster, 1976).  
254 O diagrama de bifurcação dá uma descrição global do espaço paramétrico, mostrando em  
255 um único gráfico, todos os comportamentos possíveis do sistema, para todos os valores do  
256 parâmetro.

257 Nota-se um crescimento irrestrito por parte do predador e da presa em determinada faixa  
258 do espectro paramétrico para as possibilidades 1 e 4 (Fig. 6a, 6d). Isso é devido à  
259 formulação original do modelo de Hassell (1984), que não possui dependência da  
260 densidade. Assim, mesmo com a ação do pesticida antes do parasitismo a população cresce  
261 ilimitadamente. Algebricamente, isso significa que quando o tamanho populacional das  
262 presas tende ao infinito, tem-se:

$$\lim_{p_t \rightarrow \infty} f(p_t, i, P_t) = \lim_{p_t \rightarrow \infty} \left[ 1 + \frac{aP_t}{k(1 + a\theta p_t i)} \right]^{-k} = 1 \text{ e}$$

$$\lim_{p_t \rightarrow \infty} f(p_t, i, P_t, i^*) = \lim_{p_t \rightarrow \infty} \left[ 1 + \frac{aP_t i^*}{k(1 + a p_t i)} \right]^{-k} = 1,$$

263 implicando, para o parasitóide, em extinção, pois

$$\lim_{p_t \rightarrow \infty} [1 - f(p_t, i, P_t)] = 0 \text{ e}$$

264 
$$\lim_{p_t \rightarrow \infty} [1 - f(p_t, i, P_t, i^*)] = 0.$$

265 Assim, sendo o parasitóide o único fator limitante para o sistema e considerando que parte  
266 da população de hospedeiros, apesar de atingida pelo pesticida, não sofre mortalidade  
267 integral, observa-se que o crescimento da população de praga (hospedeiro) não tem  
268 contenção. Contudo, as formulações propostas não caracterizam a dinâmica de um sistema  
269 real, pois, conforme hospedeiros aumentam infinitamente, parasitóides são extintos. O  
270 evento esperado seria o crescimento dos hospedeiros sendo acompanhado pelo parasitóide,  
271 por tratar-se do recurso exclusivo e necessário à subsistência populacional, como se vê nas  
272 possibilidades descritas pelas figuras 5B,C, 6B e C.

273

274 Fig. 6. Diagramas de bifurcação para análise da relação entre tamanho populacional e  
275 sobrevivência influenciada pelo pesticida com presas exibindo crescimento irrestrito (A,  
276 D). Valores dos parâmetros são os mesmos dos utilizados na Fig. 5.

277

278

279

280 **4.1 INTRODUZINDO DEPENDÊNCIA DA DENSIDADE**

281 Ao investigar a dinâmica com  $i = 0.52$  (Fig. 7), nota-se que a amplificação do espectro  
 282 aparece na região de transiência que se estende por mais de 700 gerações. Isso, no contexto  
 283 de manejo de pragas deve ser considerado importante no tocante ao planejamento de  
 284 estratégias de controle (Kidd & Amarasekare, 2011). No início da implantação do controle,  
 285 pode haver diferentes tipos de comportamento dinâmico, todos importantes para que a  
 286 estratégia implementada seja reavaliada e, posteriormente, reestruturada.

287

288 Fig. 7. Dinâmica transiente indicando comportamento assintótico tendendo à estabilidade  
 289 para presa e predador. Parâmetros:  $r = 2$ ,  $a = 1$ ,  $k = 0.6$ ,  $T_m = 0.05$ ,  $i = 0.52$ ,  $p = 25$ ,  
 290  $P = 10$ .

291 Para corrigir o efeito resultante da explosão populacional de presas nos modelos  
 292 propostos por Hassel (1984), a dependência da densidade pode ser inserida, sob forma do  
 293 parâmetro  $K$ , que representa a capacidade de suporte do agroecossistema. Assim, os  
 294 modelos são escritos da seguinte forma:

295 • Possibilidade 1:

$$296 \quad p_{t+1} = rp_t \left(1 - \frac{p_t}{K}\right) if(p_t, i, P_t) \quad (31)$$

$$297 \quad P_{t+1} = p_t \left(1 - \frac{P_t}{K}\right) i [1 - f(p_t, i, P_t)] \quad (32);$$

298 • Possibilidade 2:

$$299 \quad p_{t+1} = rp_t \left(1 - \frac{p_t}{K}\right) f(p_t, P_t) i \quad (33)$$

$$300 \quad P_{t+1} = p_t \left(1 - \frac{P_t}{K}\right) [1 - f(p_t, P_t)] \quad (34);$$

301 • Possibilidade 3:

$$302 \quad p_{t+1} = rp_t \left(1 - \frac{p_t}{K}\right) f(p_t, P_t) i \quad (35)$$

$$303 \quad P_{t+1} = p_t \left(1 - \frac{P_t}{K}\right) i [1 - f(p_t, P_t)] \quad (36);$$

304 • Possibilidade 4:

$$305 \quad p_{t+1} = rp_t \left(1 - \frac{p_t}{K}\right) if(p_t, i, P_t, i^*) \quad (37)$$

$$306 \quad P_{t+1} = p_t \left(1 - \frac{P_t}{K}\right) i [1 - f(p_t, i, P_t, i^*)] \quad (38).$$

307

308 As dinâmicas simuladas para as equações 31 à 38 mostram que a inserção da capacidade  
 309 suporte gera estabilidade maior no sistema (Fig. 8), contornando o problema decorrente do  
 310 crescimento ilimitado de presas.

311

312

313 Fig. 8. Recorrência no tempo para a dinâmica predador presa incluindo dependência da  
 314 densidade e efeitos da aplicação de inseticidas antes da liberação de parasitóides resultando  
 315 na eliminação somente de hospedeiros (A), após o parasitismo e eliminando somente  
 316 hospedeiros (B), após o parasitismo, porém eliminando também os hospedeiros parasitados  
 317 (C) e antes do parasitismo, porém eliminando também os parasitóides adultos (D). Valores  
 318 dos parâmetros idênticos aos da Fig. 5, exceto para  $r = 4$  Nesta simulação foi incluído o  
 319 parâmetro  $K = 200$ , correspondente à capacidade suporte.

320

321 A análise de sensibilidade do parâmetro  $i$  revela equilíbrio estável para a espécie  
 322 predadora e comportamento dinâmico caracterizado pela perda da estabilidade com a  
 323 diminuição da magnitude do efeito do inseticida ( $i$  se aproxima de 1). O resultado do efeito  
 324 pode ser visto no diagrama de bifurcação (Fig. 9a, d). Com alta influência do efeito do  
 325 inseticida sobre a sobrevivência populacional, o resultado observado é o equilíbrio estável  
 326 de um ponto. Com o aumento do valor do parâmetro, há uma duplicação de período,  
 327 resultando em ciclo limite de dois pontos. Novas duplicações de período ocorrem em  
 328 função dos valores superiores de  $i$ , resultando em comportamento caótico (Fig. 9a, d).  
 329 Nota-se que a transiência também não foi completamente eliminada para produzir os  
 330 diagramas das figuras 9b e 9c. Para as possibilidades 2 e 3 (Figs. 9b, c), os diagramas de  
 331 bifurcação indicam um equilíbrio estável de um ponto em quase todo o espectro de valores  
 332 atribuídos ao parâmetro  $i$ .

333

334 Fig. 9. Diagramas de bifurcação para a análise de sensibilidade da sobrevivência  
 335 influenciada pelo pesticida ( $i$ ). Valores dos parâmetros idênticos aos valores da Fig. 8.

336

#### 337 4.2 INTRODUZINDO ESTOCASTICIDADE

338 Os modelos até agora apresentados são caracterizados como determinísticos, isto é,  
 339 todos os parâmetros são fixos durante todos os passos de tempo. É possível introduzir um  
 340 efeito estocástico em um ou mais parâmetros, fazendo-os variar ao longo do tempo  
 341 segundo alguma distribuição estatística (Serra et al., 2007). Isso retrataria efeitos do acaso  
 342 ou perturbações ao longo do tempo que podem acontecer no sistema. Ao deixar os  
 343 parâmetros referentes à sobrevivência influenciada pelo pesticida variarem segundo uma  
 344 distribuição normal, obtêm-se os seguintes modelos:

- 345 • Possibilidade 1:

$$346 \quad p_{t+1} = rp_t \left(1 - \frac{p_t}{K}\right) i f(p_t, i, P_t), i \sim N(\mu, \sigma) \quad (39)$$

$$347 \quad P_{t+1} = p_t \left(1 - \frac{P_t}{K}\right) i [1 - f(p_t, i, P_t)], i \sim N(\mu, \sigma) \quad (40);$$

- 348 • Possibilidade 2:

$$349 \quad p_{t+1} = rp_t \left(1 - \frac{p_t}{K}\right) f(p_t, P_t) i, i \sim N(\mu, \sigma) \quad (41)$$

$$350 \quad P_{t+1} = p_t \left(1 - \frac{P_t}{K}\right) [1 - f(p_t, P_t)], i \sim N(\mu, \sigma) \quad (42);$$

- 351 • Possibilidade 3:

$$352 \quad p_{t+1} = rp_t \left(1 - \frac{p_t}{K}\right) f(p_t, P_t) i, i \sim N(\mu, \sigma) \quad (43)$$

$$353 \quad P_{t+1} = p_t \left(1 - \frac{P_t}{K}\right) i [1 - f(p_t, P_t)], i \sim N(\mu, \sigma) \quad (44);$$

- 354 • Possibilidade 4:

$$355 \quad p_{t+1} = rp_t \left(1 - \frac{p_t}{K}\right) i f(p_t, i, P_t, i^*), i \sim N(\mu_i, \sigma_i), i^* \sim N(\mu_{i^*}, \sigma_{i^*}) \quad (45)$$

$$356 \quad P_{t+1} = p_t \left(1 - \frac{P_t}{K}\right) i [1 - f(p_t, i, P_t, i^*)], i \sim N(\mu_i, \sigma_i), i^* \sim N(\mu_{i^*}, \sigma_{i^*}) \quad (46).$$

357

358 Limitando os possíveis valores sorteados para  $i$  e  $i^*$ , segundo a distribuição normal,  
 359 entre 0 e 1, pode-se simular os efeitos de uma eficiência instável do pesticida aplicado.  
 360 Assim, observando-se as dinâmicas apresentadas na Figura 10, nota-se que a dinâmica  
 361 predador presa é caracterizada por oscilações instáveis advindas da estocasticidade.

363 Fig. 10. Recorrência no tempo para a dinâmica predador presa incluindo dependência da  
 364 densidade, estocasticidade efeitos da aplicação de inseticidas antes da liberação de  
 365 parasitóides resultando na eliminação somente de hospedeiros (A), após o parasitismo e  
 366 eliminando somente hospedeiros (B), após o parasitismo, porém eliminando também os  
 367 hospedeiros parasitados (C) e antes do parasitismo, porém eliminando também os  
 368 parasitóides adultos (D). Valores dos parâmetros idênticos à Fig. 8. Estocasticidade em  $i$  e  
 369  $i'$ , seguindo distribuição normal com média igual à 0.5 e variância igual à 0.01.

370

371

### 372 4.3 INTRODUZINDO PERIODICIDADE DE APLICAÇÃO DO PESTICIDA

373 Diversos estudos utilizaram funções para introduzir efeitos periódicos em modelos  
 374 (Banks *et al.* 2008; Zhang *et al.*, 2008). Supondo um cenário de aplicação periódica de  
 375 pesticida, o efeito residual resultante da aplicação diminui até o momento da próxima  
 376 aplicação. Um caso, no qual o pesticida é aplicado a cada 20 dias com efeito residual  
 377 variando de 1 (aplicação) até 0,5 (Fig. 11), pode ser modelado com uma função  
 378 trigonométrica:

$$I(t) = 0,75 + 0,25 \cos\left(\frac{t\pi}{10}\right). \quad (47)$$

379 A função é introduzida no modelo no lugar do parâmetro  $i$ , de modo a gerar os  
 380 modelos:

381 • Possibilidade 1:

$$382 \quad p_{t+1} = rp_t \left(1 - \frac{p_t}{K}\right) I(t) f(p_t, I(t), P_t) \quad (48)$$

$$383 \quad P_{t+1} = p_t \left(1 - \frac{P_t}{K}\right) I(t) [1 - f(p_t, I(t), P_t)] \quad (49);$$

384 • Possibilidade 2:

$$385 \quad p_{t+1} = rp_t \left(1 - \frac{p_t}{K}\right) f(p_t, P_t) I(t) \quad (50)$$

$$386 \quad P_{t+1} = p_t \left(1 - \frac{P_t}{K}\right) [1 - f(p_t, P_t)] \quad (51);$$

387 • Possibilidade 3:

$$388 \quad p_{t+1} = rp_t \left(1 - \frac{p_t}{K}\right) f(p_t, P_t) I(t) \quad (52)$$

$$389 \quad P_{t+1} = p_t \left(1 - \frac{P_t}{K}\right) I(t) [1 - f(p_t, P_t)] \quad (53);$$

390 • Possibilidade 4:

$$391 \quad p_{t+1} = rp_t \left(1 - \frac{p_t}{K}\right) I(t) f(p_t, I(t), P_t, i^*) \quad (54)$$

$$392 \quad P_{t+1} = p_t \left(1 - \frac{P_t}{K}\right) I(t) [1 - f(p_t, I(t), P_t, i^*)] \quad (55).$$

393

394 Fig. 11. Periodicidade de aplicação de pesticidas no sistema

395 A figura 12 (a,b,c,d) descreve a dinâmica do sistema predador-presa incluindo a  
 396 periodicidade de aplicação de inseticida em modelo com capacidade suporte. Das quatro  
 397 possibilidades analisadas as figuras 12b e 12c descrevem as melhores trajetórias para  
 398 predador e presa. Isto reflete oscilações recorrentes situando-se em tamanhos  
 399 populacionais de baixa magnitude, porém indicando sustentabilidade ao sistema, o que

400 caracteriza comportamento dinâmico representado por ciclos periódicos estáveis.

401 A esses modelos pode ser introduzida estocasticidade no efeito do inseticida, a partir  
402 da reintrodução do parâmetro  $i$ , distribuído normalmente ao longo do tempo:

403 • Possibilidade 1:

$$404 \quad p_{t+1} = rp_t \left(1 - \frac{p_t}{K}\right) I(t) i f(p_t, I(t), i, P_t), i \sim N(\mu, \sigma) \quad (56)$$

$$405 \quad P_{t+1} = p_t \left(1 - \frac{P_t}{K}\right) I(t) i [1 - f(p_t, I(t), i, P_t)], i \sim N(\mu, \sigma) \quad (57);$$

406 • Possibilidade 2:

$$407 \quad p_{t+1} = rp_t \left(1 - \frac{p_t}{K}\right) f(p_t, P_t) I(t) i, i \sim N(\mu, \sigma) \quad (58)$$

$$408 \quad P_{t+1} = p_t \left(1 - \frac{P_t}{K}\right) [1 - f(p_t, P_t)], i \sim N(\mu, \sigma) \quad (59);$$

409 • Possibilidade 3:

$$410 \quad p_{t+1} = rp_t \left(1 - \frac{p_t}{K}\right) f(p_t, P_t) I(t) i, i \sim N(\mu, \sigma) \quad (60)$$

$$411 \quad P_{t+1} = p_t \left(1 - \frac{P_t}{K}\right) I(t) i [1 - f(p_t, P_t)], i \sim N(\mu, \sigma) \quad (61);$$

412 • Possibilidade 4:

$$413 \quad p_{t+1} = rp_t \left(1 - \frac{p_t}{K}\right) I(t) i f(p_t, I(t), i, P_t, i^*), i \sim N(\mu_i, \sigma_i), i^* \sim N(\mu_{i^*}, \sigma_{i^*}) \quad (62)$$

$$414 \quad P_{t+1} = p_t \left(1 - \frac{P_t}{K}\right) I(t) i [1 - f(p_t, I(t), i, P_t, i^*)], i \sim N(\mu_i, \sigma_i), i^* \sim N(\mu_{i^*}, \sigma_{i^*}) \quad (63),$$

415 com

$$f(p_t, I(t), i, P_t) = \left[1 + \frac{aP_t}{k(1 + a\theta p_t I(t) i)}\right]^{-k} \quad (64)$$

$$f(p_t, I(t), i, p_t, i^*) = \left[1 + \frac{aP_t i^*}{k(1 + ap_t I(t) i)}\right]^{-k} \quad (65).$$

416

417 Fig. 12. Dinâmica do sistema predador-presa incluindo a periodicidade de aplicação de  
418 inseticida em modelo com capacidade suporte inserida. Valores dos parâmetros idênticos à  
419 Fig. 8.

420 Na figura 13 (a,b,c,d) nota-se a dinâmica predador presa com efeito periódico da ação  
421 do inseticida sujeito à estocasticidade dada distribuição normal. É interessante notar a  
422 similaridade entre as possibilidades 1 e 4 em todas as simulações, bem como a similaridade  
423 entre as possibilidades 2 e 3. Isso é devido ao parâmetro  $i$  inserido dentro do termo da  
424 resposta funcional do predador apenas nas possibilidades 1 e 4. Isso implica em uma menor  
425 densidade de presas disponíveis para o predador, resultando em densidade menor de  
426 predadores ao longo do tempo. Nas possibilidades 2 e 3, o predador tem toda a densidade  
427 de presas disponível no termo de resposta funcional, resultando em uma dinâmica na qual a  
428 densidade de predadores acompanha as presas mais nitidamente.

429

430 Fig. 13. Dinâmica predador presa com efeito periódico da ação do inseticida sujeito à  
431 estocasticidade dada distribuição normal. Valores dos parâmetros idênticos à Fig. 10.

432

433

435 A despeito do estudo de Hassell (1984) ter representado ótima oportunidade para  
 436 investigar a combinação entre diferentes estratégias de controle de pragas no contexto da  
 437 ecologia teórica, do ponto de vista prático, nenhum estudo com modelos ecológicos  
 438 realizado nas últimas décadas incorporou estratégias de manejo de pragas como fizeram  
 439 recentemente Zang *et al.* (2008) e Tang & Cheke (2008). O modelo proposto por Tang &  
 440 Cheke (2008) leva em conta as bases ecológicas apresentadas no presente estudo, presentes  
 441 através da descrição contida nas equações (1) à (19). Tang & Cheke (2008) incorporaram o  
 442 conceito de manejo integrado às equações de Nicholson & Bailey (1935), considerando a  
 443 política de monitoramento periódico de pragas e levando em conta a determinação do  
 444 limiar e do nível de dano econômico (Pedigo, 1996; Lima *et al.* 2010).

445 A idéia original de Tang & Cheke (2008) foi desenvolvida a partir de equações  
 446 diferenciais similares às equações (1) e (2) que aparecem no presente estudo. O uso de  
 447 equações diferenciais para descrever a dinâmica hospedeiro-parasitóide em tempo contínuo  
 448 foi proposto por estes autores para casos em que o estudo da dinâmica prevê a análise tanto  
 449 dentro como entre gerações. Além disso, para alguns sistemas, as gerações de hospedeiros  
 450 podem exibir sobreposição. As equações de Tang & Cheke (2008) descrevem, assim, o  
 451 sistema hospedeiro-parasitóide que, no presente texto, para facilitar o entendimento, são  
 452 dadas por notação similar à utilizada previamente (eqs. 1 e 2):

$$\frac{dp}{dt} = rp - f(p, P)P \quad (66),$$

$$\frac{dP}{dt} = nf(p, P)P - mP \quad (67).$$

453 Para introduzir a estratégia de manejo integrado no sistema, Tang & Cheke (2008)  
 454 consideraram que, caso o tamanho da população de pragas não atingisse o limiar de dano  
 455 econômico (LD), o sistema hospedeiro-parasitóide seria governado apenas pelo formalismo  
 456 teórico proposto nas equações (66) e (67). Do contrário, as populações seriam governadas  
 457 pela extensão do modelo descrito pelas equações acima, que pode ser escrita como

$$p^{t+} = (1 - z_1)p_t \quad (68)$$

$$P^{t+} = (1 - z_2)P_t + \beta \quad (69)$$

$$p(0^+) = p_0 < LD, P(0^+) = P_0.$$

458 Nas equações acima,  $p^{t+}$  e  $P^{t+}$  representam o número de hospedeiros e parasitoides,  
 459 respectivamente, após determinada estratégia de controle aplicada no tempo  $t$  assim como,  
 460  $p(0^+)$  e  $P(0^+)$  as densidades iniciais de hospedeiros e parasitoides. O termo  $z_1$  que  
 461 aparece na equação (68) é a proporção na qual a densidade da praga é reduzida por algum  
 462 método de controle que não envolva o uso de parasitóide ou predador, caso atinja o LD. A  
 463 magnitude do termo deve ser maior ou igual à zero e menor que 1. O termo  $z_2$  que aparece  
 464 na equação (69) determina uma proporção para a taxa de liberação de parasitoides, com  
 465 magnitude maior ou igual à zero.  $\beta$  é o número constante de parasitoides liberados no  
 466 tempo  $t$ . O modelo proposto por Tang & Cheke (2008) foi revisitado por Lima *et al.*  
 467 (2009), que propuseram uma extensão ao modelo, introduzindo a dimensão do espaço no  
 468 sistema. Lima *et al.* (2009) demonstraram, numericamente, a diferença entre o modelo  
 469 original proposto por Nicholson & Bailey (1935), o formalismo teórico de Tang & Cheke  
 470 (2008) e a proposição do modelo com a estratégia MIP (Tang & Cheke, 2008) recebendo a  
 471 estrutura espacial por meio de mapas acoplados em reticulados (Lima *et al.* 2009). Os  
 472 resultados indicam que a introdução da estratégia MIP no modelo teórico permite a  
 473 intervenção no tamanho populacional da espécie praga quando se estabelece um limiar de  
 474 dano econômico. Além disso, o arcabouço teórico pertinente à dimensão de espaço  
 475 introduzida no modelo de Tang & Cheke (2009) revela que a estrutura espacial é essencial  
 476 para modelos desta natureza, já que sua introdução no sistema altera significativamente os  
 477 valores de nível de dano econômico (Lima *et al.*, 2009).

480 Modelar sistemas tróficos não é uma tarefa trivial, sobretudo no contexto de manejo  
481 de pragas. A complexidade inerente dos agroecossistemas envolve questões multifatoriais  
482 que demandam muitas vezes análises pormenorizadas do sistema, a fim de estabelecer  
483 conduta de parametrização adequada, realçando os aspectos realmente importantes para o  
484 processo de modelagem. O desafio é então selecionar processos que descrevam,  
485 sucintamente, o sistema ao qual se pretende modelar, porém sem perder elementos básicos  
486 que o governam (Schaalje *et al.* 1989). O presente estudo serviu para apresentar e realçar  
487 as bases ecológicas essenciais para a modelagem da dinâmica populacional de pragas e  
488 inimigos naturais, valendo-se da teoria predador-presa direcionada ao manejo integrado de  
489 pragas. Os estudos realizados com formulações matemáticas aplicados ao contexto de  
490 controle de pragas nem sempre têm combinado diferentes estratégias para o manejo  
491 integrado (Banks *et al.* 2008), como apresentado nesta revisão e nas proposições de Tang  
492 & Cheke (2008) e Lima *et al.* (2009). A introdução da dimensão de manejo integrado na  
493 formulação teórica aparece pela adição de termos que representam a intervenção através de  
494 pesticidas e/ou pela inclusão de políticas de manejo expressas por monitoramento de níveis  
495 populacionais críticos, intervenções periódicas e inclusão da dimensão estocástica no  
496 sistema. Os dois últimos itens mencionados aparecem como proposições no presente  
497 estudo.

498 Não há como estabelecer metas para a abordagem teórica de sistemas envolvendo  
499 controle de pragas sem levar em conta alguns aspectos importantes para os cenários atuais  
500 e futuros em escala global de agroecossistemas. Dentre eles destacamos o confronto entre a  
501 demanda crescente de suprimento alimentar e os surtos de pragas ocasionados por  
502 mudanças climáticas, os processos de invasão biológica decorrentes da alta mobilidade  
503 entre diferentes áreas do planeta nos tempos atuais, a variabilidade genética decorrente do  
504 perfil das populações de pragas sujeitas à altas taxas de migração, o histórico de políticas  
505 de controle de pragas convencionalmente adotado e a necessidade de implementação de  
506 metodologia alternativa para garantir segurança e eficácia em programas de manejo. Além  
507 desses aspectos, não se pode deixar de lado as influências causadas por mecanismos  
508 biológicos praticamente ainda desconhecidos, advindos da modernização e introdução de  
509 ações direcionadas à biotecnologia. Esse cenário diferenciado gera desafios de alta  
510 magnitude, indicando a necessidade da implementação de programas de ações  
511 multidisciplinares. Neste sentido, a modelagem matemática com ênfase na teoria predador-  
512 presa passa a constituir ferramenta indispensável para a elaboração de programas de  
513 manejo de pragas de cunho multidisciplinar.

514

515

## 516 **AGRADECIMENTOS**

517 Os autores desta revisão agradecem o suporte financeiro concedido através de bolsas de  
518 estudo e de pesquisa concedidas pela FAPESP e pelo CNPq.

519

520

521

522

523

524

525

## 526 **REFERÊNCIAS:**

- 528 BANKS, H. T., BANKS, J. E., JOYNER, S. L., STARK, J. D. 2008. Dynamic models for  
529 insect mortality due to exposure to insecticides. *Mathematical and Computer Modelling*,  
530 48: 316-332.
- 531 COSTA, M.I.S. & GODOY, W.A.C. 2010. *Fundamentos da ecologia teórica*. Manole, São  
532 Paulo, SP. 66p.
- 533 CUSHING, J. M., COSTANTINO, R. F., DENNIS, B., DESHARNAIS, R. A., HENSON,  
534 S. M. 2003. *Chaos in ecology*. Academic Press, Amsterdam, 225p.
- 535 DE CLERQ, P., MOHAGHEG, J., TIRRY, L. 2000. Effect of host plant on the functional  
536 response of the predator *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae). *Biological*  
537 *Control*, 18:65-70.
- 538 EVANS, E.W. & TOLLER, T.R. 2007. Aggregation of polyphagous predators in response  
539 to multiple prey: ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae) foraging on alfalfa. *Population*  
540 *Ecology* 49: 29–36.
- 541 HASSEL, M.P. 1984. Inseticides in Host-Parasitoid Interactions. *Theoretical Population*  
542 *Biology* 26:378-386.
- 543 HOLLING, C.S. 1965. The functional response of predators to prey density and its role in  
544 mimicry and population regulation. *Memoirs of the Entomological Society of Canada*,  
545 45:1-60.
- 546 KID, D., AMARASEKARE, P. 2011. The role of transient dynamics in biological pest  
547 control: insights from a host-parasitoid community. *Journal of Animal Ecology*, DOI:  
548 10.1111/j.1365-2656.2011.01881.x.
- 549 KOT, M. 2001. *Elements of mathematical ecology*. Cambridge University Press,  
550 Cambridge, CAM. 453p.
- 551 LIMA, E.A.B.F.; FERREIRA, C.P.; GODOY, W.A.C. 2009. Ecological Modeling and Pest  
552 Population Management: a Possible and Necessary Connection in a Changing World.  
553 *Neotropical Entomology* 38:699-707.
- 554 LOTKA. 1925. *Elements of physical biology*. Baltimore, Williams and Wilkins Company,  
555 460p.
- 556 MAY, R. M.; OSTER, G. F. 1976. Bifurcations and dynamic complexity in simple  
557 ecological models. *American Naturalist*, 110: 573-599.
- 558 MURDOCH, W.W.; CHESSON, J.; CHESSON, P.L. 1985. Biological controle in theory  
559 and practice. *American Naturalist*, 125: 344-366.
- 560 NICHOLSON, A.J. & BAILEY, V.A. 1935. The balance of animal populations.  
561 *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1935: 551-598.
- 562 PEDIGO, L.P. & ZEISS, M.R. 1996. *Analyses in insect ecology and management*. Iowa  
563 State University Press, Ames, IA. 168p.
- 564 PROUT, T. & McCHESNEY, F. 1985. Competition among immatures affects their adult  
565 fertility: population dynamics. *American Naturalist*, 126: 521-558.
- 566 SCHAALJE, G. B., STINNER, R. L., JOHNSON, D. L. 1989. Modelling insect  
567 populations affected by pesticides with application to pesticide efficacy trials. *Ecological*  
568 *Modelling*, 47:233-263.
- 569 SERRA, H.; SILVA, I.C.R.; MANCERA, P.F.A.; FARIA, L.D.B.; ZUBEN, C.J.V.;  
570 ZUBEN, F.J.V.; REIS, S.F. & GODOY, W.A.C. 2007. Stochastic dynamics in exotic and  
571 native blowflies: an analysis combining laboratory experiments and a 2-patch  
572 metapopulation model. *Ecological research*, 22: 686-695.
- 573
- 574 SOUTHWOOD, T.R.E. & HENDERSON, P.A. 2006. *Ecological Methods*. Blackwell  
575 Science. Victoria, Australia. 575p.

- 576 TANG, S. & CHEKE, R.A. 2008. Models for integrated pest control and their biological  
577 implications. *Mathematical Bioscience*, 215: 115-125.
- 578 VAN LENTERN, J. C. 2000. Measures of success in biological control of arthropods by  
579 augmentation of natural enemies, pp. 77-103. In: S. Wratten and G. Gurr (eds). *Measures*  
580 *of success in biological control*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The  
581 Netherlands.
- 582 VOLTERRA, V. 1926. Fluctuations in the abundance of a species considered  
583 mathematically. *Nature*. 118: 558-560.
- 584 ZHANG, H., GEORGESCU, P., CHEN, L. 2008. On the impulsive controllability and  
585 bifurcation of a predator-pest model of IPM. *Biosystems* 93: 151-171.
- 586
- 587