

DESENVOLVIMENTO E APLICAÇÃO DE MODELOS  
MATEMÁTICOS PARA O CONTROLE DA *DIAPHORINA CITRI* VIA  
MANEJO INTEGRADO E ESTUDO DA INFLUÊNCIA DA  
TEMPERATURA SOBRE A DINÂMICA POPULACIONAL DE  
*TALITROIDES TOPITOTUM*

Ernesto Augusto Bueno da Fonseca Lima

Dissertação apresentada à Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” para a obtenção do título de Mestre em Biometria.

BOTUCATU  
São Paulo - Brasil  
Abril – 2010

DESENVOLVIMENTO E APLICAÇÃO DE MODELOS  
MATEMÁTICOS PARA O CONTROLE DA *DIAPHORINA CITRI* VIA  
MANEJO INTEGRADO E ESTUDO DA INFLUÊNCIA DA  
TEMPERATURA SOBRE A DINÂMICA POPULACIONAL DE  
*TALITROIDES TOPITOTUM*

Ernesto Augusto Bueno da Fonseca Lima

Orientadora: Profa. Dra. **Cláudia Pio Ferreira**

Dissertação apresentada à Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” para a obtenção do título de Mestre em Biometria.

BOTUCATU  
São Paulo - Brasil  
Abril – 2010

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO DE AQUIS. E TRAT. DA INFORMAÇÃO  
DIVISÃO TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CAMPUS DE BOTUCATU - UNESP  
BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: ROSEMEIRE APARECIDA VICENTE

Lima, Ernesto Augusto Bueno da Fonseca.

Desenvolvimento e aplicação de modelos matemáticos para o controle da *Diaphorina citri* via manejo integrado e estudo da influência da temperatura sobre a dinâmica populacional de *Talitroides topitotum* / Ernesto Augusto Bueno da Fonseca Lima. – Botucatu, 2010

Dissertação (mestrado) – Instituto de Biociências de Botucatu, Universidade Estadual Paulista, 2010.

Orientador: Cláudia Pio Ferreira

Assunto CAPES: 90000000

1. Biometria. 2. Modelos matemáticos.

Palavras-chave: *Diaphorina citri*; Modelos matemáticos; *Tamarixia radiata*; *Talitroides topitotum*.

## Dedicatória

*Dedico esse trabalho aos meus pais e ao meu irmão, por sempre acreditarem em mim e por todas as noites que encontrava seus sorrisos a minha espera.*

## Agradecimentos

Primeiramente agradeço a Deus por ter me dado paz para que conseguisse completar mais essa etapa em Botucatu e por ter guiado meus passos durante minha vida.

Aos meus pais, Ernesto G. Lima e Sônia M. F. Lima, por me incentivarem em todos os momentos, dando-me sábios conselhos e perdendo a minha ausência em diversos momentos. Ao meu irmão Lucas F. B. F. Lima por todos os dias de companheirismo, por todas os momentos juntos e pela paciência que sempre teve comigo.

À Katia Prado Fernandes por estar presente em todos os momentos, pelas incontáveis noites no departamento, pelo exemplo de dedicação e por me mostrar que tudo é possível.

Aos professores, amigos e funcionários do departamento de bioestatística. Em especial ao amigo Rodrigo S. S. Viana pelas incontáveis discussões sobre trabalhos e assuntos diversos.

Ao professor Wesley A. C. Godoy por sua motivação e incentivo em todas tardes de discussão e por estar sempre aberto a novas idéias.

Em especial agradeço à professora Claudia Pio Ferreira pelo voto de confiança depositado nesses quase seis anos. Agradeço por todas as coisas que me ensinou, pela confiança, paciência, por sempre exigir que o melhor fosse feito e principalmente, pela amizade.

*Este trabalho foi financiado pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) e pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP).*

*“O comportamento de um físico em relação à Matemática  
é similar a de um ladrão inteligente em relação ao código penal:  
ele estuda apenas o suficiente para evitar punições.”*

I. M. Gelfand

# Sumário

	Página
<b>LISTA DE FIGURAS</b>	<b>vii</b>
<b>LISTA DE TABELAS</b>	<b>ix</b>
<b>RESUMO</b>	<b>x</b>
<b>SUMMARY</b>	<b>xiii</b>
<b>A. MODELO MATEMÁTICO NÃO AUTÔNOMO PARA A DINÂMICA POPULACIONAL DE UM ANFÍPODE</b>	<b>1</b>
<b>A.1 REVISÃO DE LITERATURA</b>	<b>2</b>
<b>A.2 MATERIAL E MÉTODOS</b>	<b>6</b>
A.2.1 Coleta de Dados . . . . .	6
A.2.2 Formulação do Modelo . . . . .	7
<b>A.3 RESULTADOS E DISCUSSÃO</b>	<b>13</b>
<b>A.4 CONCLUSÕES</b>	<b>20</b>
<b>B. TÉCNICAS MATEMÁTICAS E COMPUTACIONAIS NO MA- NEJO INTEGRADO DE PRAGAS</b>	<b>21</b>
<b>B.1 REVISÃO DE LITERATURA</b>	<b>22</b>
B.1.1 Manejo Integrado de Pragas . . . . .	22

---

B.1.2	O uso de <i>Tamarixia radiata</i> no combate a <i>Diaphorina citri</i> . . . . .	24
B.1.2.1	Características biológicas da <i>D. citri</i> . . . . .	25
B.1.2.2	Características biológicas da <i>T. radiata</i> . . . . .	27
<b>B.2</b>	<b>MATERIAL E MÉTODOS</b>	<b>29</b>
B.2.1	Modelo para a dinâmica populacional sem o MIP . . . . .	29
B.2.2	Modelo para a dinâmica populacional com o MIP . . . . .	31
B.2.3	Modelo espacial para a dinâmica populacional com o MIP . . . . .	33
<b>B.3</b>	<b>RESULTADOS E DISCUSSÃO</b>	<b>35</b>
B.3.1	Modelos sem distribuição espacial . . . . .	35
B.3.2	Modelo com distribuição espacial . . . . .	40
<b>B.4</b>	<b>CONCLUSÕES</b>	<b>42</b>
	<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b>	<b>44</b>
	<b>APÊNDICES</b>	<b>54</b>
<b>I</b>	<b>CÁLCULO DA ESTABILIDADE PARA O MODELO DE <i>T. TOPITOTUM</i></b>	<b>54</b>
<b>II</b>	<b>CÁLCULO DA ESTABILIDADE PARA O MODELO DE <i>D. CITRI</i> E <i>T. RADIATA</i></b>	<b>59</b>

## Lista de Figuras

	Página
1	Espécime adulto de <i>T. topitotum</i> . Foto de OzWildLife. . . . . 4
2	Onda de recrutamento anual ajustada aos dados experimentais. Os valores dos parâmetros são $a_0 = 0,2$ , $a_1 = 0,76$ , $a_2 = 0,8$ , $d_0 = 297$ , $d_1 = 13$ , $s_0 = 29,70$ e $s_1 = 11,1$ . . . . . 9
3	Taxa de mortalidade dos adultos em função da temperatura. A linha contínua representa a curva ajustada ao dados experimentais indicados pelo símbolo (+). . . . . 12
4	Evolução temporal da população (soma de jovens e adultos) de Novembro de 2004 à Novembro de 2005. Na linha contínua tem-se os resultados da simulação e na linha tracejada os resultados experimentais. . . . . 15
5	Temperatura média anual para o período entre 1955 e 2004. Linha contínua representa os dados metereológicos e a linha pontilhada a regressão linear para o ajuste dos dados. . . . . 16
6	Evolução temporal da população (soma de jovens e adultos) de 2001 à 2006. . . . . 17
7	Abundância da população em função da temperatura. . . . . 18
8	Tempo para a a população ser extinta em função da temperatura. . . 18
9	Danos causados pelas ninfas de <i>D. citri</i> . Foto de Rogers & Stansly (2006) . . . . . 26
10	Ovos de <i>D. citri</i> . Foto de David Hall, USDA Agricultural Research Service. . . . . 26

---

11	Diferentes estágios de desenvolvimento de <i>D. citri</i> . Foto de David Hall, USDA Agricultural Research Service. . . . .	27
12	Diferentes estágios de vida para <i>T. radiata</i> . Foto (a) de Rogers & Stansly (2006) e Foto (b) de Torres (2009). . . . .	28
13	Em vermelho resposta funcional do tipo I, em verde resposta funcional do tipo II e em azul resposta funcional do tipo III . . . . .	30
14	Malha utilizada nas simulações. Consiste em 16 talhões de mesmo tamanho (da ordem de $45 \times 45$ árvores em cada talhão). . . . .	33
15	Vizinhança de Moore de raio 1. O símbolo <b>X</b> representa o sítio analisado e os círculos representam sua vizinhança. . . . .	34
16	Evolução temporal da população de <i>D. citri</i> (soma de $O$ , $N_1$ , $N_2$ e $F$ ) representada pela linha contínua e na linha pontilhada população de <i>T. radiata</i> (soma de $J$ e $P$ ). O valor escolhido para $K$ foi 7500. . . .	37
17	Evolução temporal da população de <i>D. citri</i> e <i>T. radiata</i> utilizando as estratégias do MIP. . . . .	38
18	Intervalo de aplicação do MIP $\Delta t$ em função do nível de controle $NC$ para diferentes valores de $\tau$ . . . . .	39
19	Quantidade de aplicações em 15 anos em função do nível de controle $NC$ para diferentes valores de $\tau$ . . . . .	39
20	Distribuição espacial das fêmeas adultas de <i>D. citri</i> em diferentes tempos. Em verde são os sítios com $F < NC$ , em amarelo $NC < F < NDE$ e em vermelho $F > NDE$ . . . . .	41
21	Intervalo de aplicação em função do nível de controle. A linha contínua foi obtida com o modelo sem distribuição espacial e os símbolos + com o modelo espacial. . . . .	41

## Lista de Tabelas

	Página
1	Tempo de permanência mínimo e máximo em cada estágio de vida. . . . . 10
2	Número de indivíduos vivos em cada dia e taxa de mortalidade em função da temperatura para 100 animais adultos recém coletados (Ulian & Mendes, 1988). . . . . 11
3	Intervalo de variação dos valores dos parâmetros utilizados no modelo e descrição biológica (Matavelli et al., 2009). . . . . 14
4	Valores dos parâmetros utilizados no modelo para a temperatura de 20°C (Fauvergue & Quilici, 1991; Liu & Tsai, 2000; Skelley & Hoy, 2004; Qureshi & Stansly, 2009). . . . . 36
5	Valores estimados dos parâmetros utilizados no modelo. . . . . 36

DESENVOLVIMENTO E APLICAÇÃO DE MODELOS  
MATEMÁTICOS PARA O CONTROLE DA *DIAPHORINA CITRI* VIA  
MANEJO INTEGRADO E ESTUDO DA INFLUÊNCIA DA  
TEMPERATURA SOBRE A DINÂMICA POPULACIONAL DE  
*TALITROIDES TOPITOTUM*

Autor: ERNESTO AUGUSTO BUENO DA FONSECA LIMA

Orientadora: Profa. Dra. CLÁUDIA PIO FERREIRA

## RESUMO

A modelagem ecológica é uma ferramenta importante para a investigação de padrões de comportamento dinâmico em populações, interações tróficas e relações entre populações e meio ambiente, principalmente porque os padrões ecológicos que refletem tendências de oscilação populacional muitas vezes não são claramente visíveis sem instrumentos analíticos, como os modelos ecológicos. Dessa forma, a modelagem ecológica exerce um papel fundamental na descrição e entendimento de processos demográficos importantes para a dinâmica populacional. Os modelos ecológicos, além de tornarem possível a visualização de padrões ecológicos, podem também revelar padrões de persistência populacional nos diversos sistemas

---

tróficos, incluindo as relações presa-predador ou hospedeiro-parasitóide. Um bom modelo deve ser simples sem que haja prejuízo de sua predição ou do entendimento do problema e parametrizável, com parâmetros que possam ser obtidos (pelo menos boa parte deles) a partir de dados de campo e/ou laboratoriais.

Este trabalho tem como objetivos: (1) discutir o efeito da temperatura na dinâmica populacional do anfípode *Talitroides topitotum* e seu possível uso como biomonitor das atividades humanas nas florestas; (2) descrever a dinâmica populacional de *Diaphorina citri* e seu parasitóide *Tamarixia radiata* e analisar a aplicação de estratégias de Manejo Integrado de Pragas (MIP).

Os dois problemas biológicos escolhidos são de grande importância e atuais, sendo que o primeiro estuda a persistência e abundância de uma população de anfípode através do estudo dos fatores que influenciam a evolução temporal desta espécie, com enfoque na importância da mesma como biomonitor e no aquecimento global, já que os parâmetros relacionados a biologia da espécie (taxas de mortalidade, recrutamento e desenvolvimento) dependem da temperatura; já o segundo problema visa reduzir a densidade populacional de uma praga a níveis aceitáveis através de medidas de controle que combinam o uso de pesticidas e controle biológico, com o objetivo de diminuir o impacto causado pelos pesticidas sob o ambiente e minimizar o custo da aplicação deste tipo de técnica pelo produtor. As duas espécies tratadas (*Talitroides topitotum* e *Diaphorina citri*) são invertebrados com um rápido crescimento populacional e com grande influência de fatores abióticos (temperatura, umidade, chuva) em seu ciclo de vida. As questões que surgem do ponto de vista ecológico, econômico e, a quantidade de dados experimentais e de campo relacionados aos dois problemas, motivam o estudo e desenvolvimento de modelos matemáticos, os quais possibilitam a realização rápida de “experimentos computacionais” em situações hipotéticas motivadas por questões reais.

Para melhor distinção dos temas discutidos neste trabalho, dividiu-se essa dissertação em *Parte A* e *Parte B*. Na *Parte A*, tem-se inicialmente uma descrição das características biológicas de *T. topitotum* e um breve histórico da in-

trodução de espécies não-nativas. Em seguida descreve-se o modelo matemático desenvolvido e investiga-se a influência da temperatura no comportamento da dinâmica da população de *T. topitotum*. Analisa-se as estratégias reprodutivas adotadas por esse anfípode e o impacto do aumento da temperatura sobre a abundância dessa espécie. Os resultados obtidos pelas simulações indicam que os picos de reprodução no verão, devido ao aumento da temperatura, são essenciais para a sobrevivência da espécie e que o aumento da temperatura é benéfico para a espécie invasora.

Na *Parte B*, apresenta-se uma revisão de literatura dos modelos de MIP e em seguida tem-se a descrição das características biológicas de *D. citri*, importante praga da laranja por ser o vetor do causador do “greening”, e de seu parasitóide *Tamarixia radiata*. Finalmente, desenvolve-se três modelos matemáticos para a interação entre as duas populações: o primeiro sem a aplicação do MIP, o segundo com a aplicação de MIP e o terceiro com aplicação do MIP e estrutura espacial. Os resultados obtidos indicam que o nível de controle da praga pode ser alterado em favor do produtor e que estratégias de controle periódicas podem ser aplicadas, quando o intervalo entre as aplicações do MIP e, a quantidade de pesticidas e parasitóides liberados forem previamente conhecidas. O modelo espacial mostra que o intervalo entre a aplicação do MIP é sobrestimado pelo modelo não espacial e que as estratégias de controle podem ser otimizadas através destes modelos, por exemplo, direcionando a busca e controle da praga para a fronteira dos talhões.

**Palavras-Chave:** *Talitroides topitotum*; *Diaphorina citri*; *Tamarixia radiata*; Modelos Matemáticos.

**THE DEVELOPMENT AND APPLICATION OF MATHEMATICAL  
MODELS FOR THE CONTROL OF *DIAPHORINA CITRI* USING  
INTEGRATED MANAGEMENT AND STUDY OF THE INFLUENCE  
OF TEMPERATURE ON THE POPULATION DYNAMICS OF  
*TALITROIDES TOPITOTUM***

Author: ERNESTO AUGUSTO BUENO DA FONSECA LIMA

Adviser: Profa. Dra. CLÁUDIA PIO FERREIRA

**SUMMARY**

Ecological modeling is an important tool for investigating dynamic behavior patterns in populations, trophic interactions and interactions between population and habitat, mainly because ecological patterns that reflect trends in population oscillations are often not clearly without analytical tools such as ecological models. Thus, ecological modeling plays a fundamental role in the description and understanding of important demographic processes in population dynamics. The ecological models, besides making possible the visualization of ecological patterns, may also reveal patterns of population persistence in many trophic systems, including predator-prey relationships or host-parasitoid. A good model should be simple

---

without compromising its prediction or understanding of the problem, with parameters that can be obtained (at least most of them) from field data or laboratory experiments.

This work has the following objectives: (1) discuss the effect of temperature on the population dynamics of the amphipod *Talitroides topitotum* and, its possible use as biomonitor of human activities on forests, (2) describe population dynamics of *Diaphorina citri* and its parasitoids *Tamarixia radiata* and, discuss the implementation of strategies of Integrated Pest Management (IPM).

The two problems studied here, are of great biological importance been the first one related to the study of persistence and abundance of an amphipod population through the analyse of the factors that influence the species temporal evolution, with emphasis on the importance of this species as biomonitor and in the global warming, since the parameters related to the species biology (mortality rate, recruitment wave, development rate) are temperature dependent; the second one is related to reduction of a pest population to acceptable levels by control mechanisms that combine the use of pesticides and biological control, with the aim of reducing the impact caused by pesticides in the environment without increasing the produce costs. The two species (*Talitroides topitotum* and *Diaphorina citri*) are invertebrates with rapid population growth and under great influence of abiotic factors on its life cycle. The issues that arise from the ecological and economic point of view, and the quantity of experimental and field data related to both problems motivated the development of mathematical models which can be use as a computational tools to test hypothetical situations inspired on real questions.

To a better understanding of the issues discussed in this work, this dissertation is divided into *Part A* and *Part B*. In *Part A*, we started with an initial description of the biology of *T. topitotum* and a brief history of the introduction of non-native species. Then, we describe the mathematical model and investigate the influence of temperature on the population dynamics of *T. topitotum*. We analyzed the reproductive strategies adopted by this amphipod and the impact of the

increasing temperature on the abundance of the specie. The results obtained from simulations indicate that the peaks of reproduction in the summer, due to rising temperatures, are essential for the survival of the specie and that the temperature increase promote the colonization and persistence of the exotic specie.

In *Part B*, we made a review of models of IPM and present a description of the biology of *D. citri* and its parasitoid *Tamarixia radiata*. Finally, three mathematical models were developed to analyse the interaction between the two populations, been the first one without the application of IPM, the second with the application of IPM and the third one with the application of IPM and spatial structure. The results indicate that the economic threshold level can be changed in favor of the producer and that periodic control strategies can be applied when the interval between applications of the MIP and the amount of pesticides and parasitoids released are previously known. The spatial model shows that the interval between the application of MIP is overestimated by the non spatial model and that optimum control strategies can be developed using these models, for example, directing the search and pest control to the border of the plantations.

**Key-Words:** *Talitroides topitotum*; *Diaphorina citri*; *Tamarixia radiata*; Mathematical Models.

*Parte A*  
*Modelo Matemático não Autônomo para a Dinâmica*  
*Populacional de um Anfípode*

## A.1 REVISÃO DE LITERATURA

A ordem Amphipoda (*Crustacea: Malacostraca*) é um grupo com cerca de 6000 espécies, divididas em quatro subordens: *Gammaridea*, *Hyperiidea*, *Caprellidea* e *Ingolfiellidea*, sendo seus representantes primariamente aquáticos, em sua maioria marinhos (Friend & Richardson, 1986). A subordem *Gammaridea* é a mais representativa, com aproximadamente 80% das espécies descritas. Dentro desta subordem, a família *Talitridae* é conhecida por ser a única com representantes aquáticos e representantes adaptados à vida terrestre ou semiterrestre (Friend & Richardson, 1986; Ulian & Mendes, 1988), chamados anfípodes terrestres. Apesar de serem pouco adaptados para viver em terra, devido a perda de água para o ambiente, estes anfípodes conseguiram se estabelecer em lugares relativamente distantes de fontes de água, cortando todos os vínculos com a água em termos de reprodução, distribuição e alimentos, sendo descrita a transição do ambiente aquático para o terrestre por Hurley (1968) (Ulian & Mendes, 1988).

Anfípodes terrestres pertencem à fauna da serapilheira e vivem na sua interface com o solo, se abrigando sob folhas, em árvores caídas e pedaços de madeira na terra (Hurley, 1968). Vivem em ambientes com alto grau de humidade, onde estão protegidos contra desidratação e as trocas gasosas são facilitadas (Ulian & Mendes, 1988). Durante a época da seca migram verticalmente penetrando no solo, alimentam-se de material vegetal em decomposição, participando ativamente da dinâmica do solo, acelerando processos de decomposição e aumentando as taxas de oxigênio em decorrência dos efeitos físicos de sua locomoção (Ulian & Mendes, 1988; Alvarez et al., 2000; Lopes & Masunari, 2004c; Lam & Ma, 1989).

Os anfípodes terrestres têm, em geral, hábitos noturnos, o que mi-

nimiza a predação por aves e a desidratação (Friend & Richardson, 1986; Lopes & Masunari, 2004c). Quando estabelecidos em locais favoráveis e sem predadores, algumas espécies podem se tornar pragas e substituir anfípodes nativos (Costello, 1993; Alvarez et al., 2000). Estudos populacionais indicam que espécies invasoras de anfípodes (*Echinogammarus ischnus*) estão substituindo espécies nativas (*Gammarus fasciatus*) comuns na região dos Grandes Lagos na América do Norte (Dick et al., 1999; Palmer & Ricciardi, 2004, 2005; Kestrup & Ricciardi, 2009).

Anfípodes terrestres são capazes de se reproduzir até duas vezes durante o seu tempo de vida, com uma ninhada média de 3 a 4 ovos e um tempo médio de vida de 10 meses, tendo em média de 3 a 4 gerações por ano (Lam & Ma, 1989; Matavelli et al., 2009). A razão sexual é geralmente desviada para um excesso de fêmeas (Wenner, 1972; Bregenski & Moura, 2009; Matavelli et al., 2009).

Algumas espécies de anfípodes são utilizadas como indicadores da qualidade do ambiente, sendo o seu uso como biomonitor discutido em vários trabalhos. Por exemplo, Rainbow et al. (1998) e Fialkowski et al. (2009), estudaram a possibilidade da utilização de *Talitrus saltator* como indicadores da concentração de metais (Zn, Cd, Cu, Pb, Ag, Ni, Fe, Mn) em praias, concluindo que a quantidade de metais esta diretamente relacionada ao tamanho dos indivíduos. Já Ugolini et al. (2008) comenta que a quantidade desses anfípodes é menor em praias com um maior número de banhistas. Em Kotze & Lawes (2008) a dinâmica populacional de *Talitriator africana* em duas áreas de uma floresta com diferentes níveis de perturbação (corte de madeira) é analisada. Na área com maior perturbação foi encontrado uma quantidade maior desses anfípodes em relação a área de menor grau de perturbação, sendo este fato associado a uma menor quantidade de predadores nas regiões perturbadas.

*Talitroides topitotum* (Crustacea: Amphipoda) (Figura 1) é endêmico nas regiões tropicais e subtropicais do Indo-Pacífico e se tornou cosmopolita devido a importação de plantas (Biernbaum, 1980; Lam & Ma, 1989; Alvarez et al., 2000; Lopes & Masunari, 2004b). Foi descrito pela primeira vez através de espécimes encontrados no Sri-Lanka por Burt (1987) e desde então foi encontrado em diversas

regiões de clima tropical e temperado (Lam & Ma, 1989; Alvarez et al., 2000; Lopes & Masunari, 2004a,b,c; Bregenski & Moura, 2009; Matavelli et al., 2009).



Figura 1: Espécime adulto de *T. topitotum*. Foto de OzWildLife.

No Brasil, *T. topitotum* foi introduzido por atividades ligadas a jardinagem e paisagismo, em Castro (1972) especula-se que os primeiros exemplares tenham sido trazidos em vasos de plantas dos Estados Unidos (Lopes & Masunari, 2004c; Ulian & Mendes, 1988). Apesar da importância ecológica deste organismo, existem poucos estudos sobre a biologia populacional desta espécie. Alguns estudos populacionais de *T. topitotum* foram realizados em Hong Kong por Lam & Ma (1989), no México por Alvarez et al. (2000) e no Brasil por Lopes & Masunari (2004b,c,a), Bregenski & Moura (2009) e Matavelli et al. (2009). Esses estudos permitem compreender algumas características biológicas da espécie e os fatores que influenciam sua dinâmica populacional (Ulian & Mendes, 1987, 1988). Dentre os fatores considerados importantes para esses anfípodas, a mudança climática tem recebido grande atenção, pois a temperatura possui um efeito direto em seu desenvolvimento e, conseqüentemente, na dinâmica populacional da espécie (Nilsson, 1977; Hill, 1988; Ulian & Mendes, 1988; Cowling et al., 2003; Obenat et al., 2006; Pavesi et al., 2007). Alguns estudos têm mostrado que a temperatura ambiente é um fator regulador para *T. topitotum*, que prefere temperaturas entre 20°C a 26°C (Ulian & Mendes, 1988;

Lopes & Masunari, 2004b).

Modelos matemáticos podem ajudar a entender, explicar e prever a dinâmica populacional através de equações matemáticas que representam o fenômeno biológico (Hastings, 1996). Entre os modelos desenvolvidos para estudos populacionais os modelos contínuos, expressos por equações diferenciais ordinárias, provêm uma boa descrição dos processos populacionais inerentes de espécies em que ocorrem sobreposições de gerações, como o *T. topitotum* (Lam & Ma, 1989; Hastings, 1996; Thieme, 2003; Neal, 2004; Edelstein-Keshet, 2005). Ao considerar em sua metodologia, as taxas de mortalidade, períodos de recrutamento, crescimento e outros fenômenos biológicos, esses modelos são ferramentas importantes para analisar o comportamento da espécie baseada em suas características e contribuem para um maior conhecimento de sua biologia (Anastácio et al., 2003; De Roos, 2008).

Com relação ao uso de modelagem matemática no estudo da dinâmica populacional de anfípodes podemos citar os trabalhos de Hatcher et al. (1999), McCurdy et al. (2001), Anastácio et al. (2003) e Mouritsen et al. (2005). Em particular, Hatcher et al. (1999) modelaram o efeito do parasitismo na dinâmica populacional de um anfípode marinho e concluíram que o parasita é transmitido pelas fêmeas adultas do anfípode diretamente para a próxima geração através do ovo, gerando um aumento na proporção de fêmeas na população e conseqüentemente, um aumento na probabilidade de extinção da espécie devido à falta de machos; McCurdy et al. (2001) estudaram a reprodução de fêmeas de anfípodes infectadas por tremátodes, concluindo que a reprodução deve ocorrer logo após ela ser parasitada para que a fertilidade seja máxima; Anastácio et al. (2003) desenvolveram um modelo para a dinâmica populacional de *Talitrus saltator* visando analisar os fatores que influenciam a reprodução desta espécie, e concluíram que a influência da temperatura na reprodução é o mais importante; Mouritsen et al. (2005) analisaram a influência do aumento da temperatura no parasitismo em anfípodes e concluíram que o parasitismo aumenta a taxa de mortalidade proporcionalmente ao aumento da temperatura.

Nesse trabalho, será desenvolvido um modelo matemático com base nas

---

características biológicas do *T. topitotum*, que tem como objetivos: (a) investigar a influência da temperatura no comportamento da dinâmica da população de *T. topitotum*; (b) analisar as estratégias reprodutivas adotadas por esse anfípode; (c) discutir o impacto do aumento da temperatura sobre a abundância dessa espécie e a possibilidade de seu uso como biomonitor.

## A.2 MATERIAL E MÉTODOS

### A.2.1 Coleta de Dados

A coleta foi realizada por Uehara-Prado et al. (2009); Matavelli et al. (2009) no Parque Estadual da Serra do Mar - Núcleo Santa Virginia (NSV) ( $23^{\circ}17'23''S$ ,  $45^{\circ}03'45''W$ ), São Paulo, Brasil. A área é coberta por floresta ombrófila densa montana, entremeada por manchas de Floresta Atlântica em regeneração e plantios de *Eucalyptus spp.*. Apresenta um relevo escarpado, com vales encaixados, em altitude variando de 740 a 1620 metros. O clima da região é úmido, sem estação seca, com precipitação média anual de 2180 mm.

As amostragens foram feitas com armadilhas de queda (pitfall) consistindo de copos plásticos de 500 ml com 8,5 cm de abertura, nivelados ao solo, contendo no seu interior propileno-glicol 30%, formol 0,1% e algumas gotas de detergente para quebrar a tensão superficial do líquido. Os frascos foram protegidos da chuva direta e da queda de folhas por uma estrutura circular de isopor montada sobre cada um dos copos. As armadilhas foram dispostas em transectos de 5 frascos por área, distantes 2 metros entre si. Um conjunto de 5 armadilhas foi considerado como uma unidade amostral. O material era retirado do campo 6 dias após sua abertura.

As amostragens foram feitas em duas áreas contrastantes dentro do NSV distantes entre si cerca de 8 km, sendo uma com histórico acentuado de perturbação antrópica (corte raso de madeira e queima) e outra com menor grau de alteração antrópica (corte seletivo de madeira), sendo que cada uma das duas áreas recebeu 6 unidades amostrais distantes entre si, no mínimo, em 100 m. A técnica

de amostragem utilizada permitiu que uma quantidade adequada de réplicas fosse estabelecida, minimizando os efeitos de heterogeneidade dentro de cada local de amostragem, e propiciou a obtenção de amostras representativas e padronizadas, válidas para comparação entre as áreas de estudo. As coletas ocorreram no período de Novembro de 2004 a Maio de 2005, compreendendo o final da primavera, o verão e o começo do outono, período favorável ao aumento da atividade dos anfípodas, devido às temperaturas mais altas. Em cada mês de amostragem foi registrada a temperatura máxima e a mínima. Após a amostragem, o material foi triado em laboratório, preservado em álcool 70% e etiquetado. Todo material coletado está depositado no Museu de História Natural (MHN), IB/UNICAMP.

O número de indivíduos de cada amostra foi contado e todos os indivíduos foram sexados. Foram realizadas medições do comprimento cefálico e do comprimento corpóreo total. As amostras foram analisadas sob lupas providas de oculares micrométricas com régua milimetrada. Os indivíduos de cada unidade amostral foram contados em placa de Petri acrescida com álcool 70%, a fim de evitar a desidratação, o que poderia influenciar no tamanho corpóreo. Para as avaliações morfométricas, os indivíduos foram posicionados de forma padrão, com as pernas voltadas para a direita em relação à régua. A presença de ovos foi registrada e os mesmos foram removidos para contagem (número de ovos por fêmea) e medição do tamanho (comprimento e largura). Em amostras com  $N > 25$  foram realizadas re-amostragens, sobre placas de Petri. Para tal, foi medido o número de indivíduos presentes em um quarto (1/4) da placa após a amostra ser vertida dentro dela.

### **A.2.2 Formulação do Modelo**

O modelo compartimental construído considera três estágios de vida do *T. topitotum*, a saber, ovos, fêmeas jovens e adultas. Os indivíduos são classificados como adultos quando estão aptos a reproduzir, sendo a maturidade baseada no tamanho; o indivíduo é considerado apto para reprodução se seu tamanho ultrapassar 4,57mm, que foi o tamanho da menor fêmea com ovos coletada em todas as

amostras (Matavelli et al., 2009).

Seja  $O(t)$ ,  $J(t)$  e  $F(t)$  a abundância de ovos, jovens e adultas de *T. topitotum* no tempo  $t$ , respectivamente. O modelo baseia-se nos seguintes pressupostos: a quantidade de ovos aumenta em função da onda de recrutamento  $\alpha(t)$ , da taxa de fertilidade  $\gamma$  e do número de ovos por fêmea fértil  $\phi$ . Esse aumento da quantidade de ovos é limitado pela capacidade suporte do meio  $K$ , ou seja, pela quantidade máxima de indivíduos para os quais o meio consegue fornecer condições favoráveis ao desenvolvimento, e decresce devido à taxa de eclosão  $\sigma_o(t)$  (dias<sup>-1</sup>). Entretanto, nem todos os ovos sobrevivem e ainda, nem todos dão origem a fêmeas, portanto, considerou-se que somente uma proporção  $\tau$  de ovos contribuem para o crescimento da população de jovens, a qual decresce devido à taxa de mortalidade  $\mu_j(t)$  (dias<sup>-1</sup>) e à taxa de transição de jovens para adultos  $\sigma_j(t)$  (dias<sup>-1</sup>). Finalmente, o número de fêmeas adultas aumenta pela transição de jovens para adultos e decresce de acordo com a taxa de mortalidade  $\mu_f(t)$  (dias<sup>-1</sup>). Logo, a dinâmica populacional de *Talitroides topitotum* é descrita pelo seguinte sistema de equações diferenciais ordinárias:

$$\begin{cases} \frac{dO}{dt} &= \alpha(t)\gamma\phi F e^{(-\frac{O}{K})} - \sigma_o(t)O, \\ \frac{dJ}{dt} &= \tau\sigma_o(t)O - (\mu_j(t) + \sigma_j(t))J, \\ \frac{dF}{dt} &= \sigma_j(t)J - \mu_f(t)F. \end{cases} \quad (1)$$

em que, os parâmetros  $\sigma_o(t)$ ,  $\sigma_j(t)$ ,  $\mu_j(t)$  e  $\mu_f(t)$  dependem da temperatura diária (a qual varia no tempo) e o parâmetro  $\alpha(t)$  tem dependência temporal.

De acordo com os dados experimentais, o recrutamento é dependente do tempo e possui uma taxa base constante durante o ano com picos nas temperaturas mais elevadas (Matavelli et al., 2009). A onda de recrutamento (ou taxa de recrutamento) representa a porcentagem de fêmeas na população aptas a se reproduzirem em cada instante de tempo. Durante a coleta, observou-se dois picos populacionais, um em Dezembro e outro em Fevereiro. Sendo assim, a taxa de recrutamento foi

modelada através da seguinte função (Anastácio et al., 2003):

$$\alpha(t) = a_0 + \left( a_1 e^{-\left(\frac{t-d_0}{s_0}\right)^2} + a_2 e^{-\left(\frac{t-d_1}{s_1}\right)^2} \right), \quad (2)$$

em que  $a_0$  é a taxa base de recrutamento,  $a_1$  e  $a_2$  são fatores de correção para o ajuste da curva,  $t$  é o dia do ano,  $d_0$  e  $d_1$  são os dias correspondentes a maior intensidade de recrutamento e  $s_0$  e  $s_1$  são os desvios padrões. Na Figura 2 pode-se observar o padrão da equação (2) ajustada aos dados experimentais (para determinação da intensidade e posição dos picos).

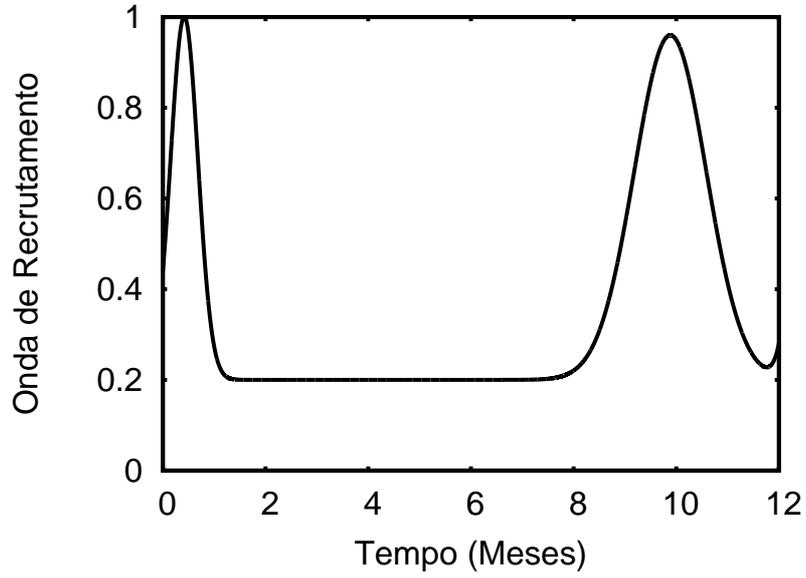


Figura 2: Onda de recrutamento anual ajustada aos dados experimentais. Os valores dos parâmetros são  $a_0 = 0,2$ ,  $a_1 = 0,76$ ,  $a_2 = 0,8$ ,  $d_0 = 297$ ,  $d_1 = 13$ ,  $s_0 = 29,70$  e  $s_1 = 11,1$ .

A influência da temperatura no crescimento é modelada por  $\sigma_o(t)$  e  $\sigma_j(t)$ , que são definidos de acordo com (Anastácio et al., 2003):

$$\sigma_i(t) = \sigma_i^{max} + \sigma_i^{dif} e^{-2.3\left(\frac{T(t)-T_o}{T_x-T_o}\right)^2}, \quad (3)$$

em que  $T(t)$  é a temperatura do dia  $t$ ,  $T_x = T_{min}$  quando  $T \leq T_o$  e  $T_x = T_{max}$  quando  $T > T_o$ . Os demais parâmetros são:  $T_{min}$  é a temperatura mínima para crescimento,  $T_{max}$  é a temperatura máxima para crescimento,  $T_o$  é a temperatura

ótima para crescimento ( $23^{\circ}\text{C}$ ),  $\sigma_i^{max}$  representa o inverso do período máximo que um indivíduo fica em um específico estágio de vida  $i$  e  $\sigma_i^{dif}$  é a diferença entre o inverso do período máximo e mínimo ( $\sigma_{min}$ ) que um indivíduo fica em um específico estágio de vida  $i$ , sendo  $i = o, j$ ; respectivamente, os estágios de ovos e jovens. Os valores de  $\sigma_i^{max}$  e  $\sigma_i^{min}$  foram ajustados de acordo com dados experimentais (Tabela 1) (Ulian & Mendes, 1987).

Tabela 1: Tempo de permanência mínimo e máximo em cada estágio de vida.

Estágio	Tempo mínimo (dias)	Tempo máximo (dias)
Ovo	45	75
Jovem	150	210

Os dados de temperatura  $T(t)$  utilizados durante a simulação foram fornecidos pela estação meteorológica localizada no Parque Estadual da Serra do Mar - São Paulo/Brasil. Foram fornecidos os dados referentes ao período de 2000 até 2008, porém a série temporal se mostrou incompleta. Escolheu-se trabalhar com os dados de temperatura a partir do ano em que todos os meses tivessem observações, e os poucos pontos da série em que não haviam medidas de temperatura foram interpolados (interpolação linear).

As taxas de mortalidade foram ajustadas de acordo com dados experimentais através do método de Kaplan-Meier o qual fornece a probabilidade de sobrevivência ( $P_S$ ) e conseqüentemente a taxa de mortalidade média para cada temperatura,  $1 - P_S$  (Kaplan & Meier, 1958; Ulian & Mendes, 1988). Ulian & Mendes (1988) mediu a sobrevivência numa população inicial de cem indivíduos durante 10 dias. Na Tabela 2 é mostrado o número de indivíduos vivos em cada dia para cada temperatura e a respectiva taxa de mortalidade, média e desvio, calculada a partir dos dados experimentais.

Tabela 2: Número de indivíduos vivos em cada dia e taxa de mortalidade em função da temperatura para 100 animais adultos recém coletados (Ulian & Mendes, 1988).

T (°C)	Dias										Taxa de Mortalidade (dias <sup>-1</sup> )
	1°	2°	3°	4°	5°	6°	7°	8°	9°	10°	
5	92	84	64	00							0,351 ± 0,439
10	99	98	97	96	95	94	93	92	91	90	0,011 ± 0,001
15	99	98	97	96	95	95	95	94	93	93	0,007 ± 0,005
20	99	99	98	97	97	97	96	96	95	95	0,005 ± 0,005
25	99	97	95	94	93	91	90	88	85	84	0,017 ± 0,008
30	93	73	70	68	66	65	00				0,200 ± 0,359

Utilizando os dados da tabela 2, a taxa de mortalidade dos adultos foi ajustada através da seguinte equação:

$$\mu_f(t) = p_0 + \left( p_1 e^{-\left(\frac{T(t)-p_2}{p_3}\right)^2} + p_4 e^{-\left(\frac{T(t)-p_5}{p_6}\right)^2} \right), \quad (4)$$

em que  $p_0 = 0,01$  é a taxa de mortalidade mínima para adultos (o termo constante  $p_0$  foi adicionado para que não houvesse temperaturas em que a taxa de mortalidade fosse igual a zero),  $p_1$  e  $p_4$  são fatores de correção para o ajuste da curva,  $T(t)$  é a temperatura medida no tempo  $t$ ,  $p_2$  e  $p_5$  são as temperaturas correspondentes ao máximo de mortalidade e  $p_3$  e  $p_6$  são os desvios padrões. Supondo que os indivíduos jovens sejam mais facilmente predados, assumiu-se que a taxa de mortalidade dos jovens é maior que a dos adultos, portanto, tem-se que a taxa de mortalidade dos jovens para cada temperatura é  $\mu_j(t) = \mu_f(t) + 0,1$ . Na Figura 3 tem-se a taxa de mortalidade calculada para os dados experimentais obtidos por Ulian & Mendes (1988) e o ajuste da taxa de mortalidade em função da temperatura. Os dados experimentais, mostrados na Tabela 2, foram ajustados pela equação (4) com parâmetros  $p_1 = 0,6694$ ,  $p_2 = 1,748$ ,  $p_3 = 4,049$ ,  $p_4 = 0,2147$ ,  $p_5 = 31,02$  e  $p_6 = 3,801$ , obtendo-se um alto grau de proximidade entre os valores ajustados com os valores experimentais, caracterizada por  $R^2 = 0,9993$ .

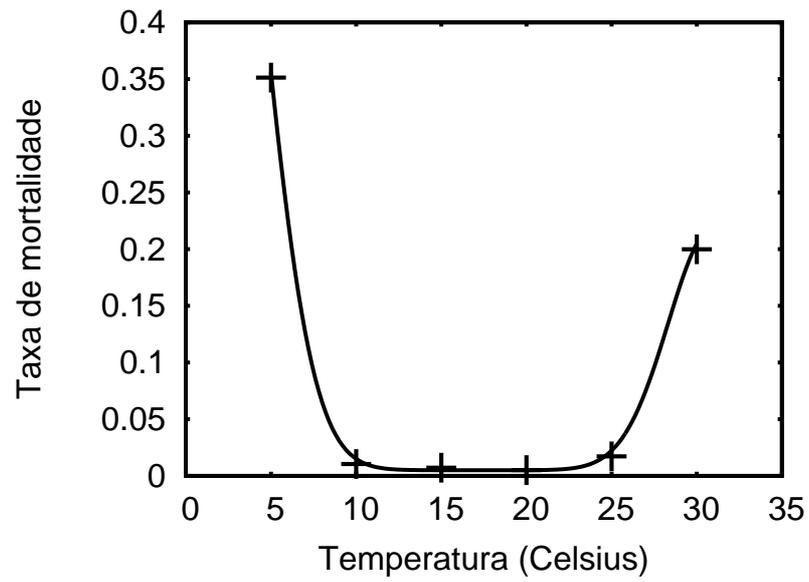


Figura 3: Taxa de mortalidade dos adultos em função da temperatura. A linha contínua representa a curva ajustada aos dados experimentais indicados pelo símbolo (+).

### A.3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

Assumindo que os parâmetros do modelo não dependem do tempo, o estado estacionário do sistema descrito em (1) pode ser analisado. Os pontos de equilíbrios são encontrados quando a taxa de variação do número de indivíduos em cada compartimento é igual a zero. O sistema (1) possui os seguintes pontos de equilíbrio:

- *Extinção da população* dada por  $E_1 = (0, 0, 0)$ ;
- *Persistência da população* dada por  $E_2 = (O^*, J^*, F^*)$ , em que:

$$O^* = K \ln \left( \frac{\bar{\alpha} \gamma \phi \tau \bar{\sigma}_j}{\bar{\mu}_f (\bar{\mu}_j + \bar{\sigma}_j)} \right), \quad J^* = \frac{\tau \bar{\sigma}_o}{\bar{\mu}_j + \bar{\sigma}_j} O^*, \quad F^* = \frac{\tau \bar{\sigma}_o \bar{\sigma}_j}{\bar{\mu}_f (\bar{\mu}_j + \bar{\sigma}_j)} O^*,$$

e  $\bar{\sigma}_j$ ,  $\bar{\sigma}_o$ ,  $\bar{\alpha}$ ,  $\bar{\mu}_f$  e  $\bar{\mu}_j$  são valores médios calculados a partir da série temporal.

Através da análise de estabilidade dos pontos de equilíbrios (ver apêndice I) pode-se observar que se a seguinte condição for satisfeita:

$$\underbrace{\frac{\bar{\alpha} \gamma \phi \tau \bar{\sigma}_j}{\bar{\mu}_f (\bar{\mu}_j + \bar{\sigma}_j)}}_{R_c} > 1, \quad (5)$$

então  $E_2$  é localmente assintoticamente estável. Caso a condição 5 não seja verdadeira, então  $E_1$  é localmente assintoticamente estável.

Reescrevendo (5) em função da onda de recrutamento obtém-se a desigualdade:

$$\bar{\alpha} > \frac{\bar{\mu}_f (\bar{\mu}_j + \bar{\sigma}_j)}{\gamma \phi \tau \bar{\sigma}_j}. \quad (6)$$

Pode-se observar que a desigualdade (6) depende dos valores médios dos parâmetros obtidos através da simulação, os quais estão relacionados com os

dados de temperatura. Na Tabela 3 tem-se o intervalo de variação dos valores dos parâmetros utilizados na simulação e uma breve descrição biológica (Matavelli et al., 2009).

Tabela 3: Intervalo de variação dos valores dos parâmetros utilizados no modelo e descrição biológica (Matavelli et al., 2009).

Parâmetro	Descrição biológica	Variação
$\tau$	razão sexual e viabilidade dos ovos	0,99
$\gamma$	taxa de fertilidade	0,25
$\phi$	número de ovos por fêmea fértil (dias <sup>-1</sup> )	2,99
$K$	capacidade de suporte do ambiente	5000
$\mu_j$	taxa de mortalidade dos jovens (dias <sup>-1</sup> )	[0,1095; 0,7745]
$\mu_f$	taxa de mortalidade dos adultos (dias <sup>-1</sup> )	[0,0095; 0,6745]
$\alpha$	taxa de recrutamento	[0,2; 1]
$\sigma_o$	taxa de eclosão (dias <sup>-1</sup> )	[0,013; 0,022]
$\sigma_j$	taxa de transição de jovens para adultos (dias <sup>-1</sup> )	[0,0047; 0,0067]

Substituindo os valores médios dos parâmetros obtidos na simulação, utilizando dados de temperaturas do período de Novembro de 2004 à Novembro de 2005, na relação dada por (6), conclui-se que  $E_2$  é estável se  $\bar{\alpha} > 0,26$ . Considerando-se apenas a taxa base de recrutamento ( $a_0$ ) sem os picos ao longo do ano, tem-se que  $\bar{\alpha} = 0,20$ , condição essa que não garante a persistência da população mas, adicionando-se os pulsos de recrutamento a condição (6) é satisfeita com  $\bar{\alpha} = 0,35$ . Consequentemente, conclui-se que a estratégia de recrutamento seguida por *T. To-pitotum* aumenta a probabilidade de sobrevivência da espécie.

Na Figura 4 tem-se a evolução temporal (soma de jovens e adultos) utilizando os dados de temperaturas do período de Novembro de 2004 à Maio de 2005. Os dados correspondentes à simulação são indicados pela linha contínua e os resultados experimentais obtidos por Matavelli et al. (2009) pela linha tracejada. A simulação foi realizada através da construção, em linguagem C, do método de

Runge-kutta de quarta ordem. Os resultados experimentais e computacionais foram normalizados para uma melhor comparação dos mesmos. Para enfatizar a robustez do sistema dinâmico, na Figura 4 tem-se a evolução temporal do sistema (1) por três anos, utilizando os mesmos valores de temperatura para todos os anos.

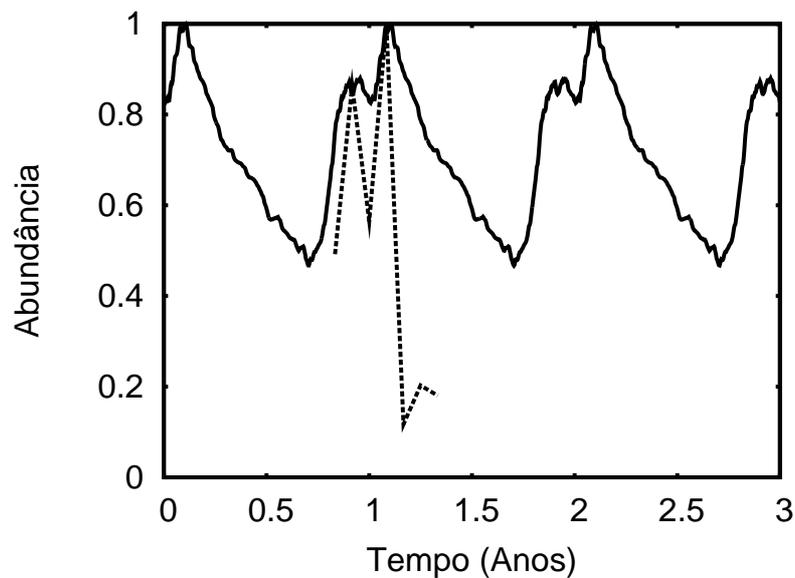


Figura 4: Evolução temporal da população (soma de jovens e adultos) de Novembro de 2004 à Novembro de 2005. Na linha contínua tem-se os resultados da simulação e na linha tracejada os resultados experimentais.

Evidências experimentais sugerem que em condições climáticas desfavoráveis, *T. topitotum* migram verticalmente, penetrando no solo a fim de aumentar as chances de sobrevivência (Ulian & Mendes, 1988). Esse comportamento explica a discrepância observada entre a simulação e os dados experimentais após os picos de recrutamento.

Apesar da coleta de dados ter sido realizada somente entre Novembro de 2004 à Maio de 2005, o modelo matemático pode ser utilizado para prever a dinâmica temporal da população e discutir os impactos do aquecimento global na população de *T. topitotum*. Analisando-se a temperatura média anual referente ao período de 1955 até 2004, fornecidas pela estação meteorológica localizada no Parque

Estadual da Serra do Mar, observa-se na Figura 5 que a temperatura média anual está aumentando. Calculou-se o coeficiente angular da reta ajustada através de uma regressão linear (linha pontilhada) e conclui-se que a temperatura vem aumentando com um coeficiente angular de 0,036 ( $R^2 = 0,75$ ), o que explica o resultado obtido na Figura 6 onde a evolução temporal (soma de jovens e adultos) utilizando dados de temperaturas do período de 2001 à 2006 é mostrada. Pode-se observar o aumento da população de *T. topitotum* em função do aumento da temperatura do parque.

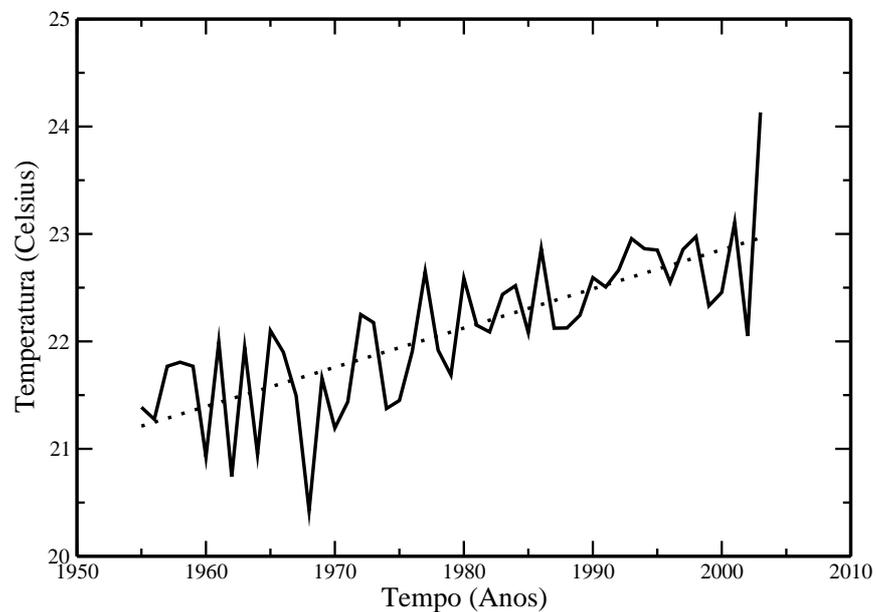


Figura 5: Temperatura média anual para o período entre 1955 e 2004. Linha contínua representa os dados meteorológicos e a linha pontilhada a regressão linear para o ajuste dos dados.

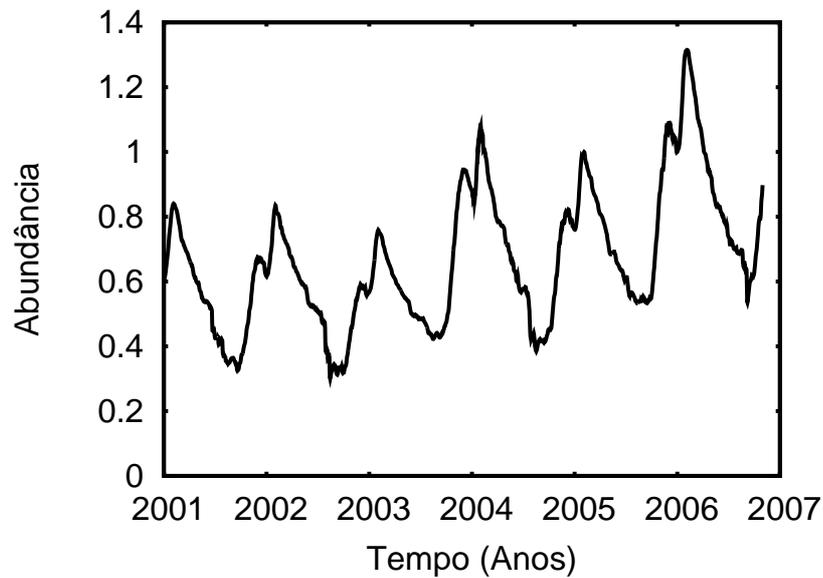


Figura 6: Evolução temporal da população (soma de jovens e adultos) de 2001 à 2006.

Na Figura 7 tem-se a abundância máxima da população em função da temperatura  $T$ . Neste caso, supõem-se que a temperatura é constante durante toda a simulação e utiliza-se os valores dos parâmetros dados para cada temperatura (Tabela 3) para simular a evolução temporal da população de *T. topitotum*. A abundância foi normalizada pelo maior valor encontrado. Observa-se que para temperaturas ( $T$ ) entre  $11^{\circ}\text{C}$  e  $24,5^{\circ}\text{C}$  a extinção da população não é um evento provável. O padrão da curva de abundância é dado pela relação entre a taxa de mortalidade e as taxas de desenvolvimento e natalidade, sendo a temperatura ótima para desenvolvimento  $23^{\circ}\text{C}$  e a temperatura com a menor taxa de mortalidade  $20^{\circ}\text{C}$ . Além disso, valores de temperatura superiores a  $24,5^{\circ}\text{C}$  ou inferiores que  $11^{\circ}\text{C}$ , constantes durante o ano, podem levar a população a extinção em uma escala de anos. Finalmente, na Figura 8 observa-se que o tempo para a espécie ser extinta decresce exponencialmente com o aumento ou diminuição da temperatura.

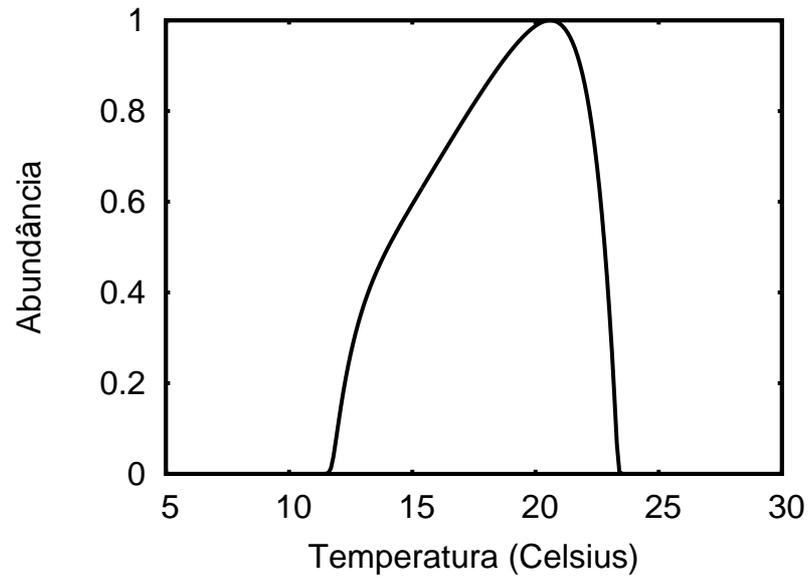


Figura 7: Abundância da população em função da temperatura.

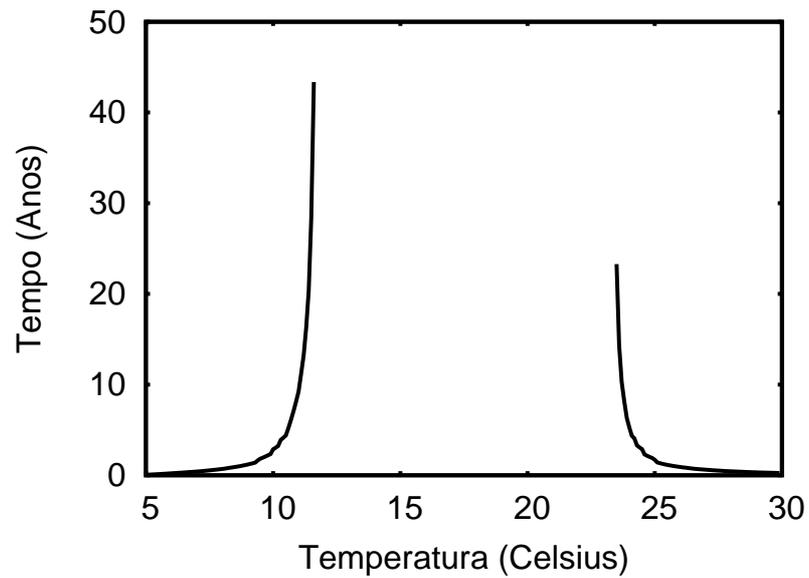


Figura 8: Tempo para a a população ser extinta em função da temperatura.

Os dados experimentais sugerem que perturbações antrópicas favorecem a população de *T. topitotum* e, conseqüentemente, a presença e abundância desses anfípodas são importantes ferramentas para um monitoramento do impacto humano causado nas florestas. Nos experimentos, encontra-se mais anfípodas nas

áreas mais perturbadas quando comparadas com áreas com menor grau de perturbação. Este fato pode ser explicado variando-se a capacidade suporte do ambiente (parâmetro  $K$ ), em particular, o parâmetro  $K$  está relacionado com a qualidade do ambiente e não determina a persistência da espécie, apenas a sua abundância no ambiente. Contudo, em Uehara-Prado et al. (2009) não foram encontradas evidências que diferenciam as áreas perturbadas e não perturbadas com relação a temperatura, fotoperíodo ou tipo de solo. Por outro lado, identificou-se uma população maior de predadores nas áreas não perturbadas, como planárias, aranhas, pássaros e pequenos mamíferos, o que explica o menor número de indivíduos nesta área como resultado da predação (o que poderia ser modelado através da inclusão de uma taxa de mortalidade adicional no compartimento dos jovens e adultos). Portanto, pode-se especular que a preservação e, conseqüentemente, a regeneração da floresta nativa, pode reduzir a população de *T. topitotum*, a qual representa uma espécie invasora deste sistema.

## A.4 CONCLUSÕES

O modelo compartimental desenvolvido foi capaz de capturar as principais características da dinâmica populacional de *T. topitotum*. Em particular, demonstrou que os picos de recrutamento para a reprodução, são essenciais para a sobrevivência de *T. topitotum*.

Através da metodologia empregada, foi possível demonstrar que a temperatura possui grande influência na abundância e persistência na população de *T. topitotum*. Também, notou-se que a média da temperatura no Parque Estadual da Serra do Mar, entre os meses de Novembro de 2004 à Novembro de 2005, é próxima de 17°C e um aumento de 1°C à 3°C na temperatura dessa região, devido a mudanças climáticas, pode favorecer o crescimento da população.

*Parte B*  
*Técnicas Matemáticas e Computacionais no Manejo*  
*Integrado de Pragas*

## B.1 REVISÃO DE LITERATURA

### B.1.1 Manejo Integrado de Pragas

Na história do uso de inseticidas tem-se como importante marco a II Guerra Mundial, na qual ambos os exércitos, aliado e alemão, utilizaram o Dicloro-Difenil-Tricloroetano (DDT) para proteger seus soldados contra os insetos (Ceccatti, 2004). Desde então, o DDT descoberto pelo suíço Paul Müller, passou a ser utilizado em grande escala na agricultura devido a sua eficiência no combate a pragas agrícolas, porém não demorou muito para que fosse notado em 1946 os primeiros casos de resistência ao pesticida em moscas domésticas (*Musca domestica*) na Suíça e Alemanha (Pal & Brown, 1974; Metcalf & Luckmann, 1994; Ceccatti, 2004; Radcliffe et al., 2009).

Além da possível resistência do inseto ao inseticida, outros efeitos deletérios estão associados ao uso indiscriminado deste produto, entre eles a contaminação dos alimentos por resíduos químicos, danos a saúde humana provocados pela ingestão de alimentos contaminados, contaminação do solo e da água e eliminação dos predadores das pragas e de outras espécies não-alvo dos pesticidas (Tang et al., 2005).

Visando minimizar a utilização de pesticidas, devido aos efeitos negativos causados por sua aplicação, e com o objetivo de minimizar o custo da produção para garantir um maior lucro ao produtor, outras técnicas de combate à pragas vêm sendo aplicadas, como o manejo integrado de pragas (MIP) (Stern et al., 1959; Matrangolo et al., 1998; Way & van Emden, 2000; Torres, 2009). Algumas das vantagens do MIP são: (1) diminuição da possibilidade de resistência ao pesticida; (2) redução

do gasto com produtos químicos; (3) menor exposição humana aos pesticidas; (4) diminuição do impacto ambiental devido ao controle de pragas (Liu et al., 2005b).

O MIP é uma estratégia de controle que combina técnicas de controle biológico, cultural e químico para reduzir a densidade populacional de pragas a níveis toleráveis que não causem dano ao produtor (Liu et al., 2005b). O nível de dano econômico (NDE) é a densidade populacional da praga capaz de causar um prejuízo ao produtor de igual valor ao seu custo de controle (Liu et al., 2005b; Tang & Cheke, 2005). Para que a população de pragas não cause dano econômico significativo, é necessário estabelecer o nível de controle (NC) da população. Quando a população atinge ou ultrapassa o NC aplica-se o MIP para que a população não ultrapasse o valor de NDE (Way & van Emden, 2000; Liu et al., 2005b; Tang & Cheke, 2008; Lima et al., 2009).

Buscando determinar a melhor combinação entre as técnicas de controle, diversos modelos vêm sendo propostos, entre eles pode-se mencionar os trabalhos de Liu et al. (2005a,b,c); Tang & Cheke (2005); Tang et al. (2005); Bhattacharyya & Bhattacharya (2007); Tang & Cheke (2008); Yang & Tang (2009); Lima et al. (2009).

Em Liu et al. (2005a,b,c) desenvolveu-se diferentes modelos de equações diferenciais ordinárias (EDO) e analisou-se a estabilidade em dois possíveis cenários, a erradicação das pragas ou a manutenção das pragas em níveis que não causem danos. Observou-se que pulsos regulares de pesticidas e liberação de predadores mantêm a densidade populacional abaixo do NDE. Já em Liu et al. (2005b) comparou-se três modelos de controle de pragas, um baseado no MIP através da aplicação de pesticidas e liberação de predadores e os outros dois através de métodos de controle clássicos, um utilizando somente a aplicação de pesticidas e o segundo tendo apenas a liberação de predadores. Os resultados obtidos pelos três modelos mostraram que o MIP possui um custo reduzido ao produtor já que o intervalo de aplicação dos métodos clássicos é menor quando comparado com o obtido para o MIP.

Tang & Cheke (2005) demonstraram que o limiar necessário para que os métodos de controle sejam aplicados pode ser alterado em favor do produtor, podendo aumentar o NC de acordo com a quantidade de predadores liberados e de pesticidas aplicados; em Tang et al. (2005) comparou-se dois tipos de aplicação do controle, o primeiro com um intervalo fixo entre as aplicações e o segundo com a aplicação do inseticida e liberação do parasitóide somente quando a população de pragas ultrapassasse o NC, e concluiu-se que a aplicação com intervalo fixo de tempo é tão efetiva quanto a outra e possui um custo operacional reduzido, pois não necessita de um monitoramento constante das populações de pragas.

Bhattacharyya & Bhattacharya (2007) consideraram a aplicação de pesticidas e a liberação de machos estéreis da praga como método de controle. Como resultado, obtiveram que a liberação de machos estéreis no sistema aliado a um uso mínimo de pesticidas garante o controle da população de praga de maneira efetiva.

Em Tang & Cheke (2008) foi proposto dois modelos, um modelo discreto e um modelo contínuo de MIP, e estudou-se o efeito da liberação de uma grande quantidade de parasitóides, onde concluiu-se que isso geraria prejuízo ao produtor. Esse resultado contra-intuitivo deve-se ao fato que a liberação de uma grande quantidade de parasitóides leva à extinção da população por falta de hospedeiros e, futuramente, ao aumento da quantidade de pragas devido à ausência do parasita. Comparando-se o modelo discreto com o modelo contínuo, tem-se que no modelo discreto a população pode ultrapassar o nível de controle, já para o modelo contínuo, devido a ação contínua da aplicação das técnicas de controle, a população jamais ultrapassa o nível de controle.

No trabalho de Lima et al. (2009) a dinâmica do modelo discreto proposto por Tang & Cheke (2008) foi analisada espacialmente (técnica de mapas acoplados), o que permitiu a inclusão de processos de migração das populações. Os resultados obtidos indicaram que, para o mesmo conjunto de parâmetros e o mesmo nível de controle, no modelo sem a distribuição espacial a população de pragas não ultrapassa o nível de dano econômico porém, assumindo uma distribuição espacial

tem-se que população de pragas causa dano ao produtor, sendo necessário diminuir o nível de controle para que não ocorra prejuízo.

### **B.1.2 O uso de *Tamarixia radiata* no combate a *Diaphorina citri***

O Brasil é o maior produtor de laranja do mundo, sendo o Estado de São Paulo responsável por 80% da produção nacional (AGRIANUAL, 2007). Atualmente a presença da *Diaphorina citri* Kuwayama (Hemiptera: Psyllidae), um psilídeo considerado um inseto cosmopolita e de importância mundial, tem gerado grande preocupação aos produtores (Wenninger & Hall, 2007; Pluke et al., 2008; Raj Boina et al., 2009; Paiva, 2009). Apesar de *D. citri* ter sido relatado pela primeira vez no Brasil na década de 40, somente adquiriu grande importância com a confirmação da transmissão da bactéria *Candidatus Liberibacter americanus*, causador do “huanglongbing” (HLB) ou “greening”, doença essa que pode causar a redução da produção e eventual morte das árvores (Costa Lima, 1942; Coletta-Filho et al., 2004; Paiva, 2009).

A técnica de combate utilizada no controle de *D. citri* baseia-se no uso de inseticidas, porém o uso constante e de maneira indiscriminada fez com que a resistência ao inseticida aumentasse (Torres, 2009). Esse aumento da resistência teve como consequência a busca de novos métodos de controle, surgindo como opção o manejo integrado de pragas utilizando o parasitóide *Tamarixia radiata* (Waterson) (Hymenoptera: Eulophidae). O parasitóide foi introduzido em Taiwan e nos EUA para o controle biológico desta praga, e é encontrado no Brasil e em Porto Rico (Qureshi et al., 2009).

#### **B.1.2.1 Características biológicas da *D. citri***

O psilídeo *D. citri* alimenta-se da seiva de brotações novas (Figura 9(a)), causando dano direto a planta pois as picadas podem enrolar as folhas (Figura 9(b)), resultando na morte da gema apical e dificultando o crescimento normal das plantas (Yamamoto et al., 2001). Uma única ninfa se alimentando por menos de um

dia causa deformações permanentes no broto (Michaud, 2004).

A postura está diretamente relacionada ao período de brotação da planta hospedeira, visto que a fêmea ovipõe nos brotos novos das plantas (Figura 10). Em experimentos realizados por Skelley & Hoy (2004), fêmeas adultas de *D. citri* ovipuseram durante 2 a 4 dias utilizando cerca de 95% dos 60 brotos, produzindo de 25 a 100 ninfas por broto. Nos experimentos de Skelley & Hoy (2004) também foi constatado que densidades altas de ninfas (75-100 por broto) são prejudiciais para as ninfas mais jovens visto que os brotos com alta densidade murcham.



(a) Ninfas alimentando-se da seiva das brotações. (b) Danos causados pela alimentação das ninfas.

Figura 9: Danos causados pelas ninfas de *D. citri*. Foto de Rogers & Stansly (2006)



Figura 10: Ovos de *D. citri*. Foto de David Hall, USDA Agricultural Research Service.

Liu & Tsai (2000) constataram que a fecundidade das fêmeas aumenta de acordo com a temperatura, porém para temperaturas elevadas o número de ovos decai bruscamente. Em 28°C o número de ovos por fêmeas é em torno de 748, já na temperatura de 33°C o número de ovos diminui para 67 ovos por fêmea (Liu & Tsai, 2000). O tempo de incubação dos ovos pode variar entre 9,74 dias e 3,29 dias para temperaturas de 15°C e 30°C respectivamente (Liu & Tsai, 2000).

Em sua fase de ninfa a *D. citri* possui 5 ínstars (Figura 11(a)), sendo que o tempo em cada ínstar dependente da temperatura, o tempo de desenvolvimento de ninfa a adulto pode variar entre 10,6 e 39,6 dias para temperaturas de 28°C e 15°C (Liu & Tsai, 2000). As fêmeas adultas (Figura 11(b)) podem viver de 28,7 a 88,3 dias em temperaturas de 33°C e 15°C (Liu & Tsai, 2000). Em todos os estágios de vida pode-se observar a influência da temperatura nas taxas de mortalidade e de desenvolvimento, sendo que a temperatura ótima para o desenvolvimento está entre 25°C e 28°C (Liu & Tsai, 2000).



(a) Ninfas de *D. citri*.



(b) Inseto adulto.

Figura 11: Diferentes estágios de desenvolvimento de *D. citri*. Foto de David Hall, USDA Agricultural Research Service.

### B.1.2.2 Características biológicas da *T. radiata*

O parasitóide *T. radiata* possui uma grande eficiência no controle de ninfas de *D. citri*, durante sua fase adulta pode depositar cerca de 300 ovos em temperaturas em torno de 25°C e 30°C, sendo um ovo por ninfa (Pluke et al., 2008; Qureshi et al., 2009; Torres, 2009). *T. radiata* parasita preferencialmente ninfas de quarto

e quinto ínstaes e se alimenta de ninfas de primeiro, segundo e terceiro ínstaes (Qureshi et al., 2009; Torres, 2009). Ao longo de sua vida, devido a alimentação e parasitismo de ninfas, é capaz de destruir até 500 ninfas de *D. citri* (Skelley & Hoy, 2004; Qureshi et al., 2009). Em experimentos realizados, observou-se que a *T. radiata* foi capaz de matar mais de 90% das ninfas presentes com a combinação de predação e parasitismo (Qureshi et al., 2009).

As fêmeas de *T. radiata* depositam seus ovos na parte ventral das ninfas de *D. citri*, após a eclosão dos ovos, as larvas se alimentam da hemolinfa até que o adulto (Figura 12(b)) emerge perfurando o tórax da múmia (Figura 12(a)) (Torres, 2009). O tempo de desenvolvimento dentro do hospedeiro (desenvolvimento pré-imaginal) decai de 17 dias a 20°C para 10 dias a 25 °C (Quilici & Fauvergue, 1990; Fauvergue & Quilici, 1991). Nos experimentos realizados por Fauvergue & Quilici (1991), constatou-se que a longevidade dos adultos decresce de 34 dias a 20°C para 10 dias a 30°C, sendo em todos os casos a longevidade aparentemente maior para as fêmeas.



(a) Ninfa de *D. citri* parasitada.

(b) Parasitóide adulto.

Figura 12: Diferentes estágios de vida para *T. radiata*. Foto (a) de Rogers & Stansly (2006) e Foto (b) de Torres (2009).

Com base nas características biológicas descritas e devido a importância do controle da *D. citri* para a cultura de laranjas, esse trabalho tem como objetivo estudar a dinâmica populacional da *D. citri* na presença do parasitóide *T.*

*radiata*, avaliar o eficiência da *T. radiata* no controle da praga e estudar os efeitos da distribuição espacial e da migração das populações nos talhões durante a aplicação do MIP.

## B.2 MATERIAL E MÉTODOS

### B.2.1 Modelo para a dinâmica populacional sem o MIP

No modelo proposto considera-se quatro estágios de vida para a *D. citri*: um de ovo  $O(t)$ , dois de ninfas  $N_1(t)$ ,  $N_2(t)$  e um de fêmeas adultas  $F(t)$ , sendo essas variáveis o número de indivíduos em cada compartimento (estágio) no tempo  $t$ . Como as ninfas de primeiro, segundo e terceiro ínstares são predadas e somente as ninfas de quarto e quinto ínstares são parasitadas, divide-se as fases de ninfa como  $N_1(t)$  sendo os ínstares predados e  $N_2(t)$  os parasitados. Para a população de *T. radiata* considera-se dois estágios de vida, o primeiro quando o parasitóide encontra-se dentro da ninfa e o segundo sua fase adulta (fêmeas adultas), respectivamente  $J(t)$  e  $P(t)$ .

A dinâmica da população de *D. citri* baseia-se nos seguintes pressupostos: a quantidade de ovos aumenta em função de  $\eta$  (número de ovos por fêmea), sendo este limitado pela capacidade de suporte do meio  $K$ , devido a necessidade de brotos novos para oviposição e de que cada broto suporta uma capacidade máxima de ninfas, e decresce em função da taxa de eclosão  $\sigma_o$  e da taxa de mortalidade natural dos ovos  $\mu_o$ .

A população das ninfas  $N_1$  aumenta devido a eclosão de ovos e decresce em função da mortalidade  $\mu_{n_1}$ , da taxa de transição para o estágio  $N_2$  ( $\sigma_{n_1}$ ) e da taxa de predação. Sendo as ninfas  $N_1$  suscetíveis a predação dos adultos de *T. radiata* ( $P$ ) considera-se a predação como tendo uma resposta funcional de Holling do tipo II, ou seja, conforme o número de presas cresce, a quantidade de presas consumidas por predador também cresce, porém, se a quantidade de presas disponível por predador é

muito grande, o número de presas consumidas não se altera (i.e., existe uma número de presas máximo que pode ser consumido pelo predador). No termo de predação tem-se que  $\gamma$  está relacionado com a taxa de predação e  $\phi$  com o tempo gasto na manipulação da presa.

A resposta funcional pode ser do tipo I, II e III (Figura 13), a resposta funcional do tipo II, utilizada nesse trabalho, reproduz o comportamento de que conforme aumenta o número de presas, inicialmente aumenta a quantidade de presas consumidas por predador porém, para um grande aumento na quantidade de presas, o número de presas consumidas não se altera. Na resposta do tipo I tem-se que a quantidade de presas consumidas aumenta linearmente até atingir o valor máximo, já a resposta funcional do III representa um predador que se alimenta de várias presas, no primeiro momento o consumo de uma presa é pequeno e conforme a quantidade de presas dessa espécie aumenta, tem um rápido aumento na predação até atingir seu valor máximo.

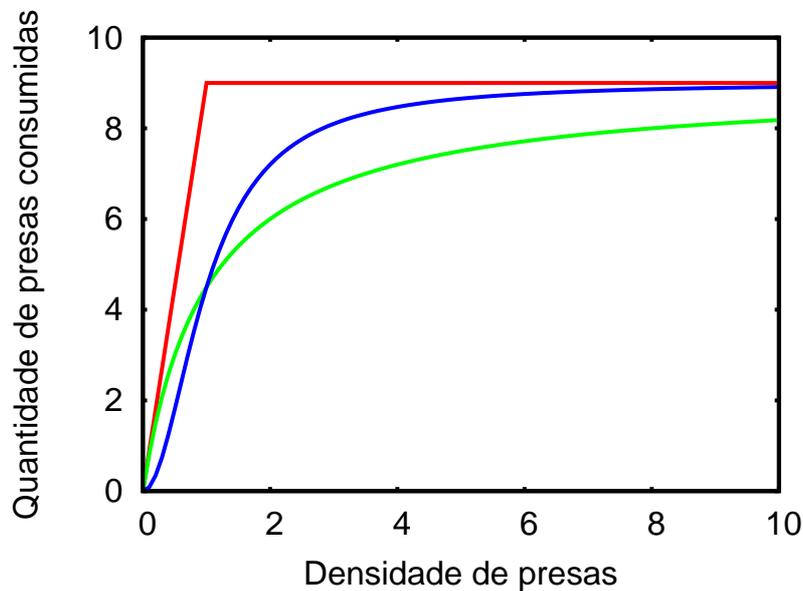


Figura 13: Em vermelho resposta funcional do tipo I, em verde resposta funcional do tipo II e em azul resposta funcional do tipo III

A população das ninfas  $N_2$  cresce devido a transição de ninfas  $N_1$  para

$N_2$  e decresce em função da mortalidade  $\mu_{n_2}$ , da taxa de transição para adulto ( $\sigma_{n_2}$ ) e da taxa de parasitismo. Sendo as ninfas  $N_2$  parasitas pela população adulta dos parasitóides ( $P$ ), considera-se o parasitismo como tendo uma resposta funcional de Holling do tipo II, em que  $\alpha$  está relacionado com a taxa de parasitismo e  $\beta$  com o tempo gasto no manejo da ninfa. Finalmente, nem todas as ninfas serão fêmeas, portanto a população de fêmeas adultas aumenta a uma taxa  $\psi_c$  e decresce devido a mortalidade natural  $\mu_f$ .

Para a população de *T radiata*, a dinâmica populacional baseia-se nos seguintes pressupostos: como nem todas as ninfas parasitadas serão capazes de dar origem ao parasitóide, a quantidade de parasitóides jovens aumenta a uma taxa  $\theta$  e decresce em função da mortalidade natural  $\mu_{n_2}$  e da taxa de transição de jovem para adulto. Considera-se a mortalidade natural da ninfa parasitada como sendo igual a mortalidade das ninfas não parasitadas  $N_2$ .

A população adulta do parasitóide aumenta em função da taxa de transição de jovens para adultos e da razão sexual  $\psi_t$ , e decresce em função da taxa de mortalidade  $\mu_p$ . Contudo essa mortalidade é diminuída de um fator  $\omega$  devido a predação de ninfas  $N_1$ . Finalmente, o sistema praga e parasitóide é descrito por:

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dO}{dt} = \eta F \left( 1 - \frac{O}{K} \right) - (\sigma_o + \mu_o)O, \\ \frac{dN_1}{dt} = \sigma_o O - (\sigma_{n_1} + \mu_{n_1})N_1 - \frac{\gamma N_1 P}{1 + \phi N_1}, \\ \frac{dN_2}{dt} = \sigma_{n_1} N_1 - (\sigma_{n_2} + \mu_{n_2})N_2 - \frac{\alpha N_2 P}{1 + \beta N_2}, \\ \frac{dF}{dt} = \psi_c \sigma_{n_2} N_2 - \mu_f F, \\ \frac{dJ}{dt} = \theta \frac{\alpha N_2 P}{1 + \beta N_2} - (\sigma_j + \mu_{n_2})J, \\ \frac{dP}{dt} = \psi_t \sigma_j J - \mu_p P \left( 1 - \omega \frac{\gamma N_1}{1 + \phi N_1} \right). \end{array} \right. \quad (7)$$

## B.2.2 Modelo para a dinâmica populacional com o MIP

No MIP a aplicação do inseticida e a liberação do parasitóide ocorre depois que a densidade populacional da praga ultrapassa o NC. No modelo com a

aplicação do MIP avalia-se a densidade de uma fase de vida da *D. citri*, por exemplo indivíduos adultos ( $F$ ). A dinâmica populacional é descrita pelo sistema (7) enquanto a densidade de  $F$  for menor que o NC, porém se  $F \geq NC$  utiliza-se o pesticida a uma taxa  $\delta_c$  e tem-se a liberação de  $\tau$  parasitóides adulto. Como o pesticida mata tanto a *D. citri* como a *T. radiata*, por simplificação assume-se que todas as populações diminuem a uma taxa  $\delta_c$ . O modelo com o MIP é representado por:

$$\left. \begin{aligned} \frac{dO}{dt} &= \eta F \left(1 - \frac{O}{K}\right) - (\sigma_o + \mu_o)O, \\ \frac{dN_1}{dt} &= \sigma_o O - (\sigma_{n_1} + \mu_{n_1})N_1 - \frac{\gamma N_1 P}{1 + \phi N_1}, \\ \frac{dN_2}{dt} &= \sigma_{n_1} N_1 - (\sigma_{n_2} + \mu_{n_2})N_2 - \frac{\alpha N_2 P}{1 + \beta N_2}, \\ \frac{dF}{dt} &= \psi_c \sigma_{n_2} N_2 - \mu_f F, \\ \frac{dJ}{dt} &= \theta \frac{\alpha N_2 P}{1 + \beta N_2} - (\sigma_j + \mu_{n_2})J, \\ \frac{dP}{dt} &= \psi_t \sigma_j J - \mu_p P \left(1 - \omega \frac{\gamma N_1}{1 + \phi N_1}\right), \end{aligned} \right\} \text{se } F(t) < NC, \quad (8)$$

$$\left. \begin{aligned} O(t^+) &= (1 - \delta_c)O(t), \\ N_1(t^+) &= (1 - \delta_c)N_1(t), \\ N_2(t^+) &= (1 - \delta_c)N_2(t), \\ F(t^+) &= (1 - \delta_c)F(t), \\ J(t^+) &= (1 - \delta_c)J(t), \\ P(t^+) &= (1 - \delta_c)P(t) + \tau, \end{aligned} \right\} \text{se } F(t) \geq NC,$$

sendo:

$$\delta_c = 1 - \frac{NC}{F}, \quad (9)$$

e  $O(t^+)$ ,  $N_1(t^+)$ ,  $N_2(t^+)$ ,  $F(t^+)$ ,  $J(t^+)$  e  $P(t^+)$  denotam as densidades populacionais no instante em que a estratégia de controle é aplicada.

### B.2.3 Modelo espacial para a dinâmica populacional com o MIP

A distribuição espacial é adicionada ao sistema (7) através de uma malha bidimensional representando os talhões. Cada sítio da malha representa uma árvore, sendo que a dinâmica local na árvore é regida pelo sistema (7). Considera-se cada conjunto de 2025 árvores ( $45 \times 45$ ) como sendo um talhão (Figura 14). As populações de *D. citri* e *T. radiata* difundem-se para os sítios vizinhos mais próximos, sendo que a condição de contorno da malha é fixa, ou seja, assume-se que os valores nas bordas da malha são nulos, sem população e sem migração, representando o final da plantação.

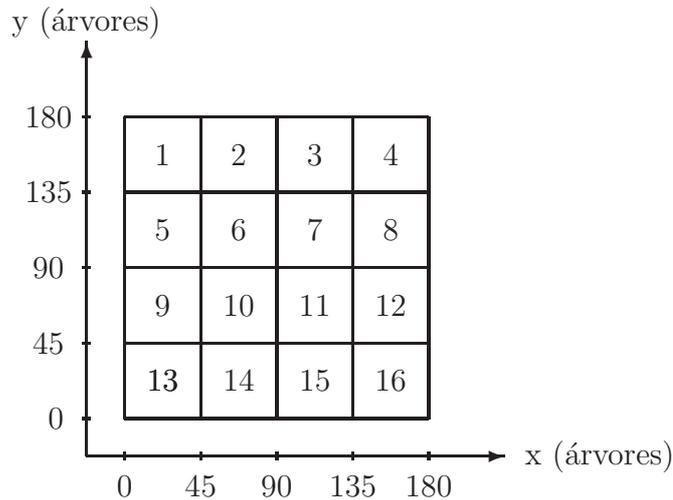


Figura 14: Malha utilizada nas simulações. Consiste em 16 talhões de mesmo tamanho (da ordem de  $45 \times 45$  árvores em cada talhão).

A cada passo de tempo, que corresponde a um dia, todos os sítios são atualizados. A atualização acontece paralelamente em toda a malha e pode ser dividida em três fases: dinâmica da população, dispersão e aplicação das técnicas de controle. Na primeira etapa da atualização do sistema todos os sítios são regidos pelas equações obtendo-se novos valores para as densidades populacionais. Em seguida, tem-se a dispersão das fêmeas adultas de *D. citri* e *T. radiata* com uma taxa de

difusão de  $\nu_d = 0,85$  e  $\nu_t = 0,6$  respectivamente. A vizinhança utilizada para a dispersão é uma vizinhança de Moore de raio um (Figura 15) e a cada passo de tempo migram  $\frac{\nu_d F(t)}{8}$  e  $\frac{\nu_t P(t)}{8}$  para cada sítio vizinho.

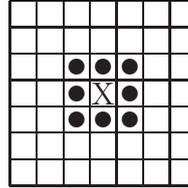


Figura 15: Vizinhança de Moore de raio 1. O símbolo **X** representa o sítio analisado e os círculos representam sua vizinhança.

As técnicas de controle, liberação de parasitóides e aplicação do pesticida, são baseadas nas técnicas utilizadas no controle do CVC, doença causada pela bactéria *Xylella fastidiosa* e transmitida por 11 espécies de cigarrinhas (Fundecitrus, 2004). Escolheu-se essa doença como base para o modelo pois para a *D. citri* não existe um nível de controle aceitável já que, além de se alimentar das plantas, a *D. citri* é um vetor de uma doença, portanto o nível de controle adotado é nulo, ou seja, na presença de uma planta infestada o controle é realizado. Inicialmente são sorteadas aleatoriamente 20 plantas do talhão (1%) e quantifica-se a quantidade de fêmeas acima do NC. Se mais que 10% das plantas (2 plantas) estiverem acima do valor permitido, aplica-se o inseticida em todo o talhão e os parasitóides são liberados. A proporção de indivíduos eliminados pelo uso do inseticida é calculada baseando-se na planta avaliada com a maior quantidade de fêmeas adultas de *D. citri*. Todos os procedimentos descritos para a aplicação do controle são realizados em todos os talhões da malha.

## B.3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

### B.3.1 Modelos sem distribuição espacial

Primeiramente analisa-se a estabilidade do sistema (7), isto é as soluções de equilíbrio do sistema praga-parasitóide sem MIP. Os pontos de equilíbrios são encontrados quando a taxa de variação do número de indivíduos em cada compartimento é igual a zero, o sistema (1) possui os seguintes pontos de equilíbrio:

- *Extinção de ambas populações* dada por  $E_1 = (0, 0, 0, 0, 0, 0)$ ;
- *Persistência da população de *D. citri** dada por  $E_2 = (O^*, N_1^*, N_2^*, F^*, 0, 0)$ ;
- *Persistência de ambas populações* dada por  $E_3 = (O^*, N_1^*, N_2^*, F^*, J^*, P^*)$ .

A análise da estabilidade é feita baseada nos autovalores da equação característica  $\Delta(\lambda) = \det(J^* - \lambda I)$ , em que  $J^*$  é a matriz Jacobiana formada pelas derivadas parciais das funções em relação às variáveis (linearização do sistema) calculada nos pontos de equilíbrio e  $I$  é a matriz identidade. Através da análise de estabilidade dos pontos de equilíbrios (ver apêndice II) pode-se observar que se:

- $E_1$  será estável se a seguinte condição for satisfeita:

$$R_{c_1} < 1. \quad (10)$$

- $E_2$  será estável se as seguintes condições forem satisfeitas:

$$\begin{cases} R_{c_1} > 1, \\ R_{c_2} < 1. \end{cases} \quad (11)$$

- $E_3$  será estável se as seguintes condições forem satisfeitas:

$$\begin{cases} R_{c_1} > 1, \\ R_{c_2} > 1. \end{cases} \quad (12)$$

sendo os valores de  $R_{c_1}$  e  $R_{c_2}$  dados por:

$$\begin{cases} R_{c_1} = \frac{\eta\sigma_o\sigma_{n_1}\psi_c\sigma_{n_2}}{(\sigma_o + \mu_o)(\sigma_{n_1} + \mu_{n_1})(\sigma_{n_2} + \mu_{n_2})\mu_f}, \\ R_{c_2} = \frac{(KA)^2(l\mu_p\omega\gamma\beta + \psi_t\sigma_j\theta\alpha\phi) + KAB(\sigma_{n_1}\psi_t\sigma_j\theta\alpha + fl\omega\gamma\mu_p)}{\mu_p(2B^2f\sigma_{n_1} + (KA)^2l\beta\phi + KAB(\sigma_{n_1}l\beta + fl\phi))}, \end{cases} \quad (13)$$

em que:

$$\begin{cases} f = \sigma_{n_2} + \mu_{n_2}, \\ l = \sigma_j + \mu_{n_2}, \\ A = \eta\psi_c\sigma_{n_2}\sigma_{n_1}\sigma_o - (\sigma_o + \mu_o)(\sigma_{n_1} + \mu_{n_1})(\sigma_{n_2} + \mu_{n_2})\mu_f, \\ B = \psi_c\sigma_{n_2}\eta(\sigma_{n_1} + \mu_{n_1}). \end{cases} \quad (14)$$

Nas Tabelas 4 e 5 têm-se os valores dos parâmetros utilizados na simulação considerando a temperatura de 20°C.

Tabela 4: Valores dos parâmetros utilizados no modelo para a temperatura de 20°C (Fauvergue & Quilici, 1991; Liu & Tsai, 2000; Skelley & Hoy, 2004; Qureshi & Stansly, 2009).

Parâmetro	$\eta$	$K$	$\sigma_o$	$\mu_o$	$\sigma_{n_1}$	$\mu_{n_1}$	$\sigma_{n_2}$
Valor	9,880	$75 \times broto$	0,1422	0,1060	0,1031	0,2029	0.08292
Parâmetro	$\mu_{n_2}$	$\psi_c$	$\mu_f$	$\sigma_j$	$\psi_t$	$\mu_p$	$\theta$
Valor	0,01892	0,5000	0.01976	0,05882	0,6429	0,02941	0,7

Tabela 5: Valores estimados dos parâmetros utilizados no modelo.

Parâmetro	$\alpha$	$\beta$	$\omega$	$\gamma$	$\phi$
Valor	0,1	0,6	0,2	0,2	0,6

Na Figura 16 tem-se a evolução temporal da dinâmica populacional de *D. citri* e *T. radiata* sem o MIP (Sistema (7)) utilizando os valores dos parâmetros das Tabelas 4 e 5. A simulação foi realizada através da implementação, em linguagem C, do método de Runge-kutta de quarta ordem. Para os valores utilizados tem-se que  $R_{c_1} = 39,3$  e  $R_{c_2} = 2,0$ , garantindo que a solução  $E_3$  será estável. Nota-se que as populações de *D. citri* e *T. radiata* possuem padrão oscilatório com amplitude máxima de aproximadamente 18000 indivíduos de *D. citri*.

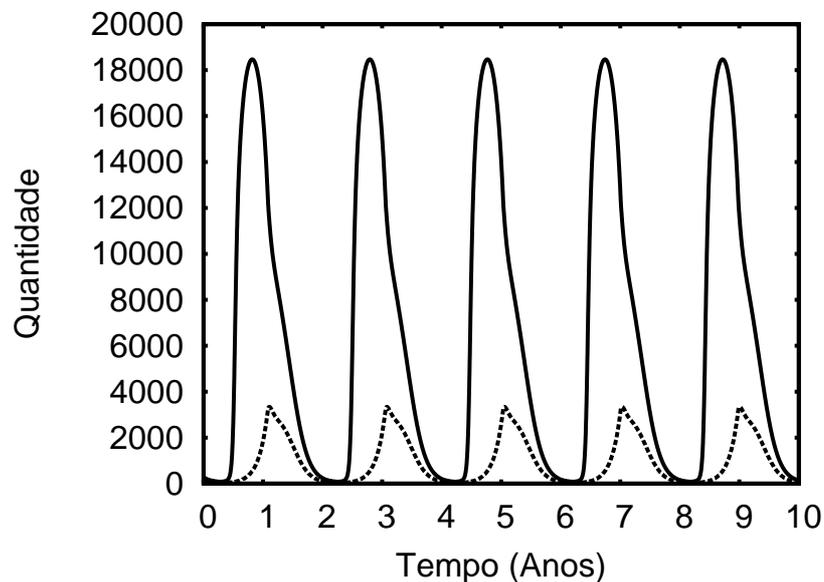
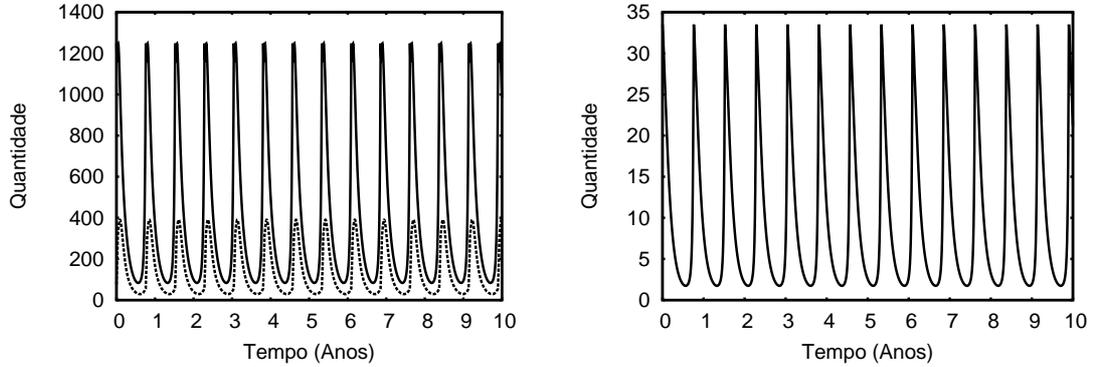


Figura 16: Evolução temporal da população de *D. citri* (soma de  $O$ ,  $N_1$ ,  $N_2$  e  $F$ ) representada pela linha contínua e na linha pontilhada população de *T. radiata* (soma de  $J$  e  $P$ ). O valor escolhido para  $K$  foi 7500.

Devido a natureza discreta das ações humanas, o controle da população de pragas é realizado de modo discreto, onde cada intervalo de tempo corresponde a um dia. Em cada dia, verifica-se a densidade populacional de pragas e analisa-se a necessidade da utilização de pesticida e da liberação do parasitóide.

Na Figura 17 tem-se a dinâmica populacional com a aplicação das estratégias do MIP (Sistema 8) considerando-se que a densidade mínima de fêmeas adultas  $F$  capaz de causar prejuízo seja  $NDE = 150$ , assim se a população ultra-

passar  $NC = 30$  é aplicado o pesticida e são liberados  $\tau = 20$  parasitóides adultos. Na Figura 17(a), mantendo-se os mesmos valores dos parâmetros das Tabelas 4 e 5, nota-se que a coexistência das populações é mantida, porém a amplitude máxima de oscilação é de aproximadamente 1200 indivíduos e a frequência das oscilações é maior. Já na Figura 17(b) pode-se verificar que o número de fêmeas adultas  $F$  manteve-se abaixo do  $NDE$ . Nos resultados obtidos calculou-se o intervalo médio entre cada aplicação do pesticida ( $\Delta t$ ) e a porcentagem média de indivíduos mortos pelo pesticida ( $\delta_c$ ). Para o conjunto de valores utilizados o intervalo entre cada aplicação foi  $\Delta t \approx 21$  dias e  $\delta_c = 0,0616$ , ou seja, em cada aplicação foi necessário utilizar pesticida suficiente para eliminar 6,16% da população.



(a) Linha contínua *D. citri* e linha pontilhada *T. radiata*.

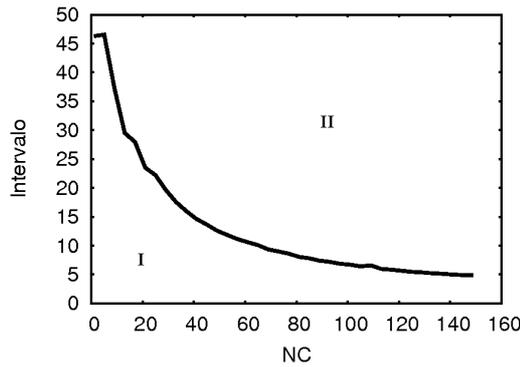
(b) Fêmeas adultas de *D. citri*.

Figura 17: Evolução temporal da população de *D. citri* e *T. radiata* utilizando as estratégias do MIP.

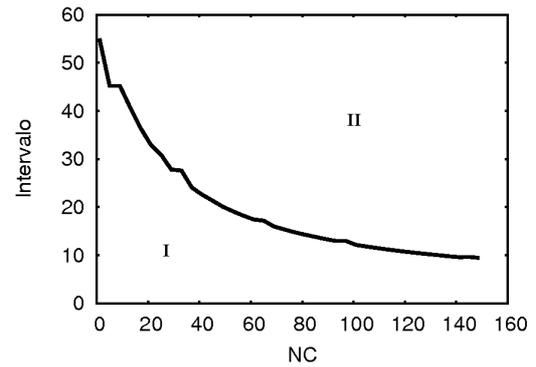
Visando quantificar a influência do  $NC$  no intervalo entre as aplicações do controle ( $\Delta t$ ), realizou-se simulações nas quais o  $NC$  variou e calculou-se o valor de  $\Delta t$  para cada  $NC$  para que não houvesse prejuízo econômico. Nas Figuras 18(a) e 18(b) utilizou-se respectivamente,  $\tau = 20$  e  $\tau = 30$  e manteve-se os mesmos valores dos parâmetros utilizados na Figura 17, porém variou-se o  $NC$ . Pode-se concluir que combinações de valores ( $\Delta t, NC$ ) acima da curva contínua (região II) não garantem a manutenção da quantidade de fêmeas adultas  $F$  abaixo do  $NDE$ , já combinações de valores abaixo da curva (região I) garantem que não ocorra prejuízo. Nota-se pela

Figura 18 que  $\Delta t$  decai exponencialmente com o aumento do  $NC$ .

Utilizando o mesmo conjunto de parâmetros da Figura 18, na Figura 19 tem-se a quantidade de vezes em que o método de controle foi aplicado. Analisando-se esse resultado pode-se concluir que quanto maior o  $NC$ , ou seja, quanto mais perto do  $NDE$ , maior será a quantidade de vezes que o controle deverá ser realizado.

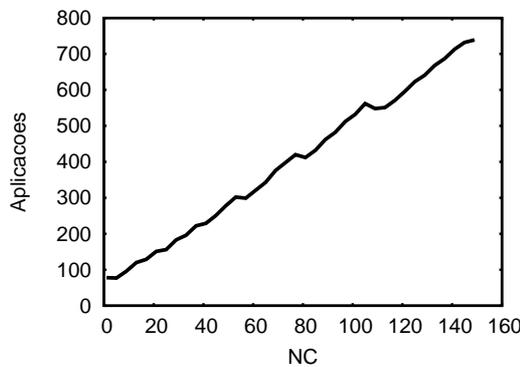


(a)  $\tau = 20$ .

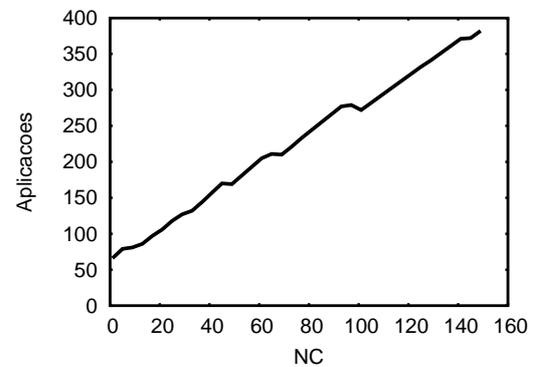


(b)  $\tau = 30$ .

Figura 18: Intervalo de aplicação do MIP  $\Delta t$  em função do nível de controle  $NC$  para diferentes valores de  $\tau$ .



(a)  $\tau = 20$



(b)  $\tau = 30$

Figura 19: Quantidade de aplicações em 15 anos em função do nível de controle  $NC$  para diferentes valores de  $\tau$ .

### B.3.2 Modelo com distribuição espacial

A simulação inicia-se com todos os sítios da malha vazios e, aleatoriamente, escolhe-se um sítio no qual a população inicial é inserida. Para o modelo espacial utilizou-se os mesmos valores dos parâmetros dados nas Tabelas 4 e 5 e taxa de difusão de  $\nu_d = 0,85$  e  $\nu_t = 0,6$  para *D. citri* e *T. radiata* respectivamente.

Na Figura 20 tem-se a distribuição espacial das fêmeas adultas de *D. citri* considerando  $NC = 30$  e  $NDE = 150$ . Em verde são representados os sítios nos quais  $F < NC$ , em amarelo  $NC < F < NDE$  e em vermelho tem-se os sítios que geram prejuízo ao produtor ( $F > NDE$ ). Nota-se que as maiores densidades de  $F$  estão localizadas nas bordas dos talhões, fato que é comprovado experimentalmente.

Com base na numeração dos talhões mostrada na Figura 14 e olhando com atenção a Figura 20 em  $t = 700$  e  $701$ , conclui-se que no talhão 5 aplicou-se o controle, porém, como o controle é feito baseado nos talhões sorteados, alguns sítios continuam acima do  $NC$  no tempo 701 (Figura 20(b)). Já no talhão 16 tem-se que o controle foi realizado com sucesso (Figura 20(b)), diminuindo a quantidade de fêmeas adultas ( $F$ ) abaixo do  $NC$ . Já no talhão 12 o controle não foi aplicado, levando a uma rápida infestação no talhão 16 devido a migração entre talhões.

As simulações a seguir foram realizadas para  $NC = 30$ ,  $NC = 60$  e  $NC = 90$ , mantendo-se o  $NDE = 150$ . Calculou-se a porcentagem da malha acima do nível de dano econômico e obteve-se que para o nível de controle igual a 30 tem-se que 0,352% da malha gera prejuízo ao produtor enquanto que, para  $NC = 60$  e  $NC = 90$  tem-se 0,512% e 0,921% da malha acima do  $NDE$  respectivamente. Calculou-se o intervalo de aplicação do controle ( $\Delta t$ ) em cada talhão e, quando comparado com o modelo sem a distribuição espacial, nota-se que  $\Delta t$  é menor para o modelo com a distribuição espacial (Figura 21).

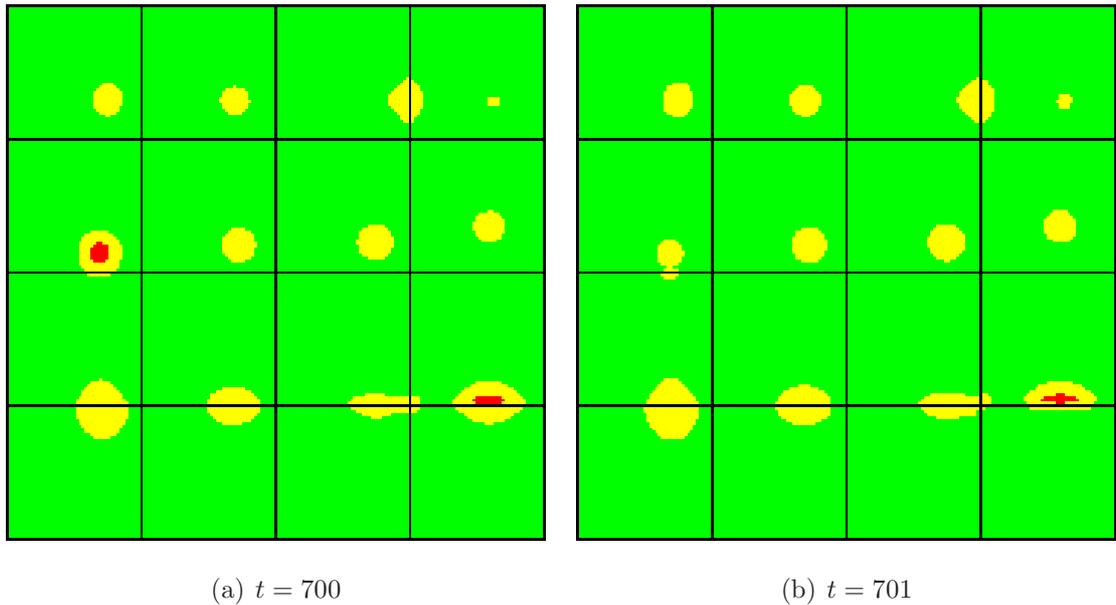


Figura 20: Distribuição espacial das fêmeas adultas de *D. citri* em diferentes tempos. Em verde são os sítios com  $F < NC$ , em amarelo  $NC < F < NDE$  e em vermelho  $F > NDE$ .

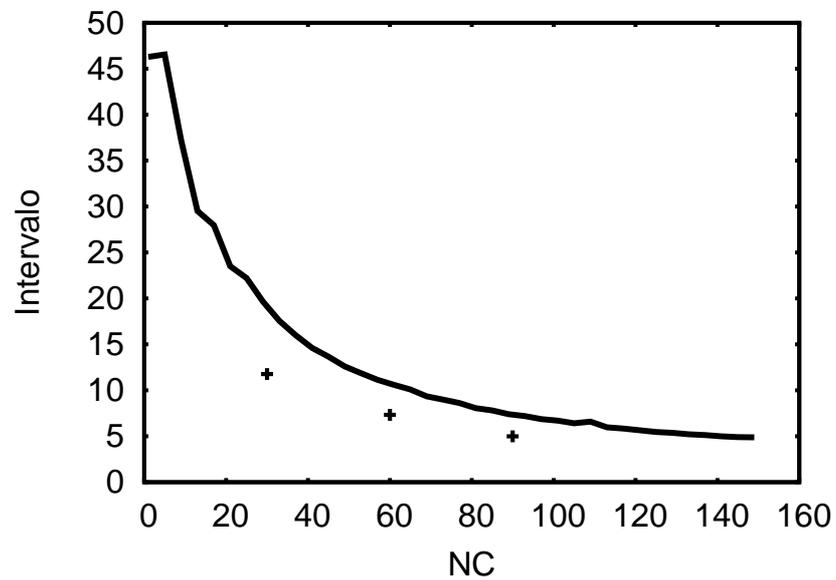


Figura 21: Intervalo de aplicação em função do nível de controle. A linha contínua foi obtida com o modelo sem distribuição espacial e os símbolos + com o modelo espacial.

## B.4 CONCLUSÕES

O modelo de equações diferenciais ordinárias proposto foi capaz de reproduzir o efeito da aplicação das estratégias do manejo integrado de pragas. O fato da *T. radiata* não ser apenas um parasitóide da *D. citri*, mas também uma espécie predadora torna-a eficiente no controle da *D. citri*.

Os resultados discutidos nesse trabalho indicam que vários fatores afetam o sucesso de programas de MIP, entre eles o nível de controle da praga ( $NC$ ), a eficiência do parasitóide em predação e parasitar os hospedeiros, o intervalo entre as aplicações  $\Delta t$  e a eficiência do pesticida.

Conclui-se que conhecendo a biologia da praga e do parasitóide e sabendo-se o  $NC$  necessário para que a população não ultrapasse o  $NDE$ , pode-se, teoricamente, estabelecer estratégias de controle sem que haja a necessidade do acompanhamento regular da densidade de pragas. Como pode ser visto pelos resultados, é possível determinar o intervalo entre cada aplicação ( $\Delta t$ ), em condições normais de equilíbrio ambiental, para que a população permaneça em uma solução de equilíbrio oscilatório com amplitude máxima abaixo do  $NDE$ . Através do desenvolvimento de estratégias periódicas de controle com quantidade de pesticida e de parasitóides liberados fixos tem-se um ganho para o produtor, pois a verificação constante da densidade populacional das pragas gera um custo para sua realização.

Finalmente,  $\Delta t$  pode ser alterado em favor do produtor, pois, como foi observado nas Figuras 18(a) e 18(b), para  $NC = 40$  e  $\tau = 20$  o intervalo de aplicação máximo para que não haja prejuízo é  $\Delta t = 15$ , alterando-se  $\tau = 30$  tem-se agora  $\Delta t = 25$ , garantindo um intervalo maior na aplicação do controle.

Para o modelo com distribuição espacial, pode-se concluir que quanto

---

mais alto for o nível de controle, maior será o prejuízo causado pelas pragas nos talhões. Nota-se também que a metodologia utilizada se mostrou eficiente no controle da praga, visto que menos de 1% das plantas possuíam população de fêmeas adultas acima do nível de dano econômico.

Comparando-se o modelo com distribuição espacial com o modelo sem distribuição espacial, tem-se que o intervalo entre a aplicação ( $\Delta t$ ) dos métodos de controle é menor quando considera-se o espaço, tornando o planejamento de táticas de controle mais eficiente.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AGRIANUAL. **Anuário da agricultura brasileira**. São Paulo: FNP Consultoria & Comércio, 2007. 516p.

ALVAREZ, F.; WINFIELD, I.; CHÁZARO, S. Population study of the landhopper *Talitroides topitotum* (Crustacea: Amphipoda: Talitridae) in central Mexico. **Journal of Natural History**, v.34, p.1619–1624, 2000.

ANASTÁCIO, P. M.; GONÇALVES, S. C.; PARDAL, M. A.; MARQUES, J. C. A model for amphipod (*Talitrus saltator*) population dynamics. **Estuarine Coastal and Shelf Science**, v.58, p.149–157, 2003.

BHATTACHARYYA, S.; BHATTACHARYA, D. An improved integrated pest management model under 2-control parameters (sterile male and pesticide). **Mathematical Biosciences**, v.209, n.1, p.256 – 281, 2007.

BIERNBAUM, C. K. Occurrence of the "tramp" terrestrial amphipods *Talitroides alluaudi* (Chevreux) and *T. topitotum* (Burt) (Amphipoda: Talitridae) in South Carolina. **Brimleyana**, v.3, p.107–111, 1980.

BREGENSKI, M. A.; MOURA, M. O. Variação espacial e temporal de *Talitroides topitotum* (BURT, 1934) (CRUSTACEA, AMPHIPODA, TALITRIDAE) em um parque remanescente de floresta ombrófila mista, no Parque Municipal do Iguaçu, Curitiba, PR. Curitiba, 2009. 49p. Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal do Paraná.

- BURT, D. R. R. On the amphipod genus *Talitrus*, with a description of a new species from Ceylon, *Talitrus (Talitropsis) topitotum*, sub-gen. et sp. nov. **Ceylon Journal Science**, v.18, n.2, p.181–193, 1987.
- CASTRO, A. L. *Talitrus (Talitroides) pacificus* Hurley, anfípodo terrestre introduzido em São Paulo. **Arquivos do Instituto Biológico**, v.39, n.3, p.201 – 203, 1972.
- CECCATTI, J. S. Resisting insects: shifting strategies in chemical control. **Endeavour**, v.28, n.1, p.14–19, 2004.
- COLETTA-FILHO, H. D.; TARGON, M. L. P. N.; TAKITA, M. A.; DE NEGRI, J. D.; POMPEU, J.; MACHADO, M. A.; DO AMARAL, A. M.; MULLER, G. W. First report of the causal agent of Huanglongbing (Candidatus Liberibacter asiaticus) in Brazil. **Plant Disease**, v.88, n.12, p.1382, 2004.
- COSTA LIMA, A. M. **Insetos do Brasil, Homoptera**. Rio de Janeiro: Escola Nacional de Agronomia, 1942. 3v. 101p.
- COSTELLO, M. J. Biogeography of Alien Amphipods Occurring in Ireland, and Interactions With Native Species. **Crustaceana**, v.65, p.287–299, 1993.
- COWLING, J. E.; SPICER, J. I.; WEEKS, J. M.; GASTON, K. J. Environmental tolerances of an invasive terrestrial amphipod, *Arcitalitrus dorrieni* (Hunt) in Britain. **Comparative Biochemistry and Physiology - Part A: Molecular & Integrative Physiology**, v.136, n.3, p.735 – 747, 2003.
- DE ROOS, A. M. Demographic analysis of continuous-time life-history models. **Ecology Letters**, v.11, p.1–15, 2008.
- DICK, J. T. A.; MONTGOMERY, W. I.; ELWOOD, E. W. Intraguild predation may explain an amphipod replacement: evidence from laboratory populations. **Journal of Zoology**, v.249, n.04, p.463–468, 1999.

- EDELSTEIN-KESHET, L. **Mathematical models in biology**. New York: McGraw-Hill Company, 2005. 608p.
- FAUVERGUE, X.; QUILICI, S. Studies on the biology of *Tamarixia radiata* (Waters-ton, 1922) (Hymenoptera: Eulophidae), primary ectoparasitoid of *Diaphorina citri* Kuwayama (Hemiptera, Psyllidae), Asian vector of citrus greening disease. **Fruits**, v.46, p.179 – 183, 1991.
- FIALKOWSKI, W.; CALOSI, P.; DAHLKE, S.; DIETRICH, A.; MOORE, P.; OLE-NIN, S.; PERSSON, L.; SMITH, B.; SPEGYS, M.; RAINBOW, P. The sandhopper *Talitrus saltator* (Crustacea: Amphipoda) as a biomonitor of trace metal bioavailabilities in European coastal waters. **Marine Pollution Bulletin**, v.58, n.1, p.39 – 44, 2009.
- FRIEND, J. A.; RICHARDSON, A. M. M. Biology of terrestrial amphipods. **Annual Review of Entomology**, v.31, p.25–48, 1986.
- FUNDECITRUS. **Manual de CVC**. Araraquara: Fundecitrus, 2004. 12p.
- HASTINGS, A. **Population Biology: Concepts and models**. New York: Springer, 1996. 244p.
- HATCHER, M. J.; TANEYHILL, D. E.; DUNN, A. M. Population dynamics under parasitic sex ratio distortion. **Theoretical Population Biology**, v.56, p.11–28, 1999.
- HILL, C. Life Cycle and Spatial Distribution of the Amphipod *Pallasea quadrispinosa* in a Lake in Northern Sweden. **Holarctic Ecology**, v.11, p.298–304, 1988.
- HURLEY, D. E. Transition from Water to Land in Amphipod Crustaceans. **American Zoologist**, v.8, n.3, p.327–353, 1968.
- KAPLAN, E. L.; MEIER, P. Nonparametric Estimation from Incomplete Observations. **Journal of the American Statistical Association**, v.53, n.282, p.457–481, 1958.

- KESTRUP, A.; RICCIARDI, A. Are interactions among Ponto-Caspian invaders driving amphipod species replacement in the St. Lawrence River? **Journal of Great Lakes Research**, v.35, n.3, p.392 – 398, 2009.
- KOTZE, D. J.; LAWES, M. J. Environmental indicator potential of the dominant litter decomposer, *Talitriator africana* (Crustacea, Amphipoda) in Afrotropical forests. **Austral Ecology**, v.33, n.6, p.737 – 746, 2008.
- LAM, P. K. S.; MA, H. H. T. Some observations on the cycle and population dynamics of *Talitroides topitotum* (Burt) (Amphipoda; Talitridae) in Hong Kong. **Journal of Natural History**, v.23, p.1087–1092, 1989.
- LIMA, E. A. B. F.; FERREIRA, C. P.; GODOY, W. A. C. Ecological modeling and pest population management: a possible and necessary connection in a changing world. **Neotropical Entomology**, v.38, p.699 – 707, 2009.
- LIU, B.; CHEN, L.; ZHANG, Y. The dynamics of a prey-dependent consumption model concerning impulsive control strategy. **Applied Mathematics and Computation**, v.169, n.1, p.305 – 320, 2005a.
- LIU, B.; ZHANG, Y.; CHEN, L. The dynamical behaviors of a Lotka-Volterra predator-prey model concerning integrated pest management. **Nonlinear Analysis: Real World Applications**, v.6, n.2, p.227 – 243, 2005b.
- LIU, B.; ZHANG, Y.; CHEN, L.; ZHANG, Y.; SUN, L. The dynamics of a prey-dependent consumption model concerning integrated pest management. **Acta Mathematica Sinica**, v.21, n.3, p.541 – 554, 2005c.
- LIU, Y. H.; TSAI, J. H. Effects of temperature on biology and life table parameters of the Asian citrus psyllid, *Diaphorina citri* Kuwayama (Homoptera: Psyllidae). **Annals of applied biology**, v.137, n.3, p.201 – 206, 2000.

- LOPES, O. L.; MASUNARI, S. Biologia reprodutiva de *Talitroides topitotum* (Burt) (Crustacea, Amphipoda, Talitridae) na Serra do Mar, Guaratuba, Paraná, Brazil. **Revista Brasileira Zoologia**, v.21, p.755–759, 2004a.
- LOPES, O. L.; MASUNARI, S. Características morfométricas de *Talitroides topitotum* (Burt) (Crustacea, Amphipoda, Talitridae) na Serra do Mar, Guaratuba, Paraná, Brazil. **Revista Brasileira Zoologia**, v.21, p.779–784, 2004b.
- LOPES, O. L.; MASUNARI, S. Distribuição de abundância de *Talitroides topitotum* (Burt) (Crustacea, Amphipoda, Talitridae) na área de entorno da Usina Hidroelétrica de Guaratuba, Serra do Mar, Guaratuba, Paraná, Brasil. **Revista Brasileira Zoologia**, v.21, p.219–227, 2004c.
- MATAVELLI, C.; UEHARA-PRADO, M.; LEITE, F. P. P.; FREITAS, A. V. L. Some aspects of the population ecology of the exotic amphipod, *Talitroides topitotum*, in an Atlantic Forest Reserve in Brazil. **Crustaceana**, v.82, p.241–251, 2009.
- MATRANGOLO, W. J. R.; NASCIMENTO, A. S.; CARVALHO, R. S.; MELO, E. D.; JESUS, M. Parasitóides de moscas-das-frutas (Diptera: Tephritidae) associados a fruteiras tropicais. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, v.27, p.593–603, 1998.
- MCCURDY, D. G.; BOATES, J. S.; FORBES, M. R. An empirical model of the optimal timing of reproduction for female amphipods infected by trematodes. **Journal of Parasitology**, v.87, p.24–31, 2001.
- METCALF, R. L.; LUCKMANN, W. H. **Introduction to Insect Pest Management**. 3. ed. New York: Wiley, 1994. 672p.
- MICHAUD, J. P. Natural mortality of Asian citrus psyllid (Homoptera: Psyllidae) in central Florida. **Biological Control**, v.29, n.2, p.260 – 269, 2004.

- MOURITSEN, K. N.; TOMPKINS, D. M.; POULIN, R. Climate warming may cause a parasite-induced collapse in coastal amphipod populations. **Oecologia**, v.146, p.476–483, 2005.
- NEAL, D. **Introduction to population ecology**. Cambridge: Cambridge University, 2004. 408p.
- NILSSON, L. M. Incubation time, growth and mortality of the amphipod *Gammarus pulex* under laboratory conditions. **Oikos**, v.29, p.93–98, 1977.
- OBENAT, S.; SPIVAK, E.; GARRIDO, L. Life history and reproductive biology of the invasive amphipod *Melita palmata* (Amphipoda: Melitidae) in the Mar Chiquita coastal lagoon. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v.86, p.1381–1387, 2006.
- PAIVA, P. E. B. Distribuição espacial e temporal, inimigos naturais e tabela de vida ecológica de *Diaphorina citri* Kuwayama (Hemiptera: Psyllidae) em citros em São Paulo. Piracicaba, 2009. 64p. Tese de Doutorado - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz (ESALQ).
- PAL, R.; BROWN, W. A. Problems of Insecticide Resistance. **Z Parasitenk**, v.45, p.211–219, 1974.
- PALMER, M. E.; RICCIARDI, A. Physical factors affecting the relative abundance of native and invasive amphipods in the St. Lawrence River. **Canadian Journal of Zoology**, v.82, p.1886 – 1893, 2004.
- PALMER, M. E.; RICCIARDI, A. Community interactions affecting the relative abundance of native and invasive amphipods in the St. Lawrence River. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, v.62, p.1111 – 1118, 2005.
- PAVESI, L.; IANNILLI, V.; ANDA E MATTHAEIS, P. Z. Temporal and spatial distribution of three supralittoral amphipod species on a sandy beach of central Italy. **Marine Biology**, v.151, p.1585–1595, 2007.

PLUKE, R. W. H.; QURESHI, J. A.; STANSLY, P. A. Citrus Flushing Patterns, *Diaphorina citri* (Hemiptera: Psyllidae) Populations and Parasitism by *Tamarixia radiata* (Hymenoptera: Eulophidae) in Puerto Rico. **Florida Entomologist**, v.91, n.1, p.36 – 42, 2008.

QUILICI, S.; FAUVERGUE, X. Studies on the biology of *Tamarixia radiata* Waterston (Hymenopter: Eulophidae). In: , 1990. **Proceedings of the International FAO-UNDP Conference on Rehabilitation of Citrus Industry in the Asia Pacific Region**; resumos. Chiang Mai, Thailand: , 1990.

QURESHI, J. A.; ROGERS, M. E.; HALL, D. G.; STANSLY, P. A. Incidence of Invasive *Diaphorina citri* (Hemiptera: Psyllidae) and Its Introduced Parasitoid *Tamarixia radiata* (Hymenoptera: Eulophidae) in Florida Citrus. **Journal of Economic Entomology**, v.102, n.1, p.247 – 256, 2009.

QURESHI, J. A.; STANSLY, P. A. Exclusion techniques reveal significant biotic mortality suffered by Asian citrus psyllid *Diaphorina citri* (Hemiptera: Psyllidae) populations in Florida citrus. **Biological Control**, v.50, n.2, p.129 – 136, 2009.

RADCLIFFE, E. B.; HUTCHISON, W. D.; CANCELADO, R. E. **Integrated Pest Management: Concepts, Tactics, Strategies And Case Studies**. Cambridge: Cambridge University Press, 2009. 550p.

RAINBOW, P. S.; FIALKOWSKI, W.; SMITH, B. D. The sandhopper *Talitrus saltator* as a trace metal biomonitor in the Gulf of Gdansk, Poland. **Marine Pollution Bulletin**, v.36, n.3, p.193 – 200, 1998.

RAJ BOINA, D.; MEYER, W. L.; ONAGBOLA, E. O.; STELINSKI, L. L. Quantifying Dispersal of *Diaphorina citri* (Hemiptera: Psyllidae) by Immunomarking and Potential Impact of Unmanaged Groves on Commercial Citrus Management. **Environmental Entomology**, v.38, n.4, p.1250 – 1258, 2009.

ROGERS, M. E.; STANSLY, P. A. Biology and Management of the Asian Citrus Psyllid, *Diaphorina citri* Kuwayama, in Florida Citrus. **ENY-739, University of Florida**, p.1 – 7, 2006.

SKELLEY, L. H.; HOY, M. A. A synchronous rearing method for the Asian citrus psyllid and its parasitoids in quarantine. **Biological Control**, v.29, n.1, p.14 – 23, 2004.

STERN, V. M.; SMITH, R. F.; VAN DEN BOSCH, R.; HAGEN, K. S. The integrated control concept. **Hilgardia**, v.29, p.81–101, 1959.

TANG, S.; CHEKE, R. A. State-dependent impulsive models of integrated pest management (IPM) strategies and their dynamic consequences. **Springer**, v.50, p.257–292, 2005.

TANG, S.; CHEKE, R. A. Models for integrated pest control and their biological implications. **Mathematical Biosciences**, v.215, n.1, p.115 – 125, 2008.

TANG, S.; XIAO, Y.; CHEN, L.; CHEKE, R. A. Integrated pest management models and their dynamical behaviour. **Bulletin of Mathematical Biology**, v.67, n.1, p.115 – 135, 2005.

THIEME, H. R. **Mathematics in Population Biology**. Princeton: Princeton University, 2003. 568p.

TORRES, M. L. G. Estudos bioecológicos de *Tamarixia radiata* (Waterston, 1922) (Hymenoptera: Eulophidae) para o controle de *Diaphorina citri* Kuwayama, 1907 (Hemiptera: Psyllidae). Piracicaba, 2009. 138p. Tese de Doutorado - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz (ESALQ).

UEHARA-PRADO, M.; DE OLIVEIRA FERNANDES, J.; DE MOURA BELLO, A.; MACHADO, G.; SANTOS, A. J.; DE MELLO, F. Z. V.; FREITAS, A. V. L.

Selecting terrestrial arthropods as indicators of small-scale disturbance: A first approach in the Brazilian Atlantic Forest. **Biological Conservation**, v.142, n.6, p.1220 – 1228, 2009, conservation Issues in the Brazilian Atlantic Forest.

UGOLINI, A.; UNGHERESE, G.; SOMIGLI, S.; GALANTI, G.; BARONI, D.; BORGHINI, F.; CIPRIANI, N.; NEBBIAI, M.; PASSAPONTI, M.; FOCARDI, S. The amphipod *Talitrus saltator* as a bioindicator of human trampling on sandy beaches. **Marine Environmental Research**, v.65, n.4, p.349 – 357, 2008.

ULIAN, G. B.; MENDES, E. G. Preferences of a terrestrial amphipod, *Talitrus* (*Talitroides*) *pacificus*, Hurley, 1955, towards some environmental factors. **Revista Brasileira de Biologia**, v.47, p.247–256, 1987.

ULIAN, G. B.; MENDES, E. G. Tolerances of a land amphipod, *Talitrus* (*Talitroides*) *pacificus* Hurley, 1955, towards temperature and humidity variations and immersion in water. **Revista Brasileira de Biologia**, v.48, p.179–187, 1988.

WAY, M. J.; VAN EMDEN, H. F. Integrated pest management in practice – pathways towards successful application. **Crop Protection**, v.19, n.2, p.81 – 103, 2000.

WENNER, A. M. Sex Ratio as a Function of Size in Marine Crustacea. **The American Naturalist**, v.106, n.949, p.321–350, 1972.

WENNINGER, E. J.; HALL, D. G. Daily Timing of Mating and Age at Reproductive Maturity in *Diaphorina citri* (Hemiptera: Psyllidae). **Florida Entomologist**, v.90, n.4, p.715 – 722, 2007.

YAMAMOTO, P. T.; PAIVA, P. E. B.; GRAVENA, S. Flutuação populacional de *Diaphorina citri* Kuwayama (Hemiptera: Psyllidae) em pomares de citros na região Norte do Estado de São Paulo. **Neotropical Entomology**, v.30, n.1, p.165 – 170, 2001.

---

YANG, J.; TANG, S. Effects of population dispersal and impulsive control tactics on pest management. **Nonlinear Analysis: Hybrid Systems**, v.3, n.4, p.487 – 500, 2009.

## APÊNDICES

### I CÁLCULO DA ESTABILIDADE PARA O MODELO DE *T. TOPITOTUM*

Assumindo-se que todos os parâmetros do modelo não dependam do tempo, pode-se analisar a estabilidade do sistema descrito em (1). Para facilitar a compreensão, o sistema (1) pode ser reescrito da seguinte maneira:

$$\begin{cases} \frac{dO}{dt} = aFe^{(-\frac{O}{K})} - bO, \\ \frac{dJ}{dt} = cO - dJ, \\ \frac{dF}{dt} = eJ - fF, \end{cases} \quad (15)$$

em que:

$$\begin{cases} a = \alpha\gamma\phi, \\ b = \sigma_o, \\ c = \tau\sigma_o, \end{cases} \quad (16)$$

$$\begin{cases} d = \mu_j + \sigma_j, \\ e = \sigma_j, \\ f = \mu_f. \end{cases} \quad (17)$$

Os pontos de equilíbrios são obtidos quando a taxa de variação do número de indivíduos em cada compartimento é igual a zero. O sistema (15) possui os seguintes pontos de equilíbrio:

$$E_1 = (0, 0, 0), \quad (18)$$

$$E_2 = (O^*, J^*, F^*), \quad (19)$$

em que:

$$O^* = K \ln \left( \frac{ace}{bdf} \right) \quad J^* = \frac{Kc}{d} \ln \left( \frac{ace}{bdf} \right), \quad F^* = \frac{Kce}{df} \ln \left( \frac{ace}{bdf} \right).$$

A solução  $E_1$  é sempre biologicamente viável, porém, sabendo-se que os parâmetros do modelo são positivos, para  $E_2$  ser biologicamente correta a seguinte condição deve ser respeitada:

$$\ln \left( \frac{ace}{bdf} \right) > 0. \quad (20)$$

A análise da estabilidade é feita baseada nos autovalores da equação característica  $\Delta(\lambda) = \det(J^* - \lambda I)$ , em que  $J^*$  é a matriz Jacobiana formada pelas derivadas parciais das funções em relação às variáveis (linearização do sistema) calculada nos pontos de equilíbrio e  $I$  é a matriz identidade.

**Teorema 1.** *O ponto de equilíbrio  $E_1 = (0, 0, 0)$  é localmente assintoticamente estável se  $R_0 < 1$ , em que  $R_0 = \frac{ace}{bdf}$  é o número de reprodutibilidade basal.*

*Demonstração.* Para o ponto  $E_1$ , tem-se que a matriz Jacobiana é dada por:

$$\begin{pmatrix} -b & 0 & a \\ c & -d & 0 \\ 0 & e & -f \end{pmatrix} \quad (21)$$

e a equação característica correspondente é:

$$\Delta(\lambda) = \lambda^3 + a_2\lambda^2 + a_1\lambda + a_0 \quad (22)$$

em que:

$$\begin{cases} a_2 = b + f + d, \\ a_1 = bf + bd + df, \\ a_0 = bdf - ace. \end{cases} \quad (23)$$

Sabe-se que se todos os autovalores tiverem parte real negativa, o ponto de equilíbrio é estável. Para determinar o sinal dos autovalores da equação característica dada em (22) utiliza-se o critério de Routh-Hurwitz para um polinômio de terceiro grau.

Empregando-se o critério de Routh-Hurwitz para um polinômio de terceira ordem, obtêm-se que a estabilidade de  $E_1$  é determinada pela seguinte relação:

$$\begin{cases} a_2, a_1, a_0 > 0, \\ a_1a_2 - a_0 > 0. \end{cases} \quad (24)$$

Calculando  $a_1a_2 - a_0$ , tem-se que:

$$a_1a_2 - a_0 = (bf + bd + df)(b + f) + (bd + df)d + ace, \quad (25)$$

podendo-se notar que  $a_1a_2 - a_0$  sempre será maior que zero. Sendo todos os parâmetros do modelo positivo e  $a_1$  e  $a_2$  sempre maiores que zero, a solução de  $E_1$  será localmente assintoticamente estável se a seguinte condição for satisfeita:

$$R_0 = \frac{ace}{bdf} < 1, \quad (26)$$

podendo ser reescrita em função das variáveis do sistema (1) da seguinte maneira:

$$R_0 = \frac{\bar{\alpha}\gamma\phi\tau\bar{\sigma}_j}{\bar{\mu}_f(\bar{\mu}_j + \bar{\sigma}_j)}, \quad (27)$$

em que  $\bar{\mu}_f$ ,  $\bar{\mu}_j$ ,  $\bar{\sigma}_j$  e  $\bar{\alpha}$  são valores médios.

□

**Teorema 2.** *O ponto de equilíbrio  $E_2 = (O^*, J^*, F^*)$  é localmente assintoticamente estável se  $R_0 > 1$ , em que  $R_0 = \frac{ace}{bdf}$ .*

*Demonstração.* Para o ponto  $E_2$ , tem-se que a matriz Jacobiana é dada por:

$$\begin{pmatrix} -b \left( \ln \left( \frac{ace}{bdf} \right) + 1 \right) & 0 & \frac{bdf}{ce} \\ c & -d & 0 \\ 0 & e & -f \end{pmatrix} \quad (28)$$

e a equação característica correspondente é:

$$\Delta(\lambda) = \lambda^3 + b_2\lambda^2 + b_1\lambda + b_0, \quad (29)$$

em que:

$$\begin{cases} b_2 = b \left( \ln \left( \frac{ace}{bdf} \right) + 1 \right) + d + f, \\ b_1 = \left( \ln \left( \frac{ace}{bdf} \right) + 1 \right) (bd + bf) + df, \\ b_0 = bdf \ln \left( \frac{ace}{bdf} \right). \end{cases} \quad (30)$$

Sabe-se que se todos os autovalores tiverem parte real negativa, o ponto de equilíbrio é estável. Para determinar o sinal dos autovalores da equação característica dada em (29) utiliza-se o critério de Routh-Hurwitz para um polinômio de terceiro grau.

Empregando-se o critério de Routh-Hurwitz para um polinômio de terceira ordem, obtém-se que a estabilidade de  $E_2$  é determinada pela seguinte relação:

$$\begin{cases} b_2, b_1, b_0 > 0, \\ b_1b_2 - b_0 > 0. \end{cases} \quad (31)$$

Calculando  $b_1b_2 - b_0$ , tem-se que:

$$\begin{aligned} b_1b_2 - b_0 &= \ln \left( \frac{ace}{bdf} \right) (bd + bf) \left( b + d + b \ln \left( \frac{ace}{bdf} \right) \right) \\ &+ (df + bd + bf) \left( b + f + d + b \ln \left( \frac{ace}{bdf} \right) \right) + bf^2 \ln \left( \frac{ace}{bdf} \right), \end{aligned} \quad (32)$$

sendo todos os parâmetros do modelo positivo, pode-se notar que as condições dadas em (31) serão satisfeitas se:

$$\ln\left(\frac{ace}{bdf}\right) > 0, \quad (33)$$

logo, a solução de  $E_2$  será localmente assintoticamente estável se a seguinte condição for satisfeita:

$$R_0 = \frac{ace}{bdf} > 1, \quad (34)$$

podendo ser reescrita em função das variáveis do sistema (1) da seguinte maneira:

$$R_0 = \frac{\bar{\alpha}\gamma\phi\tau\bar{\sigma}_j}{\bar{\mu}_f(\bar{\mu}_j + \bar{\sigma}_j)}, \quad (35)$$

em que  $\bar{\mu}_f$ ,  $\bar{\mu}_j$ ,  $\bar{\sigma}_j$  e  $\bar{\alpha}$  são valores médios. □

## II CÁLCULO DA ESTABILIDADE PARA O MODELO DE *D. CITRI* E *T. RADIATA*

Para facilitar a compreensão, o sistema (7) pode ser reescrito da seguinte maneira:

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dO}{dt} = \eta F \left( 1 - \frac{O}{K} \right) - bO, \\ \frac{dN_1}{dt} = \sigma_o O - dN_1 - \frac{\gamma N_1 P}{1 + \phi N_1}, \\ \frac{dN_2}{dt} = \sigma_{n_1} N_1 - fN_2 - \frac{\alpha N_2 P}{1 + \beta N_2}, \\ \frac{dF}{dt} = gN_2 - \mu_f F, \\ \frac{dJ}{dt} = \frac{sN_2 P}{1 + \beta N_2} - lJ, \\ \frac{dP}{dt} = mJ - \mu_p P \left( 1 - \frac{iN_1}{1 + \phi N_1} \right), \end{array} \right. \quad (36)$$

em que:

$$\left\{ \begin{array}{l} b = \sigma_o + \mu_o, \\ d = \sigma_{n_1} + \mu_{n_1}, \\ f = \sigma_{n_2} + \mu_{n_2}, \\ g = \psi_c \sigma_{n_2}, \end{array} \right. \quad (37)$$

$$\begin{cases} s &= \theta\alpha, \\ l &= \sigma_j + \mu_{n_2}, \\ m &= \psi_i\sigma_j, \\ i &= \omega\gamma. \end{cases} \quad (38)$$

Os pontos de equilíbrios são dados quando a taxa de variação do número de indivíduos em cada compartimento é igual a zero. O sistema (36) possui os seguintes pontos de equilíbrio:

$$E_1 = (0, 0, 0, 0, 0, 0), \quad (39)$$

$$E_2 = (O^*, N_1^*, N_2^*, F^*, 0, 0), \quad (40)$$

$$E_3 = (O^*, N_1^*, N_2^*, F^*, J^*, P^*). \quad (41)$$

A análise da estabilidade é feita baseada nos autovalores da equação característica  $\Delta(\lambda) = \det(J^* - \lambda I)$ , em que  $J^*$  é a matriz Jacobiana formada pelas derivadas parciais das funções em relação às variáveis (linearização do sistema) calculada nos pontos de equilíbrio e  $I$  é a matriz identidade.

**Teorema 3.** *O ponto de equilíbrio  $E_1 = (0, 0, 0, 0, 0, 0)$  é localmente assintoticamente estável se  $R_{c_1} < 1$ , em que  $R_{c_1} = \frac{\eta\sigma_o\sigma_{n_1}g}{bdf\mu_f}$  é o número de reprodutibilidade basal.*

*Demonstração.* Para o ponto  $E_1$ , tem-se que a matriz Jacobiana é dada por:

$$\begin{pmatrix} -b & 0 & 0 & \eta & 0 & 0 \\ \sigma_o & -d & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \sigma_{n_1} & -f & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & g & -\mu_f & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & -l & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & m & -\mu_p \end{pmatrix} \quad (42)$$

e a equação característica correspondente é:

$$\Delta(\lambda) = P(\lambda)Q(\lambda) \quad (43)$$

em que:

$$P(\lambda) = (l + \lambda)(\mu_p + \lambda), \quad (44)$$

$$Q(\lambda) = (b + \lambda)(d + \lambda)(f + \lambda)(\mu_f + \lambda) - \eta\sigma_o\sigma_{n_1}g. \quad (45)$$

Sabe-se que se todos os autovalores tiverem parte real negativa, o ponto de equilíbrio é estável. Para o polinômio (44) pode-se notar que ambos os autovalores satisfazem esse critério. Para determinar o sinal dos autovalores do polinômio (45) utiliza-se o critério de Routh-Hurwitz para um polinômio de quarto grau. O polinômio (45) pode ser reescrito da seguinte maneira:

$$Q(\lambda) = \lambda^4 + a_3\lambda^3 + a_2\lambda^2 + a_1\lambda + a_0, \quad (46)$$

em que:

$$\begin{cases} a_3 = b + d + f + \mu_f, \\ a_2 = bf + b\mu_f + df + d\mu_f + f\mu_f + bd, \\ a_1 = bdf + bd\mu_f + bf\mu_f + df\mu_f, \\ a_0 = bdf\mu_f - \eta\sigma_o\sigma_{n_1}g. \end{cases} \quad (47)$$

O critério de Routh-Hurwitz para um polinômio de quarto grau é dado por:

$$a_3, a_2, a_1, a_0 > 0, \quad (48)$$

$$a_3a_2 - a_1 > 0, \quad (49)$$

$$a_1a_2a_3 - a_1^2 - a_3^2a_0 > 0. \quad (50)$$

Para o problema ser biologicamente correto todos os parâmetros do modelo serão positivos, logo, calculando-se as condições (49) e (50) tem-se que:

$$a_3a_2 - a_1 = bd(b + d) + (f + \mu_f) \left( (b + d)^2 + (f + \mu_f)(b + d) + f\mu_f \right) \quad (51)$$

$$\begin{aligned}
 a_1 a_2 a_3 - a_1^2 - a_3^2 a_0 &= (\eta \sigma_{n_1} \sigma_o g + 2 b d f \mu_f)(b + d + f + \mu_f)^2 \\
 &+ (f + d)(b + \mu_f)(b^2 \mu_f^2 + d^2 f^2) \\
 &+ (b + d)(f + \mu_f)(b^2 d^2 + f^2 \mu_f^2) \\
 &+ (d + \mu_f)(b + f)(b^2 f^2 + d^2 \mu_f^2) \\
 &+ 2 b^2 f^2 (d^2 + \mu_f^2) + 2 d^2 \mu_f^2 (f^2 b^2)
 \end{aligned} \tag{52}$$

pode-se verificar que as condições (49) e (50) serão sempre satisfeitas, faltando apenas garantir que  $a_0 > 0$ . Obtendo-se com isso que o número de reprodutibilidade basal  $R_{c_1}$  pode ser dado por:

$$R_{c_1} = \frac{\eta \sigma_o \sigma_{n_1} g}{b d f \mu_f}, \tag{53}$$

sendo  $E_1$  localmente assintoticamente estável se a seguinte condição for satisfeita:

$$R_{c_1} < 1. \tag{54}$$

□

**Teorema 4.** *O ponto de equilíbrio  $E_2 = (O^*, N_1^*, N_2^*, F^*, 0, 0)$  é localmente assintoticamente estável se  $R_{c_1} > 1$  e  $R_{c_2} < 1$ , em que  $R_{c_1} = \frac{\eta \sigma_o \sigma_{n_1} g}{b d f \mu_f}$  e  $R_{c_2} = \frac{(K A)^2 (l \mu_p i \beta + m s \phi) + K A d g \eta (\sigma_{n_1} m s + f l i \mu_p)}{\mu_p (d^2 g^2 f \sigma_{n_1} \eta^2 + (K A)^2 l \beta \phi + K A d g \eta (\sigma_{n_1} l \beta + f l \phi))}$ , sendo  $A = \eta g \sigma_{n_1} \sigma_o - b d f \mu_f$ .*

*Demonstração.* Para o ponto  $E_2$ , tem-se que a matriz Jacobiana é dada por:

$$\begin{pmatrix}
 -a_{11} & 0 & 0 & a_{14} & 0 & 0 \\
 \sigma_o & -d & 0 & 0 & 0 & -a_{26} \\
 0 & \sigma_{n_1} & -f & 0 & 0 & -a_{36} \\
 0 & 0 & g & -\mu_f & 0 & 0 \\
 0 & 0 & 0 & 0 & -l & a_{56} \\
 0 & 0 & 0 & 0 & m & -a_{66}
 \end{pmatrix} \tag{55}$$

em que:

$$\left\{ \begin{array}{l} a_{11} = b + \frac{\eta g \sigma_{n_1} \sigma_o + bdf \mu_f}{df \mu_f}, \\ a_{14} = \eta \left( 1 - \frac{\eta g \sigma_{n_1} \sigma_o - bdf \mu_f}{\eta g \sigma_{n_1} \sigma_o} \right), \\ a_{26} = \frac{\gamma K (-\eta g \sigma_{n_1} \sigma_o + bdf \mu_f)}{-\eta dg \sigma_{n_1} + \phi K (-\eta g \sigma_{n_1} \sigma_o + bdf \mu_f)}, \\ a_{36} = \frac{\alpha K (-\eta g \sigma_{n_1} \sigma_o + bdf \mu_f)}{-df g \eta + \beta K (-\eta g \sigma_{n_1} \sigma_o + bdf \mu_f)}, \\ a_{56} = \frac{s K (-\eta g \sigma_{n_1} \sigma_o + bdf \mu_f)}{-df g \eta + \beta K (-\eta g \sigma_{n_1} \sigma_o + bdf \mu_f)}, \\ a_{66} = \frac{\mu_p (dg \eta \sigma_{n_1} + (\eta g \sigma_{n_1} \sigma_o - bdf \mu_f) (\phi K - i K))}{dg \eta \sigma_{n_1} + \phi K (\eta g \sigma_{n_1} \sigma_o - bdf \mu_f)}. \end{array} \right. \quad (56)$$

A equação característica correspondente para o ponto  $E_2$  é dada por:

$$\Delta(\lambda) = R(\lambda)S(\lambda) \quad (57)$$

em que:

$$R(\lambda) = (\mu_f + \lambda)(f + \lambda)(a_{11} + \lambda)(d + \lambda) - g \sigma_o a_{14} \sigma_{n_1} \quad (58)$$

$$S(\lambda) = (l + \lambda)(a_{66} + \lambda) - m a_{56}, \quad (59)$$

Sabe-se que se todos os autovalores tiverem parte real negativa, o ponto de equilíbrio é estável. Para determinar o sinal dos autovalores dos polinômios (58) e (59) utiliza-se o critério de Routh-Hurwitz para um polinômio de quarto e segundo grau respectivamente. Analisando-se primeiramente o polinômio (58), esse pode ser reescrito da seguinte maneira:

$$R(\lambda) = \lambda^4 + a_3 \lambda^3 + a_2 \lambda^2 + a_1 \lambda + a_0, \quad (60)$$

em que:

$$\left\{ \begin{array}{l} a_3 = d + f + \mu_p + \frac{\eta\sigma_o\sigma_{n_1}g}{df\mu_p}, \\ a_2 = df + d\mu_p + f\mu_p + \eta\sigma_o\sigma_{n_1}g \left( \frac{\mu_p + f + d}{df\mu_p} \right), \\ a_1 = df\mu_p + \eta\sigma_o\sigma_{n_1}g \left( \frac{f\mu_p + df + d\mu_f}{df\mu_p} \right), \\ a_0 = \eta\sigma_o\sigma_{n_1}g - bdf\mu_f. \end{array} \right. \quad (61)$$

O critério de Routh-Hurwitz para um polinômio de quarto grau é dado por:

$$a_3, a_2, a_1, a_0 > 0, \quad (62)$$

$$a_3a_2 - a_1 > 0, \quad (63)$$

$$a_1a_2a_3 - a_1^2 - a_3^2a_0 > 0. \quad (64)$$

Calculando-se as condições (63) e (64) tem-se que:

$$\begin{aligned} a_1a_2a_3 - a_1^2 - a_3^2a_0 &= (bdf\mu_f + 2\eta\sigma_o\sigma_{n_1}g) \left( (f + \mu_f)^2 + \left( \frac{\eta\sigma_o\sigma_{n_1}g}{df\mu_f} \right)^2 \right) \\ &+ d^2 + 2\eta\sigma_o\sigma_{n_1}g \left( \frac{d + f + \mu_f}{df\mu_f} \right) + 2d(f + \mu_f) \\ &+ \left( \frac{\eta\sigma_o\sigma_{n_1}g}{df\mu_f} \right)^3 (d^2(f + \mu_f) + f^2(d + \mu_f)) \\ &+ \mu_f^2(d + f) + \left( \frac{\eta\sigma_o\sigma_{n_1}g}{df\mu_f} \right)^2 (\mu_f^3(d + f) + f^3(\mu_f + d)) \\ &+ d^3(\mu_f + f) + 2(f^2d^2 + f^2\mu_f^2 + d^2\mu_f^2) \\ &+ \left( \frac{\eta\sigma_o\sigma_{n_1}g}{df\mu_f} \right) (d^3(f^2 + \mu_f^2) + f^3(d^2 + \mu_f^2)) \\ &+ \mu_f^3(d^2 + f^2) + df\mu_f (d^2(f + \mu_f) + f^2(d + \mu_f)) \\ &+ \mu_f^2(d + f) + 2df\mu_f \end{aligned} \quad (65)$$

e

$$\begin{aligned}
 a_3 a_2 - a_1 &= \left( df + d\mu_p + f\mu_p + \eta\sigma_o\sigma_{n_1}g \left( \frac{\mu_p + f + d}{df\mu_p} \right) \right) \left( f + \frac{\eta\sigma_o\sigma_{n_1}g}{df\mu_f} \right) \\
 &+ d^2(\mu_f + f) + \mu_f^2(d + f) + df\mu_f \\
 &+ \frac{\eta\sigma_o\sigma_{n_1}g}{f} \left( \frac{d}{\mu_f} + \frac{\mu_f}{d} + 1 \right). \tag{66}
 \end{aligned}$$

Sendo todos os parâmetros do modelo positivo, pode-se verificar que as condições (63) e (64) serão sempre satisfeitas, faltando apenas garantir que  $a_0 > 0$ . Obtendo-se com isso que o número de reprodutibilidade base  $R_{c_1}$  é dado por:

$$R_{c_1} = \frac{\eta\sigma_o\sigma_{n_1}g}{bdf\mu_f} \tag{67}$$

logo, os autovalores do polinômio (58) possuem a parte real negativa quando a seguinte condição for satisfeita:

$$R_{c_1} > 1. \tag{68}$$

Reescrevendo o polinômio (59):

$$S(\lambda) = \lambda^2 + b_1\lambda + b_0, \tag{69}$$

em que:

$$\begin{cases} b_1 = a_{66} + l, \\ b_0 = la_{66} - ma_{56}. \end{cases} \tag{70}$$

O critério de Routh-Hurwitz para um polinômio de segundo grau é dado por:

$$b_1, b_0 > 0. \tag{71}$$

Substituindo os valores de  $b_1$  e  $b_0$  tem-se que  $b_1$  sempre será maior que zero quando  $b_0 > 0$ . Para garantir que  $b_0$  seja maior que zero tem-se que o número de reprodutibilidade basal  $R_{c_2}$  é dado por:

$$R_{c_2} = \frac{(KA)^2(l\mu_p i\beta + ms\phi) + KAdg\eta(\sigma_{n_1}ms + fl\mu_p)}{\mu_p(d^2g^2f\sigma_{n_1}\eta^2 + (KA)^2l\beta\phi + KAdg\eta(\sigma_{n_1}l\beta + fl\phi))}, \tag{72}$$

em que:

$$A = \eta g \sigma_{n_1} \sigma_o - bdf \mu_f, \quad (73)$$

garantindo que todos os autovalores do polinômio (59) possuem a parte real negativa quando a seguinte condição for satisfeita:

$$R_{c_2} < 1. \quad (74)$$

Pode-se concluir que  $E_2$  será localmente assintoticamente estável se as seguintes condições forem satisfeitas:

$$R_{c_1} > 1, \quad (75)$$

$$R_{c_2} < 1. \quad (76)$$

□

Sabendo-se as condições de estabilidade para os pontos  $E_1$  e  $E_2$ , pode-se de modo análogo determinar as seguintes condições, afim de se garantir a estabilidade do ponto  $E_3 = (O^*, N_1^*, N_2^*, F^*, J^*, P^*)$ :

$$R_{c_1} > 1, \quad (77)$$

$$R_{c_2} > 1, \quad (78)$$

garantindo deste modo que  $E_3$  será localmente assintoticamente estável se tais condições forem satisfeitas.