

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL  
INSTITUTO DE MATEMÁTICA E ESTATÍSTICA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM MATEMÁTICA APLICADA

**Modelos matemáticos para diversas técnicas  
de controle da mosca-da-fruta**

por

Poliana Kenderli Pacini Selau

Tese submetida como requisito parcial  
para a obtenção do título de  
Doutor em Matemática Aplicada

Profa. Dra. Maria Cristina Varriale  
Orientadora

Prof. Dr. Alexandre Molter  
Co-orientador

Porto Alegre, dezembro de 2024

# Modelos matemáticos para diversas técnicas de controle da mosca-da-fruta

por

Poliana Kenderli Pacini Selau

Tese submetida ao Programa de Pós-Graduação em  
Matemática Aplicada do Instituto de Matemática e Estatística da  
Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como requisito parcial  
para a obtenção do título de

## Doutora em Matemática Aplicada

Linha de Pesquisa: Biomatemática

Orientador: Profa. Dra. Maria Cristina Varriale

Co-orientador: Prof. Dr. Alexandre Molter

Banca examinadora:

Prof. Dr. Wesley Augusto Conde Godoy  
ESALQ / USP

Profa. Dra. Cláudia Pio Ferreira  
IBB / UNESP

Prof. Dr. Pedro Henrique de Almeida Konzen  
PPGMap / UFRGS

Tese apresentada e aprovada em  
Dezembro de 2024.

Prof. Dr. Lucas da Silva Oliveira  
Coordenador

## AGRADECIMENTOS

A realização deste trabalho só foi possível pois tive ao meu lado pessoas que me apoiaram e incentivaram muito. Agradeço a todos que, de alguma forma, contribuíram nessa caminhada. Em especial, agradeço:

- ao meu filho Davi, maior fonte de inspiração;
- ao meu amigo e marido Gabriel Pereira Nunes, por toda ajuda, incentivo, paciência e amor;
- a minha professora e orientadora Dra. Maria Cristina Varriale por todos os ensinamentos e conselhos nesta jornada e principalmente pela compreensão durante o meu pós-parto;
- aos meus pais, Marilene Pacini Selau e Roberto de Souza Selau, por todo o incentivo e apoio nessa caminhada, por sempre acreditarem em mim, vocês são os melhores pais do mundo;
- aos meus irmãos por se preocuparem e cuidar de mim e do Davi;
- aos meus amigos e colegas por todo o incentivo, todas as risadas, as conversas, os conselhos, pelas palavras de consolo e apoio quando eu achava que nada daria certo, por comemorar junto comigo por cada pequeno passo que foi dado, enfim, por sempre estarem comigo.
- às minhas primas, pois mesmo distantes se fizeram presentes de alguma forma em momentos de necessidade.
- à CAPES pelo apoio financeiro, muito obrigada.



# SUMÁRIO

<b>LISTA DE FIGURAS</b> . . . . .	<b>ix</b>
<b>LISTA DE TABELAS</b> . . . . .	<b>xv</b>
<b>RESUMO</b> . . . . .	<b>xvii</b>
<b>ABSTRACT</b> . . . . .	<b>xix</b>
<b>1 INTRODUÇÃO</b> . . . . .	<b>1</b>
<b>2 RESPOSTA FUNCIONAL</b> . . . . .	<b>7</b>
2.1 Resposta funcional tipo Holling II, para parasitismo com esgotamento do número de hospedeiros . . . . .	10
2.2 Resposta funcional tipo Holling III, para parasitismo com esgotamento do número de hospedeiros . . . . .	12
2.3 Resposta funcional generalizada . . . . .	14
2.4 Outros modelos de resposta funcional . . . . .	16
<b>3 DINÂMICA NATURAL DA MOSCA-DA-FRUTA COM O SEU PARASITOIDE NATIVO</b> . . . . .	<b>19</b>
3.1 Construção do modelo . . . . .	19
3.1.1 Descrição biológica . . . . .	19
3.1.2 Construção do modelo da dinâmica local . . . . .	21
3.2 Pontos de equilíbrio, viabilidade biológica e estabilidade . . . . .	24
3.2.1 Pontos de equilíbrio e sua viabilidade biológica . . . . .	24

3.2.2	Estabilidade local dos pontos de equilíbrio . . . . .	27
3.3	Ajustes dos parâmetros por dados experimentais . . . . .	34
3.3.1	Parâmetros específicos de cada estágio de vida considerado . . . . .	34
3.3.2	Parâmetros envolvidos no termo de interação parasitoide-hospedeiro . . . . .	37
<b>4</b>	<b>CONTROLE QUÍMICO ATRAVÉS DA APLICAÇÃO DE INSE-</b>	
	<b>TICIDA DE AMPLO ESPECTRO . . . . .</b>	<b>43</b>
4.1	Monitoramento da mosca-da-fruta . . . . .	43
4.2	Controle químico . . . . .	44
<b>5</b>	<b>CONTROLE BIOLÓGICO ATRAVÉS DA LIBERAÇÃO DE PA-</b>	
	<b>RASITOIDES NATIVOS . . . . .</b>	<b>57</b>
<b>6</b>	<b>CONTROLE BIOLÓGICO ATRAVÉS DA LIBERAÇÃO DE PA-</b>	
	<b>RASITOIDES NÃO NATIVOS . . . . .</b>	<b>67</b>
6.1	Construção do modelo . . . . .	67
6.1.1	Descrição Biológica . . . . .	67
6.1.2	Construção do modelo da dinâmica local . . . . .	69
6.2	Ajuste dos parâmetros por dados experimentais . . . . .	74
6.2.1	Parâmetros específicos de cada estágio de vida considerado nos sistemas . . . . .	75
6.2.2	Parâmetros envolvidos no termo de interação parasitoide não nativo-hospedeiro no sistema . . . . .	76
6.3	Controle da praga . . . . .	85

<b>7</b>	<b>CONTROLE BIOLÓGICO ATRAVÉS DA TÉCNICA DE INSETOS ESTÉREIS . . . . .</b>	<b>93</b>
7.1	Pontos de equilíbrio, viabilidade biológica e estabilidade .	97
7.1.1	Pontos de equilíbrio . . . . .	97
7.1.2	Viabilidade biológica e estabilidade dos pontos de equilíbrio . . . . .	99
7.2	Ajuste dos parâmetros do sistema (7.1) . . . . .	101
<b>8</b>	<b>DISCUSSÃO E CONCLUSÕES . . . . .</b>	<b>111</b>
8.1	Discussão . . . . .	111
8.2	Conclusões . . . . .	115
<b>9</b>	<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS . . . . .</b>	<b>119</b>
 <b>APÊNDICES</b>		
<b>A</b>	<b>FUNÇÃO <i>LAMBERT</i> . . . . .</b>	<b>129</b>





# LISTA DE FIGURAS

2.1	Número $N_e$ de hospedeiros parasitados por unidade de tempo, por um parasitoide, em $N$ hospedeiros disponíveis; (a) tipo I; (b) tipo II; (c) tipo III. . . . .	9
3.1	Diagrama correspondente ao sistema de equações diferenciais (3.1). . . . .	22
3.2	Evolução temporal das densidades populacionais na região de estabilidade de (a) $P_0$ ; (b) $P_1$ ; (c.1) $P_2$ ; (c.2) Zoom vertical do gráfico (c.1). . . . .	33
3.3	Pontos $((N_0)_i, (N_e)_i), i = 1, \dots, 6$ da Tabela 3.5, juntamente com a curva (2.8) de melhor ajuste, isto é, com $a = 2,54 \frac{\text{hosp. capturado}}{\text{dia} \cdot \text{hosp. disponvel}}$ e $h = 0,08 \frac{\text{dia}}{\text{hosp. capturado}}$ . . . . .	39
3.4	$f(L) = \frac{a_L L}{b + L}$ , com $a_L = 12,5$ e $b = 4,92$ . . . . .	40
3.5	Evolução temporal do sistema (3.20) para $0 \leq t \leq 10000$ das populações: (a) ovos, (b) população intermediária, (c) adultas e (d) parasitoides. . . . .	42
4.1	Evolução temporal do sistema mosca-parasitoide nativo (3.20) com aplicação de inseticida de amplo espectro através de (4.1) com $m_1 = 0,98$ e $m_2 = 0,80$ : (a) moscas adultas fêmeas $A(t)$ ; (b) parasitoides nativos $P(t)$ (NC=0,5 moscas adultas por armadilha por dia). . . . .	47
4.2	Evolução temporal do sistema moscas-parasitoides nativo (3.20), para a população de moscas na fase intermediária $L(t)$ , com aplicação de inseticida de amplo espectro através de (4.1) com $m_1 = 0,98$ e $m_2 = 0,80$ . . . . .	48

4.3	Evolução temporal do sistema moscas-parasitoides nativos (3.20) com aplicação de inseticida de amplo espectro através de (4.1) com índices $m_1 = 0,98$ e $m_2 = 0,60$ : (a) moscas adultas fêmeas $A(t)$ ; (b) parasitoides nativos $P(t)$ (NC=0,5 <i>moscas adultas por armadilha por dia</i> ). . . . .	49
4.4	Evolução temporal do sistema moscas-parasitoides nativo (3.20), para a população de moscas na fase intermediária $L(t)$ , com aplicação de inseticida de amplo espectro através de (4.1) com $m_1 = 0,98$ e $m_2 = 0,60$ . . . . .	50
4.5	Evolução temporal do sistema moscas-parasitoides nativos (3.20) com aplicação de inseticida de amplo espectro através de (4.1) com índices $m_1 = 0,98$ e $m_2 = 0,50$ : (a) moscas adultas fêmeas $A(t)$ ; (b) parasitoides nativos $P(t)$ (NC=0,5 <i>moscas adultas por armadilha por dia</i> ). . . . .	51
4.6	Evolução temporal do sistema moscas-parasitoides nativo (3.20), para a população de moscas na fase intermediária $L(t)$ , com aplicação de inseticida de amplo espectro através de (4.1) com $m_1 = 0,98$ e $m_2 = 0,50$ . . . . .	52
4.7	Evolução temporal do sistema moscas-parasitoides nativos (3.20) com aplicação de inseticida de amplo espectro através de (4.1) com índices $m_1 = 0,98$ e $m_2 = 0,40$ : (a) moscas adultas fêmeas $A(t)$ ; (b) parasitoides nativos $P(t)$ (NC=0,5 <i>moscas adultas por armadilha por dia</i> ). . . . .	53
4.8	Evolução temporal do sistema moscas-parasitoides nativo (3.20), para a população de moscas na fase intermediária $L(t)$ , com aplicação de inseticida de amplo espectro através de (4.1) com $m_1 = 0,98$ e $m_2 = 0,40$ . . . . .	54

4.9	Número de aplicações suficientes para o controle versus índice de mortalidade dos parasitoides ( $m_2$ ). . . . .	55
5.1	Evolução temporal do sistema (3.20) para $0 \leq t \leq 5$ das populações, para as condições iniciais citadas: (a) ovos, (b) população intermediária, (c) adultas e (d) parasitoides. . . . .	58
5.2	Evolução temporal para $0 \leq t \leq 2,5$ dias das populações $A(t)$ e $P(t)$ , do sistema (3.20) com aplicação do controle biológico através de uma única liberação de $\eta = 100$ parasitoides nativos em $t \simeq 0,08$ dias: (a) $A(t)$ moscas adultas fêmeas (b) $P(t)$ parasitoides. . . . .	59
5.3	Evolução temporal para $0 \leq t \leq 2,5$ dias da população intermediária $L(t)$ , do sistema (3.20) com aplicação do controle biológico através de uma única liberação de $\eta = 100$ parasitoides nativos em $t \simeq 0,08$ dias. . . . .	60
5.4	Evolução temporal da população de moscas adultas fêmeas $A(t)$ , para $0 \leq t \leq 70$ dias do sistema (3.20) com 6 liberações, conforme a equação (5.1), para: (a) $\eta = 50$ ; (b) $\eta = 70$ ; (c) $\eta = 100$ ; (d) $\eta = 300$ parasitoides nativos. . . . .	62
5.5	Evolução temporal da população intermediária $L(t)$ , para $0 \leq t \leq 70$ dias do sistema (3.20) com 6 liberações, conforme a equação (5.1), para: (a) $\eta = 50$ ; (b) $\eta = 70$ ; (c) $\eta = 100$ ; (d) $\eta = 300$ parasitoides nativos. . . . .	63
5.6	Evolução temporal da população de parasitoides nativos $P(t)$ , para $0 \leq t \leq 70$ dias do sistema (3.20) com 6 liberações, conforme a equação (5.1), para: (a) $\eta = 50$ ; (b) $\eta = 70$ ; (c) $\eta = 100$ ; (d) $\eta = 300$ parasitoides nativos. . . . .	64

6.1	Diagrama correspondente ao sistema de equações diferenciais (6.1): mosca-parasitoide nativo. . . . .	70
6.2	Diagrama correspondente ao sistema de equações diferenciais (6.2) moscas-parasitoide nativo, acrescentando liberação de parasitoides não nativos. . . . .	71
6.3	Pontos $((I_3^0)_i, (N_e)_i)$ , com $i = 1, \dots, 7$ da Tabela 6.1, juntamente com a curva de melhor ajuste (6.5), isto é, com $a' = 0,02$ , $h' = 0,01$ e $q = 1,67$ . . . . .	80
6.4	(a) Evolução temporal das populações do sistema (6.7) para $0 \leq t \leq$ 3000 dias; (b) Zoom perto da origem do gráfico (a). . . . .	83
6.5	Evolução temporal para $0 \leq t \leq 200$ do sistema (3.20) com 5 libe- rações conforme a equação (6.8) de $\eta = 100$ , $\eta = 500$ e $\eta = 700$ parasitoides não nativos em (a), (b) e (c), respectivamente, para a população de larvas de 1° ínstar. . . . .	87
6.6	Evolução temporal para $0 \leq t \leq 2$ do sistema (3.20) com uma libera- ção em $t = 0,08$ dias, conforme a equação (6.8) de $\eta = 100$ , $\eta = 500$ e $\eta = 700$ parasitoides não nativos em (a), (b) e (c), respectivamente, para a população de larvas de 2° ínstar. . . . .	88
6.7	Evolução temporal para $0 \leq t \leq 2$ do sistema (3.20) com uma libera- ção em $t = 0,08$ dias, conforme a equação (6.8) de $\eta = 100$ , $\eta = 500$ e $\eta = 700$ parasitoides não nativos em (a), (b) e (c), respectivamente, para a população de larvas de 3° ínstar. . . . .	89
6.8	Evolução temporal para $0 \leq t \leq 200$ do sistema (3.20) com 5 libe- rações conforme a equação (6.8) de $\eta = 100$ , $\eta = 500$ e $\eta = 700$ parasitoides não nativos em (a), (b) e (c), respectivamente, para a população de moscas adultas fêmeas. . . . .	90

6.9	Evolução temporal para $0 \leq t \leq 440$ do sistema (3.20) com 11 liberações conforme a equação (6.8) de $\eta = 100$ , $\eta = 500$ e $\eta = 700$ parasitoides não nativos em (a), (b) e (c), respectivamente, para a população de parasitoides não nativos. . . . .	91
7.1	Diagrama correspondente ao sistema de equações diferenciais para o controle da mosca-da-fruta através da TIE. . . . .	95
7.2	A curva vermelha corresponde à função constante igual a 199 e a curva azul corresponde a função $f(\tau)$ dada pela equação (7.8). . . . .	104
7.3	(a) Evolução temporal das populações do sistema (7.9) para $0 \leq t \leq 14000$ dias com $\tau = 115$ machos estéreis por dia; (b) Zoom perto da origem do gráfico (a). . . . .	105
7.4	(a) Evolução temporal das populações do sistema (7.9) para $0 \leq t \leq 14000$ dias com $\tau = 100$ machos estéreis por dia; (b) Zoom perto da origem do gráfico (a). . . . .	106
7.5	(a) Evolução temporal das populações do sistema (7.9) para $0 \leq t \leq 14000$ dias com $\tau = 100$ machos estéreis por dia com as novas condições iniciais; (b) Zoom perto da origem do gráfico (a). . . . .	108
A.1	Função $f(x) = xe^x$ e função $g(x) = W(x)$ . . . . .	130



## LISTA DE TABELAS

2.1	Classificação da resposta funcional generalizada (2.17). . . . .	15
3.1	Duração em dias, de fases de vida da <i>Anastrepha fraterculus</i> . . . . .	20
3.2	Viabilidade biológica dos pontos de equilíbrio $P_0$ , $P_1$ e $P_2$ . . . . .	27
3.3	Estabilidade linear dos pontos de equilíbrio biologicamente viáveis $P_0$ , $P_1$ e $P_2$ . . . . .	32
3.4	Dados experimentais da mosca-da-fruta e do seu parasitoide nativo. . . . .	35
3.5	Dados experimentais médios. . . . .	38
3.6	Ajuste dos parâmetros aos dados experimentais. . . . .	40
6.1	Dados experimentais médios. . . . .	78
6.2	Valores atribuídos aos parâmetros do sistema (6.2). . . . .	81
7.1	Estabilidade linear dos pontos de equilíbrio biologicamente viáveis $P_0$ , $P_1$ e $P_2$ . . . . .	100
7.2	Valores atribuídos aos parâmetros do sistema (7.1). . . . .	102





## RESUMO

Através de sistemas de equações diferenciais ordinárias, são abordadas diferentes técnicas de controle da mosca-da-fruta (*Anastrepha fraterculus*), em meios espacialmente homogêneos. Além do controle químico com o uso de inseticida de amplo espectro, investiga-se a aplicação de três técnicas de controle biológico distintas: liberação de parasitoides nativos (*Doryctobracon areolatus*), liberação de parasitoides não nativos (*Diachasmimorpha longicaudata*) e liberação de machos estéreis. As respostas funcionais, de cada um destes parasitoides na presença dos seus hospedeiros, foram determinadas a partir de dados experimentais, e identificadas uma como tipo Holling II e a outra como tipo Holling III. Soluções numéricas dos diferentes sistemas de equações diferenciais estudados permitiram concluir que todos os métodos de controle avaliados mostraram-se eficientes para a diminuição da população de moscas-da-fruta adultas fêmeas. Entretanto, o controle da população de moscas imaturas (não adultas) pode não ser alcançado através do controle químico, pois atinge também a população de parasitoides nativos. Por outro lado, todos os métodos de controle biológico demonstraram-se eficientes para controlar também as populações de larvas e pupas da mosca-da-fruta.

**Palavras-chave:** Mosca-da-fruta, controle biológico, resposta funcional.



## ABSTRACT

Through systems of ordinary differential equations, different techniques for controlling the fruit fly (*Anastrepha fraterculus*) are addressed in spatially homogeneous environments. In addition to chemical control using broad-spectrum insecticides, the application of three distinct biological control techniques is investigated: the release of native parasitoids (*Doryctobracon areolatus*), the release of non-native parasitoids (*Diachasmimorpha longicaudata*), and the release of sterile males. The functional responses of each of these parasitoids in the presence of their hosts were determined from experimental data, with one identified as Holling type II and the other as Holling type III. Numerical solutions of the different systems of differential equations studied allowed the conclusion that all evaluated control methods proved effective in reducing the population of adult female fruit flies. However, controlling the population of immature (non-adult) flies may not be achieved through chemical control, as it also affects the population of native parasitoids. On the other hand, all biological control methods proved effective in controlling the populations of fruit fly larvae and pupae as well.

**Keywords:** Fruit fly, biological control, functional response.

# 1 INTRODUÇÃO

O manejo integrado de pragas (MIP) exerce um papel fundamental na agricultura brasileira, na produtividade, na qualidade dos alimentos e na sustentabilidade do setor agrícola. O MIP envolve a utilização de diversas técnicas de controle de pragas, priorizando a utilização do controle biológico, cultural e genético, em detrimento da utilização do controle químico com o uso de agrotóxicos. Para isso, o MIP utiliza técnicas biológicas e ecológicas para identificação das pragas e de seus inimigos naturais, buscando exercer o controle adequado, sobretudo quando as populações de pragas atingem um nível de dano econômico, a fim de garantir a proteção das culturas, minimizar as perdas da produção e proteger o meio ambiente (Tordin, 2014).

A mosca-da-fruta (*Anastrepha fraterculus*) é uma praga que ataca a fruticultura, com ampla distribuição global. Ela afeta a qualidade e a quantidade da produção, levando à perda de frutos e à redução do valor comercial. No Brasil, esta praga tem sido uma preocupação importante para a fruticultura, pois se encontra em toda a extensão do território brasileiro, além de afetar diversas culturas (Nava; Botton, 2010).

Os três fatores que tornam essa praga tão danosa são: 1) a mosca-da-fruta ataca várias culturas frutíferas; 2) ela está presente em todos os Estados do Brasil; 3) os danos causados aos frutos reduzem a sua qualidade, tanto para o consumo local quanto para a sua exportação (Nava; Botton, 2010).

Os danos causados pela mosca-da-fruta incluem perfuração da casca dos frutos para a oviposição, causando a infestação e a degradação do fruto. Além disso, as larvas se alimentam das polpas dos frutos, resultando em apodrecimento, deterioração e perda da qualidade. Por outro lado, a presença da mosca-da-fruta também

pode abrir caminho para infecções secundárias por fungos e bactérias, aumentando ainda mais os danos (Nava; Botton, 2010).

As técnicas de controle da mosca-da-fruta mais utilizadas atualmente são o controle químico por meio de inseticidas, na forma de iscas tóxicas ou por cobertura total. Todavia, os inseticidas de amplo espectro têm reduzido drasticamente as populações de inimigos naturais (Nava; Botton, 2010). Além disso, o uso de inseticidas sistêmicos pode deixar resíduos em níveis de inseticida acima do limite máximo tolerável nos frutos tratados, em suas etapas de comercialização e consumo (Raga; Sato, 2016). Como consequência, devido às restrições que têm sido impostas ao uso de inseticidas e à crescente demanda por frutas orgânicas, novas técnicas ecologicamente corretas para o controle das moscas-das-frutas estão sendo estudadas e aplicadas (Navarro-Llopis et al., 2011).

Entre as alternativas sustentáveis para o controle desta praga podemos destacar a liberação de espécies consumidoras (parasitoides) e de machos estéreis e ainda a utilização de inseticidas seletivos. Nesse sentido, Nava et al. (2019) encontrou experimentalmente resultados positivos da utilização do parasitoide nativo *Doryctobracon areolatus* em condições de campo, indicando sua eficiência como controlador da mosca-da-fruta. Por sua vez, o parasitoide não nativo (exótico) *Diachasma mimorpha longicaudata* também tem sido amplamente utilizado no controle desta praga (González et al., 2007). Adicionalmente, a técnica de liberação de machos estéreis mostrou-se eficiente para o controle de pragas similares em outros países, como por exemplo, México e Guatemala (Mastrangelo, 2009). Por outro lado, o uso de biopesticidas (classificados como inseticidas seletivos) também tem se apresentado como uma alternativa sustentável que pode auxiliar no controle de pragas, demonstrando eficiência na mortalidade de pupas e adultos de *A. fraterculus* (Oviedo et al., 2017).

Para o controle de pragas na agricultura, os modelos matemáticos são ferramentas que podem ser úteis na tomada de decisões. Com eles podemos descre-

ver a dinâmica populacional da praga com seu meio, no qual pode ser pulverizado um inseticida como controle químico, e também a dinâmica populacional da praga com espécies consumidoras (como por exemplo, parasitoides e predadores), ou ainda com a liberação de machos estéreis como controle biológico. Os modelos ajudam a identificar fatores que influenciam no sucesso do controle biológico, como a taxa de parasitismo ou a capacidade dos parasitoides de suprimir as populações de pragas, auxiliando na realização de um controle eficiente e sustentável.

Freire (2007) elaborou um modelo matemático detalhado para analisar e simular estratégias de controle biológico da mosca-do-mediterrâneo (*Ceratite capitata*) através da liberação inundativa do seu parasitoide *Diachasmimorpha longicaudata*. O autor começou por formular modelos para descrever a evolução espaço-temporal do sistema, e aplicou técnicas de otimização relativas à quantidades de parasitoides liberados e a frequência destas liberações para o controle desta praga.

Altafini (2012) elaborou dois modelos matemáticos que descrevem a evolução temporal do mesmo parasitoides não nativo estudado por Freire (*D. longicaudata*), com duas pragas distintas: a *C. capitata* e a *A. fraterculus*. Além da construção destes modelos, este trabalho avaliou outros pontos importantes deste parasitoide não nativo, como por exemplo, a preferência por hospedeiros e o superparasitismo.

Nessa pesquisa, investigamos diferentes técnicas de controle da mosca-da-fruta (*Anastrepha fraterculus*). Para isso, pretende-se descrever, através de sistemas de equações diferenciais, a dinâmica da praga com seu parasitoide nativo *Doryctobracon areolatus* e com seu parasitoide não nativo *Diachasmimorpha longicaudata*, e de que modo liberações artificiais destes parasitoides podem auxiliar no controle da mosca-da-fruta. Analisou-se também o controle desta praga através da liberação de machos estéreis. Em todos os modelos matemáticos desenvolvidos neste trabalho, buscamos atribuir valores realísticos aos parâmetros envolvidos no sistema e, em especial, aqueles relacionados aos termos de interação parasitoide-hospedeiro.

Inicialmente, no capítulo 2, estudamos as diversas formas de resposta funcional, para descrever a interação entre parasitoide e hospedeiro, em um modelo matemático, com ênfase na classificação de Holling (1966).

No capítulo 3 construímos um sistema matemático para descrever a dinâmica da mosca-da-fruta com o seu parasitoide nativo e apresentamos um estudo analítico do mesmo. A seguir, procuramos atribuir valores realísticos aos parâmetros envolvidos no sistema, a maioria dos quais foram encontrados na literatura. Por outro lado, aqueles parâmetros presentes no termo de interação parasitoide-hospedeiro foram obtidos através de ajuste de curvas a dados experimentais.

Ao sistema apresentado no capítulo 3, estudamos o controle da mosca-da-fruta através da aplicação de técnicas de controle químico de amplo espectro (capítulo 4) e da liberação artificial de parasitoides nativos (capítulo 5). Ao final do capítulo 5, avaliamos a efetividade e comparamos estas duas diferentes técnicas de controle.

No capítulo 6, acrescentamos ao modelo matemático construído no capítulo 3 uma nova espécie: o parasitoide não nativo *D. longicaudata*. Após ajustarmos, por parâmetros envolvidos desse novo sistema, por dados experimentais, o que inclui a construção de uma nova resposta funcional, analisamos a efetividade do controle biológico da praga por estes dois parasitoides, mediante a liberação artificial do parasitoides não nativos.

No capítulo 7, estudamos os efeitos da liberação de machos estéreis (TIE - Técnica de Insetos Estéreis) em reduzir o potencial reprodutivo da mosca-da-fruta e analisar a possibilidade de controle da praga por meio desta técnica. Não é do nosso conhecimento a existência de modelos matemáticos investigando a aplicação desta técnica de controle à praga *A. fraterculus*.

Por fim, no capítulo 8, apresentamos as conclusões do trabalho. Descrevemos brevemente os resultados teóricos e numéricos de cada aplicação de controle da mosca-da-fruta, comparando-as entre si, a fim de identificar as melhores técnicas de controle desta praga.





## 2 RESPOSTA FUNCIONAL

Quando modelamos a dinâmica populacional de um sistema constituído por duas ou mais espécies, é de grande relevância conhecermos os termos de interação entre essas espécies. Em se tratando de interações do tipo parasitoide-hospedeiro (ou predador-presa) duas medidas são usualmente utilizadas: a resposta numérica e a resposta funcional. A resposta numérica refere-se à alteração na densidade de parasitoides conforme variamos a densidade de hospedeiros; por outro lado, a resposta funcional refere-se à variação no número de hospedeiros parasitados, por unidade de tempo por um parasitoide, conforme variamos o número de hospedeiros expostos ao parasitismo (Holling, 1959a).

Holling (1966) classificou três tipos diferentes de respostas funcionais: tipo I, tipo II e tipo III.

**Resposta funcional do tipo Holling I:** Nesse tipo de resposta funcional, o número de hospedeiros  $N_e$  parasitados aumenta linearmente com o número de hospedeiros  $N$  expostos ao parasitismo, dado na forma  $N_e = aN$  cujo gráfico é apresentado na Figura 2.1 (a) (com  $a$  positivo).

**Resposta funcional do tipo Holling II:** A resposta funcional do tipo Holling II apresenta uma saturação no parasitismo de hospedeiros que, como mostraremos na seção 2.1, pode ser justificada pela existência de um tempo de manipulação de cada hospedeiro pelo parasitoide. Nesse tipo de resposta funcional observa-se que, à medida que aumenta o número  $N$  de hospedeiros disponíveis, aumenta também o número  $N_e$  de hospedeiros parasitados, mas a uma taxa que decresce proporcionalmente à diferença entre o valor de saturação e o valor atual, resultando em um comportamento do tipo  $N_e = \frac{aN}{1 + bN}$  cujo gráfico é apresentado na Figura 2.1 (b) (com  $a$  e  $b$  positivos). Esta resposta funcional é usualmente associada a predadores invertebrados e também a insetos parasitoides. Entre outros exemplos podemos citar, a interação parasitoide-hospedeiro, como por exemplo, a

interação entre o parasitoide de ovo *Trichogramma pretiosum* Riley com seu hospedeiro, a traça-do-tomate (*Tuta absoluta*) (Sampaio; Bueno; Perezmaluf, 2001; Faria; Torres; Farias, 2000).

**Resposta funcional do tipo Holling III:** Assim como a resposta funcional tipo II, esta também apresenta uma saturação na captura de hospedeiros justificada pela existência de um tempo de manipulação; entretanto, enquanto os hospedeiros  $N$  disponíveis estiverem em pequeno número, a taxa com a qual aumenta o número  $N_e$  de hospedeiros parasitados é crescente. A partir de certo número de hospedeiros disponíveis, o aumento do número de hospedeiros parasitados passa a ocorrer da mesma forma que a resposta funcional tipo Holling II, resultando em uma expressão do tipo  $N_e = \frac{cN^2}{1 + dN + eN^2}$  cujo gráfico é apresentado na Figura 2.1 (c) (com,  $c$ ,  $d$  e  $e$  positivos). Esta resposta funcional é considerada mais apropriada para predadores vertebrados, que podem aprender a concentrar-se em uma espécie de presas quando ela se torna abundante (Holling, 1965). Adicionalmente, alguns autores (Hassell; Lawton; Beddington, 1977) sugerem que, dependendo das contribuições à estabilidade, este modelo de interação seja mais adequado que a resposta funcional do tipo Holling II, para alguns predadores invertebrados e insetos parasitoides.

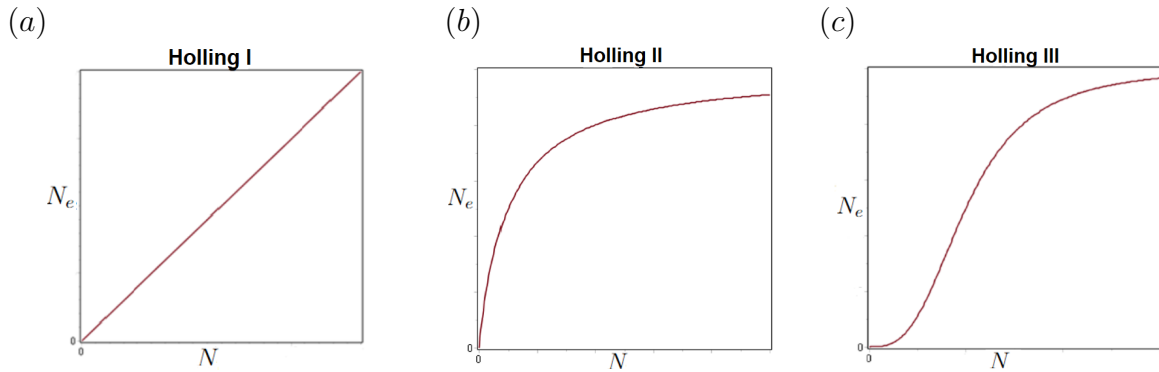


Figura 2.1: Número  $N_e$  de hospedeiros parasitados por unidade de tempo, por um parasitoide, em  $N$  hospedeiros disponíveis; (a) tipo I; (b) tipo II; (c) tipo III.

Encontramos na literatura que estudamos (Hassell; Lawton; Beddington, 1977; Bolker, 2012; Pritchard et al., 2017; Royama, 1971; Altafini et al., 2021; Altafini, 2012) diferentes justificativas biológicas que fundamentam a proposição de diversas formas de respostas funcionais do tipo Holling III. Utilizou-se a resposta funcional do tipo Holling III para descrever, por exemplo, a interação entre o predador *Harmonia axyridis* e seu hospedeiro o piolho-da-couve *Brevicoryne brassicae* (Milléo et al., 2019).

Na seção 2.1 abordaremos com mais detalhe a resposta funcional Holling II e a resposta funcional do tipo Holling III será apresentada na seção 2.2. Na seção 2.3 estudaremos o modelo de resposta funcional generalizada que permitirá a obtenção das respostas funcionais do tipo I, II e III dependendo dos valores atribuídos aos parâmetros nele envolvidos. Na seção 2.4 apresentaremos brevemente outros modelos de respostas funcionais.

## 2.1 Resposta funcional tipo Holling II, para parasitismo com esgotamento do número de hospedeiros

Com o objetivo de simular a interação entre predador (parasitoide) e suas presas (hospedeiros), considerou-se um experimento que consiste em um sujeito, representante da espécie consumidora, buscar aleatoriamente discos distribuídos sobre uma mesa, representantes da espécie recurso. Após um disco ser encontrado ele não é retirado da mesa (Holling, 1959b), ou seja, trata-se de um modelo sem esgotamento dos recursos (discos) disponíveis.

Inicialmente considerou-se que o número  $N_e$  de discos encontrados seria proporcional ao número  $N$  de discos disponíveis, considerado constante, bem como ao tempo  $T_s$  de captura por disco, como que prevê o modelo de Holling I, (Figura 2.1 (a)). Desta suposição, decorre portanto que o número  $N_e$  de hospedeiros capturados é dado por:

$$N_e = a \cdot T_s \cdot N \quad (2.1)$$

onde  $a$  é a eficiência da captura ( $[a]^1 = \text{hospedeiros capturados por hospedeiros ofertados por unidade de tempo}$ ).

A resposta funcional do tipo Holling II associa, a cada hospedeiro capturado, um tempo  $h$ , de manipulação do mesmo. Assim, o tempo total  $T$  do experimento é obtido pela equação

$$T = T_s + h \cdot N_e, \quad (2.2)$$

donde  $T_s = T - hN_e$ , que substituindo na equação (2.1), e explicitando  $N_e$ , leva ao número de hospedeiros capturados após um experimento com duração  $T$ , sob a forma

$$N_e = \frac{aTN}{1 + ahN}. \quad (2.3)$$

---

<sup>1</sup>Representamos  $[\cdot] = a$  unidade de  $\cdot \cdot$ .

Da equação (2.3) obtém-se  $\lim_{N \rightarrow \infty} \frac{N_e}{T} = \frac{1}{h}$ , e portanto, a velocidade de captura máxima é o inverso de tempo gasto manuseando cada hospedeiro por dia.

A equação (2.3) é a resposta funcional tipo Holling II (Figura 2.1 (b)) para parasitismo sem esgotamento dos recursos, que é a situação que pode ocorrer se os hospedeiros continuarem disponíveis mesmo depois de parasitados.

Entretanto, quando um parasitoide é discriminador, isto é, consegue optar por hospedeiros não parasitados, é necessário considerar esgotamento de recursos para o parasitoide, visto que o hospedeiro depois de parasitado não estará mais disponível para o parasitismo. Para isso, supõe-se busca aleatória por hospedeiros, e escreve-se a taxa de variação do número  $x(t)$  de hospedeiros disponíveis, que decresce com o passar do tempo  $t$ , de acordo com:

$$\frac{dx}{dt} = \frac{-ax}{1 + ahx}. \quad (2.4)$$

Para obter uma expressão para o número  $N_e$ , de hospedeiros parasitados por um parasitoide durante um intervalo de tempo  $T$ , em função do número  $N_0$ , de hospedeiros inicialmente expostos ao parasitismo, impomos à solução da equação diferencial (2.4) as condições:

$$x(0) = N_0; \quad x(T) = N_0 - N_e. \quad (2.5)$$

A solução da equação diferencial (2.4), que satisfaz estas condições é obtida por:

$$\int_{N_0}^{N_0 - N_e} \left( \frac{1}{x} + ah \right) dx = -a \int_0^T dt, \quad \text{se } x \neq 0$$

donde,

$$N_e = N_0 \left[ 1 - e^{-a(T - hN_e)} \right], \quad \text{se } N_e \neq N_0; \quad (2.6)$$

Adicionalmente,

$$N_e = N_0 \quad (2.7)$$

é uma solução singular desta equação diferencial, que pode ocorrer quando todos os hospedeiros expostos forem parasitados. Além disso, observamos da equação (2.6) que  $\lim_{T \rightarrow \infty} N_e = N_0$ .

A equação (2.6) é a resposta funcional tipo Holling II para parasitismo com esgotamento de recursos, situação que ocorre se o parasitoide for discriminador, parasitando apenas hospedeiros que não tiverem sido parasitados anteriormente. Esta equação também descreve interações do tipo predador-presa, visto que ocorre evidentemente redução do número de presas disponíveis, à medida que vão sendo consumidas (Rogers, 1972).

A função  $W$  de Lambert (ver Apêndice A) é definida por:

$$y = W(x) \Leftrightarrow ye^y = x,$$

permite explicitar  $N_e$  da equação (2.6), como segue:

$$N_e = N_0 - \frac{W(ahN_0e^{-a(T-hN_0)})}{ah}, \quad (2.8)$$

sendo  $a > 0$  e  $h > 0$ .

Na seção 3.3, aproximaremos dados experimentais de um sistema parasitoide-hospedeiro a uma curva dada pela equação (2.8), onde poderemos verificar que a resposta funcional do parasitoide é do tipo Holling II.

## 2.2 Resposta funcional tipo Holling III, para parasitismo com esgotamento do número de hospedeiros

Analogamente à resposta funcional do tipo II, estudada anteriormente, a resposta funcional do tipo III também considera que há uma saturação na captura de hospedeiros. Enquanto o número de hospedeiros  $N$  for pequeno a curva da resposta funcional tipo III apresenta concavidade voltada para cima e conforme o

número de hospedeiros cresce, a curva passa por um ponto de inflexão, e depois passa a ter comportamento similar ao da resposta funcional do tipo II.

Nesta seção estudaremos de que maneira Hassel (1977) construiu o modelo de resposta funcional do tipo III considerando algumas hipóteses biológicas. Além do modelo de Hassel existem outros modelos que qualificam-se como resposta funcional do tipo III, que consideram outras hipóteses biológicas.

Hassell (1977), estudou alguns casos, tanto de predadores quando de parasitoides, que apresentaram respostas funcionais sigmoidais. Ao calcular a taxa instantânea de captura ( $a$ ) para diferentes valores de  $N$  hospedeiros disponíveis, Hassell percebeu que as taxas de captura instantânea variam com  $N$ , de acordo com:

$$a(N) = \frac{\delta N}{1 + cN}, \quad (2.9)$$

onde  $\delta$  e  $c$  são constantes positivas.

Substituindo (2.9) em (2.3) obtemos:

$$N_e = \frac{\delta T N^2}{1 + cN + \delta h N^2}, \quad (2.10)$$

tal como ilustrado na Figura 2.1 (c).

O esgotamento de hospedeiros é contemplado ao impor à solução da equação diferencial,

$$\frac{dx}{dt} = \frac{\delta x^2}{1 + cx + \delta h x^2}, \quad (2.11)$$

as condições:

$$x(0) = N_0; \quad x(T) = N_0 - N_e. \quad (2.12)$$

donde resulta,

$$N_e = N_0(N_0 - N_e) \left[ c \ln \left( \frac{N_0 - N_e}{N_0} \right) - \delta h N_e + \delta T \right] \quad \text{se } N_e \neq N_0, \quad (2.13)$$

com  $N_e = N_0$  uma solução singular.



## 2.3 Resposta funcional generalizada

Pritchard et al. (2017) trabalham com uma versão generalizada da equação (2.3) do disco de Holling, válida para a situação sem esgotamento de recursos, incluindo na eficiência da captura uma dependência do número  $N_0$ , de hospedeiros inicialmente expostos ao parasitismo, sob forma de potência com um expoente de escala  $q \geq 0$ . Assim, o número  $N_e$  de hospedeiros parasitados por um parasitoide em um intervalo de tempo  $T$ , sendo  $h$  o tempo investido pelo parasitoide em manipular cada hospedeiro capturado, escrito como:

$$N_e = \frac{a'TN}{1 + a'hN}, \quad (2.14)$$

onde  $a' = a(N_0)^q$ , com  $q \geq 0$ .

Obtém-se assim a expressão:

$$N_e = \frac{aT(N_0)^q N}{1 + ah(N_0)^q N}. \quad (2.15)$$

Para a situação sem reposição, isto é, com esgotamento da população de hospedeiros disponíveis, adotamos o mesmo procedimento da seção 2.1 e 2.2, isto é, devemos resolver o problema de valor inicial constituído pela equação diferencial:

$$\frac{dx}{dt} = \frac{-a(N_0)^q x}{1 + a(N_0)^q hx}, \quad (2.16)$$

juntamente com as condições:

$$x(0) = N_0 \quad \text{e} \quad x(T) = N_0 - N_e,$$

donde obtém-se  $N_e$ , analogamente à equação (2.6), sob forma implícita:

$$N_e = N_0 \left(1 - e^{-a(N_0)^q(T-hN_e)}\right). \quad (2.17)$$

Ou ainda, fazendo-se uso da função  $W$  de Lambert, obtemos  $N_e$  de forma explícita

$$N_e = N_0 \left(1 - \frac{W(ah(N_0)^{q+1}e^{-a(N_0)^q(T-hN_0)})}{ah(N_0)^{q+1}}\right), \quad (2.18)$$

para  $a$ ,  $h$  e  $N_0$  não nulos.

A partir da resposta funcional generalizada que acabamos de obter para a situação com esgotamento de recursos, podemos identificar os tipos I, II e III da classificação de Holling, como segue:

a) A resposta funcional tipo Holling I é aquela que desconsidera o tempo  $h$  investido pelo parasitoide em manipular cada hospedeiro capturado. Assim, da equação (2.4), com  $h = 0$ , tem-se:

$$\frac{dx}{dt} = -ax, \quad (2.19)$$

cuja solução que satisfaz  $x(0) = N_0$  e  $x(T) = N_0 - N_e$ , resulta em  $N_e$  proporcional a  $N_0$ , de acordo com:

$$N_e = N_0 (1 - e^{-aT}), \quad (2.20)$$

e esta é exatamente a expressão obtida a partir da equação (2.17) com  $h = 0$  e  $q = 0$ .

b) A resposta funcional do tipo Holling II que obtivemos na equação (2.6) é exatamente a expressão que decorre da equação (2.17) com  $h > 0$  e  $q = 0$ .

c) Por fim, a resposta funcional tipo Holling III, apresentada na seção 2.2 apresenta o mesmo comportamento sigmoidal que a equação (2.17) com  $h > 0$  e  $q > 0$ .

A Tabela 2.1 registra os resultados acima.

Tabela 2.1: Classificação da resposta funcional generalizada (2.17).

		Tipo	$N_e \times N_0$
$h = 0$	$q = 0$	Holling I	Reta
$h > 0$	$q = 0$	Holling II	Hipérbole
	$q > 0$	Holling III	Sigmóide

Na seção 6.2 deste trabalho, ajustaremos dados experimentais de uma interação parasitoide-hospedeiro a uma curva do tipo (2.18), com  $h > 0$  e  $q > 0$ , onde identificaremos tratar-se de uma resposta funcional do tipo Holling III.

## 2.4 Outros modelos de resposta funcional

Na literatura identificamos, vários outros modelos para a resposta funcional de um parasitoide, alguns dos quais poderão ser identificados como resposta funcional tipo III.

Parte destes modelos adotam expressões alternativas para a eficiência de captura envolvida na resposta funcional tipo Holling II, sem esgotamento de recursos (equação (2.3)). Podemos classificá-los como: a) modelos que consideram a eficiência de captura dependente do número inicial  $N_0$  de hospedeiros; b) modelos que consideram a eficiência de captura dependente do número  $N$  de hospedeiros disponíveis; c) modelos que consideram a competição de parasitoides, na eficiência de captura.

Se quisermos incluir o esgotamento de hospedeiros basta adotar o mesmo procedimento que apresentamos para obter a equação (2.4) a partir da equação (2.3).

### a) Eficiência de captura dependendo de $N_0$

- Bolker (2012):

$$a(N_0) = \frac{d + \delta N_0}{1 + cN_0}. \quad (2.21)$$

- Hassell (1978) e Altafini (2012):

$$a(N_0) = \frac{\delta N_0}{1 + cN_0}. \quad (2.22)$$

### b) Eficiência de captura dependente de $N$

- Bolker (2012):

$$a(N) = bN^q. \quad (2.23)$$

**c) Modelos que consideram a competição de parasitoides**

- Bolker (2012) também explicou o modelo de Beddington-DeAngelis, que pode ser obtido considerando:

$$a(P) = \frac{a'}{1 + c(P - 1)}.$$

Entre os que não decorre da equação (2.3) podemos citar.

- Rogers (1972), propôs o modelo:

$$N_e = N_0 \left( 1 - e^{-\frac{Ta}{1+ahN_0}} \right), \quad (2.24)$$

com  $h$ ,  $a$ ,  $N_0$  e  $T$  estão definidos em (2.1), (2.2) e (2.3).

- Hassell (1978) e Altafini et al., (2021)

$$N_e = N_0 \left( 1 - e^{\frac{\delta N_0 T}{1+cN_0+\delta h(N_0)^2}} \right), \quad (2.25)$$

que pode ser obtida a partir de (2.24) substituindo  $a$  por  $a(N_0)$  de (2.22).

- Diferentemente do que foi considerado em todos os modelos até aqui apresentados, Royama (1966) desenvolveu um modelo para descrever um sistema no qual nem todos os hospedeiros (presas) têm a mesma chance de serem encontrados. Ele considerou que um hospedeiro (presa) mais próximo de outros hospedeiros (presas) já parasitados (predados) teria mais chance de ser encontrado, pois isto indicaria uma maior proximidade do parasitoide (predador).



# 3 DINÂMICA NATURAL DA MOSCA-DA-FRUTA COM O SEU PARASITOIDE NATIVO

Neste capítulo, estudaremos a dinâmica da mosca-da-fruta (*Anastrepha fraterculus*) com o seu parasitoide nativo de larvas (*Doryctobracon Areolatus*). Após construir, na seção 3.1, um modelo de tempo contínuo para descrever esta dinâmica, determinaremos, na seção 3.2 seus pontos de equilíbrio, bem como condições para a viabilidade biológica e estabilidade destes pontos. Na seção 3.3, fixaremos valores para os parâmetros do sistema.

## 3.1 Construção do modelo

### 3.1.1 Descrição biológica

A mosca-da-fruta apresenta metamorfose completa, ou seja, possui estágio de ovo, larva, pupa e adulto. As fêmeas adultas rompem a casca do fruto, para fazer a postura dos ovos abaixo da epiderme dos frutos. Em cada fruto podem ser colocados vários ovos; cada fêmea deposita um ou dois ovos por punctura, totalizando em média 400 ovos ao longo de toda a sua vida (Salles, 1998; Zart; Fernandes; Botton, 2010). Alguns dias após a sua postura, os ovos eclodirão em larvas. Ao alimentar-se da polpa dos frutos, as larvas formarão galerias e inviabilizarão o fruto para o consumo. Concluída a fase larval, as larvas deslocam-se para fora do fruto surgindo assim a pupa, a qual se localiza na vegetação rasteira no solo e, por fim, desta fase emergem as moscas adultas. Cabe ressaltar que, face ao rompimento da casca do fruto, este torna-se mais vulnerável a doenças, como por exemplo, a podridão-parda (Nava; Botton, 2010).

É possível diferenciar moscas adultas fêmeas de moscas adultas machos, pois as fêmeas possuem o ovipositor. Estas precisam consumir alimento proteico durante 7 a 30 dias após a emergência, para completarem o desenvolvimento dos ovários e estarem prontas ao acasalamento (Salles, 2000); durante este período trata-se de uma fêmea adulta não acasalável.

Assim como diversos outros insetos, a duração dos estágios (fases) de vida da mosca-da-fruta é dependente da temperatura. A Tabela 3.1 apresenta a duração das três primeiras fases de vida da mosca em sete temperaturas diferentes, medidas em °C (Nava; Botton, 2010).

Tabela 3.1: Duração em dias, de fases de vida da *Anastrepha fraterculus*.

Fase\°C	15	17,5	20	22,5	25	27,5	30
Ovo	10,3	7,9	4,7	3,0	2,6	2,6	2,3
Larva	34,5	22,5	16,2	14,8	11,0	11,3	14,0
Pupa	43,2	37,1	26,0	19,8	10,0	13,0	11,8

Outrossim, a longevidade média no estágio adulto varia, sendo de 128,7 e 55,5 dias nas temperaturas de 15°C e 25°C, respectivamente (Nava; Botton, 2010). A mosca-da-fruta não se desenvolve em temperaturas inferiores a 10°C nem superiores a 35°C (Salles, 2000). Na Tabela 3.1, observa-se que quanto mais altas as temperaturas, mais rápido é o desenvolvimento de todas as fases de vida da mosca. Os experimentos laboratoriais que embasarão nossos estudos foram realizados à temperatura de 25°C.

A seguir, iremos propor um modelo para descrever a dinâmica, do sistema constituído pela mosca-da-fruta e seu parasitoide nativo.

Um dos principais parasitoides nativos da mosca-da-fruta é o parasitoide de larvas *Doryctobracon areolatus*, encontrado em toda a extensão brasileira. Experimentalmente (Nunes et al., 2011), este parasitoide apresentou uma longevi-

dade média de 10,24 dias e uma razão sexual de 62% de fêmeas. Outra vantagem deste parasitoide, é que este é discriminador, ou seja, ele consegue identificar quais larvas já foram parasitadas e com isso evitar o superparasitismo. O que do ponto de vista de controle é uma vantagem, pois isto significa mais chance de um ovo de parasitoide tornar-se um parasitoide adulto, por não ter que competir por alimento (larva) ou espaço.

O parasitoide fêmea *Doryctobracon aerolatus* localiza as larvas da mosca no interior do fruto através da vibração que elas emitem, ao se alimentarem da polpa dos frutos. A seguir, o parasitoide fêmea insere o ovipositor e realiza sua postura dentro do corpo do seu hospedeiro. O ovo do parasitoide eclode dentro da larva da mosca, onde se desenvolverá a larva do parasitoide até o início da fase pupal da mosca, no solo. Após a formação do pupário da mosca; o conteúdo corporal da mosca é consumido pela larva do parasitoide, emergindo o parasitoide adulto (Nava; Botton, 2010).

### 3.1.2 Construção do modelo da dinâmica local

Para descrever a dinâmica do sistema constituído pela mosca-da-fruta e seu parasitoide nativo, adotamos o modelo compartimental ilustrado na Figura 3.1. Agrupando em um mesmo compartimento, as larvas e as pupas da mosca-da-fruta, distribuimos as moscas em três compartimentos, a saber:  $E(t)$  para o estágio ovo;  $L(t)$  para o estágio onde agrupamos as larvas e pupas que denominamos estágio intermediário; e  $A(t)$  para as moscas adultas fêmeas. As moscas adultas machos constituem outro compartimento no diagrama apresentado na Figura 3.1; entretanto, esta população não participa diretamente no sistema parasitoide-hospedeiro que iremos estudar.



Os parasitoides (adultos) foram dispostos em dois compartimentos a saber:  $P(t)$  para os parasitoides fêmeas, e um compartimento para os parasitoides machos, que não participam diretamente no sistema em estudo.

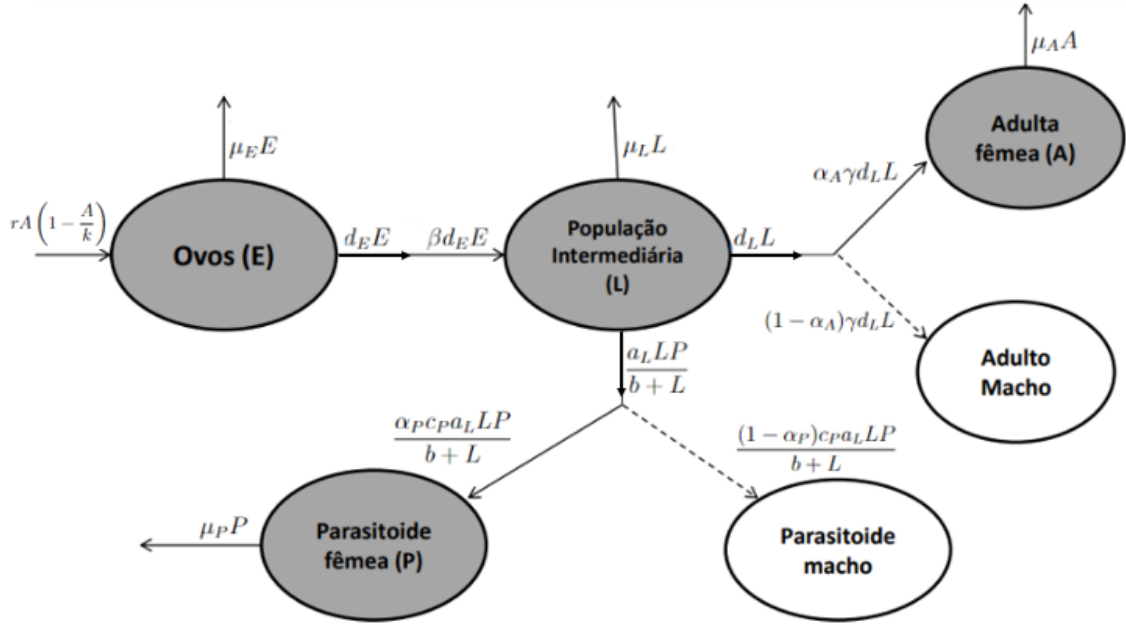


Figura 3.1: Diagrama correspondente ao sistema de equações diferenciais (3.1).

As taxas de variação com relação ao tempo  $t$ , de cada uma das populações em cada compartimento são modeladas de acordo com o seguinte sistema de equações diferenciais:

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dE}{dt} = f_1(E, L, A, P) = rA \left(1 - \frac{A}{k}\right) - \mu_E E - d_E E \\ \frac{dL}{dt} = f_2(E, L, A, P) = \beta d_E E - \mu_L L - d_L L - \frac{a_L L P}{b + L} \\ \frac{dA}{dt} = f_3(E, L, A, P) = \alpha_A \gamma d_L L - \mu_A A \\ \frac{dP}{dt} = f_4(E, L, A, P) = \frac{\alpha_P c_P a_L L P}{b + L} - \mu_P P. \end{array} \right. \quad (3.1)$$

O termo de crescimento da população de ovos é suposto obedecer um modelo logístico:  $rA \left(1 - \frac{A}{k}\right)$  onde  $r$  é o coeficiente (constante) de oviposição das fêmeas adultas  $A(t)$  e  $k$  é a capacidade de suporte do ambiente para esta população ( $[r] = \text{ovos/unidade de tempo/ mosca adulta fêmea}$ ;  $[k] = \text{moscas adultas fêmeas}$ ).

Para cada população, considera-se uma taxa de mortalidade natural proporcional à população existente, sendo  $\mu_E$ ,  $\mu_L$ ,  $\mu_A$  e  $\mu_P$ , os coeficientes de proporcionalidade correspondentes ( $[\mu_E] = [\mu_L] = [\mu_A] = [\mu_P] = [t]^{-1}$ ).

Os termos  $(-d_E E)$  e  $(-d_L L)$  são contribuições negativas nas taxas de variação de  $E(t)$  e  $L(t)$ , respectivamente, relacionadas com a passagem de parte da população em um estágio de vida, para o estágio seguinte, e consideradas proporcionais à população do compartimento de onde sai ( $[d_E] = [d_L] = [t]^{-1}$ ). Por isso, o mesmo termo, em módulo, é acrescentado na taxa de variação da população do compartimento de entrada, acompanhado por um fator de conversão (constantes multiplicativas  $\beta$  e  $\gamma$ ;  $[\beta] = \text{pop. intermediária por ovo}$  e  $[\gamma] = \text{moscas adultas por indivíduo da pop. intermediária}$ ).

O termo  $\left(-\frac{a_L LP}{b+L}\right)$  na equação diferencial para  $L(t)$  corresponde ao parasitismo; seu módulo, acompanhado de um fator de conversão (constante multiplicativa  $c_P$ ;  $[c_P] = \text{parasitoides por indivíduo da pop. intermediária}$ ) é incluído na equação diferencial para  $P(t)$ . Neste sistema, consideramos que a resposta funcional dos parasitoides  $P(t)$  à densidade de larvas  $L(t)$  seja do tipo Holling II. Neste termo a contribuição de cada parasitoide, por unidade de tempo, na taxa de redução do número de larvas  $\frac{dL}{dt}$ , é dado por  $\frac{a_L L}{b+L}$ , cujo limite, quando  $L \rightarrow \infty$ , é igual a  $a_L$  (nível de saturação;  $[a_L] = \text{pop. intermediária por parasitoide por unidade de tempo}$ ), a metade do qual é atingido quando  $L = b$  ( $[b] = \text{pop. intermediária}$ ). Observamos ainda que

$$a_L = \frac{1}{h} \quad \text{e} \quad b = \frac{1}{ah}, \quad (3.2)$$

o termo  $\frac{a_L L}{b + L}$  assume a forma  $\frac{aL}{1 + ahL}$ , que apresentamos como resposta funcional tipo Holling II, no capítulo 2.

As constantes  $\alpha_A$  e  $\alpha_P$  são adimensionais e indicam a fração de adultas que são fêmeas, para a mosca e para o parasitoide, respectivamente.

## 3.2 Pontos de equilíbrio, viabilidade biológica e estabilidade

Após determinar, em 3.2.1, os pontos de equilíbrio do sistema (3.1) e sua viabilidade biológica, as condições de estabilidade de cada equilíbrio biologicamente viável serão obtidas em 3.2.2.

### 3.2.1 Pontos de equilíbrio e sua viabilidade biológica

Pontos de equilíbrio são soluções constantes, isto é, soluções do sistema,  $\frac{dE}{dt} = 0$ ,  $\frac{dL}{dt} = 0$ ,  $\frac{dA}{dt} = 0$  e  $\frac{dP}{dt} = 0$ . Obviamente, para que os pontos de equilíbrio sejam biologicamente viáveis, nenhuma população pode ser negativa. Desta forma, obtemos três pontos de equilíbrio,  $P_0$ ,  $P_1$  e  $P_2$ , cujas componentes explicitamos a seguir, juntamente com suas respectivas condições de viabilidade biológica.

**1 -** Equilíbrio com extinção de todas as espécies:

$$P_0 = (\bar{e}_0, \bar{l}_0, \bar{a}_0, \bar{p}_0) = (0, 0, 0, 0). \quad (3.3)$$

O ponto  $P_0$  é sempre biologicamente viável.

**2 -** Equilíbrio com extinção apenas da população de parasitoides:

$$P_1 = (\bar{e}_1, \bar{l}_1, \bar{a}_1, \bar{p}_1) \quad (3.4)$$

onde,

$$\bar{e}_1 = \frac{rk}{(\mu_E + d_E)S} \left( \frac{S-1}{S} \right);$$

$$\bar{l}_1 = \frac{k\mu_A}{\alpha_A\gamma d_L} \left( \frac{S-1}{S} \right);$$

$$\bar{a}_1 = k \left( \frac{S-1}{S} \right);$$

$$\bar{p}_1 = 0;$$

onde definimos o parâmetro adimensional,

$$S = \frac{\alpha_A r \beta \gamma d_E d_L}{\mu_A (\mu_E + d_E) (\mu_L + d_L)} > 0. \quad (3.5)$$

Para que o equilíbrio  $P_1$  seja biologicamente viável, os parâmetros deverão satisfazer a condição  $S > 1$ . Cabe observar que  $P_1$  jamais será biologicamente viável se  $S < 1$ .

Podemos reescrever o parâmetro (3.5) como:

$$S = \frac{\alpha_A r \beta \gamma d_E d_L}{\mu_A (\mu_E + d_E) (\mu_L + d_L)} = \left( \frac{r}{\mu_A} \right) \cdot \left( \frac{\beta d_E}{\mu_E + d_E} \right) \cdot \left( \frac{\alpha_A \gamma d_L}{\mu_L + d_L} \right), \quad (3.6)$$

com as seguintes interpretações de cada fator:

$r \frac{1}{\mu_A}$ : número médio de ovos postos por cada fêmea adulta.

$\beta d_E \frac{1}{(\mu_E + d_E)}$ : probabilidade de um ovo conseguir se tornar uma mosca na população intermediária.

$\alpha_A \gamma d_L \frac{1}{(\mu_L + d_L)}$ : probabilidade de uma mosca na população intermediária de se tornar uma mosca adulta fêmea.

O produto dos três fatores acima citados resulta no número médio de moscas adultas fêmeas secundárias decorrente de uma única fêmea.

**3 - Equilíbrio de coexistência de todas as espécies:**

$$P_2 = (\bar{e}_2, \bar{l}_2, \bar{a}_2, \bar{p}_2) \quad (3.7)$$

sendo,

$$\begin{aligned}\bar{e}_2 &= \frac{rk}{(\mu_E + d_E)V} \left( \frac{V-1}{V} \right); \\ \bar{l}_2 &= \frac{b}{U-1}; \\ \bar{a}_2 &= \frac{k}{V}; \\ \bar{p}_2 &= \frac{b(\mu_L + d_L)}{a_L} \left( \frac{U}{U-1} \right) \left( 1 - \left( \frac{1}{V} + S \right) \right) \frac{1}{S};\end{aligned}$$

onde definimos dois parâmetros adimensionais:

$$U = \frac{\alpha_{PCPaL}}{\mu_P} > 0 \quad \text{e} \quad V = \frac{k\mu_A(U-1)}{\alpha_A\gamma bd_L}, \quad (3.8)$$

$V > 0$  se  $U > 1$  e  $V < 0$  se  $U < 1$ . O parâmetro  $S$  está definido em (3.5).

Este equilíbrio é biologicamente viável se as condições  $U > 1$ ,  $V > 1$  e  $\frac{1}{V} + \frac{1}{S} < 1 \Rightarrow \frac{VS}{S+V} > 1$ .

Analisando as duas últimas condições, observamos que sendo  $S > 0$  (da equação (3.5)), temos que  $1 - \frac{1}{S} < 1$ , e assim, sempre que a condição  $\frac{1}{V} + \frac{1}{S} < 1$ , isto é,  $\frac{1}{V} < 1 - \frac{1}{S}$  estiver satisfeita, já fica assegurado que a condição  $V > 1$  é satisfeita. Portanto, para garantir a viabilidade biológica de  $P_2$ , as condições  $U > 1$  e  $\frac{VS}{S+V} > 1$  são suficientes.

Cabe observar também que  $P_2$  jamais será biologicamente viável se  $S < 1$ , pois a condição  $U > 1$  implica que  $V > 0$ , e portanto será impossível satisfazer a condição  $\frac{1}{V} + \frac{1}{S} < 1 \Rightarrow \frac{VS}{S+V} > 1$  na região em que  $S < 1$ .

O estudo da viabilidade biológica destes três equilíbrios pode ser sintetizado como apresentado na Tabela 3.2.

Tabela 3.2: Viabilidade biológica dos pontos de equilíbrio  $P_0$ ,  $P_1$  e  $P_2$ .

		$P_0$	$P_1$	$P_2$	
$S < 1$		BV	/	/	
$S > 1$	$U < 1$	BV	BV	/	
	$U > 1$	$\frac{VS}{S+V} < 1$	BV	BV	/
		$\frac{VS}{S+V} > 1$	BV	BV	BV

BV= biologicamente viável.

A seguir, estudaremos as condições de estabilidade dos pontos de equilíbrio apresentados, considerando satisfeitas as condições de viabilidade biológica de cada um.

### 3.2.2 Estabilidade local dos pontos de equilíbrio

A estabilidade local dos pontos de equilíbrio nos dirá se as soluções do sistema (3.1) irão se aproximar ou se serão repelidas quando estudamos o comportamento das soluções na vizinhança dos pontos de equilíbrio. Para isso, linearizaremos o modelo em torno de cada ponto de equilíbrio  $P_j$  ( $j = 0, 1, 2$ ), obtendo assim, a matriz Jacobiana ( $J$ ) do modelo (3.1):

$$J(P_j)_{j=0,1,2} = \begin{bmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial E} & \frac{\partial f_1}{\partial L} & \frac{\partial f_1}{\partial A} & \frac{\partial f_1}{\partial P} \\ \frac{\partial f_2}{\partial E} & \frac{\partial f_2}{\partial L} & \frac{\partial f_2}{\partial A} & \frac{\partial f_2}{\partial P} \\ \frac{\partial f_3}{\partial E} & \frac{\partial f_3}{\partial L} & \frac{\partial f_3}{\partial A} & \frac{\partial f_3}{\partial P} \\ \frac{\partial f_4}{\partial E} & \frac{\partial f_4}{\partial L} & \frac{\partial f_4}{\partial A} & \frac{\partial f_4}{\partial P} \end{bmatrix} \quad (3.9)$$

onde  $f_1, f_2, f_3$  e  $f_4$  estão definidas no sistema (3.1) e os elementos desta matriz são calculados em cada  $P_j, j = 0, 1, 2$ . Assim,

$$J(P_j)_{j=0,1,2} = \begin{bmatrix} -(\mu_E + d_E) & 0 & r \left( 1 - \frac{2\bar{a}_j}{k} \right) & 0 \\ \beta d_E & - \left( \mu_L + d_L + \frac{a_L b \bar{p}_j}{(b + \bar{l}_j)^2} \right) & 0 & \frac{-a_L \bar{l}_j}{b + \bar{l}_j} \\ 0 & \alpha_A \gamma d_L & -\mu_A & 0 \\ 0 & \frac{\alpha_{PCP} a_L b \bar{p}_j}{(b + \bar{l}_j)^2} & 0 & \frac{\alpha_{PCP} a_L \bar{l}_j}{b + \bar{l}_j} - \mu_P \end{bmatrix}$$

Segundo Edelstein-Keshet (1988), se todos os autovalores da matriz Jacobiana aplicada a um ponto de equilíbrio forem negativos ou tiverem parte real negativa, este ponto é linearmente estável. Por sua vez, para determinar o sinal destes autovalores, utilizaremos o critério de Routh-Hurwitz (Murray, 2002). A seguir iremos deduzir as condições necessárias para a estabilidade linear de cada ponto de equilíbrio biologicamente viável.

### Estabilidade local do ponto de equilíbrio $P_0$

Agora estudaremos em quais condições o ponto de equilíbrio  $P_0$ , de extinção de todas as espécies, que é sempre biologicamente viável, é linearmente

estável. Para isso, analisaremos os sinais dos autovalores da matriz  $J(P_0)$ , ou seja, os sinais das raízes  $\lambda_i$  ( $i = 1, 2, 3, 4$ ) da equação característica  $\det(J(P_0) - \lambda I) = 0$ :

$$-(\mu_P + \lambda) \left[ -(\mu_E + d_E + \lambda)(\mu_L + d_L + \lambda)(\mu_A + \lambda) + \alpha_{Ar}\beta\gamma d_E d_L \right] = 0. \quad (3.10)$$

De imediato, obtemos o primeiro autovalor,  $\lambda_1 = -\mu_P$ , que é negativo. Logo, basta estudarmos os sinais dos demais autovalores, ou seja, as raízes  $\lambda_i$  com  $i = 2, 3, 4$  da equação algébrica de grau 3:

$$-(\mu_E + d_E + \lambda)(\mu_L + d_L + \lambda)(\mu_A + \lambda) + \alpha_{Ar}\beta\gamma d_E d_L = 0, \quad (3.11)$$

que pode ser reescrita sob a forma,

$$\lambda^3 + A\lambda^2 + B\lambda + C = 0 \quad (3.12)$$

onde:

$$A = \mu_A + \mu_E + d_E + \mu_L + d_L$$

$$B = \mu_A(\mu_E + d_E + \mu_L + d_L) + (\mu_E + d_E)(\mu_L + d_L)$$

$$C = \mu_A(\mu_E + d_E)(\mu_L + d_L) - \alpha_{Ar}\beta\gamma d_E d_L = \alpha_{Ar}\beta\gamma d_E d_L \left( \frac{1 - S}{S} \right).$$

Na última igualdade, fizemos uso da definição de  $S$  na equação (3.5).

O critério de Routh-Hurwitz garante que as demais raízes da equação (3.10) serão negativas ou possuirão parte real negativa se, e somente se,  $A > 0$ ,  $C > 0$  e  $A \cdot B > C$ . Substituindo as expressões de  $A$ ,  $B$  e  $C$  acima, verificamos que as condições  $A > 0$  e  $A \cdot B > C$  são sempre satisfeitas; entretanto, a condição  $C > 0$  implica que  $S < 1$ .

Então,  $P_0$ , que é sempre biologicamente viável, será linearmente estável apenas se  $S < 1$ .



## Estabilidade local do ponto de equilíbrio $P_1$

Queremos agora determinar em que condições o ponto de equilíbrio  $P_1$ , com extinção da população de parasitoides, e que é biologicamente viável se os parâmetros do sistema forem tais que  $S > 1$ , sendo  $S$  definido na equação (3.5), será linearmente estável. Para isso, precisamos analisar o sinal de cada autovalor  $\lambda_i$  ( $i = 1, 2, 3, 4$ ) da matriz  $J(P_1)$ , ou seja, os valores de  $\lambda$ , tais que:

$$\left( \frac{\alpha_{PCPa_L \bar{l}_1}}{b + \bar{l}_1} - \mu_P - \lambda \right) \left[ -(\mu_E + d_E + \lambda)(\mu_L + d_L + \lambda)(\mu_A + \lambda) + \alpha_{Ar} \beta \gamma d_E d_L \left( \frac{2 - S}{S} \right) \right] = 0.$$

De imediato obtemos:

$$\lambda_1 = \frac{\alpha_{PCPa_L \bar{l}_1}}{b + \bar{l}_1} - \mu_P. \quad (3.13)$$

Substituindo, da equação (3.4), a expressão para  $\bar{l}_1$ , concluímos que a condição  $\lambda_1 < 0$  implica em:

$$\mu_P > \frac{\alpha_{PCPa_L k \mu_A (S - 1)}}{\alpha_A b \gamma d_L S + k \mu_A (S - 1)}, \quad (3.14)$$

que pode ser reescrita como:

$$\frac{S - 1}{S} < \frac{\mu_P \alpha_A b \gamma d_L}{k \mu_A (\alpha_{PCPa_L} - \mu_P)}, \quad (3.15)$$

ou seja,  $\frac{VS}{S + V} < 1$  quando  $U > 1$  e onde  $V$  está definido em (3.8).

Os autovalores  $\lambda_i$  ( $\lambda_i = 2, 3, 4$ ), são as raízes da equação algébrica de grau 3:

$$\lambda^3 + A\lambda^2 + B\lambda + C = 0$$

onde  $A$  e  $B$  são os mesmos obtidos em (3.12) e:

$$C = \mu_A (\mu_E + d_E) (\mu_L + d_L) - \alpha_{Ar} \beta \gamma d_E d_L \left( \frac{2 - S}{S} \right) =$$

$$= \alpha_{Ar}\beta\gamma d_E d_L \left( \frac{S-1}{S} \right).$$

Usando novamente o critério de Routh-Hurwitz, para que  $P_1$  seja linearmente estável, devemos ter  $A > 0$ ,  $C > 0$  e  $A \cdot B > C$ . Substituindo as expressões de  $A$ ,  $B$  e  $C$  acima, verificamos que a condição  $A > 0$  é sempre satisfeita; a condição  $C > 0$  também é sempre satisfeita quando  $P_1$ , for biologicamente viável; e a condição  $A \cdot B > C$  será satisfeita se, e somente se,  $K_1 > \frac{S-1}{S}$ , sendo  $K_1$ :

$$K_1 = \left( \frac{\mu_E + d_E + \mu_L + d_L + \mu_A}{\alpha_{Ar}\beta\gamma d_E d_L} \right) \left[ \mu_A(\mu_E + d_E + \mu_L + d_L) + (\mu_E + d_E)(\mu_L + d_L) \right].$$

### Estabilidade local do ponto de equilíbrio $P_2$

Nesta subsecção vamos estabelecer as condições de estabilidade do ponto de equilíbrio de coexistência de todas as espécies ( $P_2$ ), se ele for biologicamente viável, isto é,  $\frac{VS}{S+V} > 1$ ,  $U > 1$  e  $S > 1$ . Para isso, devemos avaliar os sinais dos autovalores da matriz  $J(P_2)$ , ou seja, as raízes  $\lambda_i$  ( $i = 1, 2, 3, 4$ ) da equação algébrica de grau 4:

$$\lambda^4 + A\lambda^3 + B\lambda^2 + C\lambda + D = 0$$

onde:

$$A = \mu_E + d_E + \mu_A + \mu_L + d_L + \frac{a_L b \bar{p}_2}{(b + \bar{l}_2)^2}$$

$$B = \mu_P \frac{a_L b \bar{p}_2}{(b + \bar{l}_2)^2} + \mu_A(\mu_E + d_E) + (\mu_A + \mu_E + d_E)(\mu_L + d_L + \frac{a_L b \bar{p}_2}{(b + \bar{l}_2)^2})$$

$$C = \mu_P \frac{a_L b \bar{p}_2}{(b + \bar{l}_2)^2} (\mu_E + d_E + \mu_A) + \mu_A(\mu_E + d_E) \left( \mu_L + d_L + \frac{a_L b \bar{p}_2}{(b + \bar{l}_2)^2} \right) + \\ - \alpha_{Ar}\beta\gamma d_E d_L \left( 1 - \frac{2}{V} \right)$$

$$D = \mu_P \mu_A \frac{a_L b \bar{p}_2}{(b + \bar{l}_2)^2} (\mu_E + d_E)$$

O critério de Routh-Hurwitz estabelece que as raízes da equação serão negativas ou terão parte real negativa, se, e somente se:  $A > 0$ ,  $D > 0$ ,  $C > 0$  e  $A \cdot B \cdot C > C^2 + A^2D$ . As condições  $A > 0$  e  $D > 0$  são sempre satisfeitas e as demais condições serão verdadeiras se  $K_2 > 0$  e  $K_3 > 1$ , onde  $K_2 = C$  e  $K_3 = A \cdot B \cdot C - C^2 - A^2D$ .

Com estes resultados construímos a Tabela 3.3, para as condições de estabilidade linear dos pontos de equilíbrio biologicamente viáveis.

Tabela 3.3: Estabilidade linear dos pontos de equilíbrio biologicamente viáveis  $P_0$ ,  $P_1$  e  $P_2$ .

				$P_0$	$P_1$	$P_2$	
$S < 1$				BV/E	/	/	
$S > 1$	$U < 1$			BV	BV	/	
	$U > 1$	$\frac{VS}{S+V} < 1$	$K_1 < \frac{S-1}{S}$	BV	BV	/	
			$K_1 > \frac{S-1}{S}$	BV	BV/E	/	
	$U > 1$	$\frac{VS}{S+V} > 1$	$K_2 < 0$		BV	BV	BV
			$K_2 > 0$	$K_3 < 1$	BV	BV	BV
				$K_3 > 1$	BV	BV	BV/E

BV= biologicamente viável.

E= linearmente estável.

Na Figura 3.2, apresentamos algumas simulações numéricas do sistema de equações diferenciais (3.1) atribuindo aos parâmetros, valores que satisfazem as condições de estabilidade de cada um dos equilíbrios registrados na Tabela 3.3. Essas simulações foram feitas no *Software Maple*, empregando a função *DEplot*.

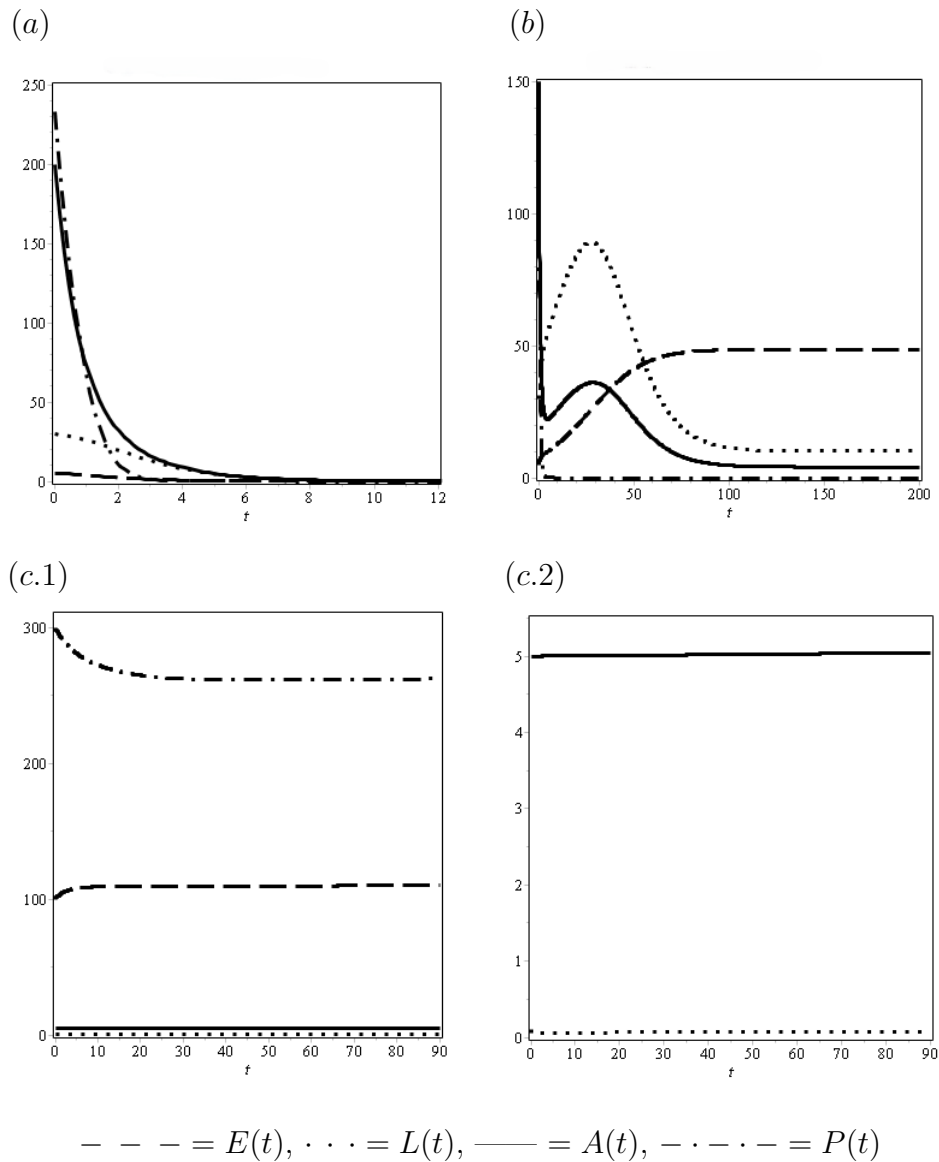


Figura 3.2: Evolução temporal das densidades populacionais na região de estabilidade de (a)  $P_0$ ; (b)  $P_1$ ; (c.1)  $P_2$ ; (c.2) Zoom vertical do gráfico (c.1).

Os gráficos da Figura 3.2 confirmam o estudo analítico efetuado anteriormente: no gráfico (a) as populações de todas as espécies se aproximam da equação  $P_0$ , de extinção de todas as espécies; no gráfico (b) cada população se aproxima

do valor de equilíbrio  $P_1$ , da extinção dos parasitoides, calculado analiticamente na equação (3.4); nos gráficos (c.1) e (c.2), cada população se aproxima do ponto de equilíbrio (3.7), de coexistência de todas as populações, calculado na equação (3.7).

### 3.3 Ajustes dos parâmetros por dados experimentais

A seguir, iremos descrever de que modo utilizamos dados experimentais, para atribuir valores aos parâmetros envolvidos no sistema parasitoide-hospedeiro (3.1), todos obtidos a uma temperatura de 25°C, considerando como hospedeiro as larvas da mosca-da-fruta *Anastrepha fraterculus* e seu parasitoide *Doryctobracon areolatus*.

#### 3.3.1 Parâmetros específicos de cada estágio de vida considerado

Os estágios de vida considerados para hospedeiros são:  $E$ ,  $L$  e  $A$  referentes as populações de ovos, população intermediária e moscas adultas fêmeas, respectivamente. Por outro lado, considerou-se somente um estágio de vida  $P$  para o parasitoide adulto fêmea.

a) Visto que uma mosca-da-fruta coloca 400 ovos durante o seu período de oviposição que é de 43 dias (Nava; Botton, 2010), atribuímos a  $\underline{r}$  o valor:

$$r = \left( \frac{400 \text{ ovos}}{43 \text{ dias}} \right) \frac{1}{1 \text{ adulta fêmea}} = 9,3 \text{ ovos/dia/adulta fêmea.}$$

b) Para a capacidade de suporte  $\underline{k}$ , adotamos o valor:

$$k = 50 \text{ moscas adultas fêmeas;}$$

este parâmetro depende das condições externas, tais como espaço, alimento, recursos, etc. Consideramos que o ambiente do experimento (placa de acrílico cujo diâmetro é 1,7 cm e a altura é 0,5 cm) não comportaria um número de moscas maior que 50.

c) Para os parâmetros  $\underline{\mu}_E$ ,  $\underline{\mu}_L$ ,  $\underline{\mu}_A$  e  $\underline{\mu}_P$ , envolvidos nas taxas de mortalidade natural, utilizamos as informações que apresentamos na Tabela 3.4. Os elementos da primeira linha são encontrados em (Nava; Botton, 2010) e em (Nunes, et al., 2011); os da segunda linha foram obtidas em comunicação pessoal verbal com o pesquisador Nava<sup>2</sup>, que as obteve experimentalmente, à temperatura de 25°C:

Tabela 3.4: Dados experimentais da mosca-da-fruta e do seu parasitoide nativo.

	Estágio de vida da mosca-da-fruta			Parasitoides adultos fêmeas $P$
	Ovos $E$	Intermediária $L$	Fêm. adultas $A$	
Duração média (dias)	2,6	21	55	10,24
Porcentagem de sobrevivência em relação à população inicial	95%	98%	90%	90%

Considerando que a taxa de variação da população de ovos  $E(t)$  é proporcional à população existente, temos:

$$\begin{cases} \frac{dE}{dt} = -\mu_E E \\ E(2,6) = 0,95E(0), \end{cases} \quad (3.16)$$

donde  $\mu_E \simeq 2 \cdot 10^{-2}/dia$ .

Da mesma forma, obtém-se:

$$\mu_L \simeq 1 \cdot 10^{-3}/dia; \quad \mu_A \simeq 2 \cdot 10^{-3}/dia; \quad \mu_P \simeq 1 \cdot 10^{-2}/dia.$$

d) A duração média de cada um dos estágios  $E$  (ovo) e  $L$  (intermediário) da mosca-da-fruta carregam a informação experimental necessária por obter valores para os parâmetros  $\underline{d}_E$  e  $\underline{d}_L$ , relacionados com a passagem de um estágio para o seguinte.

<sup>2</sup>NAVA, D. E. (Embrapa Clima Temperado), comunicação pessoal em julho de 2023.

Da contribuição negativa  $-d_E E$  na equação diferencial para  $\frac{dE}{dt}$ , juntamente com a condição inicial  $E(0) = E_0$ , resulta  $E(t) = E_0 e^{-d_E t}$ , de onde concluímos que  $d_E$  é o inverso do tempo médio  $\langle t \rangle$  de permanência no estágio  $E$  (sem considerar mortes naturais, isto é, os que vão passar para o estágio seguintes), obtidas através de,

$$\langle t \rangle = \frac{\int_0^\infty t e^{-d_E t} dt}{\int_0^\infty e^{-d_E t} dt} = \frac{1}{d_E}. \quad (3.17)$$

Analogamente na contribuição negativa  $-d_L L$  na equação diferencial para  $\frac{dL}{dt}$ , o valor do parâmetro  $d_L$  é igual ao inverso do tempo médio de permanência no estágio  $L$ .

$$\text{Assim, } d_E = \frac{1}{2,6 \text{ dias}} \simeq 0,39/\text{dia} \quad \text{e} \quad d_L = \frac{1}{21 \text{ dias}} \simeq 0,05/\text{dia}.$$

e) A cada uma das contribuições negativas citadas no item **d)**, corresponde uma contribuição positiva para a taxa de variação da população no estágio seguinte, através de um fator de conversão adequado. Adotamos para estes fatores de conversão os símbolos:  $\beta$ ,  $\gamma$  e  $c_P$ , passagem de ovo para larva, pupa para adulta e larva para parasitoide, respectivamente, cujo valor será sempre 1, visto que a parcela de morte natural na taxa de variação de cada compartimento já foi previamente considerada.

f) Para a razão sexual de parasitoides nativos  $\underline{\alpha}_P$ , encontramos de Nunes et al. (2011)  $\alpha_P = 0,62$ ; por outro lado, para a razão sexual  $\underline{\alpha}_A$ , a informação que obtivemos por comunicação verbal de Nava<sup>3</sup> é de que na população de moscas adultas o número de machos é aproximadamente igual ao número de fêmeas, e por isso adotamos  $\alpha_A = 0,50$ .

---

<sup>3</sup>NAVA, D. E. (Embrapa Clima Temperado), comunicação pessoal em julho de 2023.

### 3.3.2 Parâmetros envolvidos no termo de interação parasitoide-hospedeiro

Resta ainda fixar valores para os parâmetros  $a_L$  e  $b$  envolvidos no par de termos que descrevem a interação parasitoide-hospedeiro, isto é, a contribuição negativa  $-\frac{a_L L P}{b + L}$  na taxa de variação  $\frac{dL}{dt}$ , à qual corresponderá uma contribuição positiva para  $\frac{dP}{dt}$ , através de um fator de conversão adequado. No sistema (3.1),  $a_L$  é o número máximo de larvas parasitadas por dia por parasitoide (nível de saturação) e  $b$  é o número de larvas que corresponde a meia saturação.

Para isso, faremos uso de dados experimentais publicados na Tese de Doutorado de Poncio (2015), para um sistema parasitoide-hospedeiro, cujo hospedeiro (população  $L$ ) também é a mosca-da-fruta em seu estágio larval, e o parasitoide (população  $P$ ) é o *Doryctobracon areolatus*.

Estes dados experimentais foram obtidos realizando 100 repetições de cada experimento a cada um de 6 valores distintos de  $N_0$  de larvas oferecidas durante 24 horas a um parasitoide fêmea fecundada. Registrou-se o correspondente número de larvas parasitadas  $N_e$ , constituindo assim um conjunto de 600 pares:

$$\left\{ \left( (N_0)_i, (N_e)_{i,j} \right); i = 1, 2, \dots, 6; j = 1, 2, \dots, 100 \right\}.$$

Optamos por trabalhar com apenas um número de hospedeiros parasitados para cada número distinto de hospedeiros oferecidos, constituindo assim um conjunto de 6 pontos, apresentados na Tabela 3.5:  $\left\{ \left( (N_0)_i, (N_e)_i \right); i = 1, 2, \dots, 6 \right\}$  onde  $(N_e)_i$  foi calculado a partir da média aritmética sobre os 100 experimentos correspondentes,

$$(N_e)_i = \frac{1}{100} \sum_{j=1}^{100} (N_e)_{i,j}, \quad (3.18)$$



Visto que o número de repetições para cada número distinto de hospedeiros ofertados é o mesmo, não se faz necessário usar a média ponderada referida em Silveira (2023); para registrar os valores que adotaremos.

Tabela 3.5: Dados experimentais médios.

$i$	1	2	3	4	5	6
$(N_0)_i$	5	10	15	20	25	30
$(N_e)_i$	4,11	7,26	8,26	8,76	10,65	10,49

Na Tabela 3.5, registramos as coordenadas dos 6 pontos com os quais trabalharemos, visando obter valores para os parâmetros  $\underline{a}$  e  $\underline{h}$  que correspondam ao melhor ajuste de uma resposta funcional  $N_e \times N_0$  do tipo Holling II aos dados experimentais.

Visto que o parasitoide nativo é discriminador, a expressão para a resposta do parasitoide, informando o número  $N_e$  de hospedeiros parasitados frente a um número inicial  $N_0$  de hospedeiros disponíveis é aquela que obtivemos na equação (2.8), para parasitismo com esgotamento de recursos, a saber:

$$N_e = N_0 - \frac{W(ahN_0e^{-a(T-hN_0)})}{ah},$$

substituindo  $T$  pelo tempo total de um dia, para cada experimento.

Através do método dos mínimos quadrados (Faria; Konzen; Souza, 2020), concluímos que o melhor ajuste desta equação para  $N_e \times N_0$  aos 6 pontos da Tabela 3.5 são:

$$a = 2,54 \frac{\text{hosp. capturado}}{\text{dia} \cdot \text{hosp. disponivel}} \quad \text{e} \quad h = 0,08 \frac{\text{dia}}{\text{hosp. capturado}}. \quad (3.19)$$

Para verificar o quanto nosso ajuste produz resultados próximos aos experimentais, marcamos na Figura 3.3 os 6 pontos experimentais considerando, juntamente com o gráfico da equação (2.8) após substituir os valores de  $\underline{a}$  e  $\underline{b}$  que acabamos de determinar.

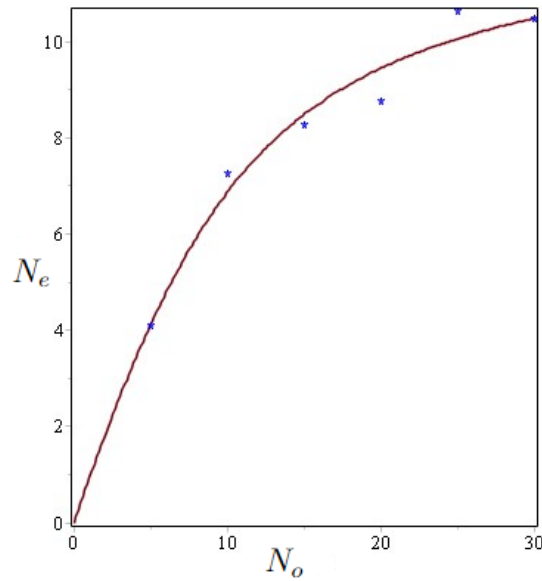


Figura 3.3: Pontos  $((N_0)_i, (N_e)_i), i = 1, \dots, 6$  da Tabela 3.5, juntamente com a curva (2.8) de melhor ajuste, isto é, com  $a = 2,54 \frac{\text{hosp. capturado}}{\text{dia} \cdot \text{hosp. disponvel}}$  e  $h = 0,08 \frac{\text{dia}}{\text{hosp. capturado}}$ .

Finalmente, podemos determinar os valores dos parâmetros  $a_L$  e  $b$ , envolvidos no sistema (3.1) através das igualdades (3.2), como segue:

$$a_L = \frac{1}{h} = \frac{1}{0,08} \simeq 12,5 \frac{\text{larvas}}{\text{dia} \cdot \text{parasitoide}} \quad \text{e} \quad b = \frac{1}{ah} = \frac{1}{(2,54)(0,08)} \simeq 4,92 \text{ larvas},$$

que substituindo no termo  $\frac{a_L L}{b + L}$ , tem seu gráfico apresentado, na Figura 3.4, onde  $a_L$  e  $b$  têm os significados geométrico explicitados no final da seção 3.1.

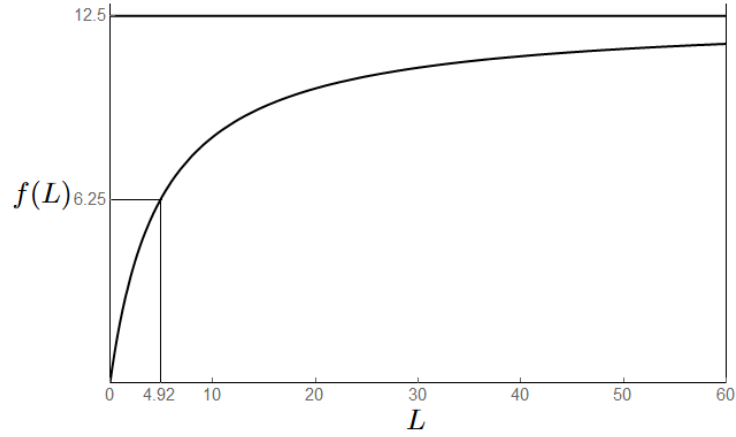


Figura 3.4:  $f(L) = \frac{a_L L}{b + L}$ , com  $a_L = 12,5$  e  $b = 4,92$ .

Na Tabela 3.6, registramos os valores dos parâmetros que acabamos de determinar. Podemos verificar que o grupo de parâmetros apresentados na Tabela 3.6 satisfaz as condições de estabilidade do ponto de equilíbrio de coexistência especificadas na Tabela 3.3.

Tabela 3.6: Ajuste dos parâmetros aos dados experimentais.

$\mu_A = 2 \cdot 10^{-3}$ dia <sup>-1</sup>	$\mu_P = 1 \cdot 10^{-2}$ dia <sup>-1</sup>	$\mu_E = 2 \cdot 10^{-2}$ dia <sup>-1</sup>	$\gamma = 1$ adulta/larva
$r = 9,3$ Ovos/ (dia·adulta)	$\mu_L = 1 \cdot 10^{-3}$ dia <sup>-1</sup>	$d_E = 3,9 \cdot 10^{-1}$ dia <sup>-1</sup>	$d_L = 5 \cdot 10^{-2}$ dia <sup>-1</sup>
$\beta = 1$ larva/ovo	$c_P = 1$ parasitoide/larva	$\alpha_P = 6,2 \cdot 10^{-1}$	$\alpha_A = 5 \cdot 10^{-1}$
$b = 4,92$ larvas	$k = 50$ Adultas fêmeas	$a_L = 12,5$ larvas/(dia·paras.)	

Na Figura 3.5 apresentamos a solução numérica do sistema de equações diferenciais correspondente, a saber:

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dE}{dt} = 9,3A \left( 1 - \frac{A}{50} \right) - 0,02E - 0,39E \\ \frac{dL}{dt} = 0,39E - 0,001L - 0,05L - \frac{12,5LP}{4,92 + L} \\ \frac{dA}{dt} = 0,025L - 0,002A \\ \frac{dP}{dt} = \frac{7,75LP}{4,92 + L} - 0,01P, \end{array} \right. \quad (3.20)$$

com as condições iniciais (próximas ao ponto de equilíbrio  $P_2$  dado na equação (3.7)):  
a) para as moscas,  $E(0) = 2$  ovos,  $L(0) = 0,5$  pupas e larvas,  $A(0) = 0,3$  adultas fêmeas; b) para o parasitoide,  $P(0) = 70$ . Todas as populações serão expressas em indivíduos por área equivalente à de uma armadilha. E o tempo  $t$  será medido sempre em dias.

Na Figura 3.5 apresentamos a evolução temporal das populações separadamente obtidas resolvendo numericamente o sistema (3.20).

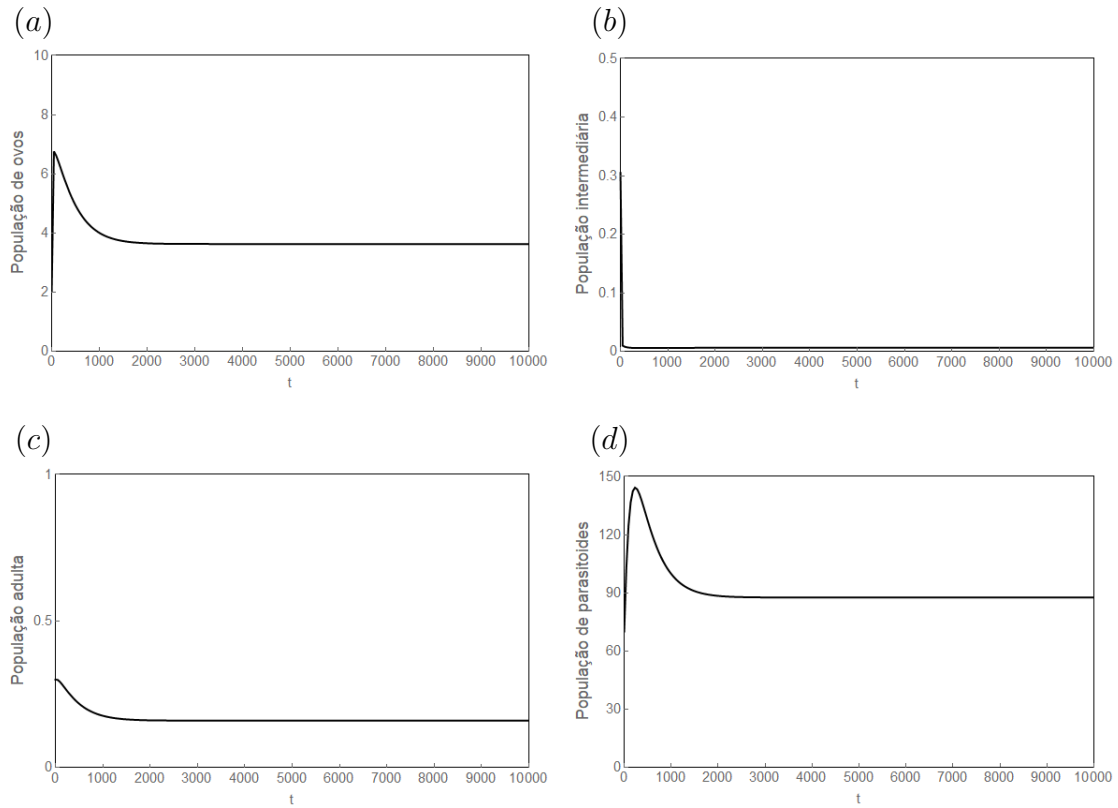


Figura 3.5: Evolução temporal do sistema (3.20) para  $0 \leq t \leq 10000$  das populações: (a) ovos, (b) população intermediária, (c) adultas e (d) parasitoides.

Na Figura 3.5, apresentamos a evolução temporal do sistema (3.20) sem nenhum tipo de intervenção, com as condições iniciais citadas acima. Este sistema tende ao ponto de equilíbrio de coexistência das espécies,  $P_2 = (\bar{e}_2, \bar{l}_2, \bar{a}_2, \bar{p}_2) = (3, 60; 0, 01; 0, 20; 87, 57)$ , cujas componentes são calculadas através da equação (3.7). Da resolução numérica do sistema apresentada, verificamos que a componente  $\bar{l}_2$  é alcançada muito antes que os demais populações do ponto de equilíbrio, e que estas estão tendendo aos valores obtidos pela equação (3.7).

Nos capítulos seguintes aplicaremos diferentes técnicas de controle ao sistema (3.20).

## 4 CONTROLE QUÍMICO ATRAVÉS DA APLICAÇÃO DE INSETICIDA DE AMPLO ESPECTRO

### 4.1 Monitoramento da mosca-da-fruta

A respeito do controle de uma praga, é importante frisar que o objetivo não é o de exterminar a espécie responsável pelos efeitos nocivos à cultura, mas sim o de manter sua população regulada de modo que, juntamente com a de seus inimigos naturais, ela seja mantida em níveis compatíveis com a produção econômica e a manutenção da qualidade ambiental.

Para efetuar um controle assertivo de uma praga é necessário conhecermos bem a espécie e a sua dinâmica com as demais espécies que estão presentes no meio. Uma espécie é considerada praga somente quando causa prejuízo à cultura onde se encontra e quando causa danos econômicos na produção da mesma. Nos estudos de controle de pragas, são estabelecidos dois níveis que irão auxiliar na aplicação do controle: nível de dano (ND), que é o nível populacional que delimita quando uma espécie passa a gerar algum tipo de dano e o nível de controle (NC), que é o nível populacional que indica quando se deve intervir para que o ND não seja alcançado (Matioli, 2019).

O monitoramento da mosca-da-fruta é feito através de armadilhas de monitoramento contendo proteína hidrolisada (Nava; Botton, 2010). É recomendado colocar de 2 a 4 armadilhas por hectare, as quais devem ser instaladas pelo menos 30 dias antes do período de inchamento dos frutos (Nava; Botton, 2010). Além disso, o NC recomendado pelos especialistas para a mosca-da-fruta é de 0,5 moscas adultas/armadilha/dia (Nava; Botton, 2010) e quando este nível for atingido, recomenda-se a aplicação de alguma técnica de controle. Utilizaremos este valor de

NC como indicador para aplicar todas as técnicas de controle que desenvolveremos neste trabalho.

## 4.2 Controle químico

O controle químico de amplo espectro desta praga é o que vem sendo mais amplamente utilizado. Pode ser realizado por iscas tóxicas, introduzidas logo após as primeiras observações de moscas adultas na área de plantação ou por cobertura, com inseticida, quando atingir o NC, técnica que adotaremos neste capítulo (Härtes et al., 2010).

No nosso problema, inseticidas de amplo espectro são os que afetam tanto a espécie mosca *Anastrepha fraterculus* quanto a espécie parasitoide nativo *Doryctobracon areolatus*. Entre estes, existem aqueles que além da população de parasitoides, afetam as populações de moscas tanto na fase adulta quanto na larval e os inseticidas que afetam as moscas apenas na fase adulta.

A aplicação de inseticidas que também afeta a população de larvas, que se encontram dentro dos frutos é inconveniente para o produtor porque resulta em altos níveis de resíduos de agrotóxicos nos frutos. Por isso, para as seguintes simulações consideraremos um inseticida de amplo espectro que afeta a população de moscas apenas na sua fase adulta, causando a mortalidade da espécie logo que entra em contato com ela. Neste trabalho supomos inseticida cuja eficácia é superior a 80%, que é a mínima exigida pelo Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento (1997).

Enquanto a população de moscas adultas fêmeas for menor que NC, a dinâmica será descrita pelo sistema (3.20). Quando a população de moscas adultas fêmeas  $A(t)$  atingir o NC, será aplicado o controle químico de modo a reduzir instantaneamente esta população para  $A(t^+) = (1 - m_1)A(t)$ ; no mesmo instante a

população de parasitoides  $P(t)$  será reduzida de  $P(t)$  para  $P(t^+) = P(t)(1 - m_2)$ . Representamos por  $m_1$  e  $m_2$  os índices de mortalidade do inseticida para as populações de moscas adultas fêmeas e parasitoides, respectivamente. E as demais populações  $E(t)$  e  $L(t)$  não são afetadas por este controle. Assim, no instante que se aplica o controle químico podemos escrever:

$$\begin{cases} E(t^+) = E(t) \\ L(t^+) = L(t) \\ A(t^+) = (1 - m_1)A(t) \\ P(t^+) = (1 - m_2)P(t). \end{cases} \quad (4.1)$$

Para  $t > t^+$  todas as populações voltarão a evoluir de acordo com o sistema (3.20), até que o nível NC seja atingido novamente, quando então se executará uma nova aplicação deste controle químico. Controlar a praga significa reduzir a população intermediária  $L(t)$ .

A seguir, apresentamos os gráficos de simulações numéricas, obtidas através do comando *DEplot do software Maple*, com as seguintes condições iniciais;  $E(0) = 300$ ,  $L(0) = 100$ ,  $A(0) = 0,3$  e  $P(0) = 1$ . Optamos por tomar a população inicial de moscas adultas fêmeas abaixo do NC e como cada adulta coloca em média 400 ovos, tomou-se valores maiores para as populações referentes aos estágios anteriores. Por sua vez, para a condição inicial da população de parasitoides mantivemos a condição imposta para esta população nos experimentos utilizados para o cálculo dos parâmetros de interação parasitoide-hospedeiro calculados na subseção 3.3.2.

Para o mesmo valor  $m_1 = 0,98$  consideraremos 4 situações distintas, variando o valor de  $m_2$ , a saber:

- 1)  $m_1 = 0,98$  e  $m_2 = 0,80$ , apresentados nas Figuras 4.1 e 4.2.
- 2)  $m_1 = 0,98$  e  $m_2 = 0,60$ , apresentados nas Figuras 4.3 e 4.4.
- 3)  $m_1 = 0,98$  e  $m_2 = 0,50$ , apresentados nas Figuras 4.5 e 4.6.



4)  $m_1 = 0,98$  e  $m_2 = 0,40$ , apresentados nas Figuras 4.7 e 4.8.

As Figuras 4.1, 4.3, 4.5 e 4.7 correspondem à evolução temporal de  $A(t)$  (moscas adultas) e  $P(t)$  (parasitoides). Por outro lado as Figuras 4.2, 4.4, 4.6 e 4.8 correspondem à evolução temporal da população  $L(t)$  (população de moscas em fase intermediária - larvas e pupas).

Na situação 1 ( $m_1 = 0,98$  e  $m_2 = 0,80$ ), observamos 23 instantes de tempo, entre o intervalo de tempo de 0 a 2,5 dias, nos quais foi necessário borrifar o inseticida (caracterizados pelo decaimento abrupto da população de moscas adultas na Figura 4.1 (a)), porque a população  $A(t)$  de adultas fêmeas estava ultrapassando o NC. O efeito do inseticida é identificado pela redução imediata desta população para  $A(t^+) \simeq 2\%$  do seu valor antes da aplicação do inseticida. Nestes mesmos instantes de tempo a população de parasitoides é reduzida de  $P(t)$  para  $P(t^+) \simeq 20\%$  do seu valor antes da aplicação do inseticida. Com um número menor de parasitoides, como podemos visualizar na Figura 4.1 (b), ocorrerá um decréscimo no parasitismo de larvas das moscas e portanto um aumento na população  $L(t)$ , tal como visualizado na Figura 4.2, isto por sua vez, faz com que a população de moscas adultas fêmeas  $A(t)$  atinja mais rapidamente o NC. Como  $L(t)$  aumenta, significa que o efeito desta tentativa de controle químico com  $m_1 = 0,98$  e  $m_2 = 0,80$  resulta exatamente no contrário do que se deseja, aumentando mais ainda o dano ao plantio.

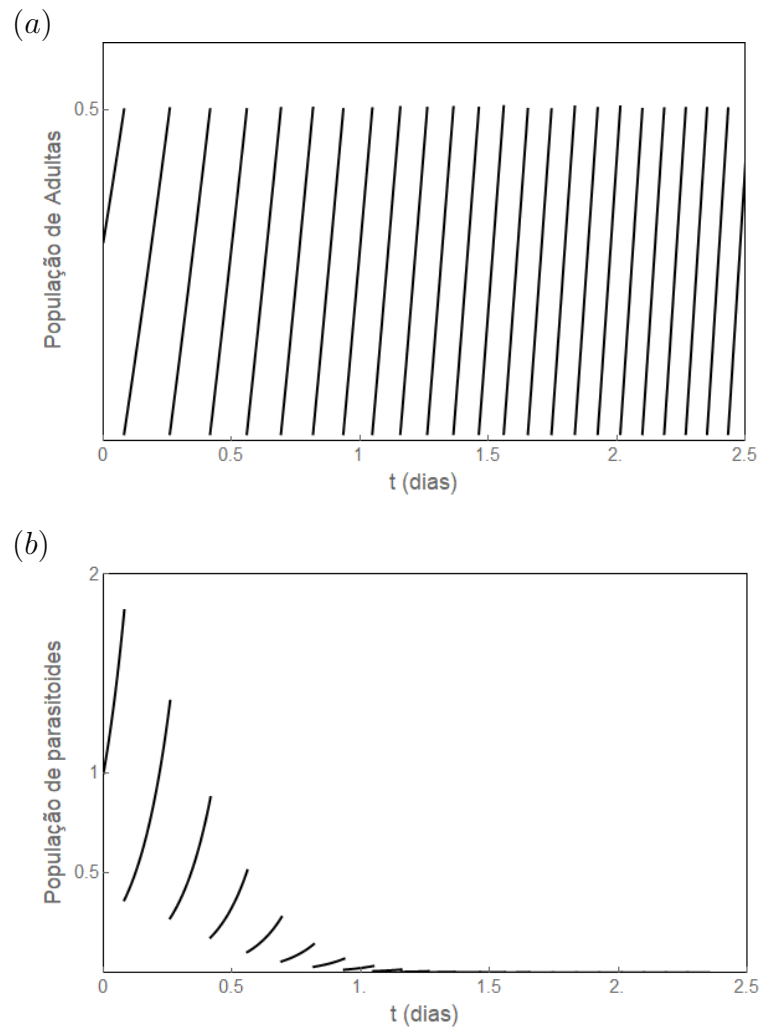


Figura 4.1: Evolução temporal do sistema mosca-parasitoide nativo (3.20) com aplicação de inseticida de amplo espectro através de (4.1) com  $m_1 = 0,98$  e  $m_2 = 0,80$ : (a) moscas adultas fêmeas  $A(t)$ ; (b) parasitoides nativos  $P(t)$  (NC=0,5 *moscas adultas por armadilha por dia*).

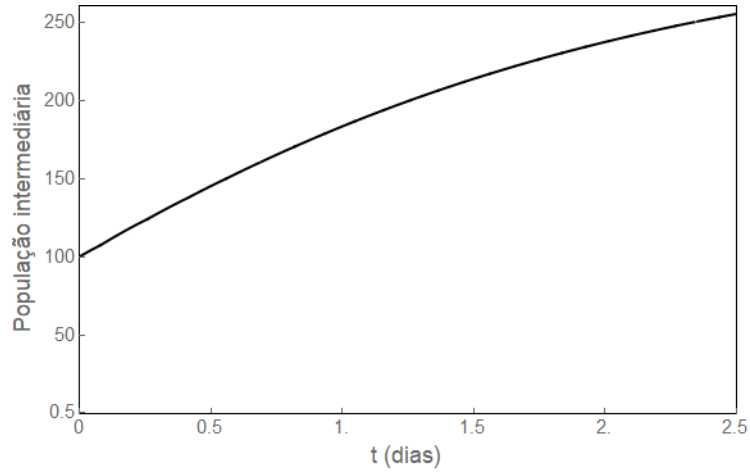


Figura 4.2: Evolução temporal do sistema moscas-parasitoides nativo (3.20), para a população de moscas na fase intermediária  $L(t)$ , com aplicação de inseticida de amplo espectro através de (4.1) com  $m_1 = 0,98$  e  $m_2 = 0,80$ .

Referindo-nos ao comportamento de  $L(t)$ , sem aplicar controle algum, ela decresceria aproximando-se do valor de equilíbrio que é 0,01 (Figura 3.5). Entretanto, na aplicação do controle químico apresentado na equação (4.1), com os índices de mortalidade  $m_1 = 0,98$  e  $m_2 = 0,80$ , a redução imposta a  $P(t)$  impede que esta população realize o seu papel de controlador biológico da população da mosca-da-fruta no estágio de vida intermediário ( $L(t)$ ).

Na situação 2 ( $m_1 = 0,98$  e  $m_2 = 0,60$ ), que comparada com a situação 1, significa diminuir o índice de mortalidade do inseticida para a população de parasitoides, obtemos os gráficos apresentados nas Figuras 4.3 e 4.4. Podemos observar, pelo gráfico 4.4, um decaimento da população praga, na sua fase intermediária, a partir de um certo número de aplicações do inseticida. Este decaimento decorre da ação do parasitoide como controlador biológico desta população, visto que um menor valor de  $m_2$  implica uma redução menor do número de parasitoides, o que permite que esta população cresça mesmo com as aplicações do controle, como podemos visualizar na Figura 4.3 (b). Com estes novos valores para os índices de

mortalidade foram suficientes 19 aplicações da técnica de controle para o intervalo de tempo  $0 \leq t \leq 4$ .

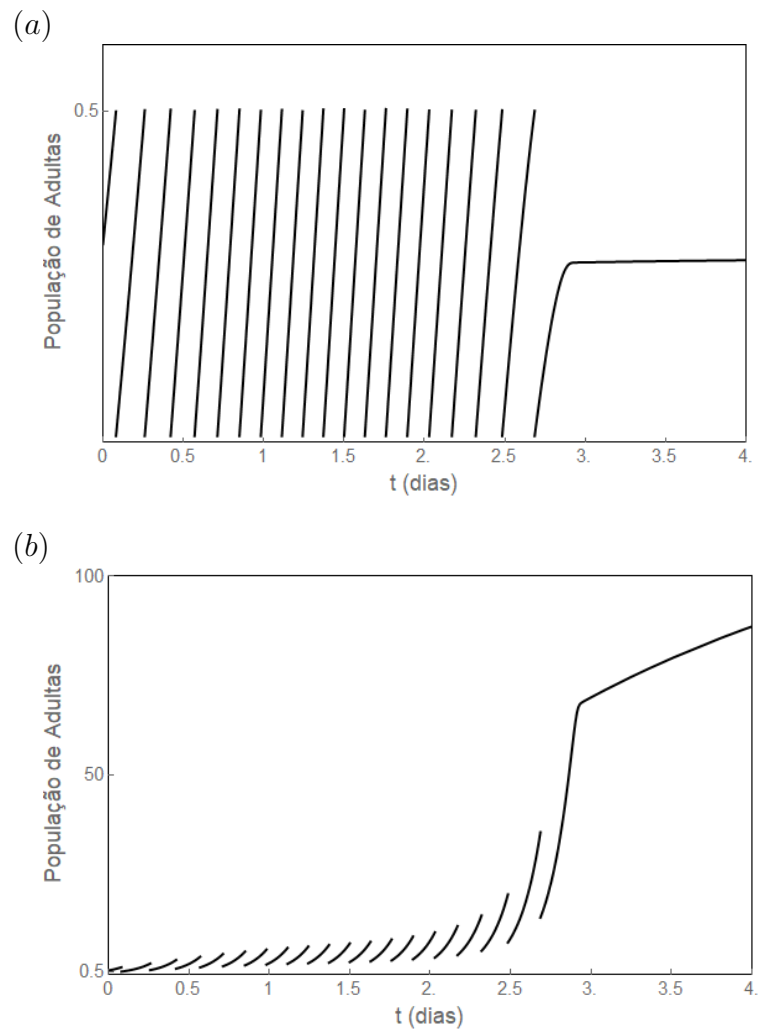


Figura 4.3: Evolução temporal do sistema moscas-parasitoides nativos (3.20) com aplicação de inseticida de amplo espectro através de (4.1) com índices  $m_1 = 0,98$  e  $m_2 = 0,60$ : (a) moscas adultas fêmeas  $A(t)$ ; (b) parasitoides nativos  $P(t)$  (NC=0,5 moscas adultas por armadilha por dia).

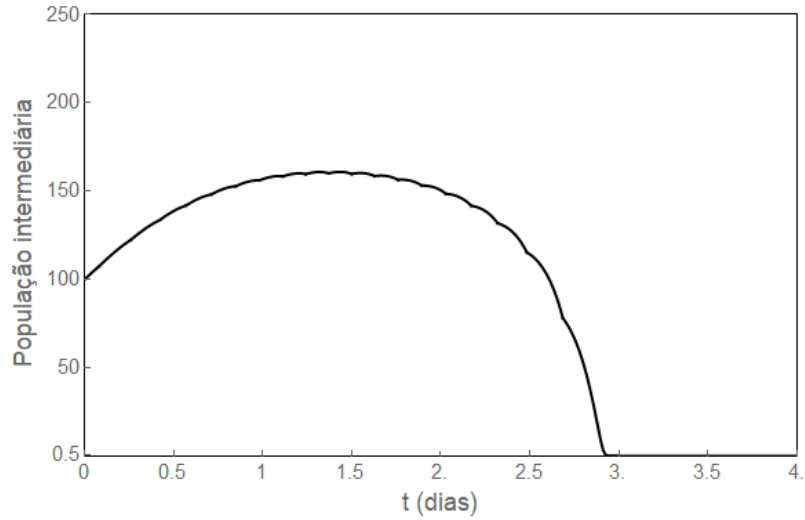


Figura 4.4: Evolução temporal do sistema moscas-parasitoides nativo (3.20), para a população de moscas na fase intermediária  $L(t)$ , com aplicação de inseticida de amplo espectro através de (4.1) com  $m_1 = 0,98$  e  $m_2 = 0,60$ .

Na situação 3 ( $m_1 = 0,98$  e  $m_2 = 0,50$ ), obtemos os gráficos apresentados nas Figuras 4.5 e 4.6. Podemos observar pelo gráfico 4.5 (a) que após 7 aplicações do controle a população de moscas adultas fêmea não volta a atingir o NC. No gráfico 4.5 (b) podemos ver que após a população de moscas adultas fêmeas estabilizar-se abaixo no NC a população de parasitoides cresce a uma taxa decrescente, cujo comportamento apresentamos para melhor visualização em  $0 \leq t \leq 4$ . Quando avaliamos a evolução temporal da população intermediária, apresentada na Figura 4.6, podemos perceber que, conforme a população de parasitoides cresce, a população intermediária diminuiu cada vez mais rapidamente.

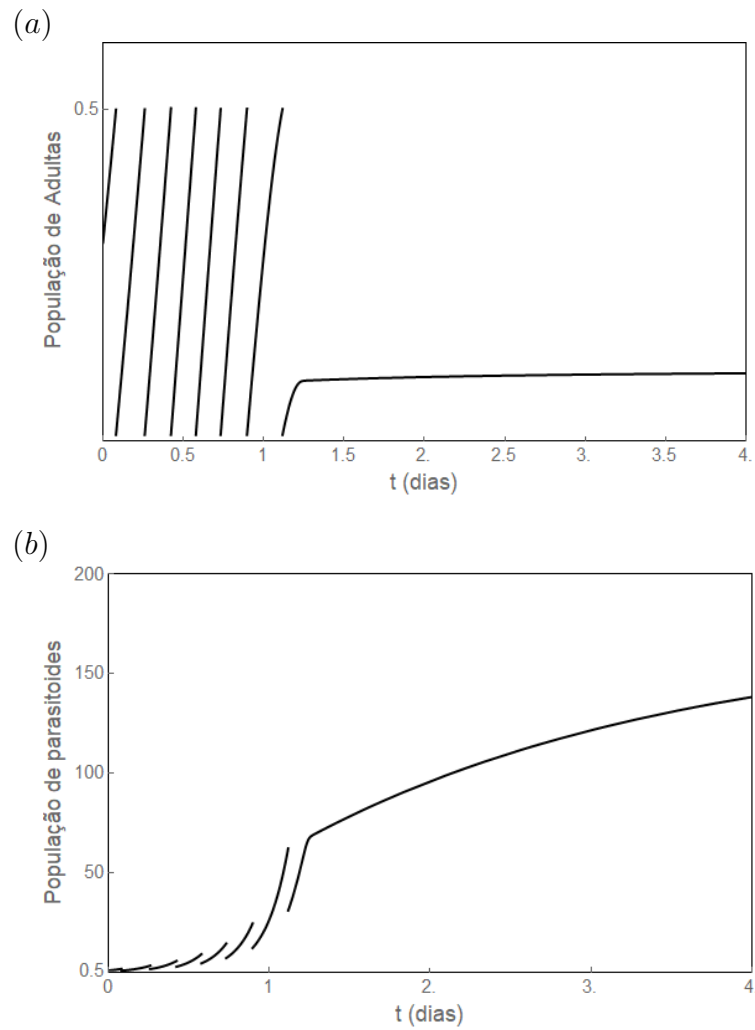


Figura 4.5: Evolução temporal do sistema moscas-parasitoides nativos (3.20) com aplicação de inseticida de amplo espectro através de (4.1) com índices  $m_1 = 0,98$  e  $m_2 = 0,50$ : (a) moscas adultas fêmeas  $A(t)$ ; (b) parasitoides nativos  $P(t)$  (NC=0,5 moscas adultas por armadilha por dia).

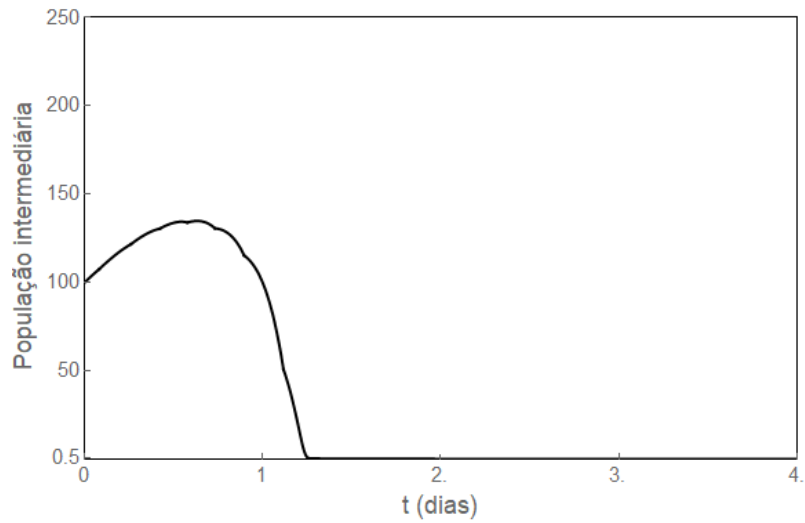


Figura 4.6: Evolução temporal do sistema moscas-parasitoides nativo (3.20), para a população de moscas na fase intermediária  $L(t)$ , com aplicação de inseticida de amplo espectro através de (4.1) com  $m_1 = 0,98$  e  $m_2 = 0,50$ .

Na situação 4 ( $m_1 = 0,98$  e  $m_2 = 0,40$ ), obtemos os gráficos apresentados nas Figuras 4.7 e 4.8. Onde podemos observar uma semelhança com os gráficos apresentados na situação 3, mas neste caso, fez-se necessário somente 5 aplicações do controle ao invés de 7.

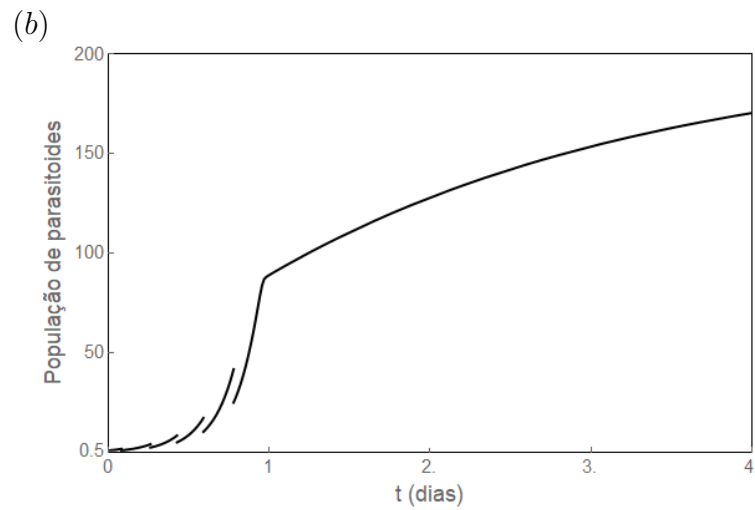
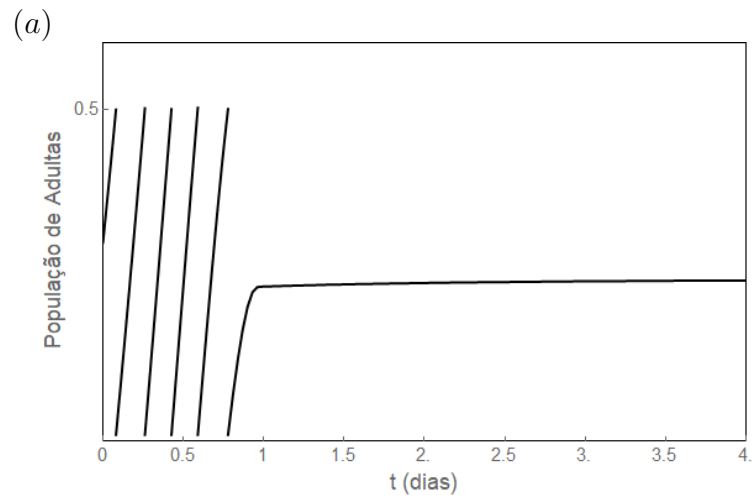


Figura 4.7: Evolução temporal do sistema moscas-parasitoides nativos (3.20) com aplicação de inseticida de amplo espectro através de (4.1) com índices  $m_1 = 0,98$  e  $m_2 = 0,40$ : (a) moscas adultas fêmeas  $A(t)$ ; (b) parasitoides nativos  $P(t)$  (NC=0,5 moscas adultas por armadilha por dia).



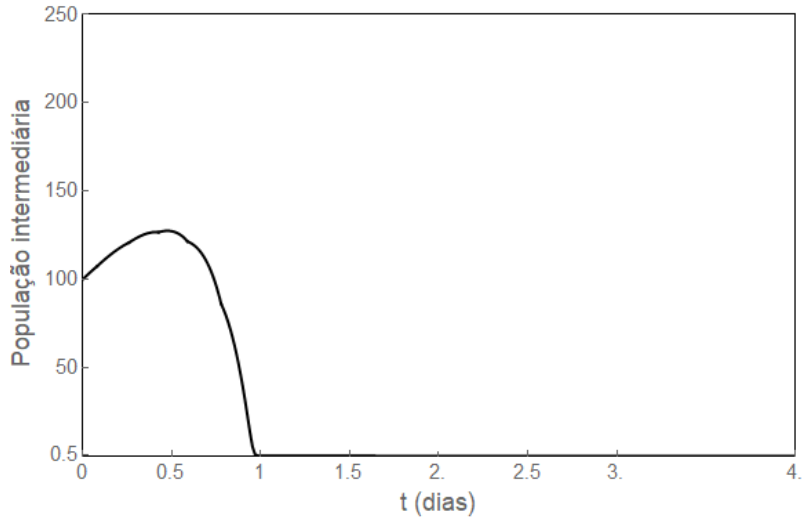


Figura 4.8: Evolução temporal do sistema moscas-parasitoides nativo (3.20), para a população de moscas na fase intermediária  $L(t)$ , com aplicação de inseticida de amplo espectro através de (4.1) com  $m_1 = 0,98$  e  $m_2 = 0,40$ .

O comportamento das populações nas simulações realizadas no caso 3 e 4 apresentados, indica que a aplicação do controle químico permitiu que a população de moscas adultas fêmeas atingisse seu ponto de equilíbrio estável, que é 0,07 (Figura 3.5), precocemente quando comparamos a dinâmica natural da mosca.

Foram realizadas outras simulações, que não iremos apresentar neste trabalho, com o mesmo valor de índice de mortalidade para a mosca adulta fêmea  $m_1 = 0,98$ , mas alterando os valores de  $m_2$ . Estas simulações apresentaram comportamento semelhante ao apresentado nas Figuras 4.5, 4.6, 4.7 e 4.8, mas com a necessidade de menos aplicações do inseticida conforme diminuimos o valor de  $m_2$ . Quando  $m_2 = 0$ , o caso que corresponde a um inseticida seletivo, ou seja, somente ataca a população de moscas adultas foi suficiente apenas 3 aplicações do controle. O gráfico da Figura 4.9 apresenta como varia o número de aplicações suficientes para o controle da praga, para diferentes valores do índice de mortalidade  $m_2$ .

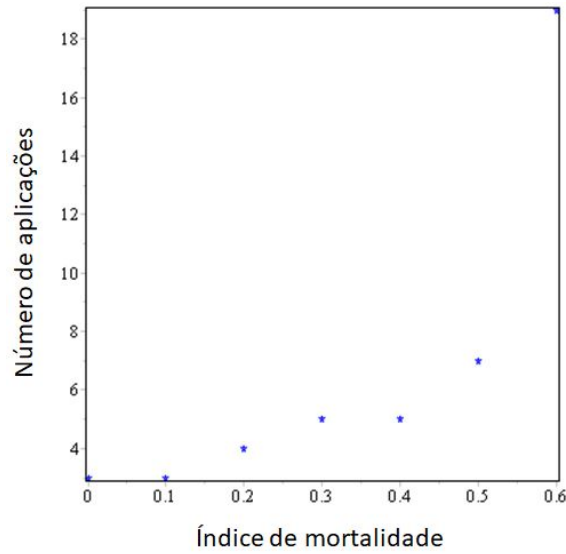


Figura 4.9: Número de aplicações suficientes para o controle versus índice de mortalidade dos parasitoides ( $m_2$ ).

Desta forma concluímos que o mais adequado para o controle da praga seja a utilização do inseticida seletivo, ou inseticidas que agridem menos a população de parasitoides nativos, pois caso o inseticida tenha um alto índice de mortalidade para o parasitoide pode ocorrer que este método de controle não seja eficiente, como verificado na situação 1.

Então, o controle químico de amplo espectro, mesmo que seja atualmente o mais utilizado pelos agricultores, não é muito eficiente para manter a população de larvas da mosca-da-fruta em valores economicamente aceitáveis, quando o inseticida possuir índices de mortalidade  $m_1 = 0,98$  para as moscas adultas e  $m_2 \geq 0,60$  para os parasitoides. Por sua vez, para valores mais baixos do índice de mortalidade do inseticida  $m_2$  para a população de parasitoides, encontramos resultados mais satisfatórios, pois além de diminuir o número de aplicações da técnica de controle, um número pequeno de aplicações nos primeiros instantes de tempo, permitiu que a população da moscas-da-fruta permanecesse em níveis economicamente aceitáveis sem se fazer necessário aplicações de controle posteriores.

O fato do inseticida diminuir drasticamente a população de parasitoides nativos está ligado diretamente à ineficiência ou eficiência do inseticida no controle da praga. Identificamos este fato ao compararmos os gráficos apresentados nesta seção, em que fixamos  $m_1 = 0,98$  e variamos os índices de mortalidade  $m_2$  do inseticida para a população de parasitoides.

Por outro lado, pensar em atingir diretamente as larvas, que constituem a população praga deste problema, implica necessariamente em produzir altos níveis de resíduos de agrotóxicos nos frutos, o que é inconveniente para sua comercialização.

No próximo capítulo, utilizaremos também o sistema estudado no capítulo 3, para a simulação da aplicação da técnica de controle biológico com a liberação de parasitoides nativos.

## 5 CONTROLE BIOLÓGICO ATRAVÉS DA LIBERAÇÃO DE PARASITOIDES NATIVOS

De maneira geral, a aplicação de inseticida traz grande malefícios, como por exemplo, poluição do ambiente e resíduos no solo, na água e nos alimentos, além de muitas vezes diminuir populações benéficas para o controle da praga e da criação de pragas mais resistentes a agrotóxicos. Por isso, no manejo integrado de pragas, investe-se cada vez mais em estudos de métodos alternativos, entre os quais, diversas técnicas de controle biológico, que consistem na liberação artificial de inimigos naturais, tais como parasitoides, nativos ou não nativos, ou ainda, na liberação de machos estéreis, da própria espécie que desejamos controlar, tendo sempre como finalidade reduzir a densidade da população praga.

Neste capítulo desenvolveremos um modelo que simule a liberação de parasitoides nativos, no sistema (3.20).

A aplicação desta técnica de controle biológico implica em acrescentar uma quantidade  $\eta$  de parasitoides, sempre que a população de moscas adultas fêmeas do sistema (3.20) atingir o NC, como segue:

$$\left\{ \begin{array}{l} E(t^+) = E(t) \\ L(t^+) = L(t) \\ A(t^+) = A(t) \\ P(t^+) = P(t) + \eta, \end{array} \right. \quad (5.1)$$

no qual  $E(t^+)$ ,  $L(t^+)$ ,  $A(t^+)$  e  $P(t^+)$  representam os ovos, população intermediária, moscas adultas fêmeas e parasitoides, respectivamente, logo após a aplicação do controle biológico, no instante  $t$ . Após a aplicação deste controle biológico, isto é, para  $t > t^+$ , o sistema (3.20) voltará a descrever a evolução temporal populacional estudada, até a próxima aplicação deste controle.

Para conseguirmos avaliar melhor os efeitos da aplicação desta técnica de controle, apresentamos, nos gráficos da Figura 5.1, a evolução temporal do sistema (3.20) sem nenhum tipo de intervenção humana com as mesmas condições iniciais, a saber:  $E(0) = 300$ ;  $L(0) = 100$ ;  $A(0) = 0,3$ ; e  $P(0) = 1$ . Observamos que estas mesmas condições iniciais foram utilizadas no capítulo anterior.

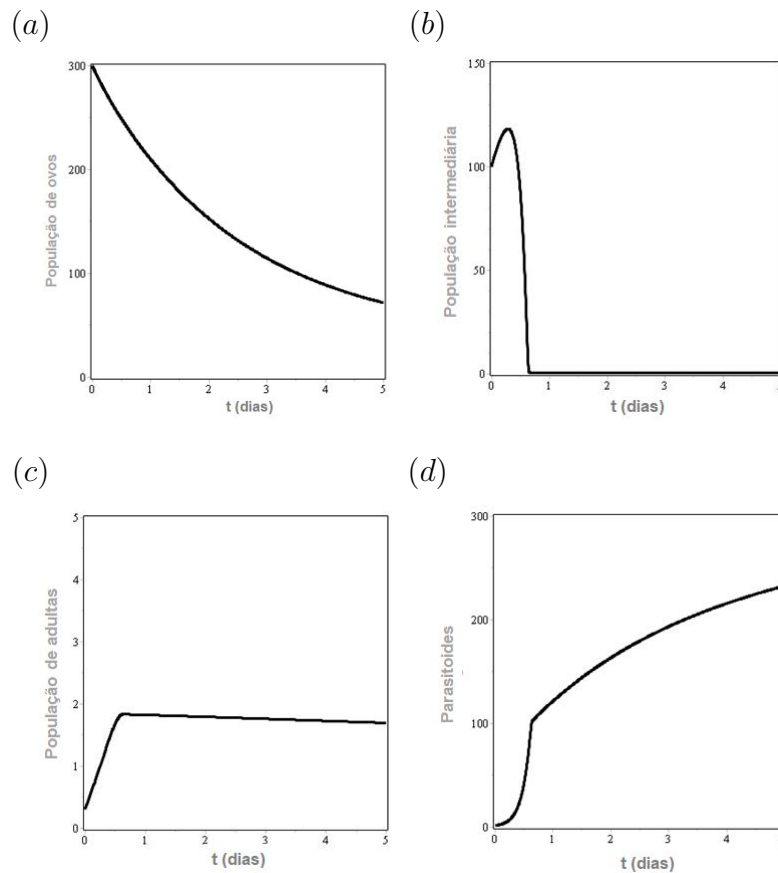


Figura 5.1: Evolução temporal do sistema (3.20) para  $0 \leq t \leq 5$  das populações, para as condições iniciais citadas: (a) ovos, (b) população intermediária, (c) adultas e (d) parasitoides.

Referentes a todas as simulações (*software Maple*) desta seção, consideramos a quantidade de parasitoides liberadas  $\eta$  muito acima do nível de controle ( $0,5$  moscas adultas/ armadilha), pois geralmente utilizam-se liberações inundativas de parasitoides para o controle de moscas-da-fruta, como por exemplo, no norte

de Minas Gerais, foi realizada a liberação de 69 mil espécimes do parasitoide *D. longicaudata* em pomares de goiaba (Alvarenga, et al., 2005).

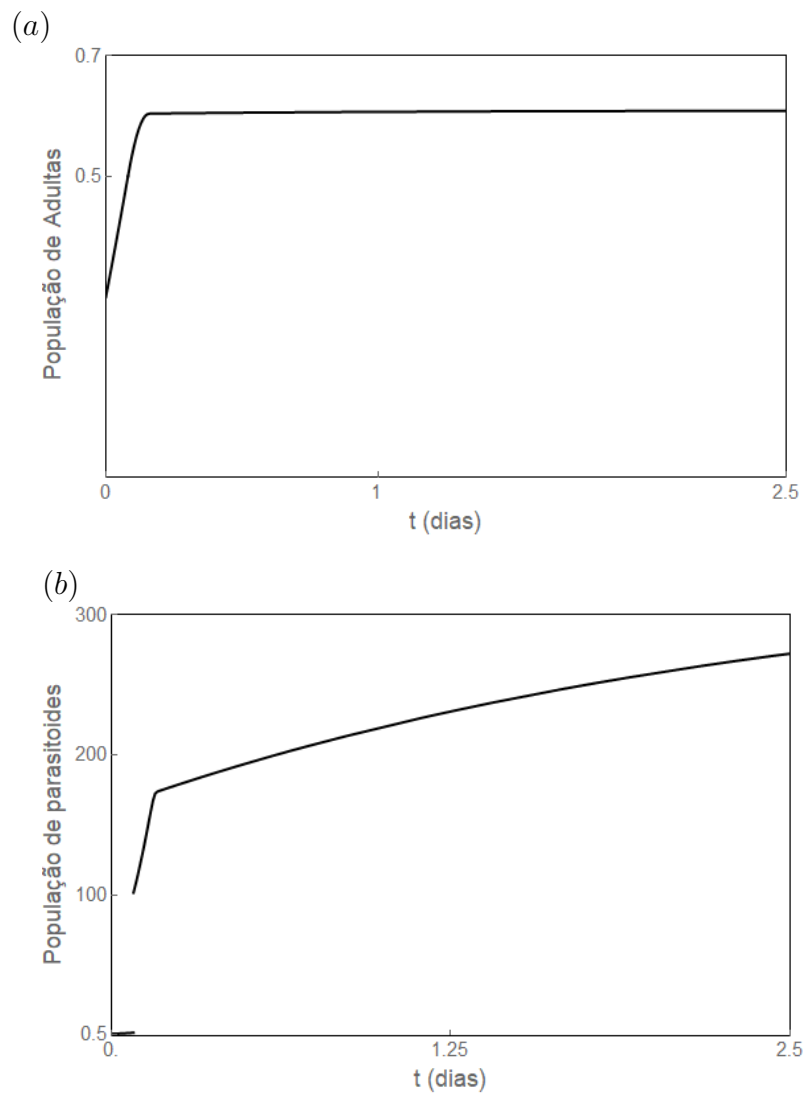


Figura 5.2: Evolução temporal para  $0 \leq t \leq 2,5$  dias das populações  $A(t)$  e  $P(t)$ , do sistema (3.20) com aplicação do controle biológico através de uma única liberação de  $\eta = 100$  parasitoides nativos em  $t \simeq 0,08$  dias: (a)  $A(t)$  moscas adultas fêmeas (b)  $P(t)$  parasitoides.

Para a primeira simulação numérica da aplicação desta técnica de controle, consideramos apenas uma única liberação de  $\eta = 100$  parasitoides. Os gráficos da evolução temporal das populações de  $A(t)$  e  $P(t)$  são apresentados na Figura 5.2 e a evolução temporal da população intermediária  $L(t)$  na Figura 5.3, com uma única liberação de parasitoides.

No caso de uma única aplicação, a população  $A(t)$  cresce a partir do valor inicial 0,3 atingindo o NC, quando  $t = 0,08$ , instante no qual, aplicamos o controle (5.1); quando podemos verificar um aumento abrupto no número de parasitoides (ver Figura 5.2 (b)). No intervalo de tempo de 0 até 0,08 dias, ou seja, antes da aplicação do controle,  $L(t)$  cresceu de  $L(0) = 100$  até aproximadamente 110. Após a aplicação deste controle, a população  $A(t)$  seguiu crescendo para um valor aproximando de 0,6, enquanto que a população  $L(t)$  decresce.

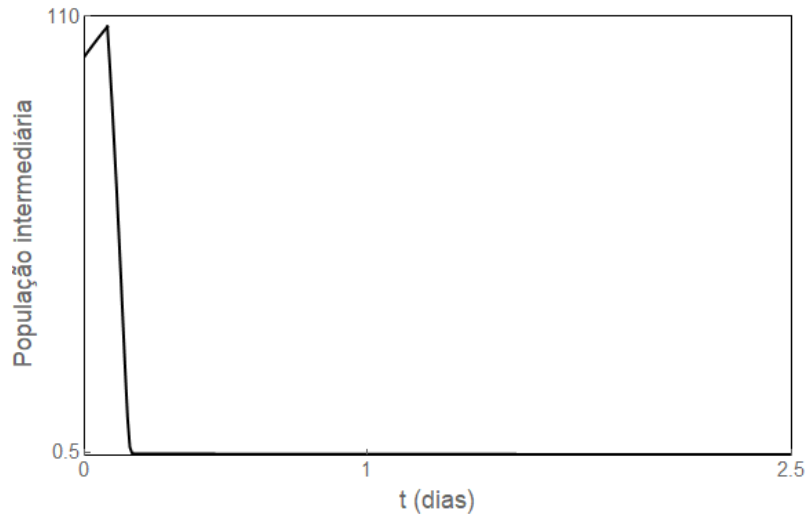


Figura 5.3: Evolução temporal para  $0 \leq t \leq 2,5$  dias da população intermediária  $L(t)$ , do sistema (3.20) com aplicação do controle biológico através de uma única liberação de  $\eta = 100$  parasitoides nativos em  $t \simeq 0,08$  dias.

Quando comparamos a solução do sistema (3.20) sem aplicação de controle (Figura 5.1), observamos que a população intermediária não apresenta aquele

aumento inicial. Além disso, a solução com aplicação do controle (Figura 5.2 e 5.3), mostra que, mesmo que a população de moscas adultas não seja diretamente atingida pelo aumento repentino do número de parasitoides, a população de moscas adultas atinge no máximo  $A(t) = 0,6$  quando  $t = 0,19$ , que é menor do que o valor atingido sem a aplicação do controle que é  $1,7$ , com as mesmas condições iniciais. Logo, a aplicação de controle, mesmo que uma única vez, diminui o máximo atingido no total da população de moscas adultas fêmeas de  $1,7$  para  $0,6$ .

Como o valor máximo atingido no gráfico 5.2 (a) é maior que o NC, isto nos estimulou a simularmos a aplicação do controle mais de uma vez. Nos próximos gráficos apresentados consideramos 6 aplicações em cada gráfico com 4 diferentes valores de  $\eta$ . A evolução temporal que correspondem a estes 4 valores de  $\eta$ , das populações (Figura 3.1):  $A(t)$ ,  $L(t)$  e  $P(t)$  é apresentada nas Figuras 5.4, 5.5 e 5.6, respectivamente.

As populações de moscas adultas fêmeas  $A(t)$  apresentam o mesmo comportamento para as 4 situações consideradas, a população inicialmente cresce e depois passa a decrescer. A única diferença entre os gráficos apresentados para esta população (Figura 5.4) são os pontos máximos atingidos no crescimento inicial da população. Percebe-se que, quanto maior o valor de  $\eta$ , menor será esse máximo. Além disso, observou-se que somente quando  $\eta = 300$ , a população de moscas adultas atingiu valores economicamente aceitáveis ( $A(t) < 0,5$ ) depois das 6 aplicações consideradas.



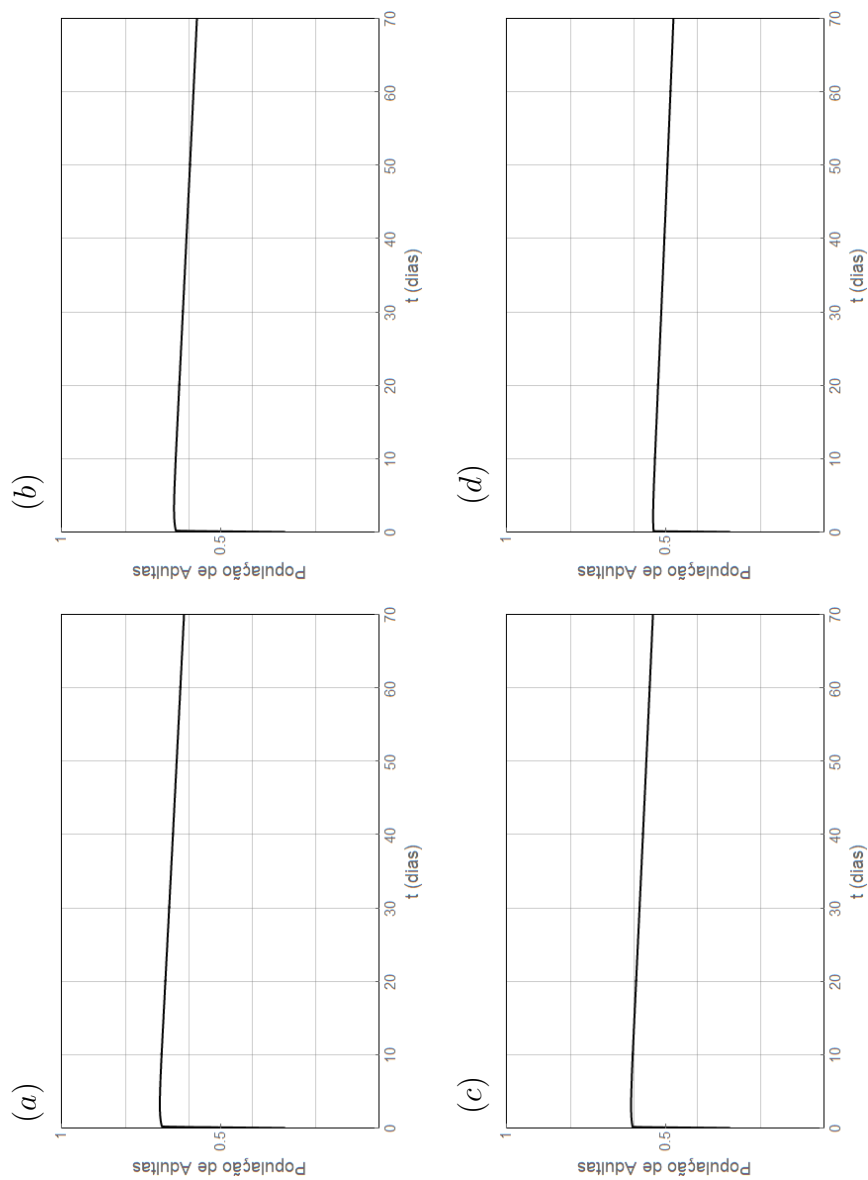


Figura 5.4: Evolução temporal da população de moscas adultas fêmeas  $A(t)$ , para  $0 \leq t \leq 70$  dias do sistema (3.20) com 6 liberações, conforme a equação (5.1), para: (a)  $\eta = 50$ ; (b)  $\eta = 70$ ; (c)  $\eta = 100$ ; (d)  $\eta = 300$  parasitoides nativos.

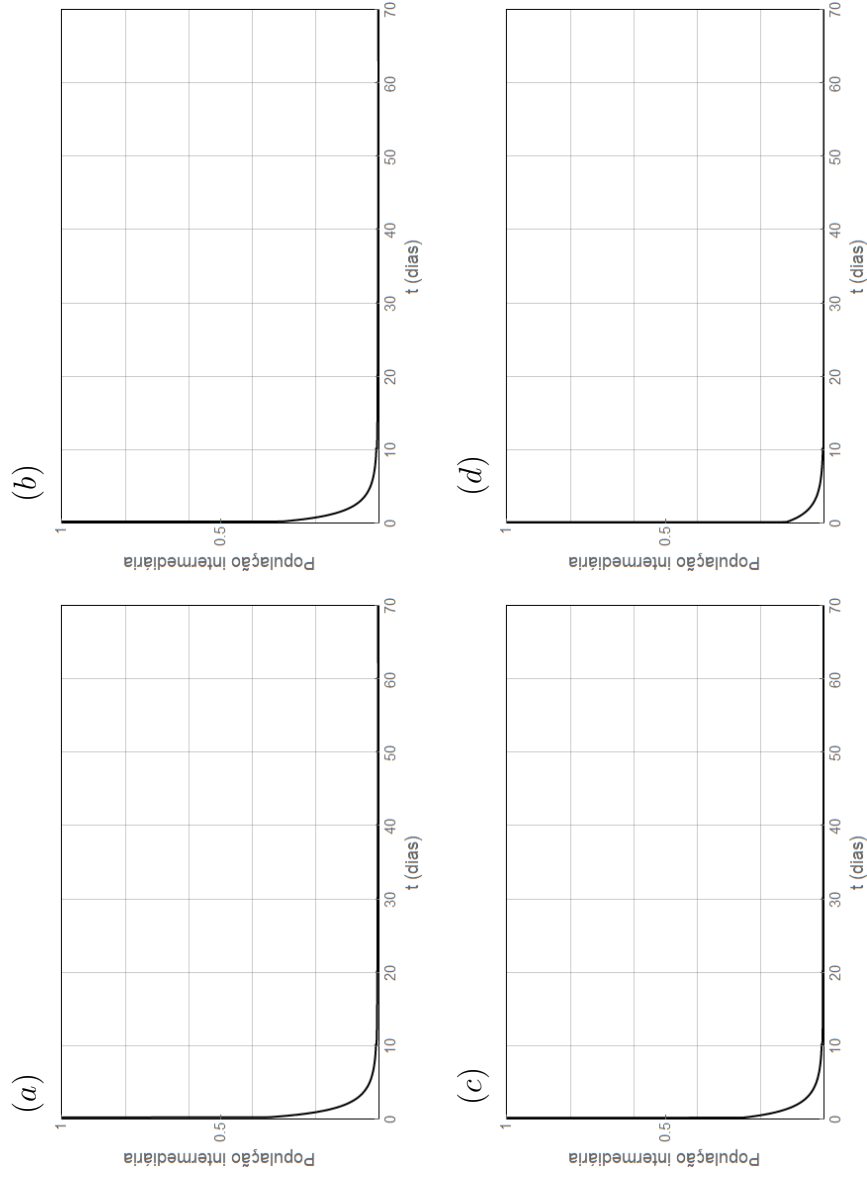


Figura 5.5: Evolução temporal da população intermediária  $L(t)$ , para  $0 \leq t \leq 70$  dias do sistema (3.20) com 6 liberações, conforme a equação (5.1), para: (a)  $\eta = 50$ ; (b)  $\eta = 70$ ; (c)  $\eta = 100$ ; (d)  $\eta = 300$  parasitoides nativos.

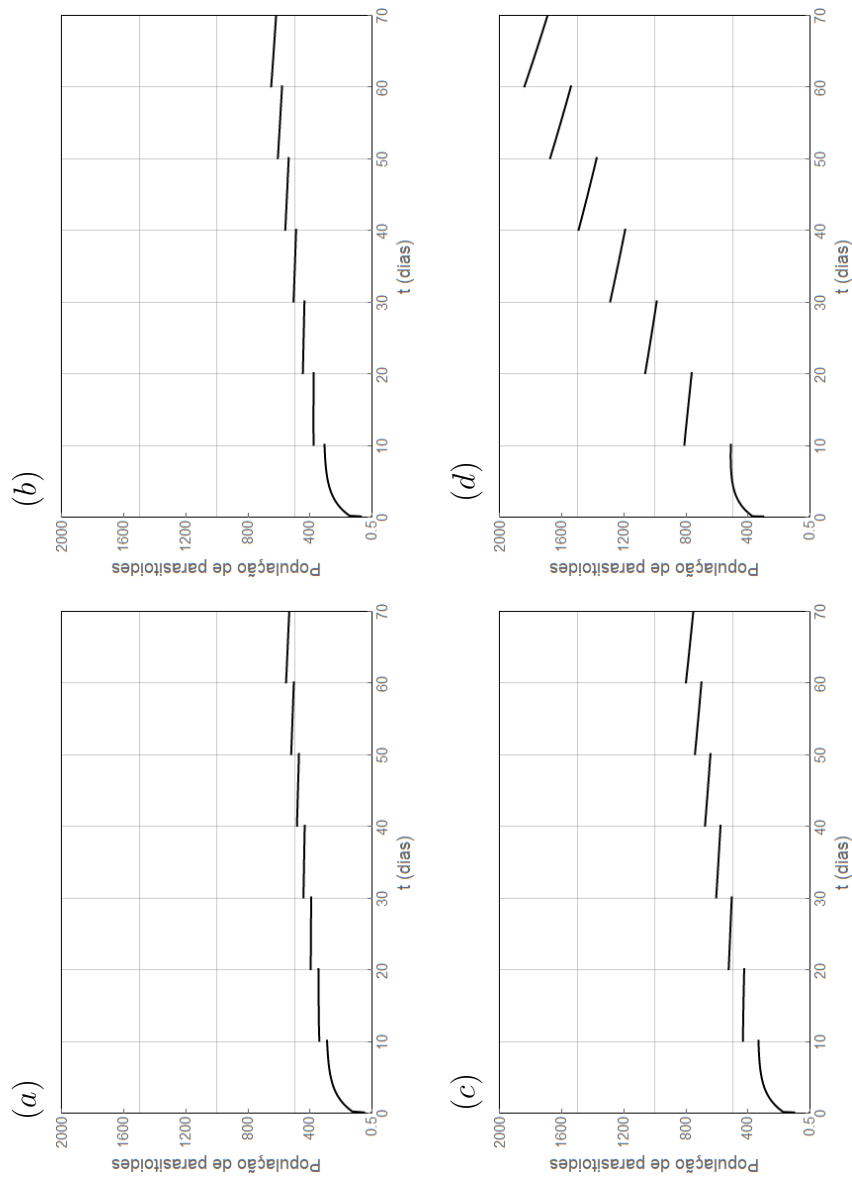


Figura 5.6: Evolução temporal da população de parasitoides nativos  $P(t)$ , para  $0 \leq t \leq 70$  dias do sistema (3.20) com 6 liberações, conforme a equação (5.1), para: (a)  $\eta = 50$ ; (b)  $\eta = 70$ ; (c)  $\eta = 100$ ; (d)  $\eta = 300$  parasitoides nativos.

Por sua vez, nos gráficos referentes à população de parasitoides  $P(t)$  (Figura 5.6) podemos verificar os instantes de tempo em que ocorrem as 6 liberações de parasitoides. Os gráficos da população intermediária  $L(t)$  (Figura 5.5) apresentam comportamento semelhante para todos os diferentes valores de  $\eta$  testados.

Podemos concluir então que o controle biológico através da liberação de parasitoides nativos, diminuiu a população praga para todas as 4 diferentes quantidades de  $\eta$  testadas. Mas somente quando consideramos a liberação de 300 parasitoides em cada uma das 6 aplicações do controle, conseguimos diminuir a população de moscas adultas fêmeas abaixo do NC. Por outro lado, a população intermediária apresentou uma drástica diminuição, de 100 para 0,01, logo que a primeira liberação de parasitoides ocorreu, com  $t \simeq 0,08$  dias. Isto representa uma vantagem do ponto de vista do controle da praga, pois são as larvas das moscas-da-fruta que alimentam-se da polpa dos frutos.



## 6 CONTROLE BIOLÓGICO ATRAVÉS DA LIBERAÇÃO DE PARASITOIDES NÃO NATIVOS

### 6.1 Construção do modelo

Além do parasitoide nativo *Doryctobracon areolatus*, que com a mosca-da-fruta constitui o sistema de duas espécies que estudamos nos capítulos anteriores, esta possui outros potenciais agentes biológicos de controle, como por exemplo, o parasitoide exótico *Diachasmimorpha longicaudata*. Neste capítulo, vamos apresentar algumas características deste parasitoide e construir um modelo de tempo contínuo para descrever a dinâmica da mosca-da-fruta com estes dois parasitoides: nativo e não nativo.

#### 6.1.1 Descrição Biológica

O *Diachasmimorpha longicaudata* foi utilizado como controle biológico das moscas-da-fruta em muitas regiões do mundo (Wharton, 1989). A liberação destes parasitoides tem sido considerada o agente mais significativo em programas de controle biológico na América Latina (González et al., 2007). O sucesso deste agente de controle biológico se dá pela facilidade de sua multiplicação em laboratório, pelos altos índices de parasitismo e pela boa adaptação deste à diversas regiões (Carvalho; Nascimento; Matrangolo, 2000).

Esta espécie não é nativa do Brasil, sendo originária da região Indo-Australiana (Wharton; Gilstrap, 1983). Mas quando liberado no território brasileiro, na Bahia, o *D. longicaudata* apresentou boa adaptação e a persistência dos

parasitoides nativos, como por exemplo, o *D. areolatus*, não foi afetada (Carvalho; Nascimento; Matrangolo, 2000).

Entretanto, o *D. longicaudata* apresentou alguns problemas de adaptação em regiões mais frias. Em 1994, no Rio Grande do Sul, foram liberados exemplares deste parasitoide, mas em verificações posteriores não se constatou a presença desta espécie, indicando que este teve dificuldade em adaptar-se ao clima do sul (Sugayama, 2000).

O tamanho corporal varia entre machos e fêmeas, sendo em média de 5,4 mm e 7,7 mm, respectivamente (Do Valle, 2006). O tempo de desenvolvimento ovo-adulto do *D. longicaudata*, a uma temperatura de 25°C, é de  $18,5 \pm 0,13$  dias para machos e de  $19,2 \pm 0,23$  dias para fêmeas e a duração do estágio adulto é de  $28,2 \pm 2,49$  dias e  $30,9 \pm 2,49$  dias, respectivamente (Ourique; Meirelles; Redaelli, 2011). A razão sexual deste parasitoide é aproximadamente 0,5 *fêmeas/adultos* (Amaral, 2020).

De forma similar ao parasitoide *Doryctobracon aerolatus*, após localizar, pelo odor, frutos infestados, o parasitoide fêmea localiza as larvas das moscas no interior do fruto (Carvalho, 2005). A seguir, a fêmea insere o ovipositor e realiza postura dentro do corpo do hospedeiro. Segundo Greany et al. (1976), substâncias presentes em larvas já parasitadas podem ser percebidas pelo parasitoide que, por sua vez, acaba não ovipositando, indo procurar hospedeiro não parasitado, o que indica que, assim como o parasitoide nativo *D. areolatus*, este parasitoide é discriminador. O parasitoide *D. longicaudata* após a oviposição na larva da mosca-da-fruta, completa seu desenvolvimento no estágio pupal do hospedeiro, semelhantemente ao parasitoide nativo *D. areolatus* (Carvalho; Nascimento, 2002). O ovo do parasitoide eclode dentro da larva da mosca, onde se desenvolverá a larva do parasitoide até o início da fase pupal, no solo. Após a formação do pupário da mosca, o conteúdo corporal da mosca é consumido pela larva do parasitoide, emergindo o parasitoide adulto (Carvalho; Nascimento, 2002).

Na próxima subseção vamos propor um modelo para descrever o sistema constituído pela mosca (hospedeiro) *Anastrepha fraterculus* com seu parasitoide nativo, no qual serão liberados parasitoides não nativos como técnica de controle da mosca.

### 6.1.2 Construção do modelo da dinâmica local

Estes dois parasitoides não competem diretamente entre si, pois o parasitoide nativo *D. areolatus* parasita larvas de 2° ínstar, enquanto que o parasitoide não nativo *D. longicaudata* parasita larvas de 3° ínstar. Por isto iremos discriminar mais estágios no desenvolvimento da mosca, separando larvas de pupas e as larvas por sua vez em 3 instares, logo o compartimento designado à população intermediária na Figura 3.1 irá ser substituído por 4 compartimentos. O sistema fica assim constituído por 7 equações diferenciais: 5 estágios da mosca antes de se tornar adulta, mais uma equação de moscas adultas fêmeas e ainda outra equação para a população de parasitoide nativo.

Para estudar a dinâmica da mosca-da-fruta com o parasitoide nativo *D. areolatus*, vamos adotar o modelo compartimental apresentado na Figura 6.1, com seis compartimentos referentes à população da mosca-da-fruta  $E(t)$ ,  $I_1(t)$ ,  $I_2(t)$ ,  $I_3(t)$ ,  $S(t)$  e  $A(t)$  nos estágios de vida: ovo, larva de 1° ínstar, de 2° ínstar, de 3° ínstar, pupa e adulto (fêmea), respectivamente; e um compartimento referente à população de parasitoides nativos fêmeas do *Doryctobracon areolatus*  $P(t)$ .

Na Figura 6.2 apresentaremos o modelo com estes parasitoides nativos ( $P(t)$ ), ao qual acrescentaremos os não nativos *D. longicaudata* ( $Q(t)$ ) como técnica de controle da mosca-da-fruta; para isso acrescentamos um compartimento  $Q(t)$  para o parasitoide não nativo fêmea.



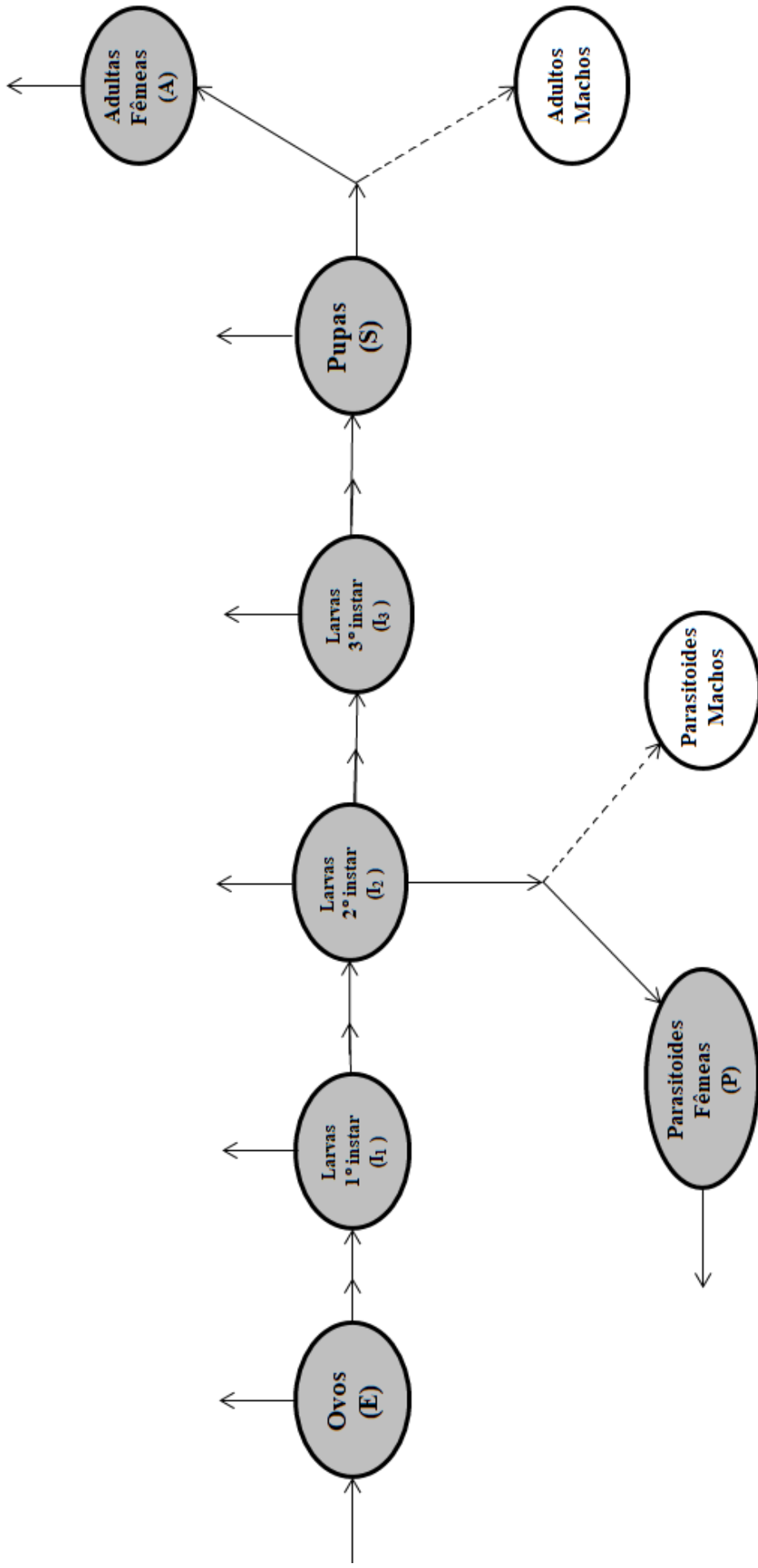


Figura 6.1: Diagrama correspondente ao sistema de equações diferenciais (6.1): mosca-parasitoide nativo.

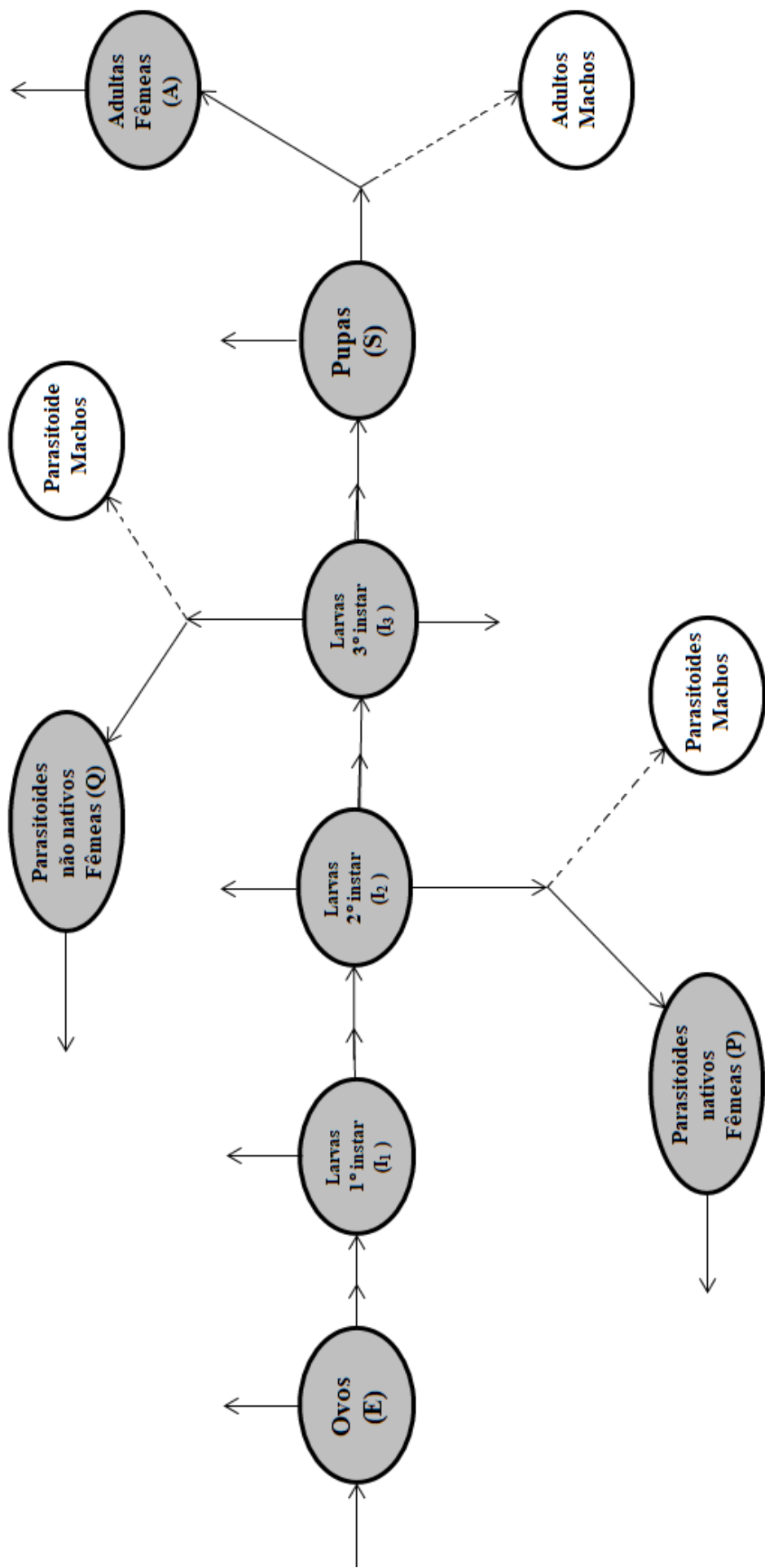


Figura 6.2: Diagrama correspondente ao sistema de equações diferenciais (6.2) moscas-parasitoide nativo, acrescentando liberação de parasitoides não nativos.

Estudos apontam que a liberação destes parasitoides visando o controle biológico da mosca-da-fruta, deve ocorrer em dois a três dias após emergirem os adultos (Carvalho; Nascimento, 2002) e o máximo de parasitismo é atingido aos nove dias de idade adulta.

As taxas de variação com relação ao tempo das sete populações de cada compartimento apresentado na Figura 6.1, são:

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dE}{dt} = rA \left( 1 - \frac{A}{k} \right) - \mu_E E - d_E E \\ \frac{dI_1}{dt} = \beta_1 d_E E - \mu_{I_1} I_1 - d_{I_1} I_1 \\ \frac{dI_2}{dt} = \beta_2 d_{I_1} I_1 - \mu_{I_2} I_2 - d_{I_2} I_2 - \frac{a_L I_2 P}{b + I_2} \\ \frac{dI_3}{dt} = \beta_3 d_{I_2} I_2 - \mu_{I_3} I_3 - d_{I_3} I_3 \\ \frac{dS}{dt} = \sigma d_{I_3} I_3 - \mu_S S - d_S S \\ \frac{dA}{dt} = \alpha_A \gamma d_S S - \mu_A A \\ \frac{dP}{dt} = \frac{\alpha_{PCPA} a_L I_2 P}{b + I_2} - \mu_P P. \end{array} \right. \quad (6.1)$$

Por sua vez após a liberação artificial do parasitoide não nativo ( $Q(t)$ ) para controle da praga, acrescentaremos a população  $Q(t)$  e sua interação com as larvas de 3° ínstar. Assim a dinâmica será descrita pelo seguinte sistema de oito equações diferenciais (6.2):

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dE}{dt} = rA \left( 1 - \frac{A}{k} \right) - \mu_E E - d_E E \\ \frac{dI_1}{dt} = \beta_1 d_E E - \mu_{I_1} I_1 - d_{I_1} I_1 \\ \frac{dI_2}{dt} = \beta_2 d_{I_1} I_1 - \mu_{I_2} I_2 - d_{I_2} I_2 - \frac{a_L I_2 P}{b + I_2} \\ \frac{dI_3}{dt} = \beta_3 d_{I_2} I_2 - \mu_{I_3} I_3 - d_{I_3} I_3 - \frac{a'(I_3^0)^q I_3 Q}{1 + a' h'(I_3^0)^q I_3} \\ \frac{dS}{dt} = \sigma d_{I_3} I_3 - \mu_S S - d_S S \\ \frac{dA}{dt} = \alpha_A \gamma d_S S - \mu_A A \\ \frac{dP}{dt} = \frac{\alpha_P c_P a_L I_2 P}{b + I_2} - \mu_P P \\ \frac{dQ}{dt} = \alpha_Q c_Q \frac{a'(I_3^0)^q I_3 Q}{1 + a' h'(I_3^0)^q I_3} - \mu_Q Q. \end{array} \right. \quad (6.2)$$

Em cada uma das equações diferenciais que compõem os sistemas (6.1) e (6.2), os termos positivos são representados por setas que entram no compartimento cuja taxa de variação é dada pela equação diferencial correspondente, e os termos negativos por setas que saem do mesmo compartimento.

Como no sistema (3.1), apresentado no capítulo 3, supomos que o termo de crescimento populacional de ovos obedeça um modelo logístico:  $rA \left( 1 - \frac{A}{k} \right)$ , onde  $r$  é o coeficiente de oviposição das fêmeas adultas  $A(t)$  e  $k$  é a capacidade de suporte do ambiente para esta população.

Para cada população considerou-se uma taxa de mortalidade natural proporcional à população existente, sendo  $\mu_E$ ,  $\mu_{I_1}$ ,  $\mu_{I_2}$ ,  $\mu_{I_3}$ ,  $\mu_S$ ,  $\mu_A$ ,  $\mu_P$  e  $\mu_Q$  os coeficientes de proporcionalidade correspondentes.

Os termos  $(-d_E E)$ ,  $(-d_{I_1} I_1)$ ,  $(-d_{I_2} I_2)$ ,  $(-d_{I_3} I_3)$  e  $(-d_S S)$  são contribuições negativas nas taxas de variação das populações de ovos, larvas em 3 instares distintos e pupas, respectivamente, relacionadas com a passagem de parte destas populações para o próximo estágio de vida e consideradas proporcionais à população

do compartimento de onde sai. Por isso, o módulo de cada termo é acrescentado na taxa de variação do compartimento de entrada, multiplicado por um fator de conversão (constantes multiplicativas  $\beta_1, \beta_2, \beta_3, \sigma$  e  $\gamma$ ).

Como considerado no sistema (3.1) o termo  $(-\frac{a_L LP}{b+L})$  descreve o parasitismo (com resposta funcional do tipo Holling II) entre a mosca-da-fruta e seu parasitoide nativo *D. areolatus*, onde  $a_L$  é o nível de saturação e  $b$  é a constante de meia saturação (Figura 3.4). Por isto, este termo em módulo, multiplicado por um fator de conversão  $c_P$  constitui o termo positivo na taxa de variação da população deste parasitoide  $P(t)$ .

Segundo Altafini (2012), a interação entre a mosca-da-fruta e seu parasitoide não nativo *D. longicaudata* é descrita por uma resposta funcional do tipo III, estudada mais profundamente na seção 2.3 deste trabalho. O termo responsável por descrever essa relação é  $(-\frac{a'(I_3^0)^q I_3 Q}{1+a'h'(I_3^0)^q I_3})$ , presente na equação diferencial para  $I_3$  no sistema (6.2), onde  $I_3^0$  representa a população inicial de larvas de terceiro ínstar,  $a'$  é uma constante relacionada com a taxa instantânea de captura e  $h'$  é o tempo que o parasitoide não nativo  $Q(t)$  leva para manusear cada hospedeiro capturado. Este termo em módulo, multiplicado por um fator de conversão  $c_Q$  é acrescentado à equação para a taxa de variação da população deste parasitoide.

As constantes  $\alpha_A, \alpha_P$  e  $\alpha_Q$  indicam as frações de adultos que são fêmeas para a população da mosca-da-fruta, do parasitoide nativo e do parasitoide não nativo, respectivamente.

## 6.2 Ajuste dos parâmetros por dados experimentais

Neste seção, mostramos as escolhas dos parâmetros que iremos adotar nos sistemas parasitoide-hospedeiro (6.1) e (6.2). Na subseção 6.2.1 abordaremos os parâmetros específicos de cada estágio de vida considerado, dedicando a subseção

6.2.2 para os parâmetros envolvidos na interação mosca-parasitoide não nativo, ou seja, a população  $Q(t)$ .

### 6.2.1 Parâmetros específicos de cada estágio de vida considerado nos sistemas

A seguir atribuiremos valores aos parâmetros envolvidos nos sistemas parasitoide-hospedeiro (6.1) e (6.2), a partir de dados experimentais obtidos à temperatura de 25°C. Alguns parâmetros já estavam envolvidos no sistema (3.1) e seus valores constam na Tabela 3.6.

Os coeficientes de mortalidade natural dos ovos ( $\mu_E$ ); das moscas adultas fêmeas ( $\mu_A$ ) e dos parasitoides nativos ( $\mu_P$ ) já constam na Tabela 3.6. Quanto aos coeficientes de mortalidade das populações em cada um dos 3 instares ( $\mu_{I_1}$ ,  $\mu_{I_2}$  e  $\mu_{I_3}$ ) consideramos que a duração em cada instar é a mesma a partir de um total de 11 dias (ver Tabela 3.1) com a mesma porcentagem de sobrevivência de 98% (Tabela 3.4) donde resultará os valores:

$$\mu_{I_1} = \mu_{I_2} = \mu_{I_3} \simeq 5 \cdot 10^{-3}/dia.$$

O coeficiente de mortalidade natural das pupas ( $\mu_S$ ) é obtida a partir da duração deste estágio, apresentado na Tabela 3.1, com uma porcentagem de sobrevivência de 98% (Tabela 3.4), resultando:

$$\mu_S \simeq 2 \cdot 10^{-3}/dia.$$

Por outro lado, a partir da duração do estágio de parasitoides adultos não nativo de 30,9 *dias*, relatado por Ourique, Meirelles, Redaelli, (2011) o coeficiente de mortalidade natural do parasitoide ( $\mu_Q$ ) resultará:

$$\mu_Q \simeq 3 \cdot 10^{-3}/dia.$$

Para os coeficientes relacionados com a duração de cada estágio, o dos ovos  $d_E$  já constam na Tabela 3.6, os demais,  $d_{I_1}$ ,  $d_{I_2}$ ,  $d_{I_3}$  e  $d_S$  obtivemos:

$$d_{I_1} = d_{I_2} = d_{I_3} \simeq 0,27/dia,$$

$$d_S = 0,1/dia.$$

Para a razão sexual do parasitoide não nativo  $\alpha_Q$  utilizamos o valor  $\alpha = 0,5$  relatado por Amaral, (2020); as demais  $\alpha_A$  e  $\alpha_P$  já constam na Tabela 3.6.

Além disso, adotamos para a capacidade suporte da mosca adulta fêmea  $k = 60$  moscas adultas; de modo a garantir parâmetros que identificam um estado dentro da bacia de atração do ponto de coexistência das espécies.

Os fatores de conversão ( $\beta_1, \beta_2, \beta_3, \sigma, \gamma, c_P$  e  $c_Q$ ) são todos numericamente igual a 1, com unidades dada por:  $[fator\ de\ conversão] = [população\ do\ compartimento\ de\ entrada/população\ do\ comportamento\ de\ saída]$ .

Restam ainda definir valores para os parâmetros envolvidos nos termos de interação parasitoide-hospedeiro. Aqueles onde o parasitoide é nativo ( $a_L$  e  $b$ ) já constam na Tabela 3.6, enquanto aqueles onde o parasitoide é não nativo serão determinados na próxima subseção.

## 6.2.2 Parâmetros envolvidos no termo de interação parasitoide não nativo-hospedeiro no sistema

Ainda resta encontrarmos os valores para os parâmetros envolvidos no termo  $\left(-\frac{a'(I_3^Q)^q I_3 Q}{1+a'h'(I_3^Q)^q I_3}\right)$  de interação parasitoide-hospedeiro da mosca-da-fruta com seu parasitoide não nativo *D. longicaudata*, ou seja,  $a'$ ,  $h'$  e  $q$ . No sistema (6.2)  $a'$  e  $q$  são constantes relacionadas com a taxa de captura que dependerá do número de larvas de 3° ínstar inicial (ver seção 2.2) e  $h'$  é o tempo de manuseio com cada hospedeiro capturado por dia.

Para isso, utilizaremos os dados experimentais registrados na Tese de Doutorado de Altafini (2012), que investiga, entre outros, a interação parasitoide-hospedeiro da larva de terceiro ínstar da mosca-da-fruta da *A. fraterculus* (população  $I_3$ ) com seu parasitoide não nativo *D. longicaudata* (população  $Q$ ).

Um dos experimentos realizados, no desenvolvimento do trabalho acima citado, constitui em determinar a melhor resposta funcional que descreve a interação destas duas espécies. Neste experimento, um certo número de larvas de terceiro ínstar da mosca-da-fruta eram oferecidas a um parasitoide não nativo durante 3 horas. Após este intervalo de tempo, as larvas eram separadas e depois da eclosão dos adultos, sejam eles parasitoides ou adultos da mosca, eram contabilizadas as larvas parasitadas. Pupas que não eclodissem eram dissecadas para avaliar se procediam de uma larva que havia sido parasitada ou não. Altafini (2012) concluiu que a resposta funcional do tipo III era a mais adequada para representar a interação parasitoide-hospedeiro em questão, uma vez que a maior porcentagem de parasitismo (razão entre hospedeiros parasitados versus hospedeiros ofertados) correspondeu ao segundo valor na sequência crescente de hospedeiros ofertados, o que indica um ponto de inflexão da curva resposta funcional.

Estes experimentos foram repetidos 20 vezes com 7 diferentes quantidades de larvas  $I_3^0$  oferecidos, a saber:  $\{1, 3, 5, 10, 25, 35, 55\}$ . Foram, portanto, registrados 20 valores de larvas parasitadas ( $N_e$ ) para cada valor distinto de larvas oferecidas de 3° ínstar ( $I_3^0$ ), constituindo assim um conjunto de 140 pares

$$\left\{ \left( (I_3^0)_i, (N_e)_{i,j} \right); i = 1, 2, \dots, 7; j = 1, 2, \dots, 20 \right\}.$$

Assim como na determinação dos parâmetros da resposta funcional do parasitoide nativo no capítulo 3, optamos por trabalhar com apenas um número de hospedeiros parasitados para cada número distinto de hospedeiros oferecidos, isto é, um conjunto de 7 pontos  $\left\{ \left( (I_3^0)_i, (N_e)_i \right); i = 1, 2, \dots, 7 \right\}$  onde  $(I_3^0)_i$  são os 7 valores iniciais distintos da população de larvas de 3° ínstar e  $(N_e)_i$  é a média aritmética dos números



de larvas parasitadas, correspondente:

$$(N_e)_i = \frac{1}{20} \sum_{j=1}^{20} (N_e)_{i,j}. \quad (6.3)$$

Na tabela 6.1 registramos as coordenadas dos 7 pontos com os quais trabalharemos, visando obter valores para os parâmetros  $a'$ ,  $h'$  e  $q$ , que correspondam ao melhor ajuste da resposta funcional  $N_e \times N_0$ , sob a forma de resposta funcional generalizada (seção 2.3), aos resultados experimentais.

Tabela 6.1: Dados experimentais médios.

$i$	1	2	3	4	5	6	7
$(I_3^0)_i$	1	3	5	10	25	35	55
$(N_e)_i$	0,25	1,65	0,5	1,85	3,85	11,05	10,85

Visto que o parasitoide não nativo *D. longicaudata* é discriminador, o número  $N_e$  de hospedeiros parasitados, se no instante  $t = 0$  for oferecido um número  $I_3^0$  de hospedeiros disponíveis, é dado pela expressão que obtivemos na equação (2.18), para parasitismo com esgotamento de recursos, a saber:

$$N_e = f(I_3^0; a'; h'; q), \quad (6.4)$$

onde

$$f(I_3^0; a'; h'; q) = I_3^0 \left( 1 - \frac{W(a'h'(I_3^0)^{q+1} e^{-a'(I_3^0)^q (T-h'I_3^0)})}{a'h'(I_3^0)^{q+1}} \right), \quad (6.5)$$

substituindo  $T$  pelo tempo total do experimento, que é de 3 horas =  $\frac{1}{8}$  dia.

O procedimento que aqui adotamos para determinar os valores  $a'$ ,  $h'$  e  $q$ , que substituídos na equação (6.4) fornecem o melhor ajuste aos 7 pontos da Tabela 6.1, difere um pouco daquele realizado no capítulo 3, como detalharemos a seguir.

Em ambos consideramos que o melhor ajuste é aquele que constitui o critério do método dos mínimos quadrados, isto é, aquele que minimiza a soma dos

quadrados dos resíduos  $\Omega = \sum_{i=1}^n r_i^2$ , sendo  $n$  o número de valores experimentais, e para cada  $i = 1, \dots, n$ ,  $r_i$  é o valor da diferença entre o valor experimental  $(N_e)_i$  e o valor estimado para  $N_e$  obtido através da função  $f(I_3^0; a'; h'; q)$  da equação (6.5), que envolve os parâmetros que queremos determinar, para cada número de hospedeiros ofertados em  $t = 0$ .

Com base neste critério, a abordagem analítica (que seguimos na subseção 3.3.2) consistiu em resolver o sistema algébrico não linear que resulta ao igualar a 0 as derivadas parciais da soma  $\Omega$  em relação a cada um dos parâmetros.

Aqui, entretanto, calculamos diretamente o valor da soma  $\Omega$  para cada trio  $(a'; h'; q)$ , atribuindo a  $\underline{a'}$  e  $\underline{h'}$ , 80 valores distintos entre 0,01 e 0,80 (incrementos de 0,01); e a  $\underline{q}$ , também 80 valores distintos entre 1,00 e 1,79 (também incrementos de 0,01). Após construir assim, uma matriz cúbica  $80 \times 80 \times 80$  cujos elementos são os valores  $\Omega_{i,j,k}$ ,  $i, j, k = 1, 2, \dots, 80$ , correspondendo ao trio  $(a'_i; h'_j; q_k)$ , localizamos que o menor valor de  $\Omega$  corresponde ao trio:

$$a' = 0,02 \frac{\text{hosp.capturado}}{\text{dia} \cdot \text{larvas de } 3^\circ \text{ instar}}; \quad h' = 0,01 \frac{\text{dia}}{\text{hosp.capturado}}; \quad q = 1,67. \quad (6.6)$$

Na Figura 6.3 apresentamos os 7 pontos referentes aos dados experimentais juntamente com o gráfico da equação (2.18), após substituirmos os parâmetros  $a'$ ,  $h'$  e  $q$  pelos valores calculados como correspondendo ao nosso melhor ajuste.

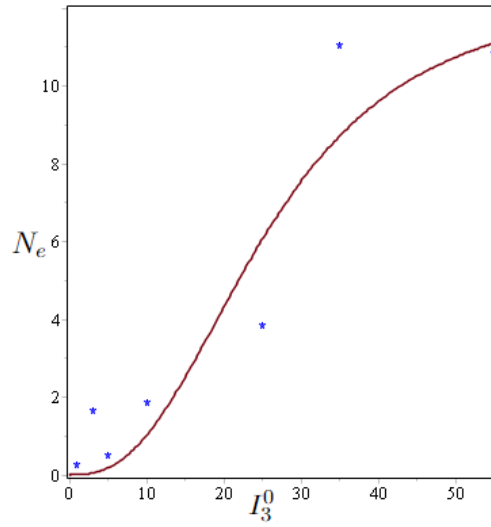


Figura 6.3: Pontos  $((I_3^0)_i, (N_e)_i)$ , com  $i = 1, \dots, 7$  da Tabela 6.1, juntamente com a curva de melhor ajuste (6.5), isto é, com  $a' = 0,02$ ,  $h' = 0,01$  e  $q = 1,67$ .

Como podemos observar, a equação (6.5) com os valores fixados para os parâmetros dados em (6.6) apresenta um comportamento qualitativo que se assemelha ao dos dados experimentais dispostos.

Na Tabela 6.2, registramos todos os valores dos parâmetros que acabamos de determinar nas subseções 6.2.1 e 6.2.2.

Tabela 6.2: Valores atribuídos aos parâmetros do sistema (6.2).

$r = 9,3$ Ovos/dia· adulta	$k = 60$ Adultas fêmeas	$\mu_E = 2 \cdot 10^{-2}$ dia <sup>-1</sup>
$\alpha_P = 0,62$	$d_E = 3,9 \cdot 10^{-1}$ dia <sup>-1</sup>	$\mu_{I_1} = 5 \cdot 10^{-3}$ dia <sup>-1</sup>
$c_P = 1$ paras. nativo/2° instar	$d_{I_1} = 2,7 \cdot 10^{-1}$ dia <sup>-1</sup>	$\mu_{I_2} = 5 \cdot 10^{-3}$ dia <sup>-1</sup>
$\beta_1 = 1$ larvas de 1° instar/ovo	$d_{I_2} = 2,7 \cdot 10^{-1}$ dia <sup>-1</sup>	$\mu_{I_3} = 5 \cdot 10^{-3}$ dia <sup>-1</sup>
$\beta_2 = 1$ larvas de 2° instar/1° instar	$d_{I_3} = 2,7 \cdot 10^{-1}$ dia <sup>-1</sup>	$\mu_S = 2 \cdot 10^{-3}$ dia <sup>-1</sup>
$\beta_3 = 1$ larvas de 3° instar/2° instar	$d_S = 1 \cdot 10^{-1}$ dia <sup>-1</sup>	$\mu_A = 2 \cdot 10^{-3}$ dia <sup>-1</sup>
$\sigma = 1$ pupa/3° instar	$\gamma = 1$ adulta/pupa	$\mu_P = 1 \cdot 10^{-2}$ dia <sup>-1</sup>
$a_L = 12,5$ larvas de 2° instar/(dia· paras.)	$\alpha_Q = 0,50$	$\mu_Q = 3 \cdot 10^{-3}$ dia <sup>-1</sup>
$c_Q = 1$ paras. não nativo/3° instar	$\alpha_A = 0,50$	$b = 4,92$ larvas de 2° instar
$a' = 0,02$ larvas capturadas/(dia· larvas de 3° instar)	$h' = 0,01$ dia/hosp.capturado	$q = 1,67$

Substituindo os valores de todos os parâmetros especificados na Tabela 6.2, obtemos o seguinte sistema de equações diferenciais:

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dE}{dt} = 9,3A \left(1 - \frac{A}{60}\right) - 0,02E - 0,39E \\ \frac{dI_1}{dt} = 0,39E - 0,005I_1 - 0,27I_1 \\ \frac{dI_2}{dt} = 0,27I_1 - 0,005I_2 - 0,27I_2 - \frac{12,5I_2P}{4,92 + I_2} \\ \frac{dI_3}{dt} = 0,27I_2 - 0,005I_3 - 0,27I_3 - \frac{0,02(I_3^0)^{1,67}I_3Q}{1 + 0,02 \cdot 0,01(I_3^0)^{1,67}I_3} \\ \frac{dS}{dt} = 0,27I_3 - 0,002S - 0,1S \\ \frac{dA}{dt} = 0,5 \cdot 0,1S - 0,002A \\ \frac{dP}{dt} = \frac{0,62 \cdot 12,5I_2P}{4,92 + I_2} - 0,01P \\ \frac{dQ}{dt} = 0,5 \frac{0,02(I_3^0)^{1,67}I_3Q}{1 + 0,02 \cdot 0,01(I_3^0)^{1,67}I_3} - 0,003Q, \end{array} \right. \quad (6.7)$$

com as condições iniciais:

a) para as moscas,

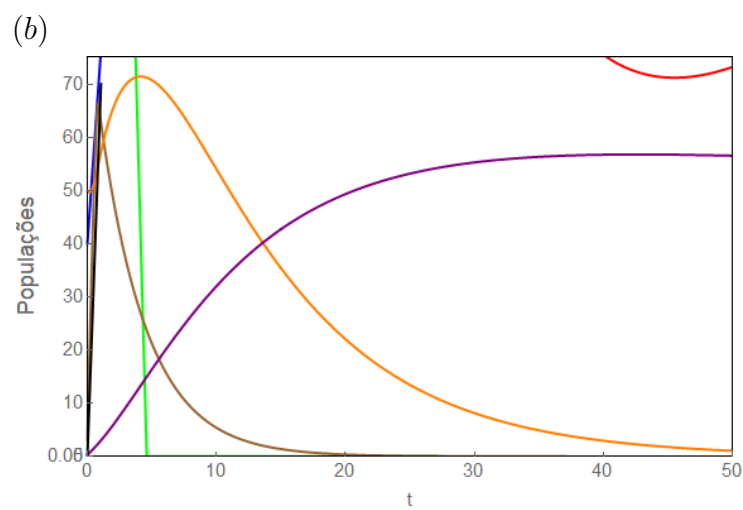
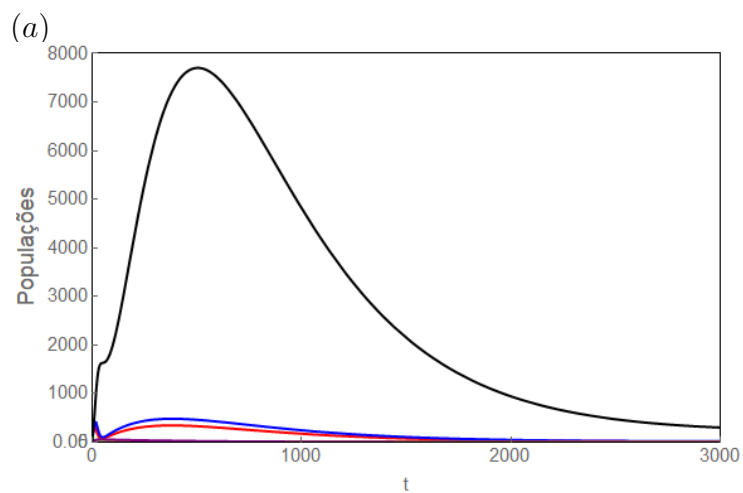
$$E(0) = 300 \text{ ovos}; \quad I_1(0) = 40 \text{ larvas de } 1^\circ \text{ ínstar}; \quad I_2(0) = 400 \text{ larvas de } 2^\circ \text{ ínstar};$$

$$I_3(0) = I_3^0 = 3 \text{ larvas de } 3^\circ \text{ ínstar}; \quad S(0) = 50 \text{ pupas}; \quad A(0) = 0,3 \text{ adultas fêmeas.}$$

b) para os parasitoides nativos,

$$P(0) = 0,3 \text{ parasitoides nativos.}$$

Considerando uma situação sem introdução artificial de parasitoides não nativos ( $Q(t) \equiv 0$ ) obtemos o gráfico apresentado na Figura 6.4 para evolução temporal de cada população, obtida pela resolução numérica (*comando DEplot software Maple*), com as condições iniciais indicadas acima.



- Ovos
- Larvas de 1º instar
- Larvas de 2º instar
- Larvas de 3º instar
- Pupas
- Moscas adultas fêmeas
- Parasitoides nativos

Figura 6.4: (a) Evolução temporal das populações do sistema (6.7) para  $0 \leq t \leq 3000$  dias; (b) Zoom perto da origem do gráfico (a).

Observamos que a população de ovos e de larvas de 1° ínstar inicialmente crescem até aproximadamente 344 e 475, respectivamente. Após 400 dias a população de ovos passa a decrescer até estabilizar-se em 9,5. Aproximadamente em 450 dias a população de larvas de 1° ínstar passa a decrescer até estabilizar-se em 13,3. A população de larvas de 2° ínstar apresenta um decrescimento estabilizando-se no valor de aproximadamente 0,01. O fato das duas primeiras populações inicialmente crescerem e a terceira população somente decrescer indica a eficiência do parasitoide nativo como controlador desta população, uma vez que é esta população que ele ataca. Já a população de 3° ínstar, inicialmente cresce atingindo aproximadamente 21 quando  $t = 5$  dias, após isso, a população começa a decrescer estabilizando-se por volta de 0,01.

Por sua vez, a população de pupas também decresce e estabiliza-se em 0,02. A população de moscas adultas fêmeas, inicialmente apresenta um crescimento até aproximadamente 56 moscas adultas fêmeas quando  $t = 35$  dias, depois a população decresce até estabilizar-se em 0,42. Por fim, a população de parasitoides nativos apresenta inicialmente um crescimento de 0,1 até 7460 parasitoides no intervalo de 0 a 600 dias, depois a população passa a decrescer até estabilizar-se em aproximadamente 222 parasitoides.

Quando consideramos  $Q(0) = 0$  o sistema (6.7) recai no sistema (3.20), estudado anteriormente com duas diferenças: a primeira é a divisão de um compartimento (população intermediária) em 4 compartimentos (população de larvas de 1°, 2°, 3° instares e pupas); a segunda diferença é que no sistema (3.20) consideramos a capacidade suporte  $k = 50$  moscas adultas, enquanto no sistema (6.7) consideramos  $k = 60$  moscas adultas, de modo a satisfazer as condições de estabilidade do ponto de equilíbrio de coexistência.

### 6.3 Controle da praga

Como NC (nível de controle) usaremos o mesmo utilizado em todo trabalho, ou seja,  $0,5$  moscas adultas fêmeas/armadilha/dia (Nava; Botton, 2010).

Em todas as simulações apresentadas nesta seção utilizamos as mesmas condições adotadas nas simulações apresentadas na Figura 6.4 com o acréscimo da condição inicial imposta para a população de parasitoide não nativo  $Q(0) = 0$ .

Para a aplicação desta técnica de controle faremos uso de dois sistemas de equações diferenciais. O sistema (6.1) descreverá a relação de moscas-da-fruta, em suas diferentes fases de vida, com seu parasitoide nativo *D. areolatus*. Quando a população de moscas adultas atingir o NC uma quantidade  $\eta$  de parasitoides não nativos (*D. longicaudata*) será acrescentada ao sistema, como segue:

$$\left\{ \begin{array}{l} E(t^+) = E(t) \\ L_1(t^+) = L_1(t) \\ L_2(t^+) = L_2(t) \\ L_3(t^+) = L_3(t) \\ S(t^+) = S(t) \\ A(t^+) = A(t) \\ P(t^+) = P(t) \\ Q(t^+) = Q(t) + \eta, \end{array} \right. \quad (6.8)$$

onde  $E(t^+)$ ,  $L_1(t^+)$ ,  $L_2(t^+)$ ,  $L_3(t^+)$ ,  $S(t^+)$ ,  $A(t^+)$ ,  $P(t^+)$  e  $Q(t^+)$  representam as populações de ovos, larvas de 1°, 2°, 3° ínstar, pupas, moscas adultas fêmeas, parasitoides nativos fêmeas e parasitoides não nativos fêmeas, respectivamente, logo após a aplicação do controle no instante  $t$ .

Após a primeira aplicação do controle o sistema será descrito por (6.2). Reaplicaremos a quantidade  $\eta$  de parasitoides não nativos no sistema de 40 em 40 dias por 11 vezes. Adotamos o intervalo de 40 dias entre uma aplicação e outra, pois o



parasitoide nativo fêmea permanece na sua fase adulta durante aproximadamente 30 dias e queríamos garantir que não houvesse parasitoides não nativos remanescentes da aplicação anterior.

Para as simulações seguintes considerou-se 3 valores diferentes para a quantidade de parasitoides não nativos liberados em cada aplicação  $\eta$ , a saber:  $\eta = 100$ ,  $\eta = 500$  e  $\eta = 700$ .

A evolução temporal que corresponde a estes 3 valores de  $\eta$  das populações (Figura 6.2):  $I_1(t)$ ;  $I_2$ ;  $I_3$ ;  $A(t)$  e  $Q(t)$  é apresentada nas Figuras 6.5, 6.6, 6.7, 6.8 e 6.9, respectivamente.

Os gráficos, para as populações de larvas de 1°, 2° e 3° instar, apresentados na Figura 6.5, 6.6 e 6.7, respectivamente, não apresentam grande diferença para os diferentes valores testados para  $\eta$ . Isto pode ocorrer, pelo fato da população de larvas de 3° instar (hospedeiro do parasitoide não nativo) diminuir drasticamente logo na primeira aplicação do controle, que ocorre com  $t = 0,08$  dias. Observa-se que mesmo que as populações de larvas de 2° e 3° instares apresentem valores baixos, logo nas primeiras aplicações no total de 11 aplicações realizadas, a população de mosca adulta fêmea  $A(t)$  não diminui a níveis economicamente aceitáveis. No que se refere a população de parasitoides não nativos (Figura 6.9) podemos observar pequenas diminuições da população entre uma aplicação e outra, isso indica que há poucos hospedeiros (larvas de 3° instar) para o crescimento populacional de parasitoides não nativos.

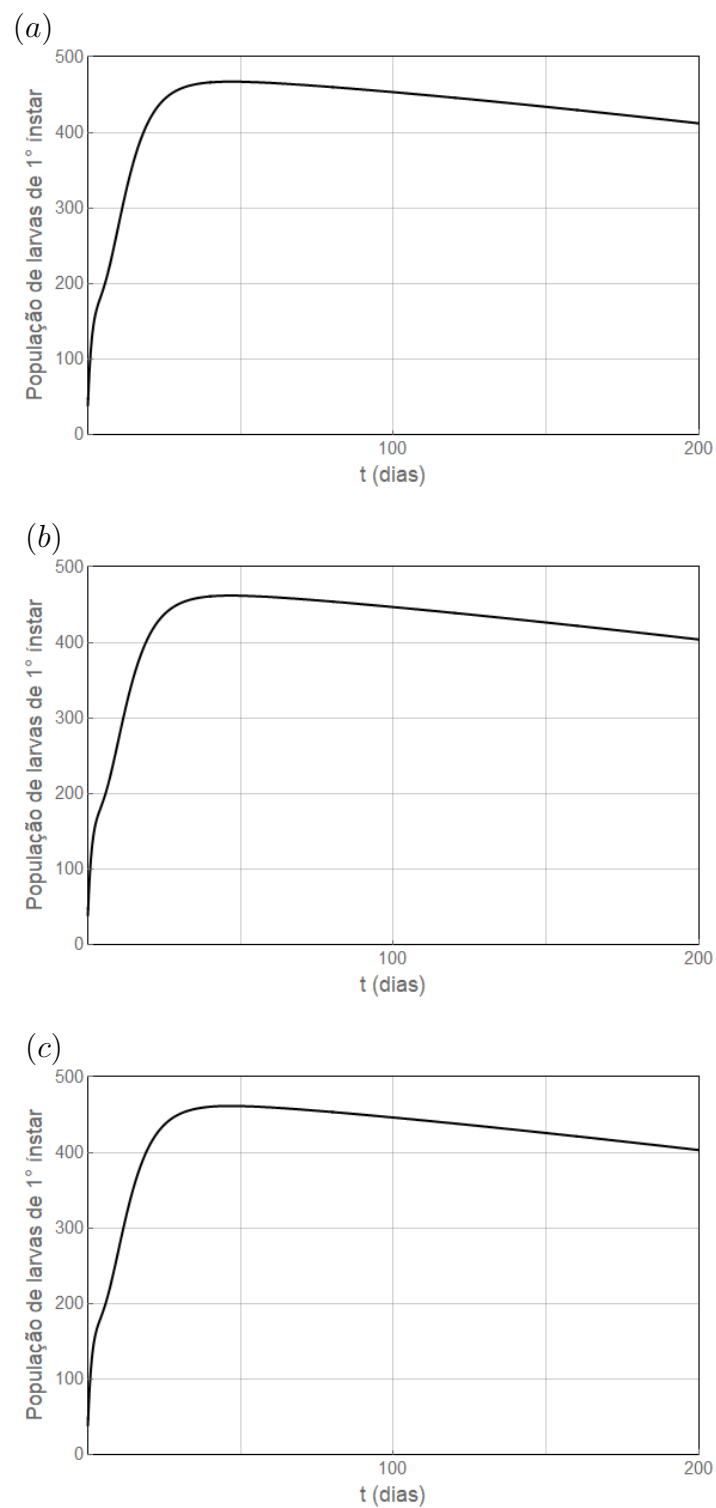


Figura 6.5: Evolução temporal para  $0 \leq t \leq 200$  do sistema (3.20) com 5 liberações conforme a equação (6.8) de  $\eta = 100$ ,  $\eta = 500$  e  $\eta = 700$  parasitoides não nativos em (a), (b) e (c), respectivamente, para a população de larvas de 1º ínstar.

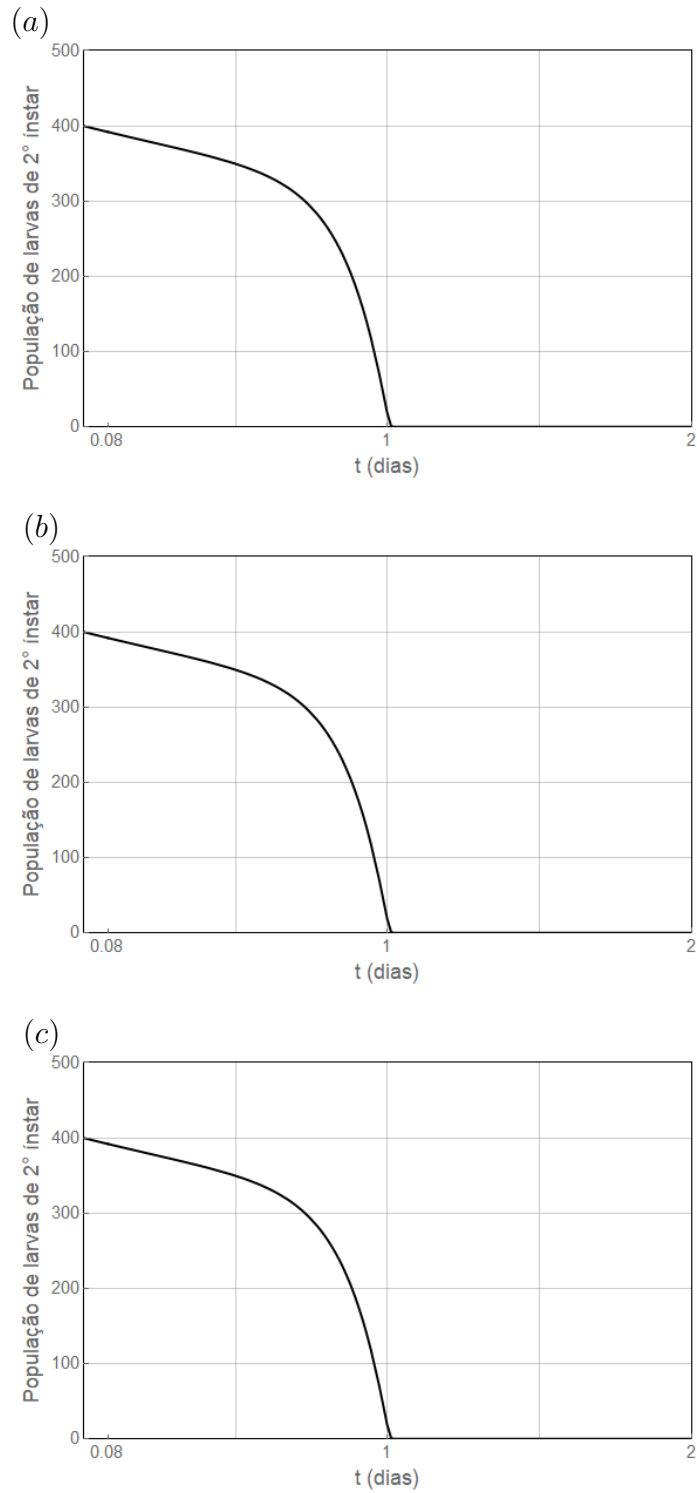


Figura 6.6: Evolução temporal para  $0 \leq t \leq 2$  do sistema (3.20) com uma liberação em  $t = 0,08$  dias, conforme a equação (6.8) de  $\eta = 100$ ,  $\eta = 500$  e  $\eta = 700$  parasitoides não nativos em (a), (b) e (c), respectivamente, para a população de larvas de 2º instar.

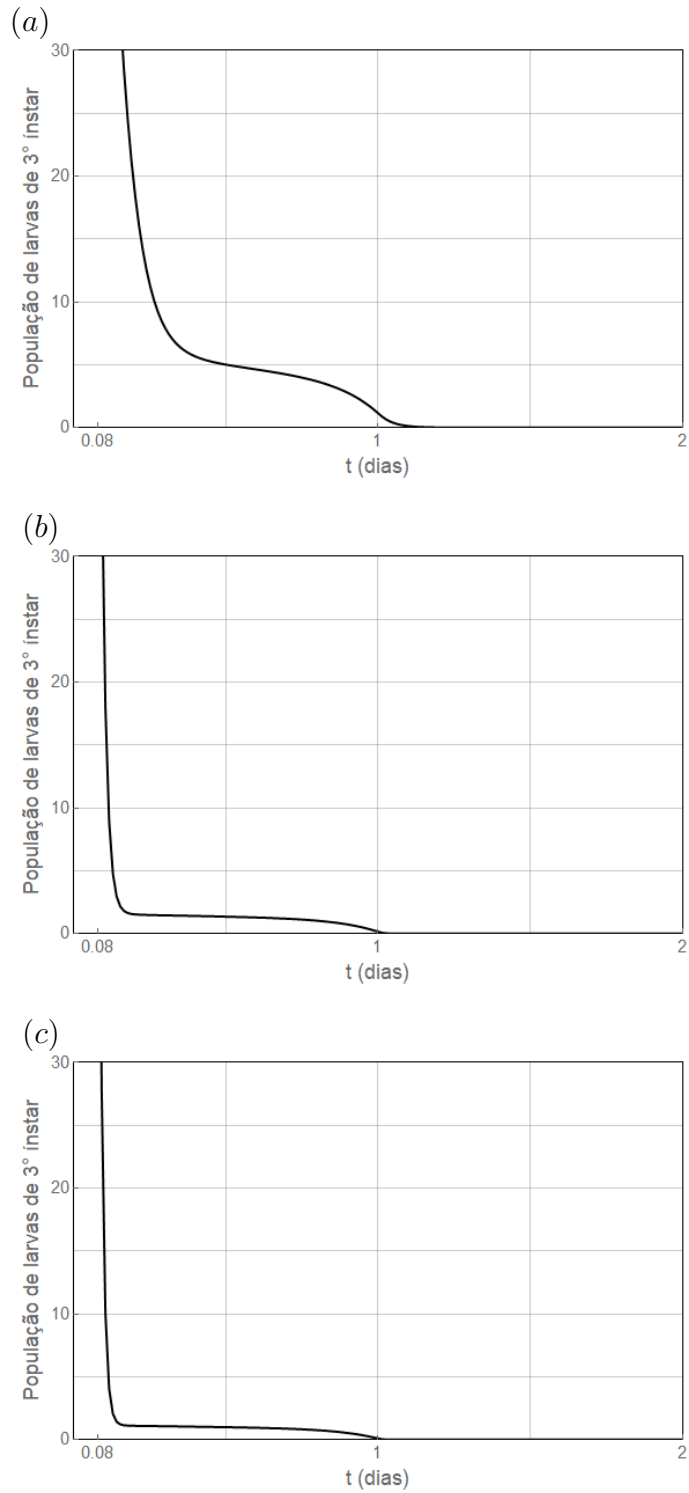


Figura 6.7: Evolução temporal para  $0 \leq t \leq 2$  do sistema (3.20) com uma liberação em  $t = 0,08$  dias, conforme a equação (6.8) de  $\eta = 100$ ,  $\eta = 500$  e  $\eta = 700$  parasitoides não nativos em (a), (b) e (c), respectivamente, para a população de larvas de 3º instar.

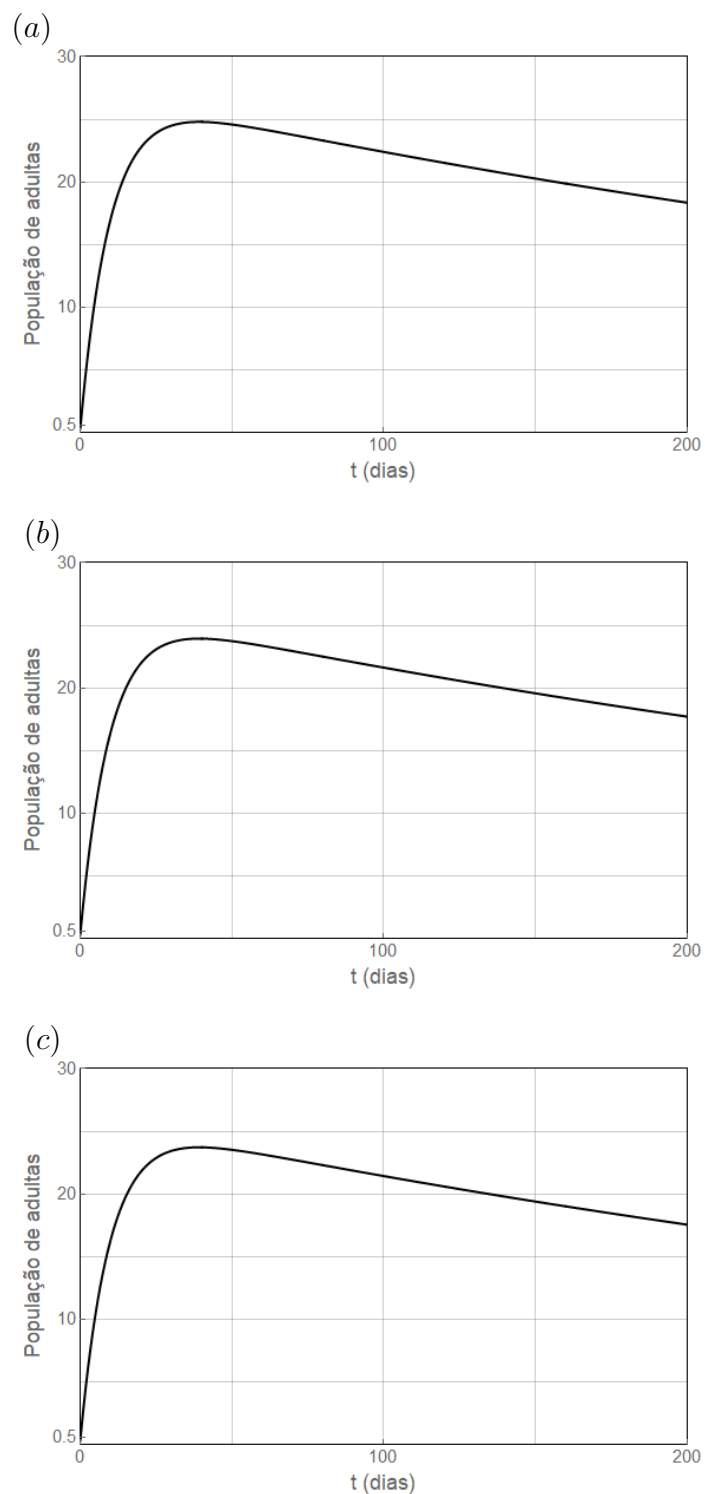


Figura 6.8: Evolução temporal para  $0 \leq t \leq 200$  do sistema (3.20) com 5 liberações conforme a equação (6.8) de  $\eta = 100$ ,  $\eta = 500$  e  $\eta = 700$  parasitoides não nativos em (a), (b) e (c), respectivamente, para a população de moscas adultas fêmeas.

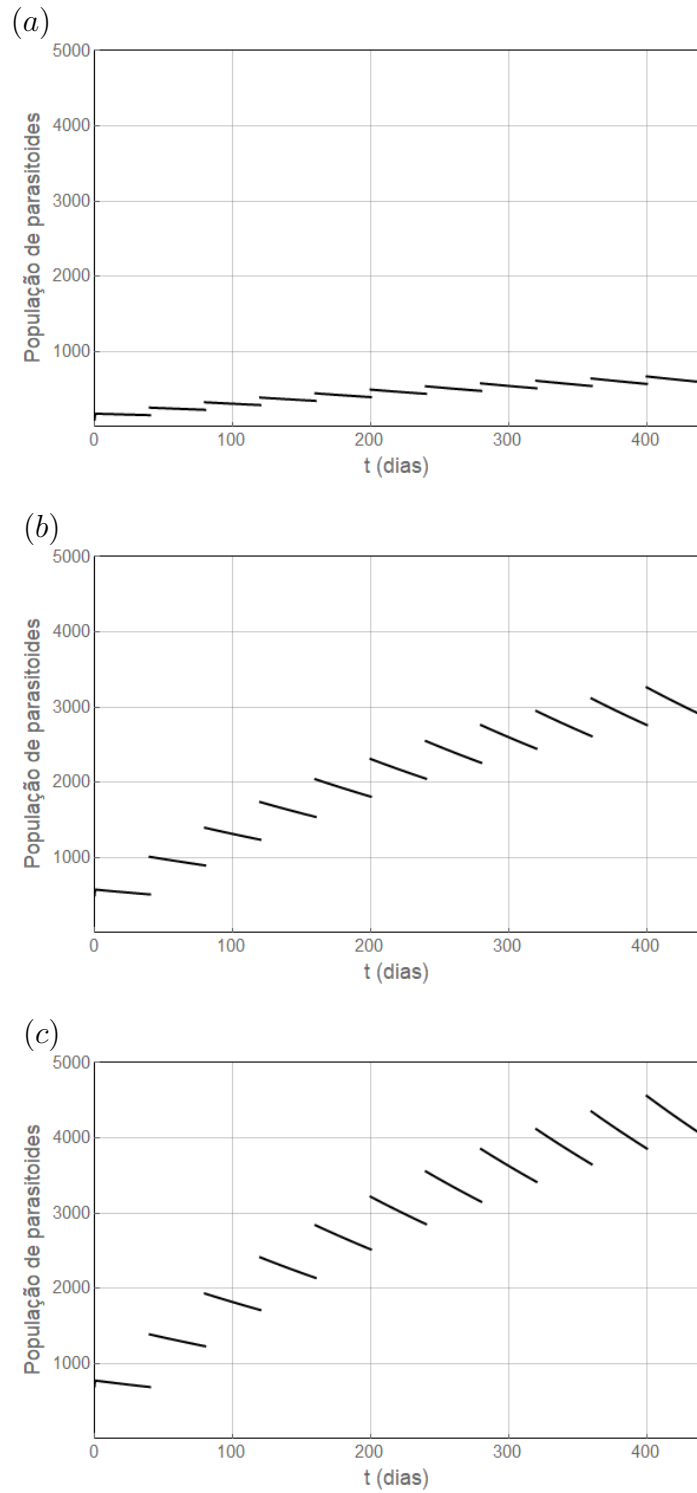


Figura 6.9: Evolução temporal para  $0 \leq t \leq 440$  do sistema (3.20) com 11 liberações conforme a equação (6.8) de  $\eta = 100$ ,  $\eta = 500$  e  $\eta = 700$  parasitoides não nativos em (a), (b) e (c), respectivamente, para a população de parasitoides não nativos.

Observa-se também, quando aplicado o controle biológico através da liberação de parasitoides nativos para o controle da mosca-da-fruta (capítulo 5), obteve-se resultados mais satisfatórios, pois foi suficiente a liberação de uma quantidade menor de parasitoides nativos e um menor número de aplicações para controlar a praga. Um dos fatores que pode justificar o maior sucesso do parasitoide nativo no controle da praga quando comparado com o parasitoide não nativo, é o fato deste último parasitoide somente parasitar larvas de 3° ínstar, ou seja, larvas que não foram parasitadas pelo parasitoide nativo.

## 7 CONTROLE BIOLÓGICO ATRAVÉS DA TÉCNICA DE INSETOS ESTÉREIS

A aplicação da técnica de insetos estéreis (TIE) é uma estratégia de controle biológico através de liberação artificial de insetos estéreis (incapazes de gerar descendentes), geralmente machos, com o intuito de diminuir o número de descendentes de uma determinada população. Ou seja, a TIE consiste em, após produzir insetos estéreis, realizar uma liberação massal destes insetos, reduzindo assim o potencial reprodutivo desta espécie (Imperato; Raga, 2015).

O método de esterilização utilizado é o de radiação, a qual permite que os insetos submetidos ao tratamento possam ser liberados em campo, logo após o procedimento, pois diferentemente dos quimioesterilizantes, este método não deixa resíduos nocivos (Imperato; Raga, 2015). Após o cruzamento de uma mosca adulta fêmea selvagem com um macho estéril, a fêmea realiza a postura dos ovos nos frutos, mas estes ovos não se desenvolverão, logo não irão se tornar larvas.

Para descrever a aplicação da TIE baseamo-nos nos trabalhos de Esteva e Yang (2005) e Anguelov, Dumont e Lubuma (2012), que analisaram a aplicação desta técnica no controle das populações de mosquitos *Aedes aegypti* e *Anopheles*, respectivamente, os quais são responsáveis por transmitir doenças, como por exemplo, a dengue e a malária. A partir disso, foi possível determinar o número médio de fêmeas acasaladas secundárias produzidas por uma única fêmea e a razão entre as taxas máximas de acasalamentos de fêmeas com machos estéreis e as taxas máximas de acasalamento de fêmeas com machos selvagens. Neste trabalho estas medidas são responsáveis por determinar se ocorrerá a infestação ou a extinção dos mosquitos.

Segundo Salles, (1995) a mosca-da-fruta fêmea acasala de 3 ou 4 vezes durante sua vida adulta, porém existe uma tendência de que as fêmeas prefiram machos diretamente familiares do que parceiros novos, ou seja, depois de acasala-



rem com um macho, seja ele estéril ou não, há uma preferência pelo mesmo parceiro (Tan, et al., 2013). Desta forma, o modelo para descrever o resultado da aplicação da TIE no controle da mosca-da-fruta é visualizado na Figura 7.1. Trata-se de um modelo compartimental que especificaremos a seguir. Neste modelo, os machos estão distribuídos em 2 compartimentos:  $M_c$ , dos machos estéreis e  $M$ , dos machos selvagens. Para as moscas, as populações de ovos, larvas e pupas estão sendo agrupadas em um mesmo compartimento ( $U$ ), que denominaremos população imatura, isto é, que não são adultas; e por isso, não atingiram a fase de acasalamento. As moscas adultas fêmeas são, por sua vez, distribuídos em 3 compartimentos distintos, a saber: ( $A$ ) adultas fêmeas não acasaladas, são aquelas moscas adultas que ainda não acasalaram; ( $H$ ) adultas acasaladas esterilizadas, ou seja, as que se cruzaram com um macho estéril; e ( $F$ ) adultas acasaladas fertilizadas, são as fêmeas que se acasalaram com os machos selvagens.

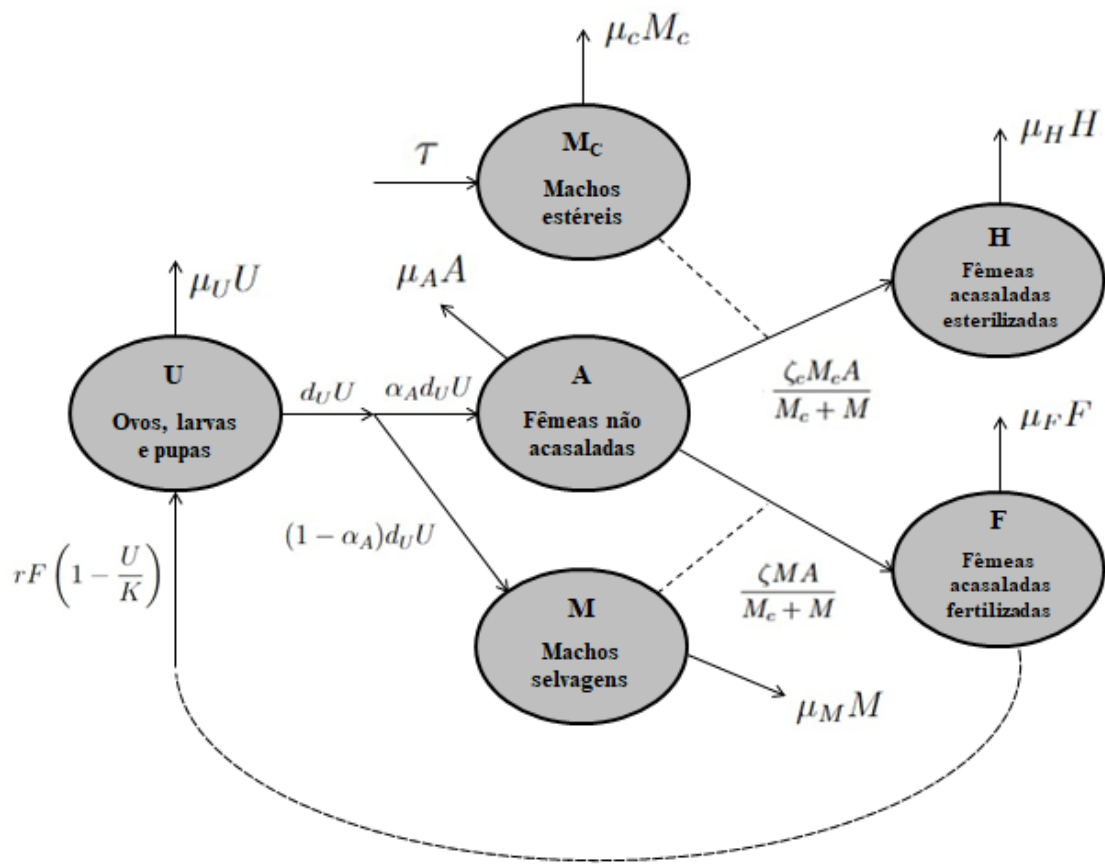


Figura 7.1: Diagrama correspondente ao sistema de equações diferenciais para o controle da mosca-da-fruta através da TIE.

As taxas de variação com relação ao tempo das seis populações de cada compartimento apresentado na Figura 7.1, são:

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dU}{dt} = rF \left( 1 - \frac{U}{K} \right) - \mu_U U - d_U U \\ \frac{dA}{dt} = \alpha_A d_U U - \mu_A A - \frac{\zeta_c M_c A}{M_c + M} - \frac{\zeta M A}{M_c + M} \\ \frac{dF}{dt} = \frac{\zeta M A}{M_c + M} - \mu_F F \\ \frac{dM}{dt} = (1 - \alpha_A) d_U U - \mu_M M \\ \frac{dM_c}{dt} = \tau - \mu_c M_c \\ \frac{dH}{dt} = \frac{\zeta_c M_c A}{M_c + M} - \mu_H H. \end{array} \right. \quad (7.1)$$

O termo de crescimento da população  $U$  obedece um modelo logístico:  $rF \left( 1 - \frac{U}{K} \right)$ , onde  $r$  é o coeficiente de oviposição das fêmeas acasaladas fertilizadas ( $F$ ). O parâmetro  $K$  corresponde à capacidade de suporte da população  $U$  ( $[r] = \text{moscas imaturas} / \text{fêmeas acasaladas fertilizadas} / \text{dia}$  e  $[K] = \text{moscas imaturas}$ ).

Para cada população, considera-se uma taxa de mortalidade natural proporcional à população existente, sendo  $\mu_U$ ,  $\mu_A$ ,  $\mu_F$ ,  $\mu_M$ ,  $\mu_c$  e  $\mu_H$ , os coeficientes de proporcionalidade correspondentes ( $[\mu_U] = [\mu_A] = [\mu_F] = [\mu_M] = [\mu_c] = [\mu_H] = [t]^{-1}$ ).

O termo  $(-d_U U)$  é a contribuição negativa na taxa de variação de  $U(t)$  relacionada com a passagem de parte da população imatura para o estágio de vida adulto. O parâmetro  $\alpha_A$  representa a razão sexual de moscas adulta, isto é, a fração de moscas adultas, que são fêmeas. Portanto,  $\alpha_A d_U U$  corresponde à contribuição positiva na população de moscas fêmeas adultas não acasaladas ( $A$ ).

Os termos  $-\frac{\zeta M A}{M_c + M}$  e  $-\frac{\zeta_c M_c A}{M_c + M}$  são as contribuições negativas na taxa de variação da população  $A$  de fêmeas não acasaladas seja porque se acasalaram com machos selvagens ou machos estéreis, respectivamente. Estes mesmos termos, em módulo, são contribuições positivas na taxa de variação da população

( $F$ ) de fêmeas acasaladas fertilizadas e na taxa de variação da população de fêmeas acasaladas esterilizadas ( $H$ ), nesta ordem. O parâmetro  $\zeta$  é a taxa de acasalamento das moscas-da-fruta adultas com machos selvagens. Por outro lado, a taxa de acasalamento da mosca-da-fruta com machos estéreis é dado por  $\zeta_c = \zeta \cdot s \cdot c$ , onde  $0 \leq s \leq 1$  representa a dificuldade que os machos estéreis podem apresentar em encontrar fêmeas não acasaladas e  $0 \leq c \leq 1$  representa a redução na eficácia de acasalamento causada pelo processo de esterilização ( $[\zeta] = [\zeta_c] = [t]^{-1}$ ).

Por fim,  $\tau$  é a taxa constante, na qual machos estéreis são introduzidos artificialmente no sistema por unidade de tempo ( $[\tau] = \text{machos estéreis por dia}$ ).

Neste modelo fatores de conversão não foram especificados cujo valor é sempre 1 e cujo unidade é sempre  $[\text{fator de conversão}] = [\text{população do compartimento de entrada/população do compartimento de saída}]$ .

## 7.1 Pontos de equilíbrio, viabilidade biológica e estabilidade

Na subseção 7.1.1 vamos apresentar os pontos de equilíbrio e na subseção 7.1.2 vamos investigar a viabilidade biológica de cada ponto de equilíbrio e a estabilidade daqueles que forem biologicamente viáveis.

### 7.1.1 Pontos de equilíbrio

De acordo com Esteva e Yang (2005) o sistema de equações diferenciais (7.1) tem 3 pontos de equilíbrio, cujas componentes representaremos por:

$$P_i = (\overline{U}_i, \overline{A}_i, \overline{F}_i, \overline{M}_i, \overline{M}_{c_i}, \overline{H}_i), \quad i = 0, 1, 2$$

que identificamos a seguir:

**1- Equilíbrio trivial**

$$P_0 = (\overline{U}_0, \overline{A}_0, \overline{F}_0, \overline{M}_0, \overline{M}_{c0}, \overline{H}_0) = \left(0, 0, 0, 0, \frac{\tau}{\mu_c}, 0\right). \quad (7.2)$$

Este ponto de equilíbrio significa que a população selvagem vai para a extinção e somente a população de machos estéreis permanece por ser liberada a uma taxa constante de  $\tau$  machos estéreis por dia.

**2- Equilíbrios de coexistência das espécies**

O sistema (7.1) possui 2 equilíbrios de coexistência das espécies  $P_1$  e  $P_2$ ,

$$P_i = \left(\overline{U}_i, \overline{A}_i, \overline{F}_i, \overline{M}_i, \frac{\tau}{\mu_c}, \overline{H}_i\right), \quad \text{com } i = 1, 2 \quad (7.3)$$

é onde  $\overline{A}_i$ ,  $\overline{F}_i$ ,  $\overline{M}_i$  e  $\overline{H}_i$  são funções de  $\overline{U}_i$  dadas por:

$$\overline{A} = \frac{\alpha_A d_U \overline{U}_i \left(\overline{M} + \frac{\zeta}{\mu_c}\right)}{(\mu_A + \zeta)\overline{M} + (\mu_A + \zeta_c)\frac{\tau}{\mu_c}}$$

$$\overline{F} = \frac{(d_U + \mu_U)K\overline{U}_i}{r(K - \overline{U}_i)}$$

$$\overline{M} = \frac{(1 - \alpha_A)d_U\overline{U}_i}{\mu_M}$$

$$\overline{H} = \frac{\zeta\zeta_c\overline{A}}{\mu_H(\mu_c\overline{M} + \zeta)},$$

$\overline{U}_i$  é solução da seguinte equação algébrica de grau 2:

$$\frac{R}{S}(U_i)^2 + (R - 1)U_i + KS = 0,$$

onde

$$R = \frac{r\alpha_A d_U \zeta}{(d_U + \mu_U)(\zeta + \mu_A)\mu_F} \quad \text{e} \quad S = \frac{(\zeta_c + \mu_A)\mu_M \tau}{(\zeta + \mu_A)(1 - \alpha_A)d_U K \mu_c}, \quad (7.4)$$

cujas duas soluções são:

$$\overline{U}_1 = \frac{(R - 1)K}{2R} \left(1 - \sqrt{1 - \frac{4RS}{(R - 1)^2}}\right) \quad \text{e} \quad \overline{U}_2 = \frac{(R - 1)K}{2R} \left(1 + \sqrt{1 - \frac{4RS}{(R - 1)^2}}\right).$$

Considerando que  $\mu_F$  e  $\mu_U$  são o inverso do tempo que um indivíduo da população  $F$  e  $U$  permanece vivo, respectivamente, reconhecemos o parâmetro  $R$  como o produto das três frações abaixo, com suas respectivas interpretações biológicas:

- $\frac{r}{\mu_F}$ : número médio de ovos postos por uma fêmea fertilizada;
- $\frac{\alpha_A d_U}{(d_U + \mu_U)}$ : probabilidade de um ovo conseguir se tornar uma mosca fêmea;
- $\frac{\zeta}{\zeta + \mu_A}$ : probabilidade de uma fêmea ser fertilizada.

O parâmetro  $R$  é, portanto, o número médio de fêmeas secundárias fertilizadas decorrente de uma única fêmea não acasalada.

Por outro lado, reconhecemos  $S$  como a razão entre duas frações que apresentamos a seguir com suas respectivas interpretações biológicas:

- $\frac{(\zeta_c + \mu_A)\alpha_A d_U K}{\mu_A} \cdot \frac{\zeta}{\mu_c}$ : taxa máxima de acasalamento entre moscas fêmeas não acasaladas e machos estéreis;
- $\frac{(\zeta + \mu_A)\alpha_A d_U K}{\mu_A} \cdot \frac{(1 - \alpha_A)d_U K}{\mu_M}$ : taxa máxima de acasalamento entre moscas fêmeas não acasaladas e machos selvagens.

### 7.1.2 Viabilidade biológica e estabilidade dos pontos de equilíbrio

**1** -  $P_0$  sempre é biologicamente viável e linearmente estável.

**2** -  $P_1$  e  $P_2$  são biologicamente viáveis quando:

$$1 \geq \frac{4RS}{(R-1)^2} \quad \text{e} \quad R > 1. \quad (7.5)$$

Quanto a estabilidade destes equilíbrios, mostra-se que, quando biologicamente viáveis,  $P_1$  é sempre instável e  $P_2$  será linearmente estável se a condição

$$R > (1 + 2S) \left( 1 + \sqrt{1 - \frac{1}{(1 + 2S)^2}} \right) = R^*, \quad (7.6)$$

for satisfeita.

Quando a condição (7.6) for satisfeita, isto é,  $R > R^*$  todos os pontos de equilíbrios  $P_0$ ,  $P_1$  e  $P_2$  serão biologicamente viáveis, sendo  $P_0$  e  $P_2$  linearmente estáveis e  $P_1$  instável. O que vai determinar se as populações selvagens irão para a extinção, isto é,  $P_0$ , ou se aproximarão do ponto de equilíbrio de coexistência  $P_2$ , serão as condições iniciais do sistema. Caso a população inicial para a população de moscas imaturas  $U(0)$  for menor que  $KU_1$  (equação (7.3)) o sistema evoluirá para  $P_0$ ; caso  $U(0) > KU_1$  o sistema se aproximará de  $P_2$ .

Na Tabela 7.1 apresentamos as condições de viabilidade biológica e estabilidade linear dos pontos de equilíbrio.

Tabela 7.1: Estabilidade linear dos pontos de equilíbrio biologicamente viáveis  $P_0$ ,  $P_1$  e  $P_2$ .

		$P_0$	$P_1$	$P_2$
$R < 1$		BV/E	/	/
$R > 1$	$\frac{4RS}{(R-1)^2} > 1$	BV/E	/	/
	$\frac{4RS}{(R-1)^2} \leq 1$	$R < R^*$	BV	BV
		$R > R^*$	BV/E	BV

BV= biologicamente viável.

E= linearmente estável.

No caso em que  $\frac{4RS}{(R-1)^2} = 1$  for satisfeita os pontos de equilíbrio  $P_1$  e  $P_2$  irão colapsar em um único ponto de equilíbrio  $P$ .

## 7.2 Ajuste dos parâmetros do sistema (7.1)

A seguir, atribuiremos valores aos parâmetros envolvidos no sistema (7.1). Os parâmetros  $r$  (taxa de oviposição de fêmeas acasaladas fertilizadas) e  $\alpha_A$  (razão sexual de moscas adultas), já estavam envolvidos no sistema (3.1) e seus valores constam na Tabela 3.6.

Quanto ao coeficiente de mortalidade da população de moscas imaturas ( $\mu_U$ ), tomamos o tempo de duração desse estágio de vida sendo a soma da duração do estágio de ovo, larva e pupa apresentados na Tabela 3.1, com uma porcentagem de sobrevivência de 91% (Tabela 3.4):

$$\mu_U \simeq 4 \cdot 10^{-3}/dia.$$

Considerando que o período de oviposição da mosca-da-fruta é de 43 dias e o tempo de duração total da fase adulta é 55 dias (Nava; Botton, 2010; Zart, 2008), adotaremos o tempo de duração dos estágios de vida da mosca não acasaladas e moscas acasaladas (esterilizadas ou fertilizadas) por 12 dias e 43 dias, respectivamente. Além disso, fixaremos os coeficientes de mortalidade natural das moscas fêmeas não acasaladas ( $\mu_A$ ), acasaladas esterilizadas ( $\mu_H$ ) e acasaladas fertilizadas ( $\mu_F$ ), com a porcentagem de sobrevivência de 90% (Tabela 3.4) e com as durações dos estágios de vida acima citados, como:

$$\mu_A \simeq 8,8 \cdot 10^{-3}/dia;$$

$$\mu_F = \mu_H \simeq 2,1 \cdot 10^{-2}/dia.$$

Para fixarmos os coeficientes de mortalidade dos machos estéreis e machos selvagens ( $\mu_c$  e  $\mu_M$ ) usaremos o tempo total da fase adulta da mosca, ou seja, 55 dias (Nava; Botton, 2010), com a porcentagem de sobrevivência de 90% (ver Tabela 3.4):

$$\mu_M = \mu_c \simeq 2 \cdot 10^{-3}/dia.$$



Para o coeficiente relacionado com a duração do estágio de vida da mosca imatura  $d_U$ , obtivemos:

$$d_U \simeq 4 \cdot 10^{-2} / \text{dia} .$$

Para a capacidade suporte da mosca imatura, adotaremos  $K = 60$  moscas imaturas.

A taxa de acasalamento das moscas-da-fruta com machos selvagens é obtida por Proença, (2019), como sendo 75% efetiva, ou seja,  $\zeta = 0,75$ . Por outro lado, optamos por adotar, no nosso trabalho,  $\zeta_c = 0,4$  que é a taxa de acasalamento das moscas com machos estéreis ( $\zeta_c = \zeta \cdot s \cdot c$ ), onde  $s$  representa a dificuldade dos machos estéreis para encontrar fêmeas não acasaladas, que pode ser maior ou menor, dependendo das condições de liberação destes insetos, ou seja,  $s$  é um parâmetro flexível.

Na Tabela 7.2, registramos os valores dos parâmetros envolvidos no sistema que acabamos de determinar.

Tabela 7.2: Valores atribuídos aos parâmetros do sistema (7.1).

$r = 9,3$ imaturos/ dia/ fêm. acasaladas fertilizadas	$K = 60$ Imaturos	$\mu_U = 3,6 \cdot 10^{-3}$ dia <sup>-1</sup>
$\mu_A = 8,8 \cdot 10^{-3}$ dia <sup>-1</sup>	$\mu_F = 2,1 \cdot 10^{-2}$ dia <sup>-1</sup>	$\mu_H = 2,1 \cdot 10^{-2}$ dia <sup>-1</sup>
$\mu_M = 2 \cdot 10^{-3}$ dia <sup>-1</sup>	$\mu_c = 2 \cdot 10^{-3}$ dia <sup>-1</sup>	$d_U = 4 \cdot 10^{-2}$ dia <sup>-1</sup>
$\alpha_A = 0,5$	$\zeta = 0,75$ dia <sup>-1</sup>	$\zeta_c = 0,4$ dia <sup>-1</sup>

Substituindo os parâmetros especificados na Tabela 7.2 obtemos na equação (7.4) os valores para  $R$  e  $S$ , a saber:

$$R = \frac{r\alpha_A d_U \zeta}{(d_U + \mu_U)(\zeta + \mu_A)\mu_F} \simeq 199 \quad \text{e} \quad S = \frac{(\zeta_c + \mu_A)\mu_M \tau}{(\zeta + \mu_A)(1 - \alpha_A)d_U K \mu_c} \simeq 0,449 \cdot \tau.$$

Como vimos anteriormente, a condição (7.6) é necessária para que o sistema evolua aproximando-se do ponto de equilíbrio de coexistência  $P_2$ . Logo para controlarmos a nossa praga basta tomarmos o valor de  $\tau$  de modo a satisfazer a seguinte desigualdade, pois desse modo o sistema irá evoluir aproximando-se do ponto de equilíbrio trivial  $P_0$ .

$$199 < f(\tau), \tag{7.7}$$

onde  $f(\tau)$  é dada pela função descrita abaixo:

$$f(\tau) = (1 + 0,898 \cdot \tau) \left( 1 + \sqrt{1 - \frac{1}{(1 + 0,898 \cdot \tau)^2}} \right), \tag{7.8}$$

o que implica em  $\tau$  maior que um valor linear  $\tau^*$ , sendo  $\tau^* = 109,69$  (reta vertical pontilhada no gráfico da Figura 7.2) machos estéreis liberados por dia.

Este resultado pode ser ilustrado na Figura 7.2, onde verificamos  $f(\tau) > 199$  (reta em vermelho) corresponde a  $\tau > \tau^*$ . Desta forma, para  $\tau \leq \tau^*$  a população praga prevalecerá e para valores de  $\tau > \tau^*$  a população praga irá para a extinção.

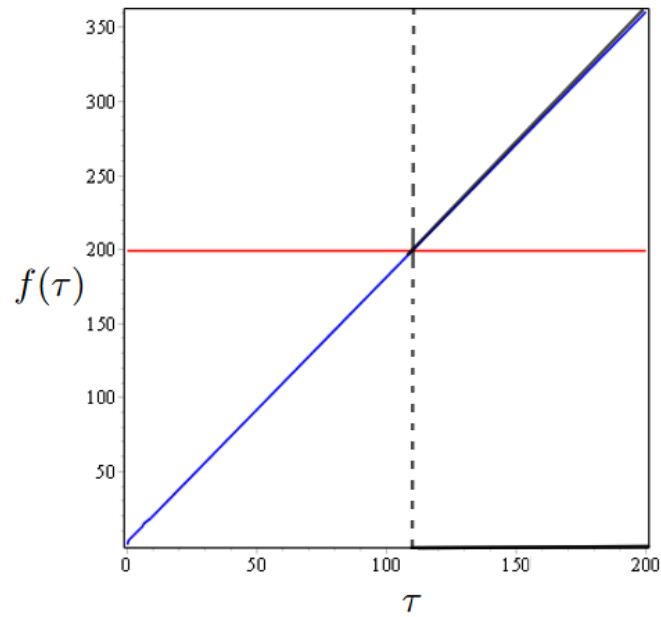


Figura 7.2: A curva vermelha corresponde à função constante igual a 199 e a curva azul corresponde a função  $f(\tau)$  dada pela equação (7.8).

A seguir apresentaremos soluções numéricas do sistema de equações diferenciais obtido substituindo no sistema (7.1) os valores dos parâmetros registrados na Tabela 7.2.

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dU}{dt} = 9,3F \left( 1 - \frac{U}{60} \right) - (0,0003)U - (0,0035)U \\ \frac{dA}{dt} = (0,00015)U - (0,0088)A - \frac{(0,4)M_c A}{M_c + M} - \frac{(0,75)MA}{M_c + M} \\ \frac{dF}{dt} = \frac{(0,75)MA}{M_c + M} - (0,021)F \\ \frac{dM}{dt} = (1 - 0,5)0,0035U - (0,002)M \\ \frac{dM_c}{dt} = \tau - (0,002)M_c \\ \frac{dH}{dt} = \frac{(0,4)M_c A}{M_c + M} - (0,021)H. \end{array} \right. \quad (7.9)$$

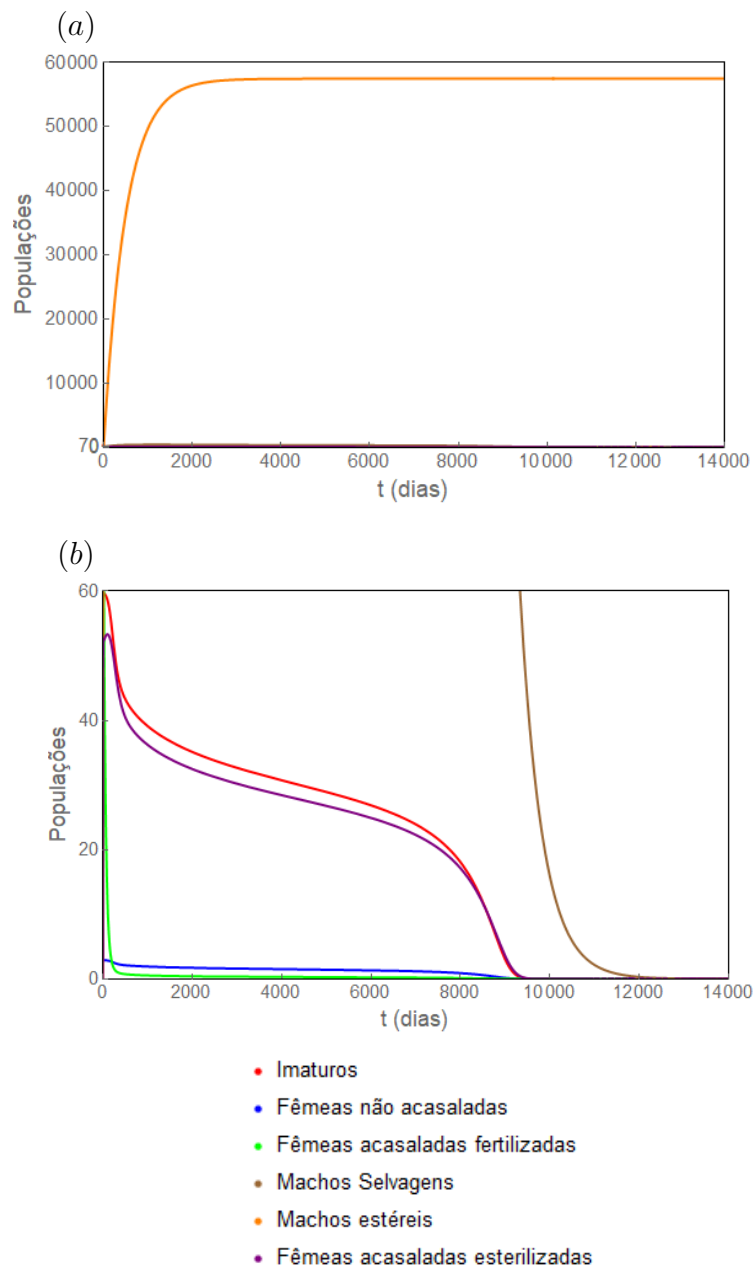


Figura 7.3: (a) Evolução temporal das populações do sistema (7.9) para  $0 \leq t \leq 14000$  dias com  $\tau = 115$  machos estéreis por dia; (b) Zoom perto da origem do gráfico (a).

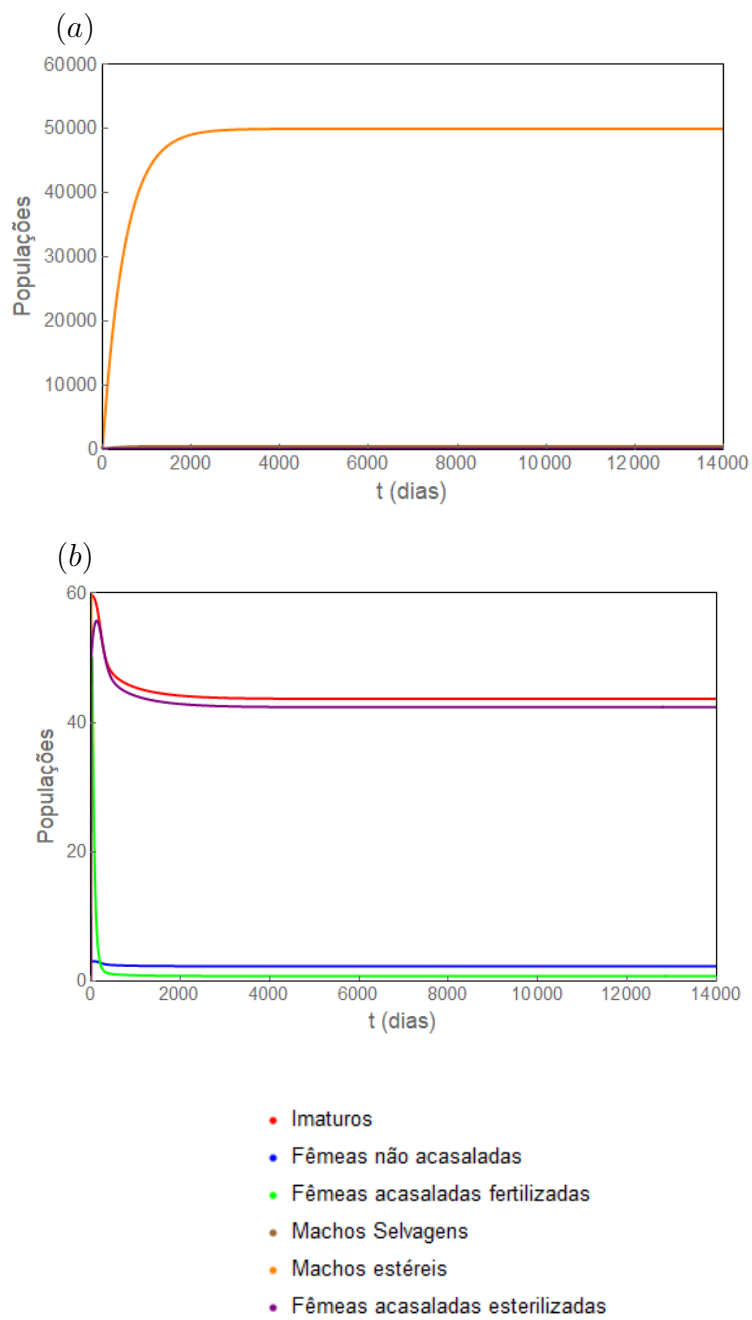


Figura 7.4: (a) Evolução temporal das populações do sistema (7.9) para  $0 \leq t \leq 14000$  dias com  $\tau = 100$  machos estéreis por dia; (b) Zoom perto da origem do gráfico (a).

Visando analisar o comportamento do sistema após aplicar a TIE, adotamos inicialmente condições iniciais que caracterizem uma situação de infestação da praga, a saber:  $U(0) = 300$ ;  $A(0) = 100$ ;  $F(0) = 50$ ;  $M(0) = 50$ ;  $M_c(0) = 0,0$  e  $H(0) = 0,0$ . Apresentaremos nas Figuras 7.3 e 7.4 simulações do sistema (7.9) com 2 valores diferentes de  $\tau$ .

Quando consideramos  $\tau = 115 > \tau^*$  (Figura 7.2), conseguimos controlar a praga, uma vez que a condição de estabilidade de  $P_2$  não é mais satisfeita (Tabela 7.1), como podemos verificar pela Figura 7.3, onde apresentamos a evolução temporal das populações do sistema (7.9). Neste caso, as soluções tenderão ao ponto de equilíbrio  $P_0$ , apresentado na equação (7.2), no qual sobrevivem apenas os machos estéreis.

Considerando o valor para  $\tau = 100 < \tau^*$  (Figura 7.2), as populações do sistema (7.1) aproximam-se do ponto de equilíbrio de coexistência, cujas componentes são calculadas através da equação (7.3)  $P_2 = \left( \overline{U}_i, \overline{A}_i, \overline{F}_i, \overline{M}_i, \frac{\tau}{\mu_c}, \overline{H}_i \right) = (39, 1; 1, 9; 0, 5; 391; 50000; 35, 9)$ , como podemos visualizar na Figura 7.3. O gráfico (a) apresenta a evolução temporal das populações do sistema (7.9), onde podemos verificar que a população total de machos estéreis  $M_c$  é muito superior às demais populações do sistema. O gráfico (b) ilustra o Zoom perto da origem do gráfico (a), para melhor visualização das demais populações. Observa-se que somando as populações de moscas fêmeas não acasaladas  $A(t)$  e acasaladas fertilizadas  $F(t)$ , de  $P_2$ , temos uma população total superior ao NC, que é igual à 0,5 *moscas fêmeas adultas/armadilha*, ou seja, a população praga não está em um nível economicamente aceitável.

Mantendo a mesma taxa de liberação de  $\tau = 100$  machos estéreis por dia, se alterarmos o conjunto de condições iniciais para:  $U(0) = 0, 1$ ;  $A(0) = 0, 08$ ;  $F(0) = 0, 2$ ;  $M(0) = 3, 5$ ;  $M_c(0) = 0, 0$  e  $H(0) = 0, 0$ , verifica-se que o sistema 7.9 evolui para o ponto de equilíbrio trivial  $P_0$  (Figura 7.5). Isto ocorre pelo fato destas condições iniciais se situarem dentro da bacia de atração do ponto de equilíbrio  $P_0$ .

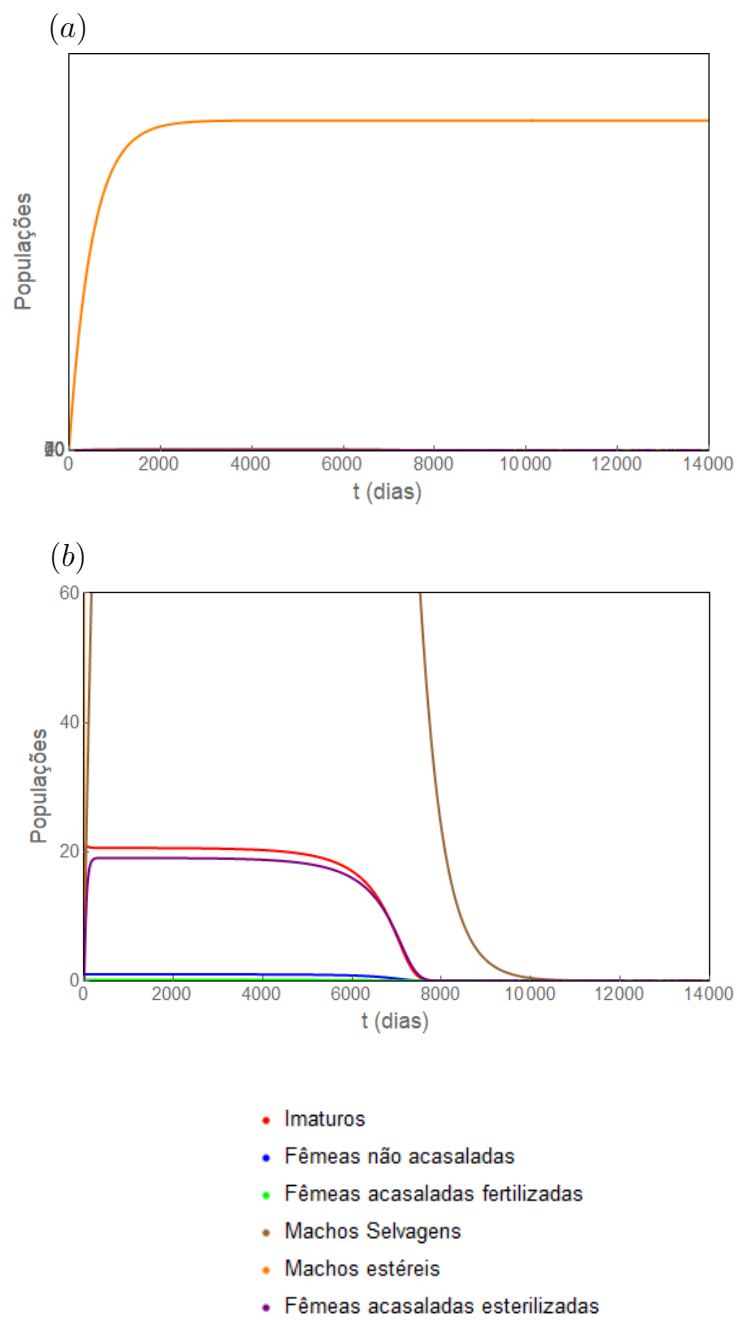


Figura 7.5: (a) Evolução temporal das populações do sistema (7.9) para  $0 \leq t \leq 14000$  dias com  $\tau = 100$  machos estéreis por dia com as novas condições iniciais; (b) Zoom perto da origem do gráfico (a).

A técnica de controle através da aplicação de machos estéreis foi bem sucedida quando tomamos  $\tau > \tau^*$ . Por outro lado quando  $\tau < \tau^*$  verificamos a influência das condições iniciais para se aproximar de  $P_0$  (ponto de equilíbrio trivial) e  $P_2$  (ponto de equilíbrio de coexistência). Além disso, esta técnica permitiu obtermos um limiar analítico referente a quantidade de insetos estéreis a serem liberados, para o controle da praga mosca-da-fruta.





## 8 DISCUSSÃO E CONCLUSÕES

Neste capítulo, discutiremos os principais resultados obtidos ao longo deste estudo, destacando suas implicações práticas e teóricas, comparando-os com a literatura existente e apontando limitações e perspectivas futuras. O foco da discussão (seção 8.1) é avaliar a eficiência dos modelos matemáticos propostos na descrição da evolução temporal das populações em cada um dos compartimentos considerados do sistema, bem como das técnicas de controle analisadas para a população da mosca-da-fruta (*Anastrepha fraterculus*). Na conclusão (seção 8.2) retomaremos as etapas desenvolvidas neste trabalho, salientando os principais resultados deste estudo e as possíveis contribuições para pesquisas futuras.

### 8.1 Discussão

Neste trabalho inicialmente buscamos compreender o comportamento da mosca-da-fruta (*Anastrepha fraterculus*) no seu habitat natural, isto é, com seu parasitoide nativo *Doryctobracon areolatus*. No capítulo 2, estudamos mais profundamente a interação parasitoide-hospedeiro, com enfoque em especial no tipo de resposta funcional do parasitoide a uma população de hospedeiros. Subseqüentemente, no capítulo 3, construímos um modelo compartimental, bem como o sistema de equações diferenciais resultante para descrever a dinâmica da mosca-da-fruta com seu parasitoide nativo. Os parâmetros envolvidos no sistema, foram ajustados por dados experimentais previamente conhecidos. Nesse sistema de equações diferenciais, o termo de interação parasitoide-hospedeiro foi estabelecido e reconhecido como resposta funcional do tipo II a partir de dados que nos foram fornecidos por Nava<sup>4</sup> que realizou os experimentos correspondentes.

---

<sup>4</sup>NAVA, D. E. (Embrapa Clima Temperado), comunicação pessoal em julho de 2023.

Após termos desenvolvido o estudo analítico dos pontos de equilíbrio do sistema, bem como suas estabilidades, apresentamos soluções do sistema obtidas numericamente para descrever a dinâmica do sistema considerado. Verificamos que o sistema evoluiu para o ponto de equilíbrio de coexistência das espécies.

No capítulo 4, simulamos a aplicação de controle químico de amplo espectro fixando o índice de mortalidade ( $m_1$ ) causado pelo inseticida na mosca adulta fêmea e variando o índice de mortalidade ( $m_2$ ) causado pelo inseticida no parasitoide. Para  $m_1 = 0,98$ , à medida que aumentamos de  $m_2 = 0,4$  até  $m_2 = 0,8$  o controle da população da mosca-da-fruta no estágio intermediário ( $L$ ) é atingido com um número maior de aplicações; enquanto isto, a população de parasitoides ( $P$ ) decresce abruptamente a cada aplicação, mas volta a subir atingido níveis cada vez menores conforme  $m_2$  aumenta; e a população de moscas adultas fêmeas ( $A$ ) estabiliza-se em um valor abaixo do NC, momento que podemos interromper a aplicação. Entretanto, quando aumentamos de  $m_2$  de 0,6 para 0,8 ( $0,6 < m_2 < 0,8$ ), acima do qual a população  $L$  é monotonicamente crescente; enquanto a população  $P$  vai para a extinção; e a população  $A$  é reduzida abruptamente a cada aplicação, mas retorna ao valor NC em intervalos de tempo cada vez mais curtos.

Portanto, existe um certo valor de  $m_2$ , acima do qual não é possível controlar a praga; interpretamos este fato como sendo decorrente de uma redução tão grande do número de parasitoides  $P$ , que permite à população  $L$  crescer indefinidamente. Esses resultados estão alinhados com estudos anteriores que experimentalmente verificaram o fato que inseticidas que atingem organismos não alvos (parasitoides), inibem o controle da praga (Nava e Botton, 2010) e (Oviedo et al., 2017). Verificamos também que ao considerarmos um inseticida seletivo ( $m_2 = 0$ ), foram necessárias somente 3 aplicações do controle químico para a praga de adultas fêmeas permanecer abaixo no NC.

Aplicamos 3 diferentes técnicas de controle biológico a saber: liberação de parasitoides nativos; liberação de parasitoides exóticos; e liberação de machos estéreis.

A primeira técnica de controle biológico diz respeito à liberação de parasitoides nativos: com liberação de 300 parasitoides nativos por armadilha, foram necessárias 6 liberações para a população de moscas adultas fêmeas ser reduzida a níveis economicamente aceitáveis. Quantidades menores de parasitoides liberados não tiveram sucesso em reduzir esta população, mesmo após diversas aplicações, reduzindo apenas a população intermediária. Estes resultados estão de acordo com os resultados experimentais obtidos por Nava et al. (2019).

Ao acrescentar liberação de parasitoides não-nativos, como segunda técnica de controle biológico, cuja resposta funcional é do tipo III (diferente da resposta funcional para o parasitoide nativo que é do tipo II), não foi possível controlar a mosca-da-fruta adulta mesmo com alto número de liberações consecutivas sendo cada uma com grande número destes parasitoides. Por outro lado, população de larvas de 2° e 3° ínstar foram substancialmente reduzidas, o que é de interesse do ponto de vista do controle da praga.

Assim sendo, o estudo do controle da mosca-da-fruta através da liberação destes dois agentes biológicos, revelou uma maior capacidade do parasitoide nativo de controlar a praga quando comparado com o parasitoide não nativo. Este melhor desempenho pode ser justificado por duas razões principais: a primeira, é o fato do parasitoide nativo preferir larvas de 2° ínstar e o parasitoide não nativo preferir larvas de 3° ínstar, estabelecendo assim uma vantagem na competição indireta entre as duas espécies consumidoras; a segunda razão é o fato da resposta funcional associada ao parasitoide nativo ser do tipo II e a do parasitoide não nativo ser do tipo III, o que implica que em baixas densidades de hospedeiros, o parasitoide não nativo terá uma maior dificuldade na captura do hospedeiro. Quem sabe o insucesso

da técnica da liberação de parasitoides não-nativos não seja decorrente de um baixo número de hospedeiros, situação na qual a resposta funcional do tipo III é pequena.

Esses resultados corroboram com as evidências obtidas em estudos de campo que avaliaram o parasitismo de moscas-das-frutas a partir da liberação de parasitoides nativos e não nativos. Nava, et al. (2019), por exemplo, encontraram uma taxa de parasitismo da mosca-da-fruta por *D. aerolatus* de até 40% em pomar de citros, enquanto Meireles, et al. (2016), registraram taxas de parasitismo menores através da liberação de *D. longicaudata* em pomares de nêspera, pêssigo e araçá. Nesse estudo foram encontradas taxas de parasitismo de 9,2, 21,2 e 15,4%, respectivamente. Em contrapartida, o parasitoide não nativo poderia apresentar uma melhor eficiência em controlar a praga caso ocorresse a ausência do parasitoide nativo, mas essa hipótese não foi investigada em nosso trabalho.

Como terceira técnica de controle biológico aplicamos TIE (técnica de insetos estereis). Para isto, baseamo-nos nos modelos propostos por Esteva e Yang (2005) e Anguelov, Dumont e Lubuma (2012), que também utilizaram esta técnica para controlar os mosquitos *Aedes aegypti* e *Anopheles*. Após um estudo analítico dos pontos de equilíbrios e suas estabilidades, calculamos um valor limiar para a taxa constante  $\tau^*$  de liberação de machos estéreis por dia, acima da qual temos sucesso em controlar a praga verificando que esta técnica é viável. Para valores  $\tau < \tau^*$  o equilíbrio linearmente estável que será alcançado dependerá das condições iniciais, resultados que corroboram a radicação da praga mosca-do-mediterrâneo (*C. capitata*) no México e na Guatemala (Mastrangelo, 2009).

Embora a TIE torne o fruto inviável, pois não impede a postura dos ovos, ela funciona de maneira eficaz. Quando uma mosca-da-fruta adulta acasala com um macho estéril, os ovos depositados no fruto não eclodem em larvas. Todavia, os benefícios econômicos dessa estratégia de controle só se tornam evidentes nas gerações futuras, uma vez que a redução da população de moscas-da-fruta é gradativa.

## 8.2 Conclusão

A mosca-da-fruta (*Anastrepha fraterculus*) é uma praga que agride as culturas frutíferas no âmbito mundial. Os danos causados por esta praga variam desde tornar a fruta inapta ao consumo in natura até estabelecer barreiras de exportação para países que não apresentam esta praga no seu território, significando assim milhares de reais perdidos na agricultura destes países.

Diante disso, este trabalho investigou diferentes técnicas de controle da mosca-da-fruta (*Anastrepha fraterculus*). Para isso, os modelos matemáticos baseados em sistemas de equações diferenciais ordinárias foram fundamentais para entender a dinâmica populacional e prever os efeitos das diferentes estratégias de controle. A incorporação de respostas funcionais do tipo Holling II e III permitiu descrever as interações parasitoide-hospedeiro. Em particular, o parasitoide nativo foi associado a uma resposta funcional do tipo Holling II, enquanto o parasitoide não nativo a uma resposta funcional tipo Holling III, caracterizada por um comportamento sigmoidal que reflete maior eficiência em altas densidades de hospedeiros.

Além disso, a calibração dos parâmetros baseada em dados experimentais garantiu maior aderência dos modelos à realidade, reforçando a confiabilidade dos resultados. Essa abordagem integrada combina rigor matemático com evidências empíricas, o que é essencial para gerar previsões úteis no manejo integrado de pragas.

Em suma, os resultados das simulações demonstraram que todas as técnicas de controle investigadas foram capazes de reduzir significativamente as populações de fêmeas adultas da mosca-da-fruta, sendo necessário, no entanto, mais de uma aplicação de cada técnica para diminuirmos e mantermos a população da mosca-da-fruta adulta abaixo do NC. Contudo, as técnicas biológicas, como a liberação de parasitoides nativos (*D. areolatus*) e não nativos (*D. longicaudata*), bem como a Técnica do Inseto Estéril (TIE), podem ser mais eficazes também no controle das fases imaturas (larvas e pupas), quando comparadas ao controle químico

de amplo espectro. Este é um aspecto importante, pois essas fases são responsáveis pela continuidade do ciclo reprodutivo da espécie.

O controle químico utilizando inseticidas de amplo espectro apresentou limitações importantes. Apesar de sua eficiência imediata, ou seja, diminui uma parte da população de moscas adultas assim que é aplicado, ele também impacta negativamente as populações de parasitoides nativos, o que pode inviabilizar sua aplicação a longo prazo e aponta a importância dos inimigos naturais da mosca-da-fruta.

Quando comparamos as técnicas de controle através da liberação de parasitoides nativos e não nativos, observamos uma vantagem no controle realizado com o parasitoide nativo, pois com seis liberações de 300 parasitoide nativos conseguimos atingir o NC desejado. Enquanto para os parasitoides não nativos não conseguimos reduzir a população de moscas adultas para valores abaixo de NC, mesmo quando realizadas 11 liberações de 700 parasitoides não nativos cada. Não obstante, devemos destacar que o controle da mosca-da-fruta com a utilização de parasitoides ou com a liberação de machos estéreis é vantajosa do ponto de vista biológico, pois não polui o meio ambiente e não deixa resíduos tóxicos nos frutos.

Embora os modelos apresentados sejam robustos e bem fundamentados, algumas simplificações podem limitar a reprodução dos resultados em cenários reais. A ausência de variabilidade espacial e sazonalidade nos modelos, por exemplo, impede a análise de dinâmicas regionais ou de efeitos climáticos. Além disso, fatores econômicos, como o custo das técnicas de controle, não foram considerados, mas são cruciais para a implementação prática das estratégias. Outra limitação importante é a ausência de interações ecológicas mais complexas, como por exemplo, competição intraespecífica da mosca-da-fruta, ou a presença de outras pragas ou inimigos naturais que possam influenciar a dinâmica populacional.

Apesar disso, os resultados deste trabalho oferecem uma base sólida para o desenvolvimento de programas de manejo integrado da mosca-da-fruta. A aplicação dos modelos matemáticos permite prever cenários e otimizar as estratégias de controle, reduzindo os impactos econômicos e ambientais. Ademais, a abordagem interdisciplinar utilizada neste estudo pode ser adaptada para outras pragas e regiões, ampliando seu potencial de impacto na agricultura sustentável.

Dessa maneira, o estudo individual de técnicas de controle desenvolvidas neste trabalho pode auxiliar na tomada de decisões de quais as técnicas mais adequadas e como o manejo integrado da praga da mosca-da-fruta poderia ser efetuado. Além disso, a modelagem, através de sistemas de equações diferenciais, permite a aplicação de diferentes técnicas de controle simultaneamente.

Optou-se neste trabalho pelo estudo mais aprofundado de 3 técnicas de controle biológico, além do controle químico. Por outro lado, na literatura encontra-se outras técnicas de controle da mosca-da-fruta, como por exemplo, a implementação de feromônios sexuais (Härter, W. R., 2009). Desse modo, estudos futuros poderão buscar descrever a aplicação das diferentes técnicas de controle não exploradas e o desenvolvimento de sistemas que descrevam a aplicação de manejo integrado desta praga. Além disso, seria importante acrescentar uma estrutura espacial para investigar a dinâmica espaço-temporal deste sistema.





## 9 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALTAFINI, D. L.; REDAELLI, L. R.; JAHNKE, S. M.; EFROM, C. F. S. Functional response and preference of *Diachasmimorpha longicaudata* (Hymenoptera: braconidae) in *ceratitis capitata* and *anastrepha fraterculus* (Diptera: Tephritidae). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, [S.L.], v. 93, n. 4, p. 1-13, 2021.

ALTAFINI, D. L. **Parasitismo de *Diachasmimorpha Longicaudata* (Ashmead) (Hymenoptera: Braconidae) em *Anastrepha fraterculus* (Wiedemann) e *Ceratitidis capitata* (Wiedemann) (Diptera: Tephritidae): resposta Funcional, supereparasitismo e preferência**. 2012. 85 f. Tese (Doutorado) - Curso de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2012.

ALVARENGA, C. D.; BRITO, E. S.; LOPES, E. N.; SILVA, M. A.; ALVES, D. A.; MATRANGOLO, C. A. R.; ZUCCHI, R. A. Introdução e recuperação do parasitóide exótico *Diachasmimorpha longicaudata* (Ashmead) (Hymenoptera: Braconidae) em pomares comerciais de goiaba no norte de Minas Gerais. **Neotropical Entomology**, [S.L.], v. 34, n. 1, p. 133-136, fev. 2005.

AMARAL, M. C. A. **Biologia comparada de *Ceratitidis capitata* em duas fruteiras e parasitismo de *Diachasmimorpha longicaudata* em duas espécies de moscas-das-frutas (Diptera: Tephritidae)**. 2020. 109 f. Dissertação (Mestrado) - Curso de Pós-Graduação em Agronomia, Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia, Vitória da Conquista, 2020. Cap. 4.

AMBROSANO, G. M. B. STIMAC, J. L.; SILVEIRA NETO, S.; IGUE, T.; NAGAI, V. Modelo matemático para simulação do controle biológico da broca-da-cana com o parasitóide *Trichogramma galloi*: i. modelos conceituais. **Bragantia**, [S.L.], v. 55, n. 2, p. 371-382, 1996.

ANGUELOV, R.; DUMONT, Y.; LUBUMA, J. Mathematical modeling of sterile insect technology for control of anopheles mosquito. **Computers & Mathematics With Applications**, [S.L.], v. 64, n. 3, p. 374-389, ago. 2012.

BOLKER, B. M. Rogers random predator equation: extensions and estimation by numerical integration. **Mathematics**, [S. l.], v.1, n.1, p. 1-20, 2012.

CARVALHO, R. D. S.; NASCIMENTO, A. S. D. Criação e utilização de *Diachasmimorpha longicaudata* para controle biológico de moscas-dasfrutas (*Tephritidae*). In: PARRA, J. R. P., e outros (Ed.). **Controle Biológico no Brasil: Parasitoides e Predadores**. Barueri: Editora Manole, 2002. p.165- 179.

CARVALHO, R. S.; NASCIMENTO, A. S.; MATRANGOLO, W. J. R. Controle biológico. In: MALAVASI, A.; ZUCCHI, R. A. **Moscas-das-frutas de importância econômica no Brasil**: conhecimento básico e aplicado. Ribeirão Preto: Editora Holos, 2000, p. 113-117.

CARVALHO, R. da S. **Circular Técnica 78 - Assincronia de emergência como método para a separação de adultos de *Ceratitis capitata* e do parasitóide exótico *Diachasmimorpha longicaudata* em criações artificiais de baixo custo**. Cruz das Almas: Embrapa Mandioca e Fruticultura Tropical, 2005, 4 p.

DO VALLE, G. E. **Aspectos biológicos e morfológicos de *Diachasmimorpha longicaudata* (Ashmead, 1905) (Hymenoptera: Braconidae) criado em larvas irradiadas de *Ceratitis capitata* (Wiedmann, 1824) (Diptera: Tephritidae)**. 2006. 86 f. Tese (Doutorado) - Ciências/Energia Nuclear na Agricultura e no Ambiente, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2006

EDELSTEIN-KESHET, L. **Mathematical models in biology**. New York: Rondon House, 1988.

ESTEVA, L.; YANG, H. M. Mathematical model to assess the control of *Aedes aegypti* mosquitoes by the sterile insect technique. **Mathematical Biosciences**, [S.l.], v. 198, n. 2, p. 132-147, dez. 2005.

FARIAS, D. M.; KONZEN, P. H. A.; SOUZA, R. R. (org.). **Álgebra Linear: um livro colaborativo**. [S.L.]: [S.N.], 2020. 116 p.

FREIRE, Rodrigo Mauro. **Modelagem matemática para a simulação de estratégias de controle biológico da mosca-do-mediterrâneo *C. capitata* (Diptera: Tephritidae), em plantações de citrus: “utilização de variáveis temporais e espaciais”**. 2007. 127 f. Dissertação (Doutorado) - Curso de Ciências Biológicas, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 2007.

FARIA, C. A.; TORRES, J. B.; FARIAS, A. M. I. Resposta funcional de *Trichogramma pretiosum* Riley (Hymenoptera: trichogrammatidae) parasitando ovos de *tuta absoluta* (meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae): efeito da idade do hospedeiro. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, [S.L.], v. 29, n. 1, p. 85-93, mar. 2000.

GONZÁLEZ, P. I.; MONTOYA, P.; PEREZ-LACHAUD, G.; CANCINO, J.; LIEDO, P. Superparasitism in mass reared *Diachasmimorpha longicaudata* (Ashmead) (Hymenoptera: Braconidae), a parasitoid of fruit flies (Diptera: Tephritidae). **Biological Control**, Orlando, v. 40, p. 320-326, 2007.

GREANY, P. D.; ASHLEY, T. R.; BARANOWSKI, R. M.; CÂMARAS, D. L. Rearing and life history studies in *Biosteres* (*Opius*) *longicaudatus* (Hym.: Braconidae). **Entomophaga**, Paris, v. 21, n. 2, p. 207-215, 1976.

HARTER, W. R. **Tecnologias para o manejo da mosca-das-frutas [*Anastrepha fraterculus* Wied. 1830 (Diptera: Tephritidae)] e *Grapholita* [*Grapholita molesta* Busck 1916 (Lepidoptera: Tortricidae)] em pessegueiro**. 2009.

72 f. Dissertação (Mestrado) - Programa de Pós-Graduação em Fitossanidade, Universidade Federal de Pelotas, Pelotas, 2009.

HARTER, W. R., GRUTZMACHER, A. D., NAVA, D. E., GONÇALVES, R. S.; BOTTON, M. Isca tóxica e disrupção sexual no controle da mosca-da-fruta sul-americana e da mariposa-oriental em pessegueiro. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 45, p. 229–235, 2010.

HASSELL, M. P., LAWTON, J. H., BEDDINGTON, J. R. Sigmoid Functional Responses by Invertebrate Predators and Parasitoids. **Journal of Animal Ecology**. **46** 1977, 249–262.

HASSELL. M.P., SOUTHWOOD, T.R.E. Foraging strategies of insects. **Ann. Rev. Ecol. Syst.**, v. 9, p. 75-98, 1978.

HOLLING, C. S. The Components of Predation as Revealed by a Study of Small-Mammal Predation of the European Pine Sawfly. **The Canadian entomologist**. **91**, p. 234–261, 1959a.

HOLLING, C. S. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. **The Canadian entomologist**. **91**, p. 385–398, 1959b.

HOLLING, C. S. The functional response of predators to prey density and its role mimicry and population regulation. **Memoirs of the Entomological Society of Canada**, Ottawa, v. 45, p. 1-60, 1965.

HOLLING, C. S. The Functional Response of Invertebrate Predators to Prey Density. **Memoirs Of The Entomological Society of Canada**, v. 98, p. 5-86, 1966.

IMPERATO, R.; RAGA, A. **Técnica do Inseto Estéril**. Campinas, Sp: Instituto Biológico - Apta, 2015. 16 p. Documento Técnico 018.

LEHTONEN, J. The Lambert W function in ecological and evolutionary models. **Methods In Ecology And Evolution**, [S.L.], v. 7, n. 9, p. 1110-1118, 2016.

LEMES, P. G.; ZANUNCIO, J. C. **Novo Manual de Pragas Florestais Brasileiras**. Montes Claros: Instituto de Ciências Agrárias da Universidade Federal de Minas Gerais, 2021.

MATIOLI, T. F. **MIP (Manejo Integrado de Pragas): tudo o que você precisa saber sobre ele**. 2019. Aegro. Disponível em: <https://blog.aegro.com.br/manejo-integrado-de-pragas/>. Acesso em: 14 maio 2024.

MASTRANGELO, T. A. **Esterilização de mosca-das-frutas (Diptera:Tephritidae) com raios-x para programas de Técnica do Inseto Estéril**. Dissertação (Mestrado). Centro de energia Nuclear na Agricultura, Universidade de São Paulo. 91.p., 2009.

MEIRELLES, R. N.; REDAELLI, L. R.; JAHNKE, S. M.; OURIQUE, C. B.; OZORIO, D. V. B. Parasitism of fruit flies (TEPHRITIDAE) in field, after the releases of *Diachasmimorpha longicaudata* (ASHMEAD) (HYMENOPTERA: BRACONIDAE) in Rio Grande do Sul. **Revista Brasileira de Fruticultura**, [S.L.], v. 38, n. 2, p. 1-10, Mar-Abr, 2016.

MILLÉO, J.; MORAL, R. A.; FERNANDES, F. S.; GODOY, W. A. C. Resposta funcional comparada entre *Harmonia axyridis* (Pallas), *Cycloneda sanguinea* (Linnaeus) e *Hippodamia convergens* Guerin Meneville (Coleoptera: coccinellidae) alimentadas com *brevicoryne brassicae* (linnaeus) (hemiptera. **Entomobrasilis**, [S.L.], v. 12, n. 2, p. 70-76, 3 ago. 2019.

MINISTÉRIO DA AGRICULTURA, PECUÁRIA E ABASTECIMENTO. Portaria nº 48, de 12 de maio de 1997. **Regulamento Técnico Para Licenciamento E/Ou Renovação de Licença de Produtos Antiparasitarios de Uso Veterinário**.

MURRAY, J. D. **Mathematical Biology I: An Introduction**. 3. ed. New York: Springer, 2002.

NAVA, D. E.; GONÇALVES, R. S.; NÖRNBERG, S. D.; SCHEUNEMANN, T.; GRÜTZMACHER, A. D. **Avaliação preliminar da seletividade de inseticidas e do parasitismo de *Doryctobracon areolatus* (Hymenoptera: Braconidae) em moscas-das-frutas**, Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento. Embrapa Clima Temperado, 2019. 13 p.

NAVA, D. E.; BOTTON, M. **Bioecologia e controle de *Anastrepha fraterculus* e *Ceratitis capitata* em pessegueiro**, documentos, 315 ed. Embrapa Clima Temperado, 2010.

NAVARRO-LLOPIS, V.; VACAS, S.; SANCHIS, J.; PRIMO, J.; ALFARO, C.. Chemosterilant Bait Stations Coupled With Sterile Insect Technique: an integrated strategy to control the mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae). **Journal Of Economic Entomology**, [S.L.], v. 104, n. 5, p. 1647-1655, 2011.

NUNES, A. M., NAVA, D. E., MÜLLER, F. A., GONÇALVES, R. S., AND GARCIA, M. S. Biology and parasitic potential of *doryctobracon areolatus* on *anastrepha fraterculus* larvae. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 46, p. 669–671, 2011.

OURIQUE, C. B.; MEIRELLES, R. N.; REDAELLI, L. R. **Duração do ciclo biológico e longevidade de indivíduos de *Diachasmimorpha longicaudata* em *Ceratitis capitata***. XXIII Salão de Iniciação Científica. Porto Alegre: UFRGS, 2011.

OVIEDO, A.; VAN NIEUWENHOVE, G.; VAN NIEUWENHOVE, C.; RULL, J. Biopesticide effects on pupae and adult mortality of *Anastrepha fraterculus* and *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae). **Austral Entomology**, [S.L.], v. 57, n. 4, p. 457-464, 2017.

PONCIO, S. **Bioecologia e técnicas de criação de parasitoides (Hymenoptera) nativos de três espécies de *Anastrepha* no Brasil e no México**. 2015.

133 f. Tese (Doutorado) - Programa de Pós Graduação em Fitossanidade da Universidade Federal de Pelotas, Pelotas, 2015.

PRITCHARD, D. W.; PATERSON, R. A.; BOVY, H. C.; BARRIOS-O'NEILL, D. An R package for fitting and comparing consumer functional responses. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 8, p. 1528-1534, 2017.

PROENÇA, M. M. **Caracterização da variação em populações de *Anastrepha fraterculus* induzido por raios gama oriundo de CO60**. 2019. 91 p. Tese (Doutorado) - Curso de Pós-Graduação em Produção Vegetal, Universidade do Estado de Santa Catarina, Lajes, 2019.

RAGA, A.; SATO, M. E. **Controle Químico das Moscas-das-Frutas**. Campinas, SP. Agência Paulista de Tecnologia dos Agronegócios, 2016. 14 p. Documento Técnico 20.

ROGERS, D. Random search and insect population models. **Journal of Animal Ecology**, v. 41, p. 369–383, 1972.

ROYAMA, T. **A comparative study of models for predation and parasitism**. Population Ecology, [S.L.], v. 13, n. 1, p. 1-91, set. 1971.

SALLES, L. A. B. **Bioecologia e controle da mosca-das-frutas sul-americana**. Pelotas RS: EMBRAPA - CPACT, 1995. 58 p.

SALLES, L. A. B. **Principais pragas e seu controle**. In: MEDEIROS, C.A.B.; RASEIRA, M. DO C. **A cultura do pessegueiro**. Brasília: Embrapa-CPACT, 1998.

SALLES, L. A. B. **Biologia e ciclo de vida de *Anastrepha fraterculus* (Wied.)**. In: **Moscas-das-frutas de importância econômica no Brasil: conhecimento básico e aplicado**. MALAVASI, A.; ZUCCHI, R. A. Ribeirão Preto: Holos, 2000.



SAMPAIO, M. V.; BUENO, V. H. P.; PÉREZ-MALUF, R. Parasitismo de *Aphidius colemani* Viereck (Hymenoptera: aphidiidae) em diferentes densidades de *myzus persicae* (sulzer) (hemiptera: aphididae). **Neotropical Entomology**, [S.l.], v. 30, n. 1, p. 81-87, mar. 2001.

SILVEIRA, F. L. **Ajuste de curvas: OLS versus WLS**. 2023. Disponível em: <https://www.researchgate.net/publication/371852472>. Acesso em: 30 jul. 2023.

SUGAYAMA, R. L. **Anastrepha fraterculus (Wiedeman) (Diptera: Tephritidae) na região produtora de maçãs do Rio Grande do Sul: relação com os inimigos naturais e potencial para o controle biológico**. 2000. 117 f. Tese (doutorado) – Programa de Pós-graduação em Biologia Genética, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2000

TAN C. K. W.; LØVLIE, H.; GREENWAY, E.; GOODWIN, S. F.; PIZZARI, T.; WIGBY, S. Sex-specific responses to sexual familiarity, and the role of olfaction in *Drosophila*. **Proceedings Of The Royal Society B: Biological Sciences**, [S.L.], v. 280, n. 1771, p. 20131691, 2013.

TORDIN, C. **Embrapa mostra a importância do Manejo Integrado de Pragas na Agrishow**. 2014. Disponível em: <https://www.embrapa.br/busca-de-noticias/-/noticia/1671932/embrapa-mostra-a-importancia-do-manejo-integrado-de-pragas-na-agrishow>. Acesso em: 26 jun. 2023.

WHARTON, R. A. Classical Biological control of fruit-infesting Tephritidae. In: ROBINSON, A. S.; HOOPER, G. (Eds.) **World Crop Pests – Fruit Flies: their biology, natural enemies and control**. Volume 3B. Netherlands: Elsevier, 1989. p.303-313.

WHARTON, R. A.; GILSTRAP, F. E. Key to and status of Opiine Braconid (Hymenoptera) parasitoids used in biological control of *Ceratitis* and *Dacus* S. L. (Diptera:

Tephritidae). **Annals of The Entomological Society of America**, College Park, v. 76, p. 721–742, 1983.

ZART, M. **Bioecologia de Anastrepha fraterculus (Wiedemann, 1830) (Diptera: Tephritidae) em Videira**. 2008. 73 f. Dissertação (Mestrado) - Curso de Ciências Agrárias e Veterinárias, Universidade Estadual Paulista, Jaboticabal, Sp, 2008.

ZART, M., FERNANDES, O.; BOTTON, M. Biology and fertility life table of the south american fruit fly *Anastrepha fraterculus* on grape. **Bulletin of Insectology**, v. 63, p. 237–242, 2010.



## APÊNDICE A

### FUNÇÃO *LAMBERT*

**Definição:** A função *Lambert* ( $W$ ) é a função inversa de  $f : [-1, \infty] \rightarrow [-\frac{1}{e}, \infty]$ , onde  $f(x) = xe^x$  (Lehtonen, 2016).

Trata-se, portanto, da função  $W(x) = f^{-1}(x) : [-\frac{1}{e}, \infty] \rightarrow [-1, \infty]$ . Vale observar que tivemos que restringir o intervalo do domínio da função  $f$  para  $[-1, \infty]$ , de modo a existir a sua inversa. Na Figura A.1 apresentamos os gráficos da função  $f(x)$  e da função  $W(x)$ .

Algumas propriedades que podemos ser úteis:

$$\text{Se } x \geq -\frac{1}{e} \text{ então, } W(x)e^{W(x)} = x, \text{ pois } f(W(x)) = x. \quad (\text{A.1})$$

$$\text{Se } x \geq -1 \text{ então, } W(xe^x) = x, \text{ pois } W(f(x)) = x. \quad (\text{A.2})$$

A propriedade (A.1) é a que foi por Bolker (2012) para explicitar a equação (2.6) e finalmente encontrarmos a equação (2.8).

Sua derivada e sua integral

$$\frac{dW(x)}{dx} = \frac{W(x)}{x(1+W(x))};$$

$$\int W(x)dx = xW(x) - x + \frac{x}{W(x)} + C,$$

onde  $C$  é uma constantes de integração.

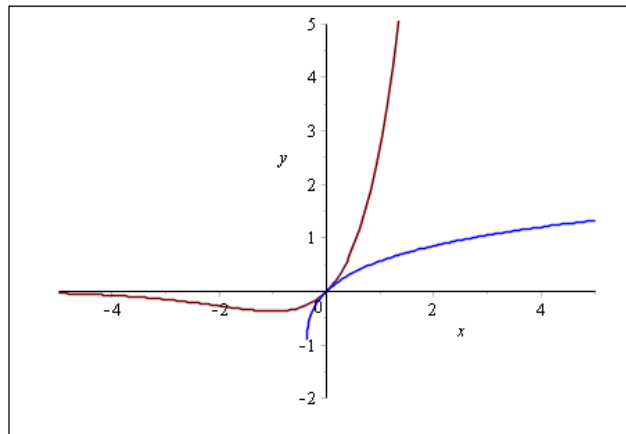


Figura A.1: Função  $f(x) = xe^x$  e função  $g(x) = W(x)$ .