

Avaliação do Sistema Inseto Praga-Parasito Nativo-Parasito Exótico por Meio da Dinâmica de Populações

S. TERNES, Embrapa Informática Agropecuária, Cx.P. 6041, 13083-886 Campinas, SP, Brasil

H.M. YANG, Departamento de Matemática Aplicada, Instituto de Matemática, Estatística e Computação Científica, UNICAMP, Cx.P. 6065, 13081-970 Campinas, SP, Brasil.

Resumo. Neste trabalho desenvolve-se um modelo matemático compartimental e determinístico para analisar a dinâmica populacional da interação do inseto-praga *Phyllocnistis citrella* com seus inimigos naturais *Galeopsomyia fausta* e *Ageniaspis citricola*. Através do estudo analítico do sistema de equações, avalia-se a possibilidade de coexistência entre as espécies e a competição indireta entre os dois inimigos naturais.

1. Introdução

A larva-minadora-da-folha-dos-citros, *Phyllocnistis citrella* (Lepidoptera: Gracilariidae), é um inseto-praga de grande importância para a citricultura nacional. Foi encontrada pela primeira vez no Brasil em março de 1996 no Estado de São Paulo, disseminando-se rapidamente para outros Estados do país, como Bahia e Minas Gerais, ainda no mesmo ano [1].

A larva penetra nas folhas da planta levando à atrofia do tecido foliar. Além do comprometimento à fotossíntese, os danos provocados podem resultar na queda prematura das folhas, impedindo o desenvolvimento de brotações e, conseqüentemente, refletindo no potencial produtivo do pomar. Além disso, os ferimentos provocados pela larva à folha e outros órgãos da planta favorecem a penetração da bactéria causadora do cancro cítrico, *Xanthomonas axonopodis* *pv.* *citri* [1].

A espécie *Galeopsomyia fausta* (Hymenoptera: Eulophidae) foi identificada como o principal parasito nativo da *P. citrella* no Estado de São Paulo, onde chegou a índices de 90% entre os parasitos nativos coletados em campo [3]. A *G. fausta* é um ectoparasito da fase de pupa e sua reprodução é do tipo partenogênese telítica (óvulo não fecundado produz apenas fêmeas), apresentando machos ocasionais. A fêmea da *G. fausta* ovipõe sobre a câmara pupal da *P. citrella*. O ovo eclode dando origem à larva que se alimenta da pupa do hospedeiro, ocasionando a sua morte.

A espécie *Ageniaspis citricola* (Hymenoptera: Encyrtidae) foi introduzida no Brasil em 1998 para o controle biológico da *P. citrella* [2], e é um endoparasito de ovos e larvas jovens. O parasitismo é gregário, podendo produzir até oito ovos por hospedeiro. Os ovos não fertilizados produzem machos (partenogênese arrenótoca) e ovos fertilizados produzem machos e fêmeas.

O objetivo deste trabalho é apresentar um modelo matemático compartimental e determinístico para analisar a dinâmica populacional do inseto-praga *Phyllocnistis citrella* em interação com seus inimigos naturais *Galeopsomyia fausta* (parasito nativo) e *Ageniaspis citricola* (parasito exótico). Através do estudo analítico do sistema de equações, avalia-se a possibilidade de coexistência entre as espécies e a competição indireta entre os dois inimigos naturais.

2. Formulação do modelo

O modelo matemático proposto visa descrever a dinâmica populacional do inseto-praga *Phyllocnistis citrella* em um processo de parasitismo pelos inimigos naturais *Galeopsomyia fausta* e *Ageniaspis citricola* [7].

A abordagem utilizada caracteriza-se pelo desenvolvimento de modelos compartimentais estágio-estruturados [5]. Cada compartimento do modelo representa uma fase do ciclo de vida do inseto. Assim, o processo que representa as entradas e saídas em cada fase, ou estágio do ciclo, é descrito matematicamente por uma equação diferencial ordinária.

No modelo proposto consideram-se todas as fases principais do ciclo de vida diretamente envolvidas no processo de parasitismo. As demais fases são englobadas em parâmetros apropriados. Tal simplificação permite a manipulação algébrica do sistema de equações diferenciais resultante e a conseqüente obtenção de importantes resultados analíticos, sem comprometer a representação do fenômeno biológico.

Na construção do modelo geral e na definição dos compartimentos considerou-se que: (a) o modelo representa a população de fêmeas ao longo do tempo, podendo ser estimada a população de machos através da razão sexual de cada espécie; (b) os compartimentos dos modelos representam as fases do ciclo de vida de cada espécie envolvidas diretamente no processo de parasitismo. As outras fases são incorporadas em parâmetros apropriados; (c) o inimigo nativo *Galeopsomyia fausta* é um parasito generalista, de tal modo que a população dessa espécie mantém um crescimento natural independente do nível populacional da praga; (d) os períodos de cópula, pré-oviposição, maturação e viabilidade dos ovos estão considerados conjuntamente na taxa de natalidade. Assim, a fase de ovo não é representada num compartimento em separado nos modelos, contribuindo para a simplificação dos mesmos e (e) a fase de larva não é subdividida em estádios, ou seja, é considerada uma fase larval única que engloba todos os estádios. De modo semelhante, as fases de pré-pupa e pupa são consideradas como única.

Com base nessas hipóteses, as variáveis dinâmicas consideradas no modelo são as fases de larva (L_m), pupa (P) e adulta (M) para o inseto-praga; as fases de larva (L_g) e adulta (G) para o parasito nativo e as fases de larva (L_a), fêmea virgem (A_v)

e fêmea acasalada (A) para o parasito exótico. A Figura 1 mostra o esquema de compartimentos do modelo proposto.

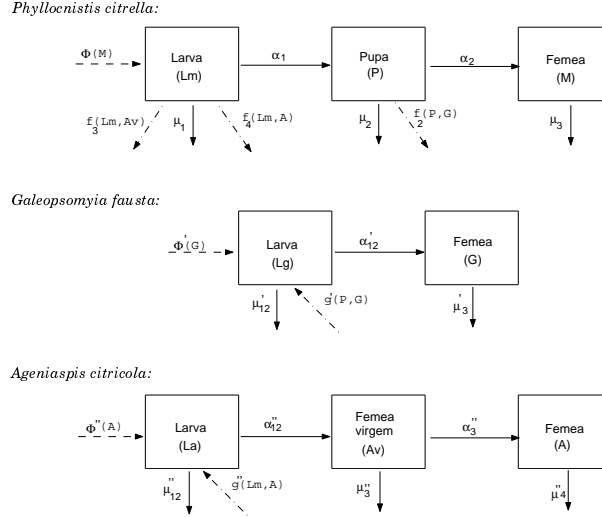


Figura 1: Esquema de compartimentos do modelo

Os parâmetros relacionados ao inseto-praga são α_1 , α_2 , μ_1 , μ_2 e μ_3 , que são as taxas de, respectivamente, larvas que originam pupas, pupas que dão origem a adultos, mortalidade das fases de larva, pupa e indivíduo adulto. As funções $\Phi(M)$, $f_2(P, G)$, $f_3(L_m, A_v)$ e $f_4(L_m, A)$ correspondem à taxa per capita de crescimento da população do inseto-praga e funções de parasitismo de fêmeas do parasito nativo e do parasito exótico (virgens e acasaladas) sobre o inseto-praga, respectivamente.

Os parâmetros relacionados ao parasito nativo são α'_{12} , μ'_{12} e μ'_3 , que são as taxas de, respectivamente, larvas do parasito nativo que, passando pela fase de pupa, vão originar indivíduos adultos, mortalidade das fases de larva e pupa, e mortalidade do indivíduo adulto. As funções $\Phi'(G)$ e $g'(P, G)$ são, respectivamente, a taxa per capita de crescimento da população do parasito nativo e função de crescimento da população do parasito nativo decorrente do parasitismo. Observe que a fase de pupa está embutida nos parâmetros α'_{12} e μ'_{12} .

Os parâmetros relacionados ao parasito exótico são α''_{12} , α''_3 , μ''_{12} , μ''_3 e μ''_4 , que são as taxas de, respectivamente, larvas do parasito que, passando pela fase de pupa, vão originar fêmeas virgens, fêmeas virgens que se acasalaram, mortalidade das fases de larva e pupa, mortalidade de fêmeas virgens e mortalidade de fêmeas acasaladas. As funções $\Phi''(A)$ e $g''(L_m, A)$ são, respectivamente, a taxa per capita de crescimento da população do parasito exótico e função de crescimento da população do parasito exótico decorrente do parasitismo. A fase de pupa está embutida nos parâmetros α''_{12} e μ''_{12} .

As funções $f_2(\cdot)$, $f_3(\cdot)$, $f_4(\cdot)$, $g'(\cdot)$ e $g''(\cdot)$ representam a interação entre as espécies. Essa interação depende, por exemplo, do encontro entre as duas po-

pulações (inseto-praga e parasito), da capacidade de busca do parasito e de sua especificidade. Assim, é assumido existir um encontro aleatório entre a fêmea da *G. fausta* e a pupa do inseto-praga, e entre as fêmeas virgens e acasaladas de *A. citricola* e a larva do inseto-praga. Devido a esses encontros, ocorre um decréscimo na população de pupas e larvas da *P. citrella*, proporcional às taxas k_2 , k_3 e k_4 , respectivamente. Em contraposição, as populações de pupas do parasito nativo e de larvas do parasito exótico são beneficiadas por esse encontro aleatório, de modo proporcional às taxas k'_1 e k''_1 , respectivamente. Essas aproximações são razoavelmente boas quando as populações são abundantes, o que pode não ocorrer na prática. Tais funções são dadas por

$$\begin{cases} f_2(P, G) = k_2 PG, \\ f_3(L_m, A_v) = k_3 L_m A_v, \\ f_4(L_m, A) = k_4 L_m A, \\ g'(P, G) = k'_1 PG, \\ g''(L_m, A) = k''_1 L_m A. \end{cases} \quad (2.1)$$

As taxas de crescimento natural $\Phi(\cdot)$, $\Phi'(\cdot)$ e $\Phi''(\cdot)$ caracterizam as diferentes considerações sobre a dinâmica vital. O modelo considera que as três populações crescem da mesma forma e são controladas pela capacidade de saturação do meio ambiente, ou seja, seguem o crescimento logístico de Verhulst,

$$\begin{cases} \Phi(M) = \phi \left(1 - \frac{M}{c}\right), \\ \Phi'(G) = \phi' \left(1 - \frac{G}{c'}\right), \\ \Phi''(A) = \phi'' \left(1 - \frac{A}{c''}\right), \end{cases} \quad (2.2)$$

onde ϕ , ϕ' e ϕ'' correspondem à taxa de, respectivamente, ovos da fêmea do inseto-praga que originam larvas, de ovos da fêmea do parasito nativo que originam pupas e de ovos da fêmea acasalada do parasito exótico que originam larvas. Os parâmetros $c > 0$, $c' > 0$ e $c'' > 0$ referem-se aos limites superiores que as populações M , G e A , respectivamente, atingem decorrentes da capacidade de saturação do meio ambiente.

Para o estudo analítico das três populações em interação, considera-se ainda que: (a) a hipótese de que o crescimento da população do parasito exótico só é possível na presença do inseto-praga, por ser um parasito específico, corresponde a se ter $\phi'' = 0$, ou seja, o crescimento intrínseco da população é nulo; (b) a capacidade de parasitismo das fêmeas virgens (A_v) do parasito exótico é semelhante à capacidade das fêmeas acasaladas (A). Tal hipótese corresponde a $k_3 = k_4$; (c) o benefício do processo de parasitismo na população de larvas do parasito nativo é proporcional ao prejuízo na população de pupas do inseto-praga, ou seja, $k'_1 = ak_2$, com $0 < a < 1$ e (d) de modo semelhante, o benefício do processo de parasitismo na população de larvas do parasito exótico é proporcional ao prejuízo na população de larvas do inseto-praga, ou seja, $k''_1 = ak_4$, com $0 < a < 1$.

Assim, considerando as hipóteses anteriores e as equações (2.1) e (2.2), o modelo matemático incorporando a dinâmica vital das três populações em interação, repre-

sentado na Figura 1, é descrito por um sistema composto de 8 equações diferenciais ordinárias não-lineares dado por

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dL_m}{dt} = \phi \left(1 - \frac{M}{c}\right) M - (\alpha_1 + \mu_1) L_m - k_4 L_m (A_v + A), \\ \frac{dP}{dt} = \alpha_1 L_m - (\alpha_2 + \mu_2) P - k_2 P G, \\ \frac{dM}{dt} = \alpha_2 P - \mu_3 M, \\ \frac{dL_g}{dt} = \phi' \left(1 - \frac{G}{c'}\right) G - (\alpha'_{12} + \mu'_{12}) L_g + a k_2 P G, \\ \frac{dG}{dt} = \alpha'_{12} L_g - \mu'_3 G, \\ \frac{dL_a}{dt} = -(\alpha''_{12} + \mu''_{12}) L_a + a k_4 L_m A, \\ \frac{dA_v}{dt} = \alpha''_{12} L_a - (\alpha''_3 + \mu''_3) A_v, \\ \frac{dA}{dt} = \alpha''_3 A_v - \mu''_4 A. \end{array} \right. \quad (2.3)$$

Tal sistema é explorado analiticamente na próxima seção.

3. Análise do modelo

O sistema de equações (2.3) representa a dinâmica das populações de fêmeas do inseto-praga, parasito nativo e parasito exótico em interação. Tal sistema é estudado em regime estacionário e seus pontos de equilíbrio, com respectivas condições de existência e estabilidade local, são determinados analiticamente.

A análise em regime estacionário do sistema de equações (2.3) para as populações em interação ($k_2 \neq 0$ e $k_4 \neq 0$) apresenta 6 pontos de equilíbrio. O primeiro é a solução trivial, que representa a ausência ou extinção das populações, com condição de existência e estabilidade dada por $R < 1$ e $R' < 1$, com

$$R = \frac{\alpha_1 \alpha_2 \phi}{\mu_3 (\alpha_1 + \mu_1) (\alpha_2 + \mu_2)} \quad \text{e} \quad R' = \frac{\alpha'_{12} \phi'}{\mu'_3 (\alpha'_{12} + \mu'_{12})}, \quad (3.1)$$

onde R refere-se à população do inseto-praga e R' ao parasito nativo.

Os demais pontos referem-se ao domínio de uma população (e extinção das demais espécies) e a coexistência entre 2 ou 3 espécies. O estudo analítico de tais populações é apresentado a seguir.

3.1. Domínio de uma única população

O primeiro ponto de equilíbrio não trivial para as populações em interação refere-se à presença única do inseto-praga e extinção da população dos dois parasitos. Tal ponto é dado por

$$N_1^* \equiv \left(\frac{c \mu_3 (\alpha_2 + \mu_2)}{\alpha_1 \alpha_2} \left(1 - \frac{1}{R}\right), \frac{c \mu_3}{\alpha_2} \left(1 - \frac{1}{R}\right), c \left(1 - \frac{1}{R}\right), 0, 0, 0, 0, 0 \right), \quad (3.2)$$

com condições de existência e estabilidade dadas por $R > 1$ e $R' < 1$.

O segundo ponto de equilíbrio não trivial refere-se à presença única do parasito nativo e extinção das populações do inseto-praga e parasito exótico. Esse ponto é expresso por

$$N_2^* \equiv \left(0, 0, 0, \frac{c'\mu_3'}{\alpha_{12}} \left(1 - \frac{1}{R'}\right), c' \left(1 - \frac{1}{R'}\right), 0, 0, 0\right), \quad (3.3)$$

com condições de existência e estabilidade dadas por $R < 1$ e $R' > 1$.

Observa-se a inexistência do ponto de equilíbrio representando a presença única do parasito exótico, pois tal população só cresce na presença do inseto-praga, devido ao ganho no processo de parasitismo.

3.2. Coexistência entre populações

O sistema (2.3) possui o ponto de equilíbrio N_3^* que representa a coexistência entre o inseto-praga e parasito nativo, o ponto N_4^* que representa a interação entre o inseto-praga e parasito exótico e no máximo dois pontos de equilíbrio para as três populações vivendo conjuntamente.

3.2.1. Solução N_3^* : inseto-praga e parasito nativo

A solução não trivial $N_3^* \equiv (\overline{L}_{m3}, \overline{P}_3, \overline{M}_3, \overline{L}_{g3}, \overline{G}_3, 0, 0, 0)$ é dada por

$$\left\{ \begin{array}{l} \overline{L}_{m3} = \frac{1}{(\alpha_1 + \mu_1)} \left[\phi \left(1 - \frac{\overline{M}_3}{c}\right) \overline{M}_3 \right], \\ \overline{P}_3 = \frac{\mu_3}{\alpha_2} \overline{M}_3, \\ \overline{M}_3 = \frac{\alpha_2}{ak_2\mu_3} \left(1 + \frac{\alpha_1\alpha_2^2\phi\phi'}{acc'\mu_3^2k_2^2(\alpha_1 + \mu_1)}\right)^{-1} \left[\frac{\alpha_1\alpha_2\phi\phi'}{c'\mu_3k_2(\alpha_1 + \mu_1)} + \frac{\mu_3(\alpha'_{12} + \mu'_{12})}{\alpha'_{12}} - \frac{\phi'(\alpha_2 + \mu_2)}{k_2c'} - \phi' \right], \\ \overline{L}_{g3} = \frac{\alpha_1\alpha_2\mu_3\phi}{\alpha'_{12}\mu_3k_2(\alpha_1 + \mu_1)} \left(1 - \frac{\overline{M}_3}{c}\right) - \frac{(\alpha_2 + \mu_2)}{k_2}, \\ \overline{G}_3 = \frac{\alpha_1\alpha_2\phi}{\mu_3k_2(\alpha_1 + \mu_1)} \left(1 - \frac{\overline{M}_3}{c}\right) - \frac{(\alpha_2 + \mu_2)}{k_2}. \end{array} \right. \quad (3.4)$$

Observa-se que deve-se ter $\overline{L}_{m3} > 0$, $\overline{P}_3 > 0$, $\overline{M}_3 > 0$, $\overline{L}_{g3} > 0$ e $\overline{G}_3 > 0$ em (3.4), implicando, pela manipulação algébrica do termo à direita na expressão de \overline{M}_3 , nas seguintes condições:

(a) se $R < 1$ e $R' < 1$, ambas as populações se extingüem devido à baixa capacidade de reprodução das espécies e $N_3^* \equiv (0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0)$;

(b) se $R < 1$ e $R' > 1$, a população do inseto-praga se extingüem devido à sua baixa capacidade de reprodução e $N_3^* \equiv N_2^*$;

(c) se $R > 1$, $R' > 1$ e $k_2 > R'(1 - R)(\alpha_2 + \mu_2)[c'(1 - R')]^{-1}$, a população do inseto-praga se extingüem devido ao alto grau de parasitismo e $N_3^* \equiv N_2^*$;

(d) se $R > 1$, $R' > 1$ e $k_2 < R'(1 - R)(\alpha_2 + \mu_2)[c'(1 - R')]^{-1}$, a existência do ponto de equilíbrio N_3^* é satisfeita e as populações mantêm-se em coexistência;

(e) se $R > 1$ e $R' < 1$, a condição de existência de N_3^* é sempre satisfeita.

A estabilidade local da solução estacionária N_3^* é avaliada pelo Método do Autovalor-Autovetor, através das raízes λ do polinômio característico

$$\Psi(\lambda) = \det(J[N_3^*] - \lambda I) = 0, \tag{3.5}$$

onde $J[N_3^*]$ é a matriz jacobiana do sistema de equações (2.3) calculada no ponto N_3^* e I é a matriz identidade de ordem 8. Os critérios de Routh-Hurwitz para equação característica de oitavo grau são numerosos. Em [4] conjectura-se que estes critérios podem ser resumidos pelo termo independente, ou seja, se este for positivo, então todos os autovalores terão parte real negativa. Em (3.5), para que o termo independente do polinômio em λ seja estritamente positivo deve-se ter

$$k_4 < \frac{\mu_4''(\alpha_{12}'' + \mu_{12}'')(\alpha_3'' + \mu_3'')}{a\alpha_{12}''\alpha_3''\overline{L}_{m3}}$$

e, conseqüentemente, N_3^* é localmente e assintoticamente estável. Entretanto, esse ponto de equilíbrio não é satisfatório para o controle biológico, pois na prática, percebe-se que o inseto-praga pode atingir altos picos populacionais em determinadas épocas do ano, mostrando que apenas a presença do parasito nativo não é suficiente para manter a população da *P. citrella* abaixo do nível de dano econômico [6].

3.2.2. Solução N_4^* : inseto-praga e parasito exótico

A solução não trivial $N_4^* \equiv (\overline{L}_{m4}, \overline{P}_4, \overline{M}_4, 0, 0, \overline{L}_{a4}, \overline{A}_{v4}, \overline{A}_4)$ é dada por

$$\left\{ \begin{array}{l} \overline{L}_{m4} = \frac{\mu_3(\alpha_2 + \mu_2)}{\alpha_1\alpha_2} \overline{M}_4, \\ \overline{P}_4 = \frac{\mu_3}{\alpha_2} \overline{M}_4, \\ \overline{M}_4 = \frac{\alpha_1\alpha_2\mu_4''(\alpha_{12}'' + \mu_{12}'')(\alpha_3'' + \mu_3'')}{ak_4\alpha_{12}''\alpha_3''\mu_3(\alpha_2 + \mu_2)}, \\ \overline{L}_{a4} = \frac{\mu_4''(\alpha_3'' + \mu_3'')}{\alpha_{12}''\alpha_3''} \overline{A}_4, \\ \overline{A}_{v4} = \frac{\mu_4''}{\alpha_3''} \overline{A}_4, \\ \overline{A}_4 = \frac{\alpha_1\alpha_2\alpha_3''}{k_4\mu_3(\alpha_2 + \mu_2)(\alpha_3'' + \mu_4'')} \left[\phi - \frac{\phi\alpha_1\alpha_2\mu_4''(\alpha_{12}'' + \mu_{12}'')(\alpha_3'' + \mu_3'')}{ack_4\alpha_{12}''\alpha_3''\mu_3(\alpha_2 + \mu_2)} - \frac{\mu_3(\alpha_1 + \mu_1)(\alpha_2 + \mu_2)}{\alpha_1\alpha_2} \right]. \end{array} \right. \tag{3.6}$$

Para que $\overline{L}_{m4} > 0$, $\overline{P}_4 > 0$, $\overline{M}_4 > 0$, $\overline{L}_{a4} > 0$, $\overline{A}_{v4} > 0$ e $\overline{A}_4 > 0$ em (3.6), pela manipulação algébrica do termo à direita na expressão de \overline{A}_4 , deve-se ter

$$k_4 > \frac{\phi\alpha_1^2\alpha_2^2(\alpha_{12}'' + \mu_{12}'')(\alpha_3'' + \mu_3'')}{ak_4\alpha_2''\alpha_3''\mu_3''(\alpha_1 + \mu_1)(\alpha_2 + \mu_2)^2(R - 1)}.$$

Assim, se $R > 1$ e k_4 obedece a expressão acima, a condição de existência do ponto de equilíbrio N_4^* é satisfeita. Devido à complexidade da análise da estabilidade local desse ponto, semelhante ao citado em (3.5), verificou-se numericamente que quando tais condições de existência são satisfeitas, o ponto N_4^* é localmente e assintoticamente estável. Para o controle biológico esse ponto de equilíbrio não é satisfatório, pois o parasito nativo é deslocado pelo exótico. Então, caso tal espécie não consiga se estabelecer no decorrer do tempo devido a fatores ambientais, a inexistência de inimigos naturais faria com que a população do inseto-praga voltasse a crescer rapidamente, causando prejuízos econômicos.

3.2.3. Soluções para a coexistência entre as três espécies

As soluções não triviais para o sistema (2.3) em regime estacionário, com $k_2 \neq 0$ e $k_4 \neq 0$, são obtidas em termos de raízes de um polinômio em \overline{M}_5 ($Pol(\overline{M}_5)$) de terceiro grau, e expressões para \overline{L}_{m5} , \overline{P}_5 , \overline{L}_{g5} , \overline{G}_5 , \overline{L}_{a5} , \overline{A}_{v5} e \overline{A}_5 em função de \overline{M}_5 dadas por

$$\left\{ \begin{array}{l} \overline{L}_{m5} = \frac{\phi \alpha_3''}{\gamma(\overline{A}_5)} \left(1 - \frac{\overline{M}_5}{c}\right) \overline{M}_5, \\ \overline{P}_5 = \frac{\mu_3}{\alpha_2} \overline{M}_5, \\ \overline{L}_{g5} = \frac{\mu_3'}{\alpha_{12}'} \left[c' \left(1 - \frac{1}{R'}\right) + \frac{ac'k_2\mu_3}{\phi'\alpha_2} \overline{M}_5 \right], \\ \overline{G}_5 = c' \left(1 - \frac{1}{R'}\right) + \frac{ac'k_2\mu_3}{\phi'\alpha_2} \overline{M}_5, \\ \overline{L}_{a5} = \frac{a\phi k_4 \alpha_3'' \overline{A}_5}{(\alpha_{12}'' + \mu_{12}'') \gamma(\overline{A}_5)} \left(1 - \frac{\overline{M}_5}{c}\right) \overline{M}_5, \\ \overline{A}_{v5} = \frac{\mu_4''}{\alpha_3''} \overline{A}_5, \\ \overline{A}_5 = d_0 + d_1 \overline{M}_5 + d_2 \overline{M}_5^{-1}, \\ Pol(\overline{M}_5) = e_3 \overline{M}_5^3 + e_2 \overline{M}_5^2 + e_1 \overline{M}_5 + e_0 = 0, \end{array} \right. \quad (3.7)$$

onde

$$\begin{aligned} \gamma(\overline{A}_5) &= \alpha_3'' (\alpha_1 + \mu_1) + k_4 (\alpha_3'' + \mu_4'') \overline{A}_5, & d_2 &= \frac{\phi \phi' \alpha_1 \alpha_2^2 \alpha_3''}{ac'k_2^2 k_4 \mu_3^2 (\alpha_3'' + \mu_4'')}, \\ d_0 &= -cd_1 - \frac{1}{c}d_2 - \frac{\alpha_3'' (\alpha_1 + \mu_1)}{k_4 (\alpha_3'' + \mu_4'')}, & e_0 &= \frac{\phi \phi' \alpha_1 \alpha_2^2 \mu_4'' (\alpha_3'' + \mu_3'')}{ac'k_2^2 \mu_3^2}, \\ d_1 &= \frac{\phi \phi' \alpha_2 \alpha_{12}'' (\alpha_3'')^2 [\mu_3 (\alpha_2 + \mu_2) - c' k_2 \mu_3 (1 - \frac{1}{R'})]}{cc'k_2^2 \mu_3^2 \mu_4'' (\alpha_3'' + \mu_4'') (\alpha_3'' + \mu_3'') (\alpha_{12}'' + \mu_{12}'')}, & e_3 &= \frac{a\phi k_4 \alpha_{12}'' \alpha_3''}{c(\alpha_{12}'' + \mu_{12}'')}, \\ e_1 &= \frac{k_4 \mu_4'' (\alpha_3'' + \mu_3'') (\alpha_3'' + \mu_4'')}{c\alpha_3''} d_2 + \frac{ck_4 \mu_4'' (\alpha_3'' + \mu_4'') (\alpha_3'' + \mu_3'')}{\alpha_3''} d_1, \\ e_2 &= \frac{k_4 \mu_4'' (\alpha_3'' + \mu_4'') (\alpha_3'' + \mu_3'')}{\alpha_2 \alpha_3''} d_1 - \frac{a\phi k_4 \alpha_{12}'' \alpha_3''}{(\alpha_{12}'' + \mu_{12}'')}. \end{aligned}$$

Observa-se que $e_0, e_3 > 0$ e $e_1, e_2 < 0$ e, portanto, o polinômio em \overline{M}_5 possui no máximo 2 raízes reais positivas (Regra de Sinal de Descartes). Através de um algoritmo numérico é possível obter as raízes reais positivas do polinômio em \overline{M}_5 e os valores correspondentes às demais variáveis pela equação (3.7). Cada solução corresponde a um ponto de equilíbrio do modelo proposto.

Mais uma vez, devido à complexidade do estudo da estabilidade local desse ponto como em (3.5), verificou-se numericamente que, conforme os valores utilizados para os parâmetros biológicos do modelo, é possível obter duas raízes reais positivas para o polinômio \overline{M}_5 . Nestes casos, a menor raiz possui equilíbrio instável (*breaking point*) e a maior representa um ponto de equilíbrio localmente e assintoticamente estável.

A interação entre as três espécies é a solução mais adequada ao controle biológico, pois as populações podem coexistir com um risco mínimo de ocorrência de prejuízos econômicos.

4. Conclusões

As condições de existência e estabilidade para as soluções que representam o domínio de uma única população, N_1^* e N_2^* , são dadas exclusivamente em função dos valores dos parâmetros R e R' . Tais parâmetros representam a capacidade de produção de descendentes viáveis para o inseto-praga e parasito nativo, respectivamente, em um meio limitante. Assim, a predominância de apenas uma das populações resulta quando o valor da capacidade de reprodução correspondente for maior que 1, e a do outro, menor que 1.

Para ser possível a coexistência entre as espécies, representadas pelas soluções N_3^* , N_4^* e N_5^* , além de condições sobre R e R' , há condições sobre os parâmetros k_2 e k_4 , que se referem ao grau de parasitismo dos inimigos naturais nativo e exótico, respectivamente. Em especial, deve-se ter sempre $R > 1$.

Por hipótese, a espécie *A. citricola* só cresce na presença da *P. citrella*. Por isso, são necessários altos níveis de populações do inseto-praga para que o parasito exótico inicie o crescimento de sua população e passe a controlar (parasitar) o inseto-praga. Durante este período, a presença do parasito nativo é fundamental para o controle do inseto-praga. Entretanto, como o exótico ataca uma fase anterior do ciclo de vida da *P. citrella*, logo após iniciar seu crescimento, a população do parasito nativo cai para índice próximo à sua capacidade de saturação do meio (c').

Mas, dependendo dos valores dos parâmetros biológicos do modelo, verificou-se por simulação (variando-se os parâmetros biológicos em função da temperatura média mensal) que podem ser necessários valores da ordem de $k_4 = 10k_2$ para se observar tal fenômeno. Assim, se as condições do agroecossistema em análise não forem favoráveis ao parasito exótico (umidade relativa superior a 60% e temperaturas médias acima de 25°C [1]), o exótico pode não se estabelecer e a população do inseto-praga pode atingir índices referentes ao nível de dano econômico.

Portanto, a competição entre as populações dos dois inimigos naturais se dá de forma indireta através de suas capacidades de parasitismo (k_2 e k_4), pois cada

espécie ataca uma fase diferente do ciclo de vida do inseto-praga. Tais valores, juntamente com as estimativas dos parâmetros biológicos do modelo, são fundamentais para a existência das três populações e respectivo controle do inseto-praga.

Abstract. In this work we develop a compartmental and deterministic mathematical model to analyze the population dynamics of the pest *Phyllocnistis citrella* in interaction with its two natural enemies *Galeopsomyia fausta* and *Ageniaspis citricola*. By the analytical study of the system equation, we evaluate the coexistence among the three species and the indirect competition between the natural enemies.

Referências

- [1] M.C.M. das Chagas, “*Phyllocnistis citrella* Stainton, 1856 (Lepidoptera: Gracillariidae): Bioecologia e Relação com o Cancro Cítrico”, Tese de Doutorado, ESALQ, USP, Piracicaba, SP, 1999.
- [2] M.C.M. das Chagas, J.R.P. Parra, P. Milano, P.T. Yamamoto, S. Gravena, P.E.B. Paiva e L.A.N. de Sá, Introduction of *Ageniaspis citricola* (Hymenoptera: Encyrtidae) in Brazil: rearing techniques and its release in the State of São Paulo, Brazil, em “Abstracts of XXII International Entomophagous Insects Workshop”, 1999.
- [3] V.A. Costa, L.A.N. de Sá, J. LaSalle, E.A.B. De Nardo, F. Arellano e L.C. Fuini, Indigenous parasitoids (Hym., Chalcidoidea) of *Phyllocnistis citrella* Stainton (Lep., Gracillariidae) in Jaguariúna, São Paulo State, Brazil: preliminary results, *J. Appl. Entom.*, **123** (1999), 237-240.
- [4] M.B.F. Leite, R.C. Bassanezi e H.M. Yang, The *basic reproduction ratio* for a model of directly transmitted infections considering the virus charge and the immunological response, *J. Math. Appl. Med. Biol.*, **17** (2000), 15-31.
- [5] W.W. Murdoch, Ecological theory and biological control, em “New directions in biological control: alternatives for suppressing agricultural pests and diseases: proceedings of a UCLA Colloquium held at Frisco, Colorado”, A.R. Liss, New York, 1990.
- [6] S. Silveira Neto, O. Nakano, D. Barbin e N.A.V. Nova, “Manual de Ecologia dos Insetos”, Ceres, São Paulo, 1976.
- [7] S. Ternes, “Modelagem e Simulação da Dinâmica Populacional da Larva-Minadora-da-Folha-dos-Citros em Interação com seus Inimigos Naturais”, Tese de Doutorado, FEEC, UNICAMP, Campinas, SP, 2001.