

# Estudo dos efeitos de dinâmica vital num modelo de controle biológico de pragas

Sônia Ternes

UNICAMP - FEEC  
Depto. de Eng. de Sistemas  
Embrapa - CNPTIA  
Informática Agropecuária  
ternes@densis.fee.unicamp.br

Hyun M. Yang

UNICAMP - IMECC  
Depto. de Matemática Aplicada  
hyunyang@ime.unicamp.br

## Resumo

Para o estudo da interação entre a praga “minadora das folhas de citros” e seu inimigo natural nativo mais freqüente no Estado de São Paulo, é desenvolvido um modelo matemático em termos de um sistema de equações diferenciais ordinárias. Este modelo da dinâmica populacional das duas espécies é analisado considerando três formas para a taxa per capita de crescimento natural.

**Palavras-chave:** dinâmica vital, interação entre espécies, modelo matemático.

## 1 Introdução

A “minadora das folhas de citros”, *Phyllocnistis citrella* (Lepidóptera: Gracilariidae), foi introduzida e identificada no Brasil no primeiro semestre de 1996. Esta pequena mariposa é uma praga de grande potencial de danos à citricultura nacional, atacando preferencialmente folhas novas e brotações em viveiros.

Os danos causados à planta pelo ataque da praga, tais como a redução na taxa de fotossíntese, porcentagem de queda foliar, redução no crescimento e no desenvolvimento de brotações, afetam a produtividade e dependem do nível de infestação [1]. Além disto, as injúrias causadas à folha favorecem a entrada de microorganismos no interior dos tecidos vegetais, tais como a bactéria do cancro cítrico, *Xanthomonas citri*, uma séria doença que leva à erradicação total do pomar contaminado e, conseqüentemente, a grandes prejuízos econômicos.

Em experimentos realizados por pesquisadores da Embrapa Meio Ambiente, o parasitóide *Galeopsomyia fausta* (Hymenóptera: Eulophidae) foi identificado como o inimigo natural nativo mais freqüente em termos de predação, com porcentagem de parasitismo estimada entre 60 e 65% [3].

Tanto a praga como o parasitóide são espécies que apresentam metamorfose completa, ou seja, o ciclo de vida é composto pelas fases de ovo, larva, pupa e indivíduo adulto.

O ciclo de vida da praga vai de 13 a 52 dias, dependendo principalmente da temperatura ambiente [4]. O inseto adulto ovipõe na superfície inferior da folha. O ovo eclode dando origem à larva que penetra no tecido foliar e caminha formando galerias em zig-zague. Normalmente apenas uma larva se desenvolve na folha. A larva cessa seu movimento, formando na margem da folha a câmara pupal de onde emergem os adultos.

O inimigo natural nativo é um ectoparasita da fase de pupa: o inseto adulto do parasitóide ovipõe dentro da câmara pupal da minadora; o ovo eclode dando origem à larva que irá se alimentar da pupa da praga, ocasionando a sua morte.

Neste trabalho é apresentado um modelo matemático que visa descrever a interação praga-parasitóide por meio de teorias de dinâmica populacional. A utilização de modelo matemático permite uma avaliação quantitativa e qualitativa do impacto da interação entre as duas populações. Entretanto, diante das falhas no conhecimento da descrição biológica do ciclo de vida das duas espécies, não é possível asseverar hipóteses contundentes, em especial sobre a reprodução e o controle populacional intra-específico. Por isso, algumas hipóteses de dinâmica vital serão lançadas e estudadas. Assim, os possíveis cenários resultantes da análise da simulação do modelo permitem estudar a eficiência do controle biológico no campo.

Este trabalho é estruturado da seguinte forma: na seção 2 é apresentado um modelo de dinâmica populacional, incorporando uma dinâmica vital genérica. Nas seções 3, 4 e 5 são apresentadas três diferentes funções para a dinâmica vital e dos respectivos modelos são obtidos os pontos de equilíbrio e as condições de estabilidade. Finalmente, na seção 6 são apresentadas algumas comparações e discussões dos resultados analíticos.

## 2 Modelo matemático geral

O fenômeno biológico da interação praga-parasitóide é descrito por um modelo compartimental simplificado, considerando como variáveis dinâmicas as fases adulta (M) e de pupa (P) para a praga e as fases adulta (G) e de larva (L) para o parasitóide. Ao considerar apenas estas quatro fases do ciclo vital, que estão diretamente envolvidas no processo de predação, é possível obter importantes resultados analíticos para o fenômeno modelado matematicamente. Esta hipótese de trabalho consiste em englobar as fases de larva para a praga e de pupa para o parasitóide, de forma apropriada, em parâmetros do modelo

O modelo incorporando a dinâmica vital genérica é descrito por um sistema de equações diferenciais ordinárias, dado por

$$\begin{cases} \frac{dP}{dt} = \Phi_1(M)M - (\alpha_1 + \mu_2)P - f_1(P, G) \\ \frac{dM}{dt} = \alpha_1P - \mu_1M \\ \frac{dL}{dt} = \Phi_2(G)G - (\alpha_3 + \mu_4)L + f_2(P, G) \\ \frac{dG}{dt} = \alpha_3L - \mu_3G, \end{cases} \quad (1)$$

cujos parâmetros são descritos abaixo.

Os parâmetros relacionados à praga são  $\alpha_1$ ,  $\mu_1$  e  $\mu_2$ , que são as taxas de, respectivamente, pupas que dão origem a indivíduos adultos, mortalidade do indivíduo adulto e mortalidade da pupa. As funções  $\Phi_1(M)$  e  $f_1(P, G)$  correspondem a taxa per capita de crescimento natural da população da praga e função de predação do parasitóide sobre a praga, respectivamente. Observe que a fase de larva está embutida no parâmetro  $\Phi_1(M)$ .

Os parâmetros relacionados ao parasitóide são  $\alpha_3$ ,  $\mu_3$  e  $\mu_4$ , que são as taxas de, respectivamente, larvas do parasitóide que, passando pela fase de pupa, vão originar indivíduos adultos, mortalidade do indivíduo adulto e mortalidade das fases de larva e pupa. As funções  $\Phi_2(G)$  e  $f_2(P, G)$  são, respectivamente, a taxa per capita de crescimento natural da população do parasitóide e função de crescimento da população do parasitóide decorrente do parasitismo. Observe que a fase de pupa está embutida nos parâmetros  $\alpha_3$  e  $\mu_4$ .

As funções  $f_1(\cdot)$  e  $f_2(\cdot)$  são aquelas que descrevem a interação entre as duas espécies. Esta interação depende, por exemplo, do encontro entre as duas populações, da capacidade de busca do parasitóide e de sua especificidade. Como a *Galleopsomyia fausta* parasita a pupa da minadora,  $f_1(\cdot)$  é chamada de função de predação e  $f_2(\cdot)$ , ganho do parasitismo. Estas funções são aproximadas por

$$\begin{cases} f_1(P, G) = k_1 PG \\ f_2(P, G) = k_2 PG, \end{cases}$$

ou seja, é assumido que exista um encontro aleatório entre o adulto do parasitóide e a pupa da praga, e desse encontro ocorre um decréscimo na população de pupas da praga, proporcional a uma taxa  $k_1$ . Em contraposição, para  $f_2(P, G)$ , a população de larvas do parasitóide é beneficiada por este encontro aleatório, de modo proporcional a uma taxa  $k_2$ . Estas aproximações são razoavelmente boas quando as populações  $P$  e  $G$  são abundantes, o que pode não ocorrer na prática. Entretanto, a utilização de expressões simples para descrever  $f_1(\cdot)$  e  $f_2(\cdot)$  facilita a obtenção de importantes resultados analíticos, nesta primeira análise da dinâmica da interação entre as duas populações. Em trabalhos futuros pretende-se explorar outras formas para  $f_1(\cdot)$  e  $f_2(\cdot)$ , incorporando o que acontece no campo como, por exemplo, a busca ativa pelas pupas da praga por parte da *Galleopsomyia fausta*.

Os parâmetros  $\alpha_1$ ,  $\alpha_3$ ,  $\mu_1$ ,  $\mu_2$ ,  $\mu_3$  e  $\mu_4$  são os parâmetros biológicos que podem ser medidos através de experimentos ou de dados encontrados na literatura. As taxas de crescimento natural  $\Phi_1(\cdot)$  e  $\Phi_2(\cdot)$  caracterizam as diferentes considerações sobre a dinâmica vital, sendo propostas três diferentes formas.

Na apresentação dos pontos de equilíbrio dos modelos é utilizada a notação  $N_{ji}^m$  para representar o  $i$ -ésimo ponto de equilíbrio do modelo  $m$  para as populações isoladas ( $j = 0$ ) ou para a interação entre as populações ( $j = 1$ ).

### 3 Primeiro modelo: crescimento linear

A primeira variante do modelo considera um crescimento dependente do tamanho das populações. Por isso, faz com que o termo referente ao crescimento natural das populações seja linear, proporcional à taxa de oviposição das fêmeas e ao tamanho da população. Assim, este modelo é caracterizado por

$$\begin{cases} \Phi_1(M) = \alpha_2 M \\ \Phi_2(G) = \alpha_4 G, \end{cases}$$

onde  $\alpha_2$  é a taxa de ovos que vão originar pupa da praga e  $\alpha_4$  é a taxa de oviposição da fêmea do parasitóide.

Portanto, substituindo os termos acima em (1), a primeira variante do modelo matemático proposto é descrita pelo sistema de equações diferenciais ordinárias

$$\begin{cases} \frac{dP}{dt} = \alpha_2 M^2 - (\alpha_1 + \mu_2)P - k_1 PG \\ \frac{dM}{dt} = \alpha_1 P - \mu_1 M \\ \frac{dL}{dt} = \alpha_4 G^2 - (\alpha_3 + \mu_4)L + k_2 PG \\ \frac{dG}{dt} = \alpha_3 L - \mu_3 G. \end{cases} \quad (2)$$

Este sistema dinâmico será estudado em regime estacionário.

#### 3.1 Populações isoladas

No equilíbrio, as quatro equações do sistema em (2), quando  $k_1 = k_2 = 0$ , podem ser desacopladas em dois sistemas com duas equações cada. Esta situação representa as duas populações isoladas.

Os pontos de equilíbrio podem ser expressos em termos de

$$R_1 = \frac{\alpha_1 \alpha_2}{\mu_1 (\alpha_1 + \mu_2)} \quad (3)$$

e

$$R_2 = \frac{\alpha_3 \alpha_4}{\mu_3 (\alpha_3 + \mu_4)}. \quad (4)$$

Observe que  $R_1$  refere-se à praga e  $R_2$  ao parasitóide. Ambos estão relacionados à capacidade de produção de descendentes viáveis. Por exemplo, para  $R_1$  temos:  $R_1 = (\alpha_1 \mu_1^{-1}) [\alpha_2 (\alpha_1 + \mu_2)^{-1}]$ , onde  $(\alpha_1 + \mu_2)^{-1}$  é a vida média da fase de pupa;  $\alpha_1 (\alpha_1 + \mu_2)^{-1}$  é a probabilidade das pupas que sobrevivem este período originarem adultos;  $\mu_1^{-1}$  é a

vida média do inseto adulto e  $\alpha_2\mu_1^{-1}$  é a quantidade de ovos viáveis postos por um inseto adulto que sobrevive este período de tempo. Uma interpretação semelhante pode ser feita para  $R_2$ .

Cada uma das populações isoladas apresenta dois pontos de equilíbrio. O primeiro é dado pelas soluções triviais  $N_{01}^1 = (0, 0)$  e  $N_{03}^1 = (0, 0)$ , e o segundo é dado pelas soluções não-triviais

$$\begin{aligned} N_{02}^1 &= (\overline{P}_2, \overline{M}_2) = \left( \frac{\mu_1}{\alpha_1} R_1^{-1}, R_1^{-1} \right) \\ N_{04}^1 &= (\overline{L}_2, \overline{G}_2) = \left( \frac{\mu_3}{\alpha_3} R_2^{-1}, R_2^{-1} \right), \end{aligned} \quad (5)$$

onde  $N_{01}^1$  e  $N_{02}^1$  são os pontos de equilíbrio da população da praga e  $N_{03}^1$  e  $N_{04}^1$  são os pontos de equilíbrio da população do parasitóide.

Para as populações isoladas, as matrizes jacobianas dos dois sistemas são dadas por

$$J_1 = \begin{pmatrix} -\alpha_1 - \mu_2 & 2\alpha_2 M \\ \alpha_1 & -\mu_1 \end{pmatrix} \quad e \quad J_2 = \begin{pmatrix} -\alpha_3 - \mu_4 & 2\alpha_4 G \\ \alpha_3 & -\mu_3 \end{pmatrix}, \quad (6)$$

onde  $J_1$  é a matriz jacobiana das equações em (2) referentes à população da praga e  $J_2$  é a matriz jacobiana das equações em (2) referentes à população do parasitóide.

Para o estudo da estabilidade local dos pontos de equilíbrio é necessário analisar o polinômio característico dado por

$$\Psi(\lambda) = \det(J - \lambda I) = 0, \quad (7)$$

onde  $\det(\cdot)$  é o determinante da matriz. Assim, deve-se encontrar os autovalores  $\lambda_1$  e  $\lambda_2$  da matriz jacobiana do sistema, calculada no ponto de equilíbrio em estudo. Se a parte real de todos os autovalores for negativa, então o ponto de equilíbrio é estável [5].

Para sistemas com duas equações diferenciais ordinárias, a análise da estabilidade do ponto de equilíbrio é dada pelas raízes do polinômio de segundo grau, ou  $\Psi(\lambda) = 0$ . Assim, para que o ponto de equilíbrio seja estável deve-se ter

$$\text{tr}(J[N_{ii}]) < 0 \quad (8)$$

e

$$\det(J[N_{ii}]) > 0, \quad (9)$$

onde  $\text{tr}(\cdot)$  indica o traço da matriz. Caso estas condições sejam satisfeitas, o ponto de equilíbrio é estável [5].

Assim, a partir do jacobiano no equilíbrio, as condições (8) e (9) mostram que as soluções triviais  $N_{01}^1$  (população da praga) e  $N_{03}^1$  (população do parasitóide) são pontos de equilíbrio estáveis, enquanto que as não triviais  $N_{02}^1$  (população da praga) e  $N_{04}^1$  (população do parasitóide) são pontos de equilíbrio instáveis.

Analisando qualitativamente as soluções não-triviais  $N_{02}^1$  e  $N_{04}^1$  no plano de fase, verificamos que um pequeno aumento nas populações em torno destes pontos de equilíbrio resulta em uma explosão populacional. Por outro lado, um pequeno decréscimo faz com que as populações se extingam. Por isso, os pontos  $N_{02}^1$  e  $N_{04}^1$  são chamados de pontos de ruptura (“breaking point”).

### 3.2 Interação entre as populações

Para as duas populações em interação, obtemos dois pontos de equilíbrio. O primeiro ponto é a solução trivial  $N_{11}^1 = (0, 0, 0, 0)$ , e o segundo, o não trivial, é dado por  $N_{12}^1 = (\overline{P}_2, \overline{M}_2, \overline{L}_2, \overline{G}_2)$ , onde

$$\left\{ \begin{array}{l} \overline{P}_2 = \frac{\alpha_4 \mu_1^2 (\alpha_1 + \mu_2)}{\alpha_1^2 \alpha_2 \alpha_4 + k_1 k_2 \mu_1^2} + \frac{k_1 \mu_1^2 \mu_3 (\alpha_3 + \mu_4)}{\alpha_1^2 \alpha_2 \alpha_3 \alpha_4 + k_1 k_2 \alpha_3 \mu_1^2} \\ \overline{M}_2 = \frac{\alpha_1 \alpha_4 \mu_1 (\alpha_1 + \mu_2)}{\alpha_1^2 \alpha_2 \alpha_4 + k_1 k_2 \mu_1^2} + \frac{\alpha_1 k_1 \mu_1 \mu_3 (\alpha_3 + \mu_4)}{\alpha_1^2 \alpha_2 \alpha_3 \alpha_4 + k_1 k_2 \alpha_3 \mu_1^2} \\ \overline{L}_2 = \frac{\mu_3^2 (\alpha_3 + \mu_4)}{\alpha_3^2 \alpha_4} - \frac{k_2 \mu_1^2 \mu_3 (\alpha_1 + \mu_2)}{\alpha_1^2 \alpha_2 \alpha_3 \alpha_4 + k_1 k_2 \mu_1^2 \alpha_3} - \frac{k_1 k_2 \mu_1^2 \mu_3^2 (\alpha_3 + \mu_4)}{\alpha_1^2 \alpha_2 \alpha_3^2 \alpha_4^2 + k_1 k_2 \alpha_3^2 \alpha_4 \mu_1^2} \\ \overline{G}_2 = \frac{\mu_3 (\alpha_3 + \mu_4)}{\alpha_3 \alpha_4} - \frac{k_2 \mu_1^2 (\alpha_1 + \mu_2)}{\alpha_1^2 \alpha_2 \alpha_4 + k_1 k_2 \mu_1^2} - \frac{k_1 k_2 \mu_1^2 \mu_3 (\alpha_3 + \mu_4)}{\alpha_1^2 \alpha_2 \alpha_3 \alpha_4^2 + k_1 k_2 \alpha_3 \alpha_4 \mu_1^2} \end{array} \right. \quad (10)$$

Note que deve-se ter  $\overline{L}_2 > 0$  e  $\overline{G}_2 > 0$  em (10). Assim, para a existência de  $N_{12}^1$ , é necessária que seja satisfeita a condição

$$\overline{P}_2 < \frac{\mu_3 (\alpha_3 + \mu_4)}{\alpha_3 k_2}, \quad (11)$$

ou seja, para  $0 < \overline{P}_2 < \mu_3 (\alpha_3 + \mu_4) k_2 \alpha_3^{-1}$  obtêm-se valores positivos de  $\overline{L}_2$  e  $\overline{G}_2$ ; para  $\overline{P}_2 > \mu_3 (\alpha_3 + \mu_4) k_2 \alpha_3^{-1}$ , então  $\overline{L}_2$  e  $\overline{G}_2$  são nulos.

Para o estudo da estabilidade local dos pontos de equilíbrio, é necessário analisar a expressão da matriz jacobiana do sistema dado por (2), ou seja

$$J = \begin{pmatrix} -\alpha_1 - \mu_2 - k_1 G & 2\alpha_2 M & 0 & -k_1 P \\ \alpha_1 & -\mu_1 & 0 & 0 \\ k_2 G & 0 & -\alpha_3 - \mu_4 & 2\alpha_4 G + k_2 P \\ 0 & 0 & \alpha_3 & -\mu_3 \end{pmatrix}. \quad (12)$$

Observe que a matriz expressa acima calculada na solução trivial  $N_{11}^1$ , ou seja,  $J [N_{11}^1]$ , é uma matriz bloco diagonal. Portanto, é possível analisar as condições em (8) e (9) para cada submatriz, obtendo condições idênticas à análise de  $N_{01}^1$  e  $N_{03}^1$ . Assim, através de manipulações algébricas, resulta que  $N_{11}^1$  é um ponto de equilíbrio estável.

A estabilidade local de  $N_{12}^1$  pode ser avaliada através de processos numéricos, devido a dimensão e complexidade da análise da expressão (7), com a matriz jacobiana do sistema expressa em (12). Porém, como  $N_{11}^1$  é um ponto de equilíbrio sempre estável, espera-se verificar numericamente que  $N_{12}^1$  é, novamente, um ponto de ruptura (“breaking point”) e, dessa forma, seu equilíbrio é instável. Em relação a “breaking point”, a interação desloca os valores de ruptura para maior e menor, respectivamente, para a praga e parasitóide, em comparação aos valores das populações isoladas.

## 4 Segundo modelo: controle intra-específico

O segundo modelo considera que cada uma das populações é controlada intrinsecamente. Assim, as taxas de crescimento natural das duas populações  $\Phi_1(M)$  e  $\Phi_2(G)$  incorporam um controle intra-específico no sentido de evitar a extinção e a superpopulação. Portanto, o modelo é caracterizado por

$$\begin{cases} \Phi_1(M) = \alpha_2 \frac{1}{\sqrt{M}} \\ \Phi_2(G) = \alpha_4 \frac{1}{\sqrt{G}}, \end{cases}$$

onde os parâmetros  $\alpha_2$  e  $\alpha_4$  apresentam o mesmo significado biológico do modelo anterior.

Portanto, substituindo os termos acima em (1), a segunda variante do modelo matemático proposto é descrita por

$$\begin{cases} \frac{dP}{dt} = \alpha_2 \sqrt{M} - (\alpha_1 + \mu_2)P - k_1 PG \\ \frac{dM}{dt} = \alpha_1 P - \mu_1 M \\ \frac{dL}{dt} = \alpha_4 \sqrt{G} - (\alpha_3 + \mu_4)L + k_2 PG \\ \frac{dG}{dt} = \alpha_3 L - \mu_3 G. \end{cases} \quad (13)$$

Este sistema dinâmico será estudado em regime estacionário.

### 4.1 Populações isoladas

De forma semelhante ao modelo anterior, no equilíbrio e para as duas populações isoladas, ou seja, para  $k_1 = k_2 = 0$ , as quatro equações do sistema em (13) podem ser desacopladas em dois sistemas com duas equações cada.

Cada uma das populações isoladas apresenta dois pontos de equilíbrio. O primeiro é a solução trivial  $N_{01}^2 = (0, 0)$  e  $N_{03}^2 = (0, 0)$ , e o segundo é a solução não trivial

$$\begin{aligned} N_{02}^2 &= (\overline{P}_2, \overline{M}_2) = \left( \frac{\alpha_2}{(\alpha_1 + \mu_2)} R_1, R_1^2 \right) \\ N_{04}^2 &= (\overline{L}_2, \overline{G}_2) = \left( \frac{\alpha_4}{(\alpha_3 + \mu_4)} R_2, R_2^2 \right) \end{aligned} \quad (14)$$

onde  $R_1$  e  $R_2$  são dados por (3) e (4), respectivamente;  $N_{01}^2$  e  $N_{02}^2$  são os pontos de equilíbrio da população da praga e  $N_{03}^2$  e  $N_{04}^2$  são os pontos de equilíbrio da população do parasitóide.

Para as populações isoladas, as matrizes jacobianas dos dois sistemas são dadas por

$$J_1 = \begin{pmatrix} -\alpha_1 - \mu_2 & \frac{\alpha_2}{2\sqrt{M}} \\ \alpha_1 & -\mu_1 \end{pmatrix} \quad e \quad J_2 = \begin{pmatrix} -\alpha_3 - \mu_4 & \frac{\alpha_4}{2\sqrt{G}} \\ \alpha_3 & -\mu_3 \end{pmatrix}, \quad (15)$$

onde  $J_1$  é a matriz jacobiana das equações em (13) referentes à população da praga e  $J_2$  é a matriz jacobiana das equações em (13) referentes à população do parasitóide.

Para o estudo da estabilidade local das soluções triviais  $N_{01}^2$  e  $N_{03}^2$ , observe que as matrizes jacobianas dos sistemas não são definidas nos pontos  $M = 0$  e  $G = 0$ . Analisando a primeira e a terceira equações de (13), quando  $M$  e  $G$  são próximos de zero tem-se que

$$\begin{cases} \frac{dP}{dt} \simeq \alpha_2 \sqrt{M} \\ \frac{dL}{dt} \simeq \alpha_4 \sqrt{G}. \end{cases}$$

As soluções destas equações são dadas em termos de funções exponenciais do tipo  $e^{at}$ , com  $a > 0$  [2]. Assim, como o lado direito das equações é composto por um termo estritamente positivo, tais soluções crescem indefinidamente, caracterizando  $N_{01}^2$  e  $N_{03}^2$  como pontos de equilíbrio instáveis.

Para o estudo da estabilidade local das soluções não-triviais, a partir dos jacobianos, dados por (15), nos dois pontos de equilíbrio avaliou-se as condições expressas em (8) e (9). Não foram encontradas restrições para que tais condições fossem satisfeitas, ou seja, não existe um valor limiar para a estabilidade dos pontos. Portanto,  $N_{02}^2$  e  $N_{04}^2$  são sempre pontos de equilíbrio estáveis.

## 4.2 Interação entre as populações

Para as duas populações em interação, o primeiro ponto de equilíbrio é a solução trivial  $N_{11}^2 = (0, 0, 0, 0)$ .

No cálculo das soluções não-triviais, é obtido um polinômio em  $\bar{P}$  ( $Pol(\bar{P})$ ) de quinto grau e expressões para  $\bar{M}$ ,  $\bar{L}$  e  $\bar{G}$  em função de  $\bar{P}$  dados por

$$\begin{cases} \bar{M} = \alpha_1 \bar{P} \mu_1^{-1} \\ \bar{L} = \alpha_3 \alpha_4^2 \left[ \mu_3 (\alpha_3 + \mu_4)^2 \left( 1 - \frac{k_2 \alpha_3 \bar{P}}{\mu_3 (\alpha_3 + \mu_4)} \right)^2 \right]^{-1} \\ \bar{G} = \alpha_3^2 \alpha_4^2 \mu_3^{-1} \left[ \mu_3 (\alpha_3 + \mu_4)^2 \left( 1 - \frac{k_2 \alpha_3 \bar{P}}{\mu_3 (\alpha_3 + \mu_4)} \right)^2 \right]^{-1} \\ Pol(\bar{P}) = c_5 \bar{P}^5 + c_4 \bar{P}^4 + c_3 \bar{P}^3 + c_2 \bar{P}^2 + c_1 \bar{P} + c_0, \end{cases} \quad (16)$$

onde

$$\begin{aligned} c_5 &= \mu_1 \alpha_3^4 k_2^4 (\alpha_1 + \mu_2)^2 \mu_3^{-4} \\ c_4 &= - \left[ 4 \mu_1 \alpha_3^3 k_2^3 (\alpha_1 + \mu_2)^2 (\alpha_3 + \mu_4) \mu_3^{-3} + \alpha_1 \alpha_2^2 \alpha_3^4 k_2^4 \mu_3^{-4} \right] \\ c_3 &= 2 \mu_1 \alpha_3^2 k_2^2 (\alpha_1 + \mu_2) \mu_3^{-2} \left[ 2 (\alpha_1 + \mu_2) (\alpha_3 + \mu_4)^2 + (\alpha_1 + \mu_2) (\alpha_3 + \mu_4)^2 + \right. \\ &\quad \left. \alpha_3^2 \alpha_4^2 k_1 \mu_3^{-2} \right] + 4 \alpha_1 \alpha_2^2 \alpha_3^3 k_2^3 (\alpha_3 + \mu_4) \mu_3^{-3} \end{aligned} \quad (17)$$



$$\begin{aligned}
c_2 &= - \left\{ 4\mu_1\alpha_3k_2(\alpha_1 + \mu_2)(\alpha_3 + \mu_4)\mu_3^{-1} [(\alpha_1 + \mu_2)(\alpha_3 + \mu_4)^2 + \alpha_3^2\alpha_4^2k_1\mu_3^{-2}] + \right. \\
&\quad \left. 6\alpha_1\alpha_2^2\alpha_3^2k_2^2(\alpha_3 + \mu_4)^2\mu_3^{-2} \right\} \\
c_1 &= \mu_1 [(\alpha_1 + \mu_2)(\alpha_3 + \mu_4)^2 + \alpha_3^2\alpha_4^2k_1\mu_3^{-2}]^2 + 4\alpha_1\alpha_2^2\alpha_3k_2(\alpha_3 + \mu_4)^3\mu_3^{-1} \\
c_0 &= -\alpha_1\alpha_2^2(\alpha_3 + \mu_4)^4.
\end{aligned}$$

Observe que  $c_5, c_3, c_1 > 0$  e  $c_4, c_2, c_0 < 0$  e, portanto, o polinômio em  $\bar{P}$  possui pelo menos uma raiz (ou três ou cinco raízes) real positiva. Através de um algoritmo numérico é possível obter as raízes reais positivas do polinômio em  $\bar{P}$  e, conseqüentemente, os valores correspondentes a  $\bar{M}, \bar{L}$  e  $\bar{G}$  em (16). Cada solução  $N_{1i>1}^2 = (\bar{P}_i, \bar{M}_i, \bar{L}_i, \bar{G}_i)$  corresponde a um ponto de equilíbrio do modelo proposto.

Da segunda equação de (16) observa-se a mesma condição expressa em (11), com  $\bar{P}$  no lugar de  $\bar{P}_2$ . No modelo de crescimento linear a condição (11) relacionou-se com a existência do ponto de equilíbrio. Neste modelo, porém, esta condição separa duas regiões de comportamentos diferentes. Se (11) for satisfeita, então  $\bar{P}$  tem valores próximos aos dados por (14) e em caso contrário,  $\bar{P}$  tem valores próximos de zero.

Para o estudo da estabilidade local dos pontos de equilíbrio é necessário analisar a matriz jacobiana do sistema em (13) dada por

$$J = \begin{pmatrix} -\alpha_1 - \mu_2 - k_1G & \frac{\alpha_2}{2\sqrt{M}} & 0 & -k_1P \\ \alpha_1 & -\mu_1 & 0 & 0 \\ k_2G & 0 & -\alpha_3 - \mu_4 & \frac{\alpha_4}{2\sqrt{G}} + k_2P \\ 0 & 0 & \alpha_3 & -\mu_3 \end{pmatrix}. \quad (18)$$

Observe que a matriz acima não é definida para a solução trivial. Assim, a análise da estabilidade de  $N_{11}^2$  deve ser feita de modo semelhante à realizada para os pontos  $N_{01}^2$  e  $N_{03}^2$ , ou seja, através da análise da primeira e terceira equações do sistema em (13). Desta forma, conclui-se que o ponto  $N_{11}^2$  é instável.

Para cada ponto de equilíbrio não-trivial, obtido a partir de (16) e (17), deve-se estudar a estabilidade local do ponto através de processo numérico, procedendo a análise da equação em (7).

## 5 Terceiro modelo: capacidade de suporte do meio-ambiente

A terceira variante do modelo genérico inclui um fator limitante para o crescimento natural das populações, ou seja, o crescimento de ambas as populações é controlado

pela capacidade do meio-ambiente. Assim, este modelo é caracterizado por

$$\begin{cases} \Phi_1(M) = \alpha_2 \left(1 - \frac{M}{c_1}\right) \\ \Phi_2(G) = \alpha_4 \left(1 - \frac{G}{c_2}\right), \end{cases}$$

onde  $\alpha_2$  e  $\alpha_4$  possuem o mesmo significado dos modelos anteriores e os parâmetros  $c_1 > 0$  e  $c_2 > 0$  referem-se aos limites superiores que as populações  $M$  e  $G$ , respectivamente, atingem decorrentes da capacidade limitada do meio.

Assim, substituindo os termos acima em (1), a terceira variante do modelo é descrita por

$$\begin{cases} \frac{dP}{dt} = \alpha_2 M \left(1 - \frac{M}{c_1}\right) - (\alpha_1 + \mu_2)P - k_1 PG \\ \frac{dM}{dt} = \alpha_1 P - \mu_1 M \\ \frac{dL}{dt} = \alpha_4 G \left(1 - \frac{G}{c_2}\right) - (\alpha_3 + \mu_4)L + k_2 PG \\ \frac{dG}{dt} = \alpha_3 L - \mu_3 G. \end{cases} \quad (19)$$

Este sistema dinâmico será estudado em regime estacionário.

### 5.1 Populações isoladas

No equilíbrio, as equações do sistema (19) com  $k_1 = k_2 = 0$  podem ser desacopladas em dois sistemas com duas equações cada, representando as duas populações isoladas.

Cada uma das populações apresenta dois pontos de equilíbrio. O primeiro é a solução trivial  $N_{01}^3 = (0, 0)$  e  $N_{03}^3 = (0, 0)$ , e o segundo é dado pela solução não-trivial

$$\begin{aligned} N_{02}^3 &= (\overline{P}_2, \overline{M}_2) = \left( \frac{\mu_1 c_1}{\alpha_1} [1 - R_1^{-1}], c_1 [1 - R_1^{-1}] \right) \\ N_{04}^3 &= (\overline{L}_2, \overline{G}_2) = \left( \frac{\mu_3 c_2}{\alpha_3} [1 - R_2^{-1}], c_2 [1 - R_2^{-1}] \right), \end{aligned} \quad (20)$$

onde  $R_1$  e  $R_2$  são dados por (3) e (4), respectivamente;  $N_{01}^3$  e  $N_{02}^3$  são os pontos de equilíbrio da população da praga e  $N_{03}^3$  e  $N_{04}^3$  são os pontos de equilíbrio da população do parasitóide. Note que para a existência de  $N_{02}^3$  deve-se ter  $R_1 > 1$  e para a existência de  $N_{04}^3$  deve-se ter  $R_2 > 1$ .

Para as populações isoladas, as matrizes jacobianas dos dois sistemas são dadas por

$$J_1 = \begin{pmatrix} -(\alpha_1 + \mu_2) & \alpha_2 - \frac{2\alpha_2 M}{c_1} \\ \alpha_1 & -\mu_1 \end{pmatrix} \text{ e } J_2 = \begin{pmatrix} -(\alpha_3 + \mu_4) & \alpha_4 - \frac{2\alpha_4 G}{c_2} \\ \alpha_3 & -\mu_3 \end{pmatrix}, \quad (21)$$

onde  $J_1$  é a matriz jacobiana das equações em (19) referentes à população da praga e  $J_2$  é a matriz jacobiana das equações em (19) referentes à população do parasitóide.

Para o estudo da estabilidade local dos pontos de equilíbrio deve-se avaliar as condições apresentadas em (8) e (9). Assim, a partir do jacobiano calculado nos pontos de equilíbrio, decorre que as soluções triviais  $N_{01}^3$  e  $N_{03}^3$  são pontos de equilíbrio estáveis se  $R_1 < 1$  e  $R_2 < 1$ , respectivamente. Caso contrário, tem-se que as soluções não-triviais  $N_{02}^3$  e  $N_{04}^3$  passam a ser pontos de equilíbrio estáveis se  $R_1 > 1$  e  $R_2 > 1$ , respectivamente.

## 5.2 Interação entre as populações

Para as populações em interação obtemos dois pontos de equilíbrio. O primeiro é a solução trivial  $N_{11}^3 = (0, 0, 0, 0)$ , e o segundo é a solução não-trivial  $N_{12}^3 = (\overline{P}_2, \overline{M}_2, \overline{L}_2, \overline{G}_2)$ , dada por

$$\begin{cases} \overline{P}_2 = \frac{c_1 \alpha_1 \alpha_4 \mu_1^2 (\alpha_1 + \mu_2 + c_2 k_1)}{\alpha_1^3 \alpha_2 \alpha_4 + c_1 c_2 \alpha_1 \mu_1^2 k_1 k_2} (R_3 - 1) \\ \overline{M}_2 = \frac{c_1 \alpha_1 \alpha_4 \mu_1 (\alpha_1 + \mu_2 + c_2 k_1)}{\alpha_1^2 \alpha_2 \alpha_4 + c_1 c_2 \mu_1^2 k_1 k_2} (R_3 - 1) \\ \overline{L}_2 = \frac{c_2 \mu_3}{\alpha_3} (1 - R_2^{-1}) + \frac{c_1 c_2 \mu_1^2 \mu_3 k_2 (\alpha_1 + \mu_2 + c_2 k_1)}{\alpha_1^2 \alpha_2 \alpha_3 \alpha_4 + c_1 c_2 \mu_1^2 \alpha_3 k_1 k_2} (R_3 - 1) \\ \overline{G}_2 = c_2 (1 - R_2^{-1}) + \frac{c_1 c_2 \mu_1^2 k_2 (\alpha_1 + \mu_2 + c_2 k_1)}{\alpha_1^2 \alpha_2 \alpha_4 + c_1 c_2 \mu_1^2 k_1 k_2} (R_3 - 1), \end{cases} \quad (22)$$

onde

$$R_3 = \frac{\alpha_1^2 \alpha_2 \alpha_3 \alpha_4 + c_2 \alpha_1 \mu_1 \mu_3 k_1 (\alpha_3 + \mu_4)}{\alpha_1 \alpha_3 \alpha_4 \mu_1 (\alpha_1 + \mu_2 + c_2 k_1)}, \quad (23)$$

e  $R_2$  é dado por (4).

Observe que deve-se ter  $\overline{P}_2 > 0$ ,  $\overline{M}_2 > 0$ ,  $\overline{L}_2 > 0$  e  $\overline{G}_2 > 0$  em (22), implicando, pelas expressões de  $\overline{P}_2$  e  $\overline{M}_2$ , em  $R_3 > 1$ . Pode-se mostrar que a coexistência entre as populações é possível quando  $R_1 > 1$  e  $R_2 > 1$  ou quando  $R_1 > 1$  e  $R_2 \lesssim 1$ . Esta proximidade depende dos valores dos parâmetros e mais diretamente de  $k_1$ .

Note que a expressão de  $R_3$  em (23) pode ser vista como o quociente de duas funções lineares em  $k_1$ . Analisando as condições em que estas retas crescentes se interceptam e, portanto, quando as condições de existência de  $N_{12}^3$  são satisfeitas, é obtido um limiar para  $k_1$  dado por

$$k_1^* = \frac{\alpha_3 \alpha_4 \mu_1 (\alpha_1 + \mu_2) - \alpha_1 \alpha_2 \alpha_3 \alpha_4}{c_2 \mu_1 \mu_3 (\alpha_3 + \mu_4) - c_2 \alpha_3 \alpha_4 \mu_1}. \quad (24)$$

Assim, para  $0 < k_1 < k_1^*$  as duas condições de existência da solução  $N_{12}^3$  são satisfeitas. Para  $k_1 > k_1^*$  a população da praga é deslocada, passando a existir apenas a população do parasitóide. Note que para  $k_1 = 0$  tem-se  $R_3 = R_1$  e para  $k_1$  muito grande,  $R_3$  tende a  $R_2^{-1}$ .

Para o estudo da estabilidade local dos pontos de equilíbrio deve-se analisar a matriz jacobiana do sistema (19) dada por

$$J = \begin{pmatrix} -(\alpha_1 + \mu_2) - k_1G & \alpha_2 - \frac{2\alpha_2M}{c_1} & 0 & -k_1P \\ \alpha_1 & -\mu_1 & 0 & 0 \\ k_2G & 0 & -(\alpha_3 + \mu_4) & \alpha_4 - \frac{2\alpha_4G}{c_2} + k_2P \\ 0 & 0 & \alpha_3 & -\mu_3 \end{pmatrix}. \quad (25)$$

Observe que a matriz expressa acima calculada na solução trivial  $N_{11}^3$  é uma matriz bloco diagonal. Portanto, mais uma vez é possível analisar as condições em (8) e (9) para cada submatriz, obtendo condições semelhantes à análise de  $N_{01}^3$  e  $N_{03}^3$ . Assim, tem-se que se  $R_1 < 1$  e  $R_2 < 1$  então  $N_{11}^3$  é um ponto de equilíbrio estável.

A estabilidade local da solução não-trivial pode ser estudada através de processos numéricos, procedendo a análise da expressão (7), com a matriz jacobiana em (25) calculada no ponto  $N_{12}^3$ .

Estes resultados podem ser melhor compreendidos na próxima subseção.

### 5.3 Capacidade ilimitada: $(c_1, c_2) \rightarrow \infty$

Para a capacidade ilimitada do meio-ambiente, ou seja,  $(c_1, c_2) \rightarrow \infty$ , os termos referentes ao crescimento natural das populações passa a ser constante, proporcionais apenas às taxas  $\alpha_2$  e  $\alpha_4$ . Assim, as funções  $\Phi_1(\cdot)$  e  $\Phi_2(\cdot)$  são expressas por

$$\begin{cases} \Phi_1(M) = \alpha_2 \\ \Phi_2(G) = \alpha_4, \end{cases}$$

e a terceira variante do modelo genérico passa a ser caracterizada por

$$\begin{cases} \frac{dP}{dt} = \alpha_2M - (\alpha_1 + \mu_2)P - k_1PG \\ \frac{dM}{dt} = \alpha_1P - \mu_1M \\ \frac{dL}{dt} = \alpha_4G - (\alpha_3 + \mu_4)L + k_2PG \\ \frac{dG}{dt} = \alpha_3L - \mu_3G. \end{cases} \quad (26)$$

No equilíbrio, quando  $k_1 = k_2 = 0$ , as populações isoladas apresentam o ponto de equilíbrio trivial. Para o estudo da estabilidade local das soluções triviais, analisando as soluções do tipo  $N(t) = ve^{\lambda t}$  para cada população, com  $\lambda$  sendo os autovalores do polinômio característico associado ao sistema linear, tem-se que se  $R_1 < 1$  a solução trivial para a população da praga é um ponto de equilíbrio estável. De modo semelhante, se  $R_2 < 1$  a solução trivial para a população do parasitóide também é um ponto de equilíbrio estável.

Ao fazer  $(c_1, c_2) \rightarrow \infty$  os equilíbrios não triviais dados por (20) não desaparecem; pelo contrário, todas as populações crescem indefinidamente, devido a não limitação dos recursos. Por isso, por exemplo, se  $R_1 > 1$  e  $R_2 < 1$ , então a população da praga explode e a do parasitóide tende à extinção.

Para as duas populações em interação, obtemos dois pontos de equilíbrio. O primeiro é a solução trivial e o segundo é a solução não-trivial dada por

$$\left\{ \begin{array}{l} \bar{P} = \frac{\mu_3 (\alpha_3 + \mu_4)}{\alpha_3 k_2} (1 - R_2) \\ \bar{M} = \frac{\alpha_1 \mu_3 (\alpha_3 + \mu_4)}{\mu_1 \alpha_3 k_2} (1 - R_2) \\ \bar{L} = \frac{\mu_3 (\alpha_1 + \mu_2)}{\alpha_3 k_1} (R_1 - 1) \\ \bar{G} = \frac{(\alpha_1 + \mu_2)}{k_1} (R_1 - 1), \end{array} \right. \quad (27)$$

onde  $R_1$  e  $R_2$  são dados por (3) e (4), respectivamente.

Observe que esta solução pode ser obtida da equação (22), quando as capacidades do meio são limitadas, tomando os limites  $(c_1, c_2) \rightarrow \infty$ . Para isso, reescreve-se (22) como

$$\left\{ \begin{array}{l} \bar{P}'_2 = \frac{c_1 c_2 \alpha_1 \mu_1^2 \mu_3 k_1 (\alpha_3 + \mu_4)}{\alpha_1^3 \alpha_2 \alpha_3 \alpha_4 + c_1 c_2 \alpha_1 \alpha_3 \mu_1^2 k_1 k_2} (R'_3 + 1) (1 - R_2) \\ \bar{M}'_2 = \frac{c_1 c_2 \alpha_1 \mu_1 \mu_3 k_1 (\alpha_3 + \mu_4)}{\alpha_1^2 \alpha_2 \alpha_3 \alpha_4 + c_1 c_2 \alpha_1 \alpha_3 \mu_1^2 k_1 k_2} (R'_3 + 1) (1 - R_2) \\ \bar{L}'_2 = \frac{c_2 \mu_3}{\alpha_3} (1 - R_2^{-1}) + \frac{c_1 c_2^2 \mu_1^2 \mu_3^2 k_1 k_2 (\alpha_3 + \mu_4)}{\alpha_1^2 \alpha_2 \alpha_3^2 \alpha_4^2 + c_1 c_2 \mu_1^2 \alpha_3^2 \alpha_4 k_1 k_2} (R'_3 + 1) (1 - R_2) \\ \bar{G}'_2 = c_2 (1 - R_2^{-1}) + \frac{c_1 c_2^2 \mu_1^2 \mu_3 k_1 k_2 (\alpha_3 + \mu_4)}{\alpha_1^2 \alpha_2 \alpha_3 \alpha_4^2 + c_1 c_2 \mu_1^2 \alpha_3 \alpha_4 k_1 k_2} (R'_3 + 1) (1 - R_2), \end{array} \right. \quad (28)$$

com

$$R'_3 = \frac{\alpha_3 \alpha_4 (\alpha_1 + \mu_2)}{c_2 \mu_3 k_1 (\alpha_3 + \mu_4)} \frac{(R_1 - 1)}{(1 - R_2)},$$

e  $R_1$  e  $R_2$  dados por (3) e (4), respectivamente. Assim, note que (27) pode ser obtida a partir de (28), para  $c_1, c_2 \rightarrow \infty$ . Observe que deve-se ter  $\bar{P} > 0$ ,  $\bar{M} > 0$ ,  $\bar{L} > 0$  e  $\bar{G} > 0$  em (27). Assim, para a existência da solução não-trivial decorre que as expressões de  $\bar{P}$  e  $\bar{M}$  são positivas se  $R_2 < 1$  e as expressões de  $\bar{L}$  e  $\bar{G}$  são positivas se  $R_1 > 1$ . Assim, a coexistência só é possível se  $R_1 > 1$  e  $R_2 < 1$ .

No estudo da estabilidade local da solução trivial para as populações em interação, verificou-se que a matriz jacobiana do sistema em (26) calculada neste ponto é uma matriz bloco-diagonal. Assim, de acordo com as condições em (8) e (9) aplicadas a cada submatriz, tem-se que se  $R_1 < 1$  e  $R_2 < 1$  a solução trivial é um ponto de equilíbrio estável.

A estabilidade local da solução não-trivial expressa em (27) pode ser estudada através de processos numéricos.

## 6 Comparação entre os modelos

O primeiro modelo apresentado considera que as populações da praga e do parasitóide possuem um crescimento linear, proporcional à taxa de oviposição das fêmeas de cada espécie e ao número de indivíduos adultos presentes na população. Ao estudar os pontos de equilíbrio para as populações isoladas ( $k_1 = k_2 = 0$ ), expressos em (5), verificou-se que a solução trivial é sempre estável e a não-trivial é sempre instável. Uma pequena perturbação em torno deste último ponto pode levar à extinção das populações ou à explosão populacional.

O segundo modelo considera uma competição intra-específica que impede a ocorrência de extinção e superpopulação. Tal competição é bastante comum em populações de insetos, pois a superpopulação leva a escassez do alimento e conseqüente diminuição do nível populacional. Na análise dos pontos de equilíbrio para as populações isoladas ( $k_1 = k_2 = 0$ ), expressas em (14), obteve-se que as soluções triviais ( $N_{01}^2$  e  $N_{03}^2$ ) são sempre instáveis e as não-triviais ( $N_{02}^2$  e  $N_{04}^2$ ) são sempre estáveis, apresentando sentido biológico. No estudo da interação entre as populações ( $k_1 \neq 0$  e  $k_2 \neq 0$ ) foi obtido um polinômio de grau 5 para a variável  $P$ , expresso em (17), e, portanto, obtêm-se tantos pontos de equilíbrio  $N_{1i}^2$  quantos forem o número de raízes reais positivas do polinômio. A condição de existência de tais pontos, expressa em (11), está relacionada com a grandeza de  $k_2$ , ou seja, estimando-se a população de  $P$  em torno de  $10^4$ , tem-se que  $k_2$  deve ser menor que  $10^{-5}$ . Ainda, em simulações realizadas para a interação entre as populações, verificou-se que pequenas oscilações em torno deste limite podem implicar na extinção de uma das populações. Assim, o segundo modelo parece ser extremamente sensível com relação aos valores dos parâmetros  $k_1$  e  $k_2$ , indicando a necessidade de uma análise adimensional para tentar minimizar os efeitos de tais parâmetros.

O último modelo apresentado pressupõe as capacidades  $c_1$  e  $c_2$  referentes ao meio-ambiente (por exemplo: alimentação do inseto adulto, hiperparasitas, espaço físico, etc), como fatores limitantes do crescimento de ambas as populações. Os pontos de equilíbrio para as populações isoladas ( $k_1 = k_2 = 0$ ) estão expressos em (20). A estabilidade de tais pontos apresentou-se relacionada às constantes  $R_1$  (3) e  $R_2$  (4), respectivamente. Na interação entre as populações ( $k_1 \neq 0$  e  $k_2 \neq 0$ ), a solução trivial é estável se  $R_1 < 1$  e  $R_2 < 1$ . O ponto de equilíbrio não-trivial dado em (22) apresenta condições de existência relacionadas a  $R_1$  e  $R_2$ . Tais condições dependem dos parâmetros do modelo e de um valor limite para  $k_1$ , expresso em (24). A coexistência entre as populações da praga e do parasitóide é possível quando  $R_1 > 1$  e  $R_2 > 1$  ou quando  $R_1 > 1$  e  $R_2 \lesssim 1$ . Em resumo, basta ter  $R_1 > 1$  e uma condição fraca para  $R_2$ .

Quando a capacidade do meio é ilimitada ( $c_1, c_2 \rightarrow \infty$ ), ou seja, não existe saturação, verificou-se que o modelo 3 é simplificado, passando a ter taxas de crescimento natural constantes. Porém, ao estudar os pontos de equilíbrio para as populações isoladas ( $k_1 =$

$k_2 = 0$ ), encontrou-se a solução trivial, que é estável se  $R_1 < 1$  e  $R_2 < 1$ . A outra solução, a não-trivial, é quando as populações explodem, com a estabilidade dada por  $R_1 > 1$  e  $R_2 > 1$ . Na interação, ambas as populações são extintas se  $R_1 < 1$  e  $R_2 < 1$ . Porém, se  $R_1 > 1$  e  $R_2 < 1$ , então as populações coexistem, com o ponto de equilíbrio expresso em (27).

Para a realização de simulações sobre os modelos, deve-se estimar os parâmetros  $\alpha_{is}$  e  $\mu_{is}$ , de acordo com dados encontrados na literatura ou com a realização de experimentos biológicos. Atribuindo-se diversos valores a  $k_1$  e  $k_2$ , pode-se completar numericamente os estudos referentes à estabilidade dos pontos de equilíbrio não-triviais. Ainda, com a análise dos resultados obtidos para os pontos de equilíbrio, é possível definir valores apropriados para os parâmetros  $k_1$  e  $k_2$ , para que os modelos matemáticos propostos representem o fenômeno biológico o mais próximo possível da realidade.

## Referências

- [1] Cõnsoli, F. L., Zucchi, R. A. e Lopes, J. R. S. *Phyllocnistis citrella: a lagarta minadora dos citros*, Piracicaba: FEALQ, ESALQ-USP, 1996.
- [2] Edelstein-Keshet, L. *Mathematical models in biology*. New York, Mc-Graw Hill, 1988.
- [3] EMBRAPA. Centro Nacional de Monitoramento e Avaliação de Impacto Ambiental (Jaguariúna, SP), *Avaliação do risco da introdução de inimigos naturais exóticos para o controle da minadora da folha de citros, Phyllocnistis citrella (Lepidóptera: Gracilariidae)*. Jaguariúna, 1997. Projeto de Pesquisa em andamento.
- [4] Heppner, J. B. Citrus Leafminer, *Phyllocnistis citrella*, in: Florida, *Tropical Lepidoptera*, 4 (1), pp. 49-64, 1993.
- [5] Murray, J. D. *Mathematical Biology*, New York, Springer-Verlag, 1993.