

BIOLOGICAL CONTROL

Modelagem Matemática Aplicada ao Controle Biológico de *Ceratitis capitata* Wiedemann (Diptera: Tephritidae) por *Diachasmimorpha longicaudata* Ashmed (Hymenoptera: Braconidae) em *Citrus*

¹RODRIGO M. FREIRE, ²SILVIO PREGNOLATTO, ³JÚLIO M.M. WALDER E ¹CLÁUDIO J. VON ZUBEN

¹Depto. Zoologia, Universidade Estadual Paulista, UNESP, Av. 24A, 1515, Bela Vista, C. postal 199
13506-900, Rio Claro, SP

²Depto. Matemática Aplicada, Universidade, C. postal 6065, 13083-859, Campinas, SP

³Lab. Irradiação de Alimentos e Radioentomologia, Centro de Energia Nuclear na Agricultura (CENA), USP
C. postal 96, 13400-961, Piracicaba, SP

Neotropical Entomology 34(2):281-289 (2005)

Mathematical Modelling Applied to Biological Control of *Ceratitis capitata* (Wiedemann) (Diptera: Tephritidae), by *Diachasmimorpha longicaudata* (Ashmed) (Hymenoptera: Braconidae) in *Citrus*

ABSTRACT - The mathematical model proposed has the objectives: (1) to simulate the population dynamics of a tritrophic system composed by the Mediterranean-fruit-fly *Ceratitis capitata* (Wiedemann), the braconid wasp *Diachasmimorpha longicaudata* (Ashmed) and citric fruits; (2) help to better understand the main biological and ecological factors affecting the population interactions and (3) contribute to more efficient biological control programs. The methodology was based on the formulation of different equation systems, which described the interaction processes of the trophic system. Numerical resolutions and graphical representation of these equation systems were produced, using the computational program Matlab, version 6.1. The biological and ecological data necessary to formulate the mathematical equations were provided by specialists in *C. capitata* control, and on the literature related to the biological control of fruit flies in citrus cultivars in Brazil, mainly with parasitoid wasps, such as *D. longicaudata*. The simulation results suggest that the proposed model describes suitably the ecological system considered, and permit a better comprehension of its main biological and ecological characteristics. Consequently the model may help to choose the best way and moment to liberate the parasitoid wasps aiming to a more effective control of *C. capitata*.

KEY WORDS: Fruit-fly, wasp, model, simulation

RESUMO - O modelo matemático apresentado tem como objetivos: (1) simular as dinâmicas populacionais de um sistema hospedeiro parasitóide de três níveis tróficos composto pelas populações de mosca-do-mediterrâneo *Ceratitis capitata* (Wiedemann), vespa braconídea parasitóide *Diachasmimorpha longicaudata* (Ashmed) e frutos cítricos; (2) auxiliar no melhor entendimento dos principais fatores biológicos e ecológicos que regem as interações populacionais e (3) colaborar com programas mais eficientes de controle biológico para o sistema em questão. A metodologia empregada baseou-se na formulação de sistemas de equações de diferenças que descrevessem os processos de interação do sistema trófico. Posteriormente, foram elaboradas resoluções numéricas desses sistemas de equações e sua representação gráfica, utilizando-se o programa computacional Matlab, versão 6.1. Os dados biológicos e ecológicos necessários para a formulação das equações matemáticas foram fornecidos por especialistas em controle de *C. capitata* e retirados da literatura referente ao controle biológico das moscas-das-frutas em plantações de citros no Brasil, principalmente através da utilização de vespas parasitóides, como *D. longicaudata*. Os resultados obtidos nas simulações sugerem que o modelo proposto descreve adequadamente o sistema ecológico em questão e permite entender melhor suas principais características biológicas e ecológicas. Em consequência pode auxiliar na escolha do modo e momento para liberação da vespa parasitóide para o controle mais efetivo de *C. capitata*.

PALAVRAS-CHAVE: Mosca-das-frutas, vespa, modelo, simulação

As moscas-das-frutas pertencem à família Tephritidae, uma das maiores e economicamente mais importantes da ordem Diptera, com 4000 espécies em 500 gêneros (White & Elson-Harris 1992). Dessas, aproximadamente 861 espécies ocorrem no continente americano (Hernandez-Ortiz & Alua 1993). Estão entre as principais pragas que afetam a fruticultura em todo o mundo, pois causam destruição da polpa, manchas e perfurações em mais de quatrocentas espécies de frutos. Desta forma geram prejuízos consideráveis, elevando os custos de produção e limitando o mercado internacional dos países produtores.

Ceratitis capitata (Wiedemann) e as espécies do gênero *Anastrepha* são as moscas-das-frutas que maiores danos causam à fruticultura brasileira (Zucchi 1998). A mosca-do-mediterrâneo, *C. capitata*, encontra-se amplamente distribuída nas regiões produtoras do Brasil.

Pesquisas atuais em todo o mundo vêm demonstrando que o controle biológico das moscas-das-frutas, principalmente através de parasitóides braconídeos, como *Diachasmimorpha longicaudata* (Ashmed), é um método de grande destaque (Cancino 1996). Originária da Ásia, essa vespa parasitóide ataca larvas de Tephritidae em seu último estágio de desenvolvimento. No Brasil, além de atacar preferencialmente o gênero *Anastrepha* spp., também parasita *C. capitata* (Walder 2002).

O controle biológico de moscas-das-frutas em programas de diversos países baseia-se na produção e liberação de parasitóides em grande escala, visando uma rápida ação sobre a praga para que se obter a redução da população a níveis economicamente aceitáveis. A liberação inundativa objetiva causar mortalidade rápida na população de hospedeiros (Parra et al. 2002b).

A modelagem matemática vem se mostrando de grande utilidade em planejamentos de programas de controle de pragas (Bassanezi 2002). Modelos de simulação parasitóide-praga, desenvolvidos em programas de computadores, facilitam a adoção de medidas biológicas para controle da espécie praga. A confecção desses modelos depende da

alimentação com dados básicos sobre a praga, seu inimigo natural e da plantação que hospeda a praga (Parra et al. 2002c).

A modelagem matemática é considerada com um método científico de pesquisa que consiste na arte de transformar problemas reais em problemas matemáticos e resolvê-los interpretando suas soluções na linguagem do mundo real. As vantagens do emprego da modelagem em termos de pesquisas podem ser constatadas nos avanços obtidos em vários campos, dentre eles a biologia (Bassanezi 2002).

Os objetivos deste artigo são: propor um modelo matemático de simulação que descreva quantitativamente as dinâmicas populacionais de um sistema tri-trófico composto por *C. capitata*, pelo parasitóide *D. longicaudata* e por frutos cítricos, proporcionar o melhor entendimento dos principais fatores biológicos e ecológicos desse sistema, e conseqüentemente auxiliar na definição de estratégias eficientes de controle biológico da praga.

Materiais e Métodos

O modelo matemático de simulação desenvolvido é do tipo determinístico (todos os parâmetros são constantes) (Akçakaya 1999), compartimental (populações compostas por fases ou estágios diferentes) e discreto (tempo não é contínuo). O modelo é constituído por onze Equações de Diferenças Não-Lineares que descrevem as dinâmicas populacionais das espécies citadas. As equações foram resolvidas numericamente com o uso do software Matlab 6.1. Os coeficientes que compõem as equações e que descrevem as taxas de sobrevivência, de fecundidade e de transferência de classes foram todos obtidos de trabalhos científicos e de profissionais que trabalham na área de controle biológico de *C. capitata* por *D. longicaudata* (Tabelas 1 a 4).

O modelo foi desenvolvido levando-se em consideração algumas simplificações conceituais ambientais, tanto dos componentes bióticos como dos abióticos. Por exemplo, considerou-se que todos os frutos (disponíveis) passíveis

Tabela 1. Parâmetros de sobrevivência.

| Parâmetro sobrevivência | Sobrevivência ajustada para um dia | Sobrevivência para o estágio todo | Fonte bibliográfica |
|-------------------------|------------------------------------|-----------------------------------|----------------------|
| α_o | 0,84 | 0,7 | Gordillo et al. 1997 |
| α_L | 0,96 | 0,6 | Israely et al. 1997 |
| α_{PN} | 0,94 | 0,4 | Gordillo et al. 1997 |
| α_{PP} | 0,99 | 0,8 | Gordillo et al. 1997 |
| α_{FPO} | 0,99 | 0,9 | Israely et al. 1997 |
| α_{FO} | 0,99 | 0,7 | Carey et al. 1986 |
| α_v | 0,98 | 0,65 | Vargas et al. 2002 |

Tabela 2. Parâmetro de fecundidade de fêmeas de *C. capitata* em período de oviposição.

| Parâmetro fecundidade de <i>C. capitata</i> | Fecundidade (ovos) ajustada para um dia | Fecundidade total (ovos) | Fonte bibliográfica |
|---|---|--------------------------|---------------------|
| γ_{FO} | 8 | 280 | Fletcher 1989 |

Tabela 3. Parâmetros de duração de estágios de desenvolvimento de *C. capitata* e *D. longicaudata*.

| Duração do estágio | Valor em dias | Fonte bibliográfica |
|--------------------|---------------|-----------------------------|
| β_O | 2 | Gordillo <i>et al.</i> 1997 |
| β_L | 14 | Gordillo <i>et al.</i> 1997 |
| β_{PN} | 17 | Gordillo <i>et al.</i> 1997 |
| β_{PP} | 18 | Gallo <i>et al.</i> 1988 |
| β_{FPO} | 11 | Gallo <i>et al.</i> 1988) |
| β_{FO} | 35 | Muñiz & Gil 1984 |
| β_V | 26 | Vargas <i>et al.</i> 2002 |

de serem infestados pela mosca-do-mediterrâneo estavam em fase de amadurecimento ou maturação, a temperatura foi considerada constante em 25°C e a umidade relativa do ar apresentava valor aproximado de 60%. Para a realização das simulações foram consideradas apenas: *D. longicaudata*, *C. capitata* e frutos cítricos. As respectivas distribuições geográficas dentro do hectare de plantação são consideradas homogêneas, isto é, não foi levado em conta agrupamento de densidades populacionais para nenhum dos grupos em questão. Não foram incorporadas interações ecológicas e biológicas de outras espécies de moscas-das-frutas e de insetos agentes de controle, bem como outros fatores bióticos e abióticos de mortalidade e capacidade de dispersão das moscas-das-frutas e dos seus parasitóides.

As interações ecológicas do sistema que se pretende modelar podem ser representadas pelo fluxograma da Fig.1.

Resultados

Proposta do Modelo Matemático. As Equações de Diferenças que descrevem as dinâmicas populacionais de *C. capitata* e *D. longicaudata*, quando se considera uma quantidade ilimitada de frutos de laranjas, são descritas a seguir. As variáveis que apresentam o sub-índice “t+1” representam os níveis populacionais a serem calculados para o intervalo de tempo seguinte (em dias), a partir do tempo atual “t”.

Os termos α e β significam, respectivamente, sobrevivência (variando de 0 a 1) diária e período de duração

Tabela 4. Parâmetros gerais.

| Parâmetros | Valores (unidades) | Fonte bibliográfica |
|------------|--------------------|---------------------|
| Kl | 92.035 (frutos) | SUDENE 1995 |
| a | 0,0045 | Calculado |
| k | 2 | Empírico |
| rsm | 0,5 | Muñiz & Gil 1984 |
| tvt | 0,275 | Calculado |

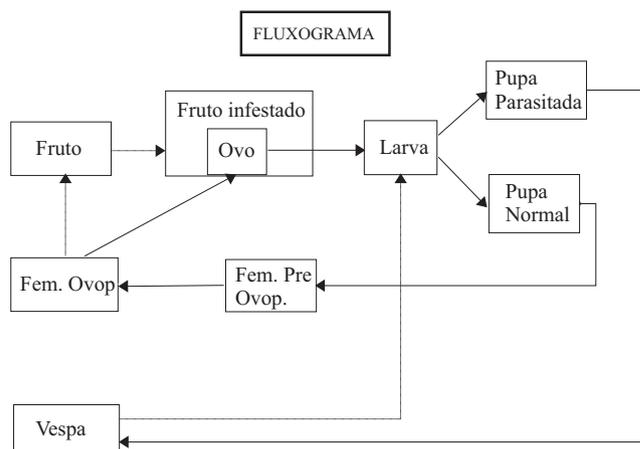


Figura 1. Fluxograma que representa as interações biológicas entre *C. capitata*, *D. longicaudata* e frutos cítricos.

(em dias) dos estágios a que se referem. Assim, por exemplo, α_O e β_O significam, respectivamente, a sobrevivência e o período de duração da classe de ovo, de *C. capitata*.

Equações do Sistema

$$O_{t+1} = [O_t * \alpha_O - O_t * \alpha_O / \beta_O] + [FO_t * \alpha_{FO} * \gamma_{FO}] \quad (1)$$

onde “O” e “FO” são, respectivamente, as quantidades de ovos e fêmeas em oviposição de *C. capitata*. A constante γ_{FO} representa a fecundidade diária de fêmeas desta mosca.

$$L_{t+1} = [L_t * \alpha_L - L_t * \alpha_L / \beta_L] + [O_t * \alpha_O / \beta] \quad (2)$$

onde “L” significa a quantidade de larvas de terceiro instar da mosca-do-mediterrâneo. Nesta equação “ α_L ” não representa uma constante e sim uma função que descreve a sobrevivência das larvas de *C. capitata*:

$$\alpha_{L_t} = \alpha_{OL} * (1 - L_{t+1} / Kl) \quad (2.1)$$

onde “ α_{OL} ” significa sobrevivência ótima diária da população de larva quando não há competição entre seus indivíduos, “Kl” representa a quantidade máxima de larvas que 1ha de pomar de laranjeiras pode abrigar (capacidade de suporte do meio). Pode-se perceber que a sobrevivência da larva depende de sua densidade populacional, conforme discutido por Harris *et al.* (1991). Foi embutido nesta equação um termo de competição igualitária por alimento (competição do tipo *scramble*). A função utilizada é uma modificação da Equação Logística de Verhulst de 1838, comentada por Case (2000).

$$PN_{t+1} = [PN_t * \alpha_{PN} - PN_t * \alpha_{PN} / \beta_{PN}] + [L_t * \alpha_L * fp / \beta_L] \quad (3)$$

onde “PN” significa a densidade populacional de pupas de *C. capitata* que não estão sendo parasitadas pelo parasitóide *D. longicaudata*. O termo “fp” representa a função que descreve a taxa de fuga da mosca ao parasitismo:

$$fp = (1 + a * VF_t / k)^{-k} \quad (3.1)$$

onde “a” representa a eficiência de parasitismo de *D. longicaudata* sobre *C. capitata*. Essa constante é entendida

como a porcentagem de todas as moscas (hospedeiros) que podem ser encontradas pelas vespas (parasitóides) a cada dia (Hassell 2000). A constante “k” significa o grau de agregação espacial do ataque da vespa; quanto menor o “k”, mais espacialmente agrupado é o ataque das vespas sobre o território ocupado pelas moscas. Quando “k” tende ao infinito, o ataque é aleatório e homogeneamente distribuído (Mills & Getz 1996).

$$PP_{t+1} = [PP_t * \alpha_{pp} - PP_t * \alpha_{pp} / \beta_{pp}] + [L_t * p / \beta_L] \quad (4)$$

onde “PP” descreve a quantidade de pupas de *C. capitata* que são parasitadas por *D. longicaudata*. O coeficiente “p” representa a função de parasitismo de *D. longicaudata* sobre a população de *C. capitata*. Tal função é uma modificação da equação binomial negativa descrita por May (1978) e pode ser vista a seguir:

$$p = (1 - (1 + a * VF / k)^{-k}) \quad (4.1)$$

$$FPO_{t+1} = [FPO_t * \alpha_{FPO} - FPO_t * \alpha_{FPO} / \beta_{FPO}] + [PN_t * \alpha_{PN} * rsm / \beta_{PN}] \quad (5)$$

onde “FPO” representa a classe de fêmeas em estágio de α pré-oviposição e “rsm” a razão sexual de fêmeas na população de *C. capitata*.

$$FO_{t+1} = [FO_t * \alpha_{FO} - FO_t * \alpha_{FO} / \beta_{FO}] + [FPO_t * \alpha_{FPO} / \beta_{FPO}] \quad (6)$$

$$V_{t+1} = [V_t * \alpha_V - V_t * \alpha_V / \beta_V] + [PP_t * \alpha_{pp} * ttv / \beta_{pp}] \quad (7)$$

onde “V” significa a quantidade de vespas e “ttv” a porcentagem de vespas que conseguem atingir a maturidade sexual.

Em simulações onde se considerou limitada a disponibilidade de laranjas, devido à safra, foram usadas as equações seguintes além das anteriores:

$$O_{t+1} = [O_t * \alpha_O - O_t * \alpha_O / \beta_O] + [FO_t * \alpha_{FO} * \gamma_{FO}] \quad (8)$$

caso a quantidade de frutos fosse maior do que a procura para oviposição.

$$O_{t+1} = 10 * FD \quad (9)$$

caso a quantidade de frutos fosse menor do que a procura para oviposição. “FD” significa a quantidade de laranjas saudáveis (disponíveis).

$$FD_{t+1} = FD_t - 0,1 * O_t \quad (10)$$

$$FI_{t+1} = 0,8 * FO_t \quad (11)$$

onde “FI” representa a quantidade de frutos danificados (infestados).

Simulações

Considerando-se Quantidade Ilimitada de Frutos. A Fig. 2 foi obtida quando se simulou a imigração de 10 moscas-do-mediterrâneo em período de oviposição para dentro de 1ha de um pomar de laranjeiras, considerando-se ilimitada a quantidade de laranjas e a ausência de vespas parasitóides.

A Fig. 3 indica as simulações de dinâmicas populacionais

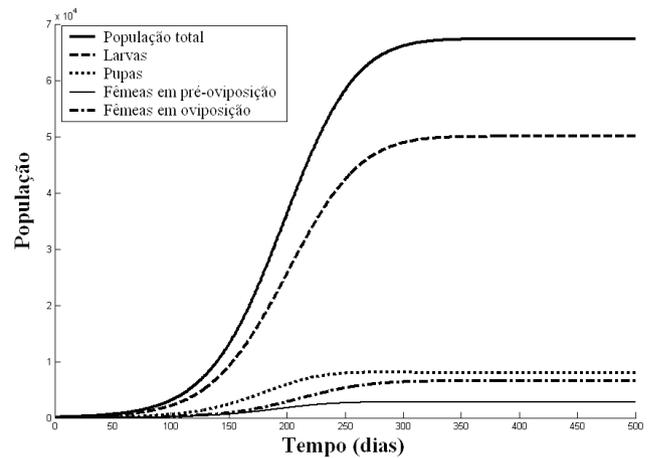


Figura 2. Dinâmica populacional de *C. capitata*, considerando-se quantidade ilimitada de laranjas por ha de pomar e ausência de inimigos naturais.

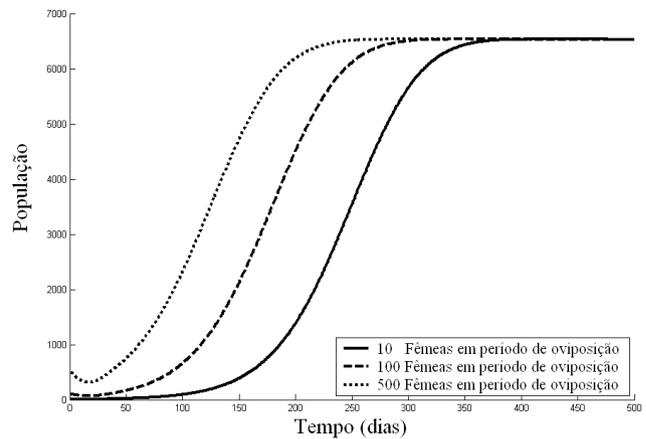


Figura 3. Dinâmica populacional de fêmeas de *C. capitata* em período de oviposição, considerando-se diferentes quantidades iniciais de imigração de indivíduos deste grupo para 1ha de pomar de laranjeiras, sem limitação de frutos.

de fêmeas de *C. capitata* em período de oviposição, considerando-se diferentes condições iniciais de imigrações para a área de estudo no pomar. Considerou-se imigração de 10, 100 e 500 fêmeas da mosca-do-mediterrâneo. Os resultados destas simulações foram todos apresentados no mesmo gráfico.

A Fig. 4 apresenta as simulações de curvas de crescimento populacional de fêmeas de *C. capitata* em período de oviposição, conforme suas taxas de sobrevivência ao meio ambiente, sendo considerados os valores de 30%, 50%, 70% e 90%. Considerou-se a condição inicial de 10 fêmeas de mosca-do-mediterrâneo em período de oviposição imigrando para a mesma área do pomar.

A Fig. 5 foi obtida quando se simulou a introdução de 1.500 vespas em período de oviposição, 500 dias após a imigração de 10 moscas-do-mediterrâneo em período de oviposição, sem limitação de frutos.

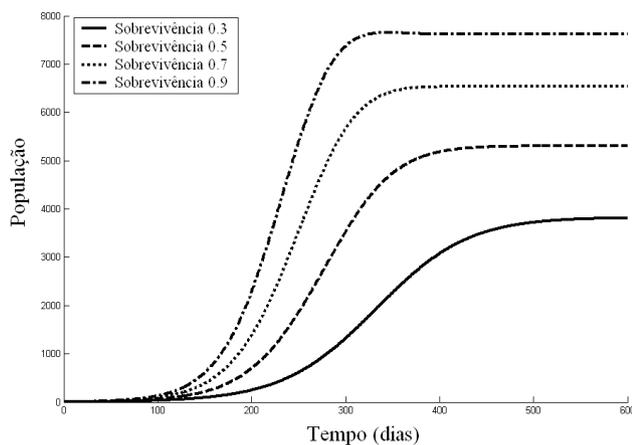


Figura 4. Dinâmica populacional de fêmeas de *C. capitata* em período de oviposição, considerando-se variações nos parâmetros de sobrevivência deste grupo e produção ilimitada de frutos cítricos por ha de plantação.

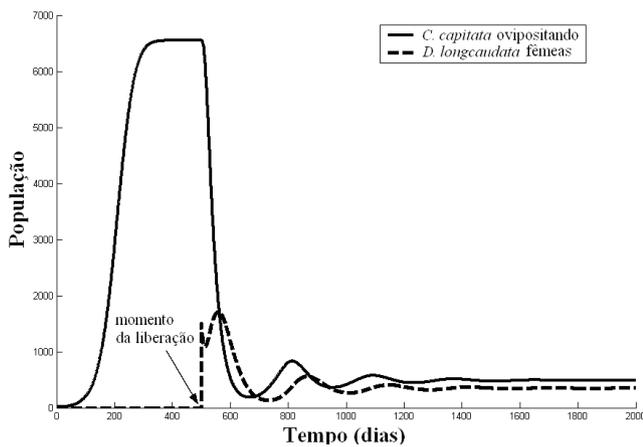


Figura 5. Dinâmica populacional de *C. capitata* e *D. longicaudata*, considerando-se liberação inundativa do parasitóide no dia 500 e quantidade ilimitada de laranjas por ha de pomar.

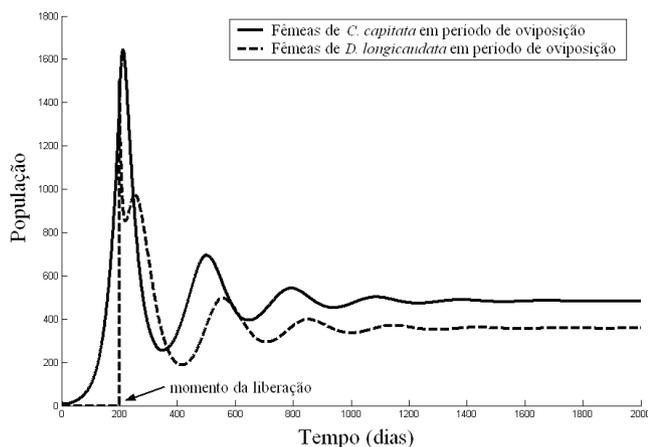


Figura 6. Dinâmica populacional de *C. capitata* e *D. longicaudata*, considerando-se liberação inundativa do parasitóide no dia 200 e quantidade ilimitada de laranjas por ha de pomar.

A Fig. 6 representa a mesma situação da Fig. 5 com a diferença que as fêmeas de *D. longicaudata* em período de oviposição foram liberadas 200 dias após o início das safras.

Considerando-se Quantidade de Frutos Limitada Pela Safra.

As simulações a seguir apresentam quantidades limitadas de laranjas por ha. Considerou-se a produção de frutos em três safras seguidas. Cada safra, em média, durou 40 dias e produziu 114.000 laranjas. Desta forma simulou-se a produção de 342.000 laranjas maduras em um período total de 120 dias. O gráfico que representa a disponibilidade de frutos pode ser visto na Fig. 7.

A Fig. 7 representa a dinâmica populacional de *C. capitata*, quando foi considerada a imigração de 10 fêmeas em período de oviposição (com média de sobrevivência de 70%) para 1ha de pomar de laranjeiras na ausência de inimigos naturais, cinco dias após o início da safra.

Em situação semelhante, porém sem apresentação de gráficos, simularam-se também imigrações de 50 e 100 fêmeas da mesma fase de desenvolvimento para dentro da plantação. As quantidades de laranjas infestadas foram aproximadamente 18.000, 57.000 e 105.000 quando se levou em conta as imigrações de 10, 50 e 100 fêmeas de *C. capitata* em período de oviposição, respectivamente.

Foram feitas também simulações sem apresentação de gráficos, das dinâmicas populacionais de fêmeas de *C. capitata* em período de oviposição, levando-se em conta as variações das médias de sobrevivência deste grupo (de 30% a 90%). As condições iniciais consideradas foram: imigração de 10 fêmeas em oviposição, cinco dias após o início das safras. Como resultado de tais simulações, obtiveram-se as estimativas de 9.000, 13.300, 18.000 e 22.700 frutos infestados para as médias de sobrevivência 30%, 50%, 70% e 90%, respectivamente.

A Fig. 8 mostra as dinâmicas populacionais de *C. capitata* e de *D. longicaudata* durante os períodos de safra de produção de laranjas. Neste caso considerou-se que 10 moscas-das-frutas imigraram para dentro da plantação, cinco dias após o início das safras, e a liberação inundativa da

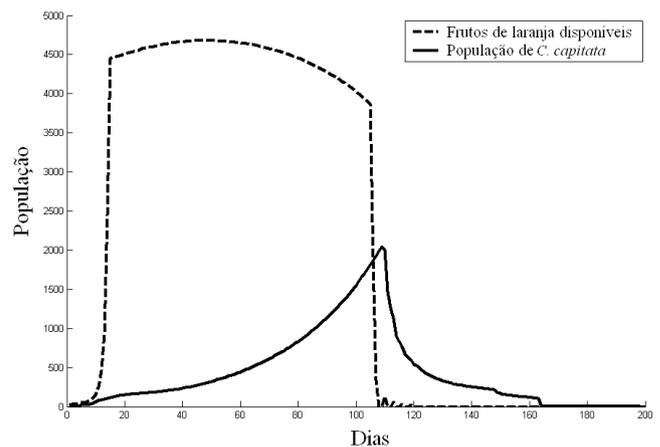


Figura 7. Dinâmica populacional de *C. capitata*, considerando-se quantidade limitada de frutos cítricos de acordo com períodos de safras.

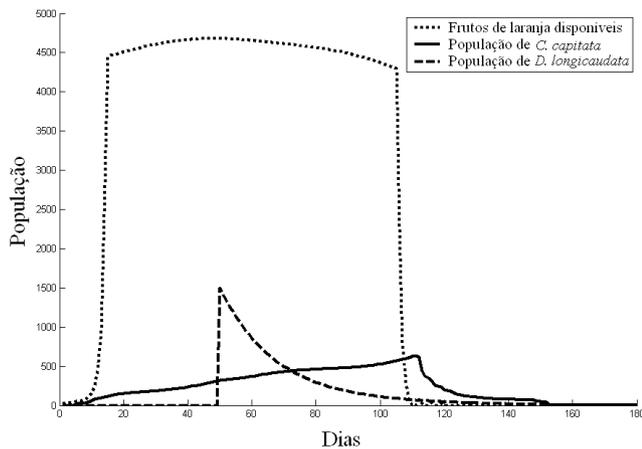


Figura 8. Dinâmica populacional de *C. capitata* e *D. longicaudata* em lha de pomar de laranjeiras, considerando-se liberação inundativa do parasitóide 50 dias após o início das safras.

vespa parasitóide foi feita 50 dias após o começo das mesmas. Sob essas condições foram infestados aproximadamente de 9.500 frutos de laranjas.

A Fig. 9 representa a mesma situação da Fig. 8, com a diferença que a liberação de *D. longicaudata* foi feita 20 dias após o início das safras. Nessa condição, a quantidade de frutos infestados foi de aproximadamente 5.500.

Discussão

As Figs. 2 a 4 mostram que as dinâmicas populacionais dos diversos estágios de *C. capitata* seguem o padrão de curvas sigmóides, com rápido crescimento populacional inicial e posterior estabilização. Considera-se que a estabilização populacional da mosca-do-mediterrâneo ocorreu pelo fato de as larvas atingirem a capacidade de suporte do meio. Quando a população desse grupo aumenta,

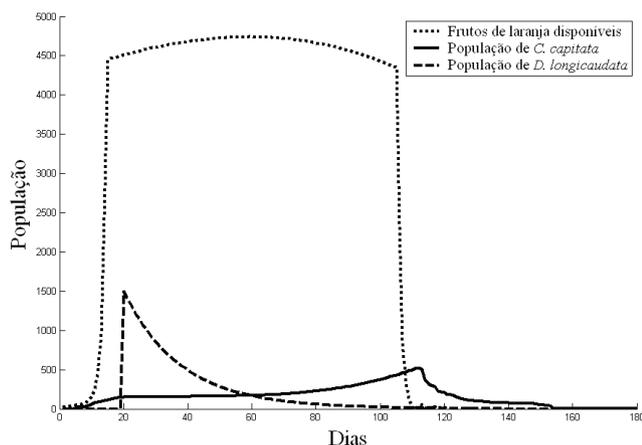


Figura 9. Dinâmica populacional de *C. capitata* e *D. longicaudata* em lha de pomar de laranjeiras, considerando-se liberação inundativa do parasitóide 20 dias após o início das safras.

a sua taxa de sobrevivência diminui (equação 2.1) e em um determinado ponto (capacidade de suporte do meio), a taxa de natalidade e a taxa mortalidade de larvas se igualam, fazendo com que a população de mosca, como um todo, permaneça com a mesma densidade populacional (Bernstein 1986, Hastings 1997, Gotelli 1998, Akçakaya 1999).

A Fig 3 mostra que variações nas quantidades de moscas-do-mediterrâneo que migraram para lha do pomar de laranjeiras, geram mudanças no intervalo de tempo necessário para que as populações de *C. capitata* atinjam as respectivas capacidades de suporte do meio. Quanto maior a quantidade de moscas-das-frutas que migrarem para dentro de uma plantação, maior será a taxa de crescimento da população, mais rapidamente a população praga chegará à sua capacidade suporte e conseqüentemente mais rápida será a velocidade de infestação de frutos (Fagan et al. 2002).

Através da Fig. 4 pode-se perceber que quando a taxa de sobrevivência de fêmeas de *C. capitata* em período de oviposição varia, os níveis de capacidade de suporte que o meio oferece às populações de mosca-do-mediterrâneo e o tempo necessário para que cada população atinja tal ponto também se modificam. Quanto maior a taxa de sobrevivência da população, menor o intervalo de tempo necessário para esta chegar à capacidade suporte. Desta forma, quanto maior a taxa de sobrevivência da população de fêmeas de *C. capitata* em oviposição, maior será a infestação de frutos por área ocupada e menor o tempo para isso ocorrer. Discussões semelhantes a essa foram feitas por Case (2000).

A Fig. 5 mostra que o controle de *D. longicaudata* sobre a população de *C. capitata* pode ser efetivo, pois ambas populações estabilizam-se a baixas densidades populacionais após a liberação da vespa no pomar. Essa característica de estabilidade é essencial para um programa bem sucedido de controle biológico clássico e colabora para manutenção de baixas densidades populacionais de insetos praga em programas de controle biológico baseados em liberações inundativas de insetos agentes de controle, como é discutido por Varley et al. (1973), Murdoch & Briggs (1996) e Carvalho & Nascimento (2002).

Pode-se notar também na Fig. 5 que a população de mosca-do-mediterrâneo em período de oviposição inicialmente atinge a capacidade de suporte do meio (660 indivíduos) aproximadamente no dia 370, como mostra a Fig. 2, e posteriormente sofre brusca depressão populacional após a liberação do parasitóide no pomar, no dia 500. Esse resultado é o que se espera de um programa de controle biológico bem sucedido baseado na liberação inundativa de parasitóides (Parra et al. 2002b). Outra característica interessante desse gráfico é a ciclagem regular das duas populações. Os picos populacionais do parasitóide apresentam-se um pouco defasados em relação aos picos do hospedeiro. Essas oscilações podem ser chamadas de oscilações recíprocas, pois acredita-se que os parasitóides reduzam a população do hospedeiro e por conseqüência diminuam suas chances de reprodução. Esse tipo de ciclagem tem sido observado em muitos experimentos laboratoriais e de campo, relativos aos sistemas hospedeiro-parasitóide e presa-predador, segundo Solomon (1976), Hassell (1976 e 2000), Gotelli (1998) e Case (2000).

Comparando-se a Fig. 5 com a Fig. 6, pode-se perceber que alterações no momento de liberação de fêmeas de *D. longicaudata* gera grande mudança nas dinâmicas populacionais de fêmeas de mosca-do-mediterrâneo em período oviposição. No entanto, o ponto de estabilidade das duas populações não se modifica. Isso pode ser percebido porque as populações desse grupo, tanto na situação da Fig. 5 quanto na da Fig. 6, estabilizam-se no mesmo ponto (aproximadamente 500 indivíduos). O mesmo ocorre para as populações de fêmeas em oviposição de *D. longicaudata*, que se estabilizam em aproximadamente 370 indivíduos. Discussões sobre análises de estabilidades de sistemas dinâmicos como esse são feitas por Edelstein-Keshet (1988) e Roughgarden (1998). É possível perceber também que a antecipação do momento de liberação dos parasitóides para o dia 200 provocou diminuição do pico populacional de moscas fêmeas (aproximadamente 1.640 indivíduos). Desta forma, pode-se afirmar que quanto antes a liberação de parasitóides for feita, menor será a quantidade de frutos infestados pela população praga (Murdoch & Briggs 1996).

É importante observar que nas simulações das Figs. 2 a 6, quando se considerou quantidade ilimitada de laranjas, o longo período de tempo decorrido em cada uma delas é característico de uma situação ideal e simplificada, onde não foram levadas em consideração variações ambientais e de períodos de safras.

A Fig. 7 é bastante interessante porque mostra que a entrada de 10 fêmeas de mosca-do-mediterrâneo em período de oviposição, em 1ha de pomar de laranjeiras em início de safra, gera um crescimento populacional muito rápido (crescimento Malthusiano). Assim como a população cresce rapidamente, ela se extingue também exponencialmente (exponencial negativa) quando a safra se acaba e não há hospedeiro onde possa se reproduzir e se alimentar. Casos semelhantes são apresentados e discutidos por Bernstein (1986), Case (2000) e Roughgarden (1998).

Em relação às simulações realizadas sem apresentação de gráficos, quanto maior a quantidade de fêmeas de *C. capitata* em período de oviposição que migram para dentro de 1ha de pomar de laranjeiras, maior a quantidade de frutos infestados ao término da safra. O mesmo ocorre quando a taxa de sobrevivência do grupo citado é aumentada (Katsoyannis *et al.* 1998).

Uma interpretação da Fig. 8 e da Fig. 9 é a de que quanto antes for feita a liberação de *D. longicaudata* para controle de *C. capitata*, melhor será a sua eficiência e conseqüentemente menor será a quantidade de laranjas danificadas. Mas segundo especialistas da área (J.M.M. Walder, comunicação pessoal), a liberação dos parasitóides só deve ser feita quando larvas de terceiro instar já estiverem presentes no campo, caso contrário os parasitóides rapidamente irão extinguir-se, já que não conseguirão encontrar hospedeiros adequados para implantar seus ovos.

Comparando-se as situações representadas pelas Fig. 7 e Fig. 9 - ou seja a crescimento populacional de moscas-do-mediterrâneo em plantação de laranjas, respectivamente na ausência e na presença de inimigos biológicos (parasitóides braconídeos) - podemos perceber que a infestação de frutos é muito menor (5.500 laranjas danificadas) quando há

liberação de *D. longicaudata* do que quando isso não ocorre (18.000 frutos infestados).

Os resultados obtidos permitem entender melhor as influências qualitativas e quantitativas que fatores como quantidade de moscas que migram para dentro de um pomar de laranjeiras, alteração dos coeficientes de sobrevivência de estágios populacionais de mosca-do-mediterrâneo e variação nos momentos de liberação de vespas braconídeos parasitóides no campo, possuem sobre as dinâmicas populacionais do sistema tri-trófico composto por *C. capitata*, *D. longicaudata* e frutos cítricos.

O melhor entendimento desses processos permite tomar decisões mais acertadas sobre o modo e o momento de liberação de *D. longicaudata* para que o controle da mosca-do-mediterrâneo seja bastante eficiente (Murdoch 1985, Headrick & Goeden 1996, Mills & Gutierrez 1996, Murdoch & Briggs 1996).

O modelo de simulação proposto, apesar de ser uma simplificação do sistema ecológico tri-trófico formado pelas populações de *C. capitata*, *D. longicaudata* e frutos de *Citrus* parece representar adequadamente as dinâmicas populacionais desses grupos, e representa importante passo inicial para o melhor entendimento de tal sistema. Levando-se em conta suas simplificações conceituais, ele possui a importante característica de já poder ser aplicável, de forma geral, à realidade da citricultura brasileira.

Tal modelo acompanha as tendências atuais de programas de controle biológico, que consideram que para um resultado mais efetivo de contenção de insetos pragas, são necessários estudos mais aprofundados sobre as relações de três níveis tróficos do sistema ecológico (parasitóide/predador - praga - planta hospedeira) (Parra *et al.* 2002a). Além disso, deve-se dar mais importância para a utilização de modelos matemáticos computacionais que simulem situações de controle de pragas no campo. Segundo Murdoch & Briggs (1996) e Parra *et al.* (2002b), tais modelos matemáticos permitem entender melhor os principais componentes bióticos e abióticos do sistema ecológico em questão.

Versões futuras do modelo deverão ser aperfeiçoadas através da incorporação de características ecológicas e ambientais ainda mais realistas, tais como a distribuição espacial das espécies e variações ambientais de temperatura e umidade relativa. Tais versões deverão levar em consideração a frequência das liberações inundativas nas simulações a serem realizadas, para se estimar com maior precisão o momento e a quantidade mais indicados para a liberação de parasitóides.

Agradecimentos

À bióloga Maria de Lourdes Zamboni Costa pela grande ajuda e disponibilidade de dados biológicos e ecológicos referentes ao controle de mosca-do-mediterrâneo pelo parasitóide *D. longicaudata*.

Literatura Citada

Akçakaya, H.R., M.A. Burgman & L.R. Ginzburg. 1999. Applied population ecology. 2. ed. Massachusetts,

Sinauer Associates, 285p.

- Bassanezi, R.C. 2002.** Ensino-aprendizagem com modelagem matemática. São Paulo, Contexto, 389p.
- Bernstein, C. 1986.** Density dependence and the stability of host-parasitoid systems. *Oikos* 47: 176-180.
- Cancino, J.L.D. 1996.** Procedimientos y fundamentos de la cria massiva de *Diachasmimorpha longicaudata* (Ashmed) parasitóide de moscas de la fruta. In X Curso Internacional Sobre Moscas de la Fruta. México, CICMF, p.409-417.
- Carey, J.R., D.A. Krainacker & R.I. Vargas. 1986.** Life history response of female Mediterranean fruit flies, *Ceratitis capitata*, to periods of host deprivation. *Entomol. Exp. Appl.* 42: 159-167.
- Carvalho, R.S & A.S. Nascimento. 2002.** Criação e utilização de *Diachasmimorpha longicaudata* para controle biológico de moscas-das-frutas (Tephritidae), p.165-177. In J.R.P. Parra, P.S.M. Botelho, B.S. Corrêa-Ferreira & J.M.S. Bento, Controle biológico no Brasil. São Paulo, Manole, 609p.
- Case, T.J. 2000.** An illustrated guide to theoretical ecology. New York, Oxford University Press, 449p.
- Edelstein-Keshet, L. 1988.** Mathematical models in biology. New York, Random House, 586p.
- Fagan, W.F., M.A. Lewis, M.G. Neubert. 2002.** Invasion theory and biological control. *Ecol. Letters* 5: 148-157.
- Fletcher, B.S. 1989.** Life history strategies of tephritid fruit flies, p.195-208. In A.S. Robinson & G. Hooper (eds.), Fruit flies their biology, natural enemies and control. Amsterdam, Elsevier, 282p.
- Gallo, D., O. Nakano, S.S. Neto, R.P.L. Carvalho, G.C. De Batistista, E.B. Filho, J.R.P. Parra, R.A. Zucchi, S.B. Alves & J.D. Vendramim. 1988.** Manual de entomologia agrícola. São Paulo, Agronômica Ceres, 649p.
- Gordillo, J.C.D., D.C. Henández & M.P.M. Escobar. 1997.** Metodos de cria massiva de mosca de la fruta. In P.J. Montoya (ed.), Curso regional sobre moscas de la fruta y su control en areas grandes con énfasis en la tecnica del insecto esteril. Chiapas, México, Centro Internacional de Capacitación en Moscas de la Fruta, p.355-367.
- Gotelli, N.J. 1998.** Primer of ecology. 2nd ed. Massachusetts, Sinauer Associates, 236p.
- Harris, E.J., J.R. Carey, D.A. Krainacker & C.Y.L. Lee. 1991.** Life history of *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae) reared from mock orange in Hawaii. *Environ. Entomol.* 20: 1048-1052.
- Hassel, M.P. 1976.** The dynamics of competition and predation. In E. Arnold, Studies in biology, n. 72. London, Institute of Biology, 68p.
- Hassel, M.P. 2000.** The spatial and temporal dynamics of host-parasitoid interactions. New York, Oxford University Press, 200p.
- Hastings, A. 1997.** Population biology. New York, Springer-Verlag, 220p.
- Headrick, D.H. & R.D. Goeden. 1996.** Issues concerning the eradication or establishment and biological control of the Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata* (Wiedemann) (Diptera: Tephritidae), in California. *Biol. Control.* 6: 412-421.
- Hernandez-Ortiz, V. & M. Aluja. 1993.** Listado do gênero neotropical *Anastrepha* (Diptera: Tephritidae) com notas sobre su distribución y plantas hospederas. *Folia Entomol. Mexicana.* 88: 89-105.
- Israely, N., B. Yuval, U. Kitron & D. Nestel. 1997.** Population fluctuations of adult Mediterranean Fruit Flies (Diptera: Tephritidae) in mediterranean heterogeneous agricultural region. *Pop. Ecol.* 26: 1263-1269.
- Katsoyannos, B.I., N.A. Kouloussis & J.R. Carey. 1998.** Seasonal and annual occurrence of Mediterranean Fruit Flies (Diptera: Tephritidae) on Chions Island, Greece: Differences between two neighboring citrus orchards. *Ecol. Pop. Biol.* 91: 43-51.
- May, R.M. 1978.** Host-parasitoid systems in patchy environments: a phenomenological model. *J. Anim. Ecol.* 47: 833-843.
- Mills, N.J. & A.P. Gutierrez. 1996.** Prospective modelling in biological control: An analysis of the dynamics of heteronomous hyperparasitism in a cotton-whitefly-parasitoid system. *J. Appl. Ecol.* 33: 1379-1394.
- Mills, N.J. & W.M. Guetz. 1996.** Modelling the biological control of insect pests: A review of host-parasitoid models. *Ecol. Model.* 92: 121-143.
- Muñiz, M. & A. Gil. 1984.** Desarrollo y reproducción de *Ceratitis capitata* (Wied.) en condiciones artificiales. *Bol. Serv. Plagas Insp. Fitopatol.* n.2, 139p.
- Murdoch, W.W & C.J. Briggs. 1996.** Theory for biological control: Recent developments. *Ecology* 77: 2001-2013.
- Murdoch, W.W, J. Chesson & P.L. Chesson. 1985.** Biological control in theory and practice. *Am. Nat.* 125: 344-366.
- Parra, J.R.P, P.S.M. Botelho, B.S. Corrêa-Ferreira &**

- J.M.S. Bento. 2002a.** Controle biológico: Terminologia, p.1-13. In J.R.P. Parra (ed.), Controle biológico no Brasil. São Paulo, Manole, 609p.
- Parra, J.R.P, P.S.M. Botelho, B.S. Corrêa-Ferreira & J.M.S. Bento. 2002b.** Controle biológico: Uma visão inter e multidisciplinar, p.125-137. In J.R.P. Parra (ed.), Controle biológico no Brasil. São Paulo, Manole, 609p.
- Parra, J.R.P, P.S.M. Botelho, B.S. Corrêa-Ferreira & J.M.S. Bento. 2002c.** O futuro do controle biológico, p. 581-586. In J.R.P. Parra (ed.), Controle Biológico no Brasil. São Paulo, Manole, 609p.
- Roughgarden, J. 1998.** Primer of ecological theory. New Jersey, Prentice-Hall, 456p.
- Solomon, M.E. 1976.** Population dynamics. London, The Camelot Press Ltd, 67p.
- Walder, J.M. 2002.** Produção de mosca-das-frutas e seus inimigos naturais: Associação de moscas estéreis e controle biológico, p.181-188. In J.R.P. Parra (ed.), Controle biológico no Brasil. São Paulo, Manole, 609p.
- White, I.M. & M.M. Elson-Harris. 1992.** Fruit flies of economic significance: Their identifications and bionomics. Wallingford, CAB International, 601p.
- Vargas, R.I., M. Ramadan, T. Hussain, N. Mochizuki, R.C. Bautista & J.D. Stark. 2002.** Comparative demography of six fruit fly (Diptera: Tephritidae) parasitoids (Hymenoptera: Braconidae). Biol. Control 25: 30-40.
- Varley, G.C., G.R. Gradwell & M.P. Hassell. 1973.** Insect population ecology an analytical approach. London, Blackwell Scientific Publications, 212p.
- Zucchi, R.A. 1998.** Moscas-das-frutas (Dip., Tephritidae) no Brasil: Taxonomia, distribuição geográfica e hospedeiros. In Encontro sobre moscas-das-frutas, 1, Campinas. Anais. Campinas, Fundação Cargill, p.1-10.

Received 15/III/04. Accepted 07/I/05.
