Comunicado 181
Técnico
ISSN 9192-0099
Dezembro, 2008
Brasília, DF

Modelo determinístico para simular a dinâmica populacional de insetos com base no cálculo de graus-dia acumulados

Luis Alberto Martins Palhares de Melo[1]
Miguel Michereff Filho[2]
Norton Polo Benito[3]
Maria Regina Vilarinho de Oliveira[4]
Luiz Adriano Maia Cordeiro[5]

Os insetos são animais poiquilotérmicos, vulgarmente conhecidos como animais de "sangue frio", isto é, não apresentam mecanismos internos que regulem sua temperatura corporal, sendo, portanto bastante dependentes da temperatura ambiente. Por isso, a variação de temperatura é extremamente importante em termos ecológicos para esta categoria de artrópodos. Uma temperatura que flutua entre 10º e 20ºC, com uma média de 15ºC, não apresenta necessariamente o mesmo efeito nos organismos como uma temperatura constante de 15ºC. Os organismos que normalmente estão expostos a temperaturas variáveis na natureza tendem a ficar deprimidos ou inibidos ou com a diminuição do ritmo por temperaturas constantes (ODUM, 1988).

Shelford (1929) citado por Odum (1988) encontrou que os ovos e os estádios de larva ou de pupa de certa mariposa, praga de pomares, desenvolveram-se de 7 a 8% mais rapidamente sob condições de temperaturas variáveis do que sob uma temperatura constante com a mesma média. O mesmo foi demonstrado por Parker (1930) sobre ovos de gafanhotos guardados a temperatura variável, verificou-se o desenvolvimento médio de 38,6% mais rápido, e

[1]Ciência da Computação, Msc., Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia, palhares@cenargen.embrapa.br
[2]Engenheiro Agrônomo, Dr., Embrapa Hortaliças, micher@cnph.embrapa.br
[3]Engenheiro Agrônomo, Dr., Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia, Núcleo Temático Segurança Biológica, norton@cenargen.embrapa.br
[4]Bióloga, Dra., Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia, Núcleo Temático Segurança Biológica, vilarin@cenargen.embrapa.br
[5]Engenheiro Agrônomo, Dr., Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia, Núcleo Temático Segurança Biológica, luizadriano@cenargen.embrapa.br

as ninfas, um desenvolvimento 12% mais rápido, quando comparados com o desenvolvimento a temperatura constante (ODUM, 1988). Portanto, pode-se afirmar que a temperatura é um dos elementos climáticos mais relevantes no processo de desenvolvimento dos artrópodes, tendo influência desde os estágios iniciais (ovo, larva ou ninfa) até a maturação sexual da fase adulta (DAVIDSON, 1944; FLETCHER, 1989). Entretanto, é importante mencionar que além da temperatura o sucesso de um organismo depende de um complexo de fatores ecológicos como a iluminação e a água, no ambiente terrestre.

Muitos organismos, entre eles os insetos, são considerados "pragas" devido a sua relação biológica (herbivoria) com plantas cultivadas, ou seja, ele ocupa nichos especiais que entram em conflito com interesses sócioeconômicos da sociedade humana. De acordo com a FAO (2006), praga é qualquer espécie, raça ou biótipo de vegetais, animais ou agentes patogênicos, nocivos aos vegetais ou produtos vegetais. Entendem-se, também, por pragas quarentenárias, as espécies invasoras exóticas (EIE) ou organismos que são levados de uma região para outra causando impacto socioeconômico e ambiental (OLIVEIRA, 2006).

Em termos mundiais, 67.000 pragas atacam diferentes culturas, sendo 9.000 insetos e ácaros, 50.000 patógenos e 8.000 plantas infestantes e desse total de 20 a 70% delas são consideradas exóticas. Elas contribuem entre 35 a 42% para perdas na produção, num total de US$ 244 bilhões por ano, apesar dos gastos imensos com mão-de-obra e manejo sanitário e fitossanitário. Entretanto, a combinação entre perdas na produção e pós-colheita em termos mundiais pode ser entre 50 e 60% dos alimentos (BASKIN, 2002). De acordo com Pimentel et al. (2001), nos EUA, no período de 1906 a 1991, 43 insetos-pragas exóticos causaram perdas estimadas em US$ 925 bilhões aos cofres públicos.

Levantamentos realizados no Brasil indicam que as pragas ou artrópodes-praga podem ser responsáveis por perdas da ordem de R$ 2,2 bilhões para as principais culturas agrícolas (GALLO et al., 2002).

O conhecimento da dinâmica populacional dos artrópodes, principalmente, os insetos que são pragas em culturas agrícolas de importância econômica é essencial para a adoção do manejo integrado de pragas (MIP), no qual a seleção e o uso planejado de táticas de controle populacional visam minimizar as perdas na produção agrícola e os impactos resultantes do uso indiscriminado de agrotóxicos.

Além disso, o melhor entendimento da bionomia dos organismos assume papel determinante para o gerenciamento dos riscos de introdução e dispersão de pragas quarentenárias também conhecidas por EIE, subsidiando a implementação de políticas públicas e medidas fitossanitárias cabíveis.

Entende-se por "Medida Fitossanitária" qualquer procedimento legislativo, regulatório ou oficial tendo como objetivo a prevenção de introdução e ou dispersão de pragas regulamentadas (FAO, 2006). Ou seja, trata-se de qualquer medida aplicada: a) para proteger a saúde ou vida humana, animal ou vegetal (dentro do território do país Membro) da introdução e dispersão de

pragas (sanidade vegetal), doenças e vetores de doenças (saúde humana e animal).

A importância do conhecimento da composição etária da população de insetos em relação à temperatura ambiente no processo de desenvolvimento dos mesmos tem sido demonstrada por diversos autores que propõem modelos representativos da dinâmica populacional para diversos insetos, com base na variável *temperatura ambiente*, por meio do modelo denominado "graus-dia" ou "soma térmica" . Por definição, um grau-dia (GD) representa o período de 24 horas durante as quais a temperatura ambiente encontra-se um grau acima da temperatura mínima na qual o organismo desencadeia seu processo de crescimento (YOUNG e YOUNG, 2002).

Graus-dia acumulados representam o número de graus, acima de uma determinada temperatura, que o organismo necessita para seu desenvolvimento (IOWA STATE UNIVERSITY, 2008). O cálculo dos graus-dia leva em conta que cada organismo apresenta crescimento dentro de um determinado intervalo de temperaturas (temperatura mínima e temperatura máxima de crescimento). A temperatura mínima, abaixo da qual nenhum desenvolvimento ocorre, chama-se *temperatura base inferior de crescimento* (T_b). A temperatura máxima de crescimento do organismo chama-se *temperatura base superior de crescimento* (T_{sup}). O crescimento do organismo ocorre positivamente correlacionado com o aumento da temperatura até a temperatura T_{sup}.

Estes valores limiares (T_b e T_{sup}) são determinados experimentalmente e são específicos de cada espécie. É específico da espécie também, o valor da *constante térmica* (K) do organismo, que nada mais é do que a quantidade necessária de graus-dia acumulados para que o organismo passe de um estágio a outro (IOWA STATE UNIVERSITY, 2008). Por exemplo, do 1º instar larval para o 2º instar, da fase de pupa para a fase adulta, etc. Neste contexto, a modelagem matemática pode ser uma ferramenta muito útil para o estudo da dinâmica populacional de um organismo em questão.

No âmbito da simulação, o modelo de um sistema é "um conjunto de componentes reunido com o propósito de estudar uma parte do mundo real". A escolha dos componentes vai depender dos objetivos do estudo. Por exemplo, os modelos podem ser matemáticos, empíricos, mecanicistas, estáticos, dinâmicos, deterministas ou estocásticos. A construção de um modelo passa por duas fases: a primeira é a do planejamento que inclui a formulação e análise do problema, planejamento do projeto, formulação do modelo conceitual e coleta das macroinformações; e, a segunda compreende a coleta de dados, a tradução do modelo (codificação do modelo conceitual em linguagem de simulação), verificação e validação do modelo (KINPARA, 2005).

Diversos trabalhos têm proposto o uso de cálculos dos graus-dia acumulados em modelos matemáticos principalmente para previsão da ocorrência de picos populacionais de pragas. Sujii et al. (1999) propuseram um modelo determinístico para simulação da dinâmica populacional da cigarrinha das pastagens *Deois flavopicta* (Hemiptera: Cercopidae) na região do Distrito Federal levando-se em conta aspectos

fenológicos, referentes a sobrevivência e fertilidade da praga. Utilizou-se o cálculo de graus-dia para avaliação do término da diapausa, refletida na produção de ovos pós-diapáusicos (quiescentes) e a distribuição das eclosões de ninfas do primeiro pico populacional.

Brévault e Quilici (2000) usaram o modelo de graus-dia para compreender o padrão temporal e geográfico de ocorrência da mosca-das-frutas do tomate - *Neoceratitis cyanescens* (Diptera: Tephritidae) - da fase de ovo até a maturação ovariana da fêmea adulta, nas proximidades da ilha de Madagascar. Entre os resultados obtidos, constatou-se que o período de desenvolvimento das fases iniciais do ciclo biológico (ovo, larva e pupa) é acelerado a 30ºC (aproximadamente 22 dias) e mais lento a 15ºC (aproximadamente 98 dias).

Cividanes e Carvalho (2000) obtiveram a previsão de ocorrência de ninfas e adultos de *Piezodorus guildinii* (West.) (Hemiptera: Pentatomidae) em soja com base no cálculo de graus-dia. Todavia, o modelo de previsão ajustou-se melhor para a fase adulta em relação aos diversos ínstares ninfais do percevejo. De forma semelhante, Milanez e Parra (2000) avaliaram as exigências térmicas de *Diabrotica speciosa* (Coleoptera: Chrysomelidae) em condições de laboratório, no intuito de utilizá-las futuramente para o zoneamento agroecológico e a previsão de ocorrência desta espécie-praga no sul do país.

Este trabalho teve por objetivo propor um modelo determinístico para simulação da dinâmica populacional de insetos pragas em cultivos agrícolas, considerando-se que o componente determinante do desenvolvimento do inseto seja a temperatura ambiente. A proposta do modelo é permitir a caracterização da composição da pirâmide etária da população de uma espécie-alvo nas fases de ovo, larva, pupa e adulta (machos e fêmeas) em determinada localidade e dia do ano.

Modelo Proposto Para A Dinâmica Populacional De Insetos

Características Gerais Do Modelo Proposto

O modelo proposto é de natureza determinística, baseado na equação de diferenças expressa por Begon et al. (1996). Segundo os autores, nascimento, morte, imigração e emigração são os quatro parâmetros fundamentais em qualquer estudo envolvendo dinâmica de população, que podem ser combinados numa simples equação algébrica que descreve as mudanças quantitativas da população em dois períodos distintos de tempo. A equação é dada por

$$N_{t+1} = N_t + B - D + I - E \qquad (1)$$

Onde:

N_{t+1}	=	Número de indivíduos na população no tempo $t+1$
N_t	=	Número de indivíduos na população no tempo t
B	=	Número de indivíduos nascidos entre os tempos t e $t+1$
D	=	Número de indivíduos mortos entre os tempos t e $t+1$
I	=	Número de indivíduos imigrantes entre os tempos t e $t+1$
E	=	Número de indivíduos emigrantes entre os tempos t e $t+1$

No presente trabalho, a equação (1) é usada para representar a quantidade de indivíduos em quatro estágios de desenvolvimento, nas fases de (a) ovo (todos os tipos); (b) larval (incluindo todos os instares do inseto holometábulo); (c) pupa e (d) adulto. A unidade de tempo ***t*** é o dia do ano.

Para iniciar a simulação da dinâmica populacional pressupõe-se que o primeiro evento ocorrido seja o estabelecimento de determinado número de machos e fêmeas adultos do inseto de interesse em determinada localidade a partir de certo dia. A localidade de estabelecimento apresenta disponível dados diários da temperatura máxima e mínima de cada dia do ano. Essas temperaturas são necessárias ao cálculo dos graus-dia acumulados. Além disso, considera-se que a localidade de estabelecimento dispõe de recursos alimentares suficientes para a manutenção da população recém estabelecida e as gerações subsequentes, sem necessidade de emigração por parte dos indivíduos. Também, supõe-se que não ocorra imigração de indivíduos.

Desta forma, o modelo proposto considera a população do inseto de interesse uma população "fechada", ou seja, uma população que não experimenta os processos de imigração nem emigração dos indivíduos. O modelo proposto pressupõe então que as variáveis **I** e **E** sejam sempre nulas, em qualquer localidade simulada, a qualquer tempo considerado.

Outra característica importante do modelo refere-se ao fato do esmo considerar a população não regulada por fatores densidade-dependente e pela disponibilidade de recursos alimentares, ou seja, considera-se que uma "superpopulação" não cause qualquer tipo de mortalidade decorrente de competição intra-específica e a localidade que serve de habitat para a população dispõe sempre de alimento para todos os indivíduos.

Soma Térmica Para Estimar O Crescimento Do Inseto

A principal característica do modelo é considerar a temperatura ambiente como a variável mais importante para o desenvolvimento do inseto. O modelo de graus-dia ou soma térmica, que leva em conta tal variável, em linhas gerais, permite avaliar, com razoável acuidade, o tempo de crescimento do inseto, que em termos de graus-dia pode ser transformado para número de dias. Assim, para o inseto de interesse, estima-se a constante térmica (**K**) que o mesmo necessita para: (1) passar da fase de ovo para a fase larval; (2) passar da fase larval para a fase de pupa e (3) passar da fase pupa para a fase adulta. A constante térmica **K** nada mais é do que a soma dos graus-dia obtidos dia após dia. Ao se dispor das temperaturas máxima e mínima diária, é possível calcular, diariamente, a soma térmica acumulada em cada fase e, assim, prever o número de dias que o inseto vive na localidade e em qual fase de desenvolvimento ele estará em determinada época.

Para que o uso do modelo de graus-dia seja eficaz, Higley et al. (1986) recomendam os seguintes requisitos: (1) todos os substratos necessários e as enzimas essenciais devem estar presentes em quantidades suficientes para o crescimento ótimo dos indivíduos; (2) as estimativas feitas em laboratório das exigências

térmicas devem ser válidas nas condições de campo; (3) o limite térmico inferior e superior para o crescimento do organismo em cada fase deve ser adequadamente estimado; (4) o organismo não poderá regular sua própria temperatura e (5) a temperatura ambiente registrada deve ser representativa do habitat do organismo de interesse.

Por outro lado, o modelo de graus-dia não tem aplicação universal para insetos e plantas, isto é, existem insetos e plantas para os quais a temperatura não é um fator limitante ao crescimento e, desta forma, o cálculo de graus-dia acumulados torna-se inadequado (IOWA STATE UNIVERSITY, 2008).

Em termos práticos, para se implementar o modelo é preciso dispor das temperaturas máxima e mínima da localidade onde se pretende efetuar a simulação. Atualmente, o Instituto de Pesquisas Espaciais (INPE) (http://www.cptec.inpe.br/) disponibiliza gratuitamente via Internet tais dados, oriundos de "Plataformas Coletoras de Dados" (PCD) (http://tempo.cptec.inpe.br:9080/PCD/).

As PCD do INPE fornecem, entre outras dados, a temperatura máxima e mínima diária e/ou temperatura do ar medidas em estações meteorológicas às 00:00, 03:00, 06:00, 09:00, 12:00, 15:00, 18:00 e 21:00 horas. Infelizmente, as estações não cobrem de forma uniforme o território nacional e, além disso, nem todas as estações apresentam os dados de exatamente todos os 365 dias do ano e, também, algumas estações disponibilizam dados para determinados anos que outras não disponibilizam. Desta forma, as localidades escolhidas para simulação devem se situar geograficamente sob a "área de influência" das PCD ou de outras fontes que registrem as temperaturas máxima e mínima diária dos 365 dias do ano.

Com relação ao cálculo dos graus-dia acumulados (soma térmica), existem diversas fórmulas de cálculo. Palhares-Melo et al. (2006) citam algumas fórmulas e exemplificam o uso da fórmula do "método do retângulo" proposta por Ometto (1981) para estimar a ocorrência de picos populacionais de pulgão *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae), na localidade da PCD de Marcionílio Souza, na Bahia. Na simulação, foi suposto que no dia 01/01/2005 foi parida apenas uma ninfa do inseto na localidade. Com base na temperatura máxima e mínima diária do local e nos parâmetros de exigência térmica da praga, verificou-se que já no dia 07/01/2005 a espécie-alvo completaria a fase ninfal.

O modelo de simulação deste trabalho pode operar com quaisquer dos métodos de cálculo, porém, por questões de simplicidade, para o cálculo da soma térmica foi utilizado o método do retângulo, em composição mais simples que a proposta por Ometto (1981), sendo:

$$GD_{dia} = [(T_{max} + T_{min}) / 2] - T_b \quad (2)$$

$$GD_{acumulado} = \Sigma GD_{dia} \quad (3)$$

Para se calcular os graus-dia de um único dia, conforme apresentado na equação (2), basta conhecer a temperatura máxima (T_{max}) e mínima (T_{min}) do dia e a temperatura base desenvolvimento do inseto (T_b). T_b é a temperatura base inferior de desenvolvimento, a partir da qual o inseto apresenta crescimento.

Caso o valor GD_{dia} seja negativo, considera-se $GD_{dia} = 0$. Para exemplificar, a Tabela 1 apresenta os resultados obtidos por Palhares-Melo et al. (2006) para o pulgão *Myzus persicae*), na localidade da PCD de Marcionílio Souza com base nos seguintes parâmetros: T_b = 2,2 ºC e constante térmica da fase ovo até adulto **K** = 165,6 graus-dia.

Tabela 1 – Graus-dia acumulados para *M. persicae* a partir de 01/01/2005 com base nos parâmetros T_b = 2,2 ºC K = 165,6 ºdias

	01 Jan 2005	02 Jan 2005	03 Jan 2005	04 Jan 2005	05 Jan 2005	06 Jan 2005	07 Jan 2005	....	29 Dez 2005
T_{max} (ºC)	36,5	36,5	35,0	35,0	35,5	35,5	37,5	....	33,5
T_{min} (ºC)	20,0	21,0	21,0	20,5	20,5	19,5	19,5	....	21,0
GD_{dia}	26,05	26,55	25,80	25,55	25,80	25,30	26,30	....	25,05
$GD_{acumulado}$	26,05	52,60	78,40	103,95	129,75	155,05	181,35	....	8.625,05

Fonte: Palhares-Melo *et. al.* (2006)

PARÂMETROS DEMOGRÁFICOS DO MODELO

Com base na temperatura máxima e mínima diária, é possível calcular a soma térmica (graus-dia acumulados) e estimar o tempo aproximado em dias do ano em que um ovo ou ninfa do inseto se transforme em adulto. Com isso, também é possível estimar o número de gerações da praga na localidade em questão. Contudo, para estimar a composição etária da pirâmide populacional do inseto em determinado dia do ano, são necessários outros parâmetros de natureza demográfica. A Tabela 2 apresenta todos os parâmetros utilizados pelo modelo proposto.

Tabela 2 – Parâmetros do modelo para calcular a composição da pirâmide etária da população

Descrição do parâmetro	Unidade de medida
Temperatura base inferior de desenvolvimento (T_b)	ºC
Temperatura base superior de desenvolvimento (T_{sup})	ºC
Constante térmica na fase de OVO (K_{o-l})	ºdia
Constante térmica na fase de LARVAL (K_{l-p})	ºdia
Constante térmica na fase de PUPA (K_{p-a})	ºdia
Taxa de sobrevivência diária natural (fase OVO)	%
Taxa de sobrevivência diária natural (fase LARVAL)	%
Taxa de sobrevivência diária natural (fase PUPA)	%

Descrição do parâmetro	Unidade de medida
Longevidade média do macho adulto	Dias
Longevidade média da fêmea adulta	Dias
Taxa de mortalidade diária por predação/parasitismo/controle (fase OVO)	%
Taxa de mortalidade diária por predação/parasitismo/controle (fase LARVAL)	%
Taxa de mortalidade diária por predação/parasitismo/controle (fase PUPA)	%
Taxa de mortalidade diária por predação/parasitismo/controle (fase ADULTA)	%
Tempo médio de pré-oviposição	Dias
Número médio de ovos ou ninfas depositados por dia por fêmea	Ovos/dia
Número de fêmeas por macho (Razão sexual)	Fêmeas/macho
Número de adultos machos introduzidos na localidade	Insetos
Número de adultas fêmeas introduzidos na localidade	Insetos
Adultas fêmeas introduzidas em pré-oviposição ?	Sim/Não
Data da introdução na localidade (data *biofix*)	Dia do ano

Cálculo Dos Dias Em Fase De Ovo, Larval E Pupa

Os parâmetros $\mathbf{T}_b$, $\mathbf{T}_{sup}$, $\mathbf{K}_{o\text{-}l}$, $\mathbf{K}_{l\text{-}p}$ e $\mathbf{K}_{p\text{-}a}$ juntamente com a temperatura máxima e mínima do dia, servem para o cálculo dos graus-dia acumulados e, assim, prever a quantidade de dias necessários para as mudanças de ovo para larva, larva para pupa e pupa para adulto. No cômputo dos graus-dia acumulados a fórmula (2) leva em consideração apenas o valor $\mathbf{T}_b$. Outras fórmulas de cálculo levam em conta $\mathbf{T}_{sup}$. O modelo proposto pode operar com quaisquer fórmulas de cálculo, mas , conforme mencionado anteriormente, por questões de simplicidade considera-se neste trabalho a fórmula que utiliza somente $\mathbf{T}_b$.

Para exemplificar a previsão do número de dias entre duas fases consecutivas, considere o trabalho de Milanez e Parra (2000), que em condições de laboratório calcularam o limiar térmico inferior ($\mathbf{T}_b$) e a constante térmica na fase de ovo ($\mathbf{K}_{o\text{-}l}$) para *D. speciosa* como sendo 11,1 ºC e 119,1 graus-dia respectivamente. Também considere a estação meteorológica de São Martinho da Serra, no Rio Grande do Sul, cujos dados de temperatura máxima e mínima diária do ano de 2007 encontram-se disponibilizados na Internet pelo INPE.

Suponha que no primeiro minuto do dia 01/01/2007 uma fêmea de *D. speciosa* deposita um único ovo em um habitat próximo da estação meteorológica de São Martinho da Serra, e este ovo irá passar para a fase larval. Nestas condições, conforme se observa na Tabela 3, no dia 09/01/2007 o ovo se transformará em larva, uma vez que neste dia foram acumulados 124,35 graus-dias e o ovo necessita de 119,1 graus-dias para passar para a fase larval.

Tabela 3 – Graus-dia acumulados para *D. speciosa* a partir de 01/01/2007 com base nos parâmetros T_b = 11,1 ºC K_{o-l} = 119,1 graus-dias

	01 Jan 2007	02 Jan 2007	03 Jan 2007	04 Jan 2007	05 Jan 2007	06 Jan 2007	07 Jan 2007	08 Jan 2007	09 Jan 2007
T_{max} (ºC)	34,0	35,0	35,0	30,0	30,0	30,0	27,0	28,5	34,5
T_{min} (ºC)	19,5	20,5	20,5	20,0	20,0	17,5	15,0	15,0	16,5
GD_{dia}	15,65	16,65	16,65	13,90	13,90	12,65	9,90	10,65	14,40
$GD_{acumulado}$	15,65	32,30	48,95	62,85	76,75	89,40	99,30	109,95	124,35

Fonte: T_{max} e T_{min} obtidas junto ao INPE via acesso à Internet.

Supondo que o ovo fosse depositado no primeiro minuto do dia 01/07/2007, a simulação aponta que neste dia os graus-dia acumulados seria nulo (pois a temperatura esteve abaixo do limite mínimo para crescimento) e somente após 64 dias, precisamente no dia 02/09/2007, acumularia 120,05 graus-dias, permitindo a passagem de ovo para larva.

Sobrevivência Diária Natural Durante As Fases

A taxa de sobrevivência diária "natural" na fase de ovo, larval e pupa refere-se ao percentual esperado de sobrevivência de um conjunto de ovos, larvas ou pupas de determinado dia, com base em suas características biológicas de resistência a fatores abióticos em geral. Esta taxa de sobrevivência não considera as perdas decorrentes da ação de inimigos naturais (predação e parasitismo).

Suponha que no primeiro minuto do dia 01/01/2007 um conjuntos de fêmeas de *D. speciosa* depositem ao todo, 500 ovos em um habitat próximo da estação meteorológica de São Martinho da Serra. Com base na Tabela 3, espera-se que a fase de ovo dure nove dias. Suponha então que a taxa de sobrevivência diária natural na fase de ovo de *D. speciosa* nas condições do habitat seja de 80%. Assim, diariamente 20% dos ovos sucumbirão. Na Tabela 4 é possível observar a sobrevivência diária natural entre os dias 01/01/2007 e 09/01/2007.

Tabela 4 – Sobrevivência/mortalidade da coorte de 500 ovos de *D. speciosa* depositados no primeiro minuto do dia 01/01/2007 em um habitat próximo à estação meteorológica de São Martinho da Serra.

Data	Ovos sobreviventes ao fim do dia (80%)	Ovos inutilizados ao fim do dia (20%)
01 – Jan – 2007	400,00	100,00
02 – Jan – 2007	320,00	80,00
03 – Jan – 2007	256,00	64,00
04 – Jan – 2007	204,80	51,20
05 – Jan – 2007	163,84	40,96

Data	Ovos sobreviventes ao fim do dia (80%)	Ovos inutilizados ao fim do dia (20%)
06 – Jan – 2007	131,07	32,77
07 – Jan – 2007	104,86	26,21
08 – Jan – 2007	83,89	20,97
09 – Jan – 2007	67,11	16,78

Na situação acima mencionada, partindo-se de uma coorte inicial de 500 ovos depositados no dia 01/01/2007, apenas 67,11 ovos chegarão ao fim do dia 09/01/2007 e passarão para a fase larval a partir do dia 10/01/2007.

A longevidade média de adultos (machos e fêmeas) refere-se, em última instância, à taxa de sobrevivência diária natural na fase adulta. O modelo proposto permite uma estimativa simples do tempo total necessário para a extinção completa de determinada coorte de insetos adultos baseado num modelo linear.

Conhecendo-se o valor ***L*** referente à longevidade média em dias de determinada espécie, é possível caracterizar diversas "famílias" de curvas de sobrevivência diária dos adultos de determinada coorte determinando-se o percentual de sobrevivência (ou mortalidade) após ***L*** dias. Por exemplo, Vargas *et. al*. (2000) realizando estudos em laboratório para identificação de diversos parâmetros demográficos de *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae) obtiveram o valor de 116 dias para a longevidade média das fêmeas adultas. É possível então simular que determinada coorte de fêmeas adultas de *C. capitata*, após ***L*** = 116 dias apresentará 80%, 70% ou qualquer outro percentual de mortalidade da coorte.

Suponha que no dia 25 de abril de determinado ano surja uma coorte de 500 fêmeas adultas de *C. capitata* em determinada localidade de estudo. Considerando-se a longevidade média das fêmeas adultas de 116 dias, e supondo-se que após 116 dias 80% da coorte de 500 fêmeas adultas tenha morrido, então a referida coorte irá se extinguir completamente no dia 17 de setembro, 145 dias após 25 de abril. Supondo-se que após 116 dias 90% da coorte de 500 fêmeas adultas tenha morrido, então a referida coorte irá se extinguir completamente no dia primeiro de setembro, 129 dias após 25 de abril. A Figura 1 apresenta o modelo linear exemplificado. Variando-se o percentual de mortalidade ao atingir o valor ***L***, é possível construir diversas "famílias" de curvas de sobrevivência e simular diversos cenários da dinâmica populacional do inseto em questão.

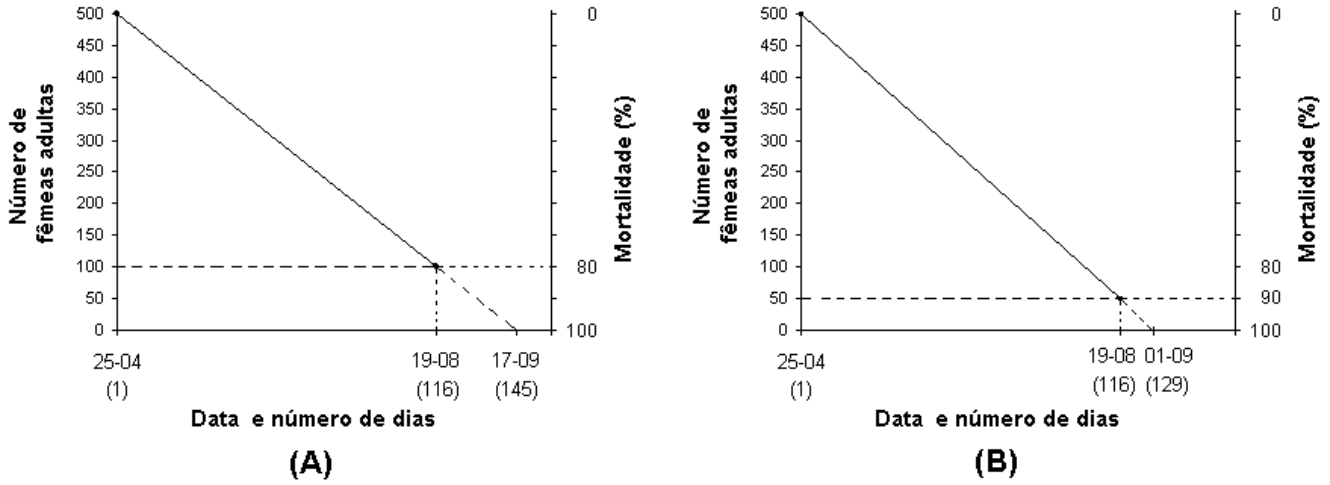


Figura 1 – Curva de sobrevivência para fêmeas adultas de *C. capitata* supondo longevidade média ***L*** = 116 dias. **(A)** supondo que em 116 dias 80% da coorte inicial de 500 fêmeas adultas tenha morrido. **(B)** supondo que em 116 dias 90% da coorte inicial de 500 fêmeas adultas tenha morrido.

Mortalidade Diária Por Predação/Parasitismo/Controle

As taxas de mortalidade causadas por predação parasitismo e/ou medidas de controle adotadas sobre a praga no local de avaliação são consideradas no modelo para as fases de ovo, larva, pupa e adulto. É possível, por exemplo, considerar um cenário onde o inseto adulto não encontre predadores, mas existem insetos parasitóides de ovos e a perda diária de ovos em razão do parasitismo seja de 5%. Ainda, outro cenário possível seria considerar a existência de programas de manejo da praga na localidade de introdução/estabelecimento e, desta forma, considerar uma determinada taxa diária de extermínio de adultos do inseto pela adoção das medidas de controle. Finalmente ou exemplo de cenário possível seria a introdução de determinado inseto em um local sem inimigos naturais que tenham ação efetiva sobre a população da espécie, nem existam programas de controle. Assim, as taxas de predação para todas as fases do ciclo biológico seria zero.

Para exemplificar, considere a situação apresentada na Tabela 4, que mostra a sobrevivência natural diária de 80% da coorte inicial de 500 ovos de *D. speciosa* depositados no primeiro minuto do dia 01/01/2007 em um habitat próximo à estação meteorológica de São Martinho da Serra. Suponha que a localidade apresente uma taxa de mortalidade diária dos ovos de 5% causada por predação/parasitismo. Assim, ao final do dia nove de janeiro, eclodirão 37,54 ovos restarão, transformando-se em larvas no dia dez de janeiro, conforme se observa na Tabela 5.

Tabela 5 – Sobrevivência/mortalidade da coorte de 500 ovos de *D. speciosa* depositados no primeiro minuto do dia 01/01/2007 em um habitat próximo à estação meteorológica de São Martinho da Serra, considerando-se a taxa de sobrevivência diária "natural" dos ovos de 80% e taxa de mortalidade diária por predação/parasitismo dos ovos de 5%

Data	Ovos no início Do dia (a)	Mortalidade "natural" (20%) (b)	Mortalidade por predação/parasitismo (5%) (c)	Ovos ao fim do dia (a) – (b) – (c)
01 – Jan – 2007	500,00	100,00	25,00	375,00
02 – Jan – 2007	375,00	75,00	18,75	281,25
03 – Jan – 2007	281,25	56,25	14,06	210,94
04 – Jan – 2007	210,94	42,19	10,55	158,20
05 – Jan – 2007	158,20	31,64	7,91	118,65
06 – Jan – 2007	118,65	23,73	5,93	88,99
07 – Jan – 2007	88,99	17,80	4,45	66,74
08 – Jan – 2007	66,74	13,35	3,34	50,06
09 – Jan – 2007	50,06	10,01	2,50	37,54

FECUNDIDADE E RECRUTAMENTO DE OVOS

Os parâmetros *Tempo médio de pré-oviposição* e *Número médio de ovos depositados por dia por fêmea*, estão relacionados diretamente com a variável **B** da equação (1). Após tornarem-se adultas, as fêmeas necessitam de certo tempo para alcançarem maturidade sexual (pré-oviposição). Neste período tais fêmeas não depositam ovos e, portanto, não contribuem com o surgimento de novos indivíduos na forma de ovo.

Deve-se ressaltar que o parâmetro *Tempo médio de pré-oviposição* poderia ser tratado de forma análoga aos parâmetros de longevidade média de machos e fêmeas. Por exemplo, supondo-se que o tempo médio de pré-oviposição seja de 5 dias, poder-se-ia considerar outro parâmetro que indicasse o percentual de fêmeas que em 5 dias terminam o período de pré-oviposição e estão aptas a depositar ovos. Ocorreria então uma curva de oviposição, similar à curva de sobrevivência apresentada na Figura 1.

Com base no número médio de ovos depositados por dia por fêmea é possível estimar o número de novos ovos incluídos na população por dia, oriundo de cada fêmea adulta em período de atividade sexual. O total de ovos depositados por todas as fêmeas adultas em determinado dia irão fazer parte de uma nova coorte de ovos do inseto dentro da população.

Outro parâmetro do modelo relacionado ao recrutamento de novos indivíduos é a *Razão sexual*, que está expressa pelo valor de fêmeas para cada macho da população. Supondo-se que na população de interesse ocorram 1,05 fêmeas para cada macho, então, em 100 ovos depositados por uma fêmea espera-se o nascimento de 48,78 machos e 51,22 fêmeas, ou seja, a razão sexual vale 0,5122.

Parâmetros Para Iniciar A Simulação

Os parâmetros anteriormente apresentados possibilitam a simulação do quantitativo a partir de adultos (por sexo), de ovos, larvas, pupas e adultos da população de interesse. Para iniciar a simulação, deve-se informar os valores referentes ao número de adultos machos e fêmeas introduzidos na localidade de avaliação, bem como informar se as fêmeas introduzidas estão ou não em período de pré-oviposição. Deve-se informar também a data de em que ocorreu a introdução dos insetos (data *biofix*), pois é a partir desta data que se iniciará a contagem referente aos graus-dia acumulados.

Vale ressaltar que é possível supor a introdução não só de adultos, mas também do inseto nas fases de ovo, larval ou pupa (considere que mudas de determinada planta são introduzidas na localidade, e ovos, larvas ou pupas do inseto podem encontrar-se aderidos às estruturas vegetais). Neste caso, o modelo adapta-se facilmente a esta situação.

Exemplo De Simulação

Para exemplificar o uso do modelo proposto, foi codificado um protótipo do simulador em linguagem Visual Basic no ambiente do *software* ACCESS. Para o desenvolvimento do protótipo, foram coletadas e disponibilizadas em tabela do ACCESS apenas as temperaturas máxima e mínima dos 365 dias do ano de 2007 da estação meteorológica de São Martinho da Serra para cálculo dos graus-dia. A Figura 2 apresenta a tela de interface para efetuar a simulação preenchida com um conjunto de valores.

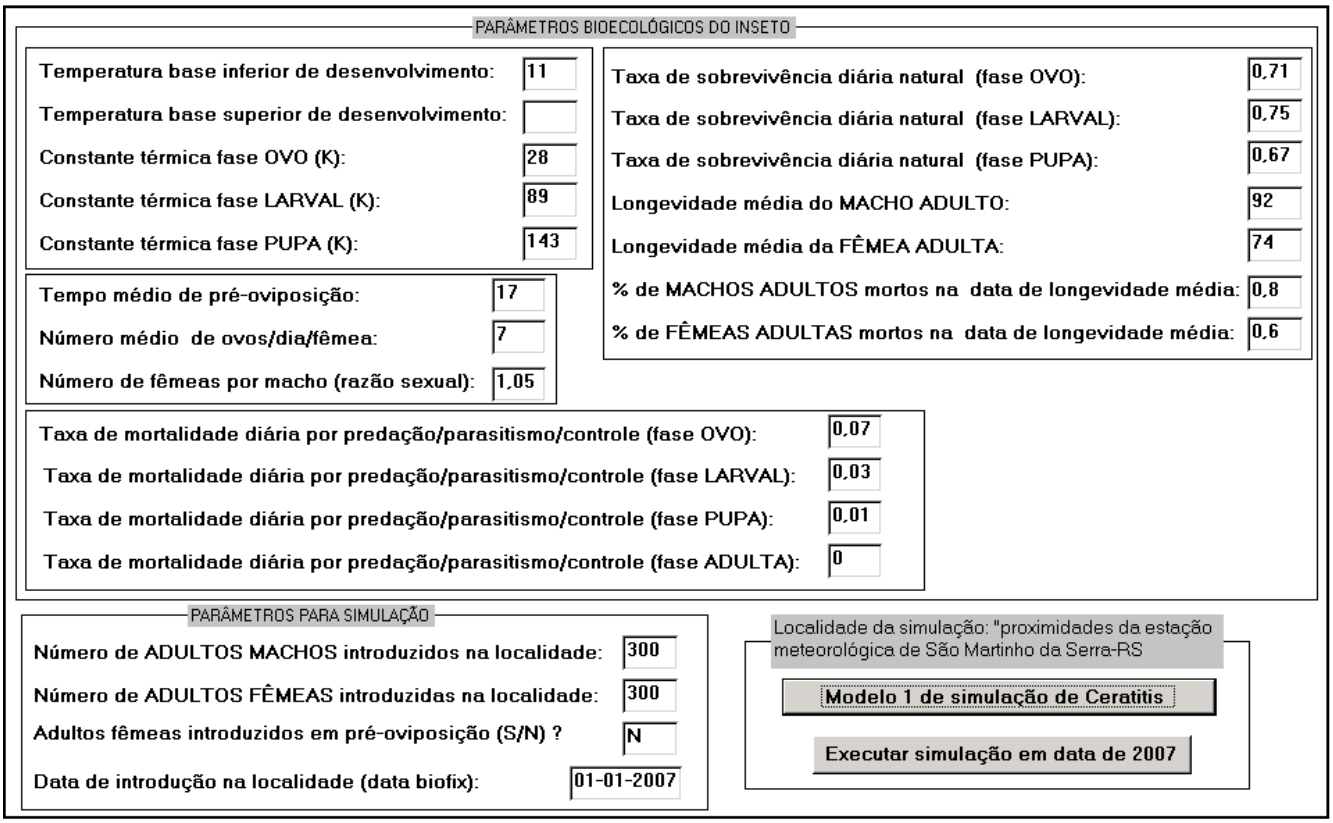


Figura 2 – Tela de interface do programa protótipo simulador do modelo proposto

Observa-se na Figura 2 a tela para simulação da dinâmica populacional de *C. capitata* considerando-se uma determinada "configuração" de parâmetros bioecológicos da praga. Os parâmetros bioecológicos foram determinados com base na avaliação de valores apresentados nos trabalhos de Vargas et al. (2000) e Duyck e Quilici (2002). Para a simulação, supôs-se que no dia 01/01/2007 foram introduzidos 300 adultos machos e 300 adultos fêmeas de *C. capitata* em localidade "próxima" à estação meteorológica de São Martinho da Serra e as 300 fêmeas já se encontram em fase de oviposição.

Nota-se, na Figura 2, que não foi informada a temperatura base superior de desenvolvimento da praga. Isto porque, conforme anteriormente citado, para simulação considera-se o cálculo de graus-dia conforme a equação (2) que leva em conta apenas a temperatura base inferior de desenvolvimento (T_b).

máxima, temperatura mínima e os graus-dia do dia para *C. capitata* com base em T_b = 11°C. É com base nestes dados que o modelo calcula o tempo em dias das fases de ovo, larva e pupa.

Graus-Dia Diário

A Tabela 6 apresenta, para os dias 01/01/2007 a 10/01/2007, a temperatura

Tabela 6 – Cálculo de graus-dia diário na localidade da estação meteorológica de São Martinho da Serra, para *Ceratitis capitata* considerando-se T_b = 11°C

Data	Temperatura Máxima (°C) (T_{max})	Temperatura Mínima (°C) (T_{min})	Graus-dia do dia ($[T_{max} + T_{min}]/2) - T_b$
01 – Jan – 2007	34,0	19,5	15,75
02 – Jan – 2007	35,0	20,0	16,50
03 – Jan – 2007	35,0	19,5	16,25
04 – Jan – 2007	30,0	20,0	14,00
05 – Jan – 2007	30,0	20,0	14,00
06 – Jan – 2007	30,0	17,5	12,75
07 – Jan – 2007	27,0	15,0	10,00
08 – Jan – 2007	28,5	15,0	10,75
09 – Jan – 2007	34,5	16,5	14,50
10 – Jan – 2007	34,5	17,0	14,75

Coortes De Ovos, Larvas, Pupas E Adultos

O modelo proposto se baseia no acompanhamento do desenvolvimento das coortes de ovos, larvas, pupas, adultos machos e adultos fêmeas. É, portanto, um modelo multicoorte onde se registram o quantitativo de indivíduos das coortes diárias das fases citadas. Em termos de estrutura de dados para processamento deste modelo, foram utilizadas cinco matrizes bidimensionais, uma para a fase de ovo, uma para a fase larval, uma para a fase de pupa, uma para adulto macho e uma para adulto fêmea. As colunas da matriz bidimensional representam os dias, e as linhas representam os dias completos vividos pela coorte.

Para representação gráfica das multicoortes pode-se utilizar o diagrama de Lexis. Através do diagrama de Lexis, é possível verificar os valores calculados pelo protótipo de simulador escrito em linguagem Visual Basic. Para efeitos de ilustração, as Figuras 3, 4 e 5 mostram, respectivamente, os diagramas de Lexis para as multicoortes de adultos fêmeas, ovos e larvas apenas até o décimo dia de avaliação.

Na Figura 3, observa-se que entre os dias 01/01/2007 e 10/01/2007 existe apenas a coorte inicial de fêmeas adultas introduzidas no dia 01/01, justamente a coorte das 300 fêmeas introduzidas na localidade. Observa-se, na linha 0 do diagrama de Lexis que entre 02/01 e 10/01 nenhuma nova coorte de adultas fêmeas foi recrutada, ou seja, as pupas porventura existentes ainda não obtiveram soma térmica suficiente para passarem para a fase adulta.

Conforme se observa na Figura 2, a longevidade média das fêmeas adultas é 74 dias e o percentual de fêmeas adultas mortas ao atingir esta quantidade de dias é de 60%. Assim, a curva de sobrevivência para a coorte de 300 fêmeas do dia 01/01 é dada por $\mathbf{Y}_{01\text{-}01} = -2{,}4324\mathbf{X} + 300$, onde **X** representa o número de dias completos vividos e **Y** é a quantidade de indivíduos da coorte do dia 01-01. Cada coorte de adultos machos e fêmeas que emergem em determinado dia tem sua própria curva de sobrevivência calculada pelo simulador.

A taxa de mortalidade diária de adultos por predação/parasitismo e/ou medidas de controle adotadas é nula. Assim, as fêmeas adultas sofrem apenas baixas conforme a representação matemática da curva de sobrevivência. Como se observa na Figura 3, ao iniciar o dia 02/01/2007 a coorte de 300 fêmeas adultas do dia 01/01 sofre uma baixa de 2,4324 indivíduos restando então, nesse dia, 297,57 indivíduos. Sofrendo uma baixa diária de 2,4324 indivíduos, a coorte do dia 01/01 chega ao dia 10/01 com 278,11 indivíduos.

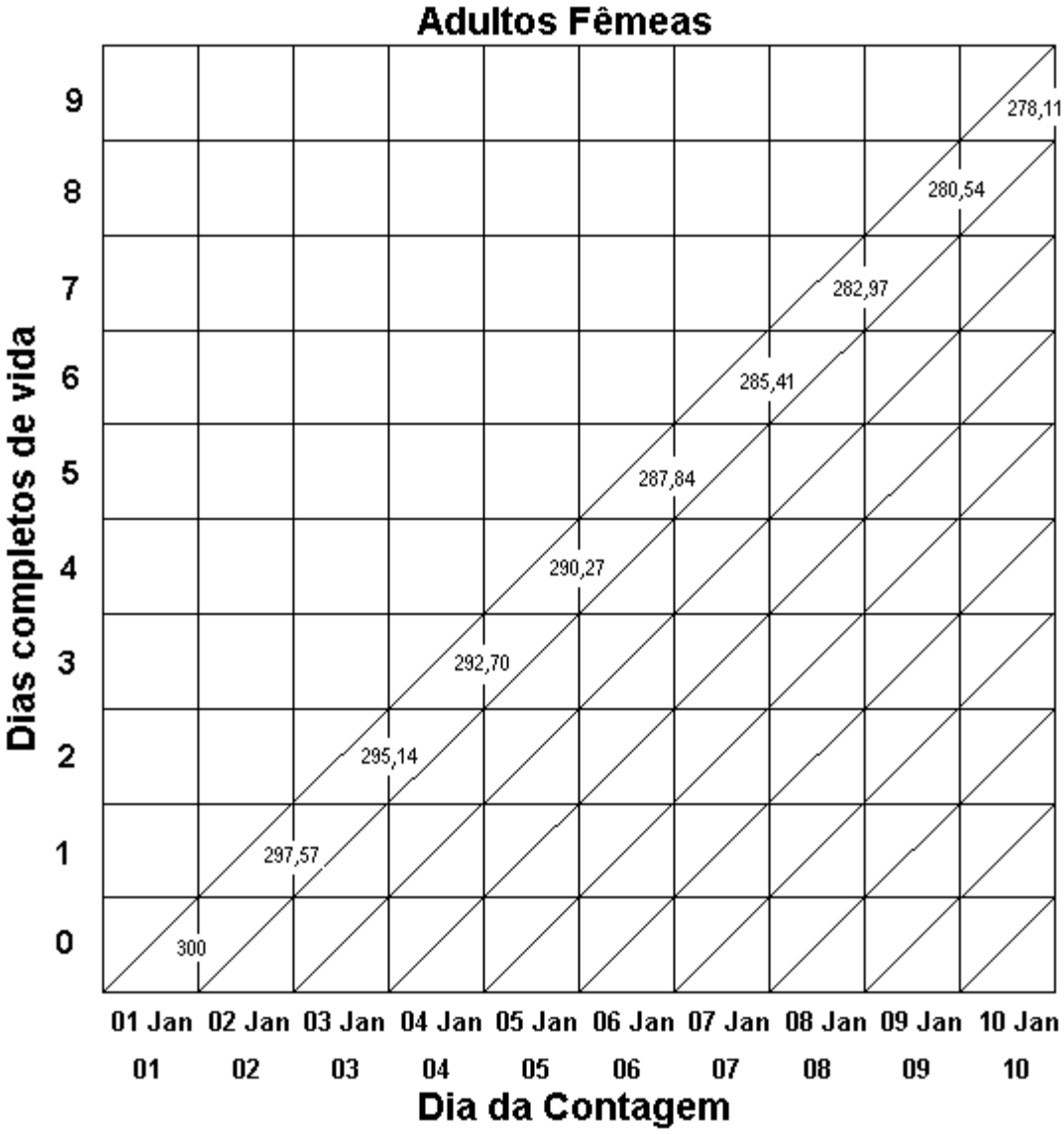


Figura 3 – Diagrama de Lexis para as coortes de adultos fêmeas entre 01/01/2007 e 10/01/2007

No dia primeiro de janeiro, a coorte de 300 fêmeas adultas irá depositar no total, 2.100 ovos, pois em média cada fêmea adulta deposita 7 ovos por dia e todas as fêmeas desta coorte já passaram pelo período de pré-oviposição (ver parâmetro correspondente na Figura 2). De

acordo com os parâmetros do modelo, os ovos apresentam uma taxa de sobrevivência diária natural de 71% e, ainda, uma taxa de mortalidade diária de 7% devido à predação/parasitismo.

Então, da coorte de 2.100 ovos ovipositados no dia 01/01, [(2.100 * 0,71) * (1 – 0,07)] = 1.386,63 ovos irão completar 1 dia de vida (ver Figura 4 – linhas 0 e 1). Dos 1.386,63 ovos da coorte ovipositada em 01/01 que estão vivendo o dia 02/01/02007, apenas [(1.386,63 * 0,71) * (1 – 0,07)] = 915,59 completarão 2 dias de vida. Contudo, a mudança de fase de ovo para larva exige 28 graus-dias (ver Figura 2). Da Tabela 6, observa-se que os dias 01/01 e 02/01 propiciam, respectivamente, a soma térmica de 15,75 e 16,50 graus-dia, totalizando 32,25 graus-dia, um pouco além do necessário para mudança de fase. Por isso, 915,59 ovos se transformam em larvas no dia 03/01. Na Figura 4 observa-se a marcação "*XXX*" no terceiro dia de contagem na linha 2, indicando a eclosão dos ovos para formarem a coorte de larvas que emergiram no dia 03/01 (ver linha 0 na Figura 5).

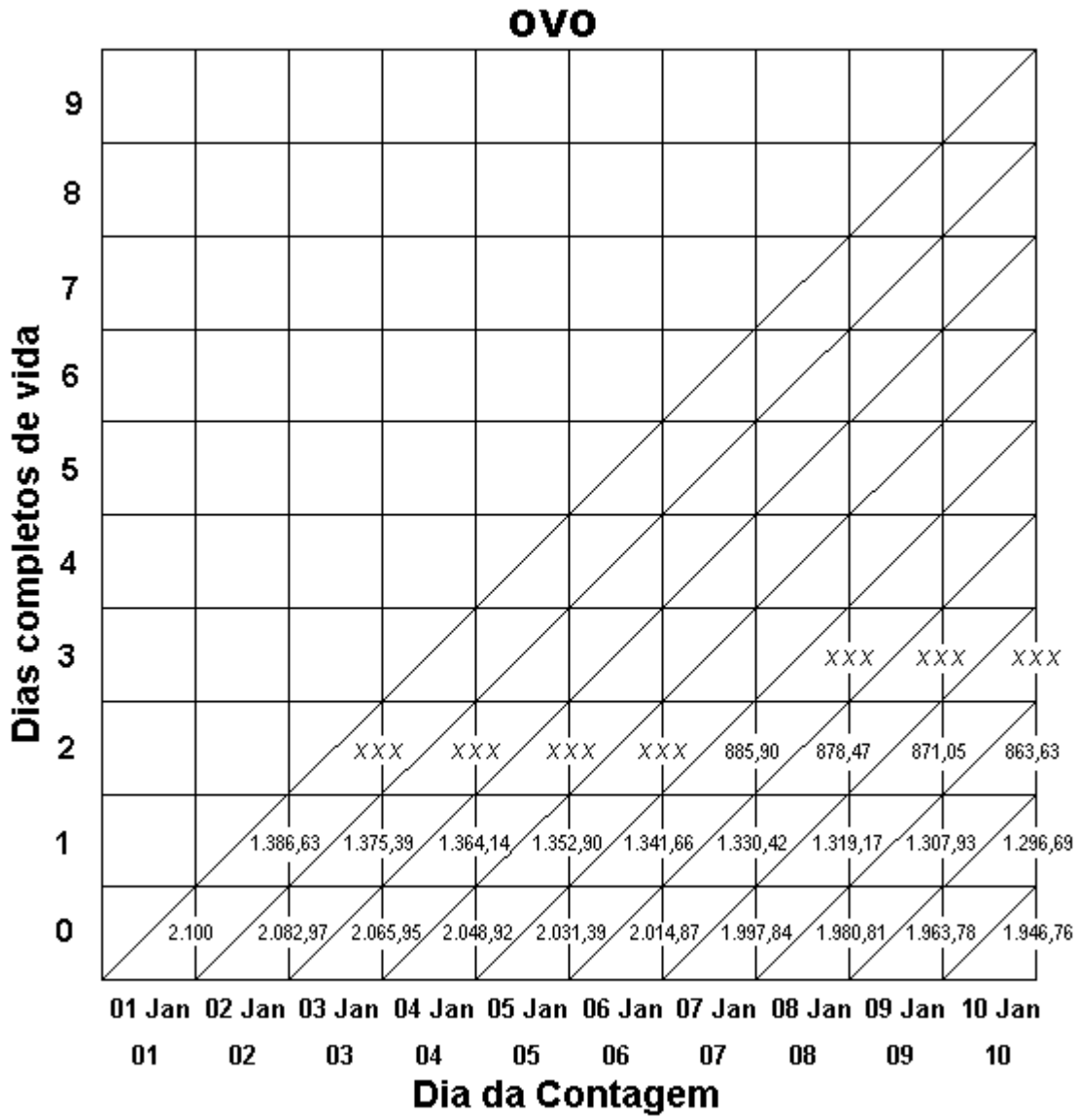


Figura 4 – Diagrama de Lexis para as coortes de ovos entre 01/01/2007 e 10/01/2007

A coorte de ovos ovipositados do dia 02/01/2007 inicia-se com 2.082,97 indivíduos conforme se observa na Figura 4. O recrutamento diário de coortes de ovos é função do número de fêmeas adultas que "iniciam" o dia em questão (sobreviventes do dia anterior). No caso, no dia 02/01/2007, 297,57 fêmeas depositam, ao longo do dia, em média 7 ovos cada, produzindo assim a coorte de 2.082,97 ovos do dia 02/01.

Ainda com relação às coortes de ovos, observa-se na Figura 4 que as coortes dos ovos ovipositados nos dias 01/01, 02/01, 03/01 e 04/01 duraram dois dias, e as coortes dos ovos ovipositados nos dias 05/01, 06/01, 07/01 duraram três dias. Nota-se então a influência dos graus-dias acumulados no desenvolvimento do inseto. Os ovos que surgiram no dia 05/01, por exemplo, começaram a acumular neste dia 14,75 graus-dia e, em seguida, 12,75 e 10 graus-dia, quando então obtiveram acúmulo de soma térmica suficiente para transpor a "barreira" de

28 graus-dias exigidos para passar da fase de ovo para fase larval.

Com relação às coortes de larvas, observa-se na Figura 5 que a primeira coorte de larvas, que inicia no dia 03/01/2007 com 915,59 indivíduos irá se transformar na primeira coorte de pupas da população somente no dia 10/01/2007 com 98,75 indivíduos. O processo de cálculo do quantitativo de indivíduos das várias coortes prossegue então desta forma, permitindo que se estime, para determinado dia, a composição da pirâmide etária.

Particularmente, para o exemplo apresentado, a coorte de 98,75 pupas que surge no dia 10/01/2007 irá "gerar", no dia 22/12/2007 0,47 adultos. Na prática, isto significa que não ocorrerá nenhum recrutamento de novos adultos para a população. Pode-se dizer, preliminarmente, que a taxa de mortalidade "geral" das pupas é alta, entre outros fatores, devido as condições climáticas desfavoráveis para um desenvolvimento "rápido" das mesmas na localidade em questão. Ao executar a simulação para os 365 dias do ano de 2007, não ocorreu nenhum dia em que o número de novos adultos incorporados à população

fosse maior que um. Ou seja, considera-se que a população irá se extinguir em determinado momento, na localidade avaliada.

Com relação à quantificação de indivíduos em machos e fêmeas, o modelo registra o valor da razão sexual, expresso pelo número de fêmeas por macho. Na Figura 2, foi definido o valor de 1,05 fêmeas/macho, ou seja, supõe-se que para cada 100 machos da população, existam 105 fêmeas (razão sexual de 0,5122). Supondo então que uma coorte de 135 pupas de determinado dia se transforme em adultos, então tem-se que das 135 pupas, 65,85 serão adultos machos e 69,15 serão adultos fêmeas, mantendo a proporção de 1,05 fêmea para cada macho. O simulador irá alocar os valores nas coortes correspondentes na matriz bidimensional de adultos machos e de adultos fêmeas.

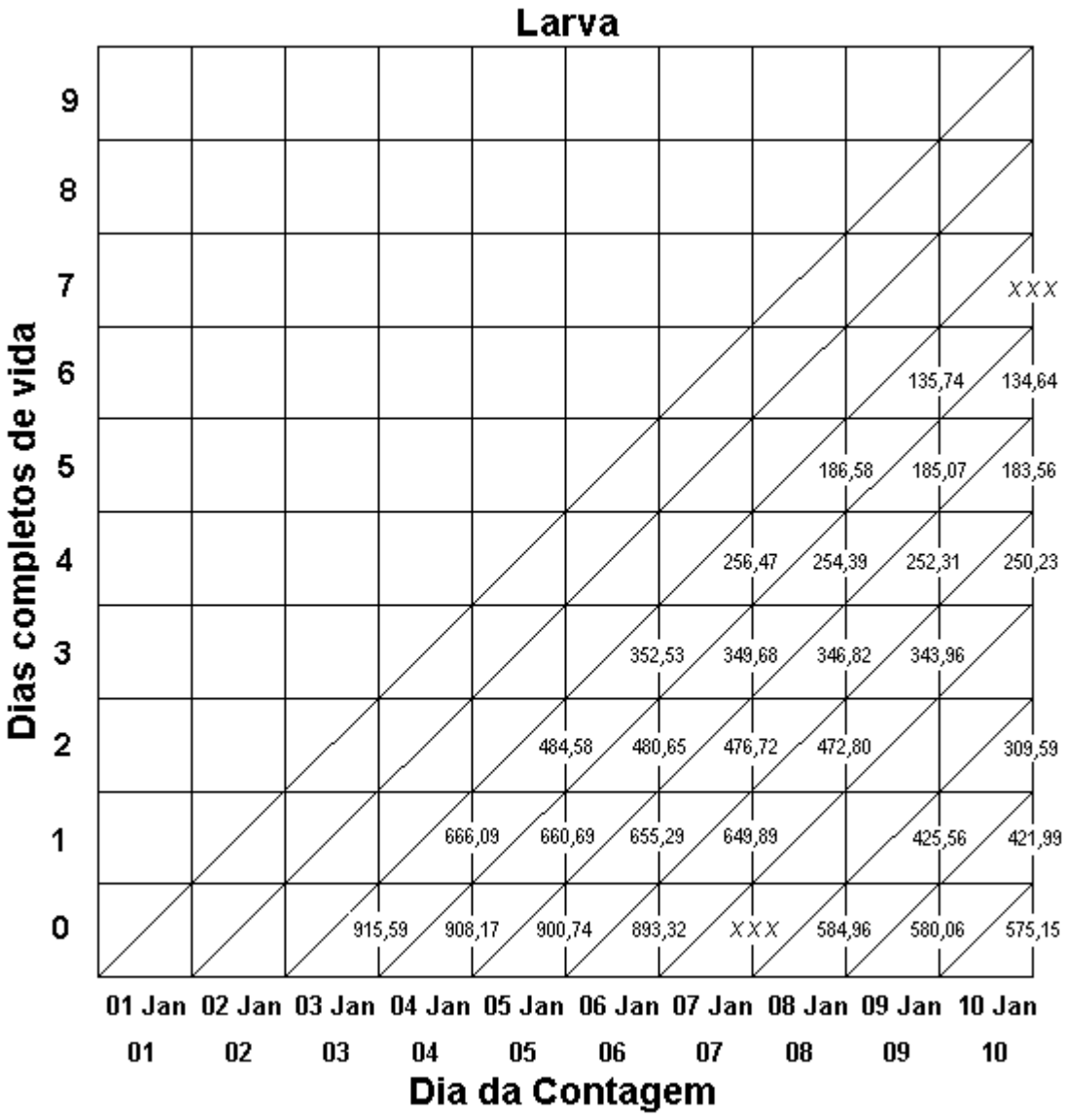


Figura 5 – Diagrama de Lexis para as coortes de larvas entre 01/01/2007 e 10/01/2007

Estimativa Da Composição Etária Por Estágio E Sexo

Com os dados calculados pelo simulador, é possível construir a pirâmide etária da população em qualquer dia do ano. Para exemplificar, a Tabela 7 apresenta as estimativas de composição por estágio e sexo da população de *C. capitata* para os dias 15/02/2007 e 15/04/2007 com base nos parâmetros da Figura 2. Na Figura 6, observa-se graficamente a composição estimada para as duas datas.

Tabela 7 – Estimativa da composição por estágio e por sexo, da população de *C. capitata* para os dias 15/02/2007 e 15/04/2007 conforme situação apresentada na Figura 2.
(com 1,05 fêmeas para cada macho).

Estágio	Quantidade (15/02/2007)	Machos e fêmeas (15/02/2007)		Quantidade (15/04/2007)	Machos e fêmeas (15/04/2007)	
		Machos	Fêmeas		Machos	Fêmeas
Ovo	2.898,01	1.413,66	1.484,35	950,32	463,57	486,75
Larva	1.409,54	687,58	721,96	336,85	164,32	172,53
Pupa	99,78	48,67	51,11	14,38	7,01	7,37
Adulto macho	187,72			35,41		
Adulto fêmea	195,94			54,44		

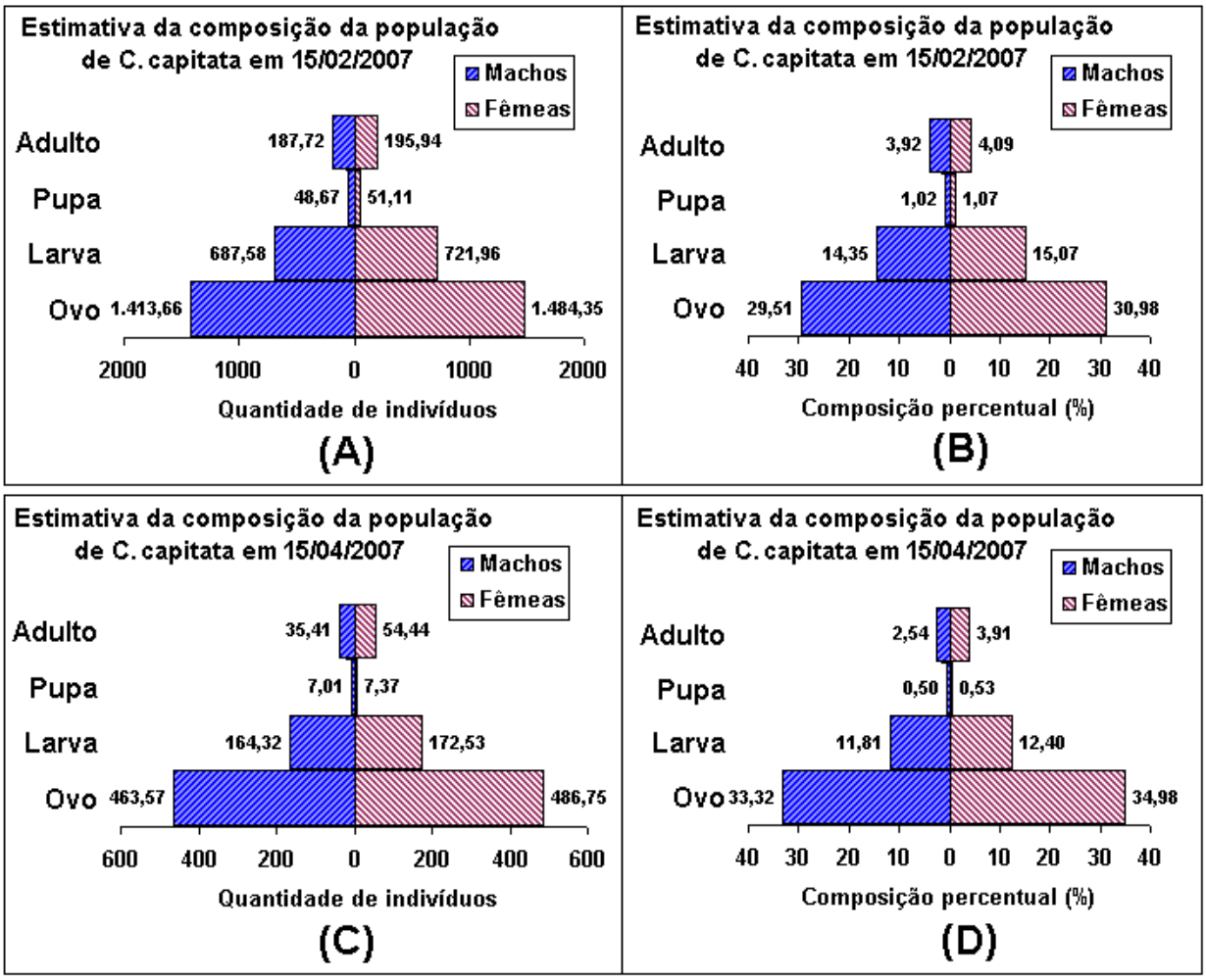


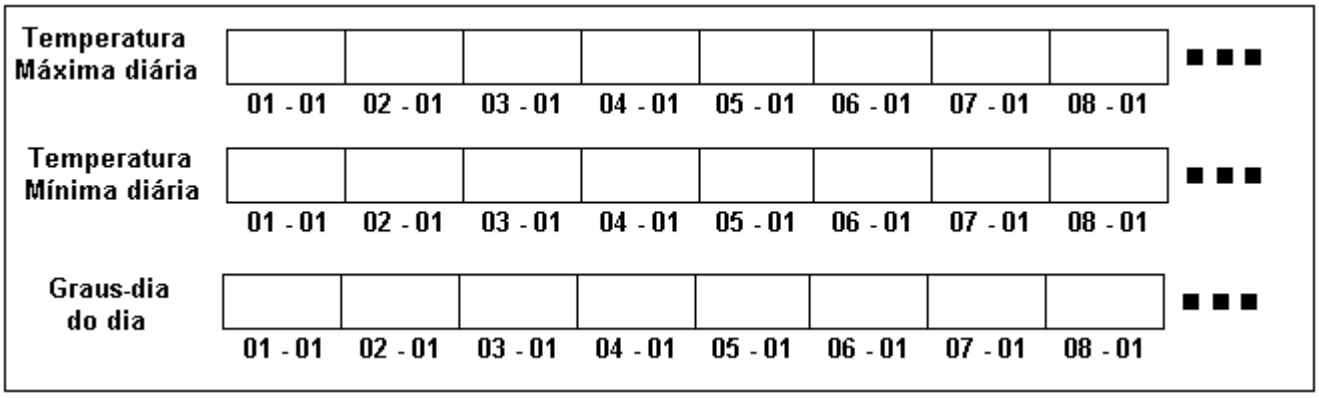
Figura 6 – Pirâmide etária estimada da população de *C. capitata* nos dias 15/02/2007 e 15/04/2007

Com base nestas estimativas pode-se, por exemplo, planejar com melhor precisão um calendário de ações de controle da praga na localidade em questão.

Estruturas De Dados Básicas Para O Simulador

Para implementação computacional do simulador, foram utilizadas cinco matrizes bidimensionais, conforme citado anteriormente, com o objetivo de registrar as diversas coortes de ovos, larvas, pupas, adultos machos e adultos fêmeas. Todavia, essas cinco matrizes bidimensionais são dispensáveis. Para simulação, as cinco matrizes podem ser substituídas por cinco ou até mesmo quatro vetores (vetor, neste contexto, nada mais é do que uma matriz unidimensional, contendo somente uma linha e diversas colunas).

Para execução do simulador, são necessários, além dos parâmetros apresentados na Figura 2, três vetores unidimensionais, para registro da temperatura máxima diária, da temperatura mínima diária e do valor dos graus-dia diário (ver Figura 7). Opcionalmente é possível descartar o uso do vetor de graus-dia, pois o mesmo é função dos vetores de temperatura máxima e mínima diária.



.

Figura 7 – Vetores de temperatura máxima e mínima diária e de graus-dia do dia usados pelo simulador.

Para armazenamento do quantitativo de coortes de ovos, larvas, pupas e adultos são necessários apenas quatro vetores, um para cada estágio (ver Figura 8). Opcionalmente, se for desejável para outros propósitos de modelagem (por exemplo, simulações com variabilidade de razão sexual), é possível implementar um vetor para adultos machos e outro para adultos fêmeas. No presente modelo basta apenas um vetor pois considera-se fixa a razão sexual. Os quatro vetores representam as coortes que se iniciam em determinada data. Estes vetores correspondem às coortes com zero dias completos de vida mostrados nas Figuras 3, 4 e 5.

Para o modelo proposto, a implementação computacional é possível devido ao fato da taxa de sobrevivência diária (e mortalidade diária) ser considerada constante. O acompanhamento da extinção de uma determinada coorte de adultos ou da passagem da coorte de uma fase a outra é representada matematicamente por progressão geométrica.

Para exemplificar, considere a coorte de 908,17 larvas que "nasce" no dia 4 de janeiro (ver Figura 5). Como para larvas a taxa de sobrevivência "natural" diária é de 75% e a taxa diária de

mortalidade por predação/parasitismo/controle é de 3% (ver Figura 2), então significa que a taxa de sobrevivência diária de qualquer coorte de larvas vale 0,75 * (1 – 0,03) = 0,7275.

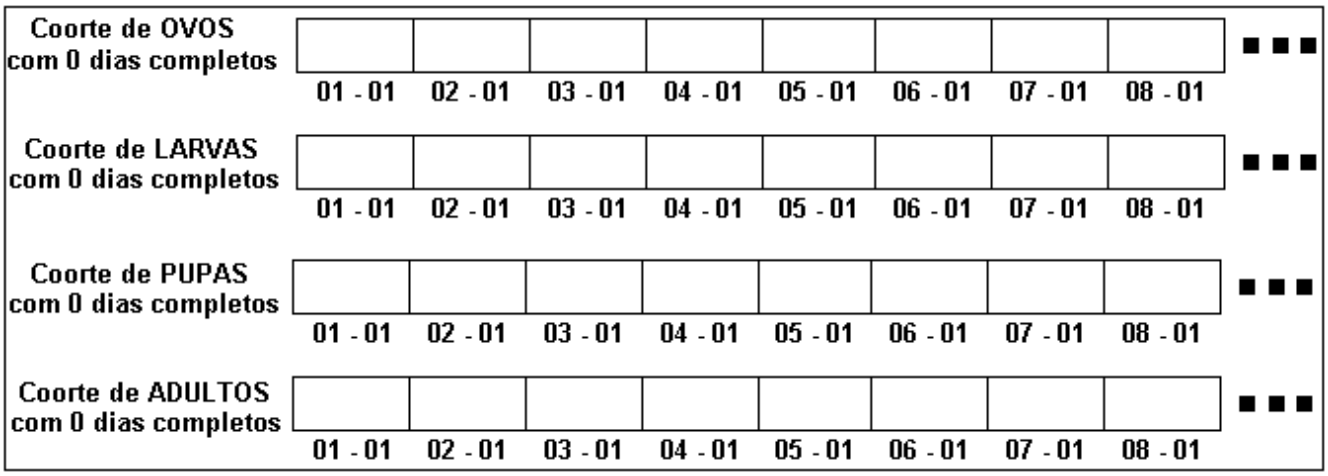


Figura 8 – Vetores das coortes de ovos, larvas, pupas e adultos com zero dias completos de vida.

A função matemática de sobrevivência de larvas é então $A_n = A_0 * q^n$ onde A_0 é o número de indivíduos com zero dias completos de vida, A_n é o número de indivíduos com n dias completos de vida e q é a razão da progressão geométrica, onde q = 0,7275. Obtém-se então que A_0 = 908,17; A_1 = 660,69; A_2 = 480,65; A_3 = 349,68; A_4 = 254,39. Pode-se observar na Figura 5 que estes valores formam o conjunto de células em disposição diagonal no diagrama de Lexis, com "base" no dia 4 de janeiro e representam os valores de sobrevivência diária da coorte de larvas deste dia. É por isso que se pode dispensar a implementação da matriz bidimensional, usando em seu lugar uma estrutura de vetor.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

O modelo proposto permite simular, de forma determinística, a dinâmica populacional de populações de insetos estimando a quantidade de ovos, larvas, pupas e adultos de múltiplas coortes. Sua implementação computacional é relativamente simples, e fornece uma estimativa preliminar razoável da composição da população para suporte a ações de manejo de uma espécie-praga. Este modelo permite também que se iniciem estudos para avaliação de danos econômicos causados pela praga, pois, supondo-se que cada fêmea deposite seus ovos em estruturas vegetais (principalmente frutos), pode-se estimar de forma superficial a biomassa alimentar comprometida por injúria, supondo-se conhecido o peso médio do fruto e a quantidade diária de frutos que servem de hospedeiro às novas coortes de ovos do inseto.

O modelo apresentado é certamente o mais simples para representação da dinâmica populacional de insetos e pode e deve, em posteriores versões, ser incrementado de diversas maneiras. Por exemplo, pode-se utilizar uma abordagem probabilística para indicar o número de ovos que cada fêmea deposita

diariamente ao invés da suposição de um número constante. A taxa diária de sobrevivência e mortalidade também pode ser tratada de forma probabilística com base em características diversas do *habitat* considerado. Em versões posteriores, deve-se também considerar situações em que a população é regulada for fatores dependentes da densidade populacional e da disponibilidade alimentar do local, que influenciam as taxas migratórias, desprezadas no modelo apresentado. Com isso, os sucessivos refinamentos no modelo levarão a uma representação que tenda cada vez mais ser próxima da complexa dinâmica de populações de insetos.

REFERÊNCIAS

ÁVILA, C. J.; MILANEZ, J. M.; PARRA, J. R. P.; Previsão de ocorrência de *Diabrotica speciosa* utilizando-se o modelo de graus-dia de laboratório. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, DF, v. 37, n. 4, p. 427-432, 2002.

BASKIN, Y. **A plague of rats and rubbervines:** the growing threats of species invasions. Washington, DC, USA: Island Press, 2002. 377p.

BEGON, M.; MORTIMER, M.; THOMPSON, D. J. **Population ecology:** a unified study of animals and plants. 3. ed. Cambridge: Blackwell, 1996. 247 p.

BRÉAVAULT, T.; QUILICI, S.; Relationships between temperature, development and survival of different life stages of the tomato fruit fly, *Neoceratitis cyanescens*. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Dordrecht, Holanda, NL, v. 94, p. 25-30, 2000.

CIVIDANES, F. J.; CARVALHO, D. R. Uso de graus-dia para previsão de ocorrência de ninfas e adultos de *Piezodorus guildinii* (West.) (Heteroptera: Pentatomidae) em soja. **Anais da Sociedade Entomológica Brasileira**, Londrina, PR, v. 29, n. 2, p. 269-275, 2000.

DAVIDSON, J. On the relationship between temperature and rate of development of insects at constant temperatures. **Journal of Animal Ecology**, Oxford, Inglaterra, GB, v.13, p. 26-38, 1944.

DUYCK, P. F.; QUILICI, S. Survival and development of different life stages of three *Ceratitis* spp. (Diptera: Tephritidae) reared at five constant temperatures. **Bulletin of Entomological Research**, Farnham Royal, Inglaterra, GB, v. 92, p. 461-469, 2002.

FAO. **Glossary of phytosanitary terms**. Secretariat of the international plant protection convention of the food and agriculture organization (FAO) of the United Nations. International standards for phytosanitary measures ISPM n. 5. Secretariat of the International Plant Protection Convention. Rome: FAO/ONU. 2006. 23p.

FLETCHER, B. S. Temperature-development rate relationships of the immature stages and adults of Tephritid fruit flies. In: Robinson, A. S.; Hooper, G. (Ed.). **Fruit flies, their biology, natural enemies and control**. World Crop Pests, 3B. Amsterdam: Elsevier, p. 273-289, 1989.

GALLO, D.; NAKANO, O.; SILVEIRA NETO, S.; et al. **Entomologia Agrícola**. Piracicaba: Fealq, 920 p., 2002.

HIGLEY, L. G.; PEDIGO, L. P.; OSTLIE, K. R. Degday: a program for calculating degree-days and assumptions behind the degree-day approach. **Environmental Entomology**, College Park, Md., US, v. 15, p. 999-1016, 1986.

IOWA STATE UNIVERSITY. **Using degree days in an integrated pest management program.** Iowa State University – University Extension – Ames, Iowa, Pat-1296 Revisado Junho/1987, Versão eletrônica criada em 1997. Disponível em: <http://www.extension.iastate.edu/Publications/PM1296.pdf>. Acessado em: 02 out. 2008.

KINPARA, D. I. **Modelos de simulação e suas possíveis aplicações no estudo econômico do biodiesel**. Planaltina, DF: Embrapa Cerrados, 2005. 33 p. (Embrapa Cerrados. Documentos, 144).

MILANEZ, J., M.; PARRA, J. R. P. Biologia e exigências térmicas de *Diabrotica speciosa* (Germar) (Coleoptera:Chrysomelidae) em laboratório. **Anais da Sociedade Entomológica Brasileira**, Londrina, PR, v. 29, n. 1, p. 23-29, 2000.

ODUM, E. P. **Ecologia**. Rio de Janeiro: Guanabara, 1988. 434p.

OLIVEIRA, M. R. V. **Segurança biológica para o agronegócio e meio ambiente**. Brasília, DF: Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia, 2006. 1 CD-ROM.

OMETTO, J. C. **Bioclimatologia vegetal**. São Paulo: Ceres, 1981. 440 p.

PALHARES-MELO, L. A. M.; TENENTE, R. C. V.; OLIVEIRA, M. R. V. **Cálculo de graus-dia acumulados para subsidiar ações de gerenciamento de risco de pragas**. Brasília: Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia, 2006. 13 p. (Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia. Comunicado Técnico, 145)

PARKER, J. R. Some effects of temperature and moisture upon *Melanoplus mexicanus* and *Camnula pellucida* Scudder (Orthoptera). **Bulletin University of Montana Agricultural Experimental Station**, n. 223, v. 1, p.1-132, 1930.

PIMENTEL, D.; MCNAIR, S.; JANECKA, J.; WIGHTMAN, J.; SIMMONDS, C.; O'CONNELL, C; WONG, E.; RUSSEL, L.; ZERN, J.; AQUINO, T,; TSOMONDO, T. Economic and environmental threats of alien plant, animal, and microbe invasions. **Agriculture, Ecosystems and Environment**, Amsterdam, NL, v. 84, p. 1–20, 2001.

SUJII, E. R.; GARCIA, M. A.; PIRES, C. S. S.; FONTES, E. M. G.; OLIVEIRA, C.; O'NEIL, R. J. **Modelo para simulação da dinâmica populacional da cigarrinha-das-pastagens, *Deois flavopicta***. Brasília, DF: Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia, 1989. 59 p. (Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia. Boletim de Pesquisa, 7)

VARGAS, R. I.; WILLIAM, A. W.; KANEHISA, D.; STARK, J. D.; NISHIDA, T. Comparative demography of three Hawaiian fruit flies (Diptera: Tephritidae) at alternating Temperatures. **Annals of the Entomological Society of America**, College Park, Md., US, v. 93, n. 1, p. 75-81, 2000.

YOUNG, L. J.; YOUNG, J. H. **Statistical ecology**: a population perspective. London: Kluwer Academic Publishers, 2002.

Comunicado Técnico, 181

Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento

Exemplares desta edição podem ser adquiridos na Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia
Serviço de Atendimento ao Cidadão
Parque Estação Biológica, Av. W/5 Norte (Final) – Brasília, DF CEP 70770-900 – Caixa Postal 02372 PABX: (61) 3448-4673 Fax: (61) 3340-3624
http://www.cenargen.embrapa.br
e.mail:sac@cenargen.embrapa.br

1ª edição
1ª impressão (2008):

Comitê de Publicações

Presidente: *Miguel Borges*
Secretária-Executiva: *Maria da Graça Simões Pires Negrão*
Membros: *Diva Maria de Alencar Dusi*
Luiz Adriano Maia Cordeiro
José Roberto de Alencar Moreira
Regina Maria Dechechi G. Carneiro
Samuel Rezende Paiva
Suplentes: *João Batista Tavares da Silva*
Margot Alves Nunes Dode

Expediente

Supervisor editorial: *Maria da Graça Simões Pires Negrão*
Normalização Bibliográfica: *Ligia Sardinha Fortes*