

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE PELOTAS**  
**Instituto de Física e Matemática**  
**Programa de Pós-Graduação em Modelagem Matemática**



Dissertação

**Modelagem Matemática da Dinâmica e do Controle Biológico do**  
***Thaumastocoris peregrinus* (Hemiptera: Thaumastocoridae) pelo seu**  
**Parasitoide de Ovos *Cleruchoides noackae* (Hymenoptera: Mymaridae)**

**Jhonatan Rodrigues Biller**

Pelotas, 2026

**Jhonatan Rodrigues Biller**

**Modelagem Matemática da Dinâmica e do Controle Biológico do  
*Thaumastocoris peregrinus* (Hemiptera: Thaumastocoridae) pelo seu  
Parasitoide de Ovos *Cleruchoides noackae* (Hymenoptera: Mymaridae)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Modelagem Matemática do Instituto de Física e Matemática da Universidade Federal de Pelotas, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Modelagem Matemática.

Orientador: Dr. Alexandre Molter  
Coorientadores: Dr. Glênio Aguiar Gonçalves  
Dr. Leonardo Rodrigues Barbosa

Pelotas, 2026

Universidade Federal de Pelotas / Sistema de Bibliotecas  
Catalogação da Publicação

B597m Biller, Jhonatan Rodrigues

Modelagem matemática da dinâmica e do controle biológico do *Thaumastocoris peregrinus* (Hemiptera: Thaumastocoridae) pelo seu parasitóide de ovos *Cleruchoides noackae* (Hymenoptera: Mymaridae) [recurso eletrônico] / Jhonatan Rodrigues Biller ; Alexandre Molter, orientador ; Glênio Aguiar Gonçalves, Leonardo Rodrigues Barbosa, coorientadores. — Pelotas, 2026.

84 f. : il.

Dissertação (Mestrado) — Programa de Pós-Graduação em Modelagem Matemática, Instituto de Física e Matemática, Universidade Federal de Pelotas, 2026.

1. Modelagem matemática. 2. Sistema hospedeiro-parasitóide. 3. Controle biológico. 4. Controle ótimo. 5. Dispersão. I. Molter, Alexandre, orient. II. Gonçalves, Glênio Aguiar, coorient. III. Barbosa, Leonardo Rodrigues, coorient. IV. Título.

CDD 511.8

**Jhonatan Rodrigues Biller**

**Modelagem Matemática da Dinâmica e do Controle Biológico do  
*Thaumastocoris peregrinus* (Hemiptera: Thaumastocoridae) pelo seu  
Parasitoide de Ovos *Cleruchoides noackae* (Hymenoptera: Mymaridae)**

Dissertação aprovada, como requisito parcial, para obtenção do grau de Mestre em Modelagem Matemática, Programa de Pós-Graduação em Modelagem Matemática, Instituto de Física e Matemática, Universidade Federal de Pelotas.

**Data da Defesa:** 24 de fevereiro de 2026

**Banca Examinadora:**

Prof. Dr. Alexandre Molter (orientador)

Doutor em Engenharia Mecânica pela Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

Prof. Dr. Glênio Aguiar Gonçalves (coorientador)

Doutor em Engenharia Mecânica pela Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

Dr. Leonardo Rodrigues Barbosa (coorientador)

Doutor em Agronomia (Entomologia) pela Universidade Federal de Lavras.

Profa. Dra. Diomar Cristina Mistro

Doutora em Matemática Aplicada pela Universidade Estadual de Campinas.

Prof. Dr. Roberto Guglielmi

Doutor em Matemática pela Universidade de Roma Tor Vergata.

Prof. Dr. Cláudio Zen Petersen

Doutor em Engenharia Mecânica pela Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

## **AGRADECIMENTOS**

Agradeço à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo apoio financeiro concedido à realização deste trabalho. Agradeço também ao pesquisador Leonardo Rodrigues Barbosa, da Embrapa Florestas, em Colombo, Paraná, pelas contribuições ao desenvolvimento da pesquisa e pela disponibilização dos dados experimentais. Registro, ainda, meu agradecimento ao Programa de Pós-Graduação em Modelagem Matemática da Universidade Federal de Pelotas pelo suporte acadêmico e pela formação proporcionada ao longo desta trajetória.

## RESUMO

BILLER, Jhonatan Rodrigues. **Modelagem Matemática da Dinâmica e do Controle Biológico do *Thaumastocoris peregrinus* (Hemiptera: Thaumastocoridae) pelo seu Parasitoide de Ovos *Cleruchoides noackae* (Hymenoptera: Mymaridae)**. Orientador: Alexandre Molter. 2026. 85 f. Dissertação (Mestrado em Modelagem Matemática) – Instituto de Física e Matemática, Universidade Federal de Pelotas, Pelotas, 2026.

Este trabalho apresenta a modelagem matemática e o controle ótimo da dinâmica populacional do percevejo bronzeado *Thaumastocoris peregrinus* e de seu parasitoide *Cleruchoides noackae*, com o objetivo de subsidiar estratégias eficientes de manejo biológico. Inicialmente, propõe-se um modelo compartimental que descreve as transições entre ovos, ninfas e fêmeas adultas do hospedeiro, bem como a dinâmica das fêmeas adultas do parasitoide, incorporando as interações de parasitismo e a mortalidade natural. A análise de estabilidade identifica três equilíbrios biologicamente relevantes e revela, por meio de uma bifurcação de Hopf, a existência de regimes oscilatórios associados ao aumento do tempo de manipulação do hospedeiro pelo parasitoide. Com base na formulação de Rafikov; Balthazar; Bremen (2008), o problema de manejo é estruturado como um problema de controle ótimo de realimentação. O termo de controle, correspondente à taxa de liberação de parasitoides, é determinado pela solução da equação algébrica de Riccati, resultando em uma lei linear capaz de estabilizar o sistema no equilíbrio de referência com esforço mínimo. Adicionalmente, o modelo é estendido para incorporar a dispersão espacial do parasitoide por meio de uma formulação de reação–difusão, permitindo a análise da dinâmica populacional em domínios unidimensionais e bidimensionais. Simulações numéricas mostram que o controle proposto conduz as populações hospedeiras a níveis inferiores ao limiar de dano econômico, mantendo o parasitoide em densidade sustentável. Mesmo sob dinâmicas de ciclo limite e sob controle intermitente, o sistema permanece estável e retorna ao equilíbrio desejado após perturbações. Os resultados obtidos evidenciam que o método de controle ótimo constitui uma ferramenta robusta e eficiente para o manejo biológico de *T. peregrinus*, fornecendo suporte quantitativo para a definição de estratégias práticas de liberação de *C. noackae* em programas de controle integrado do percevejo bronzeado.

Palavras-chave: Modelagem matemática; Sistema hospedeiro-parasitoide; Bifurcação de Hopf; Controle biológico; Controle ótimo; Dispersão.

## ABSTRACT

BILLER, Jhonatan Rodrigues. **Mathematical Modeling of the Dynamics and Biological Control of *Thaumastocoris peregrinus* (Hemiptera: Thaumastocoridae) by its Egg Parasitoid *Cleruchoides noackae* (Hymenoptera: Mymaridae)**. Advisor: Alexandre Molter. 2026. 85 f. Dissertation (Master's Degree in Mathematical Modeling) – Institute of Physics and Mathematics, Federal University of Pelotas, Pelotas, 2026.

This work presents the mathematical modeling and optimal control of the population dynamics of the bronze bug *Thaumastocoris peregrinus* and its parasitoid *Cleruchoides noackae*, with the aim of supporting efficient biological control strategies. Initially, a compartmental model is proposed to describe the transitions among eggs, nymphs, and adult females of the host, as well as the dynamics of adult female parasitoids, incorporating parasitism interactions and natural mortality. The stability analysis identifies three biologically relevant equilibrium points and reveals, through a Hopf bifurcation, the existence of oscillatory regimes associated with an increase in the host manipulation time by the parasitoid. Based on the formulation of Rafikov; Balthazar; Bremen (2008), the management problem is structured as a feedback optimal control problem. The control term, corresponding to the parasitoid release rate, is determined by the solution of the algebraic Riccati equation, resulting in a linear feedback law capable of stabilizing the system at the reference equilibrium with minimal effort. Additionally, the model is extended to incorporate the spatial dispersion of the parasitoid through a reaction–diffusion formulation, allowing the analysis of population dynamics in one- and two-dimensional domains. Numerical simulations show that the proposed control strategy drives host populations below the economic damage threshold while maintaining the parasitoid at sustainable density levels. Even under limit cycle dynamics and intermittent control, the system remains stable and returns to the desired equilibrium after disturbances. The results demonstrate that the optimal control approach constitutes a robust and efficient tool for the biological management of *T. peregrinus*, providing quantitative support for the definition of practical release strategies for *C. noackae* in integrated pest management programs.

Keywords: Mathematical modeling; Host–parasitoid system; Hopf bifurcation; Biological control; Optimal control; Dispersion.

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1	Ciclo biológico de <i>T. peregrinus</i> : (A) cópula; (B) ovos; (C) eclosão; (D) ninfa de 1º ínstar; (E) ninfa de 2º ínstar; (F) ninfa de 3º ínstar; (G) ninfa de 4º ínstar; (H) ninfa de 5º ínstar; (I) emergência do adulto. Fonte: Barbosa; Santos; Machado; Wilcken; Soliman; Zaché (2012). . . . .	21
Figura 2	Diagrama do sistema compartimental. . . . .	22
Figura 3	Resumo das condições de admissibilidade e estabilidade dos equilíbrios. . . . .	40
Figura 4	Representação gráfica do erro $E_r(a, h)$ utilizado na calibração do modelo. (a) Curvas de nível de $E_r(a, h)$ , com o ponto minimizante $(\hat{a}, \hat{h}) = (2,02; 0,18)$ destacado. (b) Superfície de $E_r(a, h)$ , indicando o valor mínimo $E_r^*$ no mesmo ponto. . . . .	46
Figura 5	Simulação do experimento de parasitismo. (a) Simulação para 10 ovos ofertados. (b) Simulação para 100 ovos ofertados. . . . .	50
Figura 6	Dinâmica completa do sistema (2) para duas condições iniciais. Os pontos $P$ indicam valores de referência obtidos das simulações, com coordenadas expressas respectivamente em dias e em densidade populacional. (a) Simulação para 10 ovos ofertados. (b) Simulação para 100 ovos ofertados. . . . .	51
Figura 7	Janela estacionária da dinâmica completa do sistema (2) para duas condições iniciais. (a) Simulação para 10 ovos ofertados. (b) Simulação para 100 ovos ofertados. . . . .	52
Figura 8	Curvas definidas na análise de estabilidade do equilíbrio $E_3$ : (a) $S_3(h)$ e (b) $S_4(h)$ . . . . .	53
Figura 9	Janela estacionária da dinâmica completa do sistema (2) para duas condições iniciais. (a) Simulação para 10 ovos ofertados. (b) Simulação para 100 ovos ofertados. . . . .	54
Figura 10	Diagramas de bifurcação para $x_1$ , $x_2$ , $x_3$ e $x_4$ em função de $h$ . . . . .	55
Figura 11	Dinâmica temporal do sistema (2) na ausência de controle biológico, mostrando a convergência para o equilíbrio $E_2$ . (a) Trajetórias das populações até 50 dias (fase transitória). (b) Trajetórias das populações até 500 dias (aproximação ao equilíbrio). . . . .	61
Figura 12	Dinâmica temporal do sistema (2) sob ação do controle biológico, mostrando a convergência para o equilíbrio (38). (a) Trajetórias das populações até 20 dias (fase transitória). (b) Trajetórias das populações até 200 dias (aproximação ao equilíbrio). . . . .	62

Figura 13	Esforço de controle $u(t)$ aplicado ao sistema (2), evidenciando a convergência para o valor de equilíbrio $u^* = 0,29$ . (a) Trajetória do esforço de controle até 1 dia (fase transitória). (b) Trajetória do esforço de controle até 100 dias (aproximação ao equilíbrio). . . . .	62
Figura 14	Evolução temporal da função $l(y)$ positiva definida, indicando a estabilidade assintótica do sistema controlado. (a) Função $l(y)$ até 1 dia (fase transitória). (b) Função $l(y)$ até 100 dias (aproximação a zero).	63
Figura 15	Dinâmica temporal do sistema (2) em regime de ciclo limite sob ação do controle biológico, mostrando a convergência para o equilíbrio (39). (a) Trajetórias das populações até 10 dias (fase transitória). (b) Trajetórias das populações até 200 dias (aproximação ao equilíbrio).	64
Figura 16	Esforço de controle $u(t)$ aplicado ao sistema (2) em regime de ciclo limite, mostrando a convergência para o valor de equilíbrio $u^* = 0,36$ . (a) Esforço de controle até 1 dia (fase transitória). (b) Esforço de controle até 200 dias (aproximação ao equilíbrio). . . . .	64
Figura 17	Evolução temporal da função $l(y)$ positiva definida, indicando a estabilidade assintótica do sistema em ciclo limite sob controle biológico. (a) Função $l(y)$ até 1 dia (fase transitória). (b) Função $l(y)$ até 100 dias (aproximação a zero). . . . .	65
Figura 18	Dinâmica temporal do sistema (2) em regime de ciclo limite sob ação intermitente do controle biológico, mostrando a convergência para o equilíbrio (39). A região sombreada indica o período sem manejo. (a) Trajetórias das populações até 10 dias (fase transitória). (b) Trajetórias das populações até 500 dias (aproximação ao equilíbrio). . . . .	66
Figura 19	Esforço de controle $u(t)$ aplicado ao sistema (2) em regime de ciclo limite, indicando a convergência para o valor de equilíbrio $u^* = 0,36$ . A região sombreada representa o intervalo sem manejo. (a) Esforço de controle até 10 dias (fase transitória). (b) Esforço de controle até 500 dias (aproximação ao equilíbrio). . . . .	67
Figura 20	Evolução temporal da função $l(y)$ positiva definida, indicando a estabilidade assintótica do sistema em ciclo limite sob controle biológico intermitente. (a) $l(y)$ até 10 dias (fase transitória). (b) $l(y)$ até 500 dias (aproximação a zero). . . . .	67
Figura 21	Representação gráfica da função de erro $E_r(A, B)$ utilizada na calibração do modelo de difusão. (a) Curvas de nível de $E_r(A, B)$ , com o ponto minimizante destacado. (b) Superfície $E_r(A, B)$ , indicando o valor mínimo $E_r^*$ . . . . .	73
Figura 22	Evolução temporal do modelo unidimensional do sistema hospedeiro–parasitoide. . . . .	76
Figura 23	(a) Evolução temporal das médias espaciais das densidades populacionais e (b) ampliação do intervalo final, evidenciando a convergência para o equilíbrio. . . . .	77
Figura 24	Evolução temporal do modelo bidimensional do sistema hospedeiro–parasitoide. . . . .	78
Figura 25	(a) Evolução temporal das médias espaciais das densidades populacionais e (b) ampliação do intervalo final, evidenciando a convergência para o equilíbrio. . . . .	79

## LISTA DE TABELAS

Tabela 1	Parâmetros do modelo hospedeiro–parasitoide. . . . .	25
Tabela 2	Condições de Hurwitz para polinômios de grau 2, 3 e 4. . . . .	34
Tabela 3	Tempo médio de vida das populações em dias. . . . .	43
Tabela 4	Tempos médios de progressão entre estágios de desenvolvimento em dias. . . . .	44
Tabela 5	Resultados do experimento de parasitismo de <i>C. noackae</i> sobre ovos de <i>T. peregrinus</i> . . . . .	46
Tabela 6	Parâmetros estimados do modelo hospedeiro–parasitoide. . . . .	48
Tabela 7	Parasitismo de <i>C. noackae</i> em ovos de <i>T. peregrinus</i> . . . . .	50
Tabela 8	Parasitismo de <i>C. noackae</i> em ovos de <i>T. peregrinus</i> . . . . .	51
Tabela 9	Resultados para o talhão 21. . . . .	72

# SUMÁRIO

<b>1</b>	<b>INTRODUÇÃO</b>	13
1.1	Aspectos biológicos e danos causados por <i>T. peregrinus</i>	13
1.2	Monitoramento e estratégias de controle	14
1.3	Estudos experimentais e modelagem populacional	15
1.4	Estudos de dispersão e modelagem espacial	17
1.5	Objetivos e estrutura do trabalho	19
<b>2</b>	<b>DINÂMICA HOSPEDEIRO-PARASITOIDE</b>	21
2.1	Região biologicamente significativa e propriedades básicas	24
2.2	Propriedades assintóticas e limitação das populações	26
2.3	Pontos de equilíbrio	30
2.3.1	Equilíbrio $E_1$	31
2.3.2	Equilíbrio $E_2$	31
2.3.3	Equilíbrio $E_3$	32
2.4	Estabilidade local	33
2.4.1	Estabilidade local de $E_1$	35
2.4.2	Estabilidade local de $E_2$	36
2.4.3	Estabilidade local de $E_3$	37
2.4.4	Resumo das condições de estabilidade dos equilíbrios	39
<b>3</b>	<b>DETERMINAÇÃO DOS PARÂMETROS E SIMULAÇÕES DO MODELO</b>	41
3.1	Determinação dos parâmetros	41
3.1.1	Taxa intrínseca de reprodução de <i>T. peregrinus</i>	41
3.1.2	Taxa de mortalidade natural	42
3.1.3	Taxa de progressão entre estágios	43
3.1.4	Fatores de conversão	44
3.1.5	Taxa de busca e tempo de manipulação	45
3.1.6	Resumo dos parâmetros estimados	47
3.2	Simulações da dinâmica populacional	47
3.2.1	Validação dos parâmetros do modelo	47
3.2.2	Simulação da dinâmica completa	50
3.2.3	Análise de bifurcação	52
<b>4</b>	<b>MODELAGEM DO CONTROLE BIOLÓGICO</b>	56
4.1	Formulação do problema de controle	56
4.1.1	Modelo com controle	57
4.1.2	Equilíbrio de referência	57
4.1.3	Condições de otimalidade e lei de controle	58

<b>4.2</b>	<b>Simulações numéricas</b>	60
4.2.1	Dinâmica sem controle	60
4.2.2	Dinâmica com controle	61
4.2.3	Dinâmica em ciclo limite com controle	63
4.2.4	Dinâmica do sistema sob controle intermitente	65
<b>5</b>	<b>MODELAGEM DA DISPERSÃO ESPACIAL</b>	68
5.1	Formulação geral de modelos com dispersão	68
5.2	Extensão espacial do modelo hospedeiro–parasitoide	69
5.3	Média espacial	71
5.4	Determinação do coeficiente de difusão	71
5.5	Simulações Numéricas	74
5.5.1	Dinâmica espacial no caso unidimensional	74
5.5.2	Extensão Bidimensional	77
<b>6</b>	<b>CONCLUSÕES</b>	80
	<b>REFERÊNCIAS</b>	82

# 1 INTRODUÇÃO

O eucalipto é uma das culturas florestais mais importantes do mundo, amplamente cultivada devido ao seu rápido crescimento, elevada produtividade e versatilidade de uso da madeira. Originário da Austrália, o gênero *Eucalyptus* foi introduzido no Brasil no início do século XX, com o objetivo inicial de suprir a demanda por lenha, dormentes e postes de madeira utilizados nas ferrovias (Junqueira, 2016). Desde então, o eucalipto adaptou-se de forma notável às condições edafoclimáticas brasileiras, tornando-se o gênero florestal mais plantado do país e um dos pilares da economia florestal nacional. As plantações de eucalipto ocupam mais de cinco milhões de hectares e abastecem indústrias de celulose, papel, carvão vegetal e painéis de madeira (Junqueira, 2016).

Entretanto, a expansão das áreas de cultivo e a homogeneização genética das plantações favoreceram o surgimento e a disseminação de pragas exóticas. Entre essas, destaca-se o percevejo bronzeado do eucalipto, *Thaumastocoris peregrinus* Carpintero; Dellapé (2006) (Hemiptera: Thaumastocoridae), espécie originária da Austrália que se tornou um dos principais problemas fitossanitários das florestas de eucalipto no Brasil. Essa praga tem causado prejuízos expressivos à produtividade e à qualidade das árvores, comprometendo o desempenho econômico do setor florestal.

## 1.1 Aspectos biológicos e danos causados por *T. peregrinus*

O percevejo bronzeado, *T. peregrinus*, foi inicialmente descrito na Argentina e no Uruguai, tendo sua origem atribuída à Austrália (Junqueira, 2016). No Brasil, o primeiro registro da praga ocorreu em 2008, nos estados do Rio Grande do Sul e São Paulo (Junqueira, 2016; Wilcken; Soliman; Sá; Barbosa; Ribeiro dias; Ferreira-filho et al., 2010), e atualmente sua presença é registrada em praticamente todas as regiões produtoras de eucalipto do país (Barbosa; Santos; Machado; Wilcken; Soliman; Zaché, 2012).

Esse inseto apresenta corpo achatado e coloração variando do marrom-claro ao bronzeado, medindo cerca de três milímetros de comprimento. Seu ciclo de vida com-

preende as fases de ovo, cinco estágios ninfais e o adulto, sendo o desenvolvimento relativamente rápido, variando entre 20 e 35 dias conforme as condições ambientais (Barbosa; Santos; Machado; Wilcken; Soliman; Zaché, 2012; Noack; Rose, 2007). A reprodução é sexuada, e as fêmeas podem ovipositar, em média, cerca de 60 ovos ao longo de sua vida, geralmente sobre folhas abertas. Em condições climáticas favoráveis, podem ocorrer diversas gerações ao longo do ano (Noack; Rose, 2007).

Os ovos apresentam coloração escura, formato achatado e são depositados em grupos de forma irregular, assemelhando-se a pequenas manchas enegrecidas sobre a superfície das folhas de eucalipto. Essas características morfológicas facilitam a identificação da infestação em campo, especialmente nas fases iniciais do ataque.

As ninfas e os adultos são os estágios responsáveis pelos danos às plantas, pois se alimentam da seiva das folhas utilizando peças bucais perfurantes e sugadoras. Durante a alimentação, o inseto provoca o colapso das células e altera os tecidos foliares, comprometendo a fisiologia da planta e sua capacidade fotossintética.

Os sintomas iniciais do ataque incluem o prateamento das folhas, seguido do bronzeamento e, em infestações severas, da seca e queda foliar (Junqueira, 2016; Barbosa; Santos; Machado; Wilcken; Soliman; Zaché, 2012). Os danos provocados por altas infestações podem causar perda considerável da área fotossintética, levando à queda prematura das folhas e, em alguns casos, à morte das árvores (Barbosa; Santos; Machado; Wilcken; Soliman; Zaché, 2012). A intensidade dos sintomas pode variar entre espécies e híbridos de eucalipto, sendo que alguns genótipos apresentam apenas o prateamento e a desfolha, sem o bronzeamento característico (Barbosa; Santos; Machado; Wilcken; Soliman; Zaché, 2012).

Esses danos reduzem o crescimento e o incremento em volume das árvores, afetando diretamente a produção de madeira destinada às indústrias de papel, celulose, carvão vegetal e energia. Em casos mais graves, a mortalidade de plantas jovens pode resultar em perdas econômicas expressivas e comprometimento do rendimento florestal (Wilcken; Soliman; Sá; Barbosa; Ribeiro dias; Ferreira-filho et al., 2010; Barbosa; Santos; Machado; Wilcken; Soliman; Zaché, 2012).

## **1.2 Monitoramento e estratégias de controle**

Diante do impacto econômico causado pelo *T. peregrinus*, diversas estratégias de controle têm sido estudadas. O controle químico, utilizando inseticidas do grupo dos neonicotinoides, pode ser eficiente, mas apresenta limitações devido ao custo elevado, riscos ambientais e possibilidade de desenvolvimento de resistência (Junqueira, 2016). Nesse contexto, o controle biológico surge como uma alternativa sustentável e promissora.

O monitoramento da ocorrência e da dispersão da praga é etapa fundamental para

orientar ações de manejo. De acordo com Barbosa; Santos; Machado; Wilcken; Soliman; Zaché (2012), a detecção e o acompanhamento populacional do percevejo bronzeado em campo são realizados por meio de armadilhas adesivas amarelas, com dimensões de aproximadamente 12,25 cm × 10 cm, fixadas no tronco das árvores a cerca de 1,8 m de altura. Essas armadilhas atraem e retêm os insetos adultos, possibilitando a quantificação da densidade populacional ao longo do tempo. A substituição deve ser realizada mensalmente, ou com maior frequência caso ocorra saturação, mantendo-se as armadilhas nos mesmos pontos de amostragem para assegurar a comparabilidade dos dados. O método tem se mostrado eficiente e de baixo custo, sendo amplamente utilizado em programas de vigilância e estudos de dispersão do inseto (Barbosa; Santos; Machado; Wilcken; Soliman; Zaché, 2012).

Entre os inimigos naturais do percevejo bronzeado destaca-se o parasitoide de ovos *Cleruchoides noackae* (Hymenoptera: Mymaridae), uma microvespa também originária da Austrália e especialista em parasitar ovos de *T. peregrinus* (Lin; Huber; La salle, 2007; Junqueira, 2016). A fêmea do parasitoide deposita seus ovos dentro dos ovos do hospedeiro; durante o desenvolvimento larval, o embrião do percevejo é consumido, e, em seu lugar, eclode um novo parasitoide adulto. Assim, cada evento de parasitismo representa a morte de um ovo do hospedeiro e a formação de um novo indivíduo do agente de controle, caracterizando um mecanismo autorregulador de supressão populacional.

O uso de *C. noackae* tem se mostrado eficaz tanto em laboratório quanto em campo, sendo reconhecido como um inimigo natural específico e eficiente para o manejo de *T. peregrinus* (Junqueira, 2016). Contudo, a eficácia de programas de controle biológico depende de compreender a dinâmica populacional entre o hospedeiro e o parasitoide, bem como de avaliar os efeitos de diferentes estratégias de liberação sobre o equilíbrio do sistema.

### **1.3 Estudos experimentais e modelagem populacional**

Pesquisadores têm concentrado esforços em compreender os parâmetros biológicos e ecológicos de *T. peregrinus* e de seu inimigo natural *C. noackae*, com o intuito de subsidiar modelos populacionais e aperfeiçoar estratégias de manejo biológico. Estudos realizados com *T. peregrinus* têm permitido caracterizar seu ciclo de vida, comportamento alimentar e taxas de sobrevivência sob diferentes condições ambientais, informações fundamentais para o entendimento da dinâmica populacional da praga (Barbosa; Santos; Soliman; Rodrigues; Wilcken; Campos; Zanuncio; Zanuncio, 2019). De modo geral, o desenvolvimento do inseto, desde o ovo até o adulto, ocorre em um período de 20 a 35 dias, variando conforme a temperatura e a disponibilidade de alimento.

No contexto do controle biológico, Souza; Candelaria; Barbosa; Wilcken; Campos; Serrão; Zanuncio (2016) analisaram o ciclo de vida, a longevidade e a taxa de parasitismo do parasitoide *C. noackae* em condições controladas, demonstrando que a temperatura exerce influência direta sobre o tempo de desenvolvimento e sobre a taxa de emergência. Esses resultados permitiram estimar parâmetros fundamentais, como a duração média do ciclo ovo–adulto, a razão sexual e a capacidade de parasitismo, amplamente empregados na parametrização de modelos de interação hospedeiro–parasitoide. De forma complementar, Becchi (2021) avaliaram o desempenho de *C. noackae* em diferentes condições de criação e em liberações a campo, abordando aspectos como controle de qualidade, presença de endossimbiontes<sup>1</sup> e dispersão. Experimentos de campo indicaram que o parasitoide apresenta alcance de dispersão de até 70 metros em 72 horas, com maior densidade de captura registrada a aproximadamente 25 metros da área de liberação. Tal dado é essencial para a calibração de modelos de dispersão e para o delineamento espacial das liberações.

Com base em estudos desse tipo, diversos autores têm proposto modelos matemáticos para representar a interação entre populações de insetos-praga e seus inimigos naturais. Em geral, essas formulações se baseiam nas equações de Lotka–Volterra, amplamente empregadas na descrição de sistemas ecológicos com interação predador–presa ou hospedeiro–parasitoide. Nesses modelos, o crescimento do hospedeiro é normalmente limitado por fatores de densidade, enquanto o parasitismo é descrito por respostas funcionais do tipo Holling I, II ou III (Holling, 1965), que representam a taxa de busca do parasitoide em função da densidade do hospedeiro (Rafikov; Balthazar; Bremen, 2008; Molter; Rafikov, 2014). Em uma perspectiva mais recente, Bruzzone; Rossini; Aguirre; Logarzo (2023) discutem que, no caso de parasitoides, a formulação da resposta funcional deve levar em conta particularidades da depleção de hospedeiros, uma vez que, diferentemente da predação, o hospedeiro parasitado não é consumido imediatamente, o que pode exigir adaptações em relação aos modelos clássicos.

Rafikov; Balthazar; Bremen (2008) analisaram a dinâmica de *Rachiplusia nu*, *Pseudoplusia includens* e de um parasitoide de suas populações, cuja espécie não é especificada no estudo, por meio de um modelo de Lotka–Volterra com resposta funcional de Holling I (Holling, 1959). O estudo demonstrou a importância de considerar a saturação da taxa de captura e a mortalidade natural das populações para reproduzir o comportamento observado em campo. Em trabalho posterior, Molter; Rafikov (2014) desenvolveram um problema de controle ótimo não linear aplicado ao controle biológico, utilizando a equação de Hamilton–Jacobi–Bellman (Naidu, 2003) para determinar leis de controle capazes de manter densidade da praga abaixo do nível de dano

---

<sup>1</sup> Organismos que habitam o interior de outro organismo em uma relação de simbiose.

econômico. O modelo foi aplicado a um sistema genérico hospedeiro–parasitoide, destacando o potencial das abordagens de controle ótimo para o manejo de populações. Nessa mesma linha de análise qualitativa, Jia; Jung (2024) investigaram um modelo envolvendo hospedeiro, parasitoide e hiperparasitoide com interferência mútua, obtendo condições de estabilidade dos equilíbrios e resultados de bifurcação, o que evidencia a relevância de ferramentas de análise dinâmica para a compreensão de sistemas ecológicos mais complexos.

No trabalho de Molter; Bezerra; Rafikova; Nava; Rafikov (2023), os autores propuseram um modelo dinâmico envolvendo duas espécies de parasitoides atuando sobre diferentes estágios de desenvolvimento de uma praga agrícola, incorporando variações ambientais e estratégias de controle contínuo e impulsivo. O modelo, baseado em equações diferenciais acopladas e técnicas de controle dependente do estado, mostrou-se útil na determinação de taxas ótimas de liberação de parasitoides, conciliando custo operacional e eficiência do controle. De forma complementar, Rubio; Montes; Alpízar-brenes; Parra; Jamielniak; Lombardi junior; Vilches (2022) propuseram um modelo matemático para descrever o controle biológico de *Tuta absoluta* por meio da interação entre a praga, um parasitoide de ovos e um predador, mostrando como a modelagem pode ser empregada para avaliar a viabilidade e os efeitos combinados de diferentes agentes naturais no manejo de insetos-praga.

Esses modelos ilustram a utilidade da modelagem matemática como ferramenta para compreender a dinâmica populacional e avaliar estratégias de controle biológico. A combinação entre dados experimentais e formulações teóricas tem permitido explorar como fatores ambientais, parâmetros biológicos e políticas de manejo influenciam a estabilidade e o equilíbrio das populações envolvidas, oferecendo subsídios para o desenvolvimento de abordagens quantitativas em ecossistemas aplicados.

## 1.4 Estudos de dispersão e modelagem espacial

Além dos estudos populacionais e de controle biológico, compreender os padrões de dispersão do parasitoide *C. noackae* é essencial para o delineamento de estratégias eficazes de liberação e manejo de *T. peregrinus* em campo. A capacidade de movimento do agente de controle determina a área efetiva de atuação de cada liberação e influencia diretamente a taxa de parasitismo espacialmente distribuída, afetando a dinâmica de supressão da praga ao longo do tempo.

Experimentos conduzidos por Becchi (2021) forneceram informações relevantes sobre o comportamento de dispersão e a capacidade de voo de *C. noackae*. Populações mantidas por diferentes gerações em laboratório foram comparadas quanto à longevidade, emergência, razão sexual, capacidade de parasitismo e aptidão para o voo. Embora a criação contínua em laboratório não tenha alterado de forma signifi-

cativa as taxas de parasitismo ou emergência, verificou-se uma redução progressiva na capacidade de voo entre gerações. Essa característica está associada ao potencial de dispersão, o que sugere possíveis implicações para o desempenho em campo. Ensaio de campo complementares mostraram que adultos de *C. noackae* podem se deslocar até cerca de 70 metros em 72 horas, com maior concentração de captura em armadilhas localizadas a aproximadamente 25 metros do ponto de liberação. Esses resultados evidenciam a limitação espacial do parasitoide e ressaltam a importância de se considerar o espaçamento e a frequência das liberações no planejamento do controle biológico. O uso de armadilhas adesivas dispostas retangularmente permite estimar a dispersão radial do parasitoide e ajustar modelos isotrópicos de difusão.

A modelagem espacial da dispersão de insetos é frequentemente representada por equações de reação–difusão, formalmente análogas à equação do calor, que descrevem a variação temporal e espacial da densidade populacional (Logan, 2015). Essas formulações permitem capturar o efeito combinado da difusão — associada ao movimento aleatório dos indivíduos — e da reação, correspondente aos processos de crescimento ou mortalidade. Entre as abordagens mais utilizadas nesse contexto estão as equações do tipo Fisher–Kolmogorov–Petrovskii–Piskunov (Kolmogorov; Petrovskii; Piskunov, 1937), originalmente propostas para descrever a propagação espacial de características genéticas e posteriormente aplicadas ao estudo de invasões biológicas. Nesses modelos, a propagação espacial de uma população ocorre sob a forma de ondas de avanço, cuja velocidade depende de fatores como a taxa de crescimento intrínseco e o coeficiente de difusão do organismo.

Modelos baseados na equação de Fisher–Kolmogorov–Petrovskii–Piskunov representam o avanço espacial de populações biológicas em uma ou mais dimensões. Bani-yaghoub (2009), em sua tese sobre equações de reação–difusão com atraso e efeitos não locais, apresentou soluções analíticas e numéricas para sistemas logísticos com difusão linear, destacando a analogia entre o processo de dispersão biológica e o fluxo de calor. Essa equivalência permite interpretar a difusão populacional como um processo térmico, em que o coeficiente de difusão reflete a mobilidade média dos indivíduos. O autor também descreveu padrões de propagação com simetria circular, denominados *target waves*, diretamente aplicáveis a experimentos de dispersão com armadilhas dispostas radialmente.

Nesse contexto, Petrovskii; Petrovskaya; Bearup (2014) propuseram uma abordagem multiescalar para o monitoramento de insetos-praga, integrando modelos de caminhadas aleatórias, difusão e sincronização populacional em diferentes escalas espaciais. Os autores mostram que a estimativa da densidade populacional a partir de armadilhas depende fortemente do padrão de movimento dos insetos e da configuração espacial das armadilhas. A combinação entre abordagens individuais e de campo médio permite relacionar contagens observadas com a densidade real no am-

biente, considerando efeitos de heterogeneidade e formação de padrões espaciais (Petrovskii; Petrovskaya; Bearup, 2014).

Em complemento, Bearup; Petrovskaya; Petrovskii (2015) aplicaram e adaptaram métodos analíticos e numéricos para investigar as contagens de armadilhas resultantes da imigração de insetos. O estudo emprega soluções aproximadas da equação de difusão para estimar fluxos de entrada e padrões de dispersão em torno de armadilhas, mostrando que as capturas modeladas refletem não apenas a densidade local, mas também processos dinâmicos de movimento e imigração. Esses resultados oferecem uma base teórica para a interpretação de dados de campo e auxiliam na calibração de modelos de dispersão em ambientes agrícolas heterogêneos (Bearup; Petrovskaya; Petrovskii, 2015).

A integração entre dados experimentais, como os obtidos por Becchi (2021), e formulações teóricas baseadas em equações de difusão e movimento aleatório, conforme discutido por Bani-yaghoub (2009), Petrovskii; Petrovskaya; Bearup (2014) e Bearup; Petrovskaya; Petrovskii (2015), fornece uma base quantitativa para representar de forma realista a dispersão de *C. noackae* e orientar o planejamento espacial e temporal de liberações em programas de manejo integrado.

## 1.5 Objetivos e estrutura do trabalho

O presente trabalho tem como objetivo geral desenvolver e analisar um modelo matemático que descreva a dinâmica populacional do sistema formado pelo percevejo bronzeado do eucalipto e seu agente de controle biológico, o parasitoide *C. noackae*. A modelagem proposta busca compreender as interações entre as populações envolvidas, identificando as condições sob as quais o parasitoide é capaz de suprimir e estabilizar a praga em níveis inferiores ao limiar de dano econômico.

Como objetivos específicos, destacam-se:

- Formular um modelo compartimental baseado em equações diferenciais ordinárias que descreva a interação hospedeiro–parasitoide;
- Incorporar ao modelo parâmetros biológicos obtidos na literatura, de modo a refletir o comportamento real das populações envolvidas;
- Realizar a análise qualitativa do sistema, determinando pontos de equilíbrio e suas condições de estabilidade;
- Investigar, por meio de simulações numéricas, os efeitos de diferentes valores de parâmetros biológicos sobre a dinâmica do sistema, com ênfase nas taxas de crescimento e parasitismo;

- Avaliar a influência de estratégias de controle biológico contínuo na regulação da densidade populacional da praga;
- Avaliar, por meio de modelagem e simulações numéricas, o efeito da dispersão espacial do parasitoide sobre a dinâmica espaço-temporal da interação hospedeiro–parasitoide.

O presente trabalho está organizado em cinco capítulos.

O **Capítulo 1** apresenta uma introdução geral, na qual são contextualizados o problema de pesquisa e a motivação para a aplicação de técnicas de modelagem matemática no estudo da interação entre *T. peregrinus* e *C. noackae*.

No **Capítulo 2** é desenvolvido o modelo matemático proposto, com a exposição das hipóteses de construção, a formulação das equações diferenciais e a análise matemática do modelo.

O **Capítulo 3** descreve o processo de determinação dos parâmetros do modelo e apresenta os resultados numéricos obtidos, acompanhados da discussão das simulações, com ênfase no comportamento dinâmico do sistema e na influência dos parâmetros biológicos sobre sua estabilidade populacional.

O **Capítulo 4** apresenta a modelagem do controle biológico, na qual é desenvolvida uma estratégia de manejo voltada à estabilização das populações por meio da liberação controlada do parasitoide. São discutidos os princípios do controle ótimo aplicados ao sistema hospedeiro–parasitoide e avaliados, por meio de simulações numéricas, os efeitos do manejo contínuo e intermitente sobre a dinâmica populacional e a estabilidade do sistema.

O **Capítulo 5** trata da incorporação da dispersão espacial ao modelo, ampliando a formulação original e investigando seus impactos sobre a dinâmica do sistema hospedeiro–parasitoide.

Por fim, são apresentadas as conclusões do trabalho.

## 2 DINÂMICA HOSPEDEIRO-PARASITOIDE

O percevejo bronzeado apresenta um ciclo biológico hemimetábolo<sup>2</sup>, composto pelas fases de ovo, cinco ínstaes ninfais e o estágio adulto (Figura 1). As ninfas e os adultos são as fases responsáveis pelos danos às folhas, alimentando-se da seiva e comprometendo a fisiologia da planta. O desenvolvimento completo, do ovo ao adulto, ocorre em aproximadamente 20 a 35 dias, dependendo das condições ambientais (Barbosa; Santos; Machado; Wilcken; Soliman; Zaché, 2012).

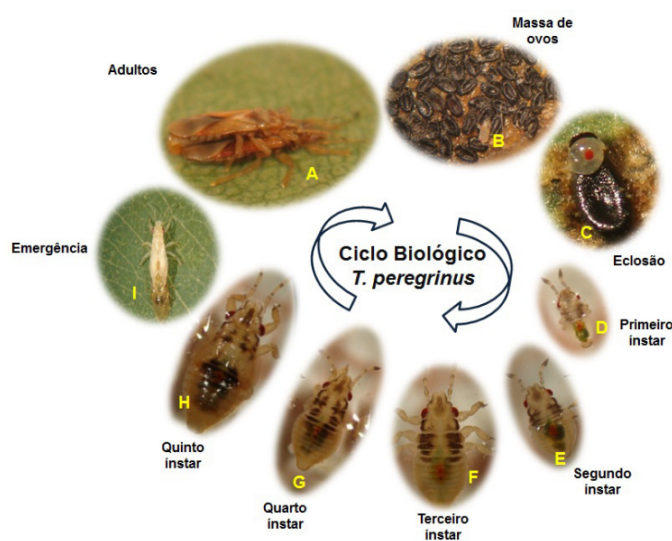


Figura 1 – Ciclo biológico de *T. peregrinus*: (A) cópula; (B) ovos; (C) eclosão; (D) ninfa de 1º ínstar; (E) ninfa de 2º ínstar; (F) ninfa de 3º ínstar; (G) ninfa de 4º ínstar; (H) ninfa de 5º ínstar; (I) emergência do adulto. Fonte: Barbosa; Santos; Machado; Wilcken; Soliman; Zaché (2012).

Para modelar o problema, o ciclo biológico do hospedeiro é simplificado de modo a preservar as principais transições populacionais e reduzir a complexidade do sistema. Assim, as fases ninfais são agrupadas em um único compartimento, representando o conjunto das ninfas do primeiro ínstar até a emergência do adulto. Essa simplificação é justificada pelo comportamento homogêneo das ninfas em relação à alimentação.

---

<sup>2</sup> Inseto cujo desenvolvimento ocorre por muda sucessiva, com aquisição gradual de características do adulto e ausência de pupa.

A dinâmica hospedeiro–parasitoide é representada por um modelo compartimental composto por quatro variáveis de estado: ovos de *T. peregrinus* ( $x_1$ ), ninfas de *T. peregrinus* ( $x_2$ ), fêmeas adultas de *T. peregrinus* ( $x_3$ ) e fêmeas adultas do parasitoide *C. noackae* ( $x_4$ ). Ao longo do texto, o compartimento  $x_3$  será referido, por simplicidade, como adultas, enquanto o termo parasitoide será usado para designar as fêmeas adultas de *C. noackae* representadas por  $x_4$ . O esquema das interações entre esses compartimentos é apresentado na Figura 2, que resume os principais processos envolvidos — oviposição, desenvolvimento, mortalidade natural e parasitismo.

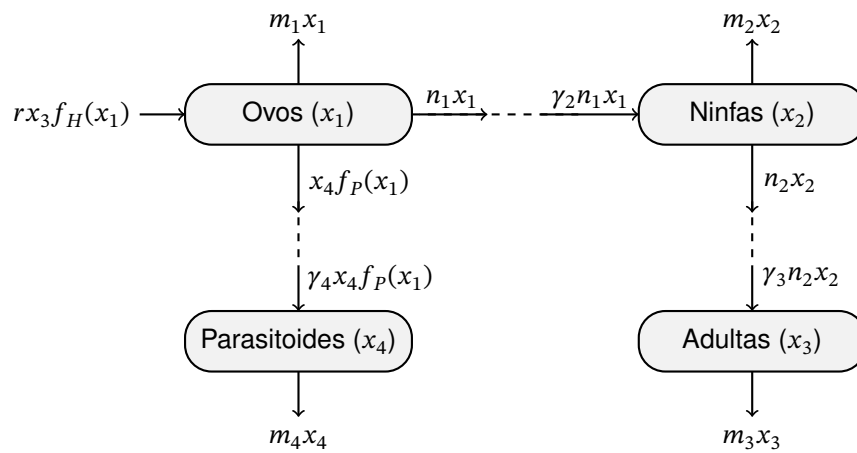


Figura 2 – Diagrama do sistema compartimental.

O modelo incorpora dois processos não lineares:

1. Crescimento da população hospedeira: a taxa de oviposição das fêmeas adultas é função da densidade populacional de fêmeas adultas ( $x_3$ ) e ovos ( $x_1$ ), sendo modelada por  $rx_3f_H(x_1)$ , em que  $r$  denota a taxa de oviposição por fêmea, e

$$f_H(x_1) = 1 - \frac{x_1}{K}, \quad (1)$$

representa um fator de regulação dependente da densidade que atua sobre a oviposição. Neste trabalho, o aumento da densidade de ovos  $x_1$  é interpretado como um mecanismo de retroalimentação negativa sobre a postura de novos ovos, associado à saturação do recurso hospedeiro e à limitação de sítios adequados para oviposição. Assim,  $f_H$  é interpretada como redução da taxa de entrada de novos ovos no compartimento  $x_1$ . O parâmetro  $K$  corresponde ao nível de densidade de ovos a partir do qual a oviposição é completamente inibida.

Como  $f_H$  atua como fator multiplicativo da taxa de oviposição, impõe-se a condição  $f_H(x_1) \geq 0$ , isto é,  $0 \leq x_1 \leq K$ , a fim de preservar a consistência biológica do modelo. De fato, valores negativos de  $f_H$  implicariam taxa de postura negativa,

o que não possui significado biológico. Em particular,  $f_H(0) = 1$  corresponde à oviposição máxima, ao passo que  $f_H(K) = 0$  representa a completa inibição da postura.

2. Resposta funcional do parasitoide: a taxa de parasitismo sobre ovos depende da densidade de ovos ( $x_1$ ) e parasitoides ( $x_4$ ), sendo essa interação modelada por  $x_4 f_P(x_1)$ . O termo  $f_P(x_1)$  corresponde à resposta funcional do tipo Holling II (Holling, 1959), definida por

$$f_P(x_1) = \frac{ax_1}{1 + ahx_1},$$

em que o parâmetro  $a$  representa a taxa de encontro efetivo com ovos suscetíveis ao parasitismo, isto é, a taxa com que um indivíduo de *C. noackae* localiza um ovo e efetivamente o parasita. Nesta formulação, não se distingue separadamente o encontro entre parasitoide e hospedeiro e o sucesso do parasitismo: assume-se que todo encontro relevante considerado pelo modelo resulta em parasitismo efetivo. O parâmetro  $h$  representa o tempo de manipulação, isto é, o tempo gasto pelo parasitoide para realizar o parasitismo de cada ovo antes de buscar outro hospedeiro. Essa função é saturante, de modo que, à medida que a densidade de ovos  $x_1$  aumenta, a taxa de parasitismo se aproxima do valor máximo  $1/h$ , limitado pelo tempo necessário para manipular cada ovo.

Adicionalmente, o modelo incorpora termos de perdas e conversões que representam a dinâmica entre os compartimentos, abrangendo mortalidade natural e transições entre estágios:

- Conversão entre estágios do hospedeiro: a transição dos ovos para ninfas ( $x_1$  para  $x_2$ ) ocorre com taxa  $n_1$ , acompanhada do fator de conversão  $\gamma_2$  que representa a proporção de ovos que efetivamente eclodem para ninfas. Analogamente, a transição das ninfas para fêmeas adultas ( $x_2$  para  $x_3$ ) ocorre com taxa  $n_2$  e taxa de conversão  $\gamma_3$ .
- Perdas naturais: em cada compartimento ocorre mortalidade natural representada por taxas  $m_1$ ,  $m_2$  e  $m_3$  para ovos, ninfas e adultas, respectivamente.
- Conversão via parasitismo: no modelo proposto, o parasitismo é representado pela remoção de ovos de *T. peregrinus* à taxa  $x_4 f_P(x_1)$ , enquanto a entrada de novos indivíduos no compartimento  $x_4$  é dada por  $\gamma_4 x_4 f_P(x_1)$ . Assume-se que o parasitoide se desenvolve no interior do ovo parasitado, inviabilizando o desenvolvimento do hospedeiro, e que posteriormente emerge como um novo adulto. Por simplicidade, esse estágio interno não é descrito explicitamente no modelo,

sendo incorporado de forma agregada ao termo de produção de  $x_4$ . Assim,  $\gamma_4$  representa a fração de ovos parasitados que resulta, ao final do desenvolvimento, na emergência de fêmeas adultas de *C. noackae*.

- Mortalidade do parasitoide: os parasitoides apresentam mortalidade natural com taxa  $m_4$ .

Integrando os processos não lineares de crescimento e parasitismo com os termos que representam as perdas naturais e as conversões entre estágios, obtém-se o sistema de equações diferenciais que descreve a dinâmica temporal das densidades populacionais:

$$\begin{aligned}\frac{dx_1}{dt} &= rx_3 \left(1 - \frac{x_1}{K}\right) - n_1x_1 - m_1x_1 - \frac{ax_1x_4}{1 + ahx_1}, \\ \frac{dx_2}{dt} &= \gamma_2n_1x_1 - n_2x_2 - m_2x_2, \\ \frac{dx_3}{dt} &= \gamma_3n_2x_2 - m_3x_3, \\ \frac{dx_4}{dt} &= \frac{\gamma_4ax_1x_4}{1 + ahx_1} - m_4x_4,\end{aligned}\tag{2}$$

com condições iniciais

$$0 \leq x_1(0) \leq K, \quad x_i(0) \geq 0, \quad \text{para } i = 2, 3, 4.\tag{3}$$

Os parâmetros que compõem o sistema (2), bem como suas dimensões e interpretações biológicas, estão resumidos na Tabela 1.

O sistema (2) sintetiza, portanto, as principais transições do ciclo biológico e as interações entre hospedeiro e parasitoide. Em particular, os ovos ( $x_1$ ) podem ser perdidos por mortalidade natural ou por parasitismo; os ovos remanescentes originam ninfas ( $x_2$ ), que posteriormente se desenvolvem em fêmeas adultas ( $x_3$ ); por sua vez, ovos parasitados contribuem para a produção de fêmeas adultas de parasitoides ( $x_4$ ), os quais reiniciam o processo de ataque efetivo a novos ovos. As fêmeas adultas do hospedeiro, por fim, realizam a oviposição, fechando o ciclo reprodutivo.

## 2.1 Região biologicamente significativa e propriedades básicas

Conforme discutido na seção anterior, a taxa de redução de oviposição (1) deve permanecer não negativa ao longo do tempo. O mesmo se aplica às densidades populacionais do modelo, que, por definição, não podem assumir valores negativos. Essas restrições asseguram a coerência biológica do modelo (2), garantindo que as soluções apresentem interpretação biológica válida para todo instante de tempo, a partir das condições iniciais (3) (Haddad; Chellaboina; Nersesov, 2010). Para formalizar essa propriedade, define-se a seguinte região:

Tabela 1 – Parâmetros do modelo hospedeiro–parasitoide.

Parâmetro	Dimensão	Descrição
$r$	$[x_1][x_3]^{-1}[t]^{-1}$	Taxa de oviposição por fêmea.
$K$	$[x_1]$	Nível de densidade de ovos a partir do qual a oviposição é inibida.
$n_1$	$[t]^{-1}$	Taxa de desenvolvimento de ovos para ninfas.
$n_2$	$[t]^{-1}$	Taxa de desenvolvimento de ninfas para adultas fêmeas.
$m_1$	$[t]^{-1}$	Mortalidade natural de ovos.
$m_2$	$[t]^{-1}$	Mortalidade natural de ninfas.
$m_3$	$[t]^{-1}$	Mortalidade natural de adultas fêmeas.
$m_4$	$[t]^{-1}$	Mortalidade natural de parasitoides.
$\gamma_2$	$[x_2][x_1]^{-1}$	Proporção de ovos que originam ninfas.
$\gamma_3$	$[x_3][x_2]^{-1}$	Proporção de ninfas que originam fêmeas adultas.
$\gamma_4$	$[x_4][x_1]^{-1}$	Proporção de ovos parasitados que resultam em parasitoides fêmeas adultas.
$a$	$[x_4]^{-1}[t]^{-1}$	Taxa de encontro efetivo com ovos suscetíveis ao parasitismo.
$h$	$[x_4][t][x_1]^{-1}$	Tempo médio de manipulação por ovo parasitado.

**Definição 2.1.1.** Denomina-se **região biologicamente significativa** o conjunto de estados do sistema em que todas as densidades populacionais são não negativas e a densidade de ovos não excede a capacidade de suporte  $K$ . Formalmente,

$$\Omega := \{x \in \mathbb{R}_+^4 \mid x_1 \leq K\}.$$

Quando  $x = (x_1, x_2, x_3, x_4)$  pertence a  $\Omega$ , todas as densidades são não negativas, a densidade de ovos é limitada por  $K$  e, conseqüentemente, a taxa de redução de oviposição (1) permanece não negativa. Um vetor  $x \in \Omega$  é denominado **biologicamente admissível** (ou simplesmente **admissível**). De modo análogo, uma solução do modelo (2) é considerada admissível se permanecer em  $\Omega$  desde o instante inicial até qualquer tempo futuro.

Demonstra-se a seguir que, sob condições iniciais admissíveis, as soluções do modelo hospedeiro–parasitoide (2) permanecem admissíveis para todo tempo. O raciocínio é desenvolvido em duas etapas: (i) prova-se que, para quaisquer condições iniciais não negativas, as soluções permanecem no primeiro ortante (Lema 2.1.1); (ii) mostra-se que, se a condição inicial pertence a  $\Omega$ , então a trajetória não deixa essa região para todo tempo futuro (Proposição 2.1.1).

**Lema 2.1.1.** Se as condições iniciais do sistema (2) são não negativas, então a solução permanece não negativa para todo  $t \geq 0$ .

*Prova.* Admita que alguma variável, por exemplo  $x_1(t)$ , atinja zero em algum instante  $t^* > 0$ . Avaliando a primeira equação de (2) em  $t = t^*$ , obtém-se

$$\dot{x}_1(t^*) = rx_3(t^*) \geq 0,$$

uma vez que  $x_3(t^*) \geq 0$ . Assim,  $\dot{x}_1(t^*)$  não é negativa, e a solução não pode deixar o primeiro ortante.

O mesmo argumento aplica-se às demais variáveis  $x_2, x_3, x_4$ , assegurando que todas permanecem não negativas para todo  $t \geq 0$ .  $\square$

**Proposição 2.1.1.** Se a condição inicial  $x(0)$  pertence à região biologicamente significativa  $\Omega$ , então a solução  $x(t)$  do sistema (2) permanece em  $\Omega$  para todo  $t \geq 0$ .

*Prova.* Pelo Lema 2.1.1, tem-se  $x_1(t) \geq 0$  para todo  $t \geq 0$ . Resta demonstrar que  $x_1(t) \leq K$ .

Suponha, por contradição, que exista  $t^* > 0$  tal que  $x_1(t^*) = K$  e  $\dot{x}_1(t^*) > 0$ . Avaliando a primeira equação de (2) em  $t = t^*$ :

$$\dot{x}_1(t^*) = -n_1x_1(t^*) - m_1x_1(t^*) - \frac{ax_1(t^*)x_4(t^*)}{1 + ahx_1(t^*)} \leq 0,$$

pois todos os termos subtraídos são não negativos. Essa contradição implica que  $x_1(t) \leq K$  para todo  $t \geq 0$ . Combinando com o Lema 2.1.1, conclui-se que  $0 \leq x_1(t) \leq K$  para todo  $t \geq 0$ .  $\square$

O modelo (2) com condições iniciais (3) é, portanto, consistente do ponto de vista biológico: suas soluções permanecem na região  $\Omega$ , preservando densidades não negativas e respeitando a capacidade de suporte  $K$  para os ovos. Essa propriedade assegura que o fator de redução de oviposição  $f_H(x_1)$  mantenha interpretação biológica ao longo de todo o tempo.

Na seção seguinte, examina-se como a limitação da densidade de ovos permite construir subníveis de uma função adequada que formam conjuntos invariantes e absorventes dentro de  $\Omega$ . Esses conjuntos descrevem regiões às quais as soluções eventualmente convergem e permanecem, fornecendo uma caracterização mais detalhada do comportamento assintótico do sistema.

## 2.2 Propriedades assintóticas e limitação das populações

No sistema considerado, cada população está sujeita a limitações naturais. A densidade de ovos, se inicialmente estiver abaixo de  $K$ , não ultrapassa a capacidade de suporte  $K$ ; conseqüentemente, as densidades de ninfas e de fêmeas adultas também permanecem limitadas. Caso a população de adultas ou de ninfas exceda níveis compatíveis com essa capacidade, nem todos os indivíduos conseguirão se reproduzir,

resultando em uma redução gradual da densidade até que ela se ajuste a um valor proporcional à capacidade de suporte de ovos.

De forma análoga, a população de parasitoides depende da disponibilidade de hospedeiros: se a densidade de parasitoides for excessiva em relação à quantidade de ovos disponíveis, ela tenderá a decrescer até alcançar um equilíbrio compatível com a abundância de hospedeiros. Em termos matemáticos, isso implica a existência de limites superiores naturais para cada população, de modo que, independentemente das condições iniciais, todas as soluções do sistema permanecem confinadas dentro desses limites ao longo do tempo.

Essas propriedades indicam que o sistema é assintoticamente limitado: as populações não crescem indefinidamente e se ajustam a um conjunto de valores compatíveis com as restrições biológicas.

A seguir, demonstra-se que o modelo (2) apresenta essa característica. O argumento é desenvolvido em três etapas: (i) demonstra-se, por meio da desigualdade de Grönwall (Li, 2017), que as densidades de ninfas e de fêmeas adultas são limitadas por constantes proporcionais a  $K$  (Lema 2.2.1); (ii) estabelece-se que todas as populações do sistema podem ser uniformemente limitadas por uma única constante (Tian; Xu, 2011) (Lema 2.2.2); (iii) deduzem-se limites assintóticos explícitos (Corolário 2.2.1) e constroem-se conjuntos absorventes e invariantes a partir de subníveis de uma função adequada (Teorema 2.2.1).

**Lema 2.2.1.** Sejam  $x_2(t)$  e  $x_3(t)$  soluções do sistema (2). Então existem constantes positivas  $M_2$  e  $M_3$  tais que  $0 \leq x_2(t) \leq M_2$  e  $0 \leq x_3(t) \leq M_3$  para todo  $t \geq 0$ .

*Prova.* Pela Proposição 2.1.1, tem-se  $0 \leq x_1(t) \leq K$  para todo  $t \geq 0$ .

Da segunda equação de (2):

$$\dot{x}_2(t) = \gamma_2 n_1 x_1 - (n_2 + m_2)x_2 \leq \gamma_2 n_1 K - (n_2 + m_2)x_2.$$

Aplicando a desigualdade de Grönwall, obtém-se:

$$x_2(t) \leq x_2(0)e^{-(n_2+m_2)t} + \frac{\gamma_2 n_1 K}{n_2 + m_2} (1 - e^{-(n_2+m_2)t}) \leq M_2,$$

onde  $M_2$  é definida por

$$M_2 := \max \left\{ x_2(0), \frac{\gamma_2 n_1 K}{n_2 + m_2} \right\}.$$

De forma análoga, da terceira equação:

$$\dot{x}_3(t) = \gamma_3 n_2 x_2 - m_3 x_3 \leq \gamma_3 n_2 M_2 - m_3 x_3,$$

e aplicando novamente a desigualdade de Grönwall:

$$x_3(t) \leq x_3(0)e^{-m_3 t} + \frac{\gamma_3 n_2 M_2}{m_3} (1 - e^{-m_3 t}) \leq M_3,$$

onde  $M_3$  é definida por

$$M_3 := \max \left\{ x_3(0), \frac{\gamma_3 n_2 M_2}{m_3} \right\}.$$

Portanto,  $x_2(t)$  e  $x_3(t)$  permanecem limitadas, respectivamente, por  $M_2$  e  $M_3$  para todo  $t \geq 0$ .  $\square$

**Lema 2.2.2.** As soluções  $x(t)$  do sistema (2) são uniformemente limitadas.

*Prova.* Considere  $N(t)$ , uma combinação linear de  $x(t)$ , definida por

$$N(t) = x_1(t) + \frac{n_1 + m_1}{2\gamma_2 n_1} x_2(t) + \frac{(n_1 + m_1)(n_2 + m_2)}{4n_1 n_2 \gamma_2 \gamma_3} x_3(t) + \frac{1}{\gamma_4} x_4(t),$$

cuja derivada ao longo das soluções de (2) é

$$\begin{aligned} \dot{N}(t) = & r x_3 \left( 1 - \frac{x_1}{K} \right) - \frac{n_1 + m_1}{2} x_1 - \frac{(n_1 + m_1)(n_2 + m_2)}{4\gamma_2 n_1} x_2 \\ & - \frac{(n_1 + m_1)(n_2 + m_2)m_3}{4n_1 n_2 \gamma_2 \gamma_3} x_3 - \frac{m_4}{\gamma_4} x_4. \end{aligned}$$

Da Proposição 2.1.1, tem-se  $1 - x_1/K \leq 1$ . Além disso, o Lema 2.2.1 garante que  $x_3 \leq M_3$ . Assim, o termo logístico satisfaz  $r x_3 (1 - x_1/K) \leq r M_3$ , o que permite a estimativa:

$$\dot{N}(t) \leq r M_3 - \delta N(t), \quad \delta = \min \left\{ \frac{n_1 + m_1}{2}, \frac{n_2 + m_2}{2}, m_3, m_4 \right\}.$$

Aplicando novamente a desigualdade de Grönwall, a solução  $N(t)$  é limitada por:

$$N(t) \leq N(0)e^{-\delta t} + \frac{r M_3}{\delta} (1 - e^{-\delta t}) \leq M,$$

onde  $M$  é definida por

$$M := \max \left\{ N(0), \frac{r M_3}{\delta} \right\}.$$

Portanto, as soluções do sistema (2) permanecem uniformemente limitadas para todo  $t > 0$ .  $\square$

**Corolário 2.2.1.** Sejam  $x(t)$  soluções do sistema (2) com condições iniciais (3). Então existem constantes positivas

$$\bar{M}_2 = \frac{\gamma_2 n_1 K}{n_2 + m_2}, \quad \bar{M}_3 = \frac{\gamma_3 n_2 \bar{M}_2}{m_3}, \quad \bar{M} = \frac{r \bar{M}_3}{\delta},$$

onde  $\delta = \min \{(n_1 + m_1)/2, (n_2 + m_2)/2, m_3, m_4\}$ , tais que, para cada  $\varepsilon > 0$ , existe  $T = T(\varepsilon) > 0$  satisfazendo

$$x_2(t) \leq \bar{M}_2 + \varepsilon, \quad x_3(t) \leq \bar{M}_3 + \varepsilon, \quad N(t) \leq \bar{M} + \varepsilon, \quad \forall t > T.$$

*Prova.* Do Lema 2.2.1, obtém-se:

$$x_2(t) \leq x_2(0)e^{-(n_2+m_2)t} + \bar{M}_2(1 - e^{-(n_2+m_2)t}),$$

$$x_3(t) \leq x_3(0)e^{-m_3t} + \bar{M}_3(1 - e^{-m_3t}).$$

Tomando o limite quando  $t \rightarrow \infty$ , conclui-se que  $\limsup_{t \rightarrow \infty} x_2(t) \leq \bar{M}_2$  e  $\limsup_{t \rightarrow \infty} x_3(t) \leq \bar{M}_3$ .

De modo análogo, pelo Lema 2.2.2,

$$N(t) \leq N(0)e^{-\delta t} + \bar{M}(1 - e^{-\delta t}),$$

o que implica  $\limsup_{t \rightarrow \infty} N(t) \leq \bar{M}$ .

Assim, para todo  $\varepsilon > 0$ , existe  $T = T(\varepsilon)$  tal que as desigualdades do enunciado são satisfeitas para todo  $t > T$ .  $\square$

**Teorema 2.2.1.** Considere  $\Omega$  e a função linear

$$N(x) = x_1 + \frac{n_1 + m_1}{2\gamma_2 n_1} x_2 + \frac{(n_1 + m_1)(n_2 + m_2)}{4n_1 n_2 \gamma_2 \gamma_3} x_3 + \frac{1}{\gamma_4} x_4,$$

e, para  $\kappa > 0$ , defina o subnível  $\mathcal{B}_\kappa := \{x \in \Omega : N(x) \leq \kappa\}$ . Sejam ainda  $M_3$ ,  $\delta$  e  $\bar{M}_3$  as constantes definidas respectivamente no Lema 2.2.1, Lema 2.2.2 e Corolário 2.2.1.

Então valem:

- (i) Se  $\kappa \geq M := \frac{r M_3}{\delta}$ , então  $\mathcal{B}_\kappa$  é positivamente invariante em  $\Omega$ .
- (ii) Para todo  $\kappa > \bar{M} := \frac{r \bar{M}_3}{\delta}$ , o conjunto  $\mathcal{B}_\kappa$  é absorvente em  $\Omega$ , isto é, para toda solução  $x(t)$  existe  $T > 0$  tal que  $x(t) \in \mathcal{B}_\kappa$  para todo  $t \geq T$ .

*Prova.* Defina  $N(x)$  como no enunciado. Pelo Lema 2.2.1 e pela Proposição 2.1.1, existem constantes  $M_3$  e  $\delta > 0$  tais que

$$\dot{N}(t) \leq rM_3 - \delta N(t), \quad \text{para todo } t \geq 0.$$

- (i) Se  $\kappa \geq M := rM_3/\delta$ , então na fronteira  $N(x) = \kappa$  tem-se

$$\dot{N}(t) \leq rM_3 - \delta\kappa \leq 0,$$

logo, o campo aponta para dentro de  $\mathcal{B}_\kappa$  e o subnível é positivamente invariante.

(ii) Pelo Corolário 2.2.1, existe  $\bar{M}_3$  tal que  $x_3(t) \leq \bar{M}_3 + \varepsilon$  para  $t \geq T_\varepsilon$ , e portanto

$$\dot{N}(t) \leq r(\bar{M}_3 + \varepsilon) - \delta N(t).$$

Integrando a desigualdade diferencial a partir de  $T_\varepsilon$  mostra-se que  $N(t)$  converge para  $r(\bar{M}_3 + \varepsilon)/\delta$ . Como  $\kappa > \bar{M} := r\bar{M}_3/\delta$ , é possível escolher  $\varepsilon$  suficientemente pequeno para garantir que  $N(t) \leq \kappa$  para todo  $t$  suficientemente grande, o que prova que  $\mathcal{B}_\kappa$  é absorvente.  $\square$

Conclui-se, portanto, que o modelo apresenta uma dinâmica confinada: todas as trajetórias permanecem em subconjuntos compactos da região biologicamente significativa  $\Omega$ , assegurando que nenhuma variável populacional cresce indefinidamente. Esse resultado sintetiza a análise global do sistema e descreve seu comportamento assintótico, evidenciando a existência de limites superiores naturais para cada população.

Em termos qualitativos, tal propriedade implica que, após um tempo suficientemente longo, as soluções do modelo permanecem em uma região limitada, convergindo para um conjunto de equilíbrio ou orbitando em torno dele (Haddad; Chellaboina; Nersesov, 2010). Assim, o comportamento de longo prazo pode ser caracterizado pelos pontos de equilíbrio, que correspondem a estados estacionários das populações — situações em que as taxas de crescimento e mortalidade se compensam mutuamente.

Na seção seguinte, determinam-se e analisam-se esses pontos de equilíbrio, verificando as condições para sua existência e interpretando seu significado biológico dentro da região  $\Omega$ .

## 2.3 Pontos de equilíbrio

Um ponto de equilíbrio do sistema corresponde a uma combinação de densidades populacionais em que todas as espécies permanecem constantes ao longo do tempo (Allen, 2006). Em outras palavras, nessas condições, as taxas de crescimento e de interação entre as populações se compensam exatamente. Para o sistema hospedeiro-parasitoide (2), um equilíbrio  $E = (x_1^*, x_2^*, x_3^*, x_4^*)$  satisfaz o sistema algébrico de equações

$$\begin{aligned} rx_3^* \left(1 - \frac{x_1^*}{K}\right) - n_1 x_1^* - m_1 x_1^* - \frac{ax_1^* x_4^*}{1 + ahx_1^*} &= 0, \\ \gamma_2 n_1 x_1^* - n_2 x_2^* - m_2 x_2^* &= 0, \\ \gamma_3 n_2 x_2^* - m_3 x_3^* &= 0, \\ \frac{\gamma_4 ax_1^* x_4^*}{1 + ahx_1^*} - m_4 x_4^* &= 0. \end{aligned} \tag{4}$$

O sistema (2) admite três pontos de equilíbrio,  $E_1$ ,  $E_2$  e  $E_3$ . Nas seções seguintes, analisaremos cada ponto, verificando quando eles são biologicamente admissíveis, ou seja, quando todas as densidades populacionais pertencem à região de interesse do modelo, e discutindo suas interpretações ecológicas.

### 2.3.1 Equilíbrio $E_1$

O equilíbrio  $E_1$ , calculado como

$$E_1 = (0, 0, 0, 0),$$

tem densidades populacionais identicamente nulas. Logo,  $E_1$  é biologicamente admissível para quaisquer valores positivos atribuídos aos parâmetros do sistema (2). Esse ponto representa a **extinção das espécies**.

### 2.3.2 Equilíbrio $E_2$

O ponto de equilíbrio  $E_2 = (y_1^*, y_2^*, y_3^*, y_4^*)$  é dado por

$$E_2 = \left( y_1^*, \frac{n_1 \gamma_2 y_1^*}{n_2 + m_2}, \frac{n_1 n_2 \gamma_2 \gamma_3 y_1^*}{m_3 (n_2 + m_2)}, 0 \right), \quad (5)$$

onde a densidade de ovos satisfaz

$$y_1^* = K \left( 1 - \frac{m_3 (n_1 + m_1) (n_2 + m_2)}{n_1 n_2 r \gamma_2 \gamma_3} \right). \quad (6)$$

A expressão (6) mostra que  $y_1^*$  corresponde a uma fração da capacidade suporte  $K$ . O fator entre parênteses pertence ao intervalo  $(0, 1)$  sempre que  $y_1^* > 0$ ; logo,  $0 < y_1^* < K$ . Portanto, basta exigir a positividade de  $y_1^*$  para que  $E_2$  pertença à região biologicamente significativa  $\Omega$ . A proposição a seguir formaliza essa condição de admissibilidade.

**Proposição 2.3.1** (Admissibilidade de  $E_2$ ). O equilíbrio  $E_2$  é biologicamente admissível se, e somente se,  $S_1 > 0$ , onde

$$S_1 = n_1 n_2 r \gamma_2 \gamma_3 - m_3 (n_1 + m_1) (n_2 + m_2). \quad (7)$$

*Prova.* Tem-se  $y_1^* > 0$  se, e somente se,  $S_1 > 0$ . Como as demais coordenadas são múltiplos positivos de  $y_1^*$ , também são não negativas. Além disso,  $y_1^* < K$  sempre que  $y_1^* > 0$ . Logo,  $E_2 \in \Omega$ .  $\square$

Dividindo  $S_1$  pelo produto positivo  $m_3 (n_1 + m_1) (n_2 + m_2)$  e somando 1, obtém-se a condição equivalente

$$T_1 > 1, \quad (8)$$

onde

$$T_1 = r\gamma_2\gamma_3 \left( \frac{n_1}{n_1 + m_1} \right) \left( \frac{n_2}{n_2 + m_2} \right) \left( \frac{1}{m_3} \right). \quad (9)$$

Na expressão anterior,  $n_1/(n_1 + m_1)$  é a probabilidade de um ovo sobreviver até a fase de ninfa,  $n_2/(n_2 + m_2)$  é a probabilidade de uma ninfa tornar-se adulta,  $1/m_3$  corresponde à expectativa de vida de uma fêmea adulta, e  $r\gamma_2\gamma_3$  é a taxa líquida de produção de descendentes (Selau, 2024). Assim,  $T_1$  representa o número esperado de fêmeas adultas produzidas por uma única fêmea ao longo de todo o ciclo de vida.

Portanto, quando  $E_2$  é admissível ( $T_1 > 1$ ), cada fêmea adulta é substituída, em média, por mais de uma fêmea na geração seguinte; caso contrário, não ocorre reposição integral. Nesse equilíbrio, tem-se  $y_4^* = 0$ , o que caracteriza a **extinção do parasitoide**. Além disso,  $y_1^*$  corresponde a uma fração da capacidade de suporte  $K$ , determinada pelas perdas acumuladas na fase de ovos;  $y_2^*$  é obtido a partir de  $y_1^*$  pela razão entre ingresso de ninfas e mortalidade nesse estágio; e  $y_3^*$  resulta de  $y_2^*$  pelo balanço entre conversão de ninfas em adultas e mortalidade das fêmeas. Assim, as densidades do hospedeiro em  $E_2$  representam as densidades máximas em equilíbrio atingidas na ausência de parasitoides.

### 2.3.3 Equilíbrio $E_3$

O ponto de equilíbrio  $E_3 = (z_1^*, z_2^*, z_3^*, z_4^*)$  é obtido como

$$E_3 = \left( z_1^*, \frac{n_1\gamma_2 z_1^*}{n_2 + m_2}, \frac{n_1 n_2 \gamma_2 \gamma_3 z_1^*}{m_3(n_2 + m_2)}, h \left( z_1^* + \frac{1}{h} \right) \left[ \frac{r z_3^*}{z_1^*} \left( 1 - \frac{z_1^*}{K} \right) - n_1 - m_1 \right] \right), \quad (10)$$

em que a densidade de ovos no equilíbrio é dada por

$$z_1^* = \frac{m_4}{a(\gamma_4 - h m_4)}. \quad (11)$$

A proposição a seguir estabelece a condição sob a qual o equilíbrio  $E_3$  é biologicamente admissível.

**Proposição 2.3.2** (Admissibilidade de  $E_3$ ). O ponto de equilíbrio  $E_3$  é biologicamente admissível se, e somente se,  $S_1 > 0$  e  $S_2 > 0$ , em que  $S_1$  é dado por (7) e

$$S_2 = \gamma_4 - h m_4. \quad (12)$$

*Prova.* O valor  $z_1^*$  é positivo se, e somente se,  $S_2 > 0$ . Além disso, a positividade de  $z_4^*$  exige que  $0 < z_1^* < y_1^*$ . Como  $y_1^* < K$  sempre que  $S_1 > 0$ , conclui-se que  $z_1^* < K$ . Dessa forma, todas as coordenadas de  $E_3$  são positivas e satisfazem as restrições de  $\Omega$ . Logo,  $E_3 \in \Omega$ .  $\square$

Dividindo  $S_2$  pela constante positiva  $h$  e somando 1, a condição de admissibilidade

pode ser expressa como

$$T_2 > 1,$$

onde

$$T_2 = \left(\frac{\gamma_4}{h}\right) \left(\frac{1}{m_4}\right).$$

No contexto biológico,  $\gamma_4/h$  representa o número máximo de fêmeas de *C. noackae* que um parasitoide pode gerar por dia, enquanto  $1/m_4$  corresponde ao tempo médio de vida de uma fêmea parasitoide. Assim,  $T_2$  quantifica o número total de fêmeas produzidas por uma única fêmea parasitoide ao longo de sua vida (Selau, 2024).

De modo análogo ao equilíbrio  $E_2$ , as densidades  $z_2^*$  e  $z_3^*$  são proporcionais a  $z_1^*$ , determinadas pelos quocientes de ingresso e saída em cada estágio. Pela proposição de admissibilidade de  $E_3$ , a densidade de ovos no equilíbrio na presença de parasitoides é significativa sempre que

$$0 < z_1^* < y_1^*,$$

em que  $y_1^*$  representa a densidade de ovos em equilíbrio na ausência de parasitoides. Assim, a presença do parasitoide reduz o nível de equilíbrio do hospedeiro, caracterizando a **coexistência das espécies** em um regime no qual ambas persistem, mas com a população hospedeira restrita a valores inferiores aos que seriam atingidos na ausência de parasitismo.

Conclui-se, portanto, a caracterização dos pontos de equilíbrio do sistema: a extinção de ambas as espécies ( $E_1$ ), a persistência isolada do hospedeiro ( $E_2$ ) e a coexistência entre hospedeiro e parasitoide ( $E_3$ ). A partir desses resultados, a análise prossegue com o estudo da estabilidade dos equilíbrios, apresentado na seção seguinte.

## 2.4 Estabilidade local

A análise de estabilidade local descreve como o sistema responde a pequenas perturbações em torno de um ponto de equilíbrio. Do ponto de vista biológico, essa análise permite verificar se, após um leve aumento ou diminuição nas populações, as densidades de ovos, ninfas, fêmeas adultas e parasitoides tendem a retornar ao equilíbrio ou se afastam dele. Um equilíbrio é denominado localmente estável quando pequenas perturbações se dissipam ao longo do tempo; caso contrário, ele é considerado instável.

Matematicamente, para o sistema hospedeiro-parasitoide (2), considerando um ponto de equilíbrio  $E = x^* = (x_1^*, x_2^*, x_3^*, x_4^*)$ , pequenas perturbações  $y = x - x^*$  satisfazem

$$\dot{y} = J(E)y,$$

em que  $J(E)$  denota a matriz jacobiana avaliada em  $E$ ,

$$J(E) = \begin{pmatrix} J_{1,1} & 0 & r \left( 1 - \frac{x_1^*}{K} \right) & -\frac{ax_1^*}{1 + ahx_1^*} \\ n_1\gamma_2 & -n_2 - m_2 & 0 & 0 \\ 0 & n_2\gamma_3 & -m_3 & 0 \\ \frac{\gamma_4 ax_4^*}{1 + ahx_1^*} - \frac{\gamma_4 a^2 hx_1^* x_4^*}{(1 + ahx_1^*)^2} & 0 & 0 & \frac{\gamma_4 ax_1^*}{1 + ahx_1^*} - m_4 \end{pmatrix}, \quad (13)$$

com

$$J_{1,1} = \frac{a^2 hx_1^* x_4^*}{(1 + ahx_1^*)^2} - \frac{ax_4^*}{1 + ahx_1^*} - \frac{rx_3^*}{K} - n_1 - m_1.$$

O equilíbrio  $E$  é **localmente assintoticamente estável** (ou simplesmente **estável**) se todos os autovalores de  $J(E)$  possuem parte real negativa (isto é, se  $J(E)$  é Hurwitz) (Khalil, 2002); caso contrário, o equilíbrio é instável. Essa caracterização pode ser conduzida por meio do **critério de Hurwitz** (Allen, 2006), o qual traduz a informação sobre os autovalores da matriz jacobiana em desigualdades algébricas envolvendo os coeficientes do polinômio característico. Escrevendo o polinômio característico de  $J(E)$  na forma monômica

$$p(\lambda) = \lambda^n + a_1\lambda^{n-1} + a_2\lambda^{n-2} + \dots + a_{n-1}\lambda + a_n,$$

o critério fornece condições necessárias e suficientes para que todas as raízes de  $p(\lambda)$  tenham parte real negativa (isto é, para que  $J(E)$  seja Hurwitz). Nos casos de interesse, em que  $n = 2, 3$  ou  $4$ , as condições estão resumidas na Tabela 2.

Tabela 2 – Condições de Hurwitz para polinômios de grau 2, 3 e 4.

Grau	Condições
2	$a_1 > 0, a_2 > 0$
3	$a_1 > 0, a_3 > 0, a_1 a_2 - a_3 > 0$
4	$a_1 > 0, a_3 > 0, a_4 > 0, a_1 a_2 a_3 - a_3^2 - a_1^2 a_4 > 0$

Fonte: elaboração própria, com base em Allen (2006).

Dessa forma, a avaliação da jacobiana em cada ponto de equilíbrio  $E_1, E_2$  e  $E_3$  permite estabelecer as condições sob as quais cada um deles é estável ou instável. Essa análise será desenvolvida nas seções a seguir.

### 2.4.1 Estabilidade local de $E_1$

A matriz jacobiana (13) avaliada no equilíbrio de extinção de todas as espécies  $E_1$  é

$$J(E_1) = \begin{pmatrix} -n_1 - m_1 & 0 & r & 0 \\ n_1\gamma_2 & -n_2 - m_2 & 0 & 0 \\ 0 & n_2\gamma_3 & -m_3 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & -m_4 \end{pmatrix}.$$

O polinômio característico associado assume a forma

$$p(\lambda) = (-\lambda - m_4)((-\lambda - n_1 - m_1)(-\lambda - n_2 - m_2) + n_1n_2r\gamma_2\gamma_3). \quad (14)$$

Uma raiz imediata de (14) é  $\lambda = -m_4$ , a qual possui parte real negativa. As demais raízes são determinadas pelo polinômio cúbico

$$(\lambda - n_1 - m_1)(-\lambda - n_2 - m_2)(-\lambda - m_3) + n_1n_2r\gamma_2\gamma_3 = 0, \quad (15)$$

com coeficientes, na forma monômica,

$$\begin{aligned} a_1 &= n_1 + m_1 + n_2 + m_2 + m_3, \\ a_2 &= (n_1 + m_1)(n_2 + m_2) + (n_1 + m_1 + n_2 + m_2)m_3, \\ a_3 &= (n_1 + m_1)(n_2 + m_2)m_3 - n_1n_2r\gamma_2\gamma_3. \end{aligned}$$

De acordo com a Tabela 2, a estabilidade local requer  $a_1 > 0$ ,  $a_3 > 0$ ,  $a_1a_2 - a_3 > 0$ . A condição  $a_1 > 0$  é sempre satisfeita,  $a_3 > 0$  equivale a  $S_1 < 0$ , e

$$a_1a_2 - a_3 = (n_1 + m_1 + n_2 + m_2)(n_1 + m_1 + m_3)(n_2 + m_2 + m_3) + n_1n_2r\gamma_2\gamma_3 > 0,$$

sempre válida para parâmetros positivos. Assim, a estabilidade depende apenas da condição  $a_3 > 0$ , a qual é equivalente a  $S_1 < 0$ . Essa conclusão pode ser resumida na proposição a seguir.

**Proposição 2.4.1.** O equilíbrio de extinção das espécies  $E_1$  é localmente estável se, e somente se,  $S_1 < 0$ .

Em termos biológicos, o equilíbrio de extinção das espécies é localmente estável quando a reprodução de percevejos não consegue superar suas perdas.

### 2.4.2 Estabilidade local de $E_2$

A matriz jacobiana (13) avaliada no equilíbrio de extinção do parasitoide  $E_2$ , considerando-se (7) e (9), e definindo

$$A = \frac{KaS_1}{KahS_1 + n_1n_2r\gamma_2\gamma_3},$$

é dada por

$$J(E_2) = \begin{pmatrix} -T_1(n_1 + m_1) & 0 & rT_1^{-1} & -A \\ n_1\gamma_2 & -n_2 - m_2 & 0 & 0 \\ 0 & n_2\gamma_3 & -m_3 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \gamma_4A - m_4 \end{pmatrix}.$$

O polinômio característico correspondente é

$$p(\lambda) = (-\lambda + \gamma_4A - m_4) \left[ (-\lambda - T_1(n_1 + m_1))(-\lambda - n_2 - m_2) + \frac{n_1n_2r\gamma_2\gamma_3}{T_1} \right]. \quad (16)$$

Uma raiz imediata de (16) é  $\lambda = \gamma_4A - m_4$ , negativa sempre que

$$\frac{\gamma_4KaS_1}{KahS_1 + n_1n_2r\gamma_2\gamma_3} - m_4 < 0, \quad (17)$$

a qual, sob a hipótese  $S_1 > 0$  (admissibilidade de  $E_2$ ), pode ser reescrita como

$$KaS_1(\gamma_4 - hm_4) - m_4n_1n_2r\gamma_2\gamma_3 < 0. \quad (18)$$

Dois cenários são possíveis em função da admissibilidade do equilíbrio de coexistência  $E_3$ :

- Se  $E_3$  não é admissível ( $\gamma_4 - hm_4 < 0$ ), a desigualdade (18) é automaticamente satisfeita, garantindo que a raiz imediata possui parte real negativa.
- Se  $E_3$  é admissível ( $\gamma_4 - hm_4 > 0$ ), dividindo (18) por  $\gamma_4 - hm_4$  e usando (11) e (6), obtém-se a condição equivalente

$$0 < z_1^* < y_1^*,$$

isto é, a densidade de ovos no equilíbrio com parasitoide é positiva, mas inferior à do equilíbrio do hospedeiro sem parasitoide.

As demais raízes de (16) satisfazem o polinômio cúbico

$$(\lambda - n_2 - m_2)(-\lambda - m_3) \left( -\lambda - \frac{n_1n_2r\gamma_2\gamma_3}{m_3(n_2 + m_2)} \right) + (n_1 + m_1)(n_2 + m_2)m_3 = 0, \quad (19)$$

com coeficientes, na forma monômica,

$$\begin{aligned} a_1 &= \frac{n_1 n_2 r \gamma_2 \gamma_3}{m_3 (n_2 + m_2)} + n_2 + m_2 + m_3, \\ a_2 &= \frac{n_1 n_2 r \gamma_2 \gamma_3}{m_3} + \frac{n_1 n_2 r \gamma_2 \gamma_3}{n_2 + m_2} + m_3 (n_2 + m_2), \\ a_3 &= n_1 n_2 r \gamma_2 \gamma_3 - m_3 (n_1 + m_1) (n_2 + m_2) = S_1. \end{aligned}$$

De acordo com o critério de Hurwitz, a estabilidade local requer  $a_1 > 0$ ,  $a_3 > 0$  e  $a_1 a_2 - a_3 > 0$ . A condição  $a_1 > 0$  é sempre satisfeita,  $a_3 > 0$  equivale a  $S_1 > 0$  (admissibilidade de  $E_2$ ), e

$$\begin{aligned} a_1 a_2 - a_3 &= \frac{n_1 n_2 r \gamma_2 \gamma_3 (n_2 + m_2 + m_3)}{(n_2 + m_2) m_3} \left[ n_2 + m_2 + m_3 + \frac{n_1 n_2 r \gamma_2 \gamma_3}{(n_2 + m_2) m_3} \right] \\ &\quad + m_3 (n_2 + m_2) (n_1 + m_1 + n_2 + m_2 + m_3) > 0, \end{aligned}$$

também positivo para todos os parâmetros admissíveis.

Portanto, a condição para estabilidade de  $E_2$  pode ser sintetizada na proposição a seguir.

**Proposição 2.4.2.** O equilíbrio de extinção do parasitoide  $E_2$  é localmente estável se, e somente se,

$$E_2 \in \Omega \quad \text{e} \quad (S_2 < 0 \quad \text{ou} \quad 0 < z_1^* < y_1^*).$$

Do ponto de vista biológico, o equilíbrio  $E_2$  é localmente estável quando o hospedeiro consegue se manter ( $S_1 > 0$ ), mas o parasitoide não é capaz de invadir o sistema. Essa impossibilidade está associada à condição  $0 < z_1^* < y_1^*$ : enquanto  $y_1^*$  representa a densidade de ovos em equilíbrio na ausência de parasitoides,  $z_1^*$  corresponde ao nível crítico de ovos que tornaria possível a coexistência entre as espécies. A exigência  $z_1^* < y_1^*$  assegura que, mesmo no regime em que o hospedeiro persiste, a densidade de ovos disponível nunca atinge o patamar necessário para sustentar a população de parasitoides. Assim, além de garantir a estabilidade matemática, essa condição também confere coerência biológica, pois reflete o fato de que a pressão de parasitismo reduz o número de ovos do hospedeiro abaixo do limiar exigido para a manutenção do parasitoide.

### 2.4.3 Estabilidade local de $E_3$

Defina-se

$$B = S_2 (n_1 + m_1) \left( T_1 - \frac{T_1 z_1^*}{K} - 1 \right) > 0,$$

com  $E_3$  admissível. Então, a matriz jacobiana (13) avaliada no equilíbrio de coexistência  $E_3$ , considerando-se (9) e (12), resulta em

$$J(E_3) = \begin{pmatrix} -\frac{B}{\gamma_4} - (n_1 + m_1)\left(1 + \frac{T_1 z_1^*}{K}\right) & 0 & r\left(1 - \frac{z_1^*}{K}\right) & -\frac{m_4}{\gamma_4} \\ n_1 \gamma_2 & -n_2 - m_2 & 0 & 0 \\ 0 & n_2 \gamma_3 & -m_3 & 0 \\ B & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}.$$

O polinômio característico associado a  $J(E_3)$  é

$$p(\lambda) = -\lambda(-\lambda - m_3)(-\lambda - n_2 - m_2) \left[ -\lambda - \frac{B}{\gamma_4} - (n_1 + m_1) \left( \frac{T_1 z_1^*}{K} + 1 \right) \right] \\ - n_1 n_2 r \gamma_2 \gamma_3 \lambda \left( 1 - \frac{z_1^*}{K} \right) + \frac{B m_4}{\gamma_2} (-\lambda - m_3)(-\lambda - n_2 - m_2),$$

o qual é um polinômio de quarto grau, cujos coeficientes na forma monômica são

$$\begin{aligned} a_1 &= \frac{T_1(n_1 + m_1)z_1^*}{K} + \frac{B}{\gamma_4} + n_1 + m_1 + n_2 + m_2 + m_3, \\ a_2 &= \frac{T_1(n_1 + m_1)(n_2 + m_2 + m_3)z_1^*}{K} + \frac{B(n_2 + m_2 + m_3)}{\gamma_4} + \frac{Bm_4}{\gamma_2} \\ &\quad + (n_1 + m_1)(n_2 + m_2 + m_3) + m_3(n_2 + m_2), \\ a_3 &= n_1 n_2 r \gamma_2 \gamma_3 \left( \frac{z_1^*}{K} - 1 \right) + \frac{Bm_3(n_2 + m_2)}{\gamma_4} + \frac{Bm_4(n_2 + m_2 + m_3)}{\gamma_2} \\ &\quad + \frac{T_1 m_3(n_1 + m_1)(n_2 + m_2)z_1^*}{K} + m_3(n_1 + m_1)(n_2 + m_2), \\ a_4 &= \frac{Bm_3 m_4(n_2 + m_2)}{\gamma_2}. \end{aligned} \tag{20}$$

De acordo com a Tabela 2, a estabilidade local de  $E_3$  exige o atendimento simultâneo das seguintes condições:  $a_1 > 0$ ,  $a_3 > 0$ ,  $a_4 > 0$  e  $a_1 a_2 a_3 - a_3^2 - a_1^2 a_4 > 0$ . As condições  $a_1 > 0$  e  $a_4 > 0$  são satisfeitas sempre que  $E_3$  é admissível. Já a condição  $a_3 > 0$  é atendida se

$$S_3 > 0,$$

onde

$$S_3 = n_1 n_2 r \gamma_2 \gamma_3 \left( \frac{z_1^*}{K} - 1 \right) + \frac{Bm_3(n_2 + m_2)}{\gamma_4} + \frac{Bm_4(n_2 + m_2 + m_3)}{\gamma_2} \\ + \frac{T_1 m_3(n_1 + m_1)(n_2 + m_2)z_1^*}{K} + m_3(n_1 + m_1)(n_2 + m_2).$$

Por fim, a desigualdade  $a_1 a_2 a_3 - a_3^2 - a_1^2 a_4 > 0$  pode ser reescrita como

$$S_4 > 0,$$

onde, considerando as constantes  $p_1, p_2, p_3$  e  $p_4$  são os coeficientes (20),  $a_1, a_2, a_3$  e  $a_4$ , respectivamente,  $S_4$  é

$$S_4 = p_1 p_2 p_3 - p_3^2 - p_1^2 p_4.$$

Assim, a condição de estabilidade de  $E_3$  pode ser resumida na proposição a seguir.

**Proposição 2.4.3.** O equilíbrio de coexistência  $E_3$  é localmente estável se e somente se

$$E_3 \in \Omega \quad \text{e} \quad (S_3 > 0 \quad \text{e} \quad S_4 > 0).$$

Do ponto de vista biológico,  $E_3$  é estável quando, além de ser admissível (coexistência de hospedeiro e parasitoide), os parâmetros asseguram que a interação entre os estágios intermediários é suficientemente forte ( $S_3 > 1$ ) e que o sistema não admite oscilações de crescimento pelas demais condições de Hurwitz ( $S_4 > 0$ ). Dessa forma, a presença do parasitoide mantém a população hospedeira limitada em níveis inferiores ao equilíbrio sem parasitismo, estabelecendo um regime de coexistência estável entre as duas espécies.

#### 2.4.4 Resumo das condições de estabilidade dos equilíbrios

Conforme discutido anteriormente, o ponto de extinção de todas as espécies  $E_1$  é sempre viável, mas sua estabilidade, que depende da capacidade de persistência do hospedeiro, implica a instabilidade dos equilíbrios  $E_2$  e  $E_3$ . De forma recíproca, a estabilidade de  $E_2$  ou  $E_3$  implica necessariamente a instabilidade de  $E_1$ . Em termos biológicos, isso significa que o sistema não pode sustentar simultaneamente a estabilidade da extinção total e de estados viáveis com o hospedeiro.

A estabilidade local de  $E_2$  depende da eficiência do parasitoide em explorar o hospedeiro. Se o parasitoide não é eficiente ( $S_2 < 0$ ), ele não consegue invadir e o hospedeiro estabiliza isoladamente. Já quando o parasitoide é eficiente ( $S_2 > 0$ ), a coexistência em  $E_3$  torna-se possível; nesse cenário, a estabilidade do equilíbrio de coexistência depende ainda das condições adicionais associadas às interações entre os estágios do ciclo de vida ( $S_3$  e  $S_4$ ). Essas condições refletem, em termos biológicos, o balanço entre a pressão de parasitismo e a capacidade do hospedeiro de se manter em níveis positivos. Analisaremos o comportamento das soluções no regime em que  $S_3 < 0$  ou  $S_4 < 0$ , para o qual todos os equilíbrios são instáveis, na Seção 3.2.3.

Assim, em cada regime de parâmetros, apenas um dos equilíbrios  $E_1, E_2$  ou  $E_3$  pode ser localmente estável. A Figura 3 resume esses aspectos, indicando, em cada caso, as condições sob as quais um equilíbrio é viável e, adicionalmente, quando ele

se torna localmente estável. A notação utilizada é: A/E (admissível e estável), A/I (admissível e instável) e NA (não admissível).

		$E_1$	$E_2$	$E_3$	
$S_1 < 0$		A/E	NA	NA	
$S_1 > 0$	$S_2 < 0$	A/I	A/E	NA	
	$S_2 > 0$	$S_3 > 0$ e $S_4 > 0$	A/I	A/I	A/E
		$S_3 < 0$ ou $S_4 < 0$	A/I	A/I	A/I

Figura 3 – Resumo das condições de admissibilidade e estabilidade dos equilíbrios.

## 3 DETERMINAÇÃO DOS PARÂMETROS E SIMULAÇÕES DO MODELO

Neste capítulo, são apresentados os métodos utilizados para a estimativa dos parâmetros a partir de dados experimentais e informações disponíveis na literatura. Em seguida, empregam-se esses valores na resolução numérica do sistema, a fim de analisar a adequação do modelo às observações biológicas e investigar suas propriedades dinâmicas em diferentes condições.

### 3.1 Determinação dos parâmetros

A determinação de parâmetros do modelo utiliza dados encontrados na literatura em Souza; Candelaria; Barbosa; Wilcken; Campos; Serrão; Zanuncio (2016), Barbosa; Rodrigues; Nichele; Souza; Becchi; Wilcken (2017) e Barbosa; Santos; Soliman; Rodrigues; Wilcken; Campos; Zanuncio; Zanuncio (2019). Além disso, para parâmetros cujas informações dos artigos fossem insuficientes, contou-se com a colaboração do Dr. Leonardo Barbosa Rodrigues, pesquisador da Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (Embrapa Florestas). A seguir, especificam-se os valores atribuídos a cada parâmetro do sistema (2), correspondentes a uma temperatura fixada entre 24 e 25 graus Celsius.

#### 3.1.1 Taxa intrínseca de reprodução de *T. peregrinus*

A taxa intrínseca de reprodução ( $r$ ) expressa a capacidade de a população aumentar em função da fecundidade das fêmeas. No modelo (2), essa dinâmica é representada pelo termo não linear  $rx_3f_H(x_1)$ , com  $f_H(x_1)$  definido em (1). Para estimar  $r$  a partir do número de ovos postos por uma única fêmea ao longo de sua vida, fixa-se  $x_3(t) = 1$  e considera-se a equação diferencial para o acúmulo de ovos:

$$\frac{dx_1}{dt} = r \left( 1 - \frac{x_1}{K} \right), \quad x_1(0) = 0,$$

cuja solução isolada para  $r$  é

$$r = -\frac{K}{\tau} \ln\left(1 - \frac{x_1(\tau)}{K}\right). \quad (21)$$

De acordo com os dados experimentais de Barbosa; Santos; Soliman; Rodrigues; Wilcken; Campos; Zanuncio; Zanuncio (2019), a longevidade média das fêmeas de *T. peregrinus* a 25 °C é  $\tau = 40,5$  dias, a fecundidade total média é  $x_1(\tau) = 58,1$  ovos, e a capacidade de suporte é  $K = 700$  ovos por unidade de área. Assim, por (21), obtém-se,

$$r = 1,50 \text{ ovo adulta}^{-1} \text{ dia}^{-1}. \quad (22)$$

Em seguida, apresentam-se as estimativas das taxas de mortalidade natural.

### 3.1.2 Taxa de mortalidade natural

A mortalidade em cada estágio  $x_i$  ( $i = 1$  para ovos,  $i = 2$  para ninfas,  $i = 3$  para adultas e  $i = 4$  para parasitoides) do percevejo bronzeado é representada por uma taxa constante  $m_i$ , proporcional à densidade populacional do estágio. A dinâmica de sobrevivência é descrita pela equação diferencial

$$\frac{dx_i}{dt} = -m_i x_i, \quad x_i(0) = 1, \quad i = 1, 2, 3, 4, \quad (23)$$

cuja solução corresponde à função de sobrevivência da distribuição exponencial:

$$x_i(t) = e^{-m_i t}.$$

Sob a hipótese de taxa de mortalidade constante, o tempo de vida do estágio  $i$  segue distribuição exponencial, cujo valor esperado é o tempo médio de vida  $\tau_{m,i}$ . Nesse caso, a taxa de mortalidade é obtida diretamente como

$$m_i = \frac{1}{\tau_{m,i}}. \quad (24)$$

Os tempos médios de vida das diferentes populações foram obtidos a partir de experimentos laboratoriais e de dados disponíveis na literatura:

- Consideramos que o período de ovo dura, em média, aproximadamente 8 dias.
- O tempo médio de vida das ninfas que não atingiram o estágio adulto foi estimado em 8,26 dias, calculado pela razão entre o número total de dias de sobrevivência dessas ninfas (289 dias) e o número de indivíduos que não chegaram à fase adulta (35 ninfas) (verificado no experimento).
- Para a população de fêmeas adultas de *T. peregrinus*, Barbosa; Santos; Soliman;

Rodrigues; Wilcken; Campos; Zanuncio; Zanuncio (2019) reportaram um tempo médio de vida de 34,3 dias.

- Em relação ao parasitoide *C. noackae*, Becchi; Barbosa; Serrão; Zanuncio; Sampaio; Domingues; Wilcken (2023) relataram uma longevidade média de 2,1 dias.

Dessa forma, considerando-se os dados experimentais e bibliográficos, sintetizam-se os tempos médios de vida das populações na Tabela 3.

Tabela 3 – Tempo médio de vida das populações em dias.

Ovos ( $\tau_{m,1}$ )	Ninfas ( $\tau_{m,2}$ )	Adultas ( $\tau_{m,3}$ )	Parasitoides ( $\tau_{m,4}$ )
8,00	26,2	34,30	2,10

Fonte: elaborada pelo autor a partir de dados experimentais e bibliográficos.

A partir dos tempos médios de vida observados experimentalmente (Tabela 3), obtêm-se as taxas de mortalidade naturais para ovos ( $m_1$ ), ninfas ( $m_2$ ), adultas ( $m_3$ ) e parasitoides ( $m_4$ ):

$$m_1 = \frac{1}{8,00}, \quad m_2 = \frac{1}{26,2}, \quad m_3 = \frac{1}{34,30}, \quad m_4 = \frac{1}{2,10},$$

com unidades em dia<sup>-1</sup>. Na sequência, são apresentadas as taxas de progressão entre estágios.

### 3.1.3 Taxa de progressão entre estágios

A transição de um indivíduo do estágio  $x_i$  para o estágio subsequente é representada por uma taxa de progressão constante  $n_i$ . De forma análoga à mortalidade natural, a dinâmica de permanência no estágio  $i$  é descrita pela equação diferencial

$$\frac{dx_i}{dt} = -n_i x_i, \quad x_i(0) = 1, \quad i = 1, 2, \quad (25)$$

cujas soluções correspondem à função de sobrevivência exponencial do estágio:

$$x_i(t) = e^{-n_i t}.$$

Sob a hipótese de taxa de progressão constante, o tempo de permanência no estágio  $i$  segue uma distribuição exponencial, cujo valor esperado é o tempo médio  $\tau_{n,i}$ . Nesse caso, a taxa de progressão é dada por

$$n_i = \frac{1}{\tau_{n,i}}, \quad (26)$$

ou seja, o inverso do tempo médio de vida no estágio (Selau, 2024).

Os tempos médios de progressão foram estimados experimentalmente em Barbosa; Santos; Soliman; Rodrigues; Wilcken; Campos; Zanuncio; Zanuncio (2019). O tempo médio de transição do estágio de ovo para ninfa ( $\tau_{n,1}$ ) é de 7,35 dias, enquanto a transição ninfa-adulta ( $\tau_{n,2}$ ) apresenta duração média de 22,69 dias. Esses valores estão resumidos na Tabela 4.

Tabela 4 – Tempos médios de progressão entre estágios de desenvolvimento em dias.

Ovo-Ninfa ( $\tau_{n,1}$ )	Ninfa-Adulta ( $\tau_{n,2}$ )
7,35	22,69

Fonte: elaborada pelo autor a partir Barbosa; Santos; Soliman; Rodrigues; Wilcken; Campos; Zanuncio; Zanuncio (2019).

A partir da relação (26) e dos valores da Tabela 4, obtêm-se as taxas de progressão (em dia<sup>-1</sup>):

$$n_1 = \frac{1}{7,35}, \quad n_2 = \frac{1}{22,69}.$$

A seguir, determinam-se os fatores de conversão entre os estágios.

#### 3.1.4 Fatores de conversão

Os fatores de conversão representam as proporções utilizadas para descrever a passagem de indivíduos de um compartimento ao seguinte. Para sua determinação, consideraram-se as seguintes informações:

- Conforme Barbosa; Rodrigues; Nichele; Souza; Becchi; Wilcken (2017) e dados experimentais, cada ovo pode originar apenas uma ninfa. Assim, o fator de conversão de ovos para ninfas ( $\gamma_2$ ) é fixado como

$$\gamma_2 = 1 \text{ ninfa ovo}^{-1}.$$

- A razão sexual do percevejo bronzeado adulto, definida pela proporção de fêmeas no total de indivíduos emergidos, foi estimada em 0,48. Dessa forma, o fator de conversão de ninfas para fêmeas adultas ( $\gamma_3$ ) é dado por

$$\gamma_3 = 0,48 \text{ adulta ninfa}^{-1}.$$

- A razão sexual dos parasitoides emergidos, calculada pela proporção de fêmeas no total de parasitoides, foi estimada em 0,67. Assim, fixa-se o fator de conversão de ovos parasitados para fêmeas adultas de parasitoides ( $\gamma_4$ ) como

$$\gamma_4 = 0,67 \text{ parasitoide ovo}^{-1}.$$

Na sequência, são determinados os parâmetros relacionados ao parasitismo, em particular o tempo de manipulação e a taxa de busca.

### 3.1.5 Taxa de busca e tempo de manipulação

Modela-se o parasitismo sobre ovos de *T. peregrinus* por uma resposta funcional de Holling II em tempo contínuo, com um parasitoide funcional (fêmea) por ensaio e sem reposição de ovos (Royama, 1971):

$$\frac{dx_1}{dt} = -\frac{a x_1}{1 + a h x_1}, \quad x_1(0) = x_{1,0}, \quad (27)$$

em que  $x_1$  é o número de ovos (unid.),  $a$  é a taxa de busca ( $\text{ovo}^{-1} \text{dia}^{-1}$ ) e  $h$  é o tempo de manipulação por ovo (dia). A solução implícita de (27) satisfaz

$$\ln x_1(t) + ah x_1(t) = \ln x_{1,0} + ah x_{1,0} - at, \quad (28)$$

a partir da qual  $x_1(1)$  pode ser obtido numericamente (ou, opcionalmente, de forma explícita pela função  $W$  de Lambert (Corless; Gonnet; Hare; Jeffrey; Knuth, 1996)).

#### • Experimento de parasitismo

O experimento de parasitismo foi conduzido a 24 °C, com 20 repetições para cada nível de oferta de ovos. Em cada ensaio  $j$ , uma quantidade inicial  $x_{1,0}^{(j)}$  de ovos de *T. peregrinus* foi exposta, durante 1 dia, a um casal de *C. noackae*. Embora apenas a fêmea realize o parasitismo, o macho foi mantido no ensaio, uma vez que a fêmea somente parasita nessa condição. Após esse período de exposição, os parasitoides foram removidos. Em seguida, realizou-se a contagem dos ovos parasitados e não parasitados, bem como o acompanhamento da eclosão das ninfas, registrando-se, em cada repetição, o número de ninfas eclodidas. Os valores apresentados na Tabela 5 correspondem às médias das observações obtidas em cada nível de oferta.

#### • Ajuste por mínimos quadrados

Para estimar os parâmetros, dado um par  $(a, h)$  e um nível inicial  $x_{1,0}$ , integra-se numericamente (27) em  $[0, 1]$  dia (ou resolve-se (28)) para obter  $x_1(1)$ , o número remanescente de ovos. A previsão do parasitismo em um dia é

$$\hat{y}(a, h | x_{1,0}) = x_{1,0} - x_1(1),$$

isto é, a diferença entre a oferta e o remanescente previsto após um dia. As estimativas  $(\hat{a}, \hat{h})$  são obtidas pela minimização da função de erros,  $E_r$ , onde foi utilizado o

Tabela 5 – Resultados do experimento de parasitismo de *C. noackae* sobre ovos de *T. peregrinus*.

$j$	$x_{1,0}^{(j)}$	$y^{(j)}$	$\tilde{y}^{(j)}$	$x_{2,1}^{(j)}$
1	2	1,1	0,90	0,60
2	5	3,75	1,25	0,60
3	10	3,8	6,20	3,75
4	20	4,7	15,30	6,50
5	40	3,4	36,60	21,60
6	60	5,85	54,15	27,15
7	80	5,05	74,95	31,90
8	100	6,4	93,60	48,95

Fonte: Leonardo Barbosa (Embrapa Florestas).\*  $j$ : ensaio;  $x_{1,0}^{(j)}$ : número de ovos ofertados;  $y^{(j)}$ : média de ovos parasitados;  $\tilde{y}^{(j)}$ : média de ovos não parasitados;  $x_{2,1}^{(j)}$ : média de ninfas eclodidas.

método de mínimos quadrados.

$$E_r = \min_{a>0, h>0} \left( \sum_j (y^{(j)} - \hat{y}(a, h | x_{1,0}^{(j)}))^2 \right)^{1/2}. \quad (29)$$

A busca foi realizada por grade no plano  $(a, h)$ , construindo-se a superfície de erro e selecionando-se o mínimo. As curvas de nível da superfície de erro bem como a própria função de erro são exibidas na Figura 4.

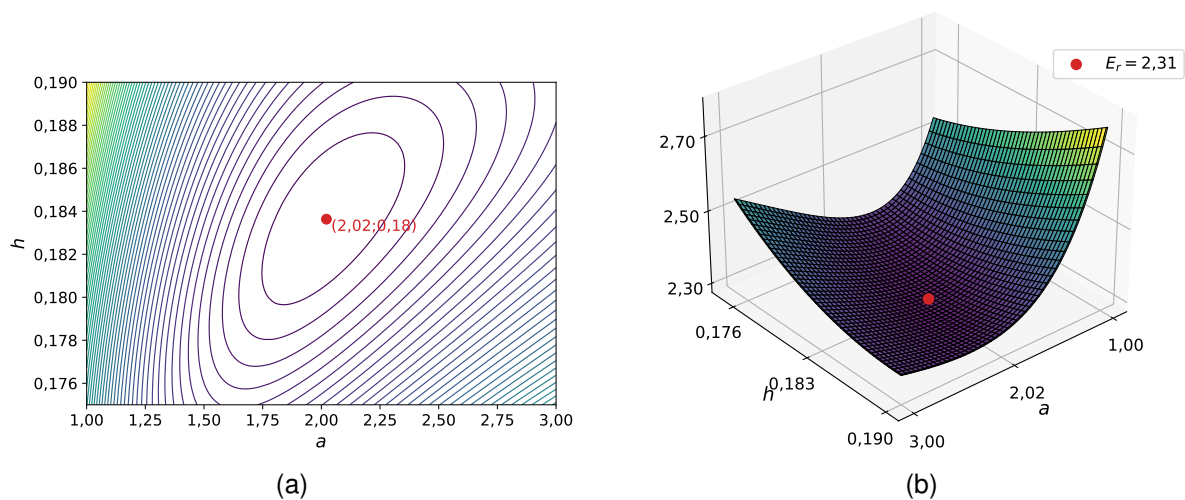


Figura 4 – Representação gráfica do erro  $E_r(a, h)$  utilizado na calibração do modelo. (a) Curvas de nível de  $E_r(a, h)$ , com o ponto minimizante  $(\hat{a}, \hat{h}) = (2,02; 0,18)$  destacado. (b) Superfície de  $E_r(a, h)$ , indicando o valor mínimo  $E_r^*$  no mesmo ponto.

O ponto minimizante, conforme a Figura 4, é

$$\hat{a} = 2,02 \text{ parasitoide}^{-1} \text{ dia}^{-1} \quad \text{e} \quad \hat{h} = 0,18 \text{ parasitoide dia ovo}^{-1}.$$

Como verificação independente da busca em grade (na qual  $x_1(1)$  foi obtido por integração numérica de (27)), realizou-se a otimização local com `scipy.optimize.minimize` (método Nelder–Mead) avaliando a mesma função de erro (29), mas agora usando (27) via função  $W$  de Lambert (rotina `scipy.special.lambertw`). Nesse caso,

$$x_1(1) = \frac{1}{a h} W\left(a h x_{1,0} e^{-a(1-hx_{1,0})}\right) \Rightarrow \hat{y}(a, h | x_{1,0}) = x_{1,0} - x_1(1).$$

O minimizador retornado por essa rotina coincide, nas duas primeiras casas decimais, com o ponto minimizante identificado na superfície de erro.

Na sequência, apresenta-se um resumo dos parâmetros estimados.

### 3.1.6 Resumo dos parâmetros estimados

Considerando as estimativas obtidas nas subseções anteriores, a Tabela 6 resume todos os parâmetros utilizados no sistema (2), apresentando o símbolo, o valor adotado e a respectiva referência.

Esses valores foram adotados como parâmetros do modelo e constituem a base para as simulações numéricas apresentadas na seção seguinte.

## 3.2 Simulações da dinâmica populacional

Com os parâmetros previamente determinados, realizam-se simulações numéricas do modelo completo, com o intuito de avaliar sua capacidade de reproduzir o comportamento observado experimentalmente e de investigar a dinâmica populacional resultante. Inicialmente, procede-se à validação do modelo por meio da comparação entre os resultados simulados e os dados de laboratório. Em seguida, analisam-se as simulações do sistema completo e, posteriormente, sua resposta a variações em parâmetros-chave por meio da análise de bifurcação.

### 3.2.1 Validação dos parâmetros do modelo

A verificação da adequação dos parâmetros foi realizada por meio da comparação entre os resultados experimentais e simulações numéricas obtidas a partir de uma versão do modelo compatível com o ensaio de parasitismo. Nesse experimento, uma quantidade inicial conhecida de ovos foi exposta a parasitoides durante apenas 1 dia. Após esse intervalo, os parasitoides foram removidos, e passou-se a observar o número de ovos parasitados e a quantidade de ninfas que emergiram posteriormente.

Tabela 6 – Parâmetros estimados do modelo hospedeiro–parasitoide.

Parâmetro	Valor	Referência
$r$	1,50	(Barbosa; Santos; Soliman; Rodrigues; Wilcken; Campos; Zanuncio; Zanuncio, 2019)
$K$	700,0	Do experimento
$n_1$	1/7,35	(Barbosa; Santos; Soliman; Rodrigues; Wilcken; Campos; Zanuncio; Zanuncio, 2019)
$n_2$	1/22,69	(Barbosa; Santos; Soliman; Rodrigues; Wilcken; Campos; Zanuncio; Zanuncio, 2019).
$m_1$	1/8,00	(Barbosa; Santos; Soliman; Rodrigues; Wilcken; Campos; Zanuncio; Zanuncio, 2019)
$m_2$	1/26,2	(Barbosa; Santos; Soliman; Rodrigues; Wilcken; Campos; Zanuncio; Zanuncio, 2019)
$m_3$	1/34,30	(Barbosa; Santos; Soliman; Rodrigues; Wilcken; Campos; Zanuncio; Zanuncio, 2019)
$m_4$	1/2,10	(Becchi; Barbosa; Serrão; Zanuncio; Sampaio; Domingues; Wilcken, 2023)
$\gamma_2$	1,00	(Barbosa; Rodrigues; Nichele; Souza; Becchi; Wilcken, 2017)
$\gamma_3$	0,48	(Barbosa; Santos; Soliman; Rodrigues; Wilcken; Campos; Zanuncio; Zanuncio, 2019)
$\gamma_4$	0,67	(Becchi; Barbosa; Serrão; Zanuncio; Sampaio; Domingues; Wilcken, 2023)
$a$	2,02	Do experimento
$h$	0,18	Do experimento

Assim, a formulação utilizada na validação foi adaptada para reproduzir essa dinâmica experimental em duas etapas: uma fase inicial com exposição ao parasitoide e uma fase posterior sem contato entre parasitoide e hospedeiro.

Como o experimento fornece diretamente a quantidade inicial de ovos, o número de ovos parasitados e o número de ninfas eclodidas, o sistema original foi simplificado de modo a contemplar apenas as variáveis diretamente relacionadas a essas observações. Além disso, alguns componentes do modelo completo não foram considerados nessa etapa. O fator  $\gamma_4$ , associado à emergência de fêmeas adultas do parasitoide, não foi incorporado, pois o experimento não distingue, entre os ovos parasitados, aqueles que efetivamente originariam fêmeas adultas. De modo análogo, não foram incluídos a mortalidade das ninfas nem o processo de sua conversão em adultas.

Admitindo-se uma condição inicial  $x_1(0) = x_1^{(0)}$  e a presença de um único parasitoide durante o período de exposição, obtém-se a seguinte formulação simplificada. Durante o intervalo de exposição ao parasitoide, isto é, para  $0 \leq t \leq 1$ , considera-se que ocorre

parasitismo, de modo que a dinâmica é dada por

$$\begin{aligned}\frac{dx_1}{dt} &= -n_1x_1 - m_1x_1 - \frac{ax_1}{1 + ahx_1}, \\ \frac{dx_2}{dt} &= \gamma_2n_1x_1, \\ \frac{dx_4}{dt} &= \frac{ax_1}{1 + ahx_1}.\end{aligned}\tag{30}$$

Após o primeiro dia, os parasitoides são removidos experimentalmente. Portanto, para  $t > 1$ , o termo de parasitismo deixa de atuar, e a dinâmica passa a ser descrita por

$$\begin{aligned}\frac{dx_1}{dt} &= -n_1x_1 - m_1x_1, \\ \frac{dx_2}{dt} &= \gamma_2n_1x_1.\end{aligned}\tag{31}$$

Utilizando os parâmetros apresentados na Tabela 6, foram realizadas simulações numéricas dos sistemas (30) e (31). Os resultados são apresentados nas Figuras 5a e 5b, que mostram a evolução temporal das populações de ovos  $x_1$ , ninfas  $x_2$  e da variável associada aos ovos parasitados para as condições iniciais  $x_1^{(0)} = 10$  e  $x_1^{(0)} = 100$ , respectivamente. Em ambas as situações, admitiu-se a presença inicial de um parasitoide durante o intervalo  $0 \leq t \leq 1$ , e as simulações foram estendidas até 25 dias.

Do ponto de vista biológico, espera-se que a eclosão das ninfas ocorra aproximadamente a partir do sétimo dia, enquanto a emergência de parasitoides ocorra apenas em tempos mais longos, em torno de quinze dias. Como o modelo adotado é contínuo, tais eventos não aparecem como ocorrências discretas, mas como transições distribuídas ao longo do tempo. Ressalta-se ainda que, após o primeiro dia, não se altera o valor do parâmetro  $a$ ; o que ocorre é a interrupção da interação parasitoide-hospedeiro, em conformidade com o protocolo experimental no qual os parasitoides são removidos ao final do período de exposição.

Na simulação com 10 ovos ofertados (Figura 5a), ao final do primeiro dia de exposição foram estimados 3,83 ovos parasitados e 3,21 ninfas eclodidas. Esses valores mostram concordância com os dados experimentais, que apontaram 3,8 ovos parasitados e 3,75 ninfas eclodidas.

De forma semelhante, para a condição inicial de 100 ovos (Figura 5b), o modelo previu, após um dia de exposição, 5,25 ovos parasitados e 49,31 ninfas eclodidas. Os valores simulados também se aproximam dos observados experimentalmente, correspondentes a 6,4 ovos parasitados e 48,95 ninfas eclodidas.

Esses resultados evidenciam que os parâmetros descritos na Tabela 2 estão ajustados de forma satisfatória para representar o comportamento do sistema em condi-

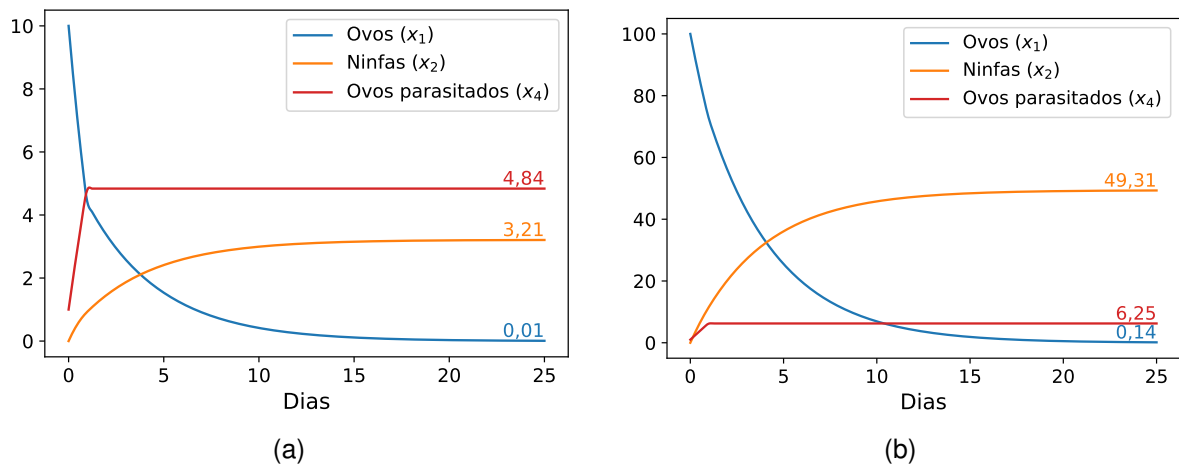


Figura 5 – Simulação do experimento de parasitismo. (a) Simulação para 10 ovos ofertados. (b) Simulação para 100 ovos ofertados.

Tabela 7 – Parasitismo de *C. noackae* em ovos de *T. peregrinus*.

Ensaio ( $j$ )	Ovos parasitados ( $y^j$ )	Simulação ( $\bar{y}^j$ )	Erro absoluto (%)
1	1,10	1,44	30,91
2	3,75	3,00	20,00
3	3,80	3,84	01,05
4	4,70	4,26	09,36
5	3,40	5,01	47,35
6	5,85	4,99	14,70
7	5,05	5,21	03,17
8	6,40	6,25	02,34

ções de laboratório. Na seção seguinte, esses mesmos parâmetros são aplicados ao sistema completo (2), no qual se considera a interação livre entre todas as populações.

### 3.2.2 Simulação da dinâmica completa

A dinâmica completa é simulada utilizando os parâmetros da Tabela 6 no modelo (2). As Figuras 6a e 6b apresentam as simulações com condições iniciais de 10 ovos (Figura 6a) e 100 ovos (Figura 6b), além de 0 ninfas, 1 adulto e 1 parasitoide em ambos os casos.

Em contraste com o cenário de laboratório, em que a quantidade de ovos ofertados ao parasitoide é fixa e não há renovação durante o período de observação, no modelo completo há reposição contínua de ovos devido à presença das adultas  $x_3$ . Essa dinâmica adicional aumenta a disponibilidade efetiva de hospedeiros logo no primeiro dia, resultando em um número maior de ovos parasitados. Assim, na Figura 6a, com 10 ovos iniciais, observam-se cerca de cinco ovos parasitados após um dia ( $x_4(1) = 5,8$ ), enquanto na Figura 6b, com 100 ovos, esse número cresce para aproximadamente 21 ovos ( $x_4(1) = 22,53$ ). Tal comportamento é coerente biologicamente, pois maior oferta

Tabela 8 – Parasitismo de *C. noackae* em ovos de *T. peregrinus*.

Ensaio ( $j$ )	Ninfas eclodidas ( $x_{2,1}^j$ )	Simulação ( $\bar{x}_{2,1}^j$ )	Erro absoluto (%)
1	00,60	00,29	51,67
2	00,60	01,04	73,33
3	03,75	03,21	14,40
4	06,50	08,19	26,00
5	21,60	18,21	15,69
6	27,15	28,63	05,45
7	31,90	38,92	22,01
8	48,95	49,31	00,74

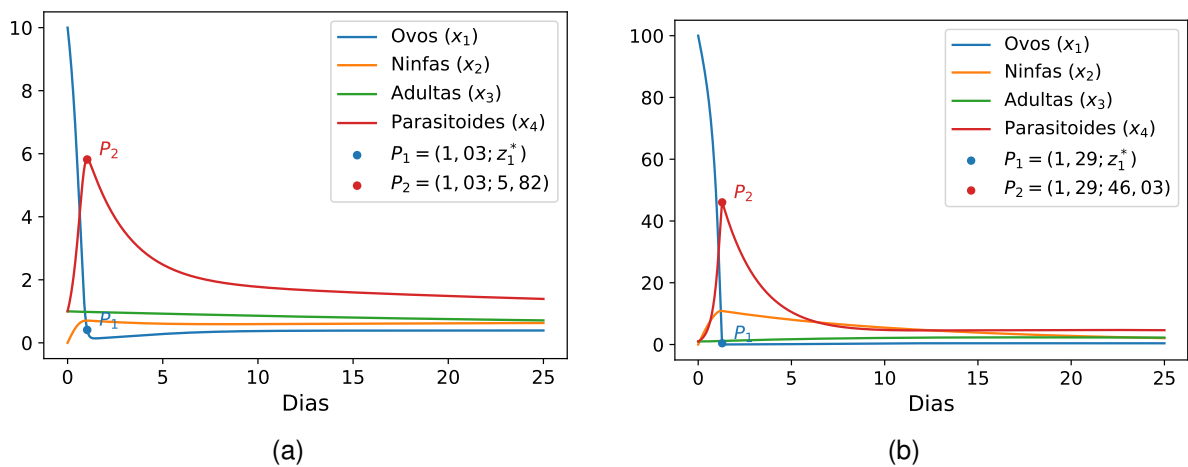


Figura 6 – Dinâmica completa do sistema (2) para duas condições iniciais. Os pontos  $P$  indicam valores de referência obtidos das simulações, com coordenadas expressas respectivamente em dias e em densidade populacional. (a) Simulação para 10 ovos ofertados. (b) Simulação para 100 ovos ofertados.

de hospedeiros, aliada à capacidade de reposição do sistema, intensifica o parasitismo no curto prazo.

Adicionalmente, observa-se que a densidade de ovos atinge o valor de equilíbrio de coexistência ( $z_1^*$ ) em aproximadamente 1,03 e 1,29 dias nas duas simulações consideradas, correspondendo aos pontos  $P_1$ . Nesses mesmos instantes, em decorrência da dinâmica do sistema, a densidade de parasitoides atinge valores máximos locais, identificados como pontos  $P_2$ : cerca de 6 parasitoides na primeira simulação (Figura 6a) e aproximadamente 46 na segunda (Figura 6b).

Após o pico de densidade de parasitoides, observa-se a queda gradual dessa população. Esse comportamento decorre do fato de que, a partir do instante em que a curva de hospedeiros  $x_1$  atinge o ponto  $P_1$ , a densidade de ovos permanece abaixo do equilíbrio de coexistência  $z_1^*$  ao longo da janela de simulação. Assim, o parasitoide mostra-se capaz de reduzir a densidade de ovos para um patamar inferior ao equilíbrio e mantê-la nessa condição. Como consequência, quando  $x_1 < z_1^*$ , a população

de parasitoides entra em declínio, o que se verifica nos intervalos de 1,03 a 25 dias e de 1,29 a 25 dias para a primeira (Figura 6a) e a segunda simulação (Figura 6b), respectivamente.

As trajetórias em ambos os casos convergem para um ponto fixo. De fato, o equilíbrio de coexistência

$$E_3 = (0,41; 0,67; 0,48; 0,87), \quad (32)$$

é localmente estável. Ao remover o transiente inicial e considerar uma janela estacionária (3000 a 4000 dias), observa-se na Figura 7 que as soluções se estabilizam em valores próximos a  $E_3$ , configurando linhas aproximadamente horizontais.

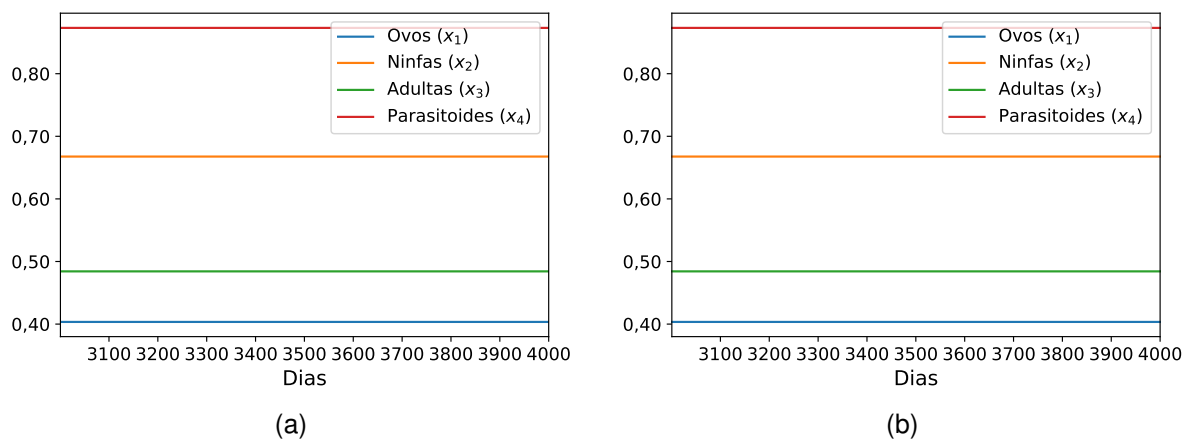


Figura 7 – Janela estacionária da dinâmica completa do sistema (2) para duas condições iniciais. (a) Simulação para 10 ovos ofertados. (b) Simulação para 100 ovos ofertados.

O sistema apresenta, portanto, um equilíbrio de coexistência estável sob os parâmetros considerados, refletindo uma situação de controle natural entre hospedeiro e parasitoide. Contudo, a estabilidade observada depende diretamente de determinados parâmetros biológicos, em especial do tempo de manipulação  $h$ . Assim, para examinar a influência desse parâmetro na estrutura do equilíbrio e identificar possíveis transições dinâmicas no sistema, realiza-se, a seguir, a análise de bifurcação.

### 3.2.3 Análise de bifurcação

Conforme discutido na seção anterior, o ponto de equilíbrio de coexistência apresenta estabilidade local. No entanto, a variação no tempo de manipulação do parasitoide introduz um retardo em sua capacidade de parasitismo. Biologicamente, isso significa que, à medida que o parasitoide demanda mais tempo para manipular o hospedeiro, sua taxa efetiva de ataque diminui, podendo comprometer o controle populacional e alterar o equilíbrio entre as espécies.

Matematicamente, a variação do tempo de manipulação  $h$  afeta a estabilidade do equilíbrio de coexistência  $E_3$ , pois esse parâmetro intervém diretamente nos termos que descrevem a interação parasitoide–hospedeiro. Entretanto, a análise de  $E_3$

faz sentido apenas no intervalo em que esse equilíbrio está bem definido e é biologicamente admissível. De fato,  $E_3$  deixa de existir como equilíbrio positivo quando  $h = \gamma_4/m_4$ , e, para  $h > \gamma_4/m_4$ , torna-se não admissível, uma vez que uma de suas componentes assume valor negativo ( $S_2 < 0$ ). Nessa situação, o equilíbrio de coexistência deixa de ter significado biológico, e o equilíbrio livre de parasitoides  $E_2$  passa a ser o equilíbrio localmente estável.

Por essa razão, ao considerar  $S_3$  e  $S_4$  como funções de  $h$ , restringe-se a análise ao intervalo

$$0 < h < \frac{\gamma_4}{m_4},$$

isto é, ao conjunto de valores para os quais  $E_3$  permanece admissível. Numericamente, considerando os parâmetros da Tabela 6, obtém-se  $\gamma_4/m_4 \approx 1,4$ , de modo que  $E_3$  é admissível para  $0 < h < 1,4$ , o que justifica o domínio adotado nas simulações e na Figura 8. Nesse intervalo,  $E_3$  permanece localmente estável sempre que  $S_3 > 0$  e  $S_4 > 0$ . Assim, a figura mostra o comportamento de  $S_3$  e  $S_4$  em função de  $h$  apenas na faixa em que o equilíbrio de coexistência possui interpretação biológica.

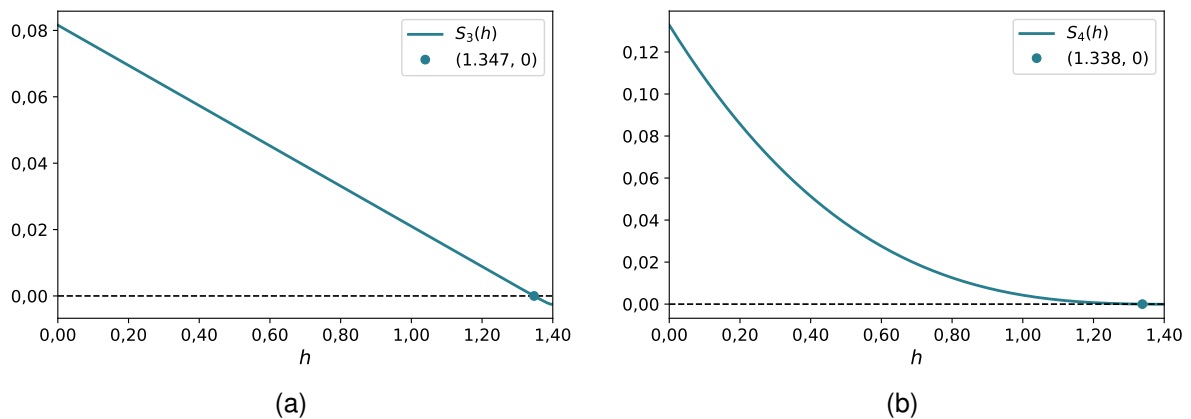


Figura 8 – Curvas definidas na análise de estabilidade do equilíbrio  $E_3$ : (a)  $S_3(h)$  e (b)  $S_4(h)$ .

Conforme a Figura 8, tem-se  $S_3(h) < 0$  a partir de  $h = 1,347$  e  $S_4(h) < 0$  a partir de  $h = 1,338$ . Em concordância com o critério de estabilidade local para o equilíbrio de coexistência (Proposição 2.4.3), conclui-se que a instabilidade do ponto de coexistência ocorre para  $h$  no intervalo aproximado de 1,33 a 1,4 dias. Mantendo a configuração da simulação anterior — com os parâmetros da Tabela 6 e condições iniciais de 1 adulto, 0 ninfas, 1 parasitoide e 10 (Figura 6a) ou 100 (Figura 6b) ovos —, ao fixar  $h = 1,35$ , o estado estacionário da Figura 7 dá lugar a oscilações periódicas (Figura 9), sugerindo a existência de uma bifurcação de Hopf (Allen, 2006; Kuznetsov, 2004).

A fim de analisar o efeito do aumento do tempo de manipulação  $h$  sobre a dinâmica do sistema, adotou-se a hipótese de que essa variação ocorre acompanhada de redução na eficiência de parasitismo do parasitoide. Essa dependência foi representada

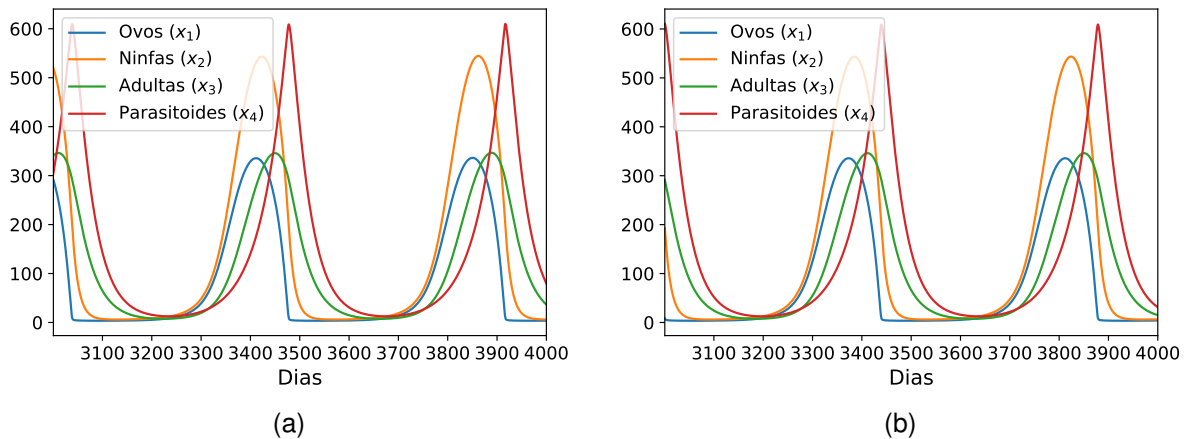


Figura 9 – Janela estacionária da dinâmica completa do sistema (2) para duas condições iniciais. (a) Simulação para 10 ovos ofertados. (b) Simulação para 100 ovos ofertados.

por meio da relação

$$\sigma = \frac{1}{ah},$$

mantendo  $\sigma$  constante, de modo que

$$a = \frac{1}{\sigma h}.$$

Desse modo, para um valor fixo de  $\sigma$ , o aumento de  $h$  implica necessariamente a diminuição de  $a$ . Biologicamente, essa escolha expressa a ideia de que, quanto maior o tempo gasto na manipulação de cada ovo, menor é a taxa de encontro efetivo e parasitismo por unidade de tempo, o que corresponde a uma redução global da eficiência do processo parasitário. Com os parâmetros estimados, obtém-se  $\sigma = 2,75$ .

No intervalo em que  $E_3$  é positivo e instável, a Figura 10 apresenta os valores máximos e mínimos das soluções periódicas em regime estacionário em função de  $h$ , configurando o diagrama de bifurcação (Kuznetsov, 2004) do sistema (2), obtido com base nos parâmetros experimentais e nas condições iniciais iguais a 0,1 para todas as variáveis de estado.

No diagrama de bifurcação (Figura 10), observa-se que, à medida que o tempo de manipulação  $h$  aumenta, as densidades máximas — associadas ao ramo superior — de ovos, ninfas e adultas crescem junto com a densidade de parasitoides até cerca de  $h = 1,385$  dias. A partir desse ponto, os ramos convergem, e em  $\gamma_4/m_4 = 1,4$  dias, as populações de hospedeiros atingem um patamar constante enquanto os parasitoides decaem para zero. Esse comportamento mostra que o aumento de  $h$  reduz a eficiência do controle, favorecendo o crescimento das populações hospedeiras e o colapso da população de parasitoides.

Embora, com os parâmetros experimentais, o equilíbrio de coexistência seja estável, variações no tempo de manipulação  $h$  podem alterar qualitativamente a dinâmica,

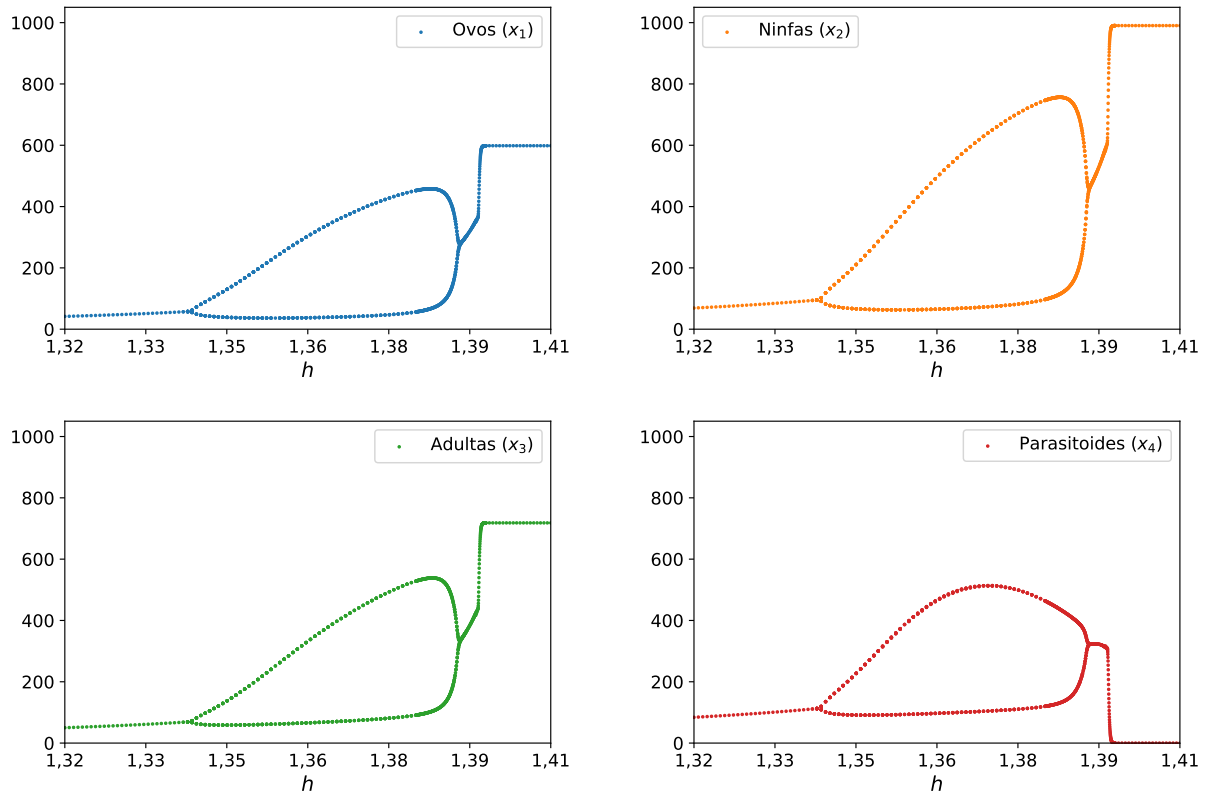


Figura 10 – Diagramas de bifurcação para  $x_1$ ,  $x_2$ ,  $x_3$  e  $x_4$  em função de  $h$ .

gerando oscilações sustentadas e altas densidades de hospedeiros. Esse resultado evidencia a sensibilidade do modelo aos mecanismos de parasitismo e reforça a importância de estratégias de controle que minimizem  $h$ , tratadas a seguir.

## 4 MODELAGEM DO CONTROLE BIOLÓGICO

O objetivo central do manejo biológico é reduzir e manter controladas as populações de pragas abaixo do nível de dano econômico (Molter; Rafikov, 2014; Molter; Bezerra; Rafikova; Nava; Rafikov, 2023), isto é, em densidades que não causem prejuízos significativos à cultura. Nesse contexto, o papel dos inimigos naturais, em especial dos parasitoides, é essencial para conter a abundância das pragas em níveis aceitáveis. Seguindo a formulação de Rafikov; Balthazar; Bremen (2008), o problema de controle pode ser interpretado como a busca de uma estratégia ótima de liberação desses inimigos, capaz de conduzir o sistema para um equilíbrio estável em que: (i) a população de pragas seja mantida abaixo do limiar de dano econômico; e (ii) a população de inimigos naturais se sustente em nível suficiente para assegurar o controle.

O sistema hospedeiro–parasitoide descrito em (2) já incorpora, em sua dinâmica natural, o efeito regulador exercido por *C. noackae* sobre a população hospedeira por meio do parasitismo. Neste capítulo, entretanto, o termo **controle biológico** é empregado em sentido operacional, para designar a intervenção externa associada à liberação artificial de parasitoides no ambiente. Desse modo, o problema formulado a seguir consiste em determinar uma estratégia de liberação de *C. noackae* ao longo do tempo, de forma a reforçar a regulação natural já presente no sistema e conduzi-lo para uma configuração de interesse.

### 4.1 Formulação do problema de controle

Nesta seção, apresenta-se a formulação da estratégia de controle para o sistema hospedeiro–parasitoide descrito em (2). Considera-se como variável de decisão a taxa de liberação do agente *C. noackae*, denotada por  $U = U(t)$ . Busca-se conduzir o sistema para a vizinhança de um equilíbrio de referência admissível,

$$E^* = (x_1^*, x_2^*, x_3^*, x_4^*),$$

sustentado por uma entrada estacionária  $u^*$ . Para tanto, introduz-se explicitamente no modelo o termo  $U$ , responsável por atuar na equação do parasitoide, conforme

descrito a seguir.

#### 4.1.1 Modelo com controle

No modelo compartimental (2), a equação correspondente à população de parasitoides é acrescida do termo de liberação  $U$ , que representa a taxa de introdução de indivíduos por unidade de área e de tempo:

$$\frac{dx_4}{dt} = \frac{\gamma_4 a x_1 x_4}{1 + a h x_1} - m_4 x_4 + U.$$

As demais equações mantêm a estrutura original, de modo que o **modelo com controle** assume a forma

$$\begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= r x_3 \left(1 - \frac{x_1}{K}\right) - (n_1 + m_1) x_1 - \frac{a x_1 x_4}{1 + a h x_1}, \\ \frac{dx_2}{dt} &= \gamma_2 n_1 x_1 - (n_2 + m_2) x_2, \\ \frac{dx_3}{dt} &= \gamma_3 n_2 x_2 - m_3 x_3, \\ \frac{dx_4}{dt} &= \frac{\gamma_4 a x_1 x_4}{1 + a h x_1} - m_4 x_4 + U, \end{aligned} \tag{33}$$

em que  $U$  atua diretamente sobre a população de parasitoides.

Na formulação acima, o termo de controle  $U$  é considerado sem restrições explícitas de amplitude; ou seja, o modelo representa o esforço teórico requerido para estabilizar o sistema. Nesse contexto, define-se um equilíbrio de referência  $E^*$  e determina-se a entrada estacionária  $u^*$  que o sustenta a partir das equações de equilíbrio do sistema com controle (33), conforme apresentado na subseção seguinte.

#### 4.1.2 Equilíbrio de referência

Como alvo operacional, adota-se a presença de uma fêmea adulta por unidade de área. Como  $x_3$  denota a densidade de fêmeas adultas, fixa-se  $x_3^* = 0,1$ . Dado  $x_3^*$ , as demais coordenadas  $x_1^*$ ,  $x_2^*$  e  $x_4^*$ , bem como a taxa estacionária  $u^*$  que sustenta o equilíbrio admissível  $E^*$ , são obtidas a partir das equações estacionárias de (33):

$$\begin{aligned} r x_3^* \left(1 - \frac{x_1^*}{K}\right) - (n_1 + m_1) x_1^* - \frac{a x_1^* x_4^*}{1 + a h x_1^*} &= 0, \\ \gamma_2 n_1 x_1^* - (n_2 + m_2) x_2^* &= 0, \\ \gamma_3 n_2 x_2^* - m_3 x_3^* &= 0, \\ \frac{\gamma_4 a x_1^* x_4^*}{1 + a h x_1^*} - m_4 x_4^* + u^* &= 0. \end{aligned} \tag{34}$$

O controlador de realimentação é projetado para estabilizar a dinâmica na vizi-

nhança de  $E^*$ , mantendo  $x_3$  próximo de  $x_3^*$  e, conseqüentemente, limitando ovos e ninfas a níveis compatíveis com esse patamar. Para analisar a estabilização em torno de  $E^*$ , são introduzidas as variáveis desviadas  $y = x - x^*$  e  $u = U - u^*$ . Nessa notação, o sistema (33) assume a forma semilinear:

$$\dot{y} = Ay + \zeta(y) + Bu, \quad \zeta(y) = Z(y)y, \quad (35)$$

em que  $A$  reúne os termos lineares avaliados no equilíbrio  $E^*$ ,  $\zeta(y)$  concentra as não linearidades densidade-dependentes, com  $\zeta(0) = 0$ , e  $B$  representa o vetor de entrada:

$$A = \begin{pmatrix} -n_1 - m_1 & 0 & r\left(1 - \frac{x_1^*}{K}\right) & -\frac{ax_1^*}{1 + ahx_1^*} \\ \gamma_2 n_1 & -n_2 - m_2 & 0 & 0 \\ 0 & \gamma_3 n_2 & -m_3 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & -m_4 \end{pmatrix}, \quad B = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ 0 \\ 1 \end{pmatrix},$$

$$Z(y) = \begin{pmatrix} -\frac{r(y_3 + x_3^*)}{K} - \frac{a(y_4 + x_4^*)}{[1 + ah(y_1 + x_1^*)](1 + ahx_1^*)} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \\ \frac{a\gamma_4 x_4^*}{[1 + ah(y_1 + x_1^*)](1 + ahx_1^*)} & 0 & 0 & \frac{a\gamma_4(y_1 + x_1^*)}{1 + ah(y_1 + x_1^*)} \end{pmatrix}.$$

Como  $x = y + x^*$ , as combinações  $y_i + x_i^*$  representam as variáveis absolutas do modelo original (2). Essa representação constitui a base para a formulação do critério de desempenho e do problema de controle ótimo, apresentados na subseção seguinte.

#### 4.1.3 Condições de otimalidade e lei de controle

Para estabilizar a dinâmica do sistema (35) no equilíbrio de referência  $E^*$ , utiliza-se o resultado de Rafikov; Balthazar; Bremen (2008), apresentado a seguir.

**Teorema 4.1.1** (Rafikov et al., 2008). Considere o sistema semilinear (35), com  $\zeta(0) = 0$ . Suponha que existam matrizes  $Q$  e  $R$ , em que  $Q$  é simétrica definida positiva e  $R$  também é definida positiva, tais que a função

$$l(y) = y^T Q y - \zeta(y)^T P y - y^T P \zeta(y)$$

seja positiva definida. Então, o controle de realimentação linear

$$u = -R^{-1}B^T P y, \quad (36)$$

minimiza o funcional de custo em horizonte infinito

$$J(u) = \int_0^{\infty} [l(y) + u^T R u] dt,$$

estabilizando o sistema no equilíbrio  $y = 0$ .

A matriz  $P$ , simétrica e definida positiva, é solução da equação algébrica de Riccati

$$PA + A^T P - PBR^{-1}B^T P + Q = 0. \quad (37)$$

O funcional  $J(u)$  introduzido no Teorema 4.1.1 quantifica o desempenho do manejo ao longo do tempo e combina dois componentes: o custo dos desvios populacionais em relação ao equilíbrio desejado, representado por  $l(y)$ , e o custo associado ao esforço de liberação do inimigo natural, dado por  $u^T R u$ .

O teorema estabelece que, sob determinadas condições, a lei de controle linear  $u = -R^{-1}B^T P y$  é ótima. Assim, essa lei define a estratégia de liberação que estabiliza o sistema no equilíbrio de referência  $E^*$ , garantindo a convergência com o menor custo possível, segundo o critério de desempenho adotado.

Resolver o problema de forma ótima consiste em equilibrar duas metas: manter as populações (ovos, ninfas, adultas e parasitoides) próximas do patamar desejado e, simultaneamente, evitar esforços excessivos de controle. O resultado de Rafikov; Balthazar; Bremen (2008) assegura que esse equilíbrio é obtido por meio da solução da equação de Riccati (37), cuja solução  $P$  define a lei de realimentação ótima.

Para aplicar o teorema ao sistema (35), adotam-se as matrizes de ponderação

$$Q = \text{diag}(10, 10, 10, 100), \quad R = [1],$$

as quais atribuem maior penalidade ao desvio da população de parasitoides ( $x_4$ ) em relação ao equilíbrio e custo unitário à taxa de liberação.

O esforço total de manejo é, portanto, dado por  $U = u + u^*$ , em que  $u^*$  corresponde à liberação estacionária necessária para manter o sistema no equilíbrio de referência, e  $u$  representa a parcela de realimentação ótima que conduz a dinâmica até esse equilíbrio (Rafikov; Balthazar; Bremen, 2008).

Com o modelo de controle ótimo devidamente formulado, realizam-se análises numéricas de sua aplicação ao sistema biológico. As simulações têm por objetivo avaliar o desempenho do controle proposto sob diferentes condições iniciais e regimes de atuação, verificando sua capacidade de estabilizar o sistema e conduzi-lo ao equilíbrio desejado.

## 4.2 Simulações numéricas

Consideram-se diferentes condições iniciais e regimes de atuação do controle, com o objetivo de reproduzir cenários biologicamente relevantes e avaliar a robustez do método de controle proposto. A análise é estruturada em quatro etapas principais:

- **Dinâmica sem controle:** examinar o comportamento natural do sistema na ausência de parasitoides, verificando a tendência de crescimento e estabilização das populações hospedeiras;
- **Dinâmica com controle:** avaliar a eficiência do controle biológico contínuo e a convergência do sistema para o equilíbrio desejado;
- **Dinâmica em ciclo limite com controle:** investigar o regime oscilatório (para  $h = 1,35$ ) e a capacidade do controlador de estabilizar o sistema mesmo sob comportamento cíclico;
- **Dinâmica sob controle intermitente:** analisar o desempenho do controlador quando o manejo é periodicamente interrompido e restabelecido, avaliando a resiliência do sistema frente à suspensão temporária do controle.

Em todas as simulações, são apresentados os gráficos das trajetórias populacionais, do esforço de controle  $u(t)$  e da função de Lyapunov  $l(y)$ , o que permite uma interpretação conjunta dos resultados tanto sob o ponto de vista matemático quanto biológico. Inicialmente, analisa-se o comportamento do sistema na ausência de controle, estabelecendo uma referência para as etapas subsequentes. Essa fase possibilita compreender a dinâmica natural das populações hospedeira e parasitoide, bem como identificar o equilíbrio de infestação quando não há liberação de parasitoides.

### 4.2.1 Dinâmica sem controle

A dinâmica sem controle corresponde à ausência de parasitoides no sistema, isto é, à aplicação de controle nulo ao longo de todo o tempo de simulação. A Figura 11 apresenta a evolução temporal das populações do sistema a partir de condições iniciais unitárias. A exceção é o parasitoide, cuja densidade inicial é nula e permanece zero ao longo de toda a simulação.

As trajetórias das variáveis até 50 dias são mostradas na Figura 11a, destacando o regime transitório inicial, enquanto a Figura 11b exibe a dinâmica ao longo de 500 dias, evidenciando a tendência de estabilização do sistema.

Observa-se que, na ausência de parasitoides, as trajetórias convergem para o equilíbrio correspondente, denotado por  $E_2$ , cujas coordenadas são

$$x_1^* = 614, \quad x_2^* = 1016, \quad x_3^* = 870, \quad x_4^* = 0.$$

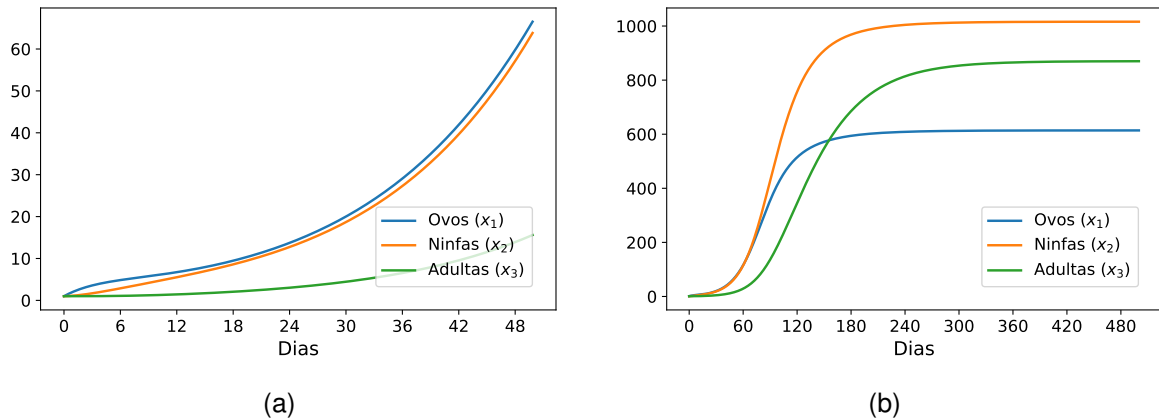


Figura 11 – Dinâmica temporal do sistema (2) na ausência de controle biológico, mostrando a convergência para o equilíbrio  $E_2$ . (a) Trajetórias das populações até 50 dias (fase transitória). (b) Trajetórias das populações até 500 dias (aproximação ao equilíbrio).

Constata-se, portanto, que, na ausência de controle, o *T. peregrinus* tende a dominar o sistema e estabilizar-se em níveis elevados de população hospedeira. Na sequência, analisa-se o comportamento do sistema sob a aplicação do controle biológico.

#### 4.2.2 Dinâmica com controle

Resolvendo-se numericamente o sistema em equilíbrio sob a ação do controle (34), considerando como alvo de controle  $x_3^* = 0,1$ , correspondente à densidade de fêmeas adultas por unidade de área (hectare), obtêm-se as coordenadas de equilíbrio:

$$x_1^* = 0,083, \quad x_2^* = 0,14, \quad x_3^* = 0,10, \quad x_4^* = 0,78, \quad u^* = 0,29. \quad (38)$$

A simulação é realizada com a condição inicial  $x(0) = (10, 7, 5, 0)$ , representando um cenário de elevada infestação inicial de ovos, ninfas e adultas, e ausência de parasitoides no sistema. A Figura 12 exibe a evolução temporal do sistema controlado em duas escalas de tempo: até 20 dias (Figura 12a), destacando o regime transitório inicial, e até 200 dias (Figura 12b), mostrando a aproximação do sistema ao equilíbrio (38).

Observa-se que as trajetórias das variáveis de estado convergem para o equilíbrio calculado (38), o qual se encontra próximo da origem, indicando baixas densidades populacionais no regime estacionário. Nota-se que a densidade de parasitoides atinge seu valor máximo aproximadamente nos dois primeiros dias; após esse pico inicial, a população tende gradualmente ao equilíbrio. Inicialmente, a taxa de variação de parasitoides é elevada, como ilustrado na Figura 13, que apresenta o esforço de controle. Esse esforço exibe um pico inicial superior a 250 unidades de intensidade (Figura 13a) e, posteriormente, converge de forma suave para o valor de equilíbrio  $u^* = 0,29$  (Fi-

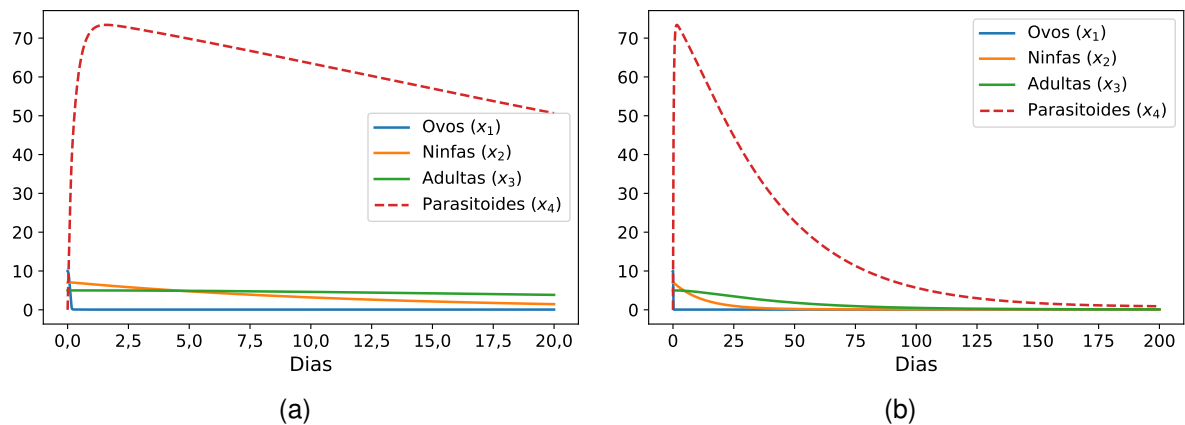


Figura 12 – Dinâmica temporal do sistema (2) sob ação do controle biológico, mostrando a convergência para o equilíbrio (38). (a) Trajetórias das populações até 20 dias (fase transitória). (b) Trajetórias das populações até 200 dias (aproximação ao equilíbrio).

gura 13b).

Esse esforço de controle decorre de uma formulação em tempo contínuo e, portanto, deve ser interpretado como uma idealização teórica da intensidade de liberação ao longo do tempo. Na prática, o monitoramento da praga e a tomada de decisão sobre novas liberações ocorrem de forma discreta, em intervalos regulares. Ainda assim, o perfil obtido numericamente fornece uma indicação importante para o manejo: como a intensidade de controle apresenta um pico inicial elevado e decai rapidamente nos instantes seguintes, a taxa inicial calculada pelo modelo pode ser interpretada como uma estimativa de referência para uma liberação inicial mais intensa de fêmeas de *C. noackae*, seguida de liberações menores ou de reavaliações periódicas com base no monitoramento em campo.

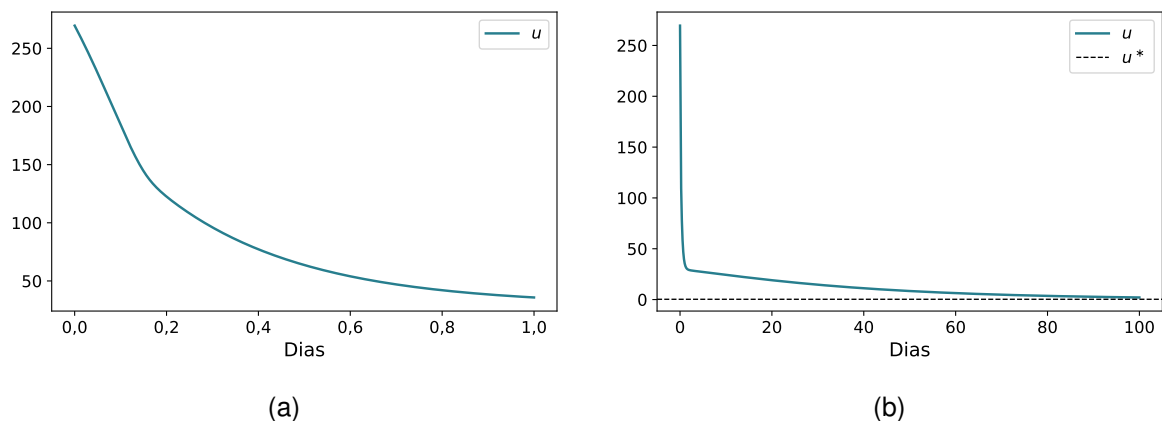


Figura 13 – Esforço de controle  $u(t)$  aplicado ao sistema (2), evidenciando a convergência para o valor de equilíbrio  $u^* = 0,29$ . (a) Trajetória do esforço de controle até 1 dia (fase transitória). (b) Trajetória do esforço de controle até 100 dias (aproximação ao equilíbrio).

As trajetórias convergem assintoticamente para o equilíbrio, conforme ilustrado na Figura 14, que apresenta a função  $l(y)$ . Essa função mantém-se positiva definida ao

longo do tempo, confirmando a estabilidade assintótica do sistema controlado.

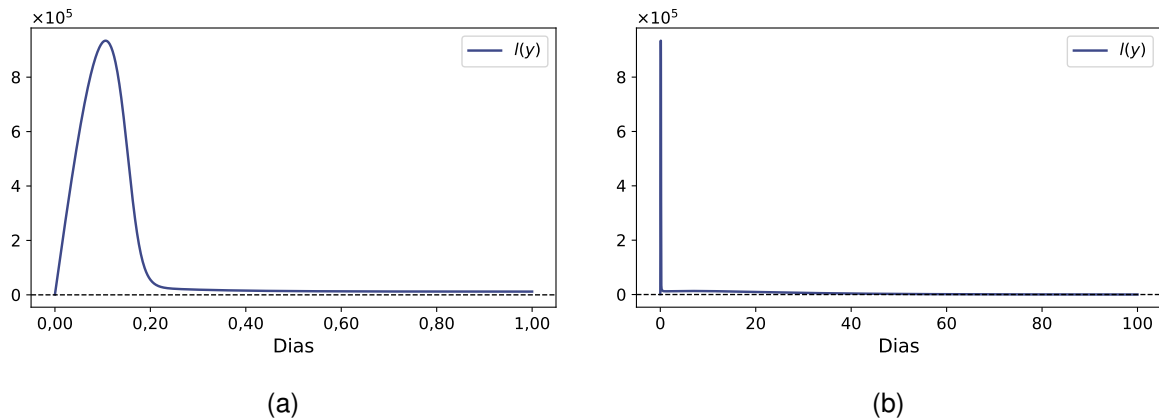


Figura 14 – Evolução temporal da função  $l(y)$  positiva definida, indicando a estabilidade assintótica do sistema controlado. (a) Função  $l(y)$  até 1 dia (fase transitória). (b) Função  $l(y)$  até 100 dias (aproximação a zero).

Portanto, o sistema é efetivamente controlado: as densidades de parasitoides regulam as populações hospedeiras, enquanto as quantidades de ninfas e adultas são indiretamente estabilizadas. Na sequência, examina-se o comportamento do sistema sujeito ao controle sob dinâmica oscilatória (ciclo limite).

#### 4.2.3 Dinâmica em ciclo limite com controle

A análise de bifurcação indica que o sistema entra em regime de ciclo limite para  $h = 1,35$ . Resolvendo-se o sistema em equilíbrio sob a ação do controle (34), considerando como alvo de controle  $x_3^* = 0,1$ , correspondente à densidade de fêmeas adultas por unidade de área, obtêm-se as coordenadas de equilíbrio:

$$x_1^* = 0,08, \quad x_2^* = 0,14, \quad x_3^* = 0,10, \quad x_4^* = 0,93, \quad u^* = 0,36. \quad (39)$$

A simulação é realizada utilizando as mesmas condições iniciais da subseção anterior,  $x(0) = (10, 7, 5, 0)$ . A Figura 15 apresenta as trajetórias das populações no regime de ciclo limite sob controle ativo. Observa-se que, nesse caso, a densidade máxima de parasitoides é maior que a observada no cenário anterior, indicando que, para manter as trajetórias convergentes ao equilíbrio (39), o controle requer uma liberação inicial mais intensa de parasitoides. Após esse pico inicial, ocorre uma redução gradual da densidade, conforme mostrado na simulação até 10 dias (Figura 15a).

Na simulação até 200 dias (Figura 15b), constata-se que o sistema tende ao equilíbrio (39). O esforço de controle apresenta, assim como no caso anterior, uma taxa de variação inicial elevada, porém de maior intensidade, conforme ilustrado na Figura 16a, necessária para conter as oscilações transitórias.

A Figura 17 apresenta a função  $l(y)$  associada à análise de estabilidade. Observa-

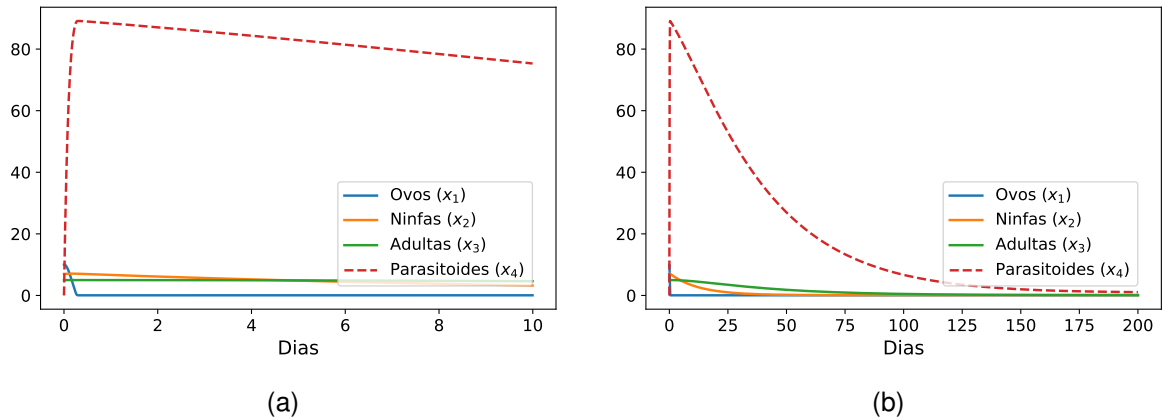


Figura 15 – Dinâmica temporal do sistema (2) em regime de ciclo limite sob ação do controle biológico, mostrando a convergência para o equilíbrio (39). (a) Trajetórias das populações até 10 dias (fase transitória). (b) Trajetórias das populações até 200 dias (aproximação ao equilíbrio).

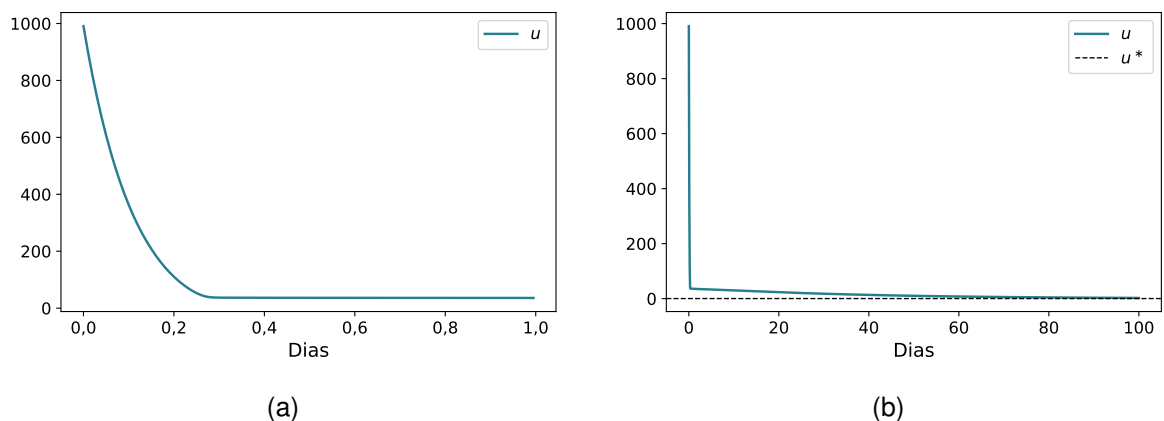


Figura 16 – Esforço de controle  $u(t)$  aplicado ao sistema (2) em regime de ciclo limite, mostrando a convergência para o valor de equilíbrio  $u^* = 0,36$ . (a) Esforço de controle até 1 dia (fase transitória). (b) Esforço de controle até 200 dias (aproximação ao equilíbrio).

se que  $l(y)$  mantém-se positiva definida tanto no regime transitório (Figura 17a) quanto no regime estacionário (Figura 17b), o que confirma a estabilidade assintótica do sistema controlado mesmo em condições de ciclo limite.

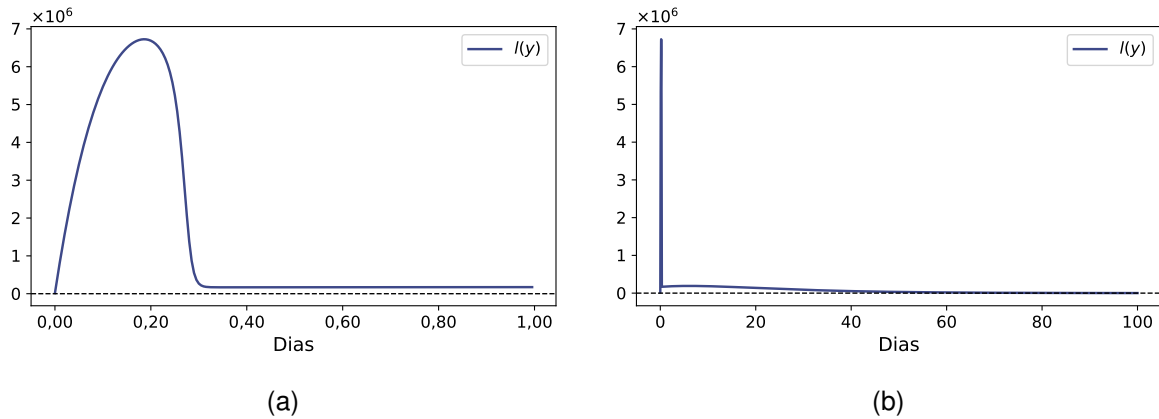


Figura 17 – Evolução temporal da função  $l(y)$  positiva definida, indicando a estabilidade assintótica do sistema em ciclo limite sob controle biológico. (a) Função  $l(y)$  até 1 dia (fase transitória). (b) Função  $l(y)$  até 100 dias (aproximação a zero).

Em síntese, o controle biológico é capaz de estabilizar o sistema mesmo quando o tempo de manipulação é aumentado ( $h = 1,35$ ), embora à custa de um esforço de controle mais elevado. Esse comportamento é coerente do ponto de vista biológico, uma vez que o parasitoide torna-se menos eficiente, exigindo maior liberação para compensar a redução de desempenho. Na sequência, examina-se o comportamento do sistema quando o controle é temporariamente suspenso e posteriormente reativado, a fim de avaliar sua robustez em regime de ciclo limite.

#### 4.2.4 Dinâmica do sistema sob controle intermitente

Analisa-se, nesta etapa, o comportamento do sistema quando o controle biológico é aplicado de forma intermitente, isto é, com desligamento e posterior religamento conforme a evolução das populações. A Figura 15b mostra que, sob ação contínua do controle, o sistema em regime de ciclo limite converge para o equilíbrio alvo em aproximadamente 200 dias. A partir desse ponto, o controle é temporariamente desligado, com o objetivo de avaliar a resposta natural do sistema na ausência de manejo, e, após 100 dias, é religado, a fim de verificar a capacidade do controlador de restabelecer o equilíbrio desejado.

A Figura 18 apresenta os resultados obtidos para essa condição. A Figura 18a mostra o comportamento das trajetórias durante os primeiros 10 dias (fase transitória), enquanto a Figura 18b exibe a simulação completa até 500 dias. Nesta última, a faixa sombreada representa o intervalo em que o controle foi desativado.

A simulação de curto prazo (Figura 18a) revela que, nos instantes iniciais, o sistema apresenta comportamento equivalente ao observado anteriormente com controle con-

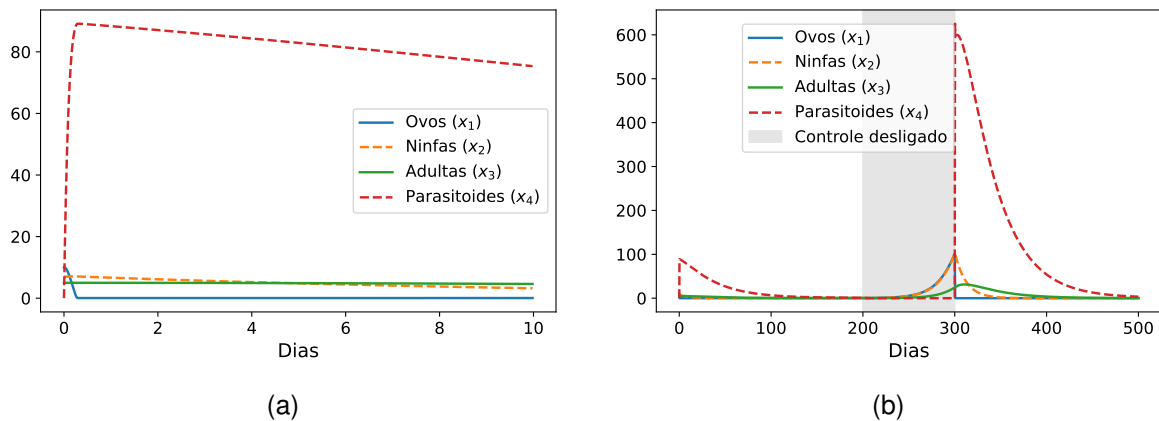


Figura 18 – Dinâmica temporal do sistema (2) em regime de ciclo limite sob ação intermitente do controle biológico, mostrando a convergência para o equilíbrio (39). A região sombreada indica o período sem manejo. (a) Trajetórias das populações até 10 dias (fase transitória). (b) Trajetórias das populações até 500 dias (aproximação ao equilíbrio).

tínuo (Figura 15a). Entretanto, ao analisar a trajetória prolongada (Figura 18b), nota-se que, durante o intervalo sem manejo (região sombreada), as densidades populacionais voltam a crescer, indicando que a ausência de controle permite nova expansão da praga. Assim que o controle é religado, as populações retornam gradualmente ao equilíbrio alvo, o que mostra a eficácia e a consistência do controlador em restaurar o regime desejado após perturbações.

O esforço de controle correspondente é apresentado na Figura 19. Antes da desativação, o sinal de controle  $u(t)$  mantém a mesma dinâmica observada na simulação contínua (Figura 16b). Após o religamento, o esforço volta a atuar com a mesma estrutura dinâmica, porém com amplitude maior, em virtude do aumento temporário da densidade de hospedeiros (ovos) no sistema. Biologicamente, esse resultado reflete o aproveitamento da conversão de hospedeiros em parasitoides como mecanismo de estabilização indireta da população de adultos.

Por fim, a Figura 20 mostra a evolução temporal da função  $I(y)$ , que permanece definida positiva ao longo de toda a simulação. Durante a fase transitória inicial (Figura 20a), observa-se uma rápida dissipação, enquanto na escala mais ampla (Figura 20b) a função tende assintoticamente a zero, confirmando a estabilidade do sistema mesmo sob controle intermitente.

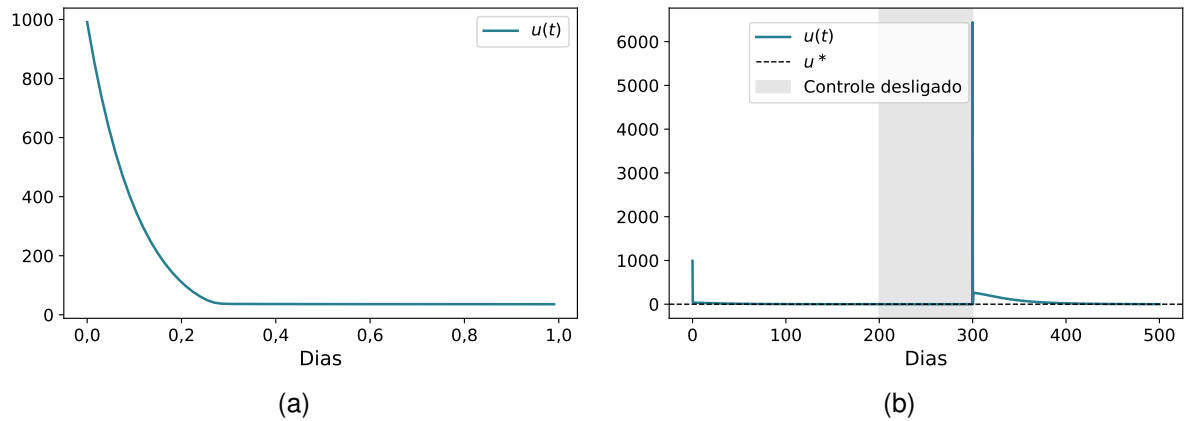


Figura 19 – Esforço de controle  $u(t)$  aplicado ao sistema (2) em regime de ciclo limite, indicando a convergência para o valor de equilíbrio  $u^* = 0,36$ . A região sombreada representa o intervalo sem manejo. (a) Esforço de controle até 10 dias (fase transitória). (b) Esforço de controle até 500 dias (aproximação ao equilíbrio).

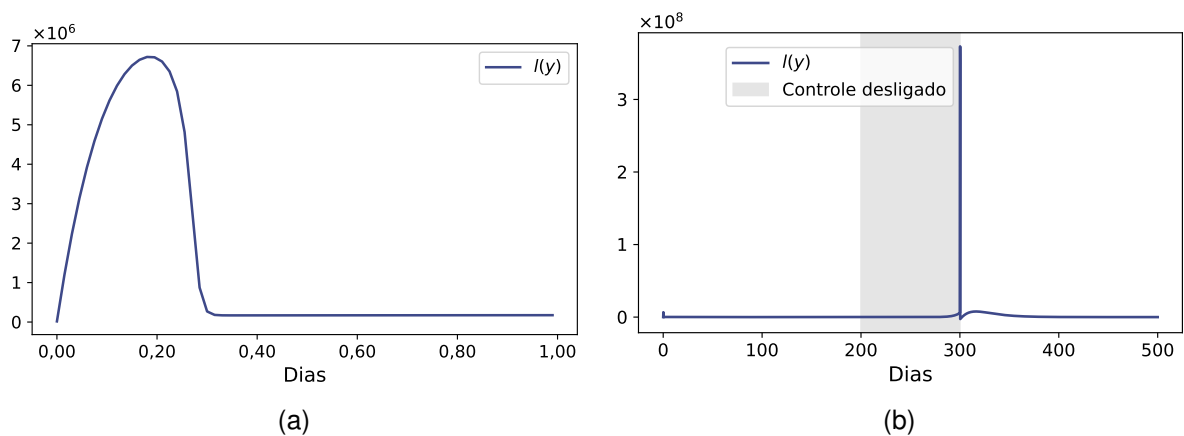


Figura 20 – Evolução temporal da função  $l(y)$  positiva definida, indicando a estabilidade assintótica do sistema em ciclo limite sob controle biológico intermitente. (a)  $l(y)$  até 10 dias (fase transitória). (b)  $l(y)$  até 500 dias (aproximação a zero).

## 5 MODELAGEM DA DISPERSÃO ESPACIAL

Nos capítulos anteriores, o modelo hospedeiro–parasitoide foi formulado como um sistema de equações diferenciais ordinárias, no qual as densidades populacionais dependem exclusivamente do tempo. Essa abordagem é adequada para descrever a dinâmica local das populações, isto é, a evolução temporal dos insetos em uma unidade de área fixa, sem levar em conta explicitamente a distribuição espacial dos indivíduos. A dispersão espacial desempenha um papel central na dinâmica populacional, pois determina como os indivíduos se redistribuem no espaço ao longo do tempo em resposta a movimentos intrínsecos e a fatores ambientais. Do ponto de vista biológico, esse processo influencia a colonização de novas áreas, a intensidade das interações entre espécies e, em particular, a eficácia de estratégias de controle biológico baseadas na liberação de inimigos naturais.

### 5.1 Formulação geral de modelos com dispersão

Em modelos contínuos de dinâmica populacional, a incorporação explícita da dimensão espacial é usualmente realizada por meio de equações diferenciais parciais (Logan, 2015), nas quais a variação temporal da densidade populacional em cada ponto do espaço resulta da combinação entre processos locais, associados às interações biológicas, e processos de transporte espacial, associados ao deslocamento dos indivíduos.

Em experimentos de dispersão conduzidos sob condições controladas, é comum selecionar períodos com baixa intensidade de vento, de modo a isolar o comportamento de deslocamento ativo dos insetos. No estudo da capacidade de voo de *C. noackae* realizado por Becchi (2021), por exemplo, os experimentos foram conduzidos em dias com pouco vento, permitindo considerar desprezível o transporte espacial induzido por advecção. Nessas condições, o mecanismo dominante de dispersão corresponde ao espalhamento espacial resultante de movimentos aleatórios dos indivíduos, o qual pode ser adequadamente representado por um processo difusivo.

Sob essas hipóteses, a dinâmica espacial de um sistema populacional pode ser

descrita por modelos do tipo reação–difusão (Logan, 2015; Kolmogorov; Petrovskii; Piskunov, 1937; Murray, 2003). Nessa classe de modelos, a densidade populacional de cada compartimento  $w_i$  passa a ser interpretada como uma função contínua do tempo  $t$  e da posição espacial  $\xi \in \mathbb{R}^d$ , isto é,  $w_i = w_i(\xi, t)$ . A evolução espaço-temporal do sistema é então governada por equações diferenciais parciais da forma

$$\frac{\partial w_i}{\partial t} = D_i \nabla^d w_i + f_i(w),$$

em que  $w$  representa o vetor das densidades populacionais em uma posição  $\xi$ . O termo de reação  $f_i$  descreve os processos biológicos locais, enquanto o termo difusivo representa o efeito agregado do deslocamento espacial dos indivíduos entre regiões vizinhas. Nessa formulação, as variáveis do modelo passam a depender simultaneamente do tempo e da posição espacial, permitindo uma descrição integrada da dinâmica populacional local e dos processos de dispersão no ambiente.

## 5.2 Extensão espacial do modelo hospedeiro–parasitoide

Embora, em princípio, seja possível incluir termos difusivos em todas as equações do sistema, tal escolha deve ser biologicamente fundamentada e compatível com a escala espacial de interesse. Assim, discutem-se a seguir as hipóteses adotadas quanto à mobilidade espacial de cada estágio do sistema hospedeiro–parasitoide.

- A variável  $w_1$  representa a densidade de ovos de *T. peregrinus*. Biologicamente, os ovos são estruturas imóveis, depositadas diretamente sobre folhas e ramos do hospedeiro, não apresentando capacidade de deslocamento. Consequentemente, sua dinâmica é descrita exclusivamente por termos locais de reação, a qual, para cada ponto no espaço, é modelada conforme a equação ordinária.
- A variável  $w_2$  corresponde às ninfas do percevejo bronzeado. Embora esse estágio apresente deslocamentos restritos sobre a superfície das folhas, tais movimentos ocorrem em escalas muito reduzidas e não caracterizam dispersão espacial em nível de talhão ou paisagem. Dessa forma, no modelo contínuo adotado, as ninfas são tratadas como espacialmente fixas.
- A variável  $w_3$  representa as fêmeas adultas de *T. peregrinus*. Apesar de serem aladas, os dados disponíveis não permitem quantificar de maneira confiável sua dispersão ativa em um contexto espacial contínuo. Assim, na ausência de um campo de vento explícito e de parâmetros adequados para descrever seu deslocamento espacial, os adultos do hospedeiro são considerados fixos no espaço no presente modelo (Lima, 2011).

- Em contraste com os estágios do hospedeiro, o parasitoide *C. noackae*, representado pela variável  $w_4$ , apresenta comportamento ativo de busca por hospedeiros, sendo sua capacidade de deslocamento um elemento central para a dinâmica do controle biológico. Além disso, existem dados experimentais mais consistentes sobre sua dispersão espacial, o que torna biologicamente apropriada a inclusão de um termo difusivo para representar sua movimentação.

À partir dessas considerações, apenas a densidade do parasitoide adulto é descrita por uma equação de reação–difusão, enquanto os estágios do percevejo bronzeado são tratados como espacialmente fixos. O sistema de equações diferenciais parciais resultante é dado por

$$\begin{aligned}
\frac{\partial w_1}{\partial t} &= rw_3 \left(1 - \frac{w_1}{K}\right) - n_1 w_1 - m_1 w_1 - \frac{aw_1 w_4}{1 + ahw_1}, \\
\frac{\partial w_2}{\partial t} &= \gamma_2 n_1 w_1 - n_2 w_2 - m_2 w_2, \\
\frac{\partial w_3}{\partial t} &= \gamma_3 n_2 w_2 - m_3 w_3, \\
\frac{\partial w_4}{\partial t} &= D \nabla^d w_4 + \frac{\gamma_4 aw_1 w_4}{1 + ahw_1} - m_4 w_4,
\end{aligned} \tag{40}$$

onde  $d = 1$  corresponde à formulação unidimensional e  $d = 2$  à formulação bidimensional.

O sistema (40) é considerado em um domínio espacial  $\mathcal{W} \subset \mathbb{R}^d$  e assume condições iniciais tais que, para todo  $\xi \in \mathcal{W}$ ,

$$(w_1(\xi, 0), w_2(\xi, 0), w_3(\xi, 0), w_4(\xi, 0)) \in \Omega, \tag{41}$$

onde  $\Omega \subset \mathbb{R}^4$  denota a região biologicamente significativa definida anteriormente para o modelo sem estrutura espacial (Definição 2.1.1).

Como apenas o parasitoide adulto apresenta mobilidade espacial, impõem-se condições de contorno de Neumann homogêneas para  $x_4$ ,

$$\frac{\partial w_4}{\partial n}(\xi, t) = 0, \quad \xi \in \partial \mathcal{W}, \quad t > 0, \tag{42}$$

onde  $n$  denota a normal externa ao contorno de  $\mathcal{W}$ . Biologicamente, essas condições correspondem à ausência de fluxo líquido de parasitoides através das fronteiras do domínio espacial.

Nessa formulação, cada variável  $w_i$  depende simultaneamente do tempo e da posição espacial, e o termo difusivo  $D \nabla^d w_4$  descreve o movimento espacial do parasitoide adulto. Os demais parâmetros do modelo encontram-se resumidos na Tabela 6.

Assim, a simulação do modelo (40) permite investigar a dinâmica do sistema

hospedeiro–parasitoide em um contexto espacialmente estruturado. No modelo formulado por equações diferenciais ordinárias, para os parâmetros apresentados na Tabela 6, o sistema converge para o equilíbrio de coexistência (32). Surge, portanto, a questão de verificar se a inclusão da dimensão espacial preserva esse comportamento assintótico.

Para esse fim, analisa-se tanto a distribuição espacial das populações quanto sua evolução média ao longo do domínio. Em particular, utiliza-se o valor médio espacial como ferramenta para caracterizar a dinâmica global do sistema ao longo do tempo. A seguir, introduz-se formalmente essa quantidade.

### 5.3 Média espacial

A análise das médias espaciais (Shi; Shi; Song, 2022) permite caracterizar o comportamento global do sistema ao longo do tempo, fornecendo uma medida representativa da densidade média de cada população no domínio considerado. Essa quantidade sintetiza a distribuição espacial das populações em um único valor temporal, possibilitando a identificação de regimes transitórios, processos de estabilização e a convergência para estados estacionários.

Para uma variável  $w_i(\xi, t)$ , define-se a média espacial por

$$\bar{w}_i(t) = \frac{1}{|\mathcal{W}|} \int_{\mathcal{W}} w_i(\xi, t) d\xi, \quad (43)$$

onde  $|\mathcal{W}|$  representa a medida do domínio espacial, correspondente ao seu comprimento no caso unidimensional ou à sua área no caso bidimensional.

Essas quantidades são utilizadas na interpretação dos resultados numéricos apresentados neste trabalho, permitindo analisar a convergência do sistema para o equilíbrio e comparar a dinâmica espacial com o comportamento observado no modelo sem estrutura espacial.

Na próxima seção, procede-se à determinação do coeficiente de difusão  $D$ , parâmetro fundamental para a descrição do processo difusivo.

### 5.4 Determinação do coeficiente de difusão

O coeficiente  $D$  quantifica a taxa média de difusão dos parasitóides e é o mesmo tanto no modelo unidimensional quanto no bidimensional. Conseqüentemente, basta estimar  $D$  no caso unidimensional.

- **Experimento de capacidade de voo de *C. noackae***

O experimento de difusão de *Cleruchoides noackae* descrito por (Becchi, 2021) foi

conduzido em talhões de eucalipto utilizando quadrados concêntricos ao redor de um ponto central de liberação. Em cada parcela, foram instaladas armadilhas adesivas nos vértices e pontos médios dos quadrados, resultando em seis distâncias padronizadas em relação ao centro (0,0; 25,0; 32,35; 50,0; 55,9 e 70,7 m). Aproximadamente 3.000 adultos foram liberados no ponto central, e as armadilhas permaneceram no campo por 72 horas, sendo posteriormente recolhidas para quantificação dos indivíduos capturados. O estudo foi repetido em vários talhões; para o presente trabalho, utilizamos especificamente os dados do talhão 21, consistindo nos valores observados de captura por distância em relação ao ponto de liberação.

Tabela 9 – Resultados para o talhão 21.

Distância do ponto de liberação (m)	Média de insetos capturados
0	4
25	4
35,35	1,5
50	0,2
55,9	1,5
70,7	1,5

Fonte: elaborada pelo autor a partir de Becchi (2021).

#### • Ajuste por mínimos quadrados

Para descrever a difusão espacial da espécie no talhão, considerou-se o modelo radial gaussiano (Bani-yaghoub, 2009)

$$C(\rho) = A \exp(-B \rho^2), \quad (44)$$

no qual  $C(\rho)$  representa a captura média observada a uma distância  $\rho$  do ponto de liberação,  $A > 0$  corresponde à captura no centro da liberação e  $B > 0$  determina a taxa de decaimento espacial da distribuição.

Dado um par  $(A, B)$ , a predição do modelo para as distâncias observadas  $\rho^{(j)}$  é dada por

$$\hat{C}(\rho^{(j)} | A, B) = A \exp(-B \rho^{(j)2}). \quad (45)$$

As estimativas dos parâmetros foram obtidas pela minimização da função de erro em norma 2,

$$E_r(A, B) = \left( \sum_j (C^{(j)} - \hat{C}(r^{(j)} | A, B))^2 \right)^{1/2}, \quad (46)$$

onde  $C^{(j)}$  denota as capturas médias experimentais.

A minimização foi realizada por meio de uma busca em grade no plano  $(A, B)$ , a partir da construção numérica da superfície de erro  $E_r(A, B)$ . O ponto minimizante identificado foi

$$(\hat{A}, \hat{B}) = (4,175346; 4,813644 \times 10^{-4}), \quad E_r^* = 2,044018.$$

Como verificação independente, realizou-se também o ajuste por mínimos quadrados não lineares por meio da rotina `scipy.optimize.curve_fit`, obtendo-se valores compatíveis com aqueles determinados pela busca em grade, diferindo apenas nas casas decimais menos significativas.

As curvas de nível e a superfície da função de erro são apresentadas na Figura 21, na qual se observa um vale bem definido ao longo da direção de  $B$ , indicando baixa sensibilidade do modelo a pequenas perturbações nesse parâmetro.

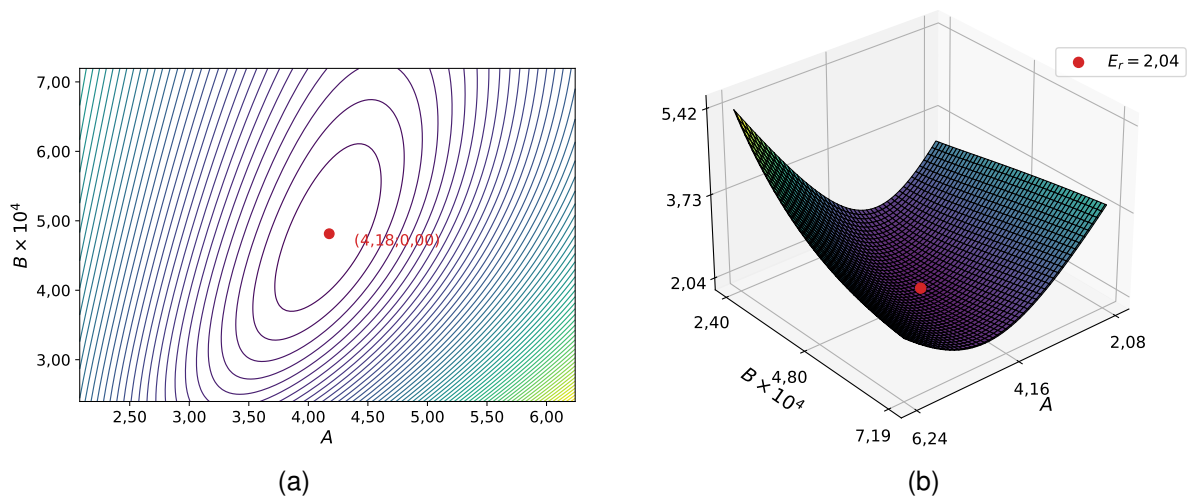


Figura 21 – Representação gráfica da função de erro  $E_r(A, B)$  utilizada na calibração do modelo de difusão. (a) Curvas de nível de  $E_r(A, B)$ , com o ponto minimizante destacado. (b) Superfície  $E_r(A, B)$ , indicando o valor mínimo  $E_r^*$ .

Para a interpretação física do parâmetro  $B$ , a variância da dispersão, considera-se a aproximação do processo de difusão pelo modelo difusivo clássico (Bani-yaghoub, 2009), para o qual vale a relação

$$B = \frac{1}{4Dt}, \quad (47)$$

de modo que

$$D = \frac{1}{4Bt}. \quad (48)$$

Assumindo  $t = 3$  dias (72 h) entre a liberação e a captura, obtém-se o coeficiente de difusão estimado

$$\hat{D} \approx 173,74 \text{ m}^2 \text{ dia}^{-1}.$$

Esse valor é compatível com a rápida difusão espacial observada nas capturas e re-

força a adequação do modelo exponencial radial ao conjunto de dados analisado.

## 5.5 Simulações Numéricas

Nesta seção, analisam-se os resultados das simulações numéricas do modelo com estrutura espacial, com ênfase nos efeitos da difusão do parasitoide sobre a dinâmica populacional. Inicialmente, discute-se o caso unidimensional, abordando a interação entre as populações, a dinâmica dos estágios de desenvolvimento e a convergência para o equilíbrio. Em seguida, apresenta-se a extensão bidimensional com o objetivo de verificar a consistência qualitativa dos padrões observados no caso unidimensional.

As condições iniciais adotadas correspondem a uma distribuição espacialmente homogênea das populações de *T. peregrinus*. Para o parasitoide, considera-se uma distribuição localizada no centro de um domínio de 140 metros, para o caso unidimensional, e 140 x 140 metros no caso bidimensional de modo a simular uma liberação pontual de indivíduos nesses espaços, conforme (Becchi, 2021).

No caso unidimensional, as condições iniciais para as populações do hospedeiro são dadas por

$$w_1(\xi, 0) = 0,5K, \quad w_2(\xi, 0) = 200, \quad w_3(\xi, 0) = 100, \quad (49)$$

enquanto a distribuição inicial do parasitoide é descrita por

$$w_4(\xi, 0) = 50 \exp\left(-\frac{(\xi - 140/2)^2}{2(5)^2}\right). \quad (50)$$

Para o caso bidimensional, utilizam-se as mesmas condições iniciais homogêneas para o hospedeiro, com  $\xi = (\xi_1, \xi_2)$ . A distribuição inicial do parasitoide é obtida pela extensão bidimensional de (50) dada por

$$w_4(\xi_1, \xi_2, 0) = 50 \exp\left(-\frac{(\xi_1 - 140/2)^2 + (\xi_2 - 140/2)^2}{2(5)^2}\right). \quad (51)$$

O sistema (40) foi resolvido numericamente nas formulações unidimensional e bidimensional por meio do método de diferenças finitas no espaço e do esquema de Euler implícito no tempo, considerando as condições iniciais (49), (50) e (51).

A seguir, apresentam-se os resultados das simulações para o caso unidimensional, a partir da análise detalhada dos perfis espaciais e das médias populacionais.

### 5.5.1 Dinâmica espacial no caso unidimensional

A simulação do modelo unidimensional permite analisar, de forma simplificada, os principais mecanismos de difusão e interação entre as populações. A Figura 22

apresenta a evolução espacial das densidades de ovos, ninfas, adultas e parasitoides nos instantes  $t = 0$ ,  $t = 0,7$ ,  $t = 1,0$ ,  $t = 1,5$ ,  $t = 2,0$  e  $t = 20,0$  dias.

#### • Interação hospedeiro–parasitoide

No instante inicial ( $t = 0$ ), considera-se uma distribuição homogênea das populações de ovos de *T. peregrinus*, associada a uma concentração localizada do parasitoide *C. noackae* no centro do domínio unidimensional de 140 metros.

Em  $t = 0,7$  dias, observa-se uma redução da densidade de hospedeiros na região central, coincidindo com a maior concentração inicial de parasitoides. Nessa região, o aumento da população do parasitoide intensifica o parasitismo, resultando na diminuição local dos hospedeiros. Nas extremidades do domínio, entretanto, a influência do parasitoide ainda é reduzida, permitindo o crescimento local da população hospedeira.

Nos instantes  $t = 1,0$  e  $t = 1,5$  dias, a população central de parasitoides já esgotou os hospedeiros dessa região e passa a se dispersar em direção às bordas, onde se observa, subsequentemente, o declínio da densidade dos hospedeiros.

Em  $t = 2,0$  dias, a população hospedeira encontra-se praticamente eliminada em todo o domínio. A partir desse instante, a população de parasitoides passa a decrescer gradualmente, aproximando-se de valores residuais, conforme discutido posteriormente na análise das médias espaciais.

#### • Dinâmica das ninfas e adultas

A dinâmica espacial das ninfas depende diretamente da densidade de ovos distribuída ao longo do domínio. À medida que a população de ovos é reduzida, principalmente na região central, observa-se uma diminuição correspondente na produção de ninfas nesses locais, como ilustrado nos instantes entre  $t = 0,7$  e  $t = 2,0$  dias.

Nas extremidades do domínio, onde a densidade de ovos permanece elevada por mais tempo, verifica-se inicialmente um aumento da população de ninfas. Entretanto, a partir de  $t = 20,0$  dias, a escassez de ovos em todo o domínio impossibilita a reposição dessa população, que passa a decrescer em função do desenvolvimento para adultas e da mortalidade natural.

A distribuição espacial das adultas depende diretamente da densidade de ninfas, refletindo a estrutura em cadeia do modelo. Observa-se que as variações na população adulta ocorrem de forma mais lenta, quando comparadas às dos estágios anteriores, caracterizando uma separação de escalas temporais entre os compartimentos.

Esse comportamento evidencia que alterações na população de ovos propagam-se gradualmente para as ninfas e, posteriormente, para as adultas, produzindo respostas retardadas ao longo do sistema.

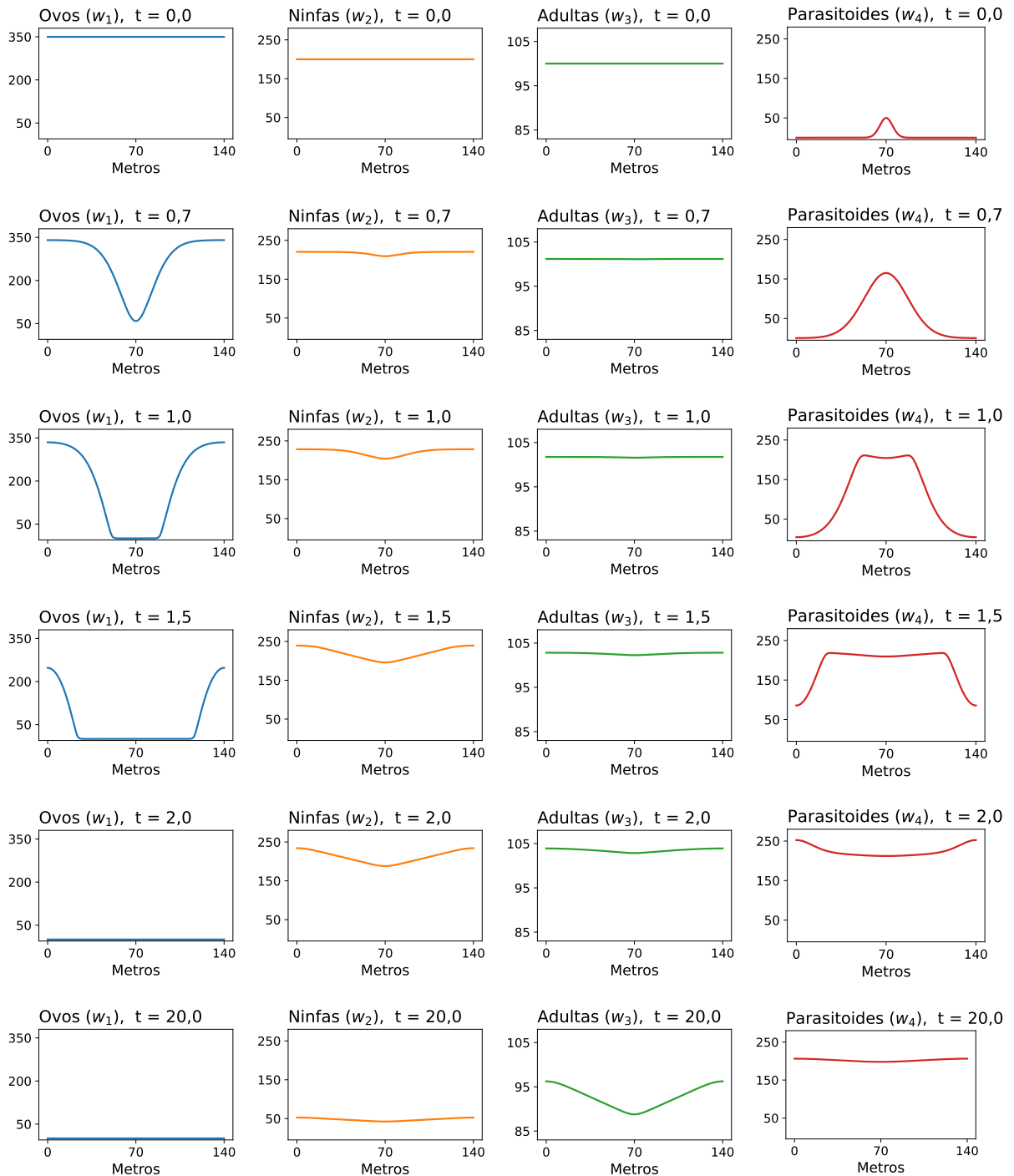


Figura 22 – Evolução temporal do modelo unidimensional do sistema hospedeiro–parasitoides.

## • Médias espaciais e convergência para o equilíbrio

A Figura 23 apresenta a evolução temporal dessas médias no intervalo de 0 a 500 dias, bem como um recorte ampliado do período final.

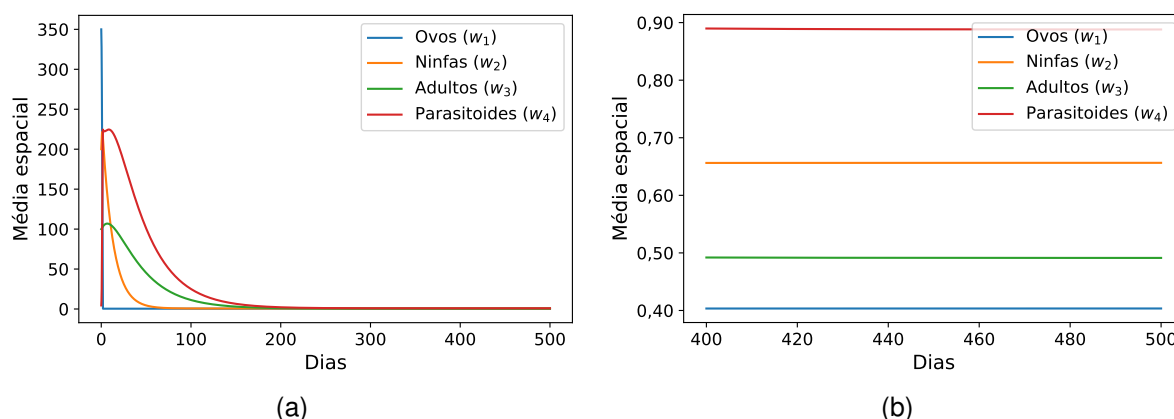


Figura 23 – (a) Evolução temporal das médias espaciais das densidades populacionais e (b) ampliação do intervalo final, evidenciando a convergência para o equilíbrio.

Observa-se que, após um regime transitório inicial associado ao processo de parasitismo e às transições entre compartimentos, as médias espaciais convergem para valores aproximadamente constantes. A estabilização ocorre inicialmente na população de hospedeiros, seguida pelas ninfas, adultas e, por fim, pelos parasitoides, refletindo a hierarquia estrutural do modelo.

No intervalo entre 400 e 500 dias, as curvas apresentam comportamento constante, indicando a convergência do sistema para um estado de equilíbrio de coexistência (32), conforme evidenciado na Figura 23b.

### 5.5.2 Extensão Bidimensional

A formulação bidimensional do modelo é considerada com o objetivo de ilustrar a dinâmica espacial em um domínio plano e verificar a coerência qualitativa dos padrões observados no caso unidimensional.

Devido à simetria do domínio e das condições iniciais adotadas, bem como à utilização do mesmo coeficiente de difusão, a dinâmica obtida em duas dimensões apresenta comportamento qualitativamente semelhante ao observado na formulação unidimensional, diferindo essencialmente na geometria do espaço.

A Figura 24 apresenta a evolução temporal das densidades populacionais no caso bidimensional, evidenciando os processos de difusão do parasitoide, parasitismo e esgotamento dos hospedeiros previamente descritos.

Além dos perfis espaciais, analisam-se também as médias espaciais no caso bidimensional. A Figura 25 apresenta a evolução temporal dessas médias no intervalo de 0 a 500 dias, bem como um recorte ampliado do período final.

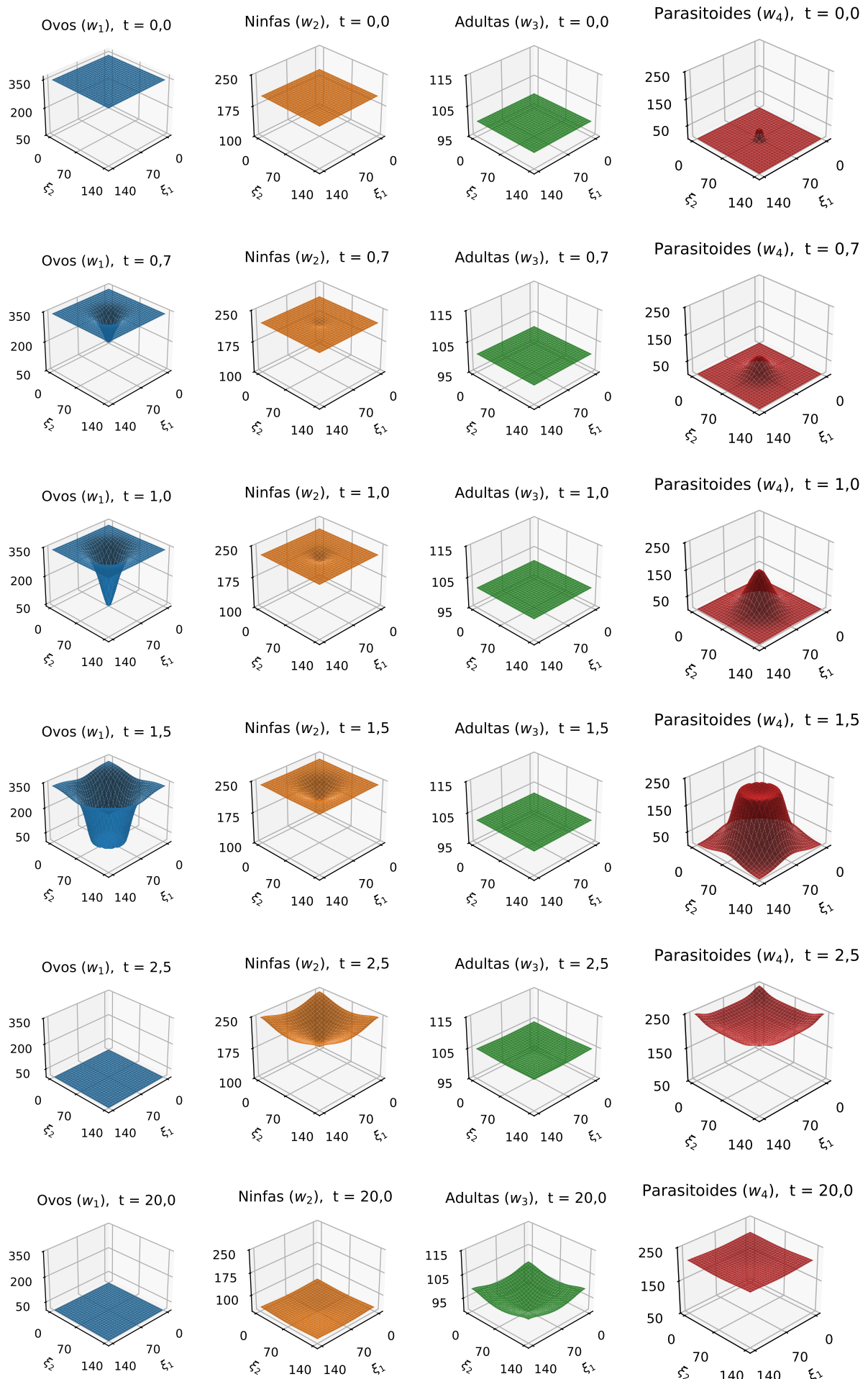


Figura 24 – Evolução temporal do modelo bidimensional do sistema hospedeiro–parasitoide.

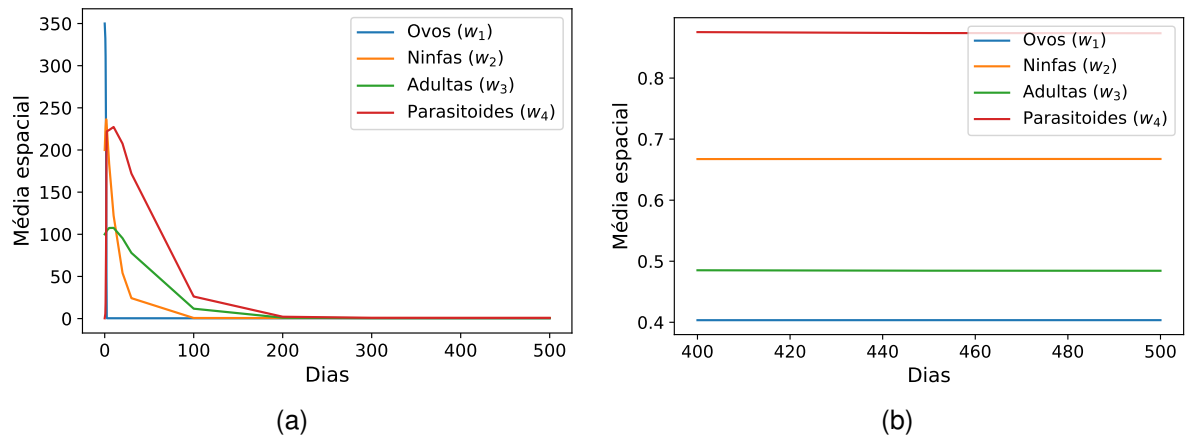


Figura 25 – (a) Evolução temporal das médias espaciais das densidades populacionais e (b) ampliação do intervalo final, evidenciando a convergência para o equilíbrio.

Observa-se que, assim como no caso unidimensional, as médias espaciais convergem para valores aproximadamente constantes, indicando a aproximação do sistema a um estado de equilíbrio de coexistência. Esse comportamento reforça a consistência dos resultados obtidos nas duas formulações espaciais.

## 6 CONCLUSÕES

Neste trabalho, foi desenvolvido e analisado um modelo matemático para o sistema hospedeiro–parasitoide envolvendo *Thaumastocoris peregrinus* e *Cleruchoides noackae*, contemplando (i) a formulação compartimental em equações diferenciais ordinárias, (ii) a proposta de estratégias de controle ótimo para manejo biológico e (iii) a extensão do modelo para um contexto espacialmente estruturado por meio de uma formulação de reação–difusão. Os resultados obtidos permitem uma compreensão integrada da dinâmica populacional do hospedeiro e da atuação do parasitoide como agente de controle, evidenciando o potencial de ferramentas de otimização e de modelos com difusão para apoiar decisões de manejo sustentável.

No modelo sem estrutura espacial, o sistema compartimental proposto representou adequadamente os principais estágios de desenvolvimento do hospedeiro e do parasitoide, permitindo a identificação de equilíbrios biologicamente relevantes: extinção das populações, persistência isolada do hospedeiro e coexistência hospedeiro–parasitoide. A análise de estabilidade indicou que o equilíbrio de coexistência é localmente assintoticamente estável sob condições de admissibilidade associadas aos parâmetros do parasitoide. Além disso, verificou-se a ocorrência de uma bifurcação de Hopf para valores críticos do tempo de manipulação, caracterizando a transição para oscilações sustentadas e sugerindo que a eficiência do parasitismo influencia diretamente o regime dinâmico do sistema.

A formulação do controle ótimo, baseada no método de Rafikov; Balthazar; Bremen (2008), permitiu incorporar explicitamente a taxa de liberação do inimigo natural como variável de decisão. O problema foi estruturado com um funcional de custo quadrático que pondera simultaneamente a redução das populações do hospedeiro e o esforço de controle empregado. A solução obtida por meio da equação algébrica de Riccati levou a uma lei de realimentação linear capaz de conduzir o sistema ao equilíbrio de referência, garantindo desempenho ótimo em horizonte infinito sob as hipóteses do modelo linear.

As simulações numéricas confirmaram a eficiência da estratégia de controle proposta em diferentes cenários dinâmicos. Em particular, observou-se que: (i) na au-

sência de controle, o sistema tende ao regime associado à persistência do hospedeiro e à extinção do parasitoide; (ii) sob controle contínuo, as trajetórias convergem para o equilíbrio de coexistência, com redução expressiva dos compartimentos do hospedeiro e manutenção do parasitoide em níveis compatíveis com a persistência biológica; (iii) em regimes oscilatórios associados ao ciclo limite, o controle é capaz de estabilizar a dinâmica em torno do equilíbrio desejado, embora com aumento do esforço de liberação; e (iv) no caso de controle intermitente, o sistema apresenta recuperação após períodos sem intervenção, evidenciando robustez frente a perturbações e variações temporárias na intensidade do manejo.

A extensão espacial do modelo, formulada como um sistema de reação–difusão com termo difusivo aplicado ao parasitoide adulto, permitiu investigar como a mobilidade do inimigo natural afeta a dinâmica espaço-temporal do sistema. O coeficiente de difusão foi estimado a partir de dados experimentais de campo (Becchi, 2021), por meio de um ajuste radial. Com esse parâmetro, as simulações evidenciaram que uma liberação localizada de parasitoides induz um processo de dispersão que, inicialmente, concentra o parasitismo na região central e, em seguida, promove a propagação do efeito de controle em direção às extremidades do domínio.

No caso unidimensional, observou-se a redução espacialmente localizada dos ovos do hospedeiro, seguida pela resposta dos estágios subsequentes (ninfas e adultas), em consonância com a estrutura em cadeia do modelo. As médias espaciais mostraram-se particularmente úteis para caracterizar o comportamento global do sistema e identificar a convergência para o equilíbrio: após o regime transitório, as curvas tornam-se aproximadamente constantes, indicando estabilização assintótica. A extensão bidimensional apresentou padrões qualitativamente coerentes com o caso unidimensional, diferindo essencialmente na geometria do domínio, o que reforça a consistência dos resultados quando a difusão é descrita pelo mesmo coeficiente  $D$  e as condições iniciais preservam simetria.

De forma geral, os resultados obtidos demonstram que o modelo proposto constitui uma base consistente para descrever a interação hospedeiro–parasitoide em diferentes escalas: local (equações diferenciais ordinárias), com intervenção ótima (controle) e espacialmente estruturada (reação–difusão). O controle ótimo forneceu uma estratégia adaptativa para ajuste do esforço de liberação do parasitoide conforme as condições populacionais do sistema, enquanto a inclusão da difusão espacial permitiu interpretar como a mobilidade do inimigo natural impacta a eficácia do controle ao longo do domínio. Esses resultados reforçam o potencial do uso combinado de modelagem matemática, calibração de parâmetros e técnicas de otimização como ferramentas de apoio ao manejo biológico de *T. peregrinus*.

## REFERÊNCIAS

ALLEN, L. J. S. **An Introduction to Mathematical Biology**. Upper Saddle River, NJ, USA: Pearson Prentice Hall, 2006.

BANI-YAGHOUB, M. **Wave Solutions of Nonlocal Delayed Reaction–Diffusion Equations**. 2009. Tese (Doutorado em Ciência da Computação) — Carleton University, Ottawa, Canada.

BARBOSA, L. R.; RODRIGUES, A. P.; NICHELE, L. A.; SOUZA, A. R. d.; BECCHI, L. K.; WILCKEN, C. F. **Orientações para a criação massal e liberação em campo de *Cleruchooides noackae* para controle biológico do percevejo bronzeado do eucalipto**. Colombo, PR, Brasil: Embrapa Florestas, 2017. Material técnico de divulgação. Unidade: Embrapa Florestas.

BARBOSA, L. R.; SANTOS, F.; MACHADO, B. O.; WILCKEN, C. F.; SOLIMAN, E. P.; ZACHÉ, B. **Percevejo bronzeado do eucalipto: reconhecimento, danos e direcionamentos para o controle**. Colombo, PR, Brasil: Embrapa Florestas, 2012. 1–25p. n.239. (Documentos / Embrapa Florestas). Versão digital. ISSN 1980-3958.

BARBOSA, L. R.; SANTOS, F.; SOLIMAN, E. P.; RODRIGUES, A. P.; WILCKEN, C. F.; CAMPOS, J. M.; ZANUNCIO, A. J. V.; ZANUNCIO, J. C. Biological parameters, life table and thermal requirements of *Thaumastocoris peregrinus* (Heteroptera: Thaumastocoridae) at different temperatures. **Scientific Reports**, London, United Kingdom, v.9, n.10174, p.1–12, 2019.

BEARUP, D.; PETROVSKAYA, N.; PETROVSKII, S. Some analytical and numerical approaches to understanding trap counts resulting from pest insect immigration. **Ecological Complexity**, Amsterdam, Netherlands, v.22, p.101–111, 2015.

BECCHI, K. L.; BARBOSA, L. R.; SERRÃO, J. E.; ZANUNCIO, J. C.; SAMPAIO, M. V.; DOMINGUES, M. M.; WILCKEN, C. F. Thermal requirements, fertility life table and biological parameters of *Cleruchooides noackae* (Hymenoptera: Mymaridae) at different temperatures. **PeerJ**, 5 Howick Place, London, SW1P 1WG, United Kingdom, v.11, p.e14911, 2023.

BECCHI, L. **Parâmetros biológicos e desempenho de *Cleruchoides noackae* (Hymenoptera: Mymaridae)** em diferentes gerações de criação. 2021. aprox. 100p. Dissertação (Mestrado em Ciência Florestal) — Faculdade de Ciências Agrônômicas, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” (UNESP), Botucatu, SP, Brasil.

BRUZZONE, O. A.; ROSSINI, L.; AGUIRRE, M. B.; LOGARZO, G. A new model formulation for host depletion in parasitoids. **Ecological Modelling**, Amsterdam, Netherlands, v.475, p.110214, 2023.

CARPINTERO, D. L.; DELLAPÉ, P. M. A new species of *Thaumastocoris* Kirkaldy from Argentina (Heteroptera: Thaumastocoridae). **Zootaxa**, Auckland, New Zealand, v.1228, p.61–68, 2006.

CORLESS, R. M.; GONNET, G. H.; HARE, D. E. G.; JEFFREY, D. J.; KNUTH, D. E. On the Lambert W Function. **Advances in Computational Mathematics**, New York, NY, v.5, n.1, p.329–359, 1996.

HADDAD, W. M.; CHELLABOINA, V.; NERSESOV, S. G. **Nonnegative and Compartmental Dynamical Systems**. Princeton, NJ, USA: Princeton University Press, 2010. (Princeton Series in Applied Mathematics). Accessed 14 Oct. 2025.

HOLLING, C. S. Some Characteristics of Simple Types of Predation and Parasitism. **The Canadian Entomologist**, Cambridge, United Kingdom, v.91, n.7, p.385–398, 1959.

HOLLING, C. S. The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation. **The Memoirs of the Entomological Society of Canada**, Cambridge, United Kingdom, v.97, n.45, p.5–60, 1965.

JIA, L.; JUNG, I. H. Stability and fold bifurcation in a three-species model with mutual interference on parasitoids and hyperparasitoids. **Advances in Continuous and Discrete Models**, New York, NY, USA, n.54, 2024.

JUNQUEIRA, L. R. **Quantificação de danos causados por *Thaumastocoris peregrinus* (Hemiptera: Thaumastocoridae)** em eucalipto. 2016. 86p. Dissertação (Mestrado em Ciência Florestal) — Faculdade de Ciências Agrônômicas, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” (UNESP), Botucatu, SP, Brasil.

KHALIL, H. K. **Nonlinear Systems**. 3rd.ed. Upper Saddle River, NJ, USA: Prentice Hall, 2002.

KOLMOGOROV, A.; PETROVSKII, I.; PISKUNOV, N. Étude de l'équation de la diffusion avec croissance de la quantité de matière et son application à un problème biologique. **Bulletin de l'Université de Moscou, Série Internationale A**, Moscow, Russia, v.1,

p.1–25, 1937. In Russian, translated in Selected Works of A. N. Kolmogorov, Vol. 1, Kluwer, 1991.

KUZNETSOV, Y. A. **Elements of Applied Bifurcation Theory**. 3rd.ed. New York, NY, USA: Springer, 2004. (Applied Mathematical Sciences, v.112).

LI, K. A Gronwall-type lemma with parameter and its application to Kirchhoff type non-linear wave equation. **Journal of Mathematical Analysis and Applications**, Amsterdam, Netherlands, v.447, n.2, p.683–704, 2017.

LIMA, A. C. V. **Amostragem e dinâmica populacional do percevejo bronzeado *Thaumastocoris peregrinus* (Hemiptera: Thaumastocoridae) em floresta clonal de eucalipto**. 2011. 73p. Dissertação (Mestrado) — Universidade Estadual Paulista (UNESP), Faculdade de Ciências Agrônômicas de Botucatu. Acesso aberto. Financiamento: CNPq. Data de publicação: 18 fev. 2011.

LIN, N. Q.; HUBER, J. T.; LA SALLE, J. A new genus and species of Australian Mymaridae (Hymenoptera: Chalcidoidea) parasitic on eggs of Psocoptera. **Journal of Natural History**, London, United Kingdom, v.41, n.17–20, p.1159–1171, 2007.

LOGAN, J. D. **Applied Partial Differential Equations**. 3rd.ed. New York: Springer, 2015.

MOLTER, A.; BEZERRA, J. I. M.; RAFIKOVA, E.; NAVA, D. E.; RAFIKOV, M. Dynamics and biological control of the sugarcane borer with two parasitoids. **Ecological Modelling**, Amsterdam, Netherlands, v.481, p.110371, 2023.

MOLTER, A.; RAFIKOV, M. Nonlinear optimal control of population systems: applications in ecosystems. **Nonlinear Dynamics**, New York, NY, USA, 2014.

MURRAY, J. D. **Mathematical Biology II: Spatial Models and Biomedical Applications**. 3.ed. New York, NY: Springer, 2003. (Interdisciplinary Applied Mathematics, v.18).

NAIDU, D. S. **Optimal Control Systems**. Boca Raton, FL, USA: CRC Press, 2003.

NOACK, A. E.; ROSE, H. A. Life-history of *Thaumastocoris peregrinus* and *Thaumastocoris* sp. in the laboratory with some observations on behaviour. **General and Applied Entomology**, Entomology Department, Australian Museum, Sydney, NSW, 2010, v.36, p.27–33, 2007.

PETROVSKII, S.; PETROVSKAYA, N.; BEARUP, D. Multiscale approach to pest insect monitoring: Random walks, pattern formation, synchronization, and networks. **Ecological Complexity**, Amsterdam, Netherlands, v.17, p.36–58, 2014.

RAFIKOV, M.; BALTHAZAR, J. M.; BREMEN, H. F. von. Mathematical modeling and control of population systems: Applications in biological pest control. **Applied Mathematics and Computation**, Amsterdam, Netherlands, v.200, p.557–573, 2008.

ROYAMA, T. A comparative study of models for predation and parasitism. **Population Ecology**, Kyoto, Japan, v.13, n.S1, p.1–91, 1971.

RUBIO, F. A.; MONTES, F. C.; ALPÍZAR-BRENES, G.; PARRA, J. R. P.; JAMIELNIAK, J. A.; LOMBARDI JUNIOR, L. P.; VILCHES, T. N. A predator-parasitoid mathematical model to describe the biological control of the tomato leafminer *Tuta absoluta*. **Ecological Complexity**, Amsterdam, Netherlands, v.50, p.100995, 2022.

SELAU, P. K. P. **Modelos matemáticos para diversas técnicas de controle da mosca-da-fruta**. 2024. Tese (Doutorado em Matemática Aplicada) — Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), Instituto de Matemática e Estatística, Programa de Pós-Graduação em Matemática Aplicada, Porto Alegre, RS, Brasil. Texto completo: <https://lume.ufrgs.br/bitstream/10183/287697/1/001242335.pdf>. Licença: CC BY-NC-SA 2.5 BR.

SHI, Q.; SHI, J.; SONG, Y. Effect of Spatial Average on the Spatiotemporal Pattern Formation of Reaction-Diffusion Systems. **Journal of Dynamics and Differential Equations**, New York, NY, v.34, p.2123–2156, 2022. Published online: 26 Apr 2021.

SOUZA, A. R. d.; CANDELARIA, M. C.; BARBOSA, L. R.; WILCKEN, C. F.; CAMPOS, J. M.; SERRÃO, J. E.; ZANUNCIO, J. C. Longevity of *Cleruchoides noackae* (Hymenoptera: Mymaridae), an Egg Parasitoid of *Thaumastocoris peregrinus* (Hemiptera: Thaumastocoridae), with Various Honey Concentrations and at Several Temperatures. **Florida Entomologist**, Gainesville, FL, USA, v.99, n.1, p.33–37, 2016.

TIAN, X.; XU, R. Global dynamics of a predator-prey system with Holling type II functional response. **Nonlinear Analysis. Modelling and Control**, Vilnius, Lithuania, v.16, n.2, p.242–253, 05 2011.

WILCKEN, C.; SOLIMAN, E.; Sá, L. de; BARBOSA, L.; RIBEIRO DIAS, T.; FERREIRA-FILHO, P. et al. Bronze Bug *Thaumastocoris peregrinus* Carpintero & Dellapé (Hemiptera: Thaumastocoridae) on *Eucalyptus* in Brazil and its Distribution. **Journal of Plant Protection Research**, Poznań, Poland, v.50, n.2, p.201–205, 2010.