



CELSON ROBERTO CANTO SILVA

**PARÂMETROS BIOECOLÓGICOS DE *Gryon gallardoi* (BRETHES)
(HYMENOPTERA: SCHELIONIDAE) E MODELAGEM DA DINÂMICA ESPAÇO-
TEMPORAL DA SUA INTERAÇÃO COM *Spartocera dentiventris* (BERG)
(HEMIPTERA: COREIDAE) ATRAVÉS DA SIMULAÇÃO DE MÚLTIPLOS
AGENTES**

Tese de doutorado apresentada ao programa de Pós-Graduação em Biologia Animal,
Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como requisito
parcial à obtenção do título de Doutor em Biologia Animal.
Área de Concentração: Insetos

**Orientadora: Profa. Dra. Helena Piccoli Romanowski
Co-orientadora: Profa. Dra. Luiza Rodrigues Redaelli**

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS
PORTO ALEGRE**

2003

PARÂMETROS BIOECOLÓGICOS DE *Gryon gallardoi* (BRETHES) (HYMENOPTERA:
SCELIONIDAE) E MODELAGEM DA DINÂMICA ESPAÇO-TEMPORAL DA SUA
INTERAÇÃO COM *Spartocera dentiventris* (BERG) (HEMIPTERA: COREIDAE)
ATRAVÉS DA SIMULAÇÃO DE MÚLTIPLOS AGENTES

CELSON ROBERTO CANTO SILVA

Aprovada em / / 2003.

Prof. Dra. Beatriz S. Corrêa-Ferreira

Prof. Dr. Carlos Roberto Fonseca

Prof. Dr. Ludwig Buckup

Prof. Dr. Milton de S. Mendonça Jr.

**Dedico este trabalho
à minha família e à Clara,**

que ainda está por vir.

AGRADECIMENTOS

Agradeço, em primeiro lugar, a todas as pessoas que de uma forma ou de outra tornaram este trabalho realidade. Agradeço em especial:

À prof^a. Dr^a. Helena Piccoli Romanowski, pela competência, amizade, sensibilidade e segurança – qualidades chaves na sua orientação. Não é demais agradecer novamente por ter me oportunizado trilhar o interessantíssimo mundo da ecologia de insetos. Agradeço também pelo constante (e valioso) incentivo na execução deste estudo.

À minha co-orientadora Prof^a. Dr^a. Luiza Rodrigues Redaelli, pelo ininterrupto apoio na execução dos experimentos, pela competência, amizade e por ensinamentos tão valiosos à minha vida profissional.

A prof^a. Dr^a. Beatriz S. Corrêa-Ferreira e colaboradores, da Embrapa Soja/ Londrina, pela atenção dispensada em visita ao projeto de controle de pragas da soja com parasitóides daquela instituição, pelas informações e bibliografias fornecidas.

Ao Programa de Pós-graduação em Biologia Animal desta Universidade, nas pessoas de todos os seus professores e funcionários, por oportunizar a realização deste estudo, bem como propiciar o meu aprimoramento acadêmico.

Ao Departamento de Fitossanidade da Faculdade de Agronomia desta Universidade, nas pessoas de todos os seus funcionários e professores, por disponibilizar grande parte da infraestrutura necessária ao desenvolvimento deste trabalho.

À prof^a Dr^a. Ana Lucia C. Bazzan e aos acadêmicos do curso de pós-graduação em ciências da computação Rogério R. Duarte e Marcelo Laserra, do Instituto de Informática desta Universidade, pela atenção e participação imprescindível na elaboração do modelo abordado neste estudo.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de nível Superior (CAPES) e, posteriormente, ao Conselho Nacional de Pesquisa (CNPq) pela bolsa de doutorado ao longo de quatro anos. Agradeço também ao CNPq pelo financiamento de parte considerável deste estudo.

Aos colegas e amigos do laboratório “dois” do departamento de Fitossanidade: Cristiane R. de Jesus, Simone M. Jahnke, Luciane da Rocha, Régis S. S. dos Santos, Liana M. Wiedemann, Marcelo Steiner, Letícia M. dos Santos, Caroline Greve, Roberta Kolberg, Caio F. S. Efrom, Julio César A. dos Santos, Janaína P. dos Santos, Fernando F. da Silva, Ester Faoelkel e Rita C. Antochervis pela maravilhosa convivência, ajuda nos experimentos, co-aprendizado, festas, rodas de violão, “papos-furados”, “teorias”, almoços no RU, etc. Um agradecimento especial às colegas Cristiane e Simone, extensivo à suas respectivas famílias, pelo apoio e pelas incríveis acolhidas sempre que foi necessário “buscar insetos no interior”. Agradecimento especial também às colegas Luciane, Liana e Roberta pela co-tarefa, nem sempre agradável, de conduzir cultivos de fumo e ao colega Régis pelas especulações metafísicas sobre a vida pós-doutorado. Agradeço também aos colegas dos demais laboratórios desse departamento pelo convívio sempre agradável.

Aos colegas e amigos do laboratório de Ecologia de Insetos do departamento de Zoologia: Milton de S. Mendonça Jr., Eduardo Teixeira, Cristiano Iserhard, Maria Ostilia Marchiori, Fabiana Camargo, Karla Zanenga, Luiz Ernesto Schimdt, Sílvia Pinent, Adriano Cavalleri e tantos outros, por serem grandes pesquisadores e pessoas “muito gente fina”. Lamento apenas a pouca convivência ao longo desse período. Mesmo assim, o pouco tempo que tivemos deu para sentir a qualidade desses “HoneyboysVanDamme”, “Agriolas”, etc. Agradeço também aos demais colegas do PPG Biologia Animal.

Ao amigo Vili C. Saldanha pelo auxílio em vários momentos deste estudo e, resgatando a justiça, do mestrado também.

Ao Coral da UFRGS, pela amizade de cada um de seus integrantes e pela música que resulta da nossa união.

À minha família que, de uma forma ou de outra, tem me ensinado muito.

À Christiane Ramos por aquilo que temos repartido nos últimos tempos e por tudo aquilo que ainda vamos repartir no futuro.

SUMÁRIO

Resumo.....	ix
Abstract.....	xii
Capítulo 1	
1.1. Introdução.....	01
1.1.1. Dinâmica da interação hospedeiro-parasitóide.....	05
1.1.2. Modelagem espacialmente explícita baseada no indivíduo.....	13
1.1.3. O sistema Fumo / <i>Spartocera dentiventris</i> / <i>Gryon gallardoi</i>	16
1.2. Objetivos gerais.....	22
1.2.1. Objetivos específicos.....	22
1.3. Material e métodos.....	24
1.4. Resultados gerais.....	37
1.5. Considerações finais.....	39
1.6. Referências Bibliográficas.....	42
Capítulo 2	
Effect of temperature on the development and viability of <i>Gryon gallardoi</i> (Brethes) (Hymenoptera: Scelionidae) parasitizing <i>Spartocera dentiventris</i> (Berg) (Hemiptera: Coreidae) egg.....	51
Capítulo 3	
Mortalidade de imaturos de <i>Gryon gallardoi</i> (Brethes) (Hymenoptera: Scelionidae) em cultivo de fumo.....	69
Capítulo 4	
Reproductive parameters and longevity of <i>Gryon gallardoi</i> (Brethes) (Hymenoptera: Scelionidae) parasitizing <i>Spartocera dentiventris</i> (Berg) (Hemiptera: Coreidae) eggs.....	82

Capítulo 5

Short range dispersal of the egg parasitoid *Gryon gallardoi* (Brethes) (Hymenoptera: Scelionidae) in tobacco.....99

Capítulo 6

Resposta funcional e interferência mútua de *Gryon gallardoi* (Brethes) (Hymenoptera: Scelionidae) em diferentes densidades de ovos de *Spartocera dentiventris* (Berg) (Hemiptera: Coreidae).....121

Capítulo 7

Modelagem da dinâmica espaço-temporal da interação *Spartocera dentiventris* (Berg) (Hemiptera: Coreidae) e *Gryon gallardoi* (Brethes) (Hymenoptera: Scelionidae) através da simulação de múltiplos agentes.....145

Apêndices.....192

RESUMO

Estudos referentes à dinâmica espaço-temporal da interação hospedeiro-parasitóide são de fundamental importância para o desenvolvimento de técnicas de manejo de insetos em agroecossistemas. Uma recente abordagem têm sido o estudo de populações através da simulação computacional dos indivíduos que a compõem. Este método tem possibilitado a incorporação de importantes características como individualidade e estrutura espacial nos modelos teóricos. Neste sentido, o presente estudo visou a elaboração de um modelo baseado no comportamento individual para simular a dinâmica espaço-temporal da interação *Spartocera dentiventris* (Berg) (Hemiptera: Coreidae), inseto associado à cultura do fumo, e de seu inimigo natural, o parasitóide de ovos *Gryon gallardoi* (Brethes) (Hymenoptera: Scelionidae). Para a elaboração do modelo, estudos sobre a bioecologia de *G. gallardoi* foram desenvolvidos, de modo a investigar (i) o efeito da temperatura no seu desenvolvimento e viabilidade, (ii) a mortalidade de imaturos em campo, (iii) os parâmetros reprodutivos e a longevidade dos adultos, (iv) os padrões de dispersão em campo e (v) a resposta funcional e a interferência mútua dos parasitóides em diferentes densidades de ovos de *S. dentiventris*. No intuito de avaliar a capacidade de predição do modelo elaborado, a dinâmica espaço-temporal de ovos sadios e parasitados de *S. dentiventris* foi acompanhada em um cultivo de fumo, estabelecido em área experimental do Departamento de Fitossanidade da Faculdade de Agronomia da UFRGS, Porto Alegre (30°01'S e 51°13'O), RS, Brasil.

A viabilidade do desenvolvimento dos parasitóides na faixa de 20 a 30°C não diferiu significativamente, alcançando 98,8%. O tempo de desenvolvimento ovo-adulto de machos e fêmeas foi inversamente proporcional ao aumento da temperatura. Os valores estimados para o limite térmico inferior de desenvolvimento e para a constante térmica foram 15,5°C e 185,19GD para machos e 15,6°C e 192,31GD para fêmeas. Diversos fatores afetam o sucesso de imaturos de *G. gallardoi* em campo, sendo que o malogro e a predação por sugadores são os

principais responsáveis pela emergência de apenas 37,87% dos adultos. Foi observado um período médio de oviposição de $10,1 \pm 1,74$ dias, com o pico de oviposição no segundo dia, sendo depositados ao longo dos mesmos uma média de $67,5 \pm 11,29$ ovos por fêmea. Fêmeas de *G. gallardoi* foram significativamente mais longevas que os machos, vivendo, respectivamente, $13,7 \pm 1,94$ e $10,6 \pm 1,78$ dias. A razão sexual total observada foi de 0,79. A dispersão de *G. gallardoi* em cultivo de fumo não foi sensivelmente influenciada pelo vento, sendo estimada uma capacidade de locomoção diária média para fêmeas de no mínimo 7,62 m. O padrão de parasitismo de *G. gallardoi* ajustou-se perfeitamente à resposta funcional do tipo II (pseudo- $r^2 = 0,99$), sendo obtidos os valores de 0,0557 e 0,9989 h para os componentes a' e T_m , respectivamente. O aumento da densidade de parasitóides acarretou, de maneira geral, uma diminuição no número de ovos parasitados por parasitóide. Foi obtido para o índice de interferência mútua “m” o valor 0,626. A dinâmica temporal de *S. dentiventris* – *G. gallardoi* simulada ajustou-se muito bem aos dados obtidos em campo ($r^2 = 0,82$ para ovos sadios e $r^2 = 0,72$ para ovos parasitados). Da mesma forma, os arranjos espaciais dos ovos e da taxa de parasitismo observados em campo foram satisfatoriamente reproduzidos através das simulações computacionais.

Os resultados indicam que *G. gallardoi* apresenta um bom potencial para controlar populações de *S. dentiventris*, seja pela sua viabilidade de desenvolvimento em uma larga faixa de temperatura ou pela sua capacidade reprodutiva e padrões de dispersão similares àqueles observados para outras espécies já utilizadas no controle biológico de insetos. Por outro lado, a sensibilidade às baixas temperaturas, a alta mortalidade de imaturos observada em campo e uma resposta funcional do tipo II podem ser fatores que se contrapõe ao sucesso do parasitóide no controle de populações de *S. dentiventris*. Considerando a independência entre os dados observados e os dados obtidos através de simulações, o modelo elaborado obteve pleno sucesso em simular a dinâmica da interação *S. dentiventris* – *G. gallardoi* a partir do comportamento

individual dos diferentes agentes. Duas importantes características associadas à estabilidade de sistemas hospedeiro-parasitóide foram observadas no estudo de campo e reproduzidas no modelo – um padrão de parasitismo inversamente dependente da densidade dos hospedeiros e uma resposta agregativa dos parasitóides em algumas regiões do sistema. Desta forma, futuros estudos podem avaliar, a partir de um enfoque baseado no indivíduo, quais mecanismos são responsáveis por tais comportamentos e qual é o seu efeito na dinâmica do sistema.

Conclui-se, através deste trabalho, que o estudo da dinâmica de populações através de uma abordagem baseada no indivíduo, com base em modelos computacionais, pode ser uma alternativa viável para superar as limitações e a complexidade inerente ao uso de modelos populacionais analíticos. Desta forma, o maior realismo implícito nestes modelos os torna ferramentas muito úteis para diversas áreas da ecologia aplicada, particularmente para a entomologia agrícola.

ABSTRACT

Studies on the spatio-temporal dynamics are essential for the understanding of populations and the development of management techniques for insects associated to agroecosystems. A recent approach has been to investigate populations by computer simulation of the individuals which constitute them. This method has made it possible to include critical features such as individuality and spatial structure on theoretical models. The goal of the present work was to build a individual-based model to simulate the spatio-temporal interaction between *Spartocera dentiventris* (Berg) (Hemiptera: Coreidae), an insect associated to tobacco crops, and its natural enemy, the egg parasitoid *Gryon gallardoi* (Brethes) (Hymenoptera: Scelionidae). To develop the model, experiments on the bioecology of *G. gallardoi* were conducted to investigate (i) the effect of temperature on its development and viability, (ii) mortality of immatures in the field, (iii) reproductive parameters and adult longevity, (iv) dispersal patterns of the adults in the field and (v) the functional response and the mutual interference under varying densities of hosts and parasitoids. To evaluate the predictive effectiveness of the model, the spatio-temporal dynamics of healthy and parasitised eggs of *S. dentiventris* were monitored in an experimental tobacco crop grown at the “Departamento de Fitossanidade da Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul”, Porto Alegre (30°01’S and 51°13’W), RS, Brazil.

Parasitoid viability did not differed significantly between temperatures from 20 to 30°C, reaching ca. 98%. The length of development from egg to adult varied inversely with temperature for both males and females. The estimated lower thermal threshold for development and thermal constant were, respectively, 15.5 °C and 185.19 GD for males and 15.6 °C e 192.31 GD for females. Many factors affected the survival of *G. gallardoi* immatures in the field. Failure in the development and the action of sucking predators were the main causes for the low rate of completion of development: only 37.87% of the parasitized eggs

yielded *G. gallardoi* adults. Parasitoid oviposition peaked on the second day of a period which lasted 10.1 ± 1.74 days, and resulted in $67,5 \pm 11,29$ eggs laid on average per female. The overall sex ratio of the offspring was 0.79. Females lived significantly longer (13.7 ± 1.94 days) than males (10.6 ± 1.78 days). *G. gallardoi* dispersal about the tobacco crop was not detectably influenced by the wind. Mean distance moved per day by females was at least 7.62 m. The pattern of parasitism of *G. gallardoi* fits very well a type II functional response (pseudo $r^2 = 0.99$). Values of 0.0557 and 0.9989 h were computed for the a' and T_m parameters, respectively. On the whole increased parasitoid densities generated decreased numbers of eggs attacked per parasitoid. The mutual interference index, m , was 0.626. The simulated *S. dentiventris* - *G. gallardoi* temporal dynamics matched very closely the data obtained in the field ($r^2 = 0.82$ for healthy eggs and $r^2 = 0.72$ for parasitized eggs). Moreover, the spatial arrangement of eggs and rates of parasitism observed in the field were met consistently by the simulations.

The viability of development under a large range of temperatures and the fecundity and dispersal patterns similar to those published for species already used as biological control agents point to a high potential of *G. gallardoi* for controlling *S. dentiventris* populations. On the other hand, the sensitivity to low temperatures, the high immature mortality observed in the field and the type II functional response may restrict this potential. The match between the two sets of data, independently gathered in the field and by simulation, shows the model was very successful in simulating the *S. dentiventris* - *G. gallardoi* interaction from the individual performance of the distinct agents. Two important peculiarities connected to the stability of host-parasitoid systems were observed in the field and corroborated by the model: a pattern of parasitism inversely dependent on host density and an aggregative response of the parasitoid in some parts of the system.

In conclusion, approaching the dynamics of populations through computer models based on the individual has shown to be a viable alternative to bypass the constraints and complexity inherent to analytical population models. The high level of realism implicit in individual-based models makes them very suitable tools with a large scope for use in applied ecology and, particularly, in agricultural entomology.

CAPÍTULO 1
INTRODUÇÃO*

* Redigido conforme normas da revista Neotropical Entomology (apêndice 1)

1.1. Introdução

A interação tritrófica planta - hospedeiro fitófago - parasitóide é responsável pela maior proporção da biodiversidade observada na natureza. Estima-se que o número de organismos envolvidos nesta interação ultrapasse a metade das espécies atualmente descritas (Price 1980, Strong *et al.* 1984). O sucesso ecológico e evolutivo dos parasitóides, evidenciado pela sua ampla distribuição geográfica, ocupação de nichos e habitats, assim como a sua grande diversidade, tem colocado esse grupo no foco de interesse de pesquisadores de diversas áreas da biologia, o que tem gerado uma numerosa e diversificada bibliografia sobre o tema (Hawkins 1994).

O termo parasitóide foi proposto por Reuter, em 1913, como um adjetivo para caracterizar os insetos que apresentam um comportamento alimentar intermediário entre o parasitismo e a predação (Askew 1971). Parasitóides, quando larvas, alimentam-se do corpo do seu hospedeiro, com o qual são adaptados a viver em íntima associação física. Somente após ter extraído do hospedeiro os nutrientes necessários para o seu desenvolvimento, estes organismos emergem do mesmo, invariavelmente provocando a sua morte (Godfray 1994). Desta forma, como um parasita verdadeiro, todo o alimento necessário para o completo desenvolvimento do parasitóide é fornecido por um só indivíduo. Por outro lado, como um predador, a sua ação geralmente acarreta a morte de seu hospedeiro (Hassell 2000). Embora sejam registradas algumas exceções quanto ao comportamento básico acima descrito, o que tem gerado eventualmente denominações alternativas para estes organismos, o termo parasitóide é amplamente difundido e sedimentado na literatura (Quicke 1997).

Estima-se que parasitóides representem de 20% a 25% do total de insetos, sendo até o momento registrados em sete ordens - Hymenoptera, Diptera, Coleoptera, Lepidoptera, Trichoptera, Neuroptera e Strepsiptera (Godfray 1994). Do total de espécies conhecidas, aproximadamente 80% constituem-se de himenópteros, distribuídos em 45 famílias,

destacando-se os grupos Ichneumonoidea e Chalcidoidea. A ordem Diptera é responsável pela segunda maior diversidade de espécies de parasitóides, com a maioria dos representantes ocorrendo nas famílias Tachinidae e Bombylidae (Hassell 2000).

Parasitóides têm sido um grupo chave em estudos ecológicos. Isto se deve particularmente a duas razões básicas: são importantes componentes das comunidades terrestres, apresentando relevante influência na estrutura e dinâmica das mesmas, e possuem imenso valor prático no controle de insetos-praga na agricultura (Jervis & Kidd 1996). Além disso, sob o ponto de vista ecológico, parasitóides são um tipo especial de predador, o qual apenas um estágio - fêmeas adultas - efetivamente realiza o ataque à presa. Este ataque, por sua vez, representa tanto o consumo da presa quanto a reprodução do parasitóide. Tais particularidades tornam a interação hospedeiro-parasitóide um sistema relativamente mais simples de ser modelado matematicamente e, portanto, objeto ideal para o desenvolvimento de estudos teóricos (Hassell 2000).

Em parte face a estas peculiaridades, em parte devido também a relativa facilidade com que parasitóides e seus hospedeiros podem ser criados em laboratório, a quantidade de informações empíricas e teóricas sobre a interação hospedeiro-parasitóide tem crescido sobremaneira ao longo do último século (Hassell 2000). Isto tem sido de muita utilidade para o desenvolvimento de um arcabouço teórico para a ecologia de populações, particularmente no que diz respeito a compreensão de processos regulatórios, assim como tem trazido subsídios para o aprimoramento de programas de controle biológico de pragas (Jervis & Kidd 1996).

Apesar disso, a compreensão dos processos ocorrentes nas interações hospedeiro-parasitóide em ambientes naturais ou agrícolas ainda não foi plenamente alcançada. Isto tem se refletido, em termos práticos, nos vários insucessos de programas de controle biológico com uso de parasitóides (Greathead & Greathead 1992). Uma vez que o controle biológico é essencialmente um fenômeno populacional, a reversão desse cenário passa necessariamente por

uma maior integração entre a entomologia aplicada e a ecologia de populações (Jervis & Kidd 1996, Mills & Getz 1996). Progressos neste sentido têm sido feitos ao longo das últimas décadas, através da análise dos diversos componentes que podem interferir na persistência das interações, com base em modelos clássicos (Waage & Hassell 1982, May & Hassel 1988, Godfray & Waage 1991). Entretanto, a necessidade de inserir nesta análise novos paradigmas, tais como a heterogeneidade espacial, temporal e individual (Łomnicki 1988, Godfray *et al.* 1994), tem tornado estes modelos extremamente complexos (Chesson & Murdoch 1986, Murdoch & Stewart-Oaten 1989, Godfray & Pacala 1992) ou inadequados para explicar o comportamento de muitas situações naturais (Hastings 1990, Reeve 1990).

No intuito de que as práticas de controle biológico sejam cada vez mais fundamentadas em bases científicas, é necessário que experimentos de campo e laboratório sejam associados a investigações teóricas desenvolvidas em modelos de menor complexidade. Uma alternativa recente tem sido a utilização de programas computacionais na simulação de populações (Huston *et al.* 1988, Legaspi *et al.* 1998). Tais modelos computacionais, apesar da sua relativa menor complexidade de manuseio, permitem, assim como os modelos matemáticos, avaliar quais são e como agem os mecanismos que afetam a dinâmica das populações, possibilitando dessa forma que sejam dados novos direcionamentos aos estudos de campo e laboratório (Blanché *et al.* 1996, Bancroft & Margolies 1999).

A elaboração desses modelos computacionais, entretanto, requer esforços multidisciplinares, com contribuições de diferentes áreas da ciência como a entomologia, a ecologia e a informática. Somente o estudo detalhado de sistemas hospedeiro-parasitóide específicos pode gerar parâmetros realistas para alimentar programas de simulação. Por outro lado, tais modelos só podem ser elaborados com o conhecimento das técnicas e ferramentas computacionais adequadas para isso. Por fim, a estrutura formal desses modelos deve ser baseada nos conceitos estabelecidos pelo estudo da dinâmica de populações.

É nesse contexto que se insere o presente trabalho, que pretende contribuir para o aprimoramento desta recente técnica de análise populacional através de um estudo teórico e prático de um sistema hospedeiro-parasitóide conhecido. Inicialmente, a presente introdução faz uma revisão sucinta sobre os principais aspectos da dinâmica da interação hospedeiro-parasitóide, dos modelos computacionais apropriados para a sua simulação e descreve o sistema abordado no estudo.

1.1.1. Dinâmica da interação hospedeiro-parasitóide

Tradicionalmente, o estudo da dinâmica de populações de insetos – e particularmente da interação hospedeiro-parasitóide – tem sido feito através de uma abordagem mecanicista. Isto significa que cada componente do sistema é investigado isoladamente através de experimentos e o seu efeito dinâmico na população é analisado através de modelos matemáticos (Hassell 2000).

O modelo Nicholson-Bailey (Nicholson & Bailey 1935) tem sido geralmente o ponto de partida para a maioria dos estudos da dinâmica de hospedeiros e parasitóides (Hassell 1978). Desenvolvido a partir de um modelo genérico de interação predador-presa, o modelo pode ser assim descrito:

$$N_{t+1} = \lambda N_t \exp(-aP_t)$$

$$P_{t+1} = N_t [1 - \exp(-aP_t)]$$

onde N_t , N_{t+1} e P_t , P_{t+1} são respectivamente a população de hospedeiros (N) e parasitóides (P) (ou presas e predadores) em sucessivas gerações, λ é a taxa líquida de crescimento dos hospedeiros por geração (na ausência do parasitismo) e a função $-aPt$ define a sobrevivência do hospedeiro em relação ao parasitismo. A variável a da função refere-se à probabilidade de um dado parasitóide encontrar qualquer hospedeiro no tempo t (geralmente uma geração), assumindo-se ser uma característica espécie-específica, chamada de “eficiência de busca”. O

modelo assume dois pressupostos quanto ao comportamento de busca do parasitóide: o número de encontros com hospedeiros é diretamente proporcional à densidade dos mesmos e esses encontros são distribuídos aleatoriamente entre os hospedeiros disponíveis. É assumido também que a população de hospedeiros apresenta um crescimento exponencial na ausência dos parasitóides, que os parasitóides depositam apenas um ovo por hospedeiro e que as populações de hospedeiros e parasitóides são sincronizadas e discretas.

O modelo Nicholson-Bailey, desta forma, considera em sua estrutura dois componentes básicos para a interação: a taxa de crescimento intrínseco das espécies, na qual estão subentendidas as diversas características de história de vida dos organismos, e a taxa de ataque, que reproduz o comportamento de forrageamento dos parasitóides. Tal estrutura formal, a despeito das evidentes simplificações, tem sido a base da maioria dos estudos teóricos, sobre a qual o efeito da adição de refinamentos tem sido julgado (Hassell 1978).

É notório que o modelo Nicholson-Bailey apresenta sérias dificuldades em descrever a estabilidade da interação, em grande parte devido aos pressupostos pouco realistas assumidos (Hassell 1978). Com base em estudos empíricos, diversas modificações têm sido propostas nos diferentes componentes do modelo, tendo como foco principal analisar o seu efeito na estabilidade da interação. Sucintamente, as principais contribuições têm surgido quanto à análise dos diferentes tipos de resposta funcional, da interferência mútua entre parasitóides e da distribuição heterogênea dos organismos no ambiente (Hassell 1978, Hassell 2000).

A resposta funcional pode ser definida como a relação entre o número de hospedeiros (ou presas) parasitados (predadas) por parasitóide (ou predador) e a densidade de hospedeiros disponíveis (Solomon 1949). Tal característica retrata, desta forma, a habilidade de um inimigo natural atacar sua população de hospedeiros ou presas. Segundo Holling (1959), a resposta funcional pode ser descrita principalmente por dois fatores: a taxa instantânea de descoberta ou taxa de ataque (a') - que se refere a proporção de indivíduos atacados por inimigo natural por

unidade do tempo de busca - e o tempo de manuseio (T_m) - tempo gasto para subjugar, matar, ingerir e digerir a presa ou, no caso de parasitóides, para ovipositar, sinalizar e produzir novos ovos (Hassell 1978). A combinação destes dois componentes comportamentais descrevem quatro tipos básicos de resposta funcional: o tipo I, ou linear; o tipo II, ou curvilinear; o tipo III, também denominado sigmóide e o tipo IV, ou cupuliforme (Holling 1959, 1961).

O modelo Nicholson-Bailey assume implicitamente uma resposta funcional linear (tipo I), onde a inclinação da relação é definida pela constante a . Desta forma, o número de indivíduos parasitados é proporcional à população de hospedeiros, dependendo apenas da capacidade de busca do parasitóide. Este tipo de comportamento de forrageamento, entretanto, é pouco comum entre predadores e parasitóides, sendo mais relacionado à invertebrados filtradores aquáticos (Hassell 1978). De fato, a maioria dos parasitóides e predadores artrópodes apresenta uma resposta funcional tipo II, na qual a taxa de indivíduos parasitados ou predados diminui com o aumento da densidade dos hospedeiros ou presas (Hassell 2000). Isto significa que o número de indivíduos parasitados cresce assintoticamente com o aumento da densidade de hospedeiros. A forma curvilinear da relação é determinada pelo aumento do tempo de manuseio total na medida em que os indivíduos são atacados, o que acarreta na diminuição do tempo disponível para buscar novos hospedeiros e, conseqüentemente, na limitação do número de indivíduos parasitados por unidade de tempo (Holling, 1959). Para descrever tal comportamento, Holling (1959) propôs o seguinte modelo:

$$N_e/P_t = (a'TN_t) / (1+a'T_mN_t),$$

onde N_e/P_t refere-se ao número de encontros com hospedeiros de cada parasitóide e T é o tempo total de exposição dos hospedeiros. A relação T/T_m define o número máximo de encontros possíveis e o parâmetro a' o quão rapidamente a curva aproxima-se da sua assíntota (Hassell 1978).

Visto que os indivíduos parasitados podem ser encontrados mais de uma vez pelos parasitóides, diferentemente dos indivíduos predados por predadores, Rogers (1972) propôs a seguinte alteração no modelo descrito acima:

$$N_a = N [1 - \exp \{ - (a' TP_t) / (1 + a' T_m N) \}],$$

passando a “equação de ataque” ser descrita pelo número de hospedeiros atacados (N_a) ao invés do número de encontros (N_e).

Ao longo das últimas três décadas têm sido propostos diversos outros modelos para descrever tanto a resposta funcional tipo II, quanto os demais tipos (Hassell 1978, Hassell 1980, Arditi 1983, Getz & Mills 1997). Embora apropriada para descrever o comportamento natural de forrageamento da maioria dos parasitóides, a resposta funcional tipo II tem um fraco efeito estabilizador na interação (Hassell 1978). Na verdade, visto que esta resposta apresenta um padrão inversamente dependente da densidade para uma grande margem das densidades dos hospedeiros, o seu efeito é progressivamente desestabilizador na medida em que a relação T/T_m aumenta, ou seja, na medida em que o número máximo de ataques se reduz (Hassell 2000).

Um segundo aspecto que tem sido abordado na dinâmica da interação hospedeiro-parasitóide é o efeito da densidade de parasitóides sobre a taxa de ataque per capita (N_a). Também chamado de interferência mútua, tal aspecto se refere ao processo no qual indivíduos tendem a cessar a busca de hospedeiros, assumindo algum comportamento de estresse ou de fuga das proximidades, sempre que ocorre um encontro com um coespecífico. Esta interferência resulta na redução do tempo disponível para a busca de novos hospedeiros, diminuindo portanto a eficiência de busca ou área de descoberta (a) (Rogers & Hassell 1974, Beddington 1975). Hassell & Varley (1969) desenvolveram um modelo para a interferência mútua no qual a eficiência de busca declina exponencialmente com o crescimento da densidade dos parasitóides, de modo que:

$$\log_{10} a = \log_{10} Q - m \log_{10} P_t,$$

onde “ a ” é a eficiência de busca, P_t é a densidade de parasitóides, o intercepto Q é a eficiência de busca na ausência de interferência e a inclinação “ m ” é a medida da extensão da interferência.

Visto que a interferência mútua envolve uma redução dependente da densidade na eficiência dos parasitóides, o seu efeito sobre a estabilidade da interação é muito forte. Entretanto, uma vez que a frequência de encontros entre parasitóides em campo é bastante baixa, provavelmente a interferência mútua tenha pouca influência sobre a dinâmica de sistemas naturais (Hassell 2000).

Recentemente, as investigações sobre a interação hospedeiro-parasitóide têm se dirigido ao potencial das várias formas de heterogeneidade (ex: individual, espacial, temporal, comportamental) como promotoras da persistência das populações naturais (Godfray *et al.* 1994). Dentre as várias formas de heterogeneidade, a variação da distribuição espacial do parasitismo tem recebido especial atenção como promotora da estabilidade do sistema (Hassell & May 1973, Lessells 1985, Hassell & May 1988, Hastings 1990, Hassell *et al.* 1991, Taylor 1998, Rohani & Ruxton 1999, Hassell 2000)

De acordo com o modelo Nicholson-Bailey, um cenário possível para descrever a estrutura espacial de um sistema hospedeiro-parasitóide seria: sub-unidades ambientais discretas, tais como plantas, servem de alimento para uma população local de uma espécie de inseto herbívoro, que por sua vez é hospedeiro de um parasitóide especialista; hospedeiros e parasitóides apresentam gerações discretas e sincronizadas, sendo que após a emergência, hospedeiros adultos dispersam da sua planta original, acasalam-se, e as fêmeas movem-se entre as plantas, ovipositando; hospedeiros imaturos são confinados em suas plantas originais até que a próxima geração de adultos emerja; da mesma forma que os hospedeiros, adultos emergentes de parasitóides misturam-se completamente para buscar o seu hospedeiro nas plantas. Hospedeiros e parasitóides distribuem-se igualmente entre as plantas e, em cada uma,

parasitóides apresentam uma resposta funcional linear e o encontro com os hospedeiros é aleatório. Desta forma, a fração de hospedeiros parasitados em cada planta é constante, podendo-se afirmar que o “risco de ser parasitado” de cada hospedeiro é uniforme entre as mesmas (Hassell & Wilson 1997).

Embora matematicamente conveniente, tal cenário apresenta-se pouco provável diante da quantidade de evidências acumuladas, em diversos trabalhos de campo e laboratório, contrárias à distribuição regular de hospedeiros e à uniformidade do parasitismo entre as unidades ambientais (Lessells 1985, Stiling 1987, Walde & Murdoch 1988). De uma maneira geral, a maioria dos hospedeiros tende a distribuir-se agregadamente na área sobre a qual parasitóides realizam a sua busca, sendo que tal comportamento apresenta uma grande vantagem seletiva para aqueles parasitóides que tendem a agregar-se onde seus hospedeiros são mais abundantes (Murdoch & Stewart-Oaten 1989). Uma série de comportamentos pode ser condizente com a agregação do ataque de parasitóides, visto que a localização dos hospedeiros pode depender de pistas visuais ou olfativas. Parasitóides, por exemplo, podem responder a feromônios sexuais do hospedeiro, cujas concentrações são uma função da densidade dos mesmos (Mitchell & Mau 1971, Corbet 1971) ou, alternativamente, podem ter o seu comportamento de busca estimulado após o êxito do parasitismo, permanecendo um tempo mais prolongado em unidades do ambiente que apresentem maior densidade de hospedeiros (Wylie 1958, Hassell 1968). Por outro lado, parasitóides podem ainda agregar-se em determinadas unidades ambientais em resposta a alguma outra qualidade que não a densidade dos hospedeiros, tal como a distribuição de alimento ou devido a fatores físicos. Assim, é bastante plausível supor que hospedeiros distribuídos em um ambiente apresentam riscos diferenciados de serem parasitados.

Segundo Hassell & Wilson (1997), a variação do risco de ser parasitado entre os indivíduos de uma população que habitam diferentes unidades do ambiente é a chave para

entender o efeito estabilizador da heterogeneidade espacial. De acordo com o padrão de agregação dos parasitóides em relação a densidade dos hospedeiros, Hassell *et al.* (1991) propuseram os termos heterogeneidade dependente da densidade do hospedeiro (HDD) e heterogeneidade independente da densidade do hospedeiro (HID), para designar os padrões direto e inverso à densidade e independente da densidade, respectivamente.

Um modelo associado à HDD é o modelo de Hassell & May (1973). Neste modelo, um ambiente com n plantas, nas quais o parasitismo segue os pressupostos do modelo Nicholson-Bailey, tem a distribuição de hospedeiros e parasitóides entre plantas definida por α_i e β_i . Tais parâmetros representam a fração do total de hospedeiros e parasitóides nas i plantas, resultando em:

$$N_{t+1} = \lambda N_t \sum_{i=1}^n [\alpha_i \exp(-a_i \beta_i P_t)]$$

$$P_{t+1} = N_t \sum_{i=1}^n \{\alpha_i [1 - \exp(-a_i \beta_i P_t)]\}$$

Onde a_i é a eficiência de busca na planta i . Visto que α_i e β_i são, respectivamente, a fração de hospedeiros e parasitóides na planta i , o seu somatório deve ser 1 ($\sum \alpha_i = \sum \beta_i = 1$). Por sua vez, hospedeiros e parasitóides sobreviventes são redistribuídos entre as n plantas da mesma forma em cada geração, de modo que α_i e β_i são constantes.

Considerando que o parasitismo em cada planta é definido de acordo com o modelo de Nicholson-Bailey, qualquer estabilidade no modelo só pode surgir em função da variabilidade do parasitismo entre plantas. De fato, a estabilidade surge nas unidades ambientais devido a aplicação do modelo Nicholson-Bailey a apenas parte das populações de hospedeiros e parasitóides, que, por sua vez, resultam da dinâmica do sistema como um todo. Assim, desde que haja uma agregação suficiente dos parasitóides em alguma destas unidades, a dinâmica em cada uma delas é estabilizada pela dinâmica do sistema.

Outro modelo que descreve bem a influência da agregação do risco do parasitismo na estabilidade da interação é o modelo proposto May (1978), o qual é baseado nas seguintes premissas: (a) a distribuição dos hospedeiros entre as unidades discretas do ambiente é irrelevante; (b) a distribuição dos parasitóides é não relacionada à distribuição dos hospedeiros, entretanto é agregada entre as unidades discretas do ambiente e (c) o parasitismo dentro das unidades discretas segue o modelo Nicholson-Bailey. Assumindo-se uma distribuição binomial negativa para descrever a agregação dos ataques, a fração de hospedeiros que escapam ao parasitismo é dada por:

$$f(P)_t = \left(1 + \frac{aP_t}{k}\right)^{-k},$$

onde k define a intensidade da agregação a partir de uma distribuição binomial negativa, de modo que o máximo da agregação é obtido quando $k \approx 0$.

Segundo Hassell & Wilson (1997), a estabilidade do sistema pode ser obtida quando $k < 1$. Desta forma, padrões de parasitismo independente da densidade de seus hospedeiros (HID), assim como os HDD podem promover a estabilidade do sistema desde que a agregação do parasitismo seja suficientemente intensa.

A partir desses modelos descritos, diversos outros têm sido propostos para avaliar o papel da agregação de risco do parasitismo na dinâmica da interação hospedeiro-parasitóide (Chesson & Murdoch 1986, Murdoch & Stewart-Oaten 1989, Godfray & Pacala 1992, Ross *et al.* 1998, Rohani & Ruxton 1999, Comins *et al.* 1992, Moilanen & Hanski 1998, Schofield *et al.* 2000). A dinâmica espacial tornou-se o principal foco de interesse da ecologia de populações atual (Hassell & Wilson 1997). Para atender essa demanda, os modelos têm incorporado cada vez mais descrições implícitas ou explícitas da estrutura espacial, o que tem os tornado cada vez mais complexos (Alen *et al.* 2001). Por outro lado, conforme Hastings (1990) ressalta, a busca por refinamentos tem levado diversos autores a constatar a inadequação

da estrutura do modelo clássico de Nicholson-Bailey para simular o comportamento de sistemas naturais.

Este cenário, associado ao também recente interesse sobre o efeito da auto-organização de níveis inferiores na dinâmica emergente de sistemas complexos (Langton 1986), tem feito muitos pesquisadores se voltarem para o papel das interações individuais na dinâmica de populações espacialmente estruturadas (Łomnicki 1988). Uma alternativa viável para explorar ambos aspectos tem sido o uso de modelos espacialmente explícitos com enfoque no comportamento individual (Grimm 1999), que são considerados a seguir.

1.1.2. Modelagem espacialmente explícita baseada no indivíduo

A abordagem de sistemas ecológicos - como a interação hospedeiro-parasitóide - através de modelos analíticos, com sua inerente generalização, violam duas características biológicas básicas: a individualidade e a “localidade” (Olson & Sequeira 1995). Como relatado anteriormente, o modelo Nicholson-Bailey considera os organismos e as características a eles associadas como sendo homogêneas, de modo que podem ser representadas através de variáveis únicas. Por outro lado, mesmo a incorporação de refinamentos, como a estrutura espacial, é feita através da inclusão de parâmetros que se referem às populações e não aos indivíduos. Desta forma, qualquer interação “ocorre” entre as populações, o que viola a premissa básica de que as interações entre organismos são individuais e locais (Łomnicki 1988).

Além disso, como enfatiza Langton (1986), a natureza hierárquica dos sistemas biológicos, na qual a dinâmica do todo é uma função da interação de sub-níveis, exige que nenhum controle seja exercido por algum componente que não derive desta interação. É notório que modelos populacionais, que também são estruturados de maneira hierárquica, impõem uma forte dominância dos níveis estruturais mais altos sobre os níveis mais baixos, fazendo com que

estes sejam mais dependentes da dinâmica do todo do que o inverso (Horn *et al.* 1989). Desta forma, modelos que pretendam reproduzir sistemas biológicos devem ser construídos de forma a imitar o máximo possível a organização de sistemas naturais, fazendo com que a dinâmica do sistema surja sinteticamente da interação entre as suas partes (Olson & Sequeira 1995).

O avanço da tecnologia computacional tem propiciado o surgimento de novas técnicas de simulação, dentre as quais destacam-se o desenvolvimento de ecossistemas artificiais, de objetos orientados e de programas baseados no conceito de “vida artificial” (Sequeira *et al.* 1991, Olson & Sequeira 1995). Ecossistemas artificiais são programas computacionais elaborados para conter em si “habitats eletrônicos”, nos quais são inseridos organismos artificiais (objetos orientados), que interagem entre si e com o ambiente segundo comportamentos pré-definidos (vida artificial). Modelos que se utilizam destas recentes técnicas de computação são conhecidos como Modelos Baseados no Indivíduo (MBIs) (Mamedov & Udalov 2002).

MBIs são modelos que utilizam os indivíduos como a unidade básica a ser simulada, tratando-os como entidades únicas e discretas, que apresentam no mínimo uma propriedade associada (Grimm 1999, Berec 2002). O comportamento destes indivíduos e a sua interação são responsáveis pela emergência da dinâmica do sistema como um todo. Desta forma, diferentemente dos modelos analíticos, nos MBIs as estruturas hierarquicamente superiores exercem uma menor dominância sobre os níveis inferiores, o que torna tais modelos apropriados para simular sistemas biológicos (Lorek & Sonnenschein 1999).

A modelagem da dinâmica de populações baseada no indivíduo é um dos principais temas da ecologia teórica atual (Berec 2002). Tal técnica reducionista tem se difundido face a sua habilidade em resolver, numericamente, problemas analiticamente complexos. Seu uso tem sido dirigido tanto para aspectos práticos quanto teóricos da ecologia de populações (Olson & Sequeira 1995, Bancroft & Margolies 1999). A principal vantagem desta abordagem é que a

individualização dos organismos através de comportamentos ou atributos tais como idade, sexo, movimento ou probabilidade de morte, possibilita que aspectos importantes para a persistência de sistemas, com heterogeneidade espacial e temporal, sejam melhor investigados. Diferentemente dos modelos analíticos, que agrupam artificialmente os organismos e ignoram eventos de encontros entre indivíduos, os MBIs usam a interação local dos indivíduos para prever a dinâmica em nível populacional (Bancroft & Margolies 1999).

Um número crescente de programas têm sido criados para dar suporte à elaboração de MBIs; LAGER (Olson & Sequeira 1995), SWARM (Minar *et al.* 1996), SeSAM (Klügl & Puppe 1998), WESP-TOOL (Lorek & Sonnenschein 1999) e CENECOM (Mamedov & Udalov 2002) são exemplos desses programas, os quais utilizam diferentes linguagens de programação (Java, C⁺⁺, Smaltalk, etc.). De uma maneira geral, a estrutura de tais programas permite a criação de ambientes artificiais e agentes (indivíduos). Agentes são considerados objetos orientados que possuem duas categorias de propriedades: uma lista de atributos que indica o seu estado (idade, localização, tamanho, etc.) e uma lista ordenada de tarefas que fixam seu comportamento (reprodução, movimento, etc.) (Ginot *et al.* 2002). O espaço no qual estes agentes são inseridos é geralmente discreto, sendo representado por células. Um terceiro componente presente em MBIs são genericamente denominados agentes “não localizados”, que são associados ao ambiente de simulação e apresentam interface com os demais agentes (ciclos de simulação, características associadas aos ciclos, período de simulação, etc.). Em MBIs os eventos são discretos, ou seja, a arquitetura da simulação é discreta no tempo. Visto que vários eventos podem ocorrer no mesmo ciclo de simulação, geralmente os eventos são simulados seqüencialmente (Ginot *et al.* 2002). Uma descrição detalhada de agentes e sistemas de multi-agentes é feita por Ferber (1999).

É intuitivo considerar que modelar indivíduos interagindo dentro de uma escala espacial apropriada seja a melhor forma de reproduzir o mundo real. A descrição do comportamento em

nível individual em um ambiente de múltiplas espécies, como nos MBIs, parece ser a melhor forma de entender a dinâmica de populações. Entretanto, para que esta abordagem resulte em avanços concretos para a ecologia, é necessário que um maior número de sistemas específicos seja estudado, e que sejam desenvolvidos métodos formais que permitam tanto a análise teórica do comportamento quanto a comparação entre modelos.

1.1.3. O sistema Fumo / *Spartocera dentiventris*/ *Gryon gallardoi*

O fumo, *Nicotiana tabacum* L. 1807 (Solanaceae), é uma planta nativa das regiões neotropicais, com provável origem no noroeste da Argentina e Bolívia. É uma planta herbácea, em regra anual, podendo atingir três metros de altura, com folhas ovadas, elípticas ou lanceoladas, acuminadas, de até 50 cm de comprimento (Fig. 1A, pág. 21). Sua inflorescência é uma panícula com flores agregadas nas extremidades dos ramos, florescendo em setembro, janeiro e abril (Smith & Downs 1966).

Planta de relevante importância econômica, o fumo atualmente apresenta uma ampla distribuição geográfica (D'arcy 1986), sendo cultivado nas regiões tropicais e temperadas do mundo. O Brasil é um país de destaque no cultivo desta solanácea, sendo atualmente um dos líderes nas exportações mundiais de tabaco (Neumann 1998). Dentre os estados brasileiros, o Rio Grande do Sul é o maior produtor, contribuindo com 35 a 40% da produção nacional (Neumann 1998). Dada a importância econômica desta planta e visto que a sua produção é mantida somente com o uso intensivo de defensivos agrícolas, o estudo da ecologia dos insetos-praga e seus inimigos naturais associados ao sistema se faz premente.

O percevejo-cinzento-do-fumo, *Spartocera dentiventris* (Berg) (Hemiptera: Coreidae), é uma espécie que se alimenta da planta do fumo, sendo capaz de gerar prejuízos à cultura (Schaefer & Panizzi 2000). Adultos de *S. dentiventris* são de coloração acinzentada, medem aproximadamente 2cm de comprimento por 1cm de largura, sendo os sexos facilmente

distinguidos através das expansão das placas genitais das fêmeas (Gallo *et al.* 1988) (Fig 1B, pág. 21).

S. dentiventris, em Porto Alegre (30°01' S e 51° 13' O), RS, coloniza de forma gradual a área de cultivo de fumo aproximadamente um mês após o plantio das mudas (Canto-Silva 1999). Ao longo do ciclo da cultura desenvolvem-se duas gerações do percevejo, a primeira se estendendo do final de agosto a dezembro e a segunda do final de dezembro a fevereiro (Jesus & Romanowski 2001).

O sítio preferencial de oviposição das fêmeas de *S. dentiventris* é a nervura principal da face abaxial das folhas do fumo (Fig. 1C, pág. 21). Seu padrão de oviposição é errático, com desuniformidade quanto ao tamanho dos grupos de ovos, sendo 12 o número mais freqüente de ovos por postura (Caldas *et al.* 2000). A duração média (\pm EP) do período embrionário é $13,7 \pm 0,04$ dias (Caldas *et al.* 2000), ao longo dos quais ocorre uma progressiva mudança na coloração aparente dos ovos de âmbar clara, para ovos recém-depositados, até o vermelho intenso quando a ninfa está prestes a eclodir (Santos *et al.* 1998).

S. dentiventris apresenta cinco instares ninfais, com o período de desenvolvimento médio de $34,40 \pm 0,11$ dias (Caldas *et al.* 2000). A descrição pormenorizada dos estágios imaturos de *S. dentiventris* consta em Caldas *et al.* (1998). Os diversos estádios de desenvolvimento ocorrem simultaneamente em cada geração, sendo observado, entretanto, apenas pequena sobreposição entre a primeira e a segunda gerações do percevejo no fumo (Canto Silva 1999).

Em estudo sobre o ciclo biológico de *S. dentiventris*, Caldas *et al.* (2000) registraram uma razão sexual de 0,51 para adultos, em condições de campo, mas com indivíduos confinados em gaiolas. Canto-Silva (1999), por sua vez, observou ao longo do período de cultivo de *N. tabacum* uma razão sexual de 0,48. Com relação aos parâmetros reprodutivos do percevejo, Caldas *et al.* (1999) obtiveram os valores médios de $11,8 \pm 5,67$ dias para o período de pré-

oviposição, $48,6 \pm 15,83$ dias para o período de oviposição, ao longo dos quais são depositados em média $355,9 \pm 34,7$ ovos. Foi observada também uma longevidade de $62,6 \pm 3,91$ e $66,1 \pm 4,17$ dias para machos e fêmeas, respectivamente, confinados em gaiolas no campo. Dados específicos quanto a variação do padrão de oviposição ao longo do período reprodutivo de fêmeas de *S. dentiventris* são apresentados em Caldas (1998).

Canto-Silva (1999), com base em método de marcação e recaptura, registrou para adultos deste coreídeo uma longevidade média de pelo menos $17,8 \pm 1,91$ dias para machos e $22,0 \pm 1,11$ dias para fêmeas. Jesus & Romanowski (2001), em estudo similar, registraram uma longevidade média de pelo menos $22,9 \pm 3,54$ e $25,19 \pm 2,21$ dias para machos e fêmeas, respectivamente, constatando também uma alta e relativamente constante taxa de sobrevivência diária ao longo do ciclo fumo (0,979). A sobrevivência diária de adultos ao longo do ciclo do cultivo é apresentada em Jesus (1999), constatando-se uma pequena redução neste parâmetro ao final do período.

Imaturos de *S. dentiventris* apresentam pouca dispersão entre as plantas de fumo, agregando-se nas plantas em que eclodem, particularmente em seu terço apical (Canto-Silva 1999). Adultos, por sua vez, movem-se com certa frequência entre as plantas, sendo o período pós-teneral o de maior movimento (Jesus *et al.* 2002a, Jesus *et al.* 2002b). Embora evitem plantas com altas densidades de adultos, a predominância de movimentos de curta distância ocasiona a formação de manchas de colonização em algumas regiões do plantio (Jesus *et al.* 2002a, Jesus *et al.* 2002b).

Diversos fatores de mortalidade incidem sobre a população de *S. dentiventris*. Caldas *et al.* (2000) registraram a mortalidade de 35,29% para os estágios ninfais, em campo, com exclusão de predadores. Canto-Silva (1999), avaliando a mortalidade em imaturos sob a ação de inimigos naturais, registrou uma média de $93,6 \pm 3,19$ e $99,8 \pm 0,20$ % para a primeira e segunda gerações, respectivamente. Em ambas as gerações, este autor constatou que as maiores

taxas médias de mortalidade ocorreram em ninfas de 1^o a 3^o instares e em ovos e que houve um acréscimo na mortalidade em todos os instares da primeira para a segunda geração do percevejo. A mortalidade estimada de ninfas da primeira e segunda gerações foi 86,8% e 95,7%, respectivamente. Parte considerável da mortalidade de ovos e ninfas é atribuída a ação de inimigos naturais, em especial, à ação do predador *Cosmoclopius nigroannulatus* Stal (Hemiptera; Reduviidae) e dos parasitóides de ovos *Gryon gallardoi* (Brethes) (Hymenoptera: Scelionidae) e *Neorileya ashmeadi* Crawford (Hymenoptera: Eurytomidae) (Caldas 1998, Canto-Silva 1999, Santos *et al.* 2001).

Santos *et al.* (2001) registraram, em campo, a mortalidade de 65,7% dos ovos de *S. dentiventris*. A predação por predadores sugadores e a queda natural do substrato ocasionou a perda de 20% dos ovos observados (Santos *et al.* 2002). O parasitismo foi responsável por aproximadamente 70% da mortalidade observada em ovos, sendo *G. gallardoi* o principal causador de tal perda (Santos *et al.* 2001) (Fig. 1D, pág. 21). *G. gallardoi* é um microhimenóptero cujos primeiros registros no Brasil referem-se ao parasitismo em ovos do coreídeo *Spartocera lativentris* Stal, que ataca diferentes plantas cultivadas e não cultivadas (Loiacono 1980, Becker & Prato 1982). A espécie é também citada como parasitóide de ovos do coreídeo *Leptoglossus zonatus* (Dallas), importante praga dos citros e do milho (De-Souza & Amaral-Filho 1999).

Tanto o desenvolvimento de *G. gallardoi* como o de *N. ashmeadi* dentro dos ovos de *S. dentiventris* concedem a estes uma coloração escura, que varia do cinza-chumbo ao preto, com a proximidade da emergência do parasitóide (Santos *et al.* 2001). Tal coloração pode ser detectada entre quatro e oito dias após a oviposição, não sendo possível, no entanto, fazer a diferenciação das espécies de parasitóides a partir da sua cor. O comportamento de oviposição de *G. gallardoi* em ovos de *S. dentiventris* foi estudado por Wiedemann *et al.* (2003), registrando padrões semelhantes àqueles observados em outras espécies da família

Scelionidae e um tempo médio de manuseio de $5,5 \pm 0,86$ minutos. Santos *et al.* (2003) registraram, a partir de estudo de campo, que parasitóides de *S. dentiventris* atacaram grupos de ovos mais jovens, especialmente aqueles com até quatro dias de idade.

Canto-Silva (1999), estudando a dinâmica populacional e distribuição espacial de *S. dentiventris*, registrou a variação temporal e a heterogeneidade espacial da distribuição do parasitismo em ovos desse inseto. Além disso, levantou evidências da importância dos padrões de dispersão do hospedeiro e de seus parasitóides para a dinâmica espacial do sistema, destacando a adequabilidade do mesmo para a investigação de processos envolvidos na interação de hospedeiros-parasitóides.

Para que se possa ter uma melhor compreensão dos padrões e processos envolvidos no parasitismo de ovos de *S. dentiventris* é necessário, entretanto, que informações acerca da bioecologia das espécies de parasitóides ocorrentes, em especial de *G. gallardoi*, sejam obtidas. Desta forma, o conjunto de dados reunidos sobre o sistema Fumo / *S. dentiventris* / *G. gallardoi* fornecerá a base necessária para o desenvolvimento de estudos mais sofisticados, que contemplem a análise espacial e temporal das populações envolvidas.



Figura 1 . Sistema estudado: (A) planta de fumo; (B) indivíduos fêmea e macho de *S. dentiventris*; (C) postura de *S. dentiventris* e (D) fêmea de *G. gallardoi* sobre ovos de *S. dentiventris*.

1.2. Objetivos gerais

- 1) Investigar aspectos da bioecologia do parasitóide de ovos *G. gallardoi*, de modo a gerar parâmetros para a modelagem da sua interação com *S.dentiventris*.
- 2) Desenvolver um modelo baseado no comportamento de múltiplos agentes para simular a dinâmica espaço-temporal da interação *S. dentiventris* – *G. gallardoi*, com base em parâmetros obtidos na literatura e através de experimentos.
- 3) Avaliar a validade do modelo desenvolvido, comparando dados de simulações a dados obtidos através do monitoramento da dinâmica espaço-temporal do sistema em campo.

1.2.1. Objetivos específicos

- 1) Avaliar a influência da temperatura no desenvolvimento e na viabilidade de *G. gallardoi* em ovos de *S. dentiventris*.
- 2) Estimar a mortalidade de imaturos de *G. gallardoi* em campo.
- 3) Investigar a capacidade reprodutiva e a longevidade de *G. gallardoi* parasitando ovos de *S. dentiventris*.
- 4) Analisar os padrões de dispersão de *G. gallardoi* em campo.

- 5) Avaliar a resposta funcional e a interferência mútua de *G. gallardoi* a diferentes densidades de ovos de *S. dentiventris*.
- 6) Caracterizar a dinâmica espaço-temporal das populações de ovos sadios e parasitados de *S. dentiventris* em um cultivo experimental de fumo.
- 7) Desenvolver um modelo computacional baseado no comportamento individual de múltiplos agentes, com estrutura espacial explícita, para simular a dinâmica espaço-temporal da interação *S. dentiventris* – *G. gallardoi*.
- 8) Testar a validade do modelo desenvolvido, comparando dados de simulação com dados obtidos em campo.

1.3. Material e métodos

Foram desenvolvidos cinco experimentos de campo e de laboratório relacionados à bioecologia de *G. gallardoi*, um estudo sobre a dinâmica espaço-temporal das populações de ovos sadios e parasitados de *S. dentiventris* em um cultivo de fumo e foi elaborado e testado um modelo computacional para simular a dinâmica da interação *S. dentiventris* – *G. gallardoi* a partir do comportamento individual de diferentes agentes. Os materiais e métodos utilizados nesses estudos são sucintamente apresentados a seguir.

1.3.1. Efeito da temperatura no desenvolvimento e viabilidade de *Gryon gallardoi* (Brethes) (Hymenoptera: Scelionidae) parasitando ovo de *Spartocera dentiventris* (Berg) (Hemiptera: Coreidae).

O presente estudo foi desenvolvido de novembro de 2000 a fevereiro de 2001. Colônias de *G. gallardoi* foram estabelecidas em laboratório, mantidas em garrafas plásticas transparentes de 500 ml em estufa climatizada à $25 \pm 1^\circ \text{C}$, com fotofase de 12 h (Fig. 2). Os parasitóides foram alimentados diariamente com solução aquosa de mel 10%, sem restrição.

Ovos de *S. dentiventris* não parasitados foram obtidos em uma cultura de fumo (*Nicotiana tabacum*) do tipo Virginia variedade K-326. Estes grupos de ovos foram colocados em garrafas de criação (Fig. 2) e expostos ao parasitismo durante aproximadamente 15 horas. Após este período, foram transferidos para placas de Petri e mantidos em estufa climatizada a uma das seguintes temperaturas: 15, 20, 25 e $30 \pm 1^\circ \text{C}$, com fotofase de 12 h. Inspeções diárias foram feitas para determinar os períodos de emergência dos parasitóides. Uma vez que a identificação do parasitismo só se torna possível com o escurecimento dos ovos, a viabilidade refere-se a percentagem de parasitóides adultos emergidos do total de ovos que apresentaram tal evidência.

O limite térmico inferior de desenvolvimento (t_0) e a constante térmica (k) foram estimados pelo método da hipérbole. O número provável de gerações mensais foi calculado com base nas exigências térmicas (t_0 e K) e o total de graus-dia disponível durante o período considerado, utilizando-se a fórmula $NG = [T (t_c - t_0)] / K$, onde NG = número de gerações; T = período considerado (30 dias) e t_c = temperaturas médias mensais no período de 1991 a 2000 em Porto Alegre, RS. O número de gerações anuais foi obtido somando-se o número estimado de gerações mensais.

Os resultados referentes ao tempo de desenvolvimento de machos e fêmeas em diferentes temperaturas foram submetidos à análise de variância, sendo as médias comparadas pelo teste de Tukey. A viabilidade foi analisada pelo ajuste à distribuição qui-quadrado, com significância de 5%.



Figura 2 . Recipiente plástico utilizado para a criação de parasitóides adultos, vedado com chumaço de algodão e bocal de tecido voile. Na porção superior, orifício com algodão para fornecimento da solução de mel 10%. Placa de petri para criação de imaturos.

1.3.2. Mortalidade de imaturos de *Gryon gallardoi* (Brethes) (Hymenoptera: Scelionidae) em cultivo de fumo

A investigação foi desenvolvida de janeiro a março de 2002 em uma lavoura de fumo, cultivar Virgínia, var. K326. Para investigar a mortalidade pré-imaginal dos parasitóides em campo, utilizou-se 146 posturas de *S. dentiventris*, não parasitadas, com idade conhecida. Para tal, em quatro ocasiões, cinco plantas do cultivo foram selecionadas aleatoriamente, nas quais fêmeas do percevejo foram confinadas em folhas da região apical, através do uso de gaiolas de tecido voile, que impediam a passagem de parasitóides (Fig. 3A). Durante dois dias permitia-se a oviposição e, após esse período, as fêmeas eram retiradas. As gaiolas de tecido voile eram, então, substituídas por gaiolas plásticas contendo dez fêmeas de *G. gallardoi* criadas em laboratório (Fig. 3B). Após 24 horas, as gaiolas eram retiradas e as posturas identificadas com etiquetas e os ovos contados e mapeados. Ato contínuo, as mesmas eram submetidas a um de três tratamentos: (1) “confinamento em gaiola” – como controle, posturas submetidas ao parasitismo eram novamente mantidas em gaiolas de tecido voile para excluir a ação de predadores e para averiguar a eficiência do processo de indução do parasitismo; (2) “livre com barreira” – as posturas eram mantidas na planta sem gaiola, entretanto, para dificultar o acesso às mesmas, estas eram circundadas por uma faixa de aproximadamente 2cm de substância pegajosa (Fig. 3C) e (3) “livre sem barreira” – as posturas eram expostas sem receber nenhum tipo de restrição de acesso (Fig. 3D).

As posturas foram acompanhadas até que o destino final de todos os indivíduos foi estabelecido. Monitoramentos foram feitos a cada três dias e os ovos não parasitados e parasitados foram identificados. Adicionalmente, o estado de cada indivíduo era classificado: desaparecido, sugado, mastigado, malgrado, ninfa eclodida e adulto emergido. Os resultados obtidos foram submetidos à análise de associação entre os três tratamentos e o destino final dos indivíduos (distribuição χ^2).



Figura 3 . (A) planta de fumo com gaiolas de tecido voile utilizadas para induzir a oviposição de fêmeas de *S. dentiventris*; (B) planta de fumo com gaiolas, contendo indivíduos de *G. gallardoi*, utilizadas para induzir o parasitismo em posturas de *S. dentiventris*; (C) postura de *S. dentiventris* circundada por substância pegajosa (seta) e identificada com etiqueta e (D) postura de *S. dentiventris* sem barreira e identificada com etiqueta.

1.3.3. Parâmetros reprodutivos e longevidade de *Gryon gallardoi* (Hymenoptera: Scelionidae) parasitando ovos de *Spartocera dentiventris* (Hemiptera: Coreidae).

O presente estudo foi desenvolvido de novembro de 2000 a fevereiro de 2001. A criação de *G. gallardoi* em laboratório e a obtenção de ovos não parasitados de *S. dentiventris* foram conduzidas da mesma forma que o descrito anteriormente (1.3.2).

Em laboratório, casais recém-emergidos de *G. gallardoi* (idade < 4 horas) foram confinados em garrafas plásticas transparentes (500 ml), contendo alimento e entre 25 e 30 ovos de *S. dentiventris*, com idade inferior a um dia (Fig. 4). Diariamente, os ovos foram removidos e substituídos por novo grupo de ovos não parasitados, até a morte da fêmea. Estes ovos foram apresentados na porção da planta em que haviam sido coletados, de modo que houvesse o mínimo de manipulação. Os ovos expostos ao parasitismo foram posteriormente mantidos em estufa, às mesmas condições citadas, até o seu destino final. Após a emergência dos parasitóides, estes foram sexados e contados, sendo os ovos remanescentes dissecados para a verificação do seu conteúdo.

Para a análise da fecundidade e da longevidade foram consideradas apenas as fêmeas que efetivamente produziram progênie. Indivíduos cuja morte foi ocasionada por um fator acidental, como afogamento em gotas da solução utilizada como alimento ou injúria devido à manipulação, foram excluídos da análise. Fêmeas permaneceram com machos continuamente, de modo que sempre que um indivíduo do casal morria, era substituído por outro do mesmo sexo. Toda a manipulação dos parasitóides foi feita com o uso de CO₂. Com base nesses critérios, os resultados obtidos referem-se ao acompanhamento de 19 fêmeas e 34 machos de *G. gallardoi*.

Os resultados referentes à longevidade de machos e fêmeas foram comparados através do teste de Mann-Whitney.



Figura 4 . Garrafas de criação utilizadas no experimento de longevidade e capacidade reprodutiva de *G. gallardoi*.

1.3.4. Dispersão de curto alcance de *Gryon gallardoi* (Hymenoptera: Scelionidae) no fumo.

A investigação foi desenvolvida em janeiro e fevereiro de 2002, em uma parcela de fumo com 81 plantas (Fig. 5). Foi utilizado o método de marcação-recaptura para avaliar os padrões de dispersão do parasitóide.

Um dia antes dos experimentos, placas de Petri com um número conhecido de ovos de *S. dentiventris* parasitados por *G. gallardoi*, em estágio de desenvolvimento avançado, eram impregnadas com pó de corante (Fig. 6). Parasitóides se auto-marcavam com partículas de corante ao caminharem dentro da placa após a emergência. No dia seguinte, as placas de Petri eram levadas ao campo e colocadas abertas em um recipiente, localizado no centro da área experimental (Fig. 5), sendo liberados os parasitóides marcados.

Seis liberações foram feitas. Para capturar os parasitóides marcados, 20 conjuntos de armadilhas foram dispostos em três círculos concêntricos, distando 1,4 m entre si a partir do

ponto central de liberação (Fig. 5). Cada conjunto de armadilha foi composto por uma armadilha adesiva amarela (10 X 15 cm), uma armadilha de bandeja d'água de mesma cor ($\varnothing=22$ cm) e uma gaiola com três fêmeas e dois machos adultos de *S. dentiventris* (Fig. 7). As liberações foram feitas sempre às 9:00 h e as armadilhas foram vistoriadas 4, 8, 24, 28, 32 e 48 horas após esse horário. Neste período, dados climáticos foram obtidos na área através de termo-higro-anemômetro portátil. Parasitóides capturados foram examinados em estereomicroscópio para identificação de partículas do corante utilizado como marcador (Fig. 8).

A análise da dispersão foi desenvolvida através do ajuste dos dados de recapturas por distância a modelos fenomenológicos utilizados na literatura. A distância de dispersão diária foi estimada baseada na distância de dispersão média calculada a partir das curvas ajustadas aos dados observados. Diferenças na frequência de recapturas e no padrão de atividade diário de machos e fêmeas foram comparadas através da análise do ajuste à distribuição χ^2 .



Figura 5 . Parcela de fumo utilizada no experimento de dispersão de *G. gallardoi*. Seta vermelha indica a localização central do recipiente usado para a liberação dos parasitóides marcados.



Figura 6 . Placa de Petri impregnada com pó de corante (anilina) contendo ovos de *S. dentiventris* parasitados por *G. gallardoii*. Material utilizado para a auto-marcação dos parasitóides recém-emergidos, empregados no experimento de dispersão do parasitóide no fumo.



Figura 7 . Conjunto formado por armadilha adesiva, armadilha de bandeja com água e gaiola contendo indivíduos de *S. dentiventris*, utilizados na captura de indivíduos de *G. gallardoii*, no experimento de dispersão.



Figura 8 . Indivíduo de *G. gallardoi* capturado com partículas de corante (seta). Observado em estereomicroscópio com aumento de 50 x.

1.3.5. Resposta funcional e interferência mútua de *Gryon gallardoi* (Brethes) (Hymenoptera: Scelionidae) em diferentes densidades de ovos de *Spartocera dentiventris* (Berg) (Hemiptera: Coreidae).

O presente estudo foi desenvolvido de janeiro a março de 2002. A criação de *G. gallardoi* em laboratório e a obtenção de ovos não parasitados de *S. dentiventris* foram conduzidas da mesma forma que o descrito anteriormente.

Ovos de até três dias de idade, em densidades de 12, 24, 48 e 96, foram expostos a quatro densidades diferentes de parasitóides: um, dois, quatro e oito. A exposição foi efetuada em arenas plásticas de 11cm x 11cm x 3,2cm (Fig. 9), sendo o experimento conduzido às mesmas condições de laboratório, ao longo de 24 horas. O número de repetições efetuadas por densidade de parasitóide foi dez, dez, seis e quatro para as densidades de 12, 24, 48 e 96 ovos, respectivamente. Após a exposição, os ovos foram mantidos até que o parasitismo fosse identificado pelo escurecimento dos mesmos.

O ajuste ao modelo de resposta funcional tipo II foi testado frente ao número médio de ovos parasitados nas diferentes densidades de hospedeiros oferecidas, considerando-se apenas a densidade de um parasitóide. Para isso foi utilizado o modelo randômico da equação de discos de Holling, sendo os parâmetros a' e T_m estimados pelo método dos quadrados mínimos não lineares, procedimento NLIN - método Marquardt. O índice de interferência mútua “m” foi obtido através da regressão linear da eficiência de busca “a” pela densidade de parasitóides considerada .

O número de ovos parasitados por fêmea nas diferentes densidades de hospedeiros e parasitóides foram submetidos à análise de regressão linear múltipla, sendo as médias comparadas através de análise não paramétrica de variância, teste Kruskal-Wallis. Os valores estimados de N_a , obtidos a partir de diferentes valores de a' , foram comparados com as médias observados, transformados em raiz quadrada de $x + 1$, pelo teste t . Valores de a' , estimados para as diferentes densidades de hospedeiros, foram submetidos à análise não paramétrica de variância, teste Kruskal-Wallis.



Figura 9 . Recipientes plásticos utilizados como arenas no estudo da resposta funcional e interferência mútua de *G. gallardoi* a diferentes densidades de ovos de *S. dentiventris*.

1.3.6. Modelagem da dinâmica espaço-temporal da interação *Spartocera dentiventris* (Berg) (Hemiptera: Coreidae) e *Gryon gallardoi* (Brethes) (Hymenoptera: Scelionidae) através da simulação de múltiplos agentes.

Como uma base para modelar e simular o sistema hospedeiro-parasitóide foi utilizado o programa SeSAm v.1.0.2 (Shell for Simulated Agent Systems) (Fig. 10). O presente modelo elaborado prediz a dinâmica da interação hospedeiro-parasitóide para um dado grupo de condições em um ambiente com diversas plantas (Apêndice 4). No modelo são simulados, além do ambiente, cinco agentes: hospedeiro ovo, hospedeiro ninfa, hospedeiro adulto, parasitóide imaturo e parasitóide adulto, que representam as diferentes fases de desenvolvimento do hospedeiro e do parasitóide. Com a intenção de simular de forma realista os principais aspectos da interação hospedeiro-parasitóide abordada, na modelagem dos diferentes agentes foram utilizadas informações sobre a bioecologia das espécies envolvidas, resultando no uso de 24 parâmetros derivados da literatura e dos estudos aqui anteriormente descritos.

Para avaliar a eficácia do modelo em prever a dinâmica espaço-temporal da interação percevejo-cinzentado-fumo (PCF) – *G. gallardoi* no fumo, dados de simulação foram comparados a dados obtidos através do monitoramento das populações em campo. De novembro de 2000 a março de 2001 uma plantação experimental de fumo foi monitorada com o objetivo de se estimar a população de ovos sadios e ovos parasitados de PCF e a sua distribuição espacial na área. O cultivo consistia de 270 plantas dispostas em 10 fileiras de 27 plantas, com espaçamento aproximado de 1m (Fig. 11). Estimou-se as populações através de amostragens. Cada unidade amostral foi espacialmente referenciada através de coordenadas bidimensionais, de modo que uma letra de A a J representou a fileira em que a amostra foi obtida e um número de 1 a 27 a localização da planta nessa fileira

Dados da dinâmica espaço-temporal da interação PCF – *G. gallardoi* no modelo foram obtidos através de sete simulações. Com intuito de possibilitar a comparação dos dados

simulados com aqueles observados em campo, as condições iniciais das simulações (número de plantas, número, local e momento da inserção dos indivíduos colonizadores) imitam aquelas do monitoramento de campo descritas acima. Cada simulação perfaz um período de 106 dias, sendo considerado, a título de comparação, dia 1 o dia em que foram feitas as primeiras liberações de fêmeas de PCF. A análise da qualidade do ajuste dos dados de densidade temporal dos ovos sadios e parasitados preditos aos dados observados foi feita através do cálculo do coeficiente de correlação de Pearson (r^2). Os dados preditos referem-se à média dos resultados obtidos nas sete simulações.

O modelo foi programado para fornecer dados espaciais da distribuição de ovos e parasitismo dos dias 66, 86, 96 e 106 de simulação. Uma análise preliminar da dinâmica espacial dos dados observados e simulados foi feita testando-se o ajuste destes à distribuições matemáticas conhecidas. Um teste inicial de aleatoriedade das distribuições (ajuste à distribuição Poisson) foi realizado através do cálculo do índice I. Caso constatada agregação, foi testado o ajuste à distribuição binomial negativa através do teste Mann-Whitney, obtendo-se o índice de agregação k. Além dos dados espaciais dos dias de simulação acima referidos, apenas as distribuições dos dias 66, 90, 98 e 106 dos dados de campo foram submetidos a estas análises.

Com a finalidade de avaliar os padrões de dependência de densidade espacial do parasitismo observados em campo e simulados, regressões das taxas de parasitismo pela densidade de ovos totais (sadios + parasitados) em cada planta, por ocasião de amostragem e simulação, foram desenvolvidas. Para essa análise, a proporção de ovos parasitados foi transformada para o arco-seno da sua raiz-quadrada e o número de ovos, em seu logaritmo de base 10. Plantas em que a taxa de parasitismo foi zero não foram plotadas.

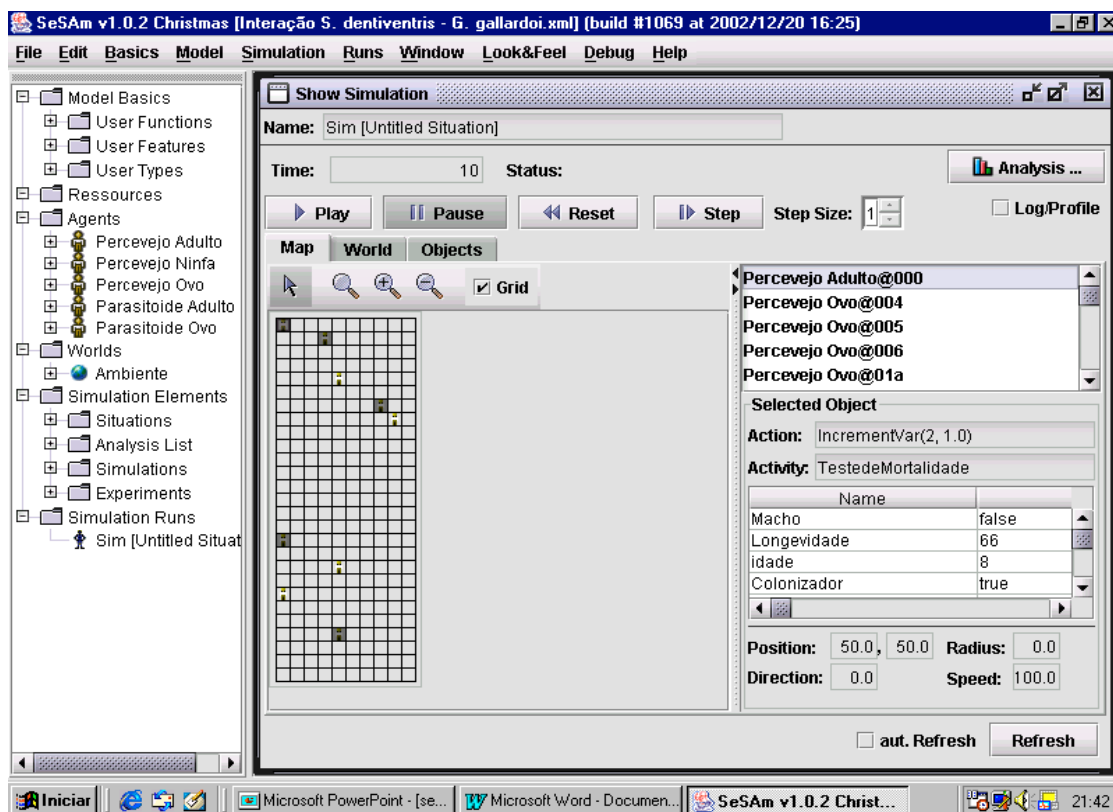


Figura 10 . Imagem de janela ativa do programa SeSam v 1.0.2, mostrando o ambiente de simulação do modelo desenvolvido para reproduzir a dinâmica espaço-temporal da interação *S. dentiventris* - *G. gallardoi*.



Figura 11 . Vista parcial de cultivo de fumo estabelecido na área experimental do Departamento de Fitossanidade da Faculdade de Agronomia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre (30° 01' S e 51° 13'O), RS.

1.4. Resultados gerais

Os aspectos abordados neste estudo geraram seis artigos, cujos principais resultados podem ser assim sumarizados:

- 1) Nenhum indivíduo de *G. gallardoi* desenvolveu-se à 15° C. A viabilidade dos parasitóides na faixa de 20 a 30°C não diferiu significativamente, alcançando 98,8%. O tempo de desenvolvimento ovo-adulto de machos e fêmeas foi inversamente proporcional ao aumento da temperatura, variando, respectivamente, de $46,2 \pm 0,13$ e $47,1 \pm 0,11$ dias (20°C) a $13,3 \pm 0,07$ e $13,4 \pm 0,06$ dias (30°C). Machos apresentaram um período médio de desenvolvimento significativamente mais curto do que fêmeas. Os valores estimados para o limite térmico inferior de desenvolvimento e para a constante térmica foram 15,5°C e 185,19GD para machos e 15,6°C e 192,31GD para fêmeas. Dada as médias climáticas de Porto Alegre (30° 01'S e 51° 13'O), RS, Brasil, *G. gallardoi* poderia apresentar 8,54 e 8,07 gerações anuais de machos e fêmeas, respectivamente.
- 2) O destino de imaturos de *G. gallardoi* foi afetado significativamente pelos diferentes tratamentos. Mais adultos do que o esperado emergiram dos ovos protegidos pelas gaiolas de voile (tratamento 1), ao passo que nos ovos totalmente expostos (tratamento 3) houve sensível diminuição na sobrevivência. O menor valor para emergência observado foi 37,87%. Esta diferença foi devido a um aumento no número de ovos sugados nos tratamentos com maior exposição, alcançando o valor de 25,25%. A predação por mastigação e os demais fatores de mortalidade (malogro ou desaparecimento) não mostraram influência significativa nos tratamentos estabelecidos.
- 3) O período médio de pré-oviposição de *G. gallardoi* foi $1,3 \pm 0,35$ dias, sendo que fêmeas foram capazes de ovipositar já no dia de sua emergência. Foi observado um período médio de oviposição de $10,1 \pm 1,74$ dias, com o pico de oviposição no segundo dia, sendo depositados ao longo dos mesmos uma média de $67,5 \pm 11,29$ ovos. O período de pós-

oviposição foi curto ($2,4 \pm 0,48$ dias). Fêmeas de *G. gallardoi* foram significativamente mais longevas que os machos, vivendo, respectivamente, $13,7 \pm 1,94$ e $10,6 \pm 1,78$ dias. A razão sexual total observada foi de 0,79.

- 4) De 699 indivíduos de *G. gallardoi* marcados e liberados, 91 foram recapturados (13,02%). Os resultados indicam que as fêmeas são menos ativas que os machos no período crepuscular. A recaptura de *G. gallardoi* não foi associada à direção média do vento em nenhuma das ocasiões de liberação. A partir de oito horas das liberações, a maioria das recapturas ocorreu em armadilhas localizadas mais distante do ponto de liberação, sugerindo que a área experimental foi pequena em relação à capacidade de dispersão do parasitóide. A partir do ajuste ao modelo geométrico da curva de densidade média de recapturas nas diferentes distâncias quatro horas após as liberações e considerando uma atividade diária de 12 horas, foi estimada uma capacidade de dispersão para fêmeas de no mínimo 7,62 m/dia.
- 5) Quando expostos a uma fêmea de *G. gallardoi*, o número médio de ovos de *S. dentiventris* parasitados aumentou gradativamente com o aumento da densidade de ovos, embora em taxas sempre decrescentes. Tal padrão ajustou-se perfeitamente à resposta funcional do tipo II (pseudo- $r^2 = 0,99$), sendo obtidos, através de análise não linear, os valores de 0,0557 e 0,9989 h para os componentes a' e T_m , respectivamente. O número máximo estimado de ovos parasitados foi 24,03, enquanto o número máximo observado foi 31 ovos. O aumento da densidade de parasitóides acarretou, de maneira geral, uma diminuição no número de ovos parasitados por parasitóide em todas densidades de hospedeiros testadas, especialmente nas densidades de quatro e oito parasitóides. Foi obtido para o índice de interferência mútua “m” o valor 0,6262.
- 6) A dinâmica temporal de *S. dentiventris* – *G. gallardoi* simulada ajustou-se muito bem aos dados obtidos em campo ($r^2 = 0,82$ para ovos sadios e $r^2 = 0,72$ para ovos parasitados). Da

mesma forma, os arranjos espaciais dos ovos e da taxa de parasitismo observados em campo foram satisfatoriamente reproduzidos através das simulações.

1.4. Considerações finais

Os objetivos determinados para esta tese foram plenamente alcançados. Algumas considerações são feitas sobre os resultados obtidos nos experimentos, sobre os métodos utilizados e os possíveis direcionamentos para futuros estudos relacionados ao tema.

- 1) *G. gallardoi* apresenta um bom potencial para controlar populações de *S. dentiventris* dado o grande número de gerações que se desenvolvem ao longo do ciclo da cultura do fumo. Além disso, a sua quase total viabilidade de desenvolvimento na maioria das temperaturas estudadas sugere uma alta capacidade de adaptação às diversas condições de campo e facilidade de sua criação massal em laboratório. Por outro lado, face a relativamente alta temperatura do limiar inferior de desenvolvimento observada, a utilização do parasitóide como agente de controle biológico em regiões de clima frio deve ser considerada com cautela.
- 2) Imaturos de *G. gallardoi* em campo estão sujeitos a altos índices de mortalidade, principalmente devido a ação de predadores. Predadores sugadores parecem ser um importante elo na dinâmica do sistema estudado. Futuros estudos devem ser orientados nesta direção, no intuito de identificar as espécies envolvidas e avaliar a contribuição de cada uma na mortalidade registrada.
- 3) Os resultados indicam que *G. gallardoi* apresenta uma capacidade reprodutiva similar em magnitude àquela observada para outras espécies de parasitóide já utilizadas como agentes de controle biológico.
- 4) Embora preliminares, os dados de dispersão de *G. gallardoi* revelam que este apresenta uma boa capacidade de movimentação, com uma distância de deslocamento diária estimada

compatível com o observado para outras espécies utilizadas no controle biológico. Como não foi constatado uma influência consistente do vento na dispersão, sugere-se que com o auxílio deste, o parasitóide possa dispersar distâncias muito maiores que as aqui registradas.

- 5) Embora a extrapolação para o campo dos parâmetros de resposta funcional e interferência mútua de parasitóides obtidos em laboratório deva ser considerada com cautela, os resultados aqui obtidos indicam que *G. gallardoi* apresenta uma capacidade limitada de promover o controle de *S. dentiventris*, quando este ocorre em densidades altas. Entretanto, em densidades baixas este controle pode ser eficaz (evitando que altas densidades sejam atingidas), principalmente se a distribuição dos parasitóides for pouco agregada.
- 6) Considerando a independência entre o processo de aquisição dos dados observados e dos dados obtidos através de simulações, o modelo obteve pleno sucesso em simular a dinâmica da interação *S. dentiventris* – *G. gallardoi* a partir do comportamento individual dos diferentes agentes. Isto revela que os parâmetros utilizados, assim como os seus valores, foram representativos do real comportamento biológico dos organismos em campo e que a estrutura do modelo reproduziu com eficiência os processos ocorrentes nas populações.
- 7) A análise do comportamento dos diferentes componentes do modelo e a sua influência na dinâmica do sistema abordado (análise de sensibilidade) serão objetos de futuros trabalhos.
- 8) Uma análise pormenorizada dos componentes do modelo pode resultar no seu aperfeiçoamento, seja pela melhor calibração dos parâmetros, seja pela eliminação de componentes ineficazes ou mesmo dispensáveis para a simulação. Desta forma, uma simplificação do mesmo pode torná-lo mais adaptável a outros sistemas hospedeiro-parasitóide, possibilitando assim o seu uso por outros pesquisadores.
- 9) Duas importantes características associadas à estabilidade de sistemas hospedeiro-parasitóide foram observadas no estudo de campo e reproduzidas no modelo – um padrão de parasitismo inversamente dependente da densidade dos hospedeiros e uma resposta

agregativa dos parasitóides em algumas regiões do sistema. Desta forma, no intuito de contribuir com a discussão desses temas, futuros estudos podem avaliar, a partir de um enfoque baseado no indivíduo, quais mecanismos são responsáveis por tais comportamentos e qual é o seu efeito na dinâmica do sistema.

10) O estudo da dinâmica de populações através de uma abordagem baseada no indivíduo, com base em modelos computacionais, pode ser uma alternativa viável para superar as limitações e a complexidade inerente ao uso de modelos populacionais analíticos. A menor complexidade associada à elaboração dos modelos de simulação pode permitir que um maior número de pesquisadores se envolvam em investigações populacionais, a despeito da sua habilidade com ferramentas matemáticas complexas. O maior realismo implícito nestes modelos, por outro lado, os torna ferramentas muito úteis para diversas áreas da ecologia aplicada, particularmente para a entomologia agrícola. Por fim, paradigmas ecológicos atuais como a heterogeneidade espacial e individual podem ser amplamente explorados nos modelos baseados no indivíduo, o que sugere que estes podem trazer grandes progressos para a teoria geral da ecologia de populações.

1.5. Referências bibliográficas

- Alen, J. C., C. C. Brewster & D. H. Slone. 2001.** Spatially explicit ecological models: a spatial convolution approach. *Chaos, Solitons and Fractals* 12: 333-247.
- Arditi, R. 1983.** A unified model of the functional response of predators and parasitoids. *J. Anim. Ecol.* 52: 293-303.
- Askew, R. R. 1971.** Parasitic Insects. Heinemann, London, 316p.
- Bancroft, J. S. & D. C. Margolies. 1999.** An individual-based model of an acarine tritrophic system: lima bean, *Phaseolus lunatus* L., twospotted spider mite, *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae) and *Phytoseiulus persimilis* (Acari: Phytoseiidae). *Ecol. Model.* 123: 161-181.
- Becker, M. & M.D. Prato. 1982.** Natalidade and natural mortality of *Spartocera lativentris* Stal, 1870 (Heteroptera: Coreidae) in the egg stage. *An. Soc. Entomol. Brasil.* 11: 269-281.
- Beddington, J. R. 1975.** Mutual interference between parasites or predators and its affect on searching efficiency. *J. Anim. Ecol.* 44: 331-340.
- Berec, L., 2002.** Techniques of spatially explicit individual-based models: construction, simulation and mean-field analysis. *Ecol. Model.* 150: 55-81.
- Blanché, S., J. Casas, F. Bigler & K. E. Janssen-VanBergeijk. 1996.** An individual model of *Trichogramma* foraging behaviour: parameter estimation for single females. *J. Appl. Ecol.* 33: 425-434.
- Caldas, B.C. 1998.** Ciclo biológico de *Corecoris dentiventris* Berg 1884 (Heteroptera: Coreidae) em cultura de fumo e morfologia das fases juvenis. Dissertação de Mestrado-Curso de Pós-Graduação em Fitotecnia. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 104p.

- Caldas, B-H. C., L.R.Redaeli & L.M.G Diefenbach. 1998.** Descrição dos estágios imaturos de *Corecoris dentiventris* Berg (Hemiptera: Coreidae). An. Soc. Entomol. Brasil. 27: 405-412.
- Caldas, B-H. C., L.R.Redaeli & L.M.G Diefenbach. 1999.** Parâmetros Reprodutivos de *Corecoris dentiventris* Berg (Hemiptera: Coreidae) em Cultura de Fumo (*Nicotiana tabacum*). An. Soc. Entomol. Brasil 28(4): 595-600.
- Caldas, B-H. C., L.R. Redaeli & L.M.G. Diefenbach. 2000.** Biology of *Corecoris dentiventris* Berg, 1884 (Hemiptera: Coreidae) in tobacco culture (*Nicotiana tabacum*). Rev. Brasil. Biol. 60(1): 173-178.
- Canto-Silva, C. R. 1999.** Aspectos da dinâmica populacional e distribuição espacial de *Corecoris dentiventris* Berg, 1884 (Heteroptera: Coreidae) em cultivo experimental de *Nicotiana tabacum* (Solanaceae). Dissertação de mestrado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Instituto de Biociências, Porto Alegre, 133p.
- Chesson, P.L. & W.W. Murdoch. 1986.** Aggregation of risk: relationships among host-parasitoid models. Am. Nat. 127: 696-715.
- Comins, H.N., M.P. Hassell & R.M. May. 1992.** The spatial dynamics of host-parasitoid systems. J. Anim. Ecol. 61: 735-748.
- Corbet, S.A. 1971.** Mandibular gland secretion of larvae of the flour moth, *Anagasta kuehniella*, contains an epideictic pheromone and elicits oviposition movements in a hymenoptera parasite. Nature Lond. 232: 481-484.
- D'arcy, W.G. 1986.** Solanaceae: biology and systematics. New York, Columbia University Press, 603p.

- De-Souza, C.E.P. & B.F. Amaral-Filho. 1999.** Ocorrência natural de parasitóides de *Leptoglossus zonatus* (Dallas) (Heteroptera: Coreidae). An. Soc. Entomol. Brasil 28(4): 757-759.
- Ferber, J. 1999.** Multi-Agents systems. An introduction to distributed artificial intelligence. Addison – Wesley, 509p.
- Gallo, D., O. Nakano, S.S. Neto, R.P.L. Carvalho, G.C. Batista, E.B. Filho, J.R.P. Parra, R.A. Zucchi, S.B. Alves & J.D. Vendramim. 1988.** Manual de entomologia agrícola. Ceres, São Paulo, 469p.
- Getz, W. M. & N. J. Mills. 1997.** Host-parasitoid coexistence and egg-limited encounter rates. Am. Nat. 148: 333-347.
- Ginot, V., C. L. Page & S. Souissi. 2002.** A multi-agents architecture to enhance end-user individual-based modelling. Ecol. Model. 157: 23-41.
- Godfray, H.C.J. & S.W. Pacala. 1992.** Agregation and the population dynamics of parasitoids and predators. Am. Nat. 140: 30-40.
- Godfray, H.C.J. 1994.** Parasitoids: Behavioral and Evolutionary Ecology. Princeton University Press, Princeton, 488p.
- Godfray, H.C.J., M.P. Hassell & R.D. Holt. 1994.** The population dynamics consequences of phenological asynchrony between parasitoids and their hosts. J. Anim. Ecol. 63: 1-10.
- Godfray, H. C. J. & J. K. Waage. 1991.** Predictive modelling in biological control: the mango mealy bug (*Rastrococcus invadens*) and its parasitoids. J. Appl. Ecol. 28: 434-453.
- Grimm, V. 1999.** Ten years of individual-based modelling in ecology: what have we learned and what could we learn in the future? Ecol. Model. 115: 129-148.
- Greathead, D. J. & A. H. Greathead. 1992.** Biological control of insect pests by insect parasitoids and predators: the BIOCAT database. Biocontrol News Info. 13: 61N-68N.

- Hassell, M.P. 1968.** The behavioral response of a tachinid fly (*Cyzenis albicans* (Fall.)) to its host, the winter moth (*Operophtera brumata* (L.)). *J. Anim. Ecol.* 37: 627-639.
- Hassell, M. P. 1978.** *The Dynamics of Arthropod Predator-Prey Systems.* Princeton University Press, Princeton, 237p.
- Hassell, M. P. 1980.** Foraging strategies, population models and biological control: a case study. *J. Anim. Ecol.* 49: 603-628.
- Hassell, M. P. 2000.** *The spatial and temporal dynamics of host-parasitoid interactions.* Oxford University Press, Oxford, 200p.
- Hassell, M.P. & R.M. May. 1973.** Stability in insect host-parasitoid models. *J. Anim. Ecol.* 42: 693-736.
- Hassell, M.P. & R.M. May. 1988.** Spatial heterogeneity and the dynamics of parasitoid-hosts systems. *Ann. Zool. Fennici* 25: 55-61.
- Hassell, M.P., R.M. May, S.W. Pacala & P.L. Chesson. 1991.** The persistence of host-parasitoid associations in patchy environments. I . A general criterion. *Am. Nat.* 138(3): 568-583.
- Hassell, M.P. & G.C. Varley. 1969.** New inductive population model for insect parasites and its bearing on biological control. *Nature* 223: 1133-1136.
- Hassell, M.P. & J.K. Waage. 1984.** Host-parasitoid population interactions. *Annu. Rev. Entomol.* 29: 89-114.
- Hassell, M.P. & H. Wilson. 1997.** The Dynamics of Spatially Distributed Host-Parasitoid Systems, p. 75-110. In D. Tilman & P. Kareiva (eds.), *Spatial Ecology – The Role of Space in Population Dynamics and Interspecific Interactions.* Princeton University Press, Princeton, 368p.
- Hastings, A. 1990.** Spatial heterogeneity and ecological models. *Ecology* 71: 426-428.

- Hawkins, B.A. 1994.** Patterns & Process in host-parasitoid interactions. Cambridge University Press, Cambridge, 190.
- Holling, C. S. 1959.** Some characteristics of simple types of predation and parasitism. Can. Ent. 91: 385-398.
- Holling, C. S. 1961.** Principles of insect predation. Annu. Rev. Entomol. 6: 163-183.
- Horn, H. S., H.H. Shugart & D. L. Urban. 1989.** Simulators as models of forest dynamics. In J. Roughgarden, R. M May & S. A. Levin (eds.), Perspectives in ecological theory. Princeton University Press, Princeton, 394p.
- Huston, M., D. DeAngelis & D. Post. 1988.** New computer models unify ecological theory. BioScience 38: 682-691.
- Jervis, M. & N. Kidd. 1996.** Insect Natural Enemies: practical approaches to their study and evaluation. Chapman & Hall, London, 491.
- Jesus, C. R., 1999.** Dinâmica populacional de *Corecoris dentiventris* Berg. 1884 (Hemiptera: Coreidae). Monografia de Bacharelado. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Porto Alegre, 67p.
- Jesus, C. R., L. R. Redaelli & H. P. Romanowski. 2002a.** Population dynamics and spatial distribution of *Spartocera dentiventris* (Berg) (Hemiptera: Coreidae) adults on *Nicotiana tabacum* L. (Solanacea). Neotrop. Entomol. 31(4): 541-549.
- Jesus, C. R. & H. P. Romanowski. 2001.** Population dynamics of *Corecoris dentiventris* Berg. 1884 (Hemiptera: Coreidae) at an experimental tobacco crop in Porto Alegre, RS – Brazil. Biotemas 14(2): 47-60.
- Jesus, C. R., H. P. Romanowski & L. R. Redaelli. 2002b.** Movement pattern of *Spartocera dentiventris* (Berg) (Hemiptera: Coreidae) in an experimental crop of *Nicotiana tabacum* L. (Solanacea). Braz. J. Biol. 62(4B): 827-834.

- Klügl, F. & F. Puppe. 1998.** The multi-agent simulation environment SeSAm. In. Proceedings of the Workshop “Simulation and Knowledge-based systems”, H. Kleine Büning (Ed.), University Paderborn.
- Langton, C. G. 1986.** Studying artificial life with cellular automata. *Physica D*22: 120-149.
- Legaspi, B. C. Jr., J. C. Allen, C. C. Brewster, J. A. Morales-Ramos & E. G. King. 1998.** Areawide management of the cotton boll weevil: use of a spatio-temporal model in augmentative biological control. *Ecol. Model.* 110: 151-164.
- Lessells, C. M. 1985.** Parasitoid foraging: Should parasitism be density dependent? *J. Anim. Ecol.* 54: 27-41.
- Loiacono, M.S. 1980.** Nota sobre tres Scelionidos parasitoides de hemipteros de la República argentina y Brasil (Hymenoptera: proctotrupeoidea). *Rev. Soc. Ent. Argentina* 39 (3-4): 173-178.
- Lomnicki, A. 1988.** Population ecology of individuals. Princeton University Press, Princeton, 223p.
- Lorek, H. & M. Sonnenschein. 1999.** Modelling and simulation software to support individual-based ecological modelling. *Ecol. Model.* 115: 199-216.
- Mamedov, A. & S. Udalov. 2002.** A computer tool to develop individual-based models for simulation of population interactions. *Ecol. Model.* 147: 53-68.
- May, R.M.1978.** Host-parasitoid systems in patchy environments: a phenomenological model. *J. Anim. Ecol.* 47: 833-843.
- May, R. M. & M. P. Hassell. 1988.** Population dynamics and biological control. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* 318: 129-169.
- Mills, N. J. & W. M. Getz. 1996.** Modelling the biological control of insect pests: a review of host-parasitoid models. *Ecol. Model.* 92: 121-143.

- Minar, N., R. Burkhart, C. Langton & M. Askenazi. 1996.** The Swarm simulation system: a toolkit for building multi-agent simulations. <http://www.santafe.edu/projects/swarm>.
- Mitchell, W.C. & R.F.L. Mau. 1971.** Response of the female Southern green stink bug and its parasite, *Trichopoda pennipes*, to male stink bug pheromones. *J. Econ. Entomol.* 64: 856-859.
- Moilanen, A. & I. Hanski. 1998.** Metapopulation dynamics: Effects of Habitat Quality and Landscape Structure. *Ecology*, 79: 2503-2515.
- Murdoch, W.W. & A. Stewart-Oaten. 1989.** Aggregation by parasitoids and predators: effects on equilibrium and stability. *Am. Nat.* 134: 288-310.
- Neumann, R. I.** Anuário brasileiro do fumo 1998. Porto Alegre. Gazeta Grupo de Comunicações, 1998, 103p.
- Nicholson, A.J. & V.A. Bailey. 1935.** The balance of animal populations. Part 1. *Proc. of the Zool. Soc. Lond.* 3: 551-598.
- Olson, R. L. & R. A. Sequeira. 1995.** An emergent computational approach to the study of ecosystem dynamics. *Ecol. Model.* 79: 95-120.
- Price, P. W. 1980.** *Evolutionary Biology of Parasites.* Princeton: Princeton University Press.
- Quicke, D. L. J. 1997.** *Parasites Wasps.* Chapman & Hall, London, 470p.
- Reeve, J. D. 1990.** Stability, variability and persistence in host-parasitoid systems. *Ecology* 71: 422-426.
- Rogers, D. J. 1972.** Random search and insect population models. *J. Anim. Ecol.* 41: 369-383.
- Rogers D. J. & M. P. Hassell. 1974.** General models for insect parasite and predator searching behaviour: interference. *J. Anim. Ecol.* 43: 239-253.
- Rohani, P. & D. Ruxton. 1999.** Dispersal-Induced Instabilities in Host-Parasitoid Metapopulations. *Theor. Popul. Ecol.* 55: 23-36.

- Ross, A.M., E. McCauley & W.G. Wilson. 1998.** Pattern Formation and the Spatial scale of Interection between Predators and their Prey. *Theor. Popul. Ecol.* 53: 108-130.
- Santos, L.M., R.S.S. Santos, L.M.G. Diefenbach & L.R. Redaelli 1998.** Avaliações da fase de ovo de *Corecoris dentiventris* Berg, 1884 (Hemiptera: Coreidae). Porto Alegre, UFRGS, X SIC (Resumos), p. 138.
- Santos, R.S.S., L.R. Redaelli & L.M.G. Diefenbach. 2001.** Ocorrência de parasitismo em ovos de *Spartocera dentiventris* (Berg) (Hemiptera: Coreidae) em cultura de fumo. *Neotrop. Entomol.* 30: 731-733.
- Santos, R.S.S., L. R. Redaelli. & L. M. G. Diefenbach. 2002.** Predação e desaparecimento de ovos de *Spartocera dentiventris* (Berg, 1884) (Hemiptera: Coreidae) em Cultura de Fumo. *Acta Biologica Leopoldensia* 24(1): 65-72.
- Santos, R.S.S., L. R. Redaelli, L. M. G. Diefenbach & L. M. Santos. 2003.** Egg parasitization of *Spartocera dentiventris* (Berg) (Hemiptera: Coreidae) in field conditions: preferential age for attack and pre-imaginal survival of parasitoids. *Acta Biologica Leopoldensia* 25(1): 103-111.
- Schaefer, C.W. & A. R. Panizzi. 2000.** Heteroptera of Economic Importance. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA, 856p.
- Schofield, P., M. Chaplain & S. Hubbard. 2000.** Mathematical Modelling of the Spatio-temporal dynamics of Host-parasitoid Systems. *Euro. Comm. Math. Theor. Biol.* 2: 12-17.
- Sequeira, R. A., P. J. H. Sharpe, N. D. Stone, K. M. El-Zik & M. E. Makela. 1991.** Object-oriented simulation: plant growth and discrete organ to organ interactions. *Ecol. Model.* 58: 55-89.
- Smith, L.B. & R. J. Downs. 1966.** Solanáceas. In: R. Reitz (ed.) *Flora ilustrada catarinense*. Itajaí, Herbário Barbosa Rodrigues, 321p.
- Solomon, M. E. 1949.** The natural control of animal populations. *J. Anim. Ecol.* 18: 1-35.

- Stiling, P.D. 1987.** The frequency of density dependence in insect host-parasitoid systems. Ecology 68: 844-856.
- Strong, D. R., J.H. Lawton & R. Southwood. 1984.** Insects on Plants. Community Patterns and Mechanisms. Oxford: Blackwell Scientific, 313p.
- Taylor, A.D. 1998.** Environmental Variability and the persistence of Parasitoid-Host Metapopulation Models. Theor. Popul. Ecol. 53: 98-107.
- Waage, J.K. & M.P. Hassell. 1982.** Parasitoids as biological control agents: a fundamental approach. Parasitology 84: 241-268.
- Walde, S. J. & W.W. Murdoch. 1988.** Spatial density dependence in parasitoids. Annu. Rev. Entomol. 33: 441-466.
- Wiedemann, L. M., C. R. Canto-Silva, H. P. Romanowski, L. R. Redaelli. 2003.** Oviposition behaviour of *Gryon gallardoi* (Hym.; Scelionidae) on eggs of *Spartocera dentiventris* (Hem.; Coreidae). Braz. J. Biol. 63(1): 133-139.
- Wylie, H.G. 1958.** Factors that effect host finding by *Nasonia vitripennis* (walk.) (Hymenoptera: Pteromalidae). Can. Entomol. 90: 597-608.

CAPÍTULO 2

Effect of temperature on the development and viability of *Gryon gallardoi* (Brethes)

(Hymenoptera: Scelionidae) parasitizing *Spartocera dentiventris* (Berg) (Hemiptera: Coreidae)

egg *

* Conforme normas do “Brazilian Journal of Biology” (apêndice 2)

**Effect of temperature on the development and viability of *Gryon gallardoi*
(Brethes) (Hymenoptera: Scelionidae) parasitizing *Spartocera dentiventris*
(Berg) (Hemiptera: Coreidae) egg**

¹C. R. CANTO-SILVA, ¹H.P. ROMANOWSKI AND ^{1,2}L. R. REDAELLI

¹ PPG Biologia Animal, UFRGS. Av. Bento Gonçalves, 9500, 91501-970, Porto Alegre, RS;

² Departamento de Fitossanidade, UFRGS. Av. Bento Gonçalves, 7712, 91540-000, Porto Alegre, RS.

E-mail: cantosilva@ig.com.br

(with 2 figures)

Palavras-chave: Insecta, fumo, percevejo-cinzeno-do-fumo, parasitóide, exigências térmicas.

Key-words: Insecta, tobacco, gray-tobacco-bug, parasitoid, thermal requirements.

Running title: Effect of temperature on the development and viability of *Gryon gallardoi*

Correspondence to: Célon Roberto Canto Silva, PPG Biologia Animal, UFRGS. Av. Bento Gonçalves, 9500, 91501-970, Porto Alegre, RS: --- (51) 33167702 / --- (51) 32866758.

Contribuição nº 414 do Departamento de Zoologia, Programa de Pós-graduação em Biologia Animal, Instituto de Biociências, UFRGS.

ABSTRACT

The development and viability of *Gryon gallardoi* (Brethes) (Hym.: Scelionidae) in *Spartocera dentiventris* (Berg) (Hem.; Coreidae) eggs were studied under four temperatures: 15, 20, 25 and $30 \pm 1^\circ \text{C}$ and a 12 h photophase. No parasitoid developed at 15°C . Otherwise, viability was up to 98.8% and did not vary significantly over the temperature range tested. The duration of development for males and females was inversely proportional to the increase in temperature, varying, respectively from 46.2 ± 0.13 and 47.1 ± 0.11 days (20°C) to 13.3 ± 0.07 and 13.4 ± 0.06 days (30°C). Males developed faster than females. The values estimated for the lower development thermic thresholds and the thermic constants were 15.5°C and 185.19 DD for males and 15.6°C and 192.31 DD for females, respectively. Given the average weather conditions of Porto Alegre ($30^\circ 01'S$ and $51^\circ 13'W$), RS, Brazil, *G. gallardoi* could develop 8.54 and 8.07 annual generations of males and females respectively. It is suggested that the low rates of parasitism observed in the field along the first generation of its host is due to the small number of *G. gallardoi* generations in this period.

RESUMO

O EFEITO DA TEMPERATURA NO DESENVOLVIMENTO E VIABILIDADE DE *Gryon gallardoi* (Brethes) (HYM.; SCELIONIDAE) PARASITANDO OVO DE *Spartocera dentiventris* (Berg) (HEM.: COREIDAE)

Foram avaliados o desenvolvimento e a viabilidade de *Gryon gallardoi* (Brethes) (Hym.; Scelionidae) em ovos de *Spartocera dentiventris* (Berg) (Hem.; Coreidae) sob quatro temperaturas constantes: 15, 20, 25 e $30 \pm 1^\circ \text{C}$ e fotofase de 12 h. Nenhum parasitóide desenvolveu-se à 15°C . A viabilidade dos parasitóides na faixa de 20 a 30°C não diferiu significativamente, alcançando 98,8%. O tempo de desenvolvimento ovo-adulto de machos e fêmeas foi inversamente proporcional ao aumento da temperatura, variando, respectivamente, de $46,2 \pm 0,13$ e $47,1 \pm 0,11$ dias (20°C) a $13,3 \pm 0,07$ e $13,4 \pm 0,06$ dias (30°C). Machos

apresentaram um período médio de desenvolvimento significativamente mais curto do que fêmeas. Os valores estimados para o limite térmico inferior de desenvolvimento e para a constante térmica foram 15,5°C e 185,19GD para machos e 15,6°C e 192,31GD para fêmeas. Dada as médias climáticas de Porto Alegre (30° 01'S e 51° 13'O), RS, Brasil, *G. gallardoi* poderia apresentar 8,54 e 8,07 gerações anuais de machos e fêmeas, respectivamente. Sugere-se que as baixas taxas de parasitismo observadas em campo na primeira geração do percevejo resultem do número reduzido de gerações do parasitóide neste período.

INTRODUCTION

The gray-tobacco-bug, *Spartocera dentiventris* (Berg) (Hemiptera: Coreidae), is a species potentially harmful to tobacco crops in Rio Grande do Sul, since it can cause winding and withering of the leaves (Parseval, 1937; Costa, 1941; Schaefer & Panizzi, 2000). Despite of this high reproductive potential (Caldas *et al.*, 1999), populations of this bug are drastically reduced under field conditions due to various environmental factors (Canto-Silva, 1999). Among these, the action of parasitoids is responsible for a significant loss in the egg stage. *Gryon gallardoi* (Brethes) (Hymenoptera: Scelionidae) is the main parasitoid species (Santos *et al.*, 2001) and was first reported for Brazil from eggs of *Spartocera lativentris*, a coreid which attacks various cultivated and non-cultivated plants (Loiacono, 1980; Becker & Prato, 1982). The species is also cited as a parasitoid of eggs of the coreid *Leptoglossus zonatus* (Dallas), an important pest of citrus and corn in southeast Brazil (De-Souza & Amaral-Filho, 1999). Despite the importance that these crops have, little is known about *G. gallardoi*. Studies on its biology and ecology are fundamental to evaluate the potential this species may have as a biological control agent.

Two generations of *S. dentiventris* develop along the tobacco cycle; the first from the end of August to December and the second one from the end of December to February (Jesus & Romanowski, 2001). Parasitism occurs in eggs of both generations, but the rate is low during

the first generation (Canto-Silva, 1999). There are many factors that may determine the levels of parasitism observed in the field; however, as Doult *et al.* (1976) highlight, the settlement of entomophagous insects is largely influenced by the effect of temperature in the development of the individuals. Thus, the understanding of the dynamics of the interaction in the field goes through the evaluation of the thermic necessities for development of the organisms involved. Such knowledge, in turn, is a fundamental piece for building population models (Powell *et al.*, 1981).

Thermic requirements have been determined for a number of Scelionidae parasitoids (James & Warren, 1991; Cividanes & Figueiredo, 1996; Torres *et al.*, 1997). However, information of this nature is still scarce for the genus *Gryon* (Nechols *et al.*, 1989) and is non-existent for *G. gallardoi*. Thus, the aim of this study was to investigate the viability and length of development of *G. gallardoi* from eggs of *S. dentiventris* under different constant temperatures, to estimate the lower thermic limit for development (t_0), the thermic constant (K) and the number of generations per month and per year possible for the species under the temperature conditions prevailing at Porto Alegre, RS, Brazil.

MATERIAL AND METHODS

The present study was developed in the “Departamento de Fitossanidade, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS)”, Porto Alegre (30°01’S and 51°13’W), RS, Brazil, from November 2000 to February 2001. *G. gallardoi* individuals were obtained from *S. dentiventris* parasitized eggs collected from tobacco areas in Venâncio Aires (29°60’ S and 52°19’ W), RS, where the species occurs abundantly.

After emergence and identification of the parasitoids, they were reared in the laboratory, in 500 ml transparent plastic bottles containing *S. dentiventris* eggs, sealed with cotton and kept horizontally at $25 \pm 1^\circ\text{C}$, with a 12-hour photophase. The parasitoids were fed on a 10% aqueous honey solution daily *ad libitum*.

Non-parasitised *S. dentiventris* eggs were obtained from an experimental crop grown close by the laboratory. *S. dentiventris* females were kept in the tobacco plants within voile fabric cages which impeded the passage of parasitoids. Groups of eggs aged less than 24 hours old were collected daily together with the part of the plant (leaf, stem) in which they were laid. These were then placed in the breeding bottles and exposed to parasitism for ca. 15 hours at $25 \pm 1^\circ$ C. After this period, the eggs were transferred to Petri dishes and reared at one of the following temperatures: 15, 20, 25 and $30 \pm 1^\circ$ C, with a 12 h photophase. Parasitised eggs can be distinguished from eggs with normal bug embryonic development (Caldas, *et al.*, 1999), by becoming characteristically darker after a few days of parasitization (Santos *et al.*, 2001). Parasitoid viability was only estimated from those eggs old enough for parasitism to be evidenced. Therefore, replications were of about 340 parasitised eggs for each temperature. Parasitoid emergence was checked daily and individuals were sexed based on antennal dimorphism (Loiacono, 1980).

The lower thermic limit of development (t_0) and the thermic constant (K) were estimated by the hyperbole method (Haddad & Parra, 1984). The possible number of generations per month was calculated taking the estimates for the thermic requirements (t_0 e K) and the total of degrees-day (DD) available during the considered period, using the formula adapted from Torres *et al.* (1997): $NG = [T (t_c - t_0)] / K$, where NG= number of generations; T= period considered (30 days) and t_c = monthly average temperatures from 1991 to 2000 in Porto Alegre, RS. The number of generations per year was obtained by adding the estimates per month.

Differences in the observed length of development for males and females were assessed by ANOVA and Tukey test. The viability at different temperatures was compared by goodness of fit to the chi-square distribution.

RESULTS AND DISCUSSION

No parasitoid developed at 15°C. Eggs presumably parasitized were kept at this temperature for as long as 90 days and no darkening in colour nor eclosion of *S. dentiventris* nymphs was ever observed. The viability of the egg-adult development of *G. gallardoi* in a range from 20 to 30°C was virtually total, reaching up to 98.8% at 20°C (Tab. 1). Only a very slight decrease was observed with the increase in temperature, but this was not significant ($\chi^2=4.1127$; $df=2$; $p=0.1279$; Tab. 1). Similar results were obtained by Corrêa-Ferreira & Moscardi (1994), who recorded approximately a 100% viability for the Scelionidae *Trissolcus basalis* (Woll.) parasitizing eggs of the pentatomid *Nezara viridula* (L.) at temperatures from 18 to 30°C in south Brazil and by Torres *et al.* (1997) who reported approximately 90% viability for the scelionids *Trissolcus brochymenae* (Ashmead) and *Telenomus podisi* Ashmead parasitizing eggs of the pentatomid *Podisus nigrispinus* (Dallas) in Minas Gerais, Brazil, in ranges from 17 to 32°C and 20° and 28°C, respectively. Nechols *et al.* (1989), on the other hand, in a study about parasitoids of the coreid *Anasa tristis* DeGeer in central USA, observed a viability of only 36% for *Gryon pennsylvanicum* (Ashmead) at 18.3°C and over 80% in the range from 21.1 to 29.4° C. Yergan (1980), in southeast USA, registered that no male and only 43.5% of the females of *T. podisi* parasitizing eggs of the pentatomidae *Podisus maculiventris* (Say) emerged at 15.5° C.

The length of development of *G. gallardoi* in *S. dentiventris* eggs was significantly diminished with increases in temperature ($p>0,05$; Fig. 1). The average length of development from egg to adult for males and females varied respectively from 13.3 ± 0.07 and 13.4 ± 0.06 days (30°C) to 46.2 ± 0.13 and 47.1 ± 0.11 days (20°C) (Tab. 1). Females bred at 25°C presented an average development period 5.7 days longer than at 30°C, while a decrease of more 5°C in temperature (20° C) resulted in an average development period about 28 days longer (Tab. 1). There was a sharp decrease in the rate of development at temperatures below

25°C (Fig. 1). Males presented a development period significantly shorter than females in all temperatures above 15° C ($p > 0,05$; Tab. 1).

More than 98% of the decrease observed for male and female rates of development could be explained by the increase in temperature (Tab. 2). The lower development thermic thresholds and the thermic constants estimated was 15.5° C and 185.19 DD for males and 15.6° C and 192.31 DD for females respectively (Tab. 2). The fact that parasitized eggs bred at 15°C did not change colour indicates a halt in development still in its initial phase, corroborating the estimated t_0 values.

The estimated lower development thermic thresholds for *G. gallardoii* may be considered high when compared with those reported for other Scelionidae species. *G. pennsylvanicum* in *A. tristis* eggs at northeast USA (Nechols *et al.*, 1989) and *Trissolcus oenone* Dodd in the *Biprorulus bibax* Breddin bug eggs at south Australia (James & Warren, 1991), both showed a value of 12.4°C for the development basal temperature. In the other hand, the estimated values are similar to the 15°C obtained for scelionids *Telenomus chloropus* Thomson and *T. basalis* in *N. viridula* in Louisiana, USA (Orr *et al.*, 1985), are close to the 14.1°C and 13.2°C obtained by Cividanes & Figueiredo (1996) for *T. brochymenae* and *T. podisi*, respectively, in *Piezodorus guildinii* (West.) eggs at southeast of Brazil and the 14.1°C obtained for *Telenomus reynoldsi* Gordh & Coker in *Geocoris punctipes* (Say) (Heteroptera; Lygaeidae) eggs, at south USA (Cave & Gaylor, 1988).

The values calculated for the thermic constant (K) of *G. gallardoii* development resulted in values next to the estimated for *T. brochymenae* and *T. podisi*, in *P. guildinii* – 199.1 e 150.7 DD, respectively (Cividanes & Figueiredo, 1996). In studies made in the Brazilian southwest for the same parasitoid species, Torres *et al.* (1997) also obtained similar values in *P. nigrispinus* – 189.2 and 214.7 DD and 177.6 and 205.3 DD for males and females respectively. Yet they are below that one obtained for *G. pennsylvanicum* which was 281 DD (Nechols *et al.*,

1989). The values of t_0 and K associated to the high survival rate observed in all temperatures for *G. gallardoi* suggest that the species may be adapted to high temperature environments, typical of tropical regions.

Taking the average temperatures per month in Porto Alegre, RS, for the last ten years *G. gallardoi* could develop 8.54 and 8.07 annual generations of males and females, respectively. The estimated possible number of generations per month for both sexes is presented in Fig. 2. According to the figure, in winter months (May to July), temperature can be a limiting factor for parasitoid development, suggesting the probability that a strategy of diapause for the species was be present. Considering the period of colonization of tobacco by *S. dentiventris* (from August on), only in November temperatures would be high enough for a first generation of parasitoids to develop, thus explaining the low rates of parasitism observed in the field along the first generation of the bug (Canto-Silva, 1999). On the other hand, the estimated number of parasitoid generations along the tobacco cycle (approximately seven) is much higher than the one observed for the bug (two generations). This can enhance the efficiency of parasitism. It is also important to highlight that after the end of the tobacco cycle, which occurs in March, prevailing temperature conditions are not as yet limiting for the development of additional generations of bugs. Perhaps alternative plants may be used, allowing the continuity of the host-parasitoid interaction.

Thus *G. gallardoi* seems to have a great potential to control populations of *S. dentiventris* given the high number of generations it may develop per season and its high viability in the various temperatures studied. However, its susceptibility to low temperatures (high threshold of lower development) may be a limiting factor in regions of cold climates.

Acknowledgements

The authors thank the Departamento de Fitossanidade, Faculdade de Agronomia - Universidade Federal do Rio Grande do Sul for use of the facilities provided on the development of this study and the 8^o Distrito de Meteorologia, Porto Alegre for weather data. Thanks are also due to Dra. Beatriz S. Corrêa-Ferreira for information and bibliography.

REFERENCES

- BECKER, M. & PRATO, M.D., 1982, Natalidade and natural mortality of *Spartocera lativentris* Stal, 1870 (Heteroptera: Coreidae) in the egg stage. *An. Soc. Entomol. Brasil*, 11: 269-281.
- CALDAS, B-H.C., REDAELLI, L.R. & DIEFENBACH, L.M.G., 1999, Parâmetros reprodutivos de *Corecoris dentiventris* Berg (Hemiptera, Coreidae) em cultura de fumo (*Nicotiana tabacum*). *An. Soc. Entomol. Brasil*, 28(4): 595-600.
- CANTO-SILVA, C.R., 1999, Aspectos da dinâmica populacional e distribuição espacial de *Corecoris dentiventris* Berg, 1884 (Heteroptera; Coreidae) em cultivo experimental de *Nicotiana tabacum* (Solanaceae). Porto Alegre, UFRGS (Dissertação de Mestrado). 148p.
- CAVE, R.D. & GAYLOR, M.J., 1988, Influence of temperature and humidity on development and survival of *Telonomus reynoldsi* (Hymenoptera: Scelionidae) parasitizing *Geocoris punctipes* (Heteroptera: Lygaeidae) eggs. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 81(2): 278-285.
- CIVIDANES, F.J. & FIGUEIREDO, J., 1996, Desenvolvimento e emergência de *Trissolcus brochymenae* (Ashmead) e *Telonomus podisi* (Hym.; Scelionidae) em diferentes temperaturas. *An. Soc. Entomol. Brasil* 25(2): 207-211.
- CORREA-FERREIRA, B.S. & MOSCARDI, F., 1994, Temperature effect on the biology and reproductive performance of the egg parasitoid *Trissolcus basalis* (Woll.) *An. Soc. Entomol. Brasil*, 23(3): 399-408.
- COSTA, R.G., 1941, Pragas de plantas cultivadas no Rio Grande do Sul. Porto Alegre, Secretaria da Agricultura, 136p.
- DE-SOUZA, C.E.P. & AMARAL-FILHO, B.F., 1999, Ocorrência natural de parasitóides de *Leptoglossus zonatus* (Dallas) (Heteroptera: Coreidae). *An. Soc. Entomol. Brasil*, 28(4): 757-759.

- DOUTT, R.L., ANNECKE, D.P. & TREMBLAY, E., 1976, Biology and host relationships in parasitoids. *in*: C.B. Huffaker & P.S. Messenger (eds.) *Theory and practice of biological control*. Academic press, New York, 788p.
- HADDAD, M.L. & PARRA, J.R.P., 1984, Métodos para estimar os limites térmicos e a faixa de desenvolvimento das diferentes fases do ciclo evolutivo dos insetos. Piracicaba, Fundação de Estudos Agrários “Luiz de Queiroz”, Ser. Agric. e Des., 12p.
- JAMES, D.G. & WARREN G.N., 1991, Effect of temperature on development, survival, longevity and fecundity of *Trissolcus oenone* Dodd (Hymenoptera: Scelionidae). *J. Aust. ent. Soc.*, 30: 303-306.
- JESUS, C. R. & ROMANOWSKI, H. P., 2001, Population dynamics of *Corecoris dentiventris* Berg. 1884 (Hemiptera: Coreidae) at an experimental tobacco crop in Porto Alegre, RS – Brazil. *Biotemas*, 14(2): 47-60.
- LOIACONO, M.S., 1980, Nota sobre tres Scelionidos parasitoides de hemipteros de la República argentina y Brasil (Hymenoptera-proctotrupeoidea). *Rev. Soc. Ent. Argentina*, 39 (3-4): 173-178.
- NECHOLS, J. R., TRACY, J. L. & VOGT, E. A., 1989, Comparative studies of indigenous egg parasitoids (Hymenoptera: Scelionidae; Encyrtidae) of the Squash Bug, *Anasa tristis* (Hemiptera: Coreidae). *J. Kansas Entom. Soc.*, 62(2): 177-188.
- ORR, D.B., BOETHEL, D.J. & JONES, W.A., 1985, Development and emergence of *Telonomus chloropus* and *Trissolcus basalis* (Hymenoptera: scelionidae) at various temperatures and relative humidities, *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 78(5): 615-619.
- PARSEVAL, M. von., 1937, As pragas do fumo do Rio Grande do Sul. *Chácaras e Quintais*, 56: 489-494.

- POWELL, J.E., SHEPARD, M. & SULLIVAN, M.J., 1981, Use of heating degree day and physiological day equations for predicting development of the parasitoid *Trissolcus basalis*. *Environ. Entomol.* 10: 1008-1011.
- SANTOS, R.S.S., REDAELLI, L. R. & DIEFENBACH, L. M. G., 2001, Ocorrência de parasitismo em ovos de *Spartocera dentiventris* (Berg) (Hemiptera: Coreidae) em cultura de fumo. *Neotrop. Entomol.*, 30(4): 731-733.
- SCHAEFER, C.W. & PANIZZI, A. R., 2000, Heteroptera of Economic Importance. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA, 856 pp.
- TORRES, J.B., PRATISSOLI, D. & ZANUNCIO, J.C., 1997, Exigências térmicas e potencial de desenvolvimento dos parasitóides *Telenomus podise* Ashmead e *Trissolcus brochymenae* (Ashmead) em ovos do percevejo predador *Podisus nigrispinus* (Dallas). *An. Soc. Entomol. Brasil* 26(3): 445-453.
- YERGAN, K.V., 1980, Effects of temperature on developmental rate of *Telenomus podisi* (Hymenoptera: Scelionidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 73(3): 339-342.

Legends:

Figure 1 – Relationship between length of development (open squares), development rate (black squares) and temperature for immature stages of *Gryon gallardoi* parasitizing *Spartocera dentiventris* egg. (T_o = Lower threshold temperature)

Figure 2 – Estimated number of generations per month (columns) of *Gryon gallardoi* parasitizing *Spartocera dentiventris* eggs and monthly average temperatures (line) at Porto Alegre (30°01'S and 51°13'W),RS, Brazil.

Table 1 – Mean development length (days) and viability (%) of *Gryon gallardoi* on *Spartocera dentiventris* egg at different temperatures, with a 12 h photofase.

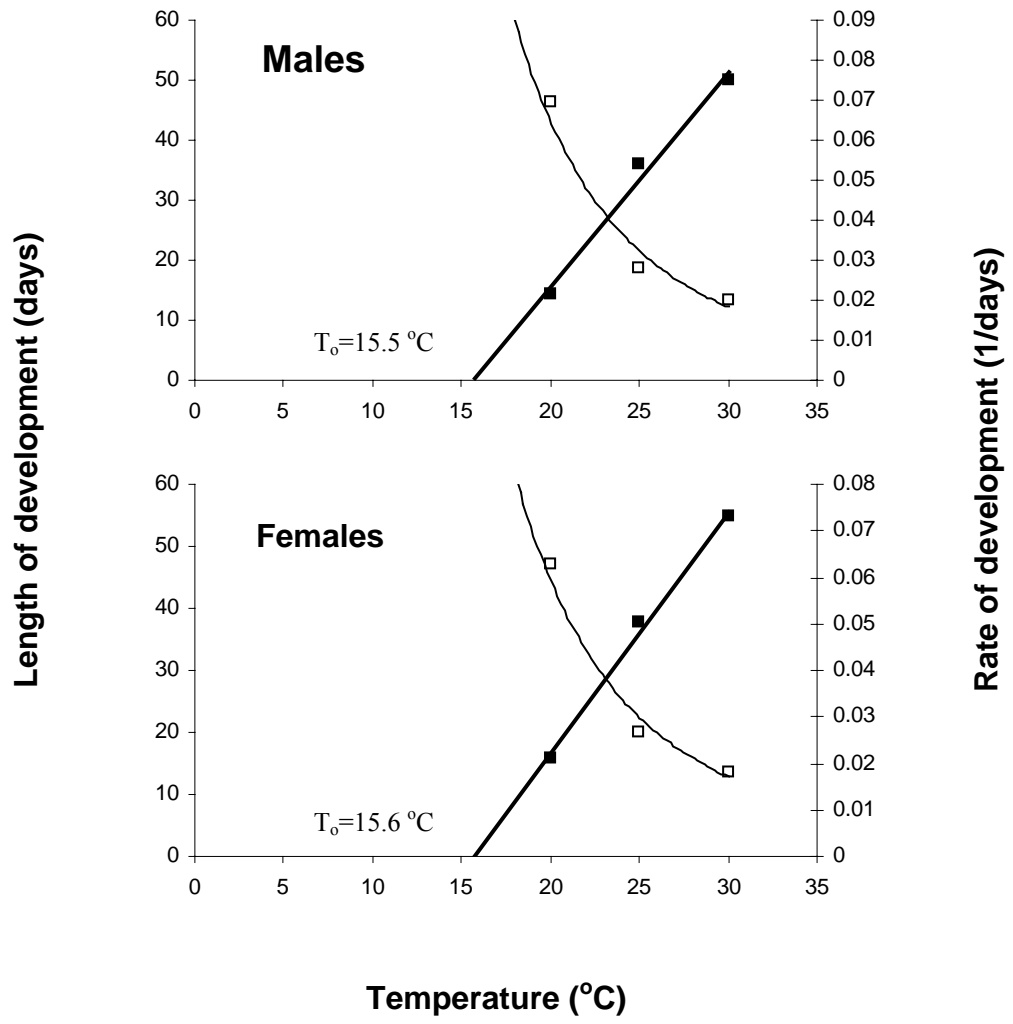
Temperature (°C)	Mean length of development (days) \pm S.E. ¹		% viability ² (n)
	Male (n)	Female (n)	
15	-	-	0.0 (300)
20	46.2 \pm 0.13 Ca (190)	47.1 \pm 0.11 Cb (146)	98.8 (340)
25	18.6 \pm 0.07 Ba (101)	19.1 \pm 0.05 Bb (231)	97.4 (341)
30	13.3 \pm 0.07 Aa (110)	13.4 \pm 0.06 Ab (214)	96.4 (336)

¹Values followed by same capital letter within columns and lower case within lines are not significantly different ($p < 0.05$; Tukey test).

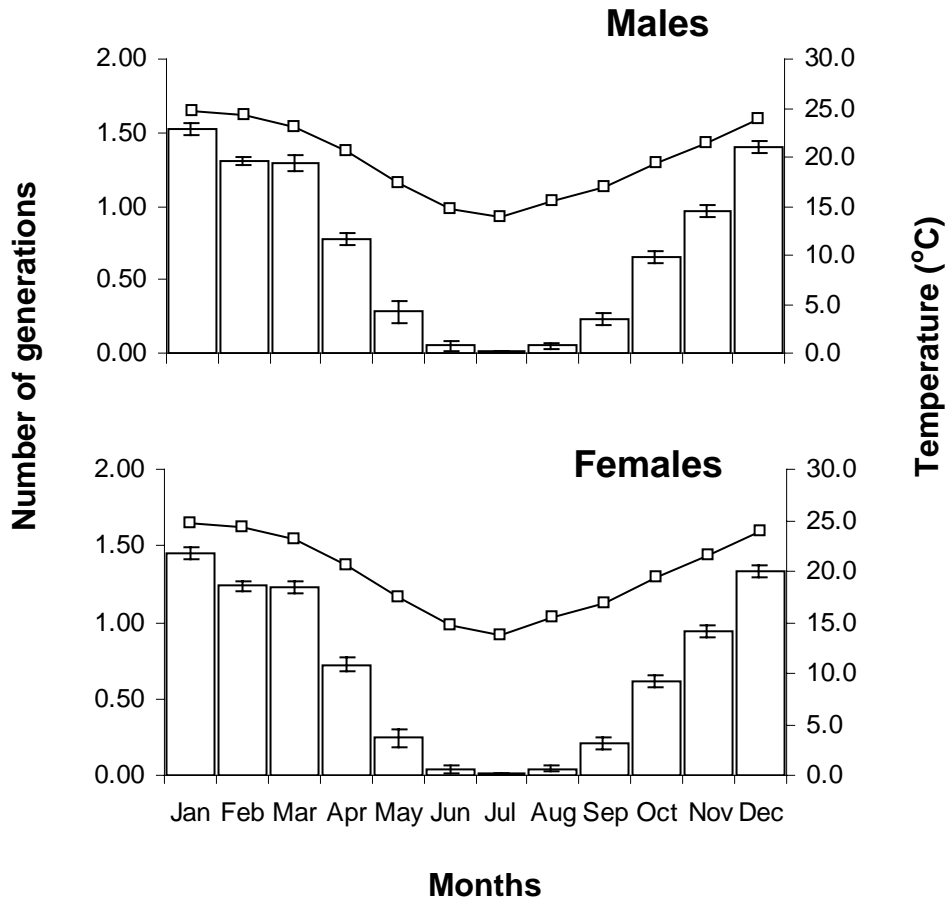
²Values are not significantly different ($\chi^2 = 4.1127$; $df = 2$; $p = 0.1279$).

Table 2 – Lower threshold temperature, thermal requirement and regression equation of *Gryon gallardoi* male and female development parasitizing *Spartocera dentiventris* egg.

Sex	Lower threshold temperature (°C)	Thermal requirement (DD)	Regression equation	r ²	p
Male	15.5	185.19	1/D= - 0.0837 + 0.0054T	0.987	0.07
Female	15.6	192.31	1/D= - 0.0812 + 0.0052T	0.995	0.04



(Figure 1)



(Figure 2)

CAPÍTULO 3

Mortalidade de imaturos de *Gryon gallardoi* (Brethes) (Hymenoptera: Scelionidae) em cultivo de fumo *

*Conforme normas da revista “Neotropical Entomology” para “comunicações científicas” (apêndice 1)

Correspondência para:
Celson Roberto Canto Silva
PPG Biologia Animal -UFRGS
Av. Bento Gonçalves, 9500
Bairro Agronomia
CEP 91501-970
Porto Alegre – RS
Telefone 0xx-51-3316-7702

**Mortalidade de imaturos de *Gryon gallardoi* (Brethes) (Hymenoptera:
Scelionidae) em cultivo de fumo**

CELSON R. CANTO-SILVA¹, HELENA P. ROMANOWSKI¹ E LUIZA R. REDAELLI^{1,2}

¹ PPG Biologia Animal, UFRGS. Av. Bento Gonçalves, 9500, 91501-970, Porto Alegre, RS;

² Departamento de Fitossanidade, UFRGS. Av. Bento Gonçalves, 7712, 91540-000, Porto

Alegre, RS. E-mail: cantosilva@ig.com.br

Contribuição nº 415 do Departamento de Zoologia, Programa de Pós-graduação em Biologia Animal, Instituto de Biociências, UFRGS.

Mortality of *Gryon gallardoi* (Brethes) (Hymenoptera: Scelionidae) immatures on tobacco crop

ABSTRACT – Immature mortality of *Gryon gallardoi* (Brethes) parasitizing eggs of *Spartocera dentiventris* (Berg) was studied on a tobacco crop (cv. Virgínia, var. K-326), in Porto Alegre (30° 01' S and 51° 13' W), RS, Brazil. From January to March 2002, 146 *S. dentiventris* egg groups of known age were confined in cages in the field with females of *G. gallardoi* to be parasitised. Subsequently, egg groups were submitted to three field treatments with growing levels of exposure to mortality factors: (1) cage confinement; (2) exposed with a sticky barrier on the plant and (3) exposed with no access restriction. Of a total of 1797 eggs, 97.6% were parasitised. The fate of *G. gallardoi* immatures was significantly affected by the treatment they were submitted to. The rate of adult emergence decreased with exposure of the eggs and was 54.8%, 46.3% and 37.9% for treatments 1, 2 and 3, respectively. These difference can be accounted to sucking predators which acted mostly upon completely exposed eggs (treatment 3- 25.3%). Failure in development did not differ between treatments but played a marked role on *G. gallardoi* immature loss (31.5%). Future work should focus on the identification of the sucking predators and on the impact of host quality for successful development.

KEY-WORDS – *Spartocera dentiventris*, parasitism, egg predation

RESUMO – A mortalidade de imaturos de *Gryon gallardoi* (Brethes) (Hymenoptera: Scelionidae) parasitando ovos de *Spartocera dentiventris* (Berg) (Hemiptera: Coreidae) foi estudada em cultivo de fumo (cv. Virgínia, var. K-326), em Porto Alegre (30° 01' S e 51° 13' O), RS, Brasil. De janeiro a março de 2002, 146 posturas de *S. dentiventris*, de idade conhecida, foram expostas ao parasitismo de *G. gallardoi*, através do seu confinamento com fêmeas do parasitóide em gaiolas de campo. Posteriormente, tais posturas foram submetidas a um de três tratamentos quanto à exposição às causas de mortalidade: (1) confinamento em gaiola; (2) livre com barreira de substância pegajosa e (3) livre sem barreira. Do total de 1797 ovos expostos ao parasitismo por *G. gallardoi* e submetidos a um dos três tratamentos, em média 97,6% foram parasitados. O destino dos imaturos de *G. gallardoi* foi afetado significativamente pelos diferentes tratamentos. A taxa de emergência de adultos decresceu com a exposição dos ovos, sendo de 54,8%, 46,3% e 37,9% para os tratamentos 1, 2 e 3, respectivamente. Esta diferença foi causada por um aumento da predação por sugadores nos tratamentos com maior exposição (tratamento 3- 25,3%). Embora não sensível aos tratamentos, o malogro foi responsável por considerável perda entre os imaturos de *G. gallardoi* (em média, 31,5%). Futuros estudos devem ser direcionados à identificação das espécies envolvidas na predação por sucção e à avaliação do efeito da qualidade do hospedeiro sobre o malogro dos parasitóides em desenvolvimento.

PALAVRAS-CHAVE – *Spartocera dentiventris*, parasitismo, predação de ovos

O percevejo-cinzento-do-fumo, *Spartocera dentiventris* (Berg) (Hemiptera: Coreidae), é uma espécie associada à planta do fumo, sendo capaz de provocar o enrolamento e murchamento das folhas atacadas (Costa 1941, Schaefer & Panizzi 2000). Dentre seus inimigos naturais, destaca-se o parasitóide *Gryon gallardoi* (Brethes) (Hymenoptera: Scelionidae), responsável por grande parte da mortalidade observada em ovos do percevejo (Santos *et al.* 2001). Face a isto, diversos estudos vêm sendo desenvolvidos para avaliar o potencial desta espécie de parasitóide como agente de controle biológico de *S. dentiventris* (Canto-Silva 2003, Wiedmann *et al.* 2003).

Um dos requisitos que confere efetividade a um inimigo natural é a rápida capacidade de resposta numérica (Doutt & DeBach 1964, Jervis & Kidd 1996). De uma maneira geral, tal capacidade é associada a uma alta fecundidade e à habilidade em localizar e atacar hospedeiros. O sucesso do desenvolvimento pré-imaginal dos parasitóides, a despeito da sua vital importância na manifestação das demais características, é um fator freqüentemente negligenciado nestas avaliações (Jervis & Kidd 1996). Quando considerado, na maioria das vezes as investigações dizem respeito ao efeito de fatores abióticos, como temperatura e umidade, ou à qualidade do hospedeiro utilizado (Cividanes & Figueiredo 1996, Torres *et al.* 1997). Escassos são os trabalhos que avaliam a ação de fatores bióticos, como predação, no sucesso do desenvolvimento pré-imaginal de parasitóides (Becker & Prato 1982, Moreira & Becker 1987).

Recentemente, Santos *et al.* (2002) registraram a predação de ovos sadios e parasitados de *S. dentiventris* por predadores sugadores em campo. Por outro lado, um estudo de campo com exclusão de predação, revelou que a viabilidade do desenvolvimento dos parasitóides de ovos de *S. dentiventris* na primeira e segunda geração do hospedeiro foi de 67,9% e 35%, respectivamente (Santos *et al.* 2003). Dados específicos quanto ao sucesso do desenvolvimento de *G. gallardoi* em campo são inexistentes. Desta forma, no intuito de contribuir para a melhor

compreensão dos fatores que afetam o controle de *S. dentiventris* por este parasitóide, o presente trabalho objetivou quantificar a mortalidade ocorrente ao longo do período de pré-emergência de *G. gallardoi* em um cultivo de fumo. Especial atenção foi dada às perdas ocorridas por predação.

A investigação foi desenvolvida de janeiro a março de 2002 em uma lavoura de fumo, cultivar Virgínia, var. K326, com 243 plantas, estabelecida em área experimental do Departamento de Fitossanidade da Faculdade de Agronomia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), Porto Alegre (30° 01' S e 51° 13' O), RS, Brasil. O espaçamento utilizado entre linhas foi de 1,20 m e entre plantas de 0,80 m. O preparo do solo e o manejo da cultura ao longo do seu ciclo foi similar ao tradicional das regiões produtoras, exceto pela não utilização de inseticida e antibrotante. Concomitantemente, estabeleceu-se em laboratório uma criação de indivíduos de *G. gallardoi*, iniciada a partir de ovos de *S. dentiventris* parasitados coletados em campo. Os parasitóides foram criados em estufa climatizada a $25 \pm 1^\circ \text{C}$, com fotofase de 12 horas.

Para investigar a mortalidade pré-imaginal dos parasitóides em campo, utilizou-se 146 posturas de *S. dentiventris*, não parasitadas, com idade conhecida. Para tal, em quatro ocasiões, cinco plantas do cultivo foram selecionadas aleatoriamente, nas quais fêmeas do percevejo foram confinadas em folhas da região apical, através do uso de gaiolas de tecido voile, que impediam a passagem de parasitóides. Durante dois dias permitia-se a oviposição e, após esse período, as fêmeas eram retiradas. As gaiolas de tecido voile eram, então, substituídas por gaiolas plásticas contendo dez fêmeas de *G. gallardoi* criadas em laboratório. Após 24 horas, as gaiolas eram retiradas e as posturas identificadas com etiquetas e os ovos contados e mapeados. Ato contínuo, as posturas foram submetidas a um de três tratamentos: (1) “confinamento em gaiola” – como controle, posturas submetidas ao parasitismo foram novamente mantidas em gaiolas de tecido voile para excluir a ação de predadores e para averiguar a eficiência do

processo de indução do parasitismo por *G. gallardoi*; (2) “livre com barreira” – as posturas foram mantidas na planta sem gaiola, entretanto, para dificultar o acesso às mesmas, estas eram circundadas por uma faixa de aproximadamente 2cm de substância pegajosa e (3) “livre sem barreira” – as posturas foram expostas sem receber nenhum tipo de restrição de acesso.

As posturas foram acompanhadas até que o destino final de todos os indivíduos foi estabelecido. Monitoramentos foram feitos a cada três dias e os ovos não parasitados e parasitados foram identificados. O parasitismo foi determinado pela coloração escura dos ovos, diferente daquela observada em ovos com desenvolvimento embrionário normal (Santos *et al.*, 2001). Adicionalmente, o estado de cada indivíduo foi monitorado ao longo do seu desenvolvimento, tendo o seu destino final classificado: desaparecido, sugado, mastigado, malogrado, ninfa eclodida e adulto emergido. Os resultados obtidos foram submetidos à análise de associação entre os três tratamentos e o destino final dos indivíduos (emergência de adulto, predado por laceração, predado por sucção e malogrado ou desaparecido).

Nas 146 posturas foram acompanhados um total de 1797 ovos. Em média, 97,6 % dos ovos expostos foram parasitados. O método de indução do parasitismo provou ser eficiente, dado que 97,4 % dos ovos submetidos ao tratamento controle foram parasitados (Tab. 1). Assim, assumiu-se que toda mortalidade observada em campo foi referente a imaturos de *G. gallardoi*.

O destino de imaturos de *G. gallardoi* foi afetado significativamente pelos diferentes tratamentos (Tab. 2; $\chi^2 = 60,423$; g.l. = 6; $p < 0,0001$). Mais adultos do que o esperado pela hipótese de independência entre destino e tratamento emergiram dos ovos protegidos pelas gaiolas de voile (tratamento 1), ao passo que nos ovos totalmente expostos (tratamento 3) houve sensível diminuição na sobrevivência. Esta diferença foi devido a um aumento no número de ovos sugados nos tratamentos com maior exposição. A predação por mastigação e os demais fatores de mortalidade (malogro ou desaparecimento) não mostraram influência

significativa com os tratamentos estabelecidos (Tab. 2). A mortalidade de imaturos de *G. gallardoi* expostos a todas causas de mortalidade foi de 62,1%.

Os resultados revelam que dois fatores são de fundamental importância para o sucesso do desenvolvimento de *G. gallardoi* em campo – o malogro e a predação por sugadores. Parcela considerável dos parasitóides malograram em seu desenvolvimento, o que pôde ser constatado pela identificação do parasitismo e posterior falha da emergência do adulto. Tal malogro pode ser associado à qualidade do recurso disponível ao hospedeiro, visto que o experimento foi realizado em período no qual as plantas de fumo já estavam senescentes. Segundo Garcia (1991), a falta ou carência de compostos essenciais no hospedeiro pode ser responsável por um desenvolvimento anormal dos parasitóides. Santos *et al.* (2003), em estudo sobre a sobrevivência de imaturos de parasitóides de ovos de *S. dentiventris* em cultivo de fumo, constataram o malogro de 65% dos ovos parasitados no período referente ao final do ciclo da cultura. O efeito da temperatura ambiental no malogro dos imaturos, por sua vez, pode ter sido reduzido, visto que a viabilidade do desenvolvimento de *G. gallardoi* à 30° C, temperatura próxima à média observada ao longo do experimento, é de aproximadamente 96% (Canto-Silva 2003).

O segundo fator determinante na mortalidade registrada em imaturos de *G. gallardoi* foi a ação de predadores sugadores. Identificada através da ausência do conteúdo em ovos intactos, esta foi responsável por 25,3% da mortalidade em posturas expostas e sem barreira (Tab. 2; tratamento 3). A predação por sugadores em ovos de *S. dentiventris* sadios e parasitados foi também observada por Santos *et al.* (2002), sendo associada à presença de um percevejo predador da família Berytidae. O aumento da predação por sugadores registrada entre os tratamentos 2 e 3 sugere que tais predadores apresentam locomoção predominantemente cursorial.

A predação de ovos parasitados tem sido relatada por inúmero autores, sendo geralmente uma das principais causas do insucesso de parasitóides imaturos (Yergan 1979, Becker & Prato 1982, Moreira & Becker 1987). No caso de *G. gallardoi*, esta parece ser relevante, de modo que futuros estudos devem ser direcionados à identificação das espécies envolvidas. Da mesma forma, o efeito da qualidade do hospedeiro sobre o malogro dos parasitóides deve ser investigado. Tais medidas contribuirão para o melhor entendimento da dinâmica da interação *S. dentiventris* – *G. gallardoi*.

Agradecimentos – Os autores agradecem ao Departamento de Fitossanidade, Faculdade de Agronomia da UFRGS pela infra-estrutura fornecida para o desenvolvimento deste estudo. Este trabalho foi subvencionado pelo CNPq, processo nº 471097/2001-2.

Literatura citada

- Becker, M. & M.D. Prato. 1982.** Natalidade and natural mortality of *Spartocera lativentris* Stal, 1870 (Heteroptera: Coreidae) in the egg stage. An. Soc. Entomol. Brasil. 11: 269-281.
- Canto-Silva, C. R. 2003.** Parâmetros bioecológicos de *Gryon gallardoi* (Brethes) (Hymenoptera: Scelionidae) e modelagem da dinâmica espaço-temporal da sua interação com *Spartocera dentiventris* (Berg) (Hemiptera: Coreidae) através da simulação de múltiplos agentes. Tese de doutorado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Instituto de Biociências, Porto Alegre, 210p.
- Cividanes, F.J. & J. Figueiredo. 1996.** Desenvolvimento e emergência de *Trissolcus brochymenae* (Ashmead) e *Telonomus podisi* (Hym.; Scelionidae) em diferentes temperaturas. An. Soc. Entomol. Brasil 25: 207-211.

- Costa, R.G. 1941.** Pragas de plantas cultivadas no Rio Grande do Sul. Porto Alegre, Secretaria da Agricultura, 136p.
- Doutt, R. L. & P. DeBach. 1964.** Some biological control concepts and questions. p. 118-142. In P. DeBach (ed.), Biological control of insects & weeds. London, Chapman and Hall, 844p.
- Garcia, M. A. 1991.** Ecologia nutricional de parasitóides e predadores terrestres. p. 289-311. In A. R. Panizzi & J. R. P. Parra (eds.), Ecologia nutricional de insetos e suas implicações no manejo de pragas. São Paulo, Manole, 359p.
- Jervis, M. & N. Kidd. 1996.** Insect Natural Enemies: practical approaches to their study and evaluation. Chapman & Hall, London, 491.
- Moreira, G. R. P. & M. Becker. 1987.** Mortalidade, no período de pré-emergência, de parasitóides de *Nezara viridula* (Linnaeus, 1758) (Heteroptera: Pentatomidae), no estágio de ovo na cultura da soja. An. Soc. Entomol. Brasil. 16: 297-313.
- Santos, R.S.S., L.R. Redaelli & L.M.G. Diefenbach. 2001.** Ocorrência de parasitismo em ovos de *Spartocera dentiventris* (Berg) (Hemiptera: Coreidae) em cultura de fumo. Neotrop. Entomol. 30: 731-733.
- Santos, R.S.S., L. R. Redaelli. & L. M. G. Diefenbach. 2002.** Predação e desaparecimento de ovos de *Spartocera dentiventris* (Berg, 1884) (Hemiptera: Coreidae) em Cultura de Fumo. Acta Biologica Leopoldensia 24: 65-72.
- Santos, R.S.S., L. R. Redaelli, L. M. G. Diefenbach & L. M. Santos. 2003.** Egg parasitization of *Spartocera dentiventris* (Berg) (Hemiptera: Coreidae) in field conditions: preferential age for attack and pre-imaginal survival of parasitoids. Acta Biologica Leopoldensia 25: 103-111.
- Schaefer, C.W. & A. R. Panizzi. 2000.** Heteroptera of Economic Importance. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA, 856p.

- Torres, J.B., D. Pratisoli & J.C. Zanuncio. 1997.** Exigências térmicas e potencial de desenvolvimento dos parasitóides *Telenomus podise* Ashmead e *Trissolcus Brochymenae* (Ashmead) em ovos do percevejo predador *Podisus nigrispinus* (Dallas). An. Soc. Entomol. Brasil 26: 445-453.
- Wiedemann, L. M., C.R. Canto-Silva, H. P. Romanowski, L. R. Redaelli. 2003.** Oviposition behaviour of *Gryon gallardoi* (Hym.; Scelionidae) on eggs of *Spartocera dentiventris* (Hem.; Coreidae). Braz. J. Biol. 63: 133-139.
- Yergan, K. V. 1979.** Parasitism and predation of stink bug egg in soybean and alfafa fields. Environ. Entomol. 8: 715-719.

Tabela 1- Número (n) e destino de ovos de *S. dentiventris* submetidos ao parasitismo por *G. gallardoi* em três tratamentos estabelecidos em cultivo de fumo. Porto Alegre (30°01'S e 51°13'O), RS, Brasil, janeiro a março de 2002. Os números entre parênteses referem-se ao número de posturas.

Tratamento	N	Destino dos ovos (%)		
		Eclosão de Ninfa	Parasitado	Malgrado
(1) Confinamento em gaiola	573 (44)	1,8	97,4	0,9
(2) Livre com barreira	590 (52)	0,7	99,3	0
(3) Livre sem barreira	634 (50)	1,7	96,2	2,1

Tabela 2 - Número (n) e destino de imaturos de *G. gallardoi* parasitando ovos de *S. dentiventris* em três tratamentos estabelecidos em cultivo de fumo. Porto Alegre (30°01'S e 51°13'O), RS, Brasil, janeiro a março de 2002. Os números entre parênteses referem-se ao número de posturas.

Tratamento	n	Destino dos imaturos (%) ¹			
		Emergência de adulto	Predado		Outro ²
			Lacerado	Sugado	
(1) Confinamento em gaiola	558 (44)	54,8	5,7	11,1	28,3
(2) Livre com barreira	586 (52)	46,3	5,6	15,9	32,3
(3) Livre sem barreira	610 (50)	37,9	3,3	25,3	33,8

¹ $\chi^2 = 60,423$; g.l. = 6; $p < 0,0001$ (análise de associação entre o destino dos imaturos e os tratamentos)

² Malogro ou desaparecimento.

CAPÍTULO 4

Reproductive parameters and longevity of *Gryon gallardoi* (Brethes) (Hymenoptera: Scelionidae) parasitizing *Spartocera dentiventris* (Berg) (Hemiptera: Coreidae) eggs *

* Conforme normas do “Brazilian Journal of Biology” (apêndice 2)

**Reproductive parameters and longevity of *Gryon gallardoi* (Brethes)
(Hymenoptera: Scelionidae) parasitizing *Spartocera dentiventris* (Berg)
(Hemiptera: Coreidae) eggs**

¹C. R. CANTO-SILVA, ¹H.P. ROMANOWSKI AND ^{1,2}L. R. REDAELLI

¹ PPG Biologia Animal, UFRGS. Av. Bento Gonçalves, 9500, 91501-970, Porto Alegre, RS;

² Departamento de Fitossanidade, UFRGS. Av. Bento Gonçalves, 7712, 91540-000, Porto Alegre, RS.

E-mail: cantosilva@ig.com.br

(with 3 figures)

Palavras-chave: Insecta, fumo, percevejo-cinzento-do-fumo, parasitóide.

Keywords: Insecta, tobacco, gray-tobacco-bug, parasitoid.

Running title: Reproductive parameters and longevity of *Gryon gallardoi*

Correspondence to: Célon Roberto Canto Silva, PPG Biologia Animal, UFRGS. Av. Bento Gonçalves, 9500, 91501-970, Porto Alegre, RS: --- (51) 33167702 / --- (51) 32866758.

Contribuição nº 416 do Departamento de Zoologia, Programa de Pós-graduação em Biologia Animal, Instituto de Biociências, UFRGS.

ABSTRACT

The fecundity, daily progeny and longevity of *Gryon gallardoi* (Brethes) (Hym.; Scelionidae) were determined under laboratory conditions, using *Spartocera dentiventris* (Berg) (Hem.; Coreidae) eggs as host. Nineteen females and 34 males of *G. gallardoi* were reared at $25 \pm 1^\circ$ C, with a 12 h photophase, fed on a 10% aqueous honey solution and provided with 25 - 30 *S. dentiventris* eggs daily. The average pre-oviposition period was 1.3 ± 0.35 days, though some females started laying from the day of emergence. In average, oviposition lasted for 10.1 ± 1.74 days, reached a peak at the second day and 67.5 ± 11.29 eggs were laid. The post-oviposition period was short (2.4 ± 0.48 days). *G. gallardoi* females lived significantly longer than males: 13.7 ± 1.94 and 10.6 ± 1.78 days, respectively. The overall sex ratio was 0.79. Results here reported on the reproductive capability of the species suggest it may have a good potential as an agent for the control of *S. dentiventris*.

RESUMO

PARÂMETROS REPRODUTIVOS E LONGEVIDADE DE *Gryon gallardoi* (BRETHES) (HYM.; SCELIONIDAE) PARASITANDO OVOS DE *Spartocera dentiventris* (BERG) (HEM.: COREIDAE)

A fecundidade, a produção diária de prole e a longevidade de *Gryon gallardoi* (Brethes) (Hym.; Scelionidae) foram determinadas em condições de laboratório, utilizando-se ovos de *Spartocera dentiventris* (Berg) (Hem.; Coreidae) como hospedeiro. Dezenove fêmeas e 34 machos de *G. gallardoi* foram acompanhados ao longo de sua vida à $25 \pm 1^\circ$ C, com fotofase de 12 h, recebendo solução aquosa de mel à 10% como alimento e grupos de 25 a 30 ovos de *S. dentiventris* para serem parasitados. O período médio de pré-oviposição foi $1,3 \pm 0,35$ dias, sendo que fêmeas foram capazes de ovipositar já no dia de sua emergência. Foi observado um período médio de oviposição de $10,1 \pm 1,74$ dias, com o pico de oviposição no segundo dia, sendo depositados ao longo dos mesmos uma média de $67,5 \pm 11,29$ ovos. O período de pós-

oviposição foi curto ($2,4 \pm 0,48$ dias). Fêmeas de *G. gallardoi* foram significativamente mais longevas que os machos, vivendo, respectivamente, $13,7 \pm 1,94$ e $10,6 \pm 1,78$ dias. A razão sexual total observada foi de 0,79. Os resultados aqui registrados sobre a capacidade reprodutiva da espécie sugerem que a mesma apresenta um bom potencial como um agente para o controle de *S. dentiventris*.

INTRODUCTION

The gray-tobacco-bug, *Spartocera dentiventris* (Berg) (Hem.: Coreidae), is a species associated to tobacco crops in Rio Grande do Sul, Brazil. The species cause losses due the winding and withering of the attacked leaves (Costa, 1941; Schaefer & Panizzi, 2000). Parasitism is the main mortality factor acting on eggs of the bug and may reach rates close to 50% in the field (Santos *et al.* 2001). Among the species of parasitoids responsible for such loss, *Gryon gallardoi* (Brethes) (Hym.: Scelionidae) is the most abundant, suggesting it may be a useful biological control agent.

Knowledge on the natural enemies reproductive capacity is fundamental for the evaluation of the potential as a biological control agent (Jervis & Kidd, 1996). Moreover, the study of the factors which influence this reproductive capacity is equally important. The relation between longevity and potential fecundity presents an indirect influence on the individuals' accomplished fecundity, as the females may die before laying all their eggs. Parameters may be generated by the study of the species longevity and fecundity, which make possible not only the comparison of the effectiveness between different natural enemies, but also the construction of models which allow a more sophisticated analysis of the interaction.

The genus *Gryon* is composed of species associated mostly to coreid bugs, many of which are pests of important crops in the northern hemisphere, in Africa and Asia (Nechols *et al.*, 1989; Asante *et al.*, 2000; Romeis *et al.*, 2000). In Brazil, *G. gallardoi* is cited as a natural enemy of coreids attacking several cultivated and non-cultivated plants (Loiacono, 1980;

Becker & Prato, 1982; De-Souza & Amaral-Filho, 1999). Yet, little is known about its role in the control of these species. Recently, aiming to understand *S. dentiventris* - *G. gallardoi* interaction on tobacco and to evaluate the use of this natural enemy as a control agent for the bug, many biology and ecology studies of these species have been carried out (Caldas *et al.*, 1999; Canto-Silva, 2003; Wiedmann *et al.*, 2003). Thus, the present work aimed to assess the reproductive biology and the longevity of *G. gallardoi* parasitizing *S. dentiventris* eggs.

MATERIAL AND METHODS

The present study was developed in the “Departamento de Fitossanidade, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS)”, Porto Alegre (30°01’S 51°13’W), RS, Brazil, from November 2000 to February 2001. *G. gallardoi* was reared in the laboratory from *S. dentiventris* parasitized eggs collected in the field from a tobacco crop. The parasitoids were kept in 500 ml transparent plastic bottles containing *S. dentiventris* eggs, sealed with cotton wool and kept at $25 \pm 1^\circ\text{C}$, 12-hour photophase. The parasitoids were fed on a 10% aqueous honey solution daily *ad libitum*. Non-parasitised *S. dentiventris* eggs were obtained from a experimental tobacco crop (type Virginia, var. k326), where *S. dentiventris* females were kept on the plants in voile fabric cages for the exclusion of parasitism.

In the laboratory, an experiment was carried out under the same breeding conditions. Newly emerged *G. gallardoi* couples (< 4 hours old) were confined in 500 ml transparent plastic bottles containing food and about 25 - 30 *S. dentiventris* freshly laid eggs (< one day old). These eggs were kept in the part of the plant where they had been laid, so that there was a minimum of manipulation. The eggs were removed and substituted for a new group of non-parasitized eggs daily until the parasitoid female died. The eggs exposed to parasitism were then reared under the same conditions until their fate could be determined. When parasitoids emerged, they were sexed and counted. Eggs still remaining after a week has lapsed since last emergence were dissected to check their content.

For the analysis of fecundity and longevity, only females which effectively produced offspring were considered. Individuals whose death was caused by accidental factors - such as injury due to manipulation or drowning in drops of the solution used as food - were excluded from the analysis. Individuals were kept in couples all the time, so that whenever a parasitoid died, it was replaced by other of the same sex. All manipulation of parasitoids was conducted with the use of CO₂. Based on these criteria, the obtained results refer to the follow-up of 19 *G. gallardoi* females and 34 males.

The results on the longevity of males and females were compared by the Mann-Whitney test (Sokal & Rohlf, 1981). The averages are presented together with their standard error.

RESULTS AND DISCUSSION

The average longevities of *G. gallardoi* males and females were 10.6 ± 1.78 and 13.7 ± 1.94 days respectively (Tab. 1). The values recorded were very variable for both sexes with modes on 1 to 5 days for males and on 6 to 10 days for females (Fig. 1). Females were significantly longer lived than males ($Z(u)=2.15$; $p=0.0314$). Maximum longevities registered were 40 and 32 days for males and females, respectively (Tab. 1). *G. gallardoi* longevity was lower than described for other species of the genus. Asante *et al.* (2000), studying the efficiency of *Gryon fulviventris* (Crawford), a parasitoid of the eggs of the coreid *Clavigralla tomentosicollis* Stal, in Nigeria, obtained an average longevity of 34.29 ± 0.5 days (laboratory conditions: 27 ± 1 °C, 50-80% relative humidity, 50% aqueous honey solution diet, no hosts offered). Studies carried out in the central region of the USA with *Gryon pennsylvanicum* (Ashmead), an egg parasitoid of *Anasa tristis* DeGeer (Hemiptera: Coreidae) reported an average longevity of 39.2 ± 12.4 days (laboratory conditions: 27 ± 1 °C, 75% relative humidity, 40% aqueous honey solution diet, hosts offered) (Nechols *et al.*, 1989). An even higher value was obtained by Romeis *et al.* (2000) for *Gryon clavigrallae* Mineo parasitizing *Clavigralla scutellaris* Spinola and *C. gibossa* (Westwood) (Hemiptera: Coreidae) in India: 55.0 ± 3.30

days for females and 28.8 ± 5.34 days for males (laboratory conditions: 25 ± 1 °C, $50 \pm 10\%$ relative humidity, non-diluted honey diet, no hosts offered). The lower longevity of *G. gallardoi* as compared to the species listed above, however, must be considered with care, since experimental conditions vary much between studies.

On the average, approximately 19% of the eggs offered to the females along their lives were parasitized (Tab. 1). *G. gallardoi* females could start laying on the day they emerged, though only 32% of them have done so. An average pre-oviposition period of 1.3 ± 0.35 days was observed (Tab. 1). On average, females laid for 10.1 ± 1.74 days ca. 67.5 ± 11.29 eggs (Tab. 1), distributed along nearly all the observed oviposition period. *G. gallardoi* fecundity is similar to that registered for *G. pennsylvanicum* (71.8 ± 23.1 eggs; Vogt & Nechols, 1993) and higher than obtained for *G. clavigrallae* (56.4 ± 4.4 eggs; Romeis *et al.*, 2000). When compared with the fecundity of other Scelionidae, it lies on an intermediate level. For *Trissolcus basalis* (Wollaston), a classical *Nezara viridula* (L.) (Pentatomidae) biological control agent, Awan *et al.* (1990) registered 233.7 eggs, in California, USA, while by Corrêa-Ferreira & Zamataro (1989) obtained 250.4 ± 52.2 eggs, in southern Brazil. On the other hand, studies with the scelionids *Telonomus podisi* Ashmead, *Trissolcus euschisti* (Ashmead) (Yergan, 1982) and *Telonomus cristatus* Johnson (Orr & Boethel, 1990) parasitizing *Podisus maculiventris* (Say) (Hem.; Pentatomidae) eggs, reproductive potentials lower than the one obtained for *G. gallardoi* are reported (39.6 ± 4.50 , 63.7 ± 6.90 and 32.2 ± 1.80 eggs, respectively)

Parasitoid fecundity can reflect the abundance or ease the hosts can be found (Price, 1974) and thus the differences of fecundity cited above can relate to the average size of the groups of eggs or egg clusters of the attacked hosts. In fact, both *P. maculiventris* and *S. dentiventris* lay groups with low numbers of eggs, on average 18.7 (Orr *et al.*, 1986) e 23.9

eggs, respectively (Caldas *et al.*, 2000). In contrast, *N. viridula*, parasitized by *T. basalis*, lays clusters of approximately 100 eggs on the average (Costa 1996).

The production of female offspring per day peaked on the second day of life (7.1 ± 1.76 eggs), and then declined as the age of the females increased (Fig. 2). Such pattern, with a peak of oviposition on the second or third day of life, is widespread not only among species of *Gryon* (Nechols *et al.*, 1989; Romeis *et al.*, 2000), but also among other genera of the Scelionidae (Powell & Shepard, 1982; Yergan, 1982; Corrêa-Ferreira & Zamataro, 1989). Male offspring was relatively constant along the parasitoid life, increasing a little towards the end of the oviposition period of the longlived females (Fig. 2). The same was observed by Corrêa-Ferreira & Zamataro (1989) for *T. basalis* females aged more than 4 days old (Australian breed) or 7 days (native breed).

All females produced an excess of females, when their pooled offspring was analysed: only 20.3 ± 1.49 % of the offspring was male and the overall sexual ratio was 0.79 (Tab. 1).

Females which lived longer oviposited more. Regression of the offspring number by the longevity of females showed a significantly positive relation ($y = 4.9464x - 0.1061$; $r^2 = 0.68$; $p = 0.0001$; Fig. 3), which suggests a high reproductive potential for the species, though strongly counterposed by the accomplished longevity. The maximum oviposition period registered was 28 days (173 eggs). This long oviposition period associated to a short post-oviposition period (2.4 ± 0.48 days on the average, Tab. 1), suggests a reproductive strategy typical of synovigenic parasitoids, that is, oocytes developing gradually along the lifespan. One may speculate that *G. gallardoi* long oviposition period is an adaptation to the also long *S. dentiventris* oviposition period (approximately 48 days; Caldas *et al.*, 1999). Such strategy would allow the parasitoid to have its reproduction synchronized with the seasonal availability of its host.

Comparison of biological parameters obtained from laboratory studies is constrained by the variety of experimental conditions of the studies. Results here reported indicate that the

species presents a fecundity similar in magnitude to that observed for other species which are used in biological control. The abundance of *G. gallardoi* in the system studied may be explained, at least in part, by such fecundity. This pattern points to a good potential of the species as a biocontrol agent of *S. dentiventris* populations. The actual efficiency of the *G. gallardoi* control depends on several factors which could act in the field upon its fecundity and on its effectiveness to locate and parasitize its host. Such aspects have been also investigated and the resulting analysis will be the subject of forthcoming papers.

Acknowledgements

The authors thank the Departamento de Fitossanidade, Faculdade de Agronomia - Universidade Federal do Rio Grande do Sul for use of the facilities provided on the development of this study and Thanks are also due to Dra. Beatriz S. Corrêa-Ferreira for information and bibliography.

REFERENCES

- ASANTE, S. K., JACKAI, E. N. & TAMO, M., 2000, Efficiency of *Gryon fulviventris* (Hymenoptera: Scelionidae) as an egg parasitoid of *Clavigralla tomentosicollis* (Hemiptera: Coreidae) in northern Nigeria. *Environ. Entomol.*, 29(4): 815-821.
- AWAN, M.S., WILSON, L.T. & HOFFMANN, M.P., 1990, Comparative biology of three geographic populations of *Trissolcus basalis* (Hym.; Scelionidae). *Environ. Entomol.*, 19(2): 387-392.
- BECKER, M. & PRATO, M.D., 1982, Natalidade and natural mortality of *Spartocera lativentris* Stal, 1870 (Heteroptera: Coreidae) in the egg stage. *An. Soc. Entomol. Brasil*, 11: 269-281.
- CALDAS, B-H.C., REDAELLI, L.R. & DIEFENBACH, L.M.G., 1999, Parâmetros Reprodutivos de *Corecoris dentiventris* Berg (Hemiptera, Coreidae) em Cultura de Fumo (*Nicotiana tabacum*). *An. Soc. Entomol. Brasil*, 28(4): 595-600.
- CALDAS, B-H. C., L.R. REDAELLI & L.M.G. DIEFENBACH. 2000. Biology of *Corecoris dentiventris* Berg, 1884 (Hemiptera: Coreidae) in tobacco culture (*Nicotiana tabacum*). *Rev. Bras. Biol.* 60: 173-178.
- CANTO-SILVA, C. R., 2003. Parâmetros bioecológicos de *Gryon gallardoi* (Brethes) (Hymenoptera: Scelionidae) e modelagem da dinâmica espaço-temporal da sua interação com *Spartocera dentiventris* (Berg) (Hemiptera: Coreidae) através da simulação de múltiplos agentes. Tese de doutorado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Instituto de Biociências, Porto Alegre, 210p.
- CORRÊA-FERREIRA, B.S. & ZAMATARO, C.E.O., 1989, Capacidade reprodutiva e longevidade dos parasitóides de ovos *Trissolcus basalis* (Wollaston) e *Trissolcus mitsukurii* Ashmead (Hymenoptera: Scelionidae). *Rev. Brasil. Biol.*, 49(2): 621-626.

- COSTA, J. A., 1996, Cultura da soja. Ed. Ivo Manica e José Antônio Costa, Brasil, 233p.
- COSTA, R.G., 1941, Pragas de plantas cultivadas no Rio Grande do Sul. Porto Alegre, Secretaria da Agricultura, 136p.
- DE-SOUZA, C.E.P. & AMARAL-FILHO, B.F., 1999, Ocorrência natural de parasitóides de *Leptoglossus zonatus* (Dallas) (Heteroptera: Coreidae). *An. Soc. Entomol. Brasil*, 28(4): 757-759.
- JERVIS, M. & KIDD, N., 1996. Insect Natural Enemies: practical approaches to their study and evaluation. Chapman & Hall, London, 491p.
- LOIACONO, M.S., 1980, Nota sobre tres Scelionidos parasitoides de hemipteros de la República argentina y Brasil (Hymenoptera-proctotrupoidea). *Rev. Soc. Ent. Argentina*, 39 (3-4): 173-178.
- NECHOLS, J. R., TRACY, J. L. & VOGT, E. A., 1989, Comparative ecological studies of indigenous egg parasitoids (Hymenoptera; Scelionidae, Encyrtidae) of the squash bug, *Anasa tristis* (Hemiptera: Coreidae). *J. Kansas Entomol. Soc.*, 62(2): 177-188.
- ORR, D.B. & BOETHEL, D.J., 1990, Reproductive Potential of *Telenomus cristatus* and *T. podisi* (Hymenoptera: Scelionidae), Two Egg Parasitoids of Pentatomids (Heteroptera). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 83(5): 902-905.
- ORR, D.B., RUSSIN, J. S., BOETHEL, D.J. & JONES, W.A., 1986, Stink bug (Hemiptera: Pentatomidae) egg parasitism in Louisiana soybean. *Environ. Entomol.*, 15: 1250-1254.
- POWELL, J. E. & SHEPARD, M., 1982, Biology of Australian and United States strains of *Trissolcus basalus*, a parasitoid of green vegetable bug, *Nezara viridula*. *Aust. J. Ecol.*, 7: 181-186.
- PRICE, P. W., 1974, Strategies for egg production. *Evolution*, 28: 76-84.

- ROMEIS, J., SHANOWER, T.G. & MADHURI, K., 2000, Biology and field performance of *Gryon clavigrallae* (Hymenoptera: Scelionidae), an egg parasitoid of *Clavigralla* spp. (Hemiptera: Coreidae) in India. *Bull. Entomol. Res.*, 90: 253-263.
- SANTOS, R.S.S., REDAELLI, L. R. & DIEFENBACH, L. M. G., 2001, Ocorrência de Parasitismo em Ovos de *Spartocera dentiventris* (Berg) (Hemiptera: Coreidae) em Cultura de Fumo. *Neotrop. Entomol.*, 30(4): 731-733.
- SCHAEFER, C.W. & PANIZZI, A. R., 2000, Heteroptera of Economic Importance. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA, 856p.
- SOKAL, R. R. & ROHLF, F.J., 1981, Biometry. 2nd ed., New York, Freeman, 859p.
- VOGT, E. A. & NECHOLS, J. R., 1993, The influence of host deprivation and host source on the reproductive biology and longevity of the squash bug egg parasitoid *Gryon pennsylvanicum* (Ashmead) (Hymenoptera: Scelionidae). *Biol. control*, 3: 148-154.
- WIEDEMANN, L.M., CANTO-SILVA, C.R., ROMANOWSKI, H. P. & REDAELLI, L.R., 2003, Oviposition behaviour of *Gryon gallardoi* (Hym.; scelionidae) on eggs of *Spartocera dentiventris* (Hem.; Coreidae). *Braz. J. Biol.*, 63(1): 133-139.
- YERGAN, K.V., 1982, Reproductive capability and longevity of the parasitic wasps *Telonomus podisi* and *Trissolcus euschisti*. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 75(2): 181-183.

Legends:

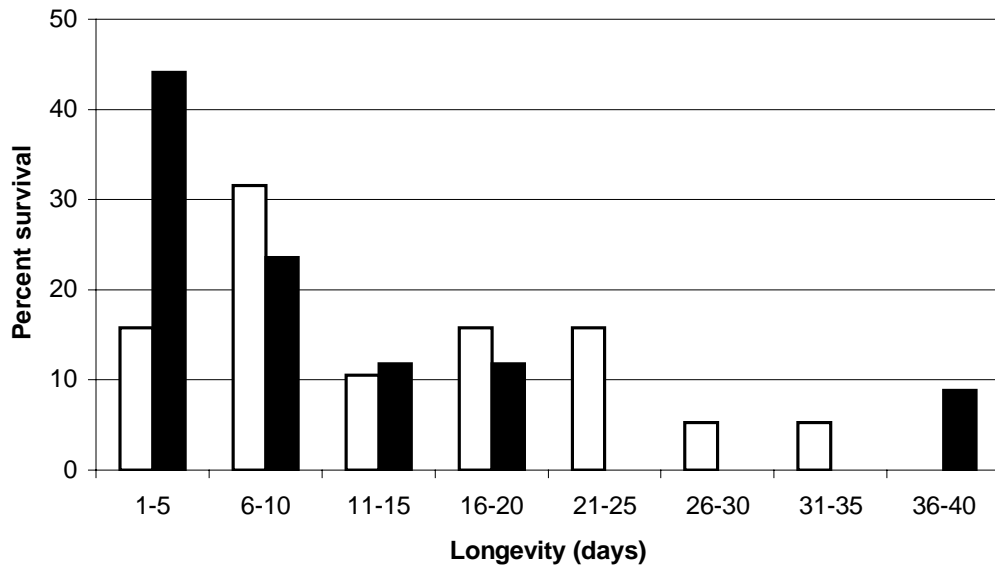
Figure 1: Percent survival of male (black blocks) and female (white blocks) *Gryon gallardoi* parasitizing *Spartocera dentiventris* eggs, reared at laboratory under $25 \pm 1^\circ$ C and 12 h photophase, fed on a 10% aqueous honey solution and provided with hosts.

Figure 2: Influence of *Gryon gallardoi* age on the production of male (black circles) and female (white circles) progeny and survival female proportion (%) under laboratory controlled conditions ($25 \pm 1^\circ$ C and 12 h photophase, fed on a 10% aqueous honey solution).

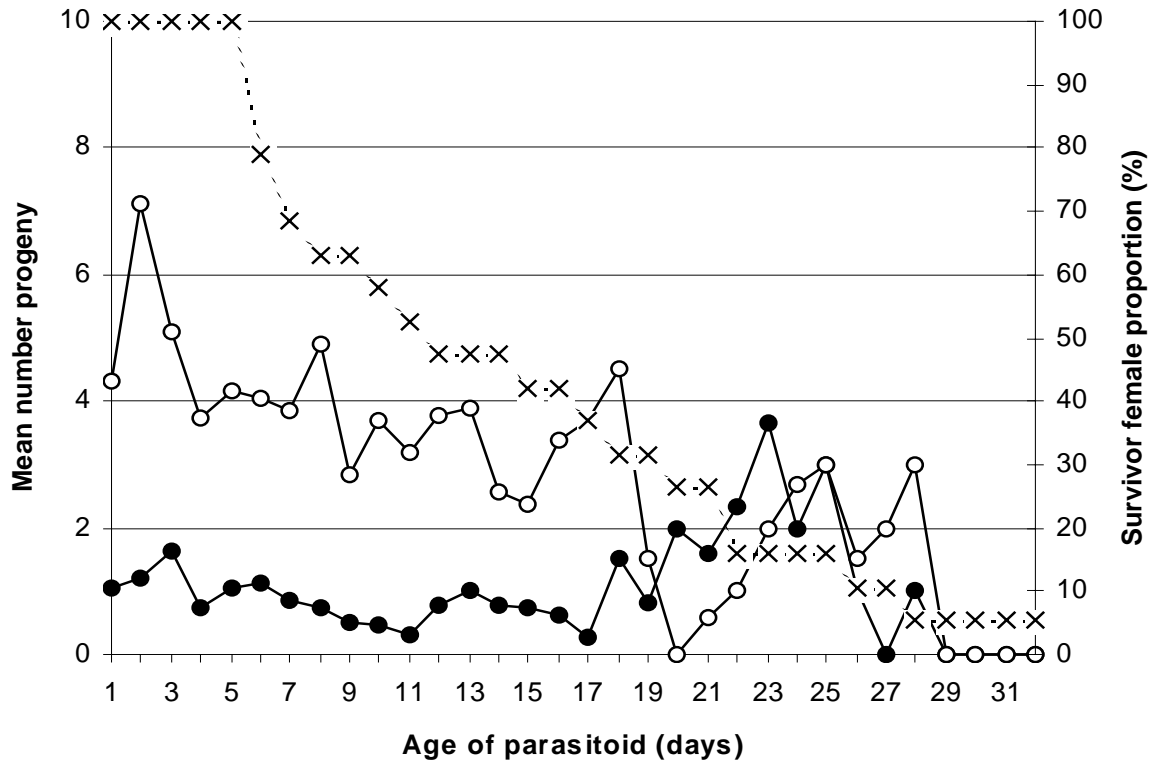
Figure 3: Female longevity and progeny of *Gryon gallardoi* on *Spartocera dentiventris* eggs in laboratory, under $25 \pm 1^\circ$ C and 12 h photophase, fed on a 10% aqueous honey solution.

Table 1 – Reproductive parameters and longevity of *Gryon gallardoi* parasitizing *Spartocera dentiventris* eggs, reared at $25 \pm 1^\circ \text{C}$ and 12 h photophase, fed on a 10% aqueous honey solution.

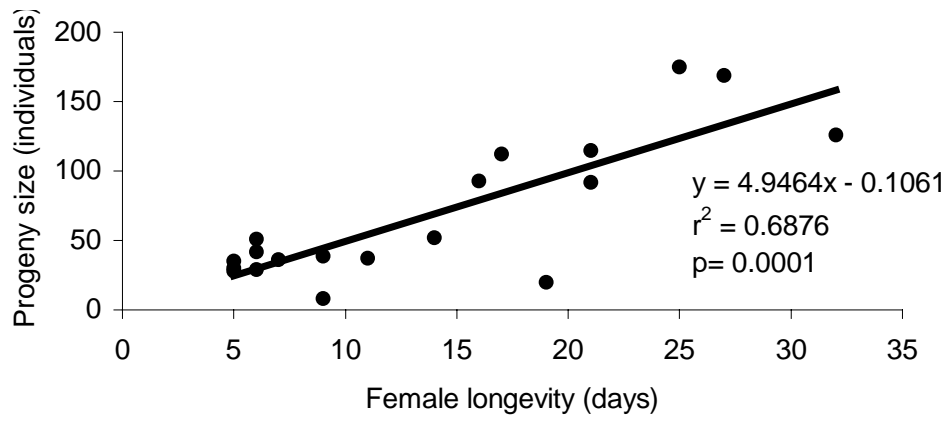
Parameter	n	Mean \pm SE	Range
Male longevity (days)	34	10.6 ± 1.78	2 – 40
Female longevity (days)	19	13.7 ± 1.94	5 – 32
% of eggs parasitised/female	19	19.3 ± 1.81	2.86 – 35.92
Pre-oviposition period (days)	19	1.3 ± 0.35	0 – 6
Oviposition period (days)	19	10.1 ± 1.74	1 – 24
Post-oviposition period (days)	19	2.4 ± 0.48	0 – 6
Progeny/female	19	67.5 ± 11.29	8 – 173
Male progeny/female (%)	19	20.3 ± 1.49	12.5 – 38.18
Overall Sex ratio	1260	0.79	-



(Figure 1)



(Figure 2)



(Figure 3)

CAPÍTULO 5

Short range dispersal of the egg parasitoid *Gryon gallardoi* (Brethes) (Hymenoptera:

Scelionidae) in tobacco *

* Conforme normas do “Brazilian Journal of Biology” (apêndice 2)

**Short range dispersal of the egg parasitoid *Gryon gallardoi* (Brethes)
(Hymenoptera: Scelionidae) in tobacco**

¹ C. R. CANTO-SILVA, ² R. KOLBERG, ^{1,2} H.P. ROMANOWSKI AND ^{1,3} L. R. REDAELLI

¹ PPG Biologia Animal, UFRGS. Av. Bento Gonçalves, 9500, 91501-970, Porto Alegre, RS;

² Departamento de Zoologia, UFRGS. Av. Bento Gonçalves, 9500, 91501-970, Porto Alegre, RS;

³ Departamento de Fitossanidade, UFRGS. Av. Bento Gonçalves, 7712, 91540-000, Porto Alegre, RS. E-

mail: cantosilva@ig.com.br

(with 5 figures)

Palavras-chave: Insecta, parasitismo, *Gryon gallardoi*, movimento, marcação-recaptura.

Keywords: Insecta, parasitism, *Gryon gallardoi*, movement, mark-recapture.

Running title: Short range dispersal of the egg parasitoid *Gryon gallardoi*

Correspondence to: Célson Roberto Canto Silva, PPG Biologia Animal, UFRGS. Av. Bento Gonçalves, 9500, 91501-970, Porto Alegre, RS: --- (51) 33167702 / --- (51) 32866758.

Contribuição nº 417 do Departamento de Zoologia, Programa de Pós-graduação em Biologia Animal, Instituto de Biociências, UFRGS.

ABSTRACT

A mass mark-recapture experiment was carried out to study the short range dispersal of *Gryon gallardoi* (Brethes) (Hymenoptera: Scelionidae) in tobacco. Parasitoids emerged in the laboratory were marked by dye powder. Six separate field trials were conducted in January/February 2002 in which marked parasitoids were released at the same time. Dispersal was determined by the recapture of individuals in groups of traps arranged in three concentric circles placed at 1.4 m intervals from the central point of release. Traps were checked 4, 8, 24, 28, 32 and 48 h after parasitoid release and weather data were recorded at two hour-intervals from 9:00 to 17:00 at the site. Of the 699 marked parasitoids released, 91 were recaptured (13.02%). Females were less recaptured during late afternoon, suggesting they are less active than males after dusk. *G. gallardoi* recaptures were not associated to average wind direction in any trials. After eight hours of release recaptures occurred mostly at the traps farthest from the release point, suggesting that experimental area was small relative to the dispersal capacity of the parasitoid. Fitting four hours after release density-distance curve to geometric model and considering a daily activity of 12 hours, a the female dispersal capacity was estimated of at least 7.6 m/day. Values reported here must be considered as indicative of the potential for active dispersal under the particular experimental conditions. It is possible that *G. gallardoi* may disperse downwind much farther than recorded in this study.

RESUMO

DISPERSÃO DE CURTO ALCANCE DO PARASITÓIDE DE OVOS *Gryon gallardoi*
(Brethes) (HYMENOPTERA: SCELIONIDAE) NO FUMO

Um experimento de marcação e recaptura foi desenvolvido para estudar a dispersão de curto alcance de *Gryon gallardoi* (Brethes) (Hymenoptera: Scelionidae) no fumo. Parasitóides emergidos em laboratório foram marcados com pó de corante. Em seis ocasiões distintas de janeiro a fevereiro de 2002 foram feitos experimentos de campo nos quais parasitóides

marcados foram liberados ao mesmo tempo. A dispersão foi determinada pela recaptura de indivíduos em grupos de armadilhas dispostas em três círculos concêntricos com intervalos de 1,4 m a partir do ponto central de liberação. As armadilhas foram monitoradas 4, 8, 24, 28, 32 e 48 horas após a liberação dos parasitóides e dados climáticos foram obtidos a cada duas horas das 9:00 às 17:00, na área experimental. De 699 parasitóides marcados liberados, 91 foram recapturados (13,02%). Fêmeas foram menos recapturadas ao final da tarde, sugerindo que elas são menos ativas que os machos no período crepuscular. A recaptura de *G. gallardoi* não foi associada à direção média do vento em todas as ocasiões de liberação. Após oito horas das liberações, a maioria das recapturas ocorreram em armadilhas localizadas mais distante do ponto de liberação, sugerindo que a área experimental foi pequena em relação a capacidade de dispersão do parasitóide. A partir do ajuste da curva de densidade média de recapturas nas diferentes distâncias aferida 4 horas após as liberações ao modelo geométrico e considerando uma atividade diária de 12 horas, foi estimada uma capacidade de dispersão para fêmeas de no mínimo 7,62 m/dia. Os valores aqui apresentados devem ser considerados como um indicativo do potencial para a dispersão ativa nas condições particulares do experimento. É possível que *G. gallardoi*, com a ajuda do vento, possa dispersar distâncias muito maiores do que a registrada neste estudo.

INTRODUCTION

The interplay between environmental heterogeneity and individual movement is an extremely important aspect of ecological dynamics (Turchin, 1998). Therefore, the quantification of movement patterns of organisms is a necessary information to provide support for theories on spatial dynamics and population management.

Dispersal is a major trait of the life-history of insects, being often believed to be a stabilizing force in their population dynamics (Stein *et al.*, 1994). Dispersal patterns of herbivore insects on agroecosystems have been associated to pest outbreaks (Kareiva, 1982).

On the other hand, studies on natural enemies dispersal have demonstrated the importance of movement on the efficiency in inundative releases (Saavedra *et al.*, 1997; McDougall & Mills, 1997) and on the establishment of introduced insects for the control of insect pests (Hopper & Roush, 1993). Physical factors, such as wind, temperature and humidity may influence dispersal patterns of biocontrol agents, particularly for small organisms as parasitoids, and thus play an important role on biological control by inundative releases. Despite the critical role of movement, there is a striking lack of information on the flight behaviour and mobility of biocontrol agents (Corbett & Rosenheim, 1996).

Studies on insect dispersal generally consist on mass mark-recapture (MMR), that is, on marking a large number of organisms, releasing them at a particular point in space and recapturing individuals later, after they have had an opportunity to move around (Turchin, 1998). A crucial step in this technique is the method for marking insects. Several methods used for general insects are unreliable for small and delicate parasitoids (Hagler *et al.*, 2002). In such cases, methods in which manipulation is minimum, such as self-marking with fluorescent or other type of dye powder are advisable (Corbett & Rosenheim, 1996). The end product of a MMR study is a “density-distance data” and quantitative analysis are carried out by testing the adjustment to some functional relationships derived from phenomenological or mechanistic models (Turchin, 1998).

The gray-tobacco-bug, *Spartocera dentiventris* (Berg) (Hemiptera: Coreidae), is a species associated with the tobacco crop and may cause economic losses by the winding and withering of the leaves attacked (Schaefer & Panizzi, 2000). Previous experiments concerning the role of the egg parasitoid *Gryon gallardoi* (Brethes) (Hym.; Scelionidae) on the control of *S. dentiventris* have demonstrated that this species is responsible for about 50% of the egg mortality observed for the bug (Santos *et al.*, 2001). Several laboratory and field studies have been addressed to investigate the *G. gallardoi* - *S. dentiventris* interaction (Wiedmann *et al.*,

2003; Canto-Silva, 2003). Jesus *et al.* (2002a; 2002b) studied the spatial dispersion and movement pattern of the coreid on tobacco plants. The dispersal of *G. gallardoi*, however, had not yet been investigated. Thus, this study was conducted to obtain information on how *G. gallardoi* disperse about the tobacco crop, focusing on the diel pattern of movement, the general influence of weather factors on displacement and the distance covered in short range dispersal.

MATERIALS AND METHODS

The work was carried out at the “Departamento de Fitossanidade, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul” in Porto Alegre (30° 01' S and 51° 13' W), RS, Brazil, in January/February 2002.

G. gallardoi was reared from field-collected parasitised *S. dentiventris* eggs. The parasitoids were kept in transparent plastic bottles (500 ml) in the laboratory (25 ± 1°C, 12-hour photophase) and provided with food (10% aqueous honey solution) *ad libitum*. Non-parasitised less than 24 h-old *S. dentiventris* egg groups were provided daily to maintain the parasitoid population. These eggs were obtained from an experimental tobacco crop, where *S. dentiventris* females were kept on the plants, in voile fabric cages which impeded field parasitisation.

A tobacco plot close by the laboratory was used for the *G. gallardoi* dispersal study. Eighty one plants, 0.8 m apart along rows and 1.0 m between rows (Fig. 1), were managed according to usual practices for commercial crops, except in that insecticides and anti-budding were not applied.

The day before the trial, Petry dishes with a known number of eggs parasitised by *G. gallardoi* at an advanced stage of development were impregnated with non-water soluble powder dye. Different colors of dye powder were used in each release trial. Self-marking occurred when individuals emerged from their hosts and walked about the dish. The following day, the dishes with newly-emerged marked parasitoids were placed in the field suspended by a

trellis 1.50 m high from the ground and then opened. After half an hour, dishes were removed and the number of non emerged and dead parasitoids remaining in the dishes were counted. Thus, the number of parasitoid released was determined. The sex ratio for the species was previously determined under similar rearing conditions (0.79; Canto-Silva, 2003). Thus, the number of males and females released could be estimated based on this ratio and emerged adults did not need to be manipulated, thus keeping disturbance to a minimum.

Six separate release trials were conducted in January/February 2002, when marked parasitoids were released at the centre of the experimental area. To recapture marked *G. gallardoi*, twenty trap groups were arranged in three successive concentric circles placed 1.4 m apart starting from the central release point and then from each other (Fig. 1). Each trap group was composed by double-sided yellow sticky traps (10 X 15 cm) and by a yellow water trap ($\varnothing=22$ cm) fastened to a trellis about 1 m above the ground. Three females and two males of *S. dentiventris* were kept within voile cages in the plants close to the each trap group. Except for these, the plot remained free of *S. dentiventris* individuals during release trials. Parasitoids were released at 9:00 in all trials and then six checks were carried out along the two following days: 4, 8, 24, 28, 32 and 48 h after release. Parasitoids captured were examined under stereomicroscope to determine whether they were marked.

At sampling days, the air temperature and humidity and the wind direction and speed were monitored at the release point with portable thermo-higro-anemometer at two hour-intervals from 9:00 to 17:00 h. To assess the influence of wind on the displacement of recaptured parasitoids, the average wind direction was calculated for the period over which dispersal was monitored in each mark-recapture trial (NE= 0° , SE= 90° , etc.). A line was drawn through the central point and perpendicular to the average wind direction, yielding two sectors. Then, recaptures were classified as upwind or downwind to the release point based on their

direction relative to this line. A χ^2 analysis was carried out to determine whether recaptures could be associated to wind direction.

Recapture rate was calculated based on the number of parasitoids marked by the number which were recovered on the traps. The small scale of the area did not generate data which could be subject to stronger quantitative analysis, such as adjustment to diffusion models (Turchin, 1998). Dispersal analysis was performed by the adjustment of density-distance data to phenomenological models used in the literature (Taylor, 1978). The daily dispersal distance was estimated based on median dispersal distance calculated from the fitted density-distance curve (Turchin, 1998).

Differences on the frequency of recapture and diel pattern between males and females were compared through goodness of fit to a χ^2 distribution (Sokal & Rohlf, 1981).

RESULTS AND DISCUSSION

A total to 699 parasitoids were released on the six trials and, subsequently, 157 individuals of *G. gallardoi* were captured on the traps, of which 91 were marked. The recapture rate was 13.02% (Tab. 1). Given the number of parasitoids released and the number of traps, recapture rate can be considered relatively high. Previous studies have lower rates. Messing *et al.* (1995) using baited yellow plastic traps and a large number of released *Psytalia fletcheri* (Silvestri) (Hymenoptera: Braconidae) in three crops obtained a recapture rate of 0.6%. Bressan & Teles (1991) studying *Anastrepha* spp. (Diptera: Tephritidae) in an orchard observed a rate of 6.7%. On the other hand, Corbett & Rosenheim (1996) obtained an average recapture rate about 21% for three release trials of the minute parasitoid *Anagrus epos* Girault (Hymenoptera: Mymaridae) using sticky card traps.

Most of the parasitoids captured (57.9%) were marked, supporting the efficiency of the marking method. Also, only few dye particles marked the body of parasitoids, thus, suggesting that minimal potential effects on their behaviour or survivorship. Bressan & Teles (1991) found

the same for *Anastrepha* spp. (Diptera: Tephritidae) marked with metallic complex dye (anilin). In the present work, although the marking method have reached success, particles of dye were sometimes hard to detect under stereomicroscope. Thereby, the use of dye particles must be considered with parsimony, particularly when compared to fluorescent powder, that is easily detectable under high-intensity illumination (Corbett & Rosenheim, 1996).

In the whole, more males (51) were recaptured than females (40). This ratio was significantly different from expected based on the estimated sex ratio for the species (0.79; Canto-Silva, 2003) ($\chi^2= 63.20$; d.f= 1; $p < 0.0001$). When data is analysed by the time of the day recaptures took place, sex ratio was close to expected for most of periods (13:00, $\chi^2= 2.39$, d.f= 1, $p= 0.122$; 17:00, $\chi^2= 2.39$, d.f= 1, $p= 0.122$; 13:00, $\chi^2= 0.07$, d.f= 1, $p= 0.794$; 17:00, $\chi^2= 1.86$, d.f= 1, $p= 0.173$) (Fig.2). In fact, recaptures of males were more numerous only at 9:00 h for two successive days ($\chi^2= 77.47$, d.f= 1, $p < 0.0001$ and $\chi^2= 18.34$, d.f= 1, $p < 0.0001$) (Fig. 2). Since individuals monitored at 9:00 h refer to recaptures occurred after 17:00 h of the previous day, it is suggested an after dusk pattern of activity for males. Laboratory observations have shown males and females of *G. gallardoi* are active in the morning. In contrast, during evening wasps present resting behaviour. A cyclical resting behaviour pattern was also observed by Vogt & Nechols (1991) for *Gryon pennsylvanicum* (Ashmead) (Hymenoptera: Scelionidae) under laboratory and field conditions. Asante *et al.* (2000) observed the same pattern for *Gryon fulviventris* (Crawford) (Hymenoptera: Scelionidae), an egg parasitoid of *Clavigralla tomentosicollis* Stal (Hemiptera; Coreidae), with adults actives only during the day (i.e., from 06:00 to 17:00 hours). Thus, it is probable that the males recorded at 9:00 h in this work refer to recaptures occurred during late afternoon / dusk hours, suggesting that females are less active than males in this period. Besides, it is interesting that females tolerate high daily temperature and low humidity, since their active behaviour coincides with peak daily field

temperatures (about 30° C) during the experimental trials (Fig. 3). This is a very important feature for a potential biocontrol agent.

The average wind direction over the two days of the trials were 258.8°, 215°, 225°, 61.88°, 77.4° e 198° for the six trials, respectively (Fig. 4). Taking these values as a reference, most recaptures in each trial were downwind (60%, 61.5%, 58.8%, 55%, 50% and 80% for the six trials, respectively) (Fig. 4). However, a χ^2 analysis did not evidenced these as significantly different from random dispersal with respect to wind direction in any of the trials ($\chi^2= 0.2$; d.f= 1; p= 0.655; $\chi^2= 1.4$; d.f= 1; p= 0.239; $\chi^2= 0.5$; d.f= 1; p= 0.467; $\chi^2= 0.2$; d.f= 1; p= 0.655; $\chi^2= 0$; d.f= 1; p= 1; $\chi^2= 1.8$; d.f= 1; p= 0.179, respectively for the six trials). Average wind speeds for the trials were, respectively, 0.5, 0.9, 0.4, 1.4, 1.0 e 0.4 m/s, with a maximum of 3.9 m/s at 15:00 of the fourth trial.

Since most egg parasitoids are small insects, one would expected their flight speed to be low and therefore their ability to fly against prevailing winds to be rather limited (Chapman, 1982). Thus a pattern of downwind dispersal would be expected. However, this is not always clearly observed for parasitoid dispersal. Messing *et al.* (1995) reported a clear downwind dispersal only for males of *P. fletcheri* in mixed crops. Females presented as much downwind as upwind dispersal, this pattern being associated to positive anemotaxis to odours carried on the wind. Saavedra *et al.* (1997), studying the dispersal of *Trichogramma pretiosum* (Riley) (Hymenoptera: Trichogrammatidae) in cotton registered that the average wind speed on the release days was low, allowing uniform parasitoid dispersal in the experimental area. Likewise, there were no indications that wind speed influenced the dispersal of *Trissolcus basalus* (Wollaston) (Hymenoptera: Scelionidae) in tomato crops (Justo *et al.*, 1997). Corbett & Rosenheim (1996), have observed an upwind pattern for *A. epos* dispersal in grape vineyards, and suggested this could arise from moderate wind speeds or by dispersal below the crop canopy where wind speeds are lower and upwind flight, oriented toward chemical cues, is

easier. Since recaptures of *G. gallardoi* were random with respect to wind direction, it is possible that the low average wind speed observed have had little influence on parasitoid dispersal. Furthermore, it is also possible that parasitoids dispersed beneath the top of the tobacco canopy. The rejection of upwind dispersal may point to little influence of the wind on movement based on chemical cues.

The number of recaptured individuals per trap placed at each 1.4 m intervals from the central release point at different times along two days was averaged by hour and is shown on Fig. 5. Except for four and eight hours after releases, the average number of recaptures in all monitored times increased when distance in relation to central point increased (Fig. 5). At eight hours, most of the individuals was recaptured at 1.4 m, although the average number of recaptures at 4.2 m have been larger than at 2.8 m from release point. Only four hours after release recaptures presented a decreasing gradient as distance of central point increased (Fig. 5). This decline in density from a centre of dispersal is much reported on the entomological literature (Taylor, 1978; Greatti & Zandigiacomo, 1995; Messing *et al.*, 1995; McDougall & Mills, 1997) and is the basic premise of phenomenological models (Tilman, 1998). This density decline results because few organisms will travel very far (as a result of tendency to settle or due to limited life span) and due to dilution of individual numbers in a larger area at increased distances from the center (Turchin, 1998). Another factor responsible for this decline has been reported in dispersal investigations using sentinel eggs, in which newly emerged parasitoids tend to oviposit in or near the colony in which they had developed (Weisser & Völki, 1997). Sometimes, as reported here, this density decline decreases over time (McDougall & Mills, 1997). Therefore the distance recapture pattern depends on: (i) the parasitoid behaviour, (ii) the time after release and (iii) the size of the experimental area considered. Since the recapture pattern after eight hours seems to present saturation in larger distances from the release point (Fig. 5), it is suggested that experimental area was small relative to the dispersal capacity of the

parasitoid. Thus the appropriate time for measuring dispersal of *G. gallardoi* in the present study was four hours after release, only this subset being used to estimate dispersal distance (Fig. 5).

Fitting exponential, logarithmic and geometric empirical models (Taylor, 1978) to the density-distance curve four hours after release, showed that the geometric model presented the best agreement although not significantly ($r^2 = 0.98$; $p = 0.09$; Fig. 5). According to Taylor (1978), this model was used for to describe viruses and insect dispersal. Based on the model fitted an average distance displacement of 2.54 m/ 4 h was calculated. Results here reported indicate little activity of females after dusk. Thus, to estimate *G. gallardoi* female daily distance displacement a 12 hour period of daily activity was assumed, yielding a dispersal capacity of at least 7.62 m/day. This value is similar to those reported by Messing *et al.* (1995) and McDougall & Mills (1997), who observed predominantly recapture and parasitism (on sentinel eggs) in distances from the release point lower than 15 m for *P. fletcheri* and *Trichogramma platneri* Nagarkatti (Hymenoptera: Trichogrammatidae), respectively. For *G. pennsylvanicum*, Yasuda & Tsurumachi (1995) reported recaptures in baited traps 50 m away from the release point three days after release, in downwind direction.

Values reported here must be considered as preliminary approximations of *G. gallardoi* dispersal since based on limited data. It is considered also that estimated displacement values refer to active movement, since as related above, little influence of wind on the parasitoid dispersal could be detected. It is possible that downwind dispersal of *G. gallardoi* could be more pronounced than registered.

Acknowledgements

The authors thank the Departamento de Fitossanidade, Faculdade de Agronomia - Universidade Federal do Rio Grande do Sul for use of the facilities provided on the development of this study. This work was supported by CNPq, process nº 471097/2001-2.

REFERENCES

- ASANTE, S. K., JACKAI, E. N. & TAMO, M., 2000, Efficiency of *Gryon fulviventris* (Hymenoptera: Scelionidae) as an egg parasitoid of *Clavigralla tomentosicollis* (Hemiptera: Coreidae) in northern Nigeria. *Environ. Entomol.*, 29(4): 815-821.
- BRESSAN, S. & TELES, M. C., 1991, Recaptura de adultos marcados de *Anastrepha* spp. (Diptera: Tephritidae) liberados em apenas um ponto do pomar. *Revta. Bras. Ent.*, 35(4): 679-684.
- CANTO-SILVA, C. R., 2003, Parâmetros bioecológicos de *Gryon gallardoi* (Brethes) (Hymenoptera: Scelionidae) e modelagem da dinâmica espaço-temporal da sua interação com *Spartocera dentiventris* (Berg) (Hemiptera: Coreidae) através da simulação de múltiplos agentes. Tese de doutorado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Instituto de Biociências, Porto Alegre, 210p.
- CHAPMAN, R. F., 1982, The insects: structure and function. Harvard University Press, Cambridge, MA., 919p.
- CORBETT, A. & ROSENHEIM, J. A., 1996, Quantifying movement of a minute parasitoid, *Anagrus epos* (Hymenoptera: Mymaridae), using fluorescent dust marking and recapture. *Biol. Control*, 6: 35-44.
- GREATTI, M. & ZANDIGIACOMO, P., 1995, Postrelease dispersal of *Trichogramma brassicae* Bezdenko in corn fields. *J. Appl. Ent.*, 119: 671-675.
- HAGLER, J. R., JACKSON, C. G., HENNEBERRY, T. J. & GOULD, J. R., 2002, Parasitoid mark-release-recapture techniques – II. Development and application of a protein marking technique for *Eretmocerus* spp., parasitoids of *Bemisia argentifolii*. *Biocontrol Science and Technology*, 12: 661-675.

- HOPPER, K. R. & ROUSH, R. T., 1993, Mate finding, dispersal, number released, and the success of biological control introductions. *Ecol. Entomol.*, 18: 321-331.
- JESUS, C. R.; REDAELLI, L. R. & ROMANOWSKI, H. P., 2002a, Population dynamics and spatial distribution of *Spartocera dentiventris* (Berg) (Hemiptera: Coreidae) adults on *Nicotiana tabacum* L. (Solanacea). *Neotrop. Entomol.*, 31(4): 541-549.
- JESUS, C. R.; ROMANOWSKI, H. P. & REDAELLI, L. R., 2002b, Movement pattern of *Spartocera dentiventris* (Berg) (Hemiptera: Coreidae) in an experimental crop of *Nicotiana tabacum* L. (Solanacea). *Braz. J. Biol.*, 62(4B): 827-834.
- JUSTO, H. D., SHEPARD, B. M. & ELSEY, K., 1997, Dispersal of the egg parasitoid *Trissolcus basalus* (Hymenoptera: Scelionidae) in Tomato. *J. Agric. Entomol.*, 14(2): 139-149.
- KAREIVA, P., 1982, Experimental and mathematical analyses of herbivore movement: quantifying the influence of plant spacing and quality on foraging discrimination. *Ecol. Monogr.*, 52(3):261-282.
- McDOUGALL, S. J. & MILLS, N. J., 1997, Dispersal of *Trichogramma platneri* Nagarkatti (Hym., Trichogrammatidae) from point-source releases in an apple orchard in California. *J. Appl. Ent.*, 121: 205-209.
- MESSING, R. H., PURCELI, M. F. & KLUNGNESS, L. M., 1995, Short range dispersal of mass-reared *Psytalia fletcheri* (Hymenoptera: Braconidae), parasitoids of *Bactrocera cucurbitae* (Diptera: Tephritidae). *Environ. Entomol.*, 24(5): 1338-1343.
- SAAVEDRA, J. L. D., TORRES, J. B. & RUIZ, M. G., 1997, Dispersal and parasitism of *Heliothis virescens* eggs by *Trichogramma pretiosum* (Riley) in cotton. *J. Pest Manag.*, 43(2): 169-171.

- SANTOS, R.S.S., REDAELLI, L. R. & DIEFENBACH, L. M. G., 2001, Ocorrência de Parasitismo em Ovos de *Spartocera dentiventris* (Berg) (Hemiptera: Coreidae) em Cultura de Fumo. *Neotrop. Entomol.*, 30(4): 731-733.
- SCHAEFER, C.W. & PANIZZI, A. R., 2000, Heteroptera of Economic Importance. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA, 856 p.
- SOKAL, R. R. & ROHLF, F.J., 1981, Biometry. 2nd ed., New York, Freeman, 859p.
- STEIN, S. J., PRICE, W. P., CRAIG, T. P. & ITAMI, J. K., 1994, Dispersal of a galling sawfly: implications for studies of insect population dynamics. *J. Anim. Ecol.*, 63: 666-676.
- TAYLOR, R. A. J., 1978, The relationship between density and distance of dispersing insects. *Ecol. Entomol.*, 3: 63-70.
- TURCHIN, P., 1998, Quantitative analysis of movement: measuring and modeling population redistribution in animals and plants. 1st ed., Sunderland, Sinauer associates, 396p.
- WEISSER, W. W. & VÖLKI, W., 1997, Dispersal in the aphid parasitoid, *Lysiphlebus cardui* (Marshall) (Hym., Aphidiidae). *J. Appl. Ent.*, 121: 23-28.
- WIEDEMANN, L.M., CANTO-SILVA, C.R., ROMANOWSKI, H. P. & REDAELLI, L.R., 2003, Oviposition behaviour of *Gryon gallardoi* (Hym.; scelionidae) on eggs of *Spartocera dentiventris* (Hem.; Coreidae). *Braz. J. Biol.*, 63(1): 133-139.
- VOGT, E. A. & NECHOLS, J. R., 1991, Diel activity patterns of the squash bug egg parasitoid *Gryon pennsylvanicum* (Hymenoptera: Scelionidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 84(3): 303-308.
- YASUDA, K. & TSURUMACHI, M., 1995, Influence of male adults of the leaf-footed plant bug, *Leptoglossus australis* (Fabricius)(Heteroptera: Coreidae), on host-searching of the egg parasitoid *Gryon pennsylvanicum* (Ashmead) (Hymenoptera: Scelionidae). *Appl. Entomol. Zool.*, 30(1): 139-144.

Legends:

Figure 1: Sketch of the experimental plot arrangement showing tobacco plants (points), trap groups (white blocks) and release point (black block) used for evaluation of *Gryon gallardoi* dispersal. Porto Alegre (30° 05' S and 51° 13' W), RS, Brazil, Jan./Feb. 2002. Letters indicates cardinal points.

Figure 2: Average number of recaptured males and females of *Gryon gallardoi* per hour at each time of monitoring along two successive days after release in a tobacco plot. Porto Alegre (30° 05' S and 51° 13' W), RS, Brazil, Jan./Feb. 2002.

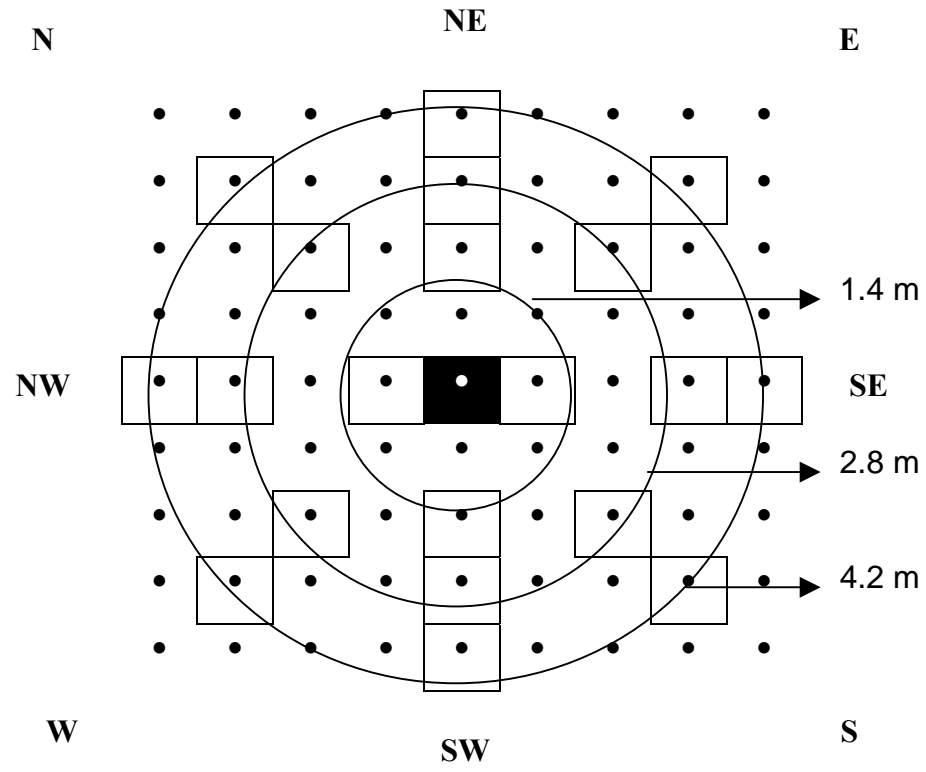
Figure 3: Average air temperature (line) and humidity (columns) along the day during the experimental trials of *Gryon gallardoi* dispersal in a tobacco plot. Porto Alegre (30° 05' S and 51° 13' W), RS, Brazil, Jan./Feb. 2002.

Figure 4: Distribution of *Gryon gallardoi* recaptures (numbers) in relation to line (discontinue line) drawn perpendicular to the average wind direction (arrow) in six mark-recapture trials, determining downwind and upwind dispersal. Number in the left corner refer to average wind direction. Porto Alegre (30° 05' S and 51° 13' W), RS, Brazil, Jan./Feb. 2002.

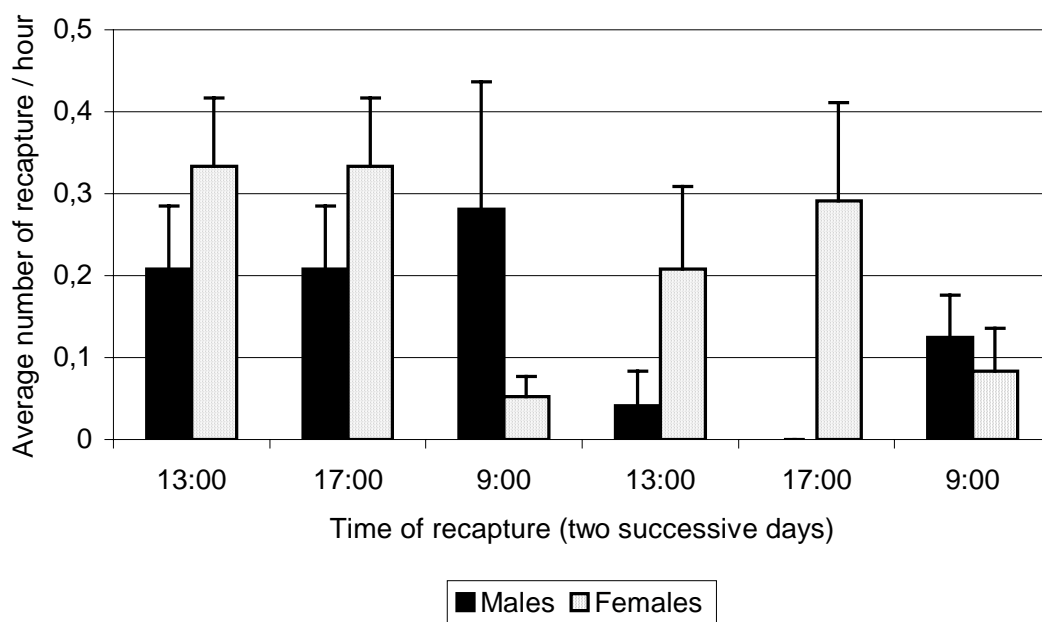
Figure 5: Average number of *Gryon gallardoi* recaptures per trap placed at 1.4 m intervals from the central release point within a tobacco plot at six time after release. Porto Alegre (30° 05' S and 51° 13' W), RS, Brazil, Jan./Feb. 2002.

Table 1 – Number and frequency of recaptured marked individuals of *G. gallardoi* in six mark-recapture trials. Porto Alegre (30° 05' S e 51° 13' O), RS, Brasil, Jan./Feb. 2002.

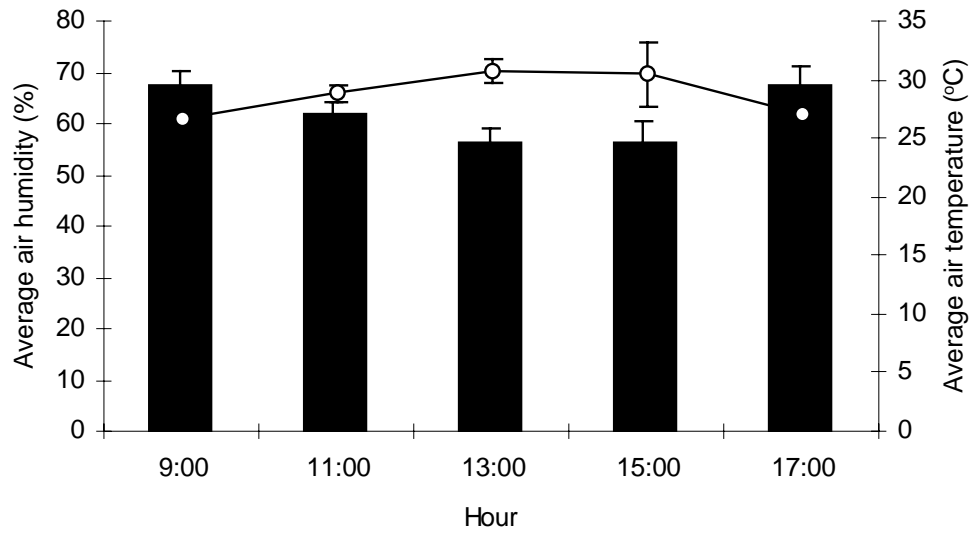
Trial	Release day	N	Recaptured (n)	Recaptured Rate (%)
1	Jan 23	138	5	3.62
2	Jan 29	133	26	19.55
3	Feb 05	128	17	13.28
4	Feb 08	73	20	27.40
5	Feb 10	100	18	18.00
6	Feb 12	127	5	3.94
	TOTAL	699	91	13.02



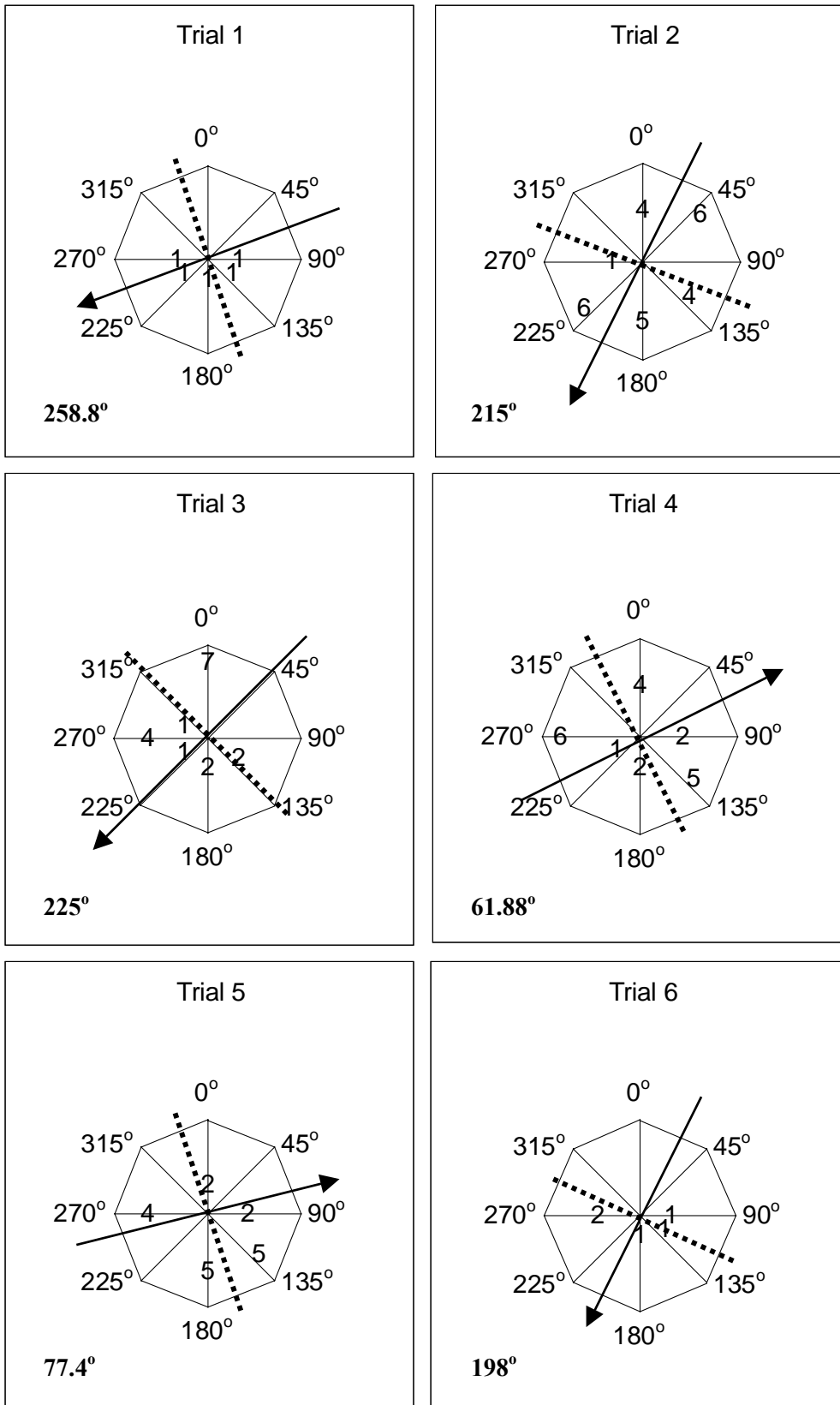
(Figure 1)



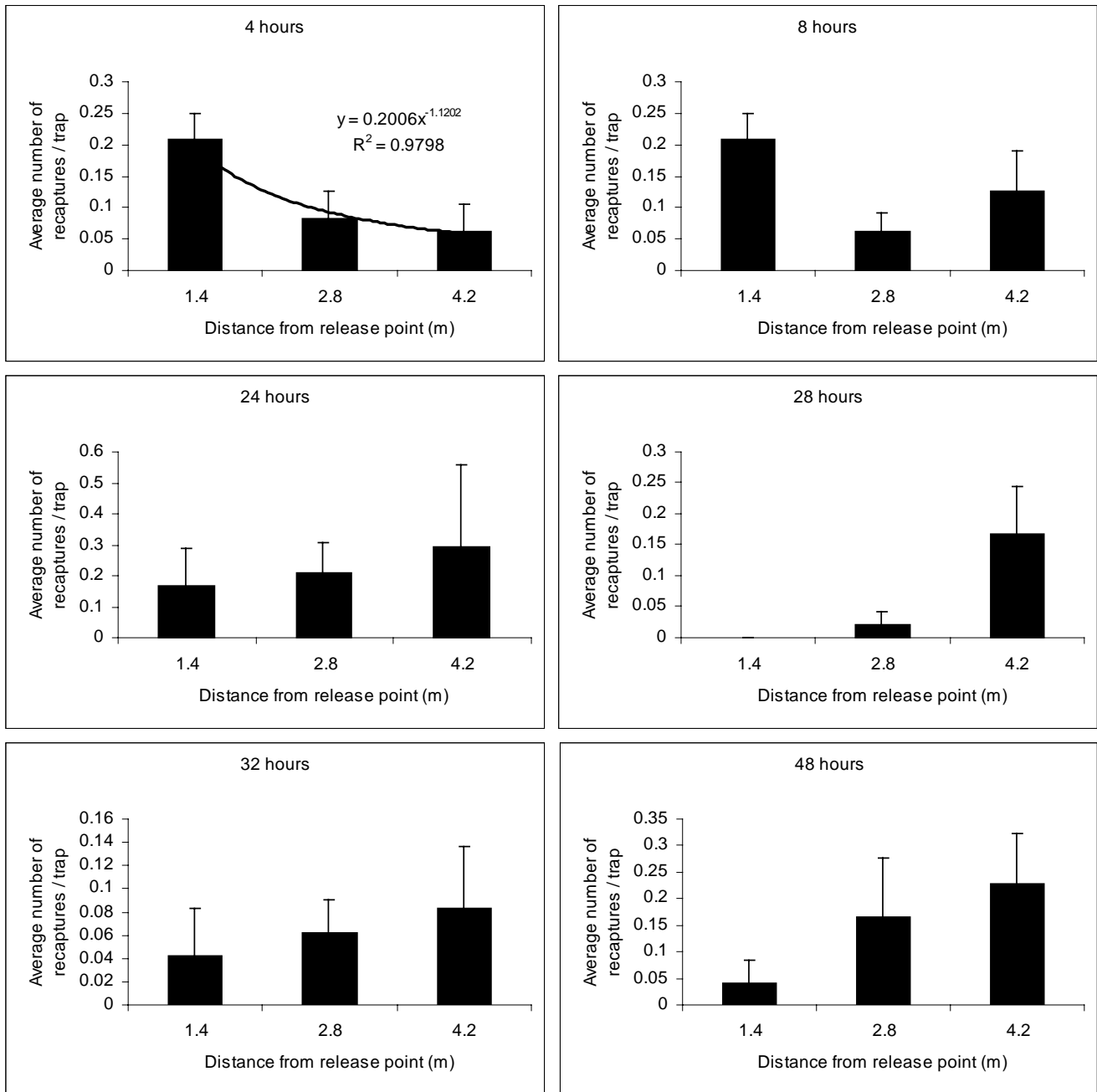
(Figure 2)



(Figure 3)



(Figure 4)



(Figure 5)

CAPÍTULO 6

Resposta funcional e interferência mútua de *Gryon gallardoi* (Brethes) (Hymenoptera: Scelionidae) em diferentes densidades de ovos de *Spartocera dentiventris* (Berg) (Hemiptera: Coreidae) *

* Conforme normas da revista "Neotropical Entomology" (apêndice 1)

Correspondência para:
Celson Roberto Canto Silva
PPG Biologia Animal -UFRGS
Av. Bento Gonçalves, 9500
Bairro Agronomia
CEP 91501-970
Porto Alegre – RS
Telefone 0xx-51-3316-7702

**Resposta funcional e interferência mútua do *Gryon gallardoi* (Brethes)
(Hymenoptera: Scelionidae) em diferentes densidades de ovos de *Spartocera
dentiventris* (Berg) (Hemiptera: Coreidae)**

CELSON R. CANTO-SILVA¹, HELENA P. ROMANOWSKI¹ E LUIZA R. REDAELLI^{1,2}

¹ PPG Biologia Animal, UFRGS. Av. Bento Gonçalves, 9500, 91501-970, Porto Alegre, RS;

² Departamento de Fitossanidade, UFRGS. Av. Bento Gonçalves, 7712, 91540-000, Porto

Alegre, RS. E-mail: cantosilva@ig.com.br

Contribuição n° 418 do Departamento de Zoologia, Programa de Pós-graduação em Biologia Animal, Instituto de Biociências, UFRGS.

Functional response and mutual interference of *Gryon gallardoi* (Brethes)

(Hymenoptera: Scelionidae) to different *Spartocera dentiventris* (Berg) (Hemiptera: Coreidae) egg densities

ABSTRACT - The functional response and the mutual interference of *Gryon gallardoi* (Brethes) parasitizing *Spartocera dentiventris* (Berg) eggs at different densities were studied in the laboratory. Four densities of host eggs (12, 24, 48 e 96) were exposed to four densities of the parasitoid (1, 2, 4 e 8) in plastic boxes (11cm x 11cm x 3.2 cm) during 24 h, at $25 \pm 1^\circ\text{C}$ and a 12 h photoperiod. The number of replicates for each parasitoid density was 10, 10, 6 and 4 for 12, 24, 48 and 96 host density, respectively. When exposed to a single female, the average number of parasitized eggs increased gradatively with host density, though the parasitism rates decreased. This pattern fitted well a typical type II response (pseudo- $r^2= 0,99$). Values for the parameters a' and T_m were calculated through non-linear analysis as 0.0557 and 0.9989 h, respectively. The maximum number of parasitized eggs estimated was 24.03, while the observed was 31. The increase in parasitoid density resulted in a decrease in the number of parasitized eggs in all host densities evaluated, and more notably at the 4 and 8 parasitoid densities. A value of 0.6262 was obtained for the mutual interference index “m”. The results observed agree with parasitoid pattern. The type of functional response observed have a markedly unstabilizing effect on the host-parasitoid interaction, since it yields rates of parasitism inversely dependent to host density patterns. From the point of view of biological control, parasitoid action would be more efficient at low host densities per patch. Likewise, a less aggregated parasitoid distribution would also favour control.

KEYWORDS – Tobacco, gray-tobacco-bug, parasitism, host-parasitoid interaction.

RESUMO - A resposta funcional e a interferência mútua de fêmeas de *Gryon gallardoi* (Brethes) parasitando ovos de *Spartocera dentiventris* (Berg) em diferentes densidades foram estudadas em laboratório. Ovos em densidades de 12, 24, 48 e 96 foram expostos ao longo de 24 horas a quatro densidades de parasitóides: um, dois, quatro e oito. Foram utilizadas arenas de 11cm x 11cm x 3,2cm, sendo o experimento conduzido a $25 \pm 1^\circ$ C, com fotoperíodo de 12 horas. O número de repetições efetuado por densidade de parasitóide foi dez, dez, seis e quatro para as densidades de 12, 24, 48 e 96 ovos, respectivamente. Quando expostos a uma fêmea, o número médio de ovos parasitados aumentou gradativamente com o aumento da densidade de ovos, embora em taxas sempre decrescentes. Tal padrão ajustou-se perfeitamente à resposta funcional do tipo II (pseudo- $r^2 = 0,99$), sendo obtidos, através de análise não linear, os valores de 0,0557 e 0,9989 h para os componentes a' e T_m , respectivamente. O número máximo estimado de ovos parasitados foi 24,0, enquanto o número máximo observado foi 31 ovos. O aumento da densidade de parasitóides acarretou, de maneira geral, uma diminuição no número de ovos parasitados por parasitóide em todas densidades de hospedeiros testadas, especialmente nas densidades de quatro e oito parasitóides. Foi obtido para o índice de interferência mútua "m" o valor 0,6262. Os resultados alcançados são condizentes com o padrão registrado em literatura para parasitóides, sendo que o tipo de resposta funcional observado apresenta um efeito não estabilizador na interação, uma vez que gera padrões de parasitismo inversamente dependentes da densidade de seu hospedeiro. Sob o ponto de vista do controle biológico, a ação do parasitóide será mais eficaz na medida em que a densidade de seu hospedeiro for menor por unidade de área. Da mesma forma, o controle será também favorecido por uma distribuição menos agregada dos parasitóides.

PALAVRAS-CHAVE – Fumo, percevejo-cinzento-do-fumo, parasitismo, interação hospedeiro-parasitóide.

O sucesso da redução populacional de uma determinada espécie alvo, através do controle biológico, depende da eficácia de seus inimigos naturais. O impacto destes sobre suas presas ou hospedeiros, por sua vez, relaciona-se à densidade dos mesmos e à sua habilidade de localizar e atacar suas presas (Jervis & Kidd 1996). Duas importantes características da interação hospedeiro-parasitóide ou predador-presa dizem respeito à variação do número de hospedeiros (presas) parasitados (predadas) por parasitóide (predador) em função da densidade de hospedeiros (presas) em um determinado tempo, denominada resposta funcional (Solomon 1949), e a variação desta medida em função da densidade de parasitóides (predadores), designada interferência mútua (Hassell & Varley 1969).

Segundo Holling (1959), a habilidade de um inimigo natural atacar sua população de hospedeiros ou presas é descrita principalmente por dois fatores: a taxa instantânea de descoberta, também chamada de taxa de ataque (a'), que se refere a proporção de indivíduos atacados por inimigo natural por unidade do tempo de busca (Hassell 1982) e o tempo gasto para manusear cada indivíduo atacado – o tempo de manuseio (T_m), que traduz o tempo gasto para subjugar, matar, ingerir e digerir a presa ou, no caso de parasitóides, para ovipositar, sinalizar e produzir novos ovos (Hassell 1978). A combinação destes dois componentes comportamentais descrevem quatro tipos básicos de resposta funcional: o tipo I, ou linear; o tipo II, ou curvilíneo; o tipo III, também denominado sigmóide e o tipo IV, ou cupuliforme (Holling 1959, 1961).

A resposta funcional tipo II tem sido frequentemente associada a insetos predadores e parasitóides (Hassell 1978). Esta resposta caracteriza-se pelo aumento assintótico do número de indivíduos atacados com o aumento da densidade, sendo a' e T_m constantes. A resposta é curvilínea uma vez que o aumento da densidade provoca um aumento numérico dos indivíduos atacados e, portanto, um acréscimo no T_m total, o que por sua vez reduz o tempo total para busca (T_b) e, conseqüentemente, reduz gradativamente a proporção de ataques. Em

parasitóides, o ajuste à resposta funcional tipo II é geralmente testado pelo modelo randômico da “equação dos discos de Holling” proposto por Rogers (1972), sendo:

$$N_a = N [1 - \exp \{ - (a' T P_t) / (1 + a' T_m N) \}], \quad (1)$$

onde N_a é o número de hospedeiros atacados, N é o número de hospedeiros expostos, P_t é o número de parasitóides, a' é a taxa instantânea de descoberta, T é o tempo total de exposição, e T_m é o tempo de manuseio por indivíduo atacado. Este modelo diferencia-se da “equação dos discos” proposta por Holling (1959) na medida em que a probabilidade de encontros é sempre aleatória, o que permite eliminar o efeito da diminuição do número de hospedeiros disponíveis, face o parasitismo. A estimativa dos parâmetros da equação (1) (a' e T_m) é efetuada através de métodos lineares ou não lineares aplicados sobre os dados observados transformados ou não (Hassell 1978, Fan & Petitt 1994, Juliano & Willians 1987).

A interferência mútua entre parasitóides é um fenômeno no qual indivíduos tendem a cessar a busca de hospedeiros, assumindo algum comportamento de estresse ou de fuga das proximidades, sempre que ocorrer um encontro com um coespecífico. A consequência direta deste fenômeno é a redução do tempo disponível para a busca de hospedeiros, diminuindo portanto a eficiência de busca ou área de descoberta (a) (Rogers & Hassell 1974, Beddington 1975). Hassell & Varley (1969) desenvolveram um modelo para a interferência no qual a eficiência de busca declina exponencialmente com o crescimento da densidade de parasitóides, de modo que:

$$\log_{10} a = \log_{10} Q - m \log_{10} P_t, \quad (2)$$

onde “ a ” é a eficiência de busca, P_t é a densidade de parasitóides, o intercepto Q é a eficiência de busca na ausência de interferência e a inclinação “ m ” é a medida da extensão da interferência.

A determinação dos padrões de resposta funcional além de adicionar novas informações a respeito dos mecanismos básicos envolvidos no comportamento da interação hospedeiro-

parasitóide, permite a inclusão dessas características em modelos de predição, incrementando sua acurácia e possibilitando o seu uso em programas de controle biológico (Houck & Strauss 1985). Por outro lado, o estudo da resposta funcional, bem como da interferência mútua, gera parâmetros comparativos, que propiciam a seleção dos agentes de controle mais eficazes.

Gryon gallardoi (Brethes) (Hymenoptera: Scelionidae) é um parasitóide de ovos do percevejo-cinzento-do-fumo, *Spartocera dentiventris* (Berg) (Hemiptera: Coreidae), inseto capaz de gerar prejuízos ao cultivo do fumo (Schaefer & Panizzi 2000). Responsável por aproximadamente 50% da mortalidade observada no estágio de ovo (Santos *et al.* 2001), *G. gallardoi* se constitui num potencial agente de controle do percevejo, suscitando, desta forma, a necessidade de investigações relacionadas à sua capacidade efetiva de ação. Recentes estudos têm sido dirigidos à elucidação de aspectos biológicos, ecológicos e comportamentais da espécie, abrangendo a biologia reprodutiva, o desenvolvimento, os padrões de parasitismo em campo (Canto-Silva 2003) e o comportamento de oviposição (Wiedmann *et al.* 2003). Entretanto nada se sabe sobre o efeito da densidade de hospedeiros e parasitóides sobre a eficiência do parasitismo. Neste sentido, o presente trabalho teve como objetivos avaliar a resposta funcional e a interferência mútua de *G. gallardoi* em diferentes densidades de ovos de *S. dentiventris* e de fêmeas de sua própria espécie.

Material e métodos

A investigação foi desenvolvida no Departamento de Fitossanidade da Faculdade de Agronomia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), Porto Alegre, RS, Brasil, de janeiro a março de 2002.

Parasitóides foram criados em condições de laboratório ($25 \pm 1^{\circ}$ C, fotofase de 12 h, alimentação a base de solução de água e mel 10%, sem restrição) a partir de ovos parasitados de *S. dentiventris* coletados em campo. Ovos não parasitados de *S. dentiventris* foram obtidos

em cultivo de fumo, instalado em área experimental do Departamento, onde fêmeas eram mantidas aprisionadas em gaiolas de tecido tipo voile, o que impedia a ação de parasitóides.

Ovos de até três dias de idade, em densidades de 12, 24, 48 e 96, foram expostos a quatro densidades diferentes de parasitóides: um, dois, quatro e oito fêmeas. A exposição foi efetuada em arenas plásticas (gerbox) de 11cm x 11cm x 3,2cm, nas quais os ovos eram depositados junto com a parte da planta (folha ou haste) na qual foram coletados, sendo o experimento conduzido às mesmas condições de laboratório, ao longo de 24 horas. As fêmeas de *G. gallardoi* utilizadas no experimento apresentavam idade de dois a cinco dias, sem experiência de oviposição. O número de repetições efetuadas por densidade de parasitóide foi dez, dez, seis e quatro para as densidades de ovos 12, 24, 48 e 96, respectivamente. Após a exposição, os ovos foram mantidos até que o parasitismo fosse identificado pelo escurecimento dos mesmos (Santos *et al.* 2001).

O ajuste ao modelo de resposta funcional tipo II foi testado frente ao número médio de ovos parasitados nas diferentes densidades de hospedeiros oferecidas, considerando-se apenas a densidade de um parasitóide. Para isso foi utilizado o modelo randômico da equação de discos de Holling (1), sendo os parâmetros a' e T_m estimados pelo método dos quadrados mínimos não lineares, procedimento NLIN - método Marquardt (SAS Institute 2000), no aplicativo “SAS System”. A qualidade do ajuste foi caracterizada pelo pseudo- r^2 (SAS Institute 2000), calculado a partir da soma dos quadrados (SQ) da análise não-linear, de modo que:

$$\text{pseudo-}r^2 = 1 - (\text{Resíduo da SQ} / \text{Total corrigido da SQ}), \quad (3)$$

Um valor alternativo para a' foi estimado para cada densidade de hospedeiros, a partir de um rearranjo da equação (1) (Hassell 1982), sendo:

$$a' = (1/P_t T_s) \log_e (N/N - N_a), \quad (4)$$

onde T_s refere-se ao tempo de busca, que por sua vez foi calculado por,

$$T_s = [T - T_h (N_a/P_t)] \quad (5)$$

O índice de interferência mútua “m” foi obtido através da regressão linear da eficiência de busca “a” pela densidade de parasitóides considerada, conforme a equação (2). Os valores de “a” foram estimados de acordo com a seguinte equação (Hassell 1982):

$$a = (1/P_t) \log_e (N/N-N_a), \quad (6)$$

O número de ovos parasitados por fêmea nas diferentes densidades de hospedeiros e parasitóides foram submetidos à análise de regressão linear múltipla, sendo as médias comparadas através de análise não paramétrica de variância, teste Kruskal-Wallis (Sokal & Rohlf 1981). Os valores estimados de N_a , obtidos com o uso da equação (1) a partir de diferentes valores de a' , foram comparados com as médias observados, transformados em raiz quadrada de $x + 1$, pelo teste t . Valores de a' , estimados para as diferentes densidades de hospedeiros, foram submetidos à análise não paramétrica de variância, teste Kruskal-Wallis.

A análise estatística foi desenvolvida com o auxílio dos aplicativos SAS system e Bioestat 2.0. Quando necessário, as médias estão acompanhadas do erro padrão.

Resultados e Discussão

O número médio de ovos de *S. dentiventris* parasitados por uma fêmea de *G. gallardoii* apresentou um acréscimo significativo com o aumento da densidade de ovos ($H= 8,1248$; g.l.= 3; $p= 0,0435$) (Tab. 1). Em menores densidades (12 e 24 ovos) este incremento foi reduzido, não acusando uma diferença significativa entre os valores ($p= 0,4019$). O mesmo foi observado em relação às maiores densidades (48 e 96 ovos) ($p= 0,3151$). Entretanto, entre as menores e a maior densidade (12, 24 e 96), esta diferença mostrou-se significativa ($p= 0,0474$; $p= 0,0089$, respectivamente) (Tab. 1). Embora seja observado um acréscimo no número médio de ovos parasitados, as taxas de parasitismo foram decrescentes ao longo das densidades.

O teste de ajuste dos resultados observados ao modelo randômico (1) evidenciou uma resposta funcional tipo II, com $\text{pseudo-}r^2= 0,99$ (Fig. 1). Através do método dos quadrados

mínimos não lineares foi possível estimar os valores para os componentes $a' = 0,0557$ e $T_m = 0,9989$ h. Tendo em vista que a relação T/T_m define o número máximo de hospedeiros que podem ser parasitados no período de tempo considerado, foi estimado um número máximo de 24,0 ovos de *S. dentiventris* possíveis de serem parasitados no período de 24 horas.

Diversos trabalhos têm encontrado a resposta funcional tipo II para parasitóides de ovos. Alebeek *et al.* (1996), estudando a resposta funcional de *Uscana lariophaga* Steffan (Hymenoptera: Trichogrammatidae) sobre *Callosobruchus maculatus* Fab. (Coleoptera: Bruchidae) em diferentes distribuições, obteve um ajuste da resposta funcional tipo II a todos os conjuntos de dados, sendo o número máximo de ovos parasitados estimado em aproximadamente 24. Lopez & Lopez-Ávila (1999), por sua vez, registraram uma resposta funcional tipo II para *Trichogramma lopezandinensis* Lopez (Hymenoptera: Trichogrammatidae) parasitando *Tecia solanivora* Povolny (Lepidoptera: Gelechiidae), estimando um valor máximo de ovos parasitados de 33,3. Estudando a resposta funcional de *Trichogramma pretiosum* Riley (Hymenoptera: Trichogrammatidae) em ovos de *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae), Faria *et al.* (2000) também registraram uma resposta tipo II para ovos de 12 a 36 horas de idade e um número máximo estimado de 31,2 ovos parasitados. Embora a comparação dos parâmetros da resposta funcional, estimados sob condições experimentais diferentes, apresente limitações (Morales-Ramos 1996), o valor obtido para o número máximo de ovos atacados por *G. gallardoi* (24,0) foi semelhante àqueles acima relatados para outros parasitóides. Este fato sugere que o parasitóide apresenta uma capacidade de resposta à variação da densidade de seu hospedeiro semelhante à dessas espécies já utilizados em programas de controle de pragas. O quão rapidamente as respostas aproximam-se dos valores máximos (assíntotas das curvas) depende das taxas de ataque estimadas.

A qualidade do ajuste ao modelo randômico, assim como os métodos pelos quais são estimados os parâmetros da resposta funcional tipo II são objeto de profícua discussão na

literatura (Houck & Strauss 1985, Juliano & Willians 1987, Fan & Petitt 1994, Manly & Jamieson 1999). De uma maneira geral, mesmo que não haja um consenso estabelecido, o uso de regressões não lineares na determinação dos parâmetros da resposta funcional tem se mostrado o mais adequado (Juliano & Willians 1987, Manly & Jamieson 1999), particularmente quando o principal objetivo é a avaliação de uma interação específica ou quando os parâmetros serão utilizados em modelos (Livdahl & Stiven 1983). Os resultados obtidos no presente trabalho (pseudo- $r^2 = 0,99$) corroboram tal ponto de vista.

Embora o modelo randômico (1) apresente uma boa performance para descrever dados experimentais, nem sempre a estimativa dos parâmetros da resposta funcional podem ser prontamente extrapolados para a realidade (Hassell 1978). Visto que o presente estudo não objetivou a observação detalhada dos comportamentos da interação, os valores estimados não puderam ser confrontados com valores reais. Entretanto, Wiedemann *et al.* (2003), estudando o comportamento de *G. gallardoi* parasitando ovos de *S. dentiventris* em apenas uma densidade (12 ovos), obtiveram um tempo médio de manuseio do ovo (tamborilamento, inserção do ovipositor e marcação) de apenas 5,5 minutos. Este valor, confrontado com o estimado no presente estudo (0,9989 h= 59,9 minutos), pode ser considerado muito inferior. Resultado semelhante foi obtido por Greenberg *et al.* (2001) ao comparar o tempo de manuseio de *Eretmocerus mundus* Mercet (Hymenoptera: Aphelinidae) sobre *Bemisia argentifolii* Bellows & Perring (Homoptera: Aleyrodidae), estimado a partir de uma resposta funcional tipo II (23 minutos) e aquele obtido através de observações empíricas (inferior a 2 minutos). Visto que a discrepância entre os valores é muito grande, certamente outros componentes, além do real tempo de manuseio, devem estar atuando nos resultados aferidos.

No caso do presente estudo, o efeito do comportamento de evitar o superparasitismo, característico dos Scelionidae (Quicke 1997), pode ser um desses fatores. De fato, o superparasitismo é parcialmente evitado por *G. gallardoi*, sendo este mais freqüente apenas

quando a maioria dos ovos de um grupo já está parasitada (Wiedmann *et al.* 2003). Este comportamento poderia gerar, em baixas densidades do hospedeiro, um gasto excedente de tempo ou mesmo causar o desinteresse por parte do parasitóide. Cook & Hubbard (1980) argumentam que tal comportamento é uma espécie de “interferência mútua”, visto que cada vez que um parasitóide encontra um hospedeiro que já tenha sido parasitado, gasta uma certa quantidade de tempo que poderia ser usada para a busca de novos hospedeiros.

Outra hipótese é que o parasitismo esteja limitado pela capacidade reprodutiva diária do parasitóide, ou seja, pelo número de ovos que *G. gallardoi* dispõe diariamente. Diversos autores têm demonstrado, através de modelos, que a limitação de ovos é uma característica capaz de gerar respostas funcionais do tipo II (Hassell & Waage 1984, Lessells 1985).

De acordo com a equação dos discos proposta por Holling (1959), tanto a taxa de ataque a' quanto o tempo de manuseio T_m são parâmetros constantes. Entretanto, como considerado acima, é muito provável que, como observa Hassell (1978), ambos os valores de a' e T_m variem, por exemplo, em função da densidade dos hospedeiros. Considerando diferentes taxas de ataque (a') para cada densidade do hospedeiro, estimadas a partir das equações (4) e (5), a Tab. 1 e a Fig. 2 evidenciam uma relação inversa da magnitude de a' com a densidade de hospedeiros ($H= 16,1872$; $g.l.= 3$; $p= 0,001$). A comparação dos valores observados transformados com aqueles estimados através de a' variável, contudo, não mostrou diferenças significativas: $t= 0,088$; $g.l.= 18$; $p= 0,9304$; $t= 0,098$; $g.l.= 18$; $p= 0,9378$; $t= 0,026$; $g.l.= 10$; $p= 0,9768$; $t= 0,034$; $g.l.= 6$; $p= 0,9817$, para as densidades 12, 24, 48 e 96, respectivamente (Tab. 1), o que corrobora o ajuste do modelo testado.

A importância de se discernir o tipo de resposta funcional que um organismo apresenta, reside também no fato que diferentes respostas apresentam diferentes efeitos sobre a estabilidade das interações populacionais e, portanto, sobre a eficácia de um programa de controle biológico (Hassell 1978, Hassell & Waage 1984). Somente a resposta funcional tipo

III apresenta características de estabilização, uma vez que até certa densidade de hospedeiros (ponto de inflexão da curva) as taxas de parasitismo são crescentes (dependência direta da densidade) (Lenteren & Bakker 1976). A resposta funcional tipo II, por gerar um padrão de parasitismo inversamente dependente da densidade dos hospedeiros, tem um forte efeito desestabilizador da interação, principalmente se hospedeiros e parasitóides distribuem-se agregadamente no ambiente (Hassell & May 1973). Canto-Silva (2003) registra um padrão de parasitismo em campo inversamente dependente da densidade dos ovos de *S. dentiventris* por planta. Este padrão é perfeitamente condizente com o tipo de resposta funcional aqui registrado para *G. gallardoi*, principalmente considerando-se a forte agregação da distribuição dos ovos do percevejo observada em campo (Canto-Silva 1999).

O valor de F obtido na análise de regressão linear múltipla foi significativo ($p < 0,0001$), evidenciando que o número de ovos parasitados por fêmea foi influenciado positivamente pela densidade dos hospedeiros ($t = 7,71$; g.l. = 119; $p < 0,0001$) e negativamente pela densidade de parasitóides ($t = -8,23$; g.l. = 119; $p < 0,0001$). A análise não paramétrica de variância demonstrou que, conforme observado para a densidade de uma fêmea, nas demais densidades de parasitóides, o número médio de ovos parasitados por indivíduo aumentou com o acréscimo da densidade de hospedeiros ($H = 18,4060$; g.l. = 3; $p = 0,0004$; $H = 9,4082$; g.l. = 3; $p = 0,0243$ e $H = 13,8699$; g.l. = 3; $p = 0,0031$ para as densidades dois, quatro e oito, respectivamente) (Tab. 2). Por outro lado, de uma maneira geral, este valor decresceu com o aumento da densidade de parasitóides ($H = 11,0413$; g.l. = 3; $p = 0,0115$; $H = 27,2993$; g.l. = 3; $p < 0,0001$ e $H = 12,4632$; g.l. = 3; $p = 0,006$ para as densidades 12, 24 e 96, respectivamente) (Tab. 2). Por sua vez, o aumento proporcional de ambas densidades acarretou também no decréscimo do número de ovos parasitados por indivíduo, embora as diferenças não tenham sido significativas ($H = 6,753$; g.l. = 3; $p = 0,0802$; Tab. 2, letras minúsculas entre parênteses). A diferença não significativa do número médio de ovos parasitados por indivíduo nas densidades de um e dois parasitóides em

24 ($p= 0,7306$), 48 ($p= 0,129$) e 96 ovos ($p= 0,3343$) (Tab. 2), sugere que ocorre pouca interferência entre os parasitóides quando em baixas densidades, refletindo assim apenas a resposta funcional dos mesmos. Nas densidades de quatro e oito parasitóides, o decréscimo significativo do número médio de ovos parasitados por indivíduo nas densidades de 24 ($p= 0,0004$ e $p< 0,0001$, respectivamente) e 96 ovos ($p= 0,0213$ e $p= 0,0011$, respectivamente) (Tab. 2) sugere um efeito de interferência mútua entre os parasitóides.

A análise de regressão da eficiência de busca “a” pela densidade de parasitóides (6) resultou na equação $\log_{10}a= -0,2177-0,6262\log_{10}P$ ($r^2= 0,3389$; $p= 0,0217$), onde o valor do índice de interferência mútua “m” é 0,6262 (Fig. 3). É interessante notar que um modelo curvilíneo ajusta-se melhor aos dados estimados de “a” em função da densidade de parasitóides ($r^2= 0,4421$; $p= 0,0028$) (Fig. 3, linha b), o que corrobora as evidências relatadas acima de que em densidades menores de *G. gallardoi* (até dois parasitóides) o efeito da interferência pode ser negligenciado. Tal relacionamento curvilíneo é observado em diversos outros estudos de interferência mútua, sendo amplamente discutido por Hassell (1978). Um aspecto importante a considerar frente aos resultados obtidos é que o tamanho da arena utilizada nos experimentos de interferência mútua é sempre um fator muito importante. Jones & Hassell (1988), em estudo dos padrões de parasitismo de *Trybliographa rapae* (Westw.) (Hymenoptera: Cynipidae) sobre larvas *Delia radicum* (L.) (Diptera: Anthomyiidae) em condições de campo e laboratório, registraram que, embora a interferência mútua tenha sido constatada em experimentos de laboratório, pouco ou nenhum sinal foi percebido em condições de campo (gaiolas). Desta forma, atribuem a interferência observada em laboratório a uma densidade não natural de parasitóides interagindo.

Embora a determinação da resposta funcional e interferência mútua de parasitóides seja de relevante importância para o planejamento de programas de controle biológico, a extrapolação para o campo dos parâmetros obtidos em condições de laboratório tem sido

considerada com cautela. Seja pela necessária artificialidade em que os experimentos são conduzidos (Manly & Jamieson 1999), seja pelo confinamento dos testes em arenas com dimensões que geralmente não reproduzem as densidades de campo (Jones & Hassell 1988). Os resultados aqui obtidos indicam que *G. gallardoi* apresenta uma resposta funcional típica de parasitóides, o que em campo pode se traduzir em uma capacidade limitada de promover o controle de *S. dentiventris*, quando este ocorre em densidades altas. Entretanto, em densidades baixas este controle pode ser eficaz (evitando que altas densidades sejam atingidas), principalmente se a distribuição dos parasitóides for pouco agregada. Independente da limitação que os resultados aqui apresentados possam apresentar, a associação deles a outras investigações sobre a bioecologia das espécies envolvidas e, principalmente, sobre a dinâmica espaço-temporal do sistema permitirão construir gradativamente um panorama mais realista da interação estudada.

Agradecimentos – Os autores agradecem ao Departamento de Fitossanidade, Faculdade de Agronomia da UFRGS pela infra-estrutura fornecida para o desenvolvimento deste estudo. Este trabalho foi subvencionado pelo CNPq, processo nº 471097/2001-2.

Literatura citada

- Alebeek, F. A. N. van, T. M. Bezemer, A. van Huis & J. C. van Lenteren. 1996.** The functional response of *Uscania lariophaga* under different egg distributions of its host *Callosobruchus maculatus*. Entomol. Exp. & Appl. 81: 227-233.
- Beddington, J. R. 1975.** Mutual interference between parasites or predators and its affect on searching efficiency. J. Anim. Ecol. 44: 331-340.
- Caldas, B-H. C., L.R. Redaelli & L.M.G. Diefenbach. 2000.** Biology of *Corecoris dentiventris* Berg, 1884 (Hemiptera: Coreidae) in tobacco culture (*Nicotiana tabacum*). Rev. Bras. Biol. 60: 173-178.

- Canto-Silva, C. R. 1999.** Aspectos da dinâmica populacional e distribuição espacial de *Corecoris dentiventris* Berg, 1884 (Heteroptera: Coreidae) em cultivo experimental de *Nicotiana tabacum* (Solanaceae). Dissertação de mestrado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Instituto de Biociências, Porto Alegre, 133p.
- Canto-Silva, C. R. 2003.** Parâmetros bioecológicos de *Gryon gallardoi* (Brethes) (Hymenoptera: Scelionidae) e modelagem da dinâmica espaço-temporal da sua interação com *Spartocera dentiventris* (Berg) (Hemiptera: Coreidae) através da simulação de múltiplos agentes. Tese de doutorado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Instituto de Biociências, Porto Alegre, 210p.
- Cook R. M. & S. F. Hubbard. 1980.** Effect of host density on searching behaviour of *Nemeritis canescens* (Hymenoptera: Ichneumonidae). Entomol. Exp. & Appl. 27: 205-210.
- Fan, Y. & F. L. Pettitt. 1994.** Parameter estimation of functional response. Environ. Entomol. 23: 785-794.
- Faria, C. A., J. B. Torres & A. M. I. Farias. 2000.** Resposta funcional de *Trichogramma pretiosum* Riley (Hymenoptera: Trichogrammatidae) parasitando ovos de *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae): efeito da idade do hospedeiro. An. Soc. Entomol. Brasil 29(1): 85-93.
- Greenberg, S. M., B. C. Legaspi jr. & W. A. Jones. 2001.** Comparison of functional response and mutual interference between two aphelinid parasitoids of *Bemisia argentifolii* (Homoptera: Aleyrodidae). J. Entomol. Sci. 36(1): 1-8.
- Hassell, M. P. 1978.** The Dynamics of Arthropod Predator-Prey Systems. Princeton University Press, Princeton, 237p.
- Hassell, M. P. 1982.** What is searching efficiency? An. Appl. Biol. 101: 170-175.

- Hassell, M.P. & R.M. May. 1973.** Stability in insect host-parasitoid models. *J. Anim. Ecol.* 42: 693-736.
- Hassell, M.P. & J.K. Waage, 1984.** Host-parasitoid population interactions. *Annu. Rev. Entomol.* 29: 89-114.
- Hassell, M.P. & G.C. Varley. 1969.** New inductive population model for insect parasites and its bearing on biological control. *Nature* 223: 1133-1136.
- Holling, C. S. 1959.** Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Can. Ent.* 91: 385-398.
- Holling, C. S. 1961.** Principles of insect predation. *Annu. Rev. Entomol.* 6: 163-183.
- Houck, M. A. & R. E. Strauss. 1985.** The comparative study of functional responses: experimental design and statistical interpretation. *Can. Ent.* 117: 617-629.
- Jervis, M. & N. Kidd. 1996.** *Insect Natural Enemies: practical approaches to their study and evaluation.* Chapman & Hall, London, 491p.
- Jones, T. H. & M. P. Hassell. 1988.** Patterns of parasitism by *Trybliographa rapae*, a cynipid parasitoid of the cabbage root fly, under laboratory and field conditions. *Ecol. Entomol.* 13: 309-317.
- Juliano, S. A. & F. M. Willians. 1987.** A comparison of methods for estimating the functional response parameters of the random predator equation. *J. Anim. Ecol.* 56: 641-653.
- Lenteren, J. C. van & K. Bakker. 1976.** Functional response in invertebrates. *Net. J. Zool.* 26: 567-572.
- Lessells, C. M. 1985.** Parasitoid foraging: Should parasitism be density dependent? *J. Anim. Ecol.* 54: 27-41.
- Livdahl, T. P. & A. E. Stiven. 1983.** Statistical difficulties in the analysis of predator functional response data. *Can. Ent.* 115: 1365-1370.

- Lopez, C. R. & A. Lopez-Avila. 1999.** Estudios biológicos del parasitóide *Trichogramma lopezandinensis* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) orientados al control de la polilla guatemalteca de la papa *Tecia solanivora* (Lepidoptera: Gelechiidae). Revista Colombiana de Entomología 25(1-2): 67-71.
- Manly, B. F. J. & D.C. Jamieson. 1999.** Functional response and parallel curve analysis. Oikos. 85: 523-528.
- Morales-Ramos, J. A., B.C. Legaspi jr. & R.I. Carruthers. 1996.** Modification of the random-search type II functional response equation form incorporation into simulation models. Ecol. Model. 91: 249-253.
- Quicke, D. L. J. 1997.** Parasites Wasps. Chapman & Hall, London, 470p.
- Rogers, D. J. 1972.** Random search and insect population models. J. Anim. Ecol. 41: 369-383.
- Rogers D. J. & M. P. Hassell. 1974.** General models for insect parasite and predator searching behaviour: interference. J. Anim. Ecol. 43: 239-253.
- Santos, R.S.S., L.R. Redaelli & L.M.G. Diefenbach. 2001.** Ocorrência de parasitismo em ovos de *Spartocera dentiventris* (Berg) (Hemiptera: Coreidae) em cultura de fumo. Neotrop. Entomol. 30: 731-733.
- SAS Institute inc. 2000.** SAS user's guide: Statistics. Version 8 Edition. Cary, North Carolina.
- Schaefer, C.W. & A. R. Panizzi. 2000.** Heteroptera of Economic Importance. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA, 856p.
- Sokal, R. R. & F.J. Rohlf. 1981.** Biometry. 2nd ed., New York, Freeman, 859p.
- Solomon, M. E. 1949.** The natural control of animal populations. J. Anim. Ecol. 18: 1-35.
- Wiedemann, L. M., C.R. Canto-Silva, H. P. Romanowski, L. R. Redaelli. 2003.** Oviposition behaviour of *Gryon gallardoi* (Hym.; Scelionidae) on eggs of *Spartocera dentiventris* (Hem.; Coreidae). Braz. J. Biol. 63(1): 133-139.

Tabela 1. Número médio observado (valores brutos e transformados) e estimado de ovos de *S. dentiventris* parasitados (N_a) por fêmea de *G. gallardoi* expostas a diferentes densidades do hospedeiro e a correspondente taxa de ataque média. Valores estimados a partir do modelo randômico da equação dos discos de Holling.

Densidade de ovos	Média \pm EP				
	n	N_a observado	N_a transformado	N_a estimado	a' (taxa de ataque)
12	10	7,1 \pm 1,65 a	2,6 \pm 0,35	2,6 \pm 0,34 ²	0,01 \pm 2x10 ⁻³ c
24	10	9,9 \pm 1,49 a	3,2 \pm 0,22	3,2 \pm 0,22	0,007 \pm 6x10 ⁻⁴ cb
48	6	14,8 \pm 4,54 ab	3,7 \pm 0,66	3,7 \pm 0,65	0,004 \pm 8x10 ⁻⁴ bc
96	4	18,3 \pm 3,17 b	4,3 \pm 0,34	4,3 \pm 0,35	0,002 \pm 2x10 ⁻⁴ a

¹Médias seguidas de mesma letra nas colunas não diferem significativamente pelo teste de Kruskal-Wallis a 5%.

²Valores de N_a estimados não diferem estatisticamente dos observados (transformados) pelo teste t a 5%.

Tabela 2. Número médio de ovos de *S. dentiventris* parasitados por fêmea de *G. gallardoi* em quatro densidades diferentes de hospedeiros e parasitóides.

Densidade De ovos	n	Média ± EP dos ovos parasitados por indivíduo nas densidades de parasitóides			
		1	2	4	8
12	10	7,1 ± 1,65 aB ¹ (a)	4,4 ± 0,81 aB	2,7 ± 0,12 aB	1,5 ± 0,00 aA
24	10	9,9 ± 1,49 aB	10,3 ± 0,68 bB (a)	2,9 ± 0,80 aA	1,9 ± 0,44 aA
48	6	14,8 ± 4,54 abA	12,4 ± 2,80 bcA	6,2 ± 1,81 abA (a)	5,1 ± 0,31 bA
96	4	18,3 ± 3,17 cbB	25,1 ± 3,01 cC	9,1 ± 2,16 bBA	4,2 ± 1,52 abA (a)

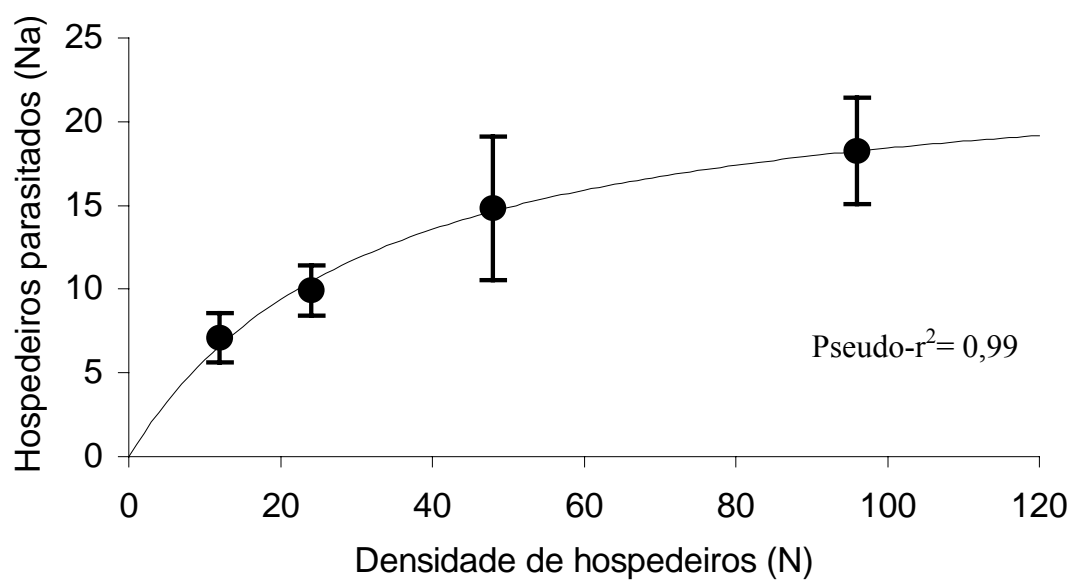
¹Médias seguidas de mesma letra minúscula nas colunas, maiúscula nas linhas e minúsculas entre parênteses não diferem significativamente pelo teste Kruskal-Wallis a 5%.

Legendas

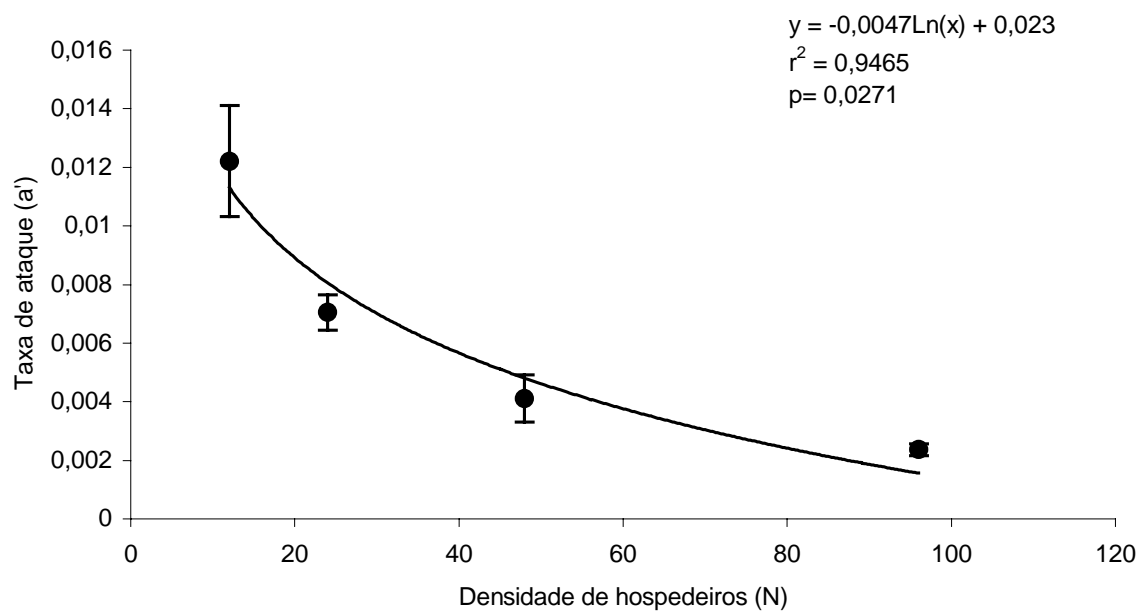
Figura 1 – Resposta funcional de *G. gallardoi* em diferentes densidades de ovos de *S. dentiventris*. Círculos sólidos representam os números médios de hospedeiros parasitados. Barras mostram os erros padrões. A linha contínua refere-se ao ajuste do modelo randômico da equação dos discos de Holling aos dados observados, com $a' = 0,0557$ e $T_m = 0,9989$.

Figura 2 – Variação da taxa de ataque (a') de *G. gallardoi* em relação à densidade de ovos de *S. dentiventris* (N). Taxa de ataque estimada a partir do modelo randômico da equação dos discos de Holling. Barras mostram os erros padrões. A linha contínua refere-se ao ajuste de modelo logarítmico aos dados estimados.

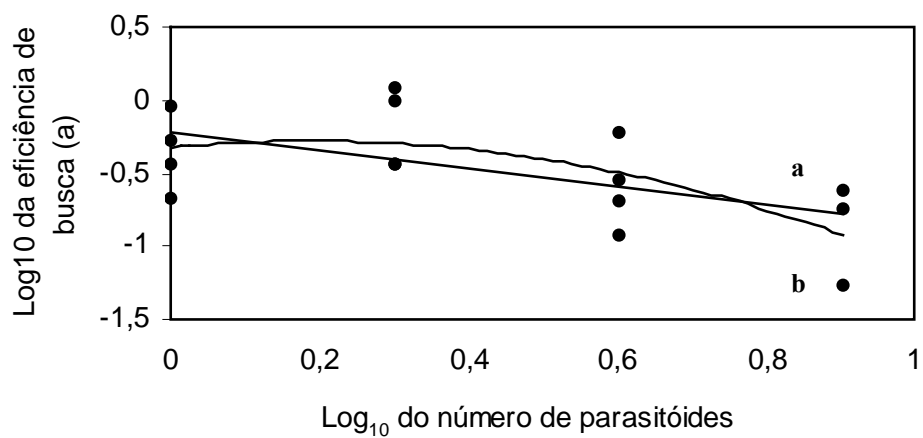
Figura 3 – Relação entre a eficiência média de busca (a) e a densidade de fêmeas de *G. gallardoi* parasitando diferentes densidades de ovos de *S. dentiventris*. Ambos valores estão logaritimizadas. (a) modelo linear e (b) modelo polinomial.



(Figura 1)



(Figura 2)



(Figura 3)

CAPÍTULO 7

Modelagem da dinâmica espaço-temporal da interação *Spartocera dentiventris* (Berg) (Hemiptera: Coreidae) e *Gryon gallardoi* (Brethes) (Hymenoptera: Scelionidae) através da simulação de múltiplos agentes *

* Artigo a ser versado para a língua inglesa e submetido para publicação na revista “Ecological Modelling”, conforme normas constantes no apêndice 3.

Modelagem da dinâmica espaço-temporal da interação *Spartocera dentiventris* (Berg) (Hemiptera: Coreidae) e *Gryon gallardoi* (Brethes) (Hymenoptera: Scelionidae) através da simulação de múltiplos agentes

Celson R. Canto-Silva^{1,*}, Rogério R. Duarte², Helena P. Romanowski¹, Luiza R. Redaelli^{1,3}, Ana L. C. Bazzan² e Marcelo Laserra²

¹ P PG Biologia Animal , UFRGS, Av. Bento Gonçalves, 9500, 91501-970, Porto Alegre, RS, Brazil;

²Instituto de Informática, UFRGS, Av. Bento Gonçalves, 9500 (Bloco IV), caixa postal 15064, 91501-970, Porto Alegre, RS, Brazil; ³Departamento de Fitossanidade, UFRGS. Av. Bento Gonçalves, 7712,

91540-000, Porto Alegre, RS. E-mail: cantosilva@ig.com.br

* Correspondência para: Célson Roberto Canto Silva, PPG Biologia Animal, UFRGS. Av. Bento Gonçalves, 9500, 91501-970, Porto Alegre, RS: --- (51) 33167702 / --- (51) 32866758.

Contribuição nº 419 do Departamento de Zoologia, Programa de Pós-graduação em Biologia Animal, Instituto de Biociências, UFRGS.

Abstract

An individual based model was built to simulate the spatio-temporal dynamics of gray-tobacco-bug (GTB), *Spartocera dentiventris* (Hemiptera: Coreidae), and the egg parasitoid *Gryon gallardoi* (Hymenoptera: Scelionidae) interaction. As a basis for modelling and simulating the host-parasitoid system we used SeSAm (Shell for Simulated Agent Systems). The model predicts host-parasitoid dynamics for a given set of conditions on a system with determinate number of plants and with five agents: host eggs, host nymphs, host adults, parasitoid immatures and parasitoid adults. It is a discrete space and time model that uses 24 parameters derived from the literature. The simulated spatio-temporal dynamics agrees well with field data (adj $r^2 = 0.82$ for healthy eggs and $r^2 = 0.72$ for parasitised eggs). The spatial arrangement of eggs and parasitism rates observed in the field were mimicked by the simulations. Further analysis about the sensitiveness to the parameters used on the resultant spatio-temporal dynamics will be the subject for future work. The model can thus be used for designing optimal strategies for GTB biological control with *G. gallardoi*. Moreover, the model can be adapted to other host-parasitoid systems of the interest.

Keywords: Host-parasitoid interaction; Population ecology; Individual-based model.

1. Introdução

Ao longo do último século, a interação hospedeiro-parasitóide tem sido um sistema modelo para ecólogos e biólogos evolucionistas (Godfray e Shimada, 1999). Tal interesse é fruto não só da peculiar história de vida dos parasitóides, que reúne similaridades com predadores e com parasitas verdadeiros, mas também do potencial que estes apresentam na regulação das populações de seus hospedeiros (Godfray, 1994) e na investigação desses processos regulatórios (Hassell, 2000).

A modelagem da interação hospedeiro-parasitóide tem auxiliado não somente a construção de um arcabouço teórico para a ecologia de populações, mas também tem sido uma ferramenta muito útil na avaliação de processos que possam interferir no sucesso de programas de controle biológico (Jervis e Kidd, 1996). A resposta funcional, interferência mútua, heterogeneidade espacial, competição entre parasitóides, entre outras características chaves, têm sido alvo de diversos estudos, os quais avaliam o seu papel na redução de populações de insetos-praga e na estabilidade da interação destes com organismos introduzidos (Hassell e Varley, 1969; Hassell, 1978; Mills e Getz, 1996).

Nas últimas décadas, a estrutura espacial do sistema hospedeiro-parasitóide tem sido considerada de relevante importância para compreender a dinâmica e estabilidade da interação (Huffaker, 1958; Hassell e May, 1973; May, 1978; Hassell e Wilson, 1997; Hassell, 2000). A agregação de parasitóides em algumas unidades do ambiente parece ter uma forte influência sobre a persistência da interação no ambiente natural e, conseqüentemente, em agroecossistemas (Hassell e Wilson, 1997). Por outro lado, os padrões de estrutura espacial da interação e os processos que os produzem têm se tornado foco de investigações que visam a tomada de decisões práticas como, por exemplo, o arranjo espacial de liberações de parasitóides em programas de controle biológico inundativo (Legaspi *et al.*, 1998). Tais aspectos têm sido investigados de diversas maneiras, seja através de modelos analíticos com

estrutura espacial implícita (Hassell e May, 1973; May, 1978), ou mais recentemente através de modelos denominados espacialmente explícitos (Levin, 1974; Hassell *et al.*, 1991; Comins *et al.*, 1992; Olson e Sequeira, 1995; Schofield *et al.*, 2000).

Modelos Espacialmente Explícitos (MEEs) apresentam uma estrutura que especifica a localização de cada objeto de interesse, seja ele organismo, população ou unidade ambiental, de modo que o relacionamento espacial entre esses “objetos” pode ser definido (Dunning *et al.*, 1995). Portanto, uma característica fundamental dos MEEs é que eles proporcionam que processos biológicos tais como migração, desenvolvimento e parasitismo possam ser modelados em uma escala espacial apropriada (Legaspi *et al.* 1998). Segundo Berc (2002), os MEEs podem ser classificados de acordo com o tratamento dado ao tamanho populacional, ao espaço e ao tempo. Se o tamanho populacional é uma entidade contínua e o tempo e o espaço variam entre entidades contínuas ou discretas, tais modelos podem ser denominados “mapas de células conjugadas” (Hassell *et al.*, 1991; Comins *et al.*, 1992) ou “modelos de reação-difusão” (Levin, 1974). Entretanto, quando o tamanho populacional, espaço e tempo são todos entidades discretas, MEEs são classificados como Modelos Baseados no Indivíduo (MBIs).

Embora espacialmente explícitos, os modelos com tamanho populacional contínuo são centrados na dinâmica das diferentes unidades do ambiente. MBIs, entretanto, consideram o indivíduo como a unidade fundamental a ser modelada (Berc, 2002). Tal enfoque apresenta um ponto de vista singular, visto que, nos MBIs, a dinâmica do sistema (população) emerge da interação entre as diversas partes do mesmo (indivíduos) (Grimm, 1999). Esta técnica reducionista permite, portanto, investigar os mecanismos que geram o fenômeno populacional (Bancroft e Margolies, 1999). Tal singularidade está em perfeita concordância com o ponto de vista da abordagem ecológica baseada no indivíduo, no qual diversos fenômenos populacionais resultam justamente da desigualdade entre os indivíduos (Łomnicki, 1978). De qualquer maneira, é intuitivo considerar que modelar indivíduos interagindo dentro de uma escala

espacial apropriada seja a melhor forma de reproduzir o mundo real. Seja por esse motivo ou face ao aumento da capacidade de cálculo dos computadores, nos últimos dez anos o número de trabalhos com MBIs tem crescido de forma exponencial (Grimm, 1999). Da mesma forma, têm surgido um número cada vez maior de programas que fornecem a estrutura básica para o desenvolvimento de MBIs, tais como LAGER (Olson e Sequeira, 1995), SWARM (Minar *et al.*, 1996), SeSAM (Klügl e Puppe, 1998), WESP-TOOL (Lorek e Sonnenschein, 1999) e CENECOM (Mamedov e Udalov, 2002). Tais “ecossistemas artificiais” permitem, de uma maneira geral, criar ambientes e agentes e simular a sua interação.

O uso de MBIs no estudo da interação hospedeiro-parasitóide, entretanto, é ainda incipiente. Apesar do grande potencial que tais modelos podem apresentar para o progresso da ecologia de populações e, particularmente, da entomologia aplicada, ainda são poucos os MBIs desenvolvidos com a motivação específica de analisar a dinâmica deste tipo de sistema (Olson e Sequeira, 1995; Ewing *et al.*, 2002). Tal realidade é peculiar considerando-se que diversos outros grupos menos estudados sobre o ponto de vista teórico têm sido mais abordados em MBIs. No intuito de contribuir para o preenchimento desta lacuna, o presente trabalho teve como objetivo desenvolver um MBI para simular a dinâmica espaço-temporal da interação de múltiplos agentes de um sistema hospedeiro-parasitóide real. Como cenário foi abordado um sistema formado por um percevejo fitófago e seu parasitóide de ovos, ambos associados à cultura do fumo. A validade do modelo é analisada comparando os resultados preditos com dados obtidos em monitoramento de campo.

2. Sistema hospedeiro-parasitóide

O percevejo-cinzentado-do-fumo (PCF), *Spartocera dentiventris* (Berg) (Hemiptera: Coreidae), é uma espécie que se alimenta da planta do fumo, sendo capaz de gerar prejuízos à cultura (Schaefer e Panizzi, 2000). Face a isto, diversos estudos têm sido desenvolvidos sobre a biologia e ecologia do PCF e de seus inimigos naturais. Tais estudos, além da motivação

econômica, têm também buscado gerar um panorama mais completo possível do sistema com vistas a testar uma abordagem mais sofisticada de análise ecológica, através de modelagem.

Adultos do PCF colonizam o fumo a partir de setembro, sendo observado a partir desse momento o desenvolvimento de duas gerações completas do inseto até o fim do ciclo da planta (Jesus e Romanowski, 2001). Ao longo desse período, ovos e ninfas do PCF são submetidos ao ataque de diversos inimigos naturais, dentre os quais destaca-se a ação de parasitóides (Canto-Silva, 1999; Santos *et al.*, 2001; Santos *et al.* 2002). O parasitismo é responsável por aproximadamente 70% da mortalidade observada em ovos do PCF, sendo o parasitóide *Gryon gallardoi* (Brethes) (Hymenoptera: Scelionidae) o principal causador de tal perda (Santos *et al.*, 2001). Diversas informações sobre o comportamento de oviposição, a capacidade reprodutiva, longevidade, desenvolvimento, dispersão e resposta funcional deste parasitóide têm sido obtidas, revelando o grande potencial da espécie como agente de controle biológico do PCF (Canto-Silva, 2003; Wiedemann *et al.*, 2003).

O padrão de distribuição espacial dos indivíduos do PCF na área de fumo é um aspecto que têm sido abordado nas pesquisas (Canto-Silva, 1999; Jesus *et al.*, 2002a; Jesus *et al.*, 2002b). Imaturos de PCF apresentam pouca dispersão entre as plantas de fumo, agregando-se nas plantas em que eclodem (Canto-Silva, 1999). Por outro lado, adultos movem-se com certa freqüência, sendo que aparentemente evitam a formação de agregados na mesma planta. Embora o padrão espacial resultante desse processo seja aleatório, a predominância de movimentos de curta distância dos adultos ocasiona a formação de manchas de colonização (agregados) em algumas regiões do plantio (Jesus *et al.*, 2002a; Jesus *et al.*, 2002b). Teoricamente, tal distribuição heterogênea pode afetar diversos processos populacionais, dentre os quais a mortalidade ocasionada por inimigos naturais. Desta forma, uma análise populacional que incorpore não somente a dimensão temporal, mas também a espacial, pode contribuir muito para a compreensão da interação PCF e *G. gallardoi*.

O conjunto de dados até o momento reunido sobre o sistema *S. dentiventris* – *G. gallardoi* permite o desenvolvimento de um modelo que vise investigar a dinâmica do sistema sobre o ponto de vista espacial e temporal. Um modelo com parâmetros realistas pode ser de grande valia para investigar a contribuição dos diversos componentes do sistema, comparando dados de simulação com experimentos de campo e laboratório. Tal estratégia, conjugando dados de várias naturezas pode não só melhorar as técnicas de controle do PCF, como também aumentar a velocidade com que elas podem ser desenvolvidas. Por fim, a estrutura geral do modelo elaborado pode ser adaptada para outros sistemas hospedeiro-parasitóide, contribuindo dessa forma com o desenvolvimento de outros programas de controle biológico.

3. Descrição do modelo

Como uma base para modelar e simular o sistema hospedeiro-parasitóide foi utilizado o programa SeSAm v.1.0.2 (**Shell for Simulated Agent Systems**). Esta ferramenta provém um ambiente genérico que permite a elaboração de sistemas baseados em agentes (MBIs), com capacidade de criar modelos complexos (Klügl e Puppe, 1998). No SeSAm, a simulação do ambiente é baseada em mapas em forma de grade, que delimitam células com duas dimensões. Cada célula pode conter um número grande de informações ou objetos (agentes). Os agentes simulados executam ações que podem acontecer em intervalos determinados, com uma certa probabilidade ou em uma situação específica. Um agente é especificado fixando-se três categorias: habilidades sensoriais e parâmetros internos, procedimento de seleção de ações e habilidades efetivas. Para cada uma dessas categorias, SeSAm apresenta um conjunto de soluções, através de ferramentas internas (Klügl e Puppe, 1998).

O presente modelo prediz a dinâmica da interação hospedeiro-parasitóide para um dado grupo de condições em um ambiente com diversas plantas. No modelo são simulados, além do ambiente, cinco agentes: hospedeiro ovo, hospedeiro ninfa, hospedeiro adulto, parasitóide imaturo e parasitóide adulto, que representam as diferentes fases de desenvolvimento do

hospedeiro e do parasitóide. Plantas não foram simuladas, de modo que os indivíduos habitam células. Cada célula representa uma planta. O conjunto dessas representa a área de cultivo. O ambiente simulado é fechado, não permitindo imigração ou emigração de indivíduos. No modelo, cada período de simulação representa um dia. Com a intenção de simular de forma realista os principais aspectos da interação hospedeiro-parasitóide abordada, na modelagem dos diferentes agentes foram utilizadas informações sobre a bioecologia das espécies envolvidas, resultando no uso de 24 parâmetros derivados da literatura (Tab. 1). Por se tratar de um modelo com tempo e espaço discreto, os parâmetros apresentam também valores discretos. De uma maneira geral, os agentes simulados podem apresentar quatro comportamentos básicos: movimento, oviposição, desenvolvimento (no caso de imaturos) e morte. Os principais comportamentos e ações dos agentes simulados, assim como as regras que os dirigem são descritos a seguir.

3.1. Ambiente

O ambiente simulado é muito simples constando apenas de rotinas que permitem a inserção de indivíduos colonizadores em alguma parte do sistema, a contagem do número de indivíduos dos diferentes agentes a cada período de simulação e a elaboração de uma matriz representativa da distribuição espacial dos indivíduos em determinado período da simulação. Uma vez que o interesse do presente trabalho foi analisar a variação do parasitismo em relação a distribuição do seu hospedeiro (ovo do PCF) no tempo e no espaço, o modelo foi programado para fornecer a distribuição espacial apenas de ovos e da taxa de parasitismo. Uma última rotina implementada no ambiente foi a associação de um valor representativo da temperatura diária do sistema. Estes valores variam a cada 30 períodos de simulação, possibilitando dessa forma a incorporação de uma temperatura média mensal. Esta temperatura é utilizada como variável na equação que define a taxa de desenvolvimento diária dos parasitóides imaturos.

No ambiente simulado, cada planta é representada por coordenadas que a localizam no centro de cada célula. A distância entre plantas, portanto, é a distância entre essas coordenadas. Para reproduzir a disposição das plantas em campo que é de aproximadamente um metro, cada coordenada distancia-se 100 unidades (cm) uma da outra. Desta forma, a localização de cada agente no ambiente simulado é dada pelas coordenadas da planta que os hospedam.

3.2. Agente hospedeiro adulto

Embora hospedeiros adultos apresentem sexos distintos e se reproduzam, eles “não copulam” (em campo, não foram verificadas limitações para encontrar parceiros). Hospedeiros machos foram simulados apenas com a finalidade de influenciar nas regras de movimentação própria e dos demais agentes. Conforme a Fig. 1, machos e fêmeas apresentam comportamentos distintos. Machos não realizam outra atividade além do movimento. Fêmeas, ou se movimentam ou ovipositam. Entretanto, ambos os sexos estão sujeitos a uma certa probabilidade diária de morte.

3.2.1. Longevidade e mortalidade

A cada período de simulação é acrescentado um dia na idade de cada adulto. Quando essa idade for superior a longevidade média observada para adultos do PCF (Tab. 1), o agente morre, ou seja, é retirado do sistema. Uma forma do indivíduo ser retirado do sistema antes que realize o seu período máximo de vida é a inclusão de uma probabilidade de mortalidade diária. Tal mortalidade foi incluída no modelo no intuito de simular a morte e/ou a dispersão de adultos para fora da área de cultivo.

Segundo Jesus (1999), a taxa de sobrevivência diária de adultos do PCF em campo é muito alta (aproximadamente 98%) e é provavelmente uma função da fenologia do fumo. Ao final do ciclo do fumo, quando o alimento oferecido ao percevejo é de baixa qualidade, a taxa de sobrevivência diária tende a diminuir, possivelmente não pela morte dos indivíduos, mas pela sua dispersão para outras áreas de alimentação (Canto-Silva, 1999). Com base nos dados

de sobrevivência diária de adultos do PCF observados por Jesus (1999), estimou-se o seu inverso, ou seja, a taxa de mortalidade diária, na qual uma curva foi ajustada para descrever a sua variação em relação a sucessão dos dias a partir do início do cultivo. Esta relação é mostrada na Fig. 2. Assim, a probabilidade de mortalidade diária de adultos incorporada no modelo é determinada pela equação $y = 0,2341e^{0,0245x}$ ($r^2 = 0,3215$; $p = 0,0082$), onde x é o número de períodos já simulados. Uma vez determinada a taxa de probabilidade de morte do dia, um teste de mortalidade é feito gerando-se um número aleatório de 0 a 100 e comparando-o com a probabilidade de mortalidade estimada. Caso o número seja igual ou inferior a mortalidade, o indivíduo morre. Esta rotina é realizada a cada período de simulação, sendo que na hierarquia das ações o teste de idade e mortalidade precede os demais comportamentos (Fig. 1).

3.2.2. Movimento

Adultos têm seu movimento diferenciado conforme o sexo. Machos se movimentam a cada cinco dias e fêmeas a cada sete dias (Tab. 1). Tais valores foram estimados a partir de dados obtidos por Jesus *et al.* (2002b). Adultos apresentam um período de pré-oviposição, no qual não se movimentam (Tab. 1). Os indivíduos colonizadores são inseridos no sistema após o término do seu período de pré-oviposição. Nos dias em que se movimentam, as fêmeas não ovipositam.

O movimento se dá através de passos sucessivos para uma das oito células vizinhas à célula ocupada. A escolha da direção em cada passo é aleatória, obedecendo entretanto as regras de não mover-se para fora do ambiente, nem de mover-se para uma célula que contenha três ou mais indivíduos adultos. Tal regra foi implementada visto que adultos do PCF dificilmente agregam-se em campo em número maior que três indivíduos, exceto no período de pré-oviposição quando são formados agregados, visto que os tenerais não voam (Jesus *et al.*,

2002a e b). De qualquer forma, caso nenhuma das oito células vizinhas esteja desimpedida para o movimento, o indivíduo move-se assim mesmo para a célula sorteada.

A quantidade de passos a serem executados por cada indivíduo em cada ocasião que se movimentam é definida por uma matriz de probabilidades (Apêndice 1). Essa matriz foi construída a partir de dados de frequência de recapturas por distâncias nas sucessivas ocasiões de movimento de adultos do PCF (Jesus *et al.*, 2002b). Desta forma, dependendo da ordem da ocasião de movimento (1^a, 2^a, 3^a ...) há probabilidades diferenciadas para números de passos (1 a 21) que comporão o movimento (Apêndice 1). O número de passos é determinado gerando-se um valor aleatório de 0 a 100, o qual é buscado na matriz, inserida no modelo sob a forma de probabilidades acumuladas.

3.2.3. Oviposição

Durante o período de oviposição (Tab. 1), nos ciclos (dias) em que não se movimentam, as fêmeas ovipositam (Fig. 1). Em cada evento de oviposição são criados agentes hospedeiro ovo. O número de agentes criados é uma função da idade da fêmea. O modelo para descrever esta função foi obtido através do ajuste de uma curva polinomial aos dados de oviposição diária constantes em Caldas (1998) (Fig. 3). Desta forma o número de ovos depositados por fêmea é determinado pela equação $y = -0,000006x^4 + 0,001x^3 - 0,0575x^2 + 1,1182x + 2,3656$ ($r^2 = 0,54$; $p < 0,0001$), onde x é a idade da fêmea. O sexo do indivíduo criado é determinado aleatoriamente, com probabilidade de 50% para cada sexo (Tab. 1).

3.3. Agente hospedeiro ovo

O fluxo das rotinas simuladas para o agente hospedeiro ovo é apresentado na Fig. 1. Uma vez inserido no ambiente, a cada ciclo simulado a idade do ovo é acrescida em uma unidade. Quando a idade do indivíduo for superior a 14 dias, o mesmo é substituído por um agente hospedeiro ninfa do mesmo sexo. Tal rotina simula o período de desenvolvimento embrionário registrado para o PCF (Tab. 1). Enquanto o indivíduo possuir idade inferior a 14

dias, ele é exposto a uma probabilidade de mortalidade diária não causada por parasitismo fixa de 2% (Tab. 1). Esta mortalidade diária foi estimado com base na mortalidade registrada para ovos do PCF por Santos *et al.* (2001). O teste de mortalidade é aleatório, sendo realizado de maneira similar àquele descrito para hospedeiros adultos. Além da probabilidade diária de morte, hospedeiros ovos podem ainda ser mortos pela ação dos parasitóides. Entretanto apenas ovos com idade inferior a cinco dias são susceptíveis ao parasitismo (Tab. 1).

3.4. Agente hospedeiro ninfa

Da mesma forma que os hospedeiros ovos, ninfas não se movem para outras plantas (Fig. 1.3). Após o período de 34 dias simulados, estes agentes são substituídos por agentes hospedeiro adulto do mesmo sexo. Tal estratégia simula o período de desenvolvimento dos cinco instares ninfais do PCF (Tab. 1). Ao longo desse período, ninfas da 1^o e 2^o gerações são submetidas a uma probabilidade diária fixa de morte de 6% e 9%, respectivamente. Esta probabilidade diária é resultante da mortalidade geracional observada em campo distribuída ao longo dos 34 dias do desenvolvimento das ninfas (Canto-Silva, 1999). O teste de mortalidade em ninfas também é feito através da geração de números aleatórios.

3.5. Agente parasitóide adulto

Apenas fêmeas do parasitóide são simuladas no modelo. O fluxo hierárquico das rotinas do agente parasitóide adulto é mostrado na Fig. 4. Diferentemente das fêmeas dos hospedeiro adulto, fêmeas do parasitóide podem mover-se e ovipositar no mesmo dia.

3.5.1. Longevidade e mortalidade

Inicialmente é realizado um teste de idade e de estoque de ovos. Parasitóides adultos são retirados do sistema sempre que a sua idade for superior a 14 dias ou quando o seu estoque de ovos é zerado. Considerou-se uma progênie de 68 ovos para os parasitóides (Tab. 1). Tal rotina permite simular a longevidade média do parasitóide (Tab.1) e também retirar prematuramente

do sistema aqueles indivíduos que não realizam mais oviposição. Nenhum tipo de mortalidade diária é associado a este agente.

3.5.2. Tempo de residência

Antes das atividades de movimento e/ou oviposição, parasitóides adultos são submetidos a um teste de tempo de residência na célula em que se localizam. Na ausência de parâmetros empíricos para governar tal processo, estabeleceu-se duas regras arbitrárias. Na primeira, parasitóides são “aprisionados” o número de dias equivalente ao número de hospedeiros adultos fêmeas presentes na célula. De uma maneira geral, o número máximo de dias aprisionado é três, visto que esse também é o número máximo de hospedeiros adultos possíveis numa mesma célula. Tal estratégia teve a intenção de fazer com que parasitóides permaneçam mais tempo em células que possivelmente contenham mais hospedeiros ovos. A não utilização do número de ovos como critério para o tempo de permanência do parasitóide na célula se deve ao fato que, dessa forma, estaríamos interferindo de forma mais direta na taxa de parasitismo por célula. Na segunda regra para o tempo de permanência, parasitóides nunca ficam mais que um dia em células que contenham mais que quatro parasitóides. Com isso objetivou-se simular um processo de interferência mútua entre parasitóides.

3.5.3. Movimento

O movimento dos parasitóides adultos é feito de forma similar ao dos hospedeiros adultos, embora o número de passos por período de simulação seja fixo e igual a oito (Tab. 1). Esta quantidade refere-se a estimativa do movimento diário de *G. gallardoi* em campo de 7,62 m (Canto-Silva, 2003). A direção de cada passo é escolhida aleatoriamente entre as células vizinhas. Entretanto, parasitóides dão preferência para células que contenham hospedeiros adultos. Exceto os dois primeiros passos, nos demais o parasitóide “investiga” se alguma célula vizinha apresenta hospedeiros adultos e, caso positivo, se dirige a ela, “abortando” os demais passos. O número máximo de parasitóides permitido numa célula é oito. Caso não localize

hospedeiros ovos disponíveis ao final do movimento, os parasitóides aguardam um novo ciclo de simulação.

3.5.4. Oviposição

Fêmeas apresentam possibilidade de ovipositar após o seu período de pré-oviposição de um dia e até a idade de 10 dias (Tab. 1). Ao longo desse período, caso ao final do movimento sejam localizados hospedeiros ovos em idade susceptível ao parasitismo (Tab. 1) ou o parasitóide esteja “aprisionado” em uma célula que os contenha, parasitóides ovipositam. O número de ovos depositados pelo parasitóide implica no mesmo número de ovos mortos do hospedeiro, de modo que estes são substituídos por agentes parasitóide imaturos. Ao gerar um agente parasitóide imaturo, seu sexo é definido aleatoriamente com uma probabilidade de ser fêmea de 80%, o que simula a razão sexual registrada para a espécie (Tab. 1). Caso seja gerado um macho, este é automaticamente retirado do sistema.

O número de ovos parasitados por indivíduo em cada célula (N) é definido pela resposta funcional da espécie (Tab. 1), expressa pelo modelo randômico dos discos de Holling (Rogers, 1972), de modo que $N = OS * \{1 - \exp[-(0,0557 * 24 * Pt / (1 + 0,0557 * 0,9989 * OS))]\}$, onde OS é o número de ovos em idade susceptível ao parasitismo na célula e Pt, o número de parasitóides presentes. O número de ovos parasitados é deduzido do estoque de ovos do parasitóide, representado pela progênie observada para indivíduos da espécie (Tab. 1).

3.6. Agente parasitóide imaturo

Como ilustrado na Fig. 4, parasitóides imaturos não realizam ações. Entretanto, o seu desenvolvimento é modelado como uma função da temperatura ambiental (Tab. 1). Ao início de cada ciclo, a sua taxa de desenvolvimento diária (1/d) resulta da equação: $1/d = -0,0812 + 0,0052T$, onde T é a temperatura diária, constante no modelo do ambiente. Quando 1/d é maior que 1, o agente parasitóide imaturo é substituído por um agente parasitóide adulto.

Por fim, parasitóides imaturos também estão expostos a uma probabilidade de morte diária (Tab. 1). Esta probabilidade diária foi estimada com base na mortalidade de imaturos de *G. gallardoi* observada em campo (Canto-Silva, 2003), distribuída ao longo de um período médio de desenvolvimento de 19 dias.

4. Teste do modelo

4.1. Material e métodos

Para avaliar a eficácia do modelo em prever a dinâmica espaço-temporal da interação PCF – *G. gallardoi* no fumo, dados de simulação foram comparados a dados obtidos através do monitoramento das populações em campo.

De novembro de 2000 a março de 2001 uma plantação experimental de fumo foi monitorada com o objetivo de se estimar a população de ovos sadios e ovos parasitados do PCF e a sua distribuição espacial na área. O cultivo consistia de 270 plantas dispostas em 10 fileiras de 27 plantas, com espaçamento aproximado de 1m. Da colonização da área por adultos do PCF até o início do recrutamento dos adultos da primeira geração, as amostragens consistiram no monitoramento de todas as plantas da área, em intervalos de aproximadamente quatro dias. Após esse período, devido às altas densidades, as estimativas foram baseadas em amostragens aleatórias estratificadas; em cada ocasião, 20 plantas de seis regiões distintas do plantio eram amostradas, perfazendo um total de 120 unidades amostrais (Fig. 5). A partir do número médio de ovos sadios e parasitados por planta, as populações foram estimadas multiplicando-se este valor pelo número total de plantas (270).

A amostragem consistia no exame visual da planta selecionada e no registro do número de ovos sadios e parasitados. Ovos parasitados foram identificados pela sua coloração escura, que difere daquela observada em ovos com desenvolvimento embrionário normal (Santos *et al.*, 2001). Para identificar a origem do parasitismo observado em campo, uma parcela dos ovos parasitados foi coletada em cinco ocasiões ao longo do monitoramento e levada ao laboratório,

onde os mesmos foram mantidos em estufa climatizada até a emergência do parasitóide. *G. gallardoi* foi identificado com responsável pelo parasitismo em 89,6% dos ovos coletados ($n=538$), o que permite considerar os dados de campo aqui apresentados como representativos da dinâmica populacional dessa espécie.

Cada unidade amostral foi espacialmente referenciada através de coordenadas bidimensionais, de modo que uma letra de A a J representou a fileira em que a amostra foi obtida e um número de 1 a 27 a localização da planta nessa fileira (Fig. 5). Foram realizadas amostragens em 30 ocasiões, de 10/11/2000 a 06/03/2001. Não houve colonização natural da área por adultos do PCF. Baseado em observações na área em anos anteriores, dois grupos de cinco fêmeas foram introduzidos em dois momentos distintos: no dia 06 e no dia 21/11/2000. Da mesma forma, fêmeas de *G. gallardoi* foram introduzidas em três ocasiões: dois indivíduos no dia 05/12/2000, sete no dia 24/12/2000 e 15 no dia 11/01/2001. Em todas estas ocasiões foram registradas as coordenadas das plantas em que as introduções foram feitas, de modo que: o 1º grupo de fêmeas do PCF foi introduzido nas plantas A11, A27, E4, D26 e H21 e o 2º grupo nas plantas B5, B26, G20, H4 e I3 (Fig. 5). O 1º grupo de parasitóides foi introduzido na planta A11, o 2º nas plantas A11 (dois indivíduos) e C25 (cinco indivíduos) e o terceiro nas plantas B4, B13 e F19 (cinco indivíduos em cada planta) (Fig. 5).

Dados da dinâmica espaço-temporal da interação PCF – *G. gallardoi* no modelo foram obtidos através de sete simulações. Este número de repetições objetivou reduzir o efeito de simulações com resultados anômalos. Com intuito de possibilitar a comparação dos dados simulados com aqueles observados em campo, as condições iniciais das simulações (número de plantas, número, local e momento da inserção dos indivíduos colonizadores) imitam aquelas do monitoramento de campo descritas acima. As temperaturas mensais associadas ao ambiente no modelo também imitaram as temperaturas médias mensais observadas no período de monitoramento de campo. Cada simulação perfaz um período de 106 dias, sendo considerado, a

título de comparação, dia 1 o dia em que foram feitas as primeiras liberações de fêmeas do PCF (06/11/2000). O número de dias simulados foi limitado face a quantidade de tempo necessária para a simulação de uma população muito grande. Entretanto, buscou-se simular, no mínimo, o período necessário para registrar o 2º pico da população de ovos sadios.

A análise da qualidade do ajuste dos dados de densidade temporal dos ovos sadios e parasitados preditos aos dados observados foi feita através do cálculo do coeficiente de correlação de Pearson (r^2). Os dados preditos referem-se à média dos resultados obtidos nas sete simulações.

O modelo foi programado para fornecer dados espaciais da distribuição de ovos e parasitismo dos dias 66, 86, 96 e 106 de simulação. Tais datas foram determinadas no intuito de contemplar o final do período reprodutivo das fêmeas do PCF da 1ª geração, o início e o pico do período reprodutivo das fêmeas da 2ª geração. Uma análise preliminar da dinâmica espacial dos dados observados e simulados foi feita testando-se o ajuste destes à distribuições matemáticas conhecidas. Um teste inicial de aleatoriedade das distribuições (ajuste à distribuição Poisson) foi realizado através do cálculo do índice I (Elliott, 1983). Caso constatada agregação, foi testado o ajuste à distribuição binomial negativa através do teste Mann-Whitney (Elliott, 1983), obtendo-se o índice de agregação k. Além dos dados espaciais dos dias de simulação acima referidos, apenas as distribuições dos dias 66, 90, 98 e 106 dos dados de campo foram submetidos a estas análises.

Com a finalidade de avaliar os padrões de dependência de densidade espacial do parasitismo observados em campo e simulados, regressões das taxas de parasitismo pela densidade de ovos totais (sadios + parasitados) em cada planta, por ocasião de amostragem e simulação, foram desenvolvidas. Para essa análise, a proporção de ovos parasitados foi transformada para o arco-seno da sua raiz-quadrada e o número de ovos, em seu logaritmo de base 10. Plantas em que a taxa de parasitismo foi zero não foram plotadas. Todas as análises

estatísticas e de distribuição espacial foram desenvolvidas nos programas BioEstat 2.0 (Ayres *et al.*, 2000) e “Ecological Methodology” (Krebs, 2000).

4.2. Resultados

A variação da densidade média dos agentes hospedeiros ovo, ninfa e adulto ao longo dos dias simulados é mostrada na Fig. 6. Observa-se dois picos populacionais de ovos correspondentes ao desenvolvimento de duas gerações de hospedeiros. O início do recrutamento de ninfas ocorreu no dia 15, o que significa que o período de desenvolvimento dos ovos foi bem modelado. Em seqüência ao primeiro pico de ovos (dia 31), com uma defasagem de 17 dias, ocorre o pico de densidade de ninfas (dia 48). Uma vez que o parasitismo neste período foi quase inexistente, a diferença de densidade entre esses picos revela uma mortalidade de 18,39% dos ovos. Este valor é muito próximo ao observado para a mortalidade não causada por parasitismo em grupos de ovos do PCF em campo, que é de 19,6% (Santos *et al.*, 2001). Portanto, a mortalidade probabilística diária associada a cada indivíduo ovo no modelo reproduziu muito bem aquela observada em populações de campo. Da mesma forma, a comparação do pico de densidade dos indivíduos adultos recrutados com o pico de densidade de ninfas revela uma mortalidade de 77,1% de ninfas, valor que se aproxima dos 86,8% de mortalidade para ninfas da 1^o geração observado em campo (Canto-Silva, 1999). Assim, o modelo também reproduziu bem a mortalidade geracional de ninfas a partir da mortalidade probabilística diária dos indivíduos. Comparando-se o período em que se inicia o recrutamento de adultos da 1^o geração (dia 49) com o de ninfas, obtêm-se um período de desenvolvimento para ninfas de 34 dias, o que comprova o sucesso do modelo em modelar o desenvolvimento desse agente.

A comparação entre os dados médios das populações de ovos sadios e parasitados obtidos através das simulações e desses dados originados pelo monitoramento de campo pode ser feita na Fig. 7. Visualmente, tanto o número de ovos sadios quanto o de parasitados

simulados parece ajustar-se muito bem aos números aferidos em campo ao longo de 106 dias. A análise de correlação corrobora tal impressão, obtendo-se um valor de r^2 para ovos sadios de 0,82 ($t= 11,37$; g.l.= 28; $p < 0,0001$) e para ovos parasitados de 0,78 ($T= 7,61$; g.l.= 18; $p < 0,0001$).

A simulação da população de ovos sadios ao longo da primeira geração foi excelente ($r^2= 0,89$; $t= 12,32$; g.l.= 18; $p < 0,0001$). A simulação da população desses ovos na segunda geração, embora tenha apresentado um r^2 de 0,64 ($t= 3,77$; g.l.= 8; $p= 0,0054$), acusou uma discrepância na magnitude da população final observada em campo. Embora tal discordância possa decorrer de efeitos amostrais (de campo), é possível que outros fatores, inerentes ao modelo, tenham tido influência.

Em campo, o dia 106 (22/02/2001) registrou o pico populacional de ovos parasitados. Nas simulações, o número de dias simulados foi insuficiente para registrar esse pico. Entretanto, a taxa de crescimento da população de ovos parasitados nos últimos dias da simulação foi sempre decrescente, o que indica que o ponto de inflexão da curva populacional desses agentes estava próximo.

A dinâmica espacial da distribuição de ovos e da taxa de parasitismo em campo e no ambiente simulado (exemplo de uma simulação) é mostrada nas Figs. 8 e 9, respectivamente. Os gráficos de superfície dos dias 66, 96 (98 para dados de campo) e 106 revelam que a população de ovos e a taxa de parasitismo distribuíram-se agregadamente, seja em campo ou nas simulações. A análise da distribuição espacial desses dados (Tabs. 2 e 3) corrobora esta evidência. Nenhum dos dados ajustou-se à distribuição aleatória. Os diminutos valores do índice k da binomial negativa, obtidos para dados observados e simulados, indicam que a distribuição de ovos é muito agregada e que o parasitismo é muito heterogêneo entre essas agregações de ovos.

A análise de regressão do parasitismo pela densidade de ovos por planta resultou na constatação da predominância de um padrão inversamente dependente da densidade para dados de campo. Dos 17 grupos de dados em que foi possível realizar a análise, 10 apresentaram esse padrão (Fig. 10). O padrão independente da densidade foi predominante para dados simulados, embora 7 das 21 regressões realizadas tenham apresentado o padrão inverso (Fig. 10).

5. Discussão

Considerando que a elaboração do modelo foi independente dos dados oriundos do monitoramento de campo, exceto no que diz respeito às condições iniciais, o modelo obteve pleno sucesso em simular a dinâmica da interação PCF – *G. gallardoi* a partir do comportamento individual dos diferentes agentes. Não só os padrões de flutuação mas também a magnitude das densidades populacionais de ovos sadios e parasitados foram muito bem preditos, conforme a análise de correlação. Isto revela que os parâmetros utilizados, assim como os seus valores, foram representativos do real comportamento biológico dos organismos em campo e que a estrutura do modelo reproduz com eficiência os processos ocorrentes nas populações naturais. O quanto cada parâmetro contribui para a dinâmica do sistema deve ser alvo de análises de sensibilidade, a serem realizadas em futuros trabalhos.

A despeito da sua eficiência, o modelo apresentou limitações quanto a predição da densidade final de ovos sadios (Fig. 7; dia 106). Tal fato deve-se, possivelmente, à função que descreve a mortalidade (ou abandono da área) dos adultos no modelo (seção 3.2.1). Esta função parece não ter simulado adequadamente esta perda ao final do período, fazendo com que o número de fêmeas do PCF, e portanto o número de ovos depositados, tenha sido maior do que o observado em campo. Deve-se considerar que os dados de campo que originaram a presente função referem-se a uma situação específica, na qual indivíduos do PCF colonizaram a área ainda em setembro e por volta do dia 22/02 (dia 106) as fêmeas da primeira geração possivelmente já estavam ao final do seu período reprodutivo (Jesus, 1999). No monitoramento

de campo descrito no presente trabalho, indivíduos do PCF foram introduzidos na área apenas no início de novembro e, desta forma, as fêmeas da primeira geração estavam em pleno período reprodutivo quando as plantas de fumo já estavam ao final do seu ciclo. A necessidade de alimento de melhor qualidade deve ter provocado uma maior dispersão de fêmeas para fora da área do plantio, fazendo com que o modelo tivesse pouca habilidade em descrever tal perda. Isto sugere a necessidade da introdução de um terceiro nível trófico no modelo (plantas), o qual teria a sua fenologia modelada para gerar associações com os demais agentes. Esta estratégia foi utilizada por Bancroft e Margolies (1999) ao desenvolver um MBI para o sistema tritrófico *Phaseolus lunatus* L. / *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae) / *Phytoseiulus persimilis* (Acari: Phytoseiidae).

Com base na distribuição espacial de ovos e da taxa de parasitismo observada em campo (Fig. 8 e Tab. 2) é possível traçar o seguinte cenário: no 66º dia (Fig. 8A) a população de ovos foi muito reduzida e espaçada devido ao final do período reprodutivo das fêmeas colonizadoras. Com o recrutamento da primeira geração de adultos, as fêmeas dispersaram originando diversos focos de colonização, cujo padrão resultante são vários agregados de ovos distribuídos aleatoriamente no ambiente no 98º dia (Fig. 8B). A partir desse momento, esperava-se que os agregados tendessem a aumentar, dada a pouca mobilidade das fêmeas. Entretanto no 106º dia (Fig. 8C) observou-se a diminuição desses agregados, que na verdade resultou da redução da densidade total de ovos na área, conforme é mostrado na Fig. 7 (dia 106). Quanto ao parasitismo, este mostrou-se relativamente bem distribuído entre os vários agregados de ovos ao longo do período (Fig. 8D a F). Entretanto, as taxas de parasitismo observadas por planta foram muito variáveis, de modo que a análise da distribuição espacial revelou padrões agregados, com k variando de 0,17 a 0,94 (Tab. 2).

Os dados de distribuição espacial gerados pelo modelo (Fig. 9) revelaram padrões semelhantes ao observado em campo. Entretanto, no 106º dia (Fig. 9C), dada a maior densidade

de ovos simulados para este momento (Fig. 7; dia 106), foi possível constatar o aumento da agregação de ovos nas regiões já colonizadas anteriormente. Este padrão foi gerado, possivelmente, pela agregação de fêmeas ovipositoras, resultante da maior probabilidade das fêmeas mais longevas dispersarem menores distâncias (conforme a matriz de probabilidade de passos contida no modelo; Apêndice 1). Tal padrão de agregação de adultos em certos locais da cultura foi observado em campo por Jesus *et al.* (2002b).

A agregação de ovos nas regiões limítrofes da área (Figs. 9B e C) pode ter sido gerada também por um efeito de borda, na medida em que duas das cinco direções possíveis de movimento das fêmeas localizadas em células da borda a fazem permanecer nesta região. Um aspecto a ser ressaltado é que os dados de campo referem-se a amostragem de 120 plantas, enquanto no modelo são apresentados os dados de todas as células. Portanto, padrões simulados podem não ter sido plenamente percebidos em campo devido ao tamanho amostral.

Da mesma forma que o observado em campo, a análise da distribuição espacial do parasitismo revelou padrões agregados (Tab. 3). Entretanto, a magnitude dessa agregação foi muito maior do que a observada em campo, com k variando de 0,03 a 0,08 (Tab. 3). Esta diferença pode ser também vislumbrada ao analisarmos as Figs. 9C e F, com o parasitismo agregando-se praticamente em apenas uma região da área, enquanto outras regiões, com grandes densidades de ovos, escapam ao parasitismo. Este padrão foi observado em todas as simulações realizadas.

Diversos podem ser os processos que geraram os padrões de agregação do parasitismo observados no monitoramento de campo e, mais evidentemente, nas simulações. No modelo, o “forrageamento” dos parasitóides é simulado através das regras do tempo de residência, movimento e oviposição. A oviposição (seção 3.5.4) pode ter tido pouca influência sobre a agregação do parasitismo visto que é modelada por uma resposta funcional do tipo II (Holling, 1966), que limita o número de ovos atacados por parasitóide em cada célula. Por outro lado, a

“atração” dos indivíduos para células com hospedeiros adultos e o maior tempo de residência em células com maior número de adultos do hospedeiro, podem ter gerado a agregação dos parasitóides em regiões de maior densidade de hospedeiros. Estas regras do tempo de residência (seção 3.5.2) e do movimento (seção 3.5.3) diminuem a probabilidade de um parasitóide deixar regiões que apresentem agregações de ovos e/ou fêmeas do hospedeiro, seja ele um indivíduo em oviposição ou recém-recrutado. Desta forma, a agregação do parasitismo pode resultar da exploração contínua pelos parasitóides de regiões previamente colonizadas. A resposta agregativa de parasitóides a unidades ambientais de maior densidade de hospedeiros, gerando padrões heterogêneos de parasitismo, tem sido registrada também em trabalhos de campo (Waage, 1983; Hemerik *et al.*, 1993). Nestes estudos, a maior concentração de caimônios e o menor tempo de busca para encontrar novos hospedeiros são os principais fatores associados ao comportamento.

A resposta funcional do tipo II parece ter sido responsável pelos padrões de parasitismo inversamente dependentes da densidade observados nos dados de campo e nas simulações. De fato, tais padrões são comuns em interações hospedeiro-parasitóide de campo e laboratório (Lessells, 1985; Cronin, 1989; Heimpel e Rosenheim, 1998) e, geralmente, são associados à limitação de ovos ou ao tempo de manipulação do hospedeiro, que caracterizam uma resposta funcional do tipo II.

A ocorrência de uma resposta agregativa de *G. gallardoi* à distribuição do PCF, assim como a contribuição deste processo para a dinâmica do sistema, pode ser melhor analisada através de simulações nas quais o presente modelo seja programado para também fornecer dados da distribuição espacial dos parasitóides, à medida em que os parâmetros são testados. Além disso, tais simulações podem ser desenvolvidas a partir de diferentes distribuições iniciais dos parasitóides, com o intuito de avaliar o efeito desses arranjos espaciais na

otimização do controle do PCF. Da mesma forma, experimentos de campo e laboratório, podem ser delineados para confrontar tais resultados.

6. Conclusões

Este trabalho objetivou a elaboração e validação do presente modelo, no que diz respeito a simulação da dinâmica espaço-temporal da interação PCF – *G. gallardoi*. Este objetivo foi plenamente alcançado. A análise do comportamento dos diferentes componentes e a sua influência na dinâmica do sistema abordado (análise de sensibilidade) será objeto de futuros trabalhos.

O presente modelo é ainda experimental. Portanto, futuros estudos têm também o objetivo de aperfeiçoá-lo. Uma análise pormenorizada de seus componentes pode revelar que alguns parâmetros são ineficazes ou mesmo dispensáveis para a simulação. Desta forma, uma simplificação do mesmo pode torná-lo mais adaptável a outros sistemas hospedeiro-parasitóide, possibilitando assim o seu uso por outros pesquisadores. Com isso, um maior número de experimentos conjugados de campo, laboratório e simulação podem ser desenvolvidos, o que em última análise reverterá no aperfeiçoamento deste ou de outros modelos de simulação da dinâmica de hospedeiros e parasitóides.

O estudo da dinâmica de populações através de uma abordagem baseada no indivíduo, com MBIs, parece ser uma alternativa viável. A proliferação de programas destinados a construção de MBIs, como o SeSAm, de relativa facilidade de manipulação, possibilita que pesquisadores possam desenvolver investigações de processos populacionais, a despeito da sua habilidade com ferramentas matemáticas complexas. O maior realismo implícito nestes modelos, por outro lado, os torna ferramentas muito úteis para diversas áreas da ecologia aplicada, particularmente para a entomologia agrícola. Por fim, paradigmas ecológicos atuais como a heterogeneidade espacial e individual podem ser amplamente explorados nos MBIs, o

que sugere que estes podem trazer grandes progressos para a teoria geral da ecologia de populações.

Agradecimentos

Os autores agradecem ao Departamento de Fitossanidade, Faculdade de Agronomia - Universidade Federal do Rio Grande do Sul pelo uso de sua infra-estrutura no desenvolvimento deste trabalho. Agradecem também aos autores do programa SeSAM V.1.0.2 pela sua livre utilização. Este trabalho foi subvencionado pelo CNPq, processo nº 471097/2001-2.

Referências

- Ayres, M., Ayres Jr., M., Ayres, D. L. e Santos, A. S., 2000. BioEstat 2.0: aplicações estatísticas nas áreas das ciências biológicas e médicas. Belém, Sociedade Civil Mamirauá, MCT – CNPq, 272pp.
- Bancroft, J. S. e Margolies, D. C., 1999. An individual-based model of an acarine tritrophic system: lima bean, *Phaseolus lunatus* L., twospotted spider mite, *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae) and *Phytoseiulus persimilis* (Acari: Phytoseiidae). Ecol. Model. 123: 161-181.
- Berec, L., 2002. Techniques of spatially explicit individual-based models: construction, simulation and mean-field analysis. Ecol. Model. 150: 55-81.
- Caldas, B-H. C, 1998. Ciclo biológico de *Corecoris dentiventris* Berg, 1884 (Heteroptera, Coreidae) em cultura de fumo e morfologia das fases juvenis. Dissertação de mestrado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Curso de Pós-Graduação em Fitotecnia, Faculdade de Agronomia, Porto Alegre, 96pp.
- Caldas, B-H.C., Redaelli, L.R. e Diefenbach, L.M.G., 1999. Parâmetros Reprodutivos de *Corecoris dentiventris* Berg (Hemiptera, Coreidae) em Cultura de Fumo (*Nicotiana tabacum*). An. Soc. Entomol. Brasil 28(4): 595-600.

- Caldas, B-H.C., Redaelli, L. R. e Diefenbach, L.M.G., 2000. Biology of *Corecoris dentiventris* Berg, 1884 (Hemiptera: Coreidae) in tobacco culture (*Nicotiana tabacum*). Rev. Bras. Biol. 60: 173-178.
- Canto-Silva, C. R. 1999. Aspectos da dinâmica populacional e distribuição espacial de *Corecoris dentiventris* Berg, 1884 (Heteroptera: Coreidae) em cultivo experimental de *Nicotiana tabacum* (Solanaceae). Dissertação de mestrado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Instituto de Biociências, Porto Alegre, 133pp.
- Canto-Silva, C. R., 2003. Parâmetros bioecológicos de *Gryon gallardoi* (Brethes) (Hymenoptera: Scelionidae) e modelagem da dinâmica espaço-temporal da sua interação com *Spartocera dentiventris* (Berg) (Hemiptera: Coreidae) através da simulação de múltiplos agentes. Tese de doutorado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Instituto de Biociências, Porto Alegre, 210pp.
- Comins, H. N., Hassell, M. P. e May, R. M., 1992. The spatial dynamics of host-parasitoid systems. J. Anim. Ecol. 61: 735-748.
- Cronin, J. T., 1989. Inverse density-dependent parasitism of the bagworm, *Thyridopteryx ephemeraeformis* (Lepidoptera: Psychidae). Environ. Entomol. 18 (3): 403-407.
- Dunning, J. B., Stewart, D. J., Danielson, B. J., Noon, B. R., Root, T. L., Lamberson, R. H. e Stevens, E. E., 1995. Spatially explicit population models: current forms and future uses. Ecol. Appl. 5(1): 3-11.
- Elliott, J. M., 1983. Some methods for the statistical analysis of samples of benthic invertebrates. 2^o ed., Freshwater Biological Association, 156pp.
- Ewing, B., Yandell, B. S., Barbieri, J. F., Luck, R. F. e Forster, L. D., 2002. Event-driven competing risks. Ecol. Model. 158: 35-50.

- Godfray, H. C. J., 1994. Parasitoids: behavioral and evolutionary ecology. Princeton University Press, Princeton, NJ, 488pp.
- Godfray, H. C. J., Shimada, M., 1999. Parasitoids as model organisms for ecologists. Res. Popul. Ecol. 41, 3-10.
- Grimm, V., 1999. Ten years of individual-based modelling in ecology: what have we learned and what could we learn in the future? Ecol. Model. 115: 129-148.
- Hassell, M. P., 1978. The Dynamics of Arthropod Predator-Prey Systems. Princeton University Press, Princeton, 237pp.
- Hassell, M. P., 2000. The spatial and temporal dynamics of host-parasitoid interactions. Oxford University Press, Oxford, 200pp.
- Hassell, M. P., Comins, H. N. e May, R. M., 1991. Spatial structure and chaos in insect dynamics. Nature 353: 255-258.
- Hassell, M.P. e May, R.M., 1973. Stability in insect host-parasitoid models. J. Anim. Ecol. 42: 693-736.
- Hassell, M.P. e Wilson, H., 1997. The Dynamics of Spatially Distributed Host-Parasitoid Systems. p.75-110. In: Tilman, D. & Kareiva, P. (ed.). Spatial Ecology – The Role of Space in Population Dynamics and Interspecific Interactions. Princeton University Press, Princeton, 368pp.
- Hassell, M.P. e Varley, G. C., 1969. New inductive population model for insect parasites and its bearing on biological control. Nature 223: 1133-1136.
- Heimpel, G. E. e Rosenheim, J. A., 1997. Egg limitation in parasitoids: a review of the evidence and a case study. Biol. Control 11: 160-168.
- Hemerik, L., Driessen, G. e Haccou, P., 1993. Effects of intra-patch experiences on patch time, search time and searching efficiency of the parasitoid *Leptopilina clavipes*. J. Anim. Ecol. 62: 33-44.

- Holling, C.S., 1966. The functional response of invertebrate predators to prey density. Mem. Ent. Soc. Can. 48: 1-86.
- Huffaker, C.B., 1958. Experimental studies on predation: dispersion factors and predator-prey oscillations. Hilgardia 27:343-383.
- Jervis, M. e Kidd, N., 1996. Insect Natural Enemies: practical approaches to their study and evaluation. Chapman & Hall, London, 491pp.
- Jesus, C. R., 1999. Dinâmica populacional de *Corecoris dentiventris* Berg. 1884 (Hemiptera: Coreidae). Monografia de Bacharelado. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Porto Alegre, 67pp.
- Jesus, C. R., Redaelli, L. R. e Romanowski, H. P., 2002a. Population dynamics and spatial distribution of *Spartocera dentiventris* (Berg) (Hemiptera: Coreidae) adults on *Nicotiana tabacum* L. (Solanacea). Neotrop. Entomol., 31(4): 541-549.
- Jesus, C. R. e Romanowski, H. P., 2001. Population dynamics of *Corecoris dentiventris* Berg. 1884 (Hemiptera: Coreidae) at an experimental tobacco crop in Porto Alegre, RS – Brazil. Biotemas, 14(2): 47-60.
- Jesus, C. R., Romanowski, H. P. e Redaelli, L. R., 2002b. Movement pattern of *Spartocera dentiventris* (Berg) (Hemiptera: Coreidae) in an experimental crop of *Nicotiana tabacum* L. (Solanacea). Braz. J. Biol. 62(4B): 827-834.
- Klügl, F. e Puppe, F., 1998. The multi-agent simulation environment SeSAM. In. Proceedings of the Workshop “Simulation and Knowledge-based systems”, H. Kleine Büning (Ed.), University Paderborn.
- Krebs, C. J., 2000. Ecological methodology. Benjamin/ Cummings. 2nd edition, 654pp.
- Legaspi, B. C. Jr., Allen, J. C., Brewster, C. C., Morales-Ramos, J. A. e King, E. G., 1998. Areawide management of the cotton boll weevil: use of a spatio-temporal model in augmentative biological control. Ecol. Model. 110: 151-164.

- Lessells, C. M., 1985. Parasitoid foraging: should parasitism be density dependent? *J. Anim. Ecol.* 54: 27-41.
- Levin, S. A., 1974. Dispersion and population interactions. *Am. Nat.*, 108: 207-228.
- Łomnicki, A., 1978. Individual differences between animals and natural regulation of their numbers. *J. Anim. Ecol.* 47: 461-475.
- Lorek, H. e Sonnenschein, M., 1999. Modelling and simulation software to support individual-based ecological modelling. *Ecol. Model.* 115: 199-216
- Mamedov, A. e Udalov, S., 2002. A computer tool to develop individual-based models for simulation of population interactions. *Ecol. Model.* 147: 53-68.
- May, R.M., 1978. Host-parasitoid systems in patchy environments: a phenomenological model. *J. Anim. Ecol.* 47: 833-843.
- Mills, N. J. e Getz, W. M., 1996. Modelling the biological control of insect pests: a review of host-parasitoid models. *Ecol. Model.* 92: 121-143.
- Minar, N., Burkhart, R., Langton, C. e Askenazi, M., 1996. The Swarm simulation system: a toolkit for building multi-agent simulations. <http://www.santafe.edu/projects/swarm>.
- Olson, R. L. e Sequeira, R. A., 1995. An emergent computational approach to the study of ecosystem dynamics. *Ecol. Model.* 79: 95-120.
- Rogers, D. J., 1972. Random search and insect population models. *J. Anim. Ecol.* 41: 369-383.
- Santos, R.S.S., Redaelli, L. R. e Diefenbach, L. M. G., 2001. Ocorrência de Parasitismo em Ovos de *Spartocera dentiventris* (Berg) (Hemiptera: Coreidae) em Cultura de Fumo. *Neotrop. Entomol.* 30(4): 731-733.
- Santos, R.S.S., Redaelli, L. R. e Diefenbach, L. M. G., 2002. Predação e desaparecimento de ovos de *Spartocera dentiventris* (Berg, 1884) (Hemiptera: Coreidae) em Cultura de Fumo. *Acta Biologica Leopoldensia* 24(1): 65-72.

- Santos, R.S.S., Redaelli, L. R., Diefenbach, L. M. G. e Santos, L. M., 2003. Egg parasitization of *Spartocera dentiventris* (Berg) (Hemiptera: Coreidae) in field conditions: preferential age for attack and pre-imaginal survival of parasitoids. *Acta Biologica Leopoldensia* 25(1): 103-111.
- Schaefer, C.W. e Panizzi, A. R., 2000. *Heteroptera of Economic Importance*. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA, 856pp.
- Schofield, P., Chaplain, M. e Hubbard, S., 2000. Mathematical Modelling of the Spatio-temporal dynamics of Host-parasitoid Systems. *Euro. Comm. Math. Theor. Biol.* 2: 12-17.
- Waage, J. K., 1983. Aggregation in field parastoid populations: foraging time allocation by a population of *Diadegma* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Ecol. Entomol.* 8: 447-453.
- Wiedemann, L. M., Canto-Silva, C.R., Romanowski, H. P. e Redaelli, L. R., 2003. Oviposition behaviour of *Gryon gallardoi* (Hym.; Scelionidae) on eggs of *Spartocera dentiventris* (Hem.; Coreidae). *Braz. J. Biol.* 63(1): 133-139.

Tabela 1. Parâmetros do modelo.

Agente	Parâmetro	Valor ¹	Referência
<i>S. dentiventris</i> adulto	Longevidade (dias)	66	Caldas <i>et al.</i> , 1999
	Período de pré-oviposição (dias)	12	Caldas <i>et al.</i> , 1999
	Período de oviposição (dias)	49	Caldas <i>et al.</i> , 1999
	Probabilidade de mortalidade diária sazonal (%)	Equação exponencial (Fig. 2)	Jesus, 1999
	Oviposição dependente da idade (ovos)	Equação polinomial (Fig. 3)	Caldas, 1998
	Intervalo entre movimentos dos machos (dias)	5	Jesus, 2001
	Intervalo entre movimentos das fêmeas (dias)	7	Jesus, 2001
	Movimento (número de passos)	Matriz de probabilidade de passos (Apêndice 1)	Jesus <i>et al.</i> , 2002
	Probabilidade sexual da prole (%)	50	Caldas <i>et al.</i> , 2000
<i>S. dentiventris</i> ovo	Período de desenvolvimento (dias)	14	Caldas <i>et al.</i> , 2000
	Idade susceptível ao parasitismo (dias)	< 5	Santos <i>et al.</i> , 2003
	Probabilidade de mortalidade diária (%)	2	Santos <i>et al.</i> , 2001
<i>S. dentiventris</i> ninfa	Período de desenvolvimento (dias)	34	Caldas <i>et al.</i> , 2000
	Probabilidade diária de mortalidade na 1ª geração (%)	6	Canto-Silva, 1999
	Probabilidade diária de mortalidade na 2ª geração (%)	9	Canto-Silva, 1999
<i>G. gallardoi</i> adulto	Longevidade (dias)	14	Canto-Silva, 2003
	Período de pré-oviposição (dias)	1	Canto-Silva, 2003
	Período de oviposição (dias)	10	Canto-Silva, 2003
	Progenie total (ovos)	68	Canto-Silva, 2003
	Resposta funcional	Equação randômica	Canto-Silva, 2003
	Movimento diário (número de passos)	8	Canto-Silva, 2003
	Probabilidade sexual da prole (fêmeas)	80%	Canto-Silva, 2003
<i>G. gallardoi</i> imaturo	Desenvolvimento dependente da temperatura	Equação de desenvolvimento	Canto-Silva, 2003
	Probabilidade de mortalidade diária (%)	4	Canto-Silva, 2003

¹Por tratar-se de um modelo essencialmente discreto, todos os valores dos parâmetros foram arredondados.

Tabela 2 – Número de plantas amostradas (N), número médio de ovos por planta, número de plantas com ovos parasitados (n), percentagem média do parasitismo por planta, índice da razão variância-média (I) e k da distribuição binomial negativa para dados dos dias 66, 90, 98 e 106 em cultivo de fumo. Porto Alegre, RS, Brasil (30° 05' S e 51° 13' O).

Tempo (dias)	Ovos				Parasitismo			
	N	Número médio	I	k	n	% média	I	K
66	270	1,52	80,55	0,01	10	46,62	45,73	0,94
90	120	22,51	148,92	0,03	10	14,48	38,83	0,28
98	120	24,58	118,91	0,05	30	27,50	59,92	0,17
106	120	15,87	124,53	0,04	26	53,77	39,03	0,41*

* Dados não ajustados à binomial negativa pelo teste de Mann-Whitney

Tabela 3 – Número de plantas (N), número médio de ovos por planta, número de plantas com ovos parasitados (n), percentagem média do parasitismo por planta, índice da razão variância-média (I) e k da distribuição binomial negativa para dados dos dias 66, 86, 96 e 106 de sete simulações desenvolvidas no modelo. Os dados referem-se à média das sete simulações.

Tempo (dias)	Ovos				Parasitismo			
	N	Número médio	I	k	n	% média	I	K
66	270	0,91	26,22	0,01	12,5	5,84	24,84	0,06
86	270	10,62	58,30	0,05*	58,7	6,34	40,12	0,04
96	270	17,95	70,17	0,08*	86,1	7,18	46,96	0,03
106	270	19,57	72,21	0,08*	91,8	14,32	43,37	0,08*

* Dados não ajustados à binomial negativa pelo teste de Mann-Whitney

Legendas

Figura 1 – Fluxograma das rotinas dos agentes hospedeiros no modelo: **1.** Adulto; **2.** Ovo e **3.** Ninfas.

Figura 2 – Relação entre a mortalidade do agente hospedeiro adulto e o tempo de simulação no modelo. Baseado em dados de Jesus (1999).

Figura 3 – Relação entre o número de ovos depositados diariamente e a idade das fêmeas do hospedeiro no modelo. Baseado em dados de Caldas (1998)

Figura 4 – Fluxograma das rotinas dos agentes parasitóide no modelo: **1.** Adulto fêmea e **2.** Imaturo.

Figura 5 – Croqui da área de plantio de fumo, Porto Alegre (30° 05' S e 51° 13' O), RS, Brasil. Letras de A a J designam as fileiras de plantas e números de 1 a 27 a posição de cada planta na fileira. Células delimitadas por linhas tracejadas representam plantas. Linhas contínuas espessas delimitam os seis estratos da área amostral. Células preenchidas representam a localização da introdução dos indivíduos colonizadores: listradas, hospedeiros; escuras, parasitóides e pontilhadas, hospedeiros e parasitóides.

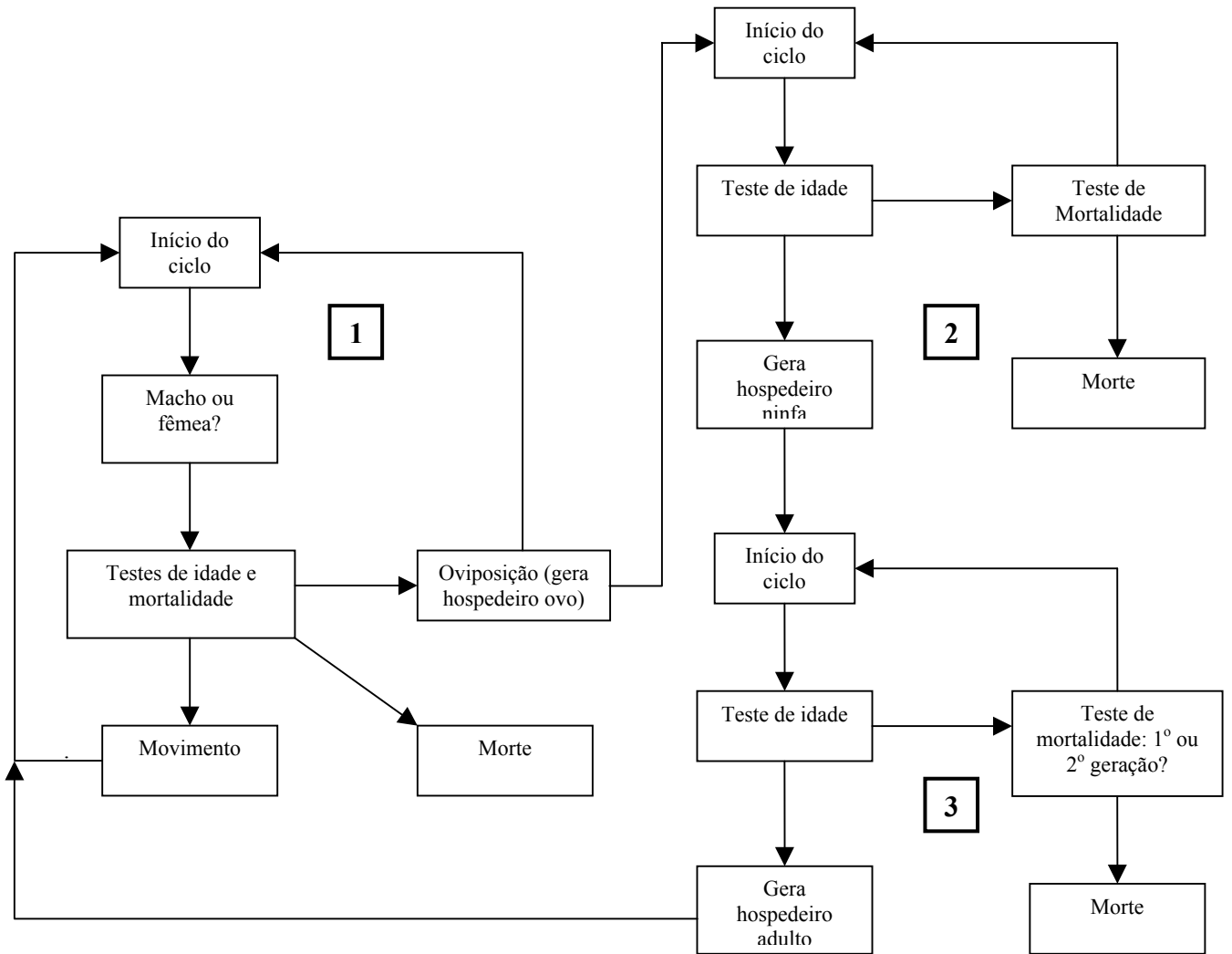
Figura 6 – Número médio diário de hospedeiros adultos, ninfas e ovos resultante de sete simulações realizadas com o modelo.

Figura 7 – Número médio diário das populações de ovos sadios e parasitados simulados no modelo e estimados a partir de registros em cultivo de fumo, Porto Alegre (30° 05' S e 51° 13' O), RS, Brasil, ao longo de 106 dias. Barras representam o erro padrão das médias.

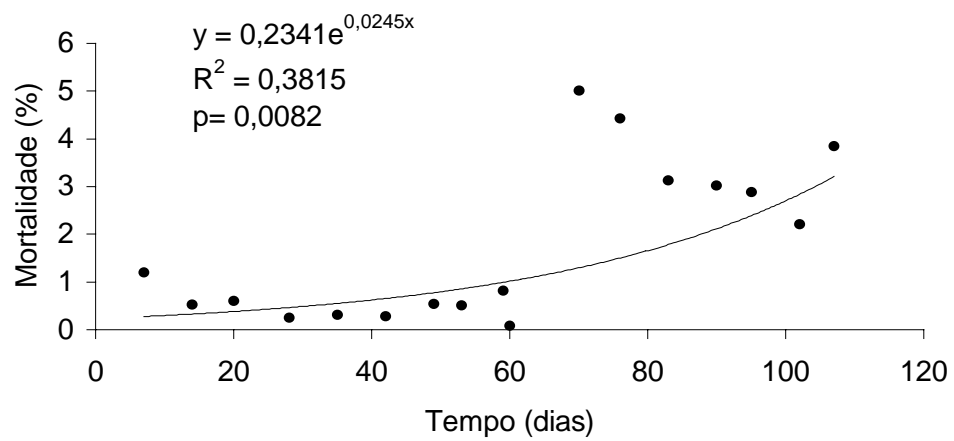
Figura 8 – Croquis da distribuição espacial da população de ovos (**A** a **C**) e da taxa de parasitismo (%) (**D** a **F**) observada em cultivo de fumo a partir da amostragem de 120 plantas/ocasião em cultivo de fumo, Porto Alegre (30° 05' S e 51° 13' O), RS, Brasil. **A** e **D**, 66° dia; **B** e **E**, 98° dia e **C** e **F**, 106° dia.

Figura 9 – Croquis da distribuição espacial da população de ovos (**A** a **C**) e da taxa de parasitismo (%) (**D** a **F**) observada em uma simulação com o modelo. **A** e **D**, 66^o dia; **B** e **E**, 96^o dia e **C** e **F**, 106^o dia.

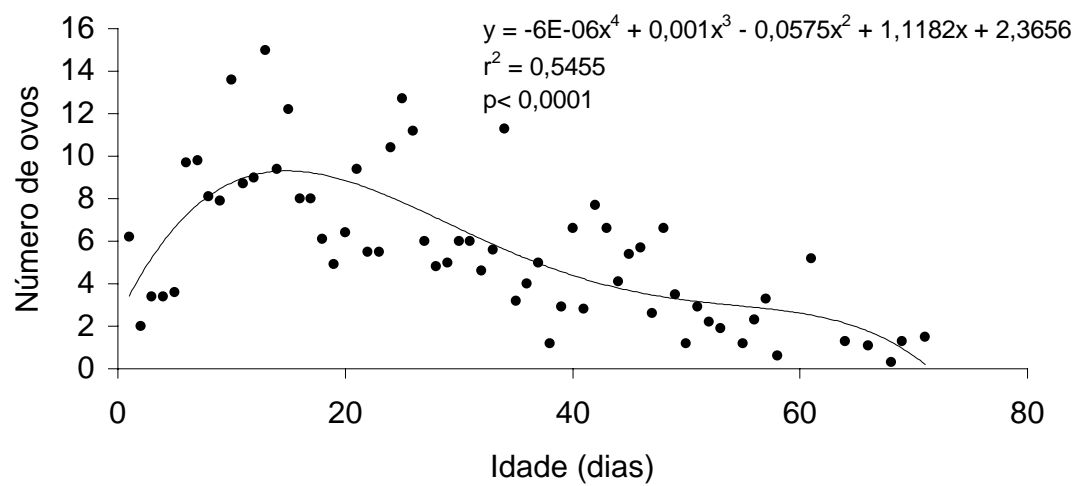
Figura 10 – Relação entre a taxa de parasitismo e a densidade de ovos por planta observada em cultivo de fumo (Porto Alegre 30^o 05' S e 51^o 13' O, RS, Brasil) e obtida através de simulações com o modelo. Plantas nas quais não foi observado o parasitismo em ovos foram excluídas.



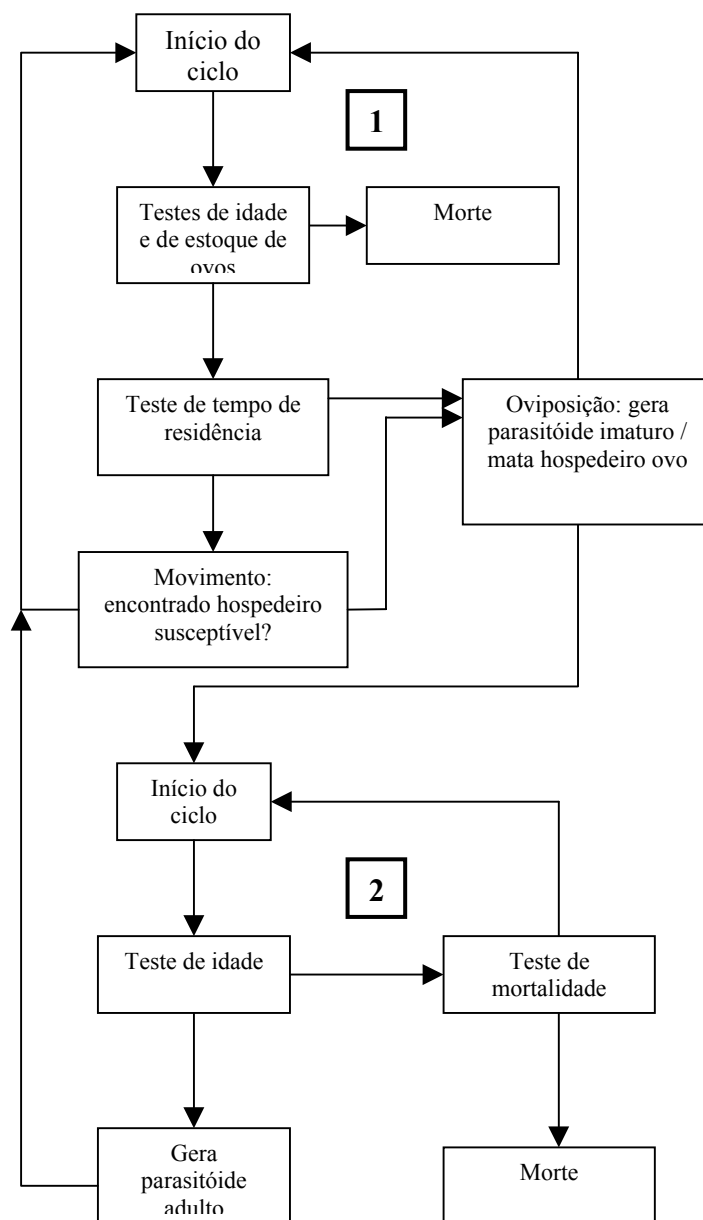
(Figura 1)



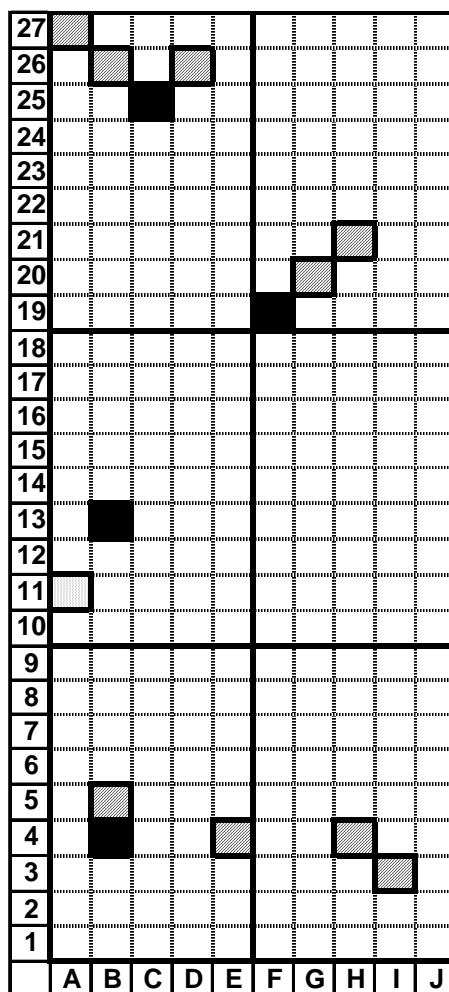
(Figura 2)



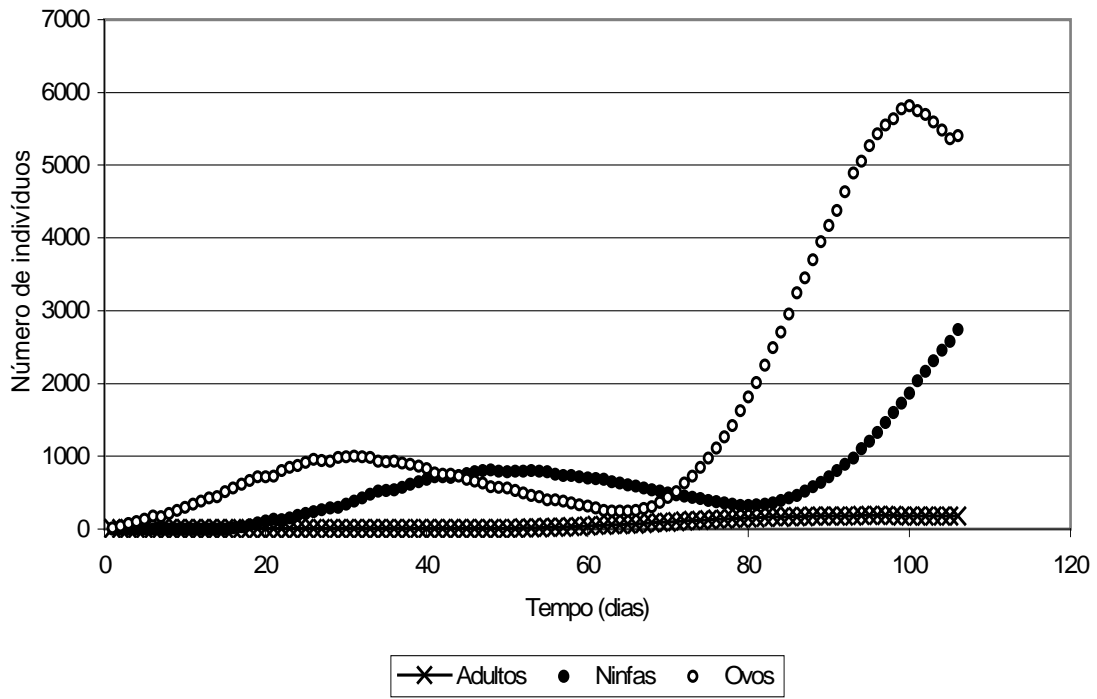
(Figura 3)



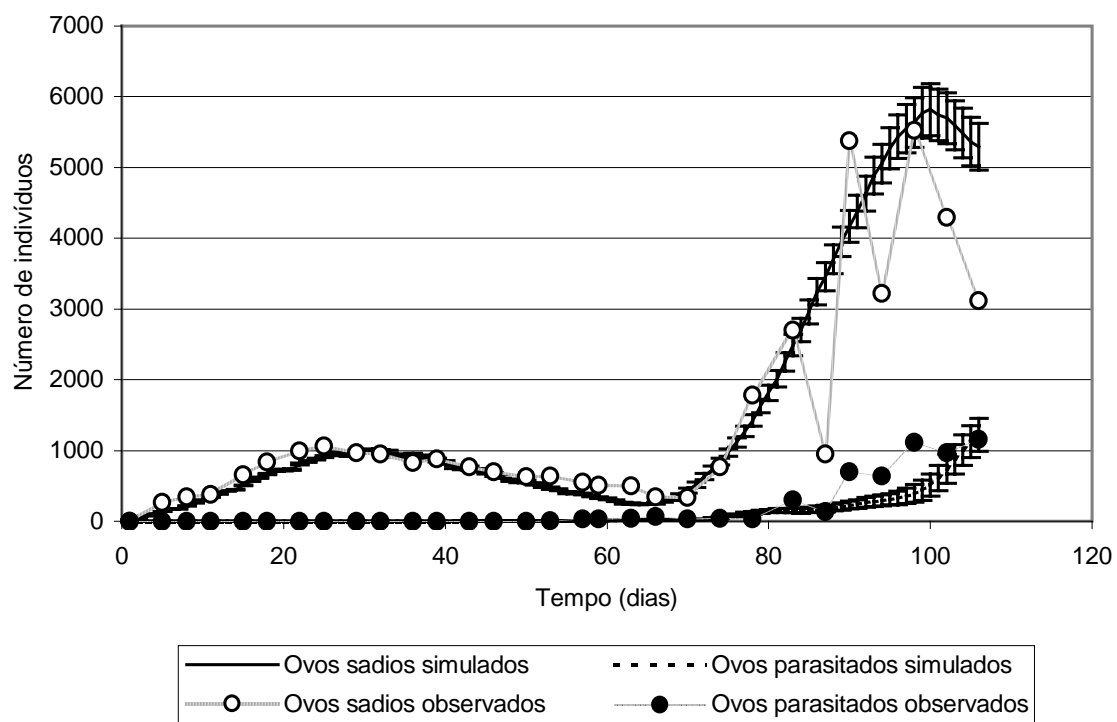
(Figura 4)



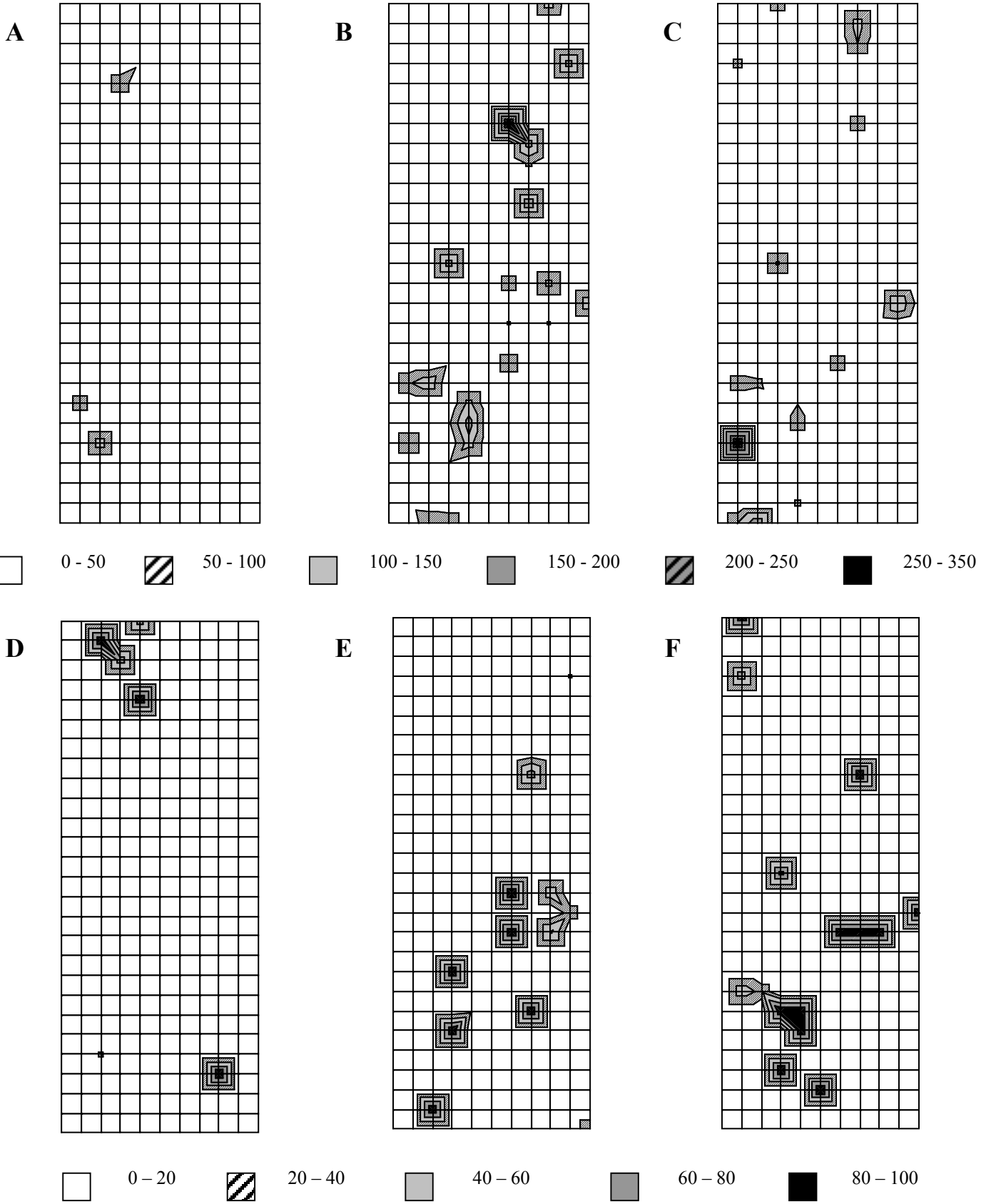
(Figura 5)



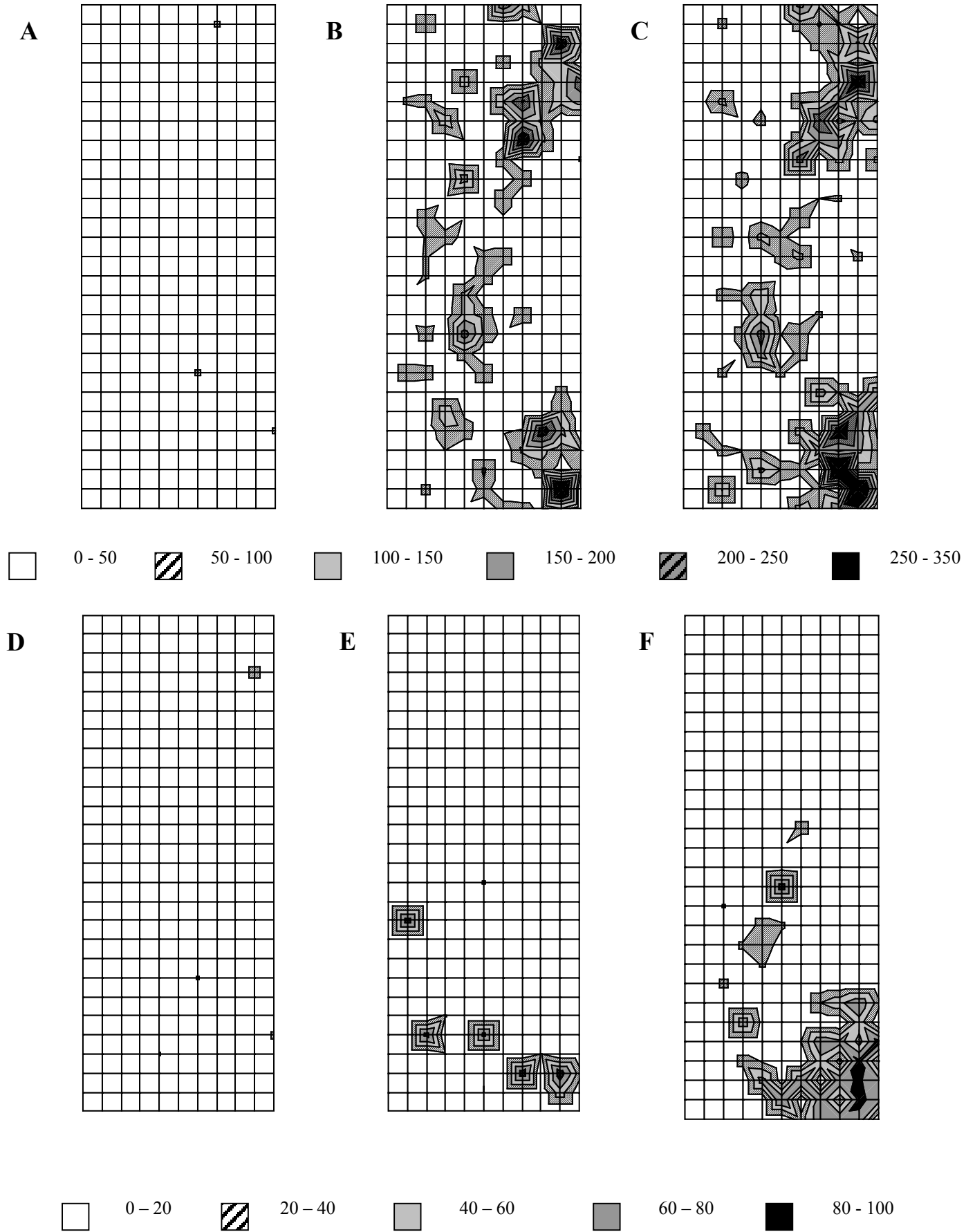
(Figura 6)



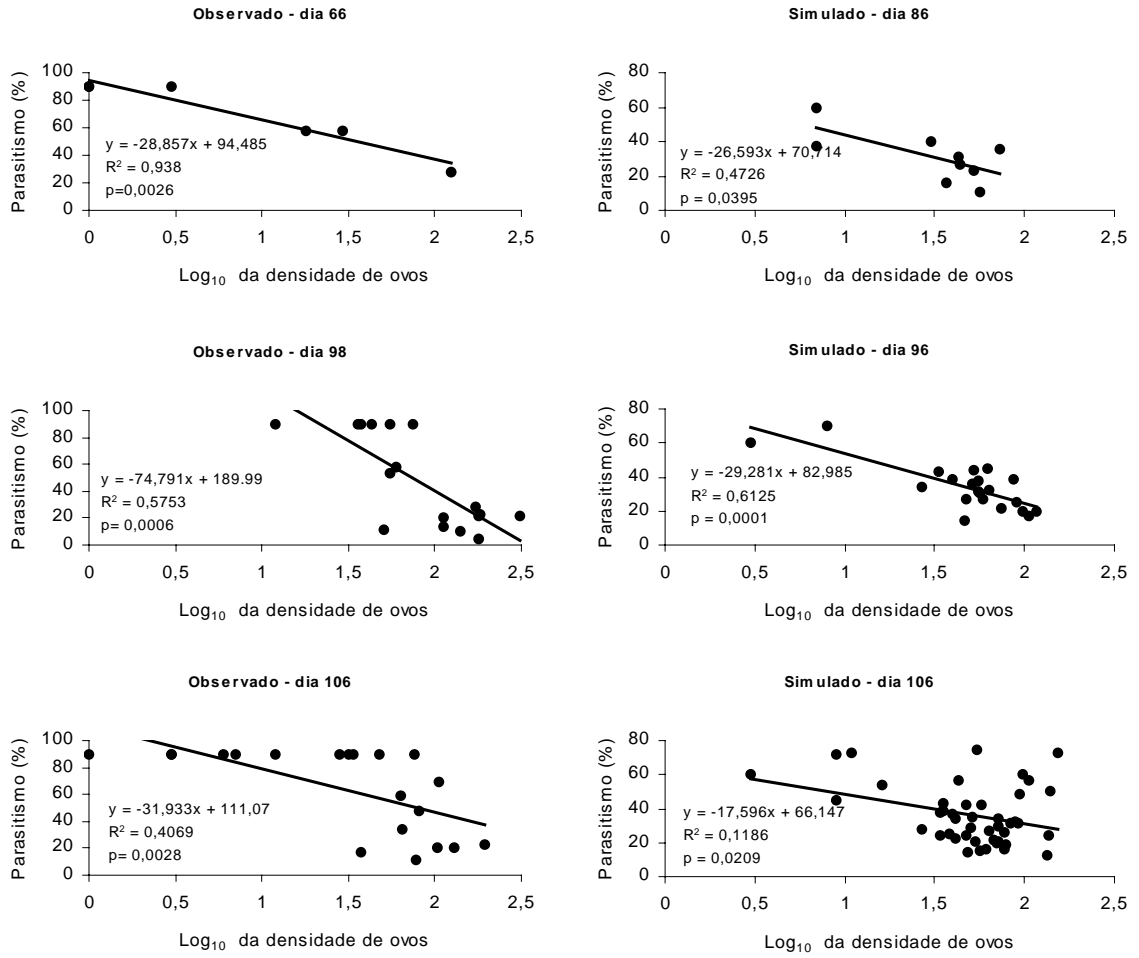
(Figura 7)



(Figura 8)



(Figura 9)



(Figura 10)

Apêndice 1 – Matriz de probabilidade de número de passos em cada uma das sucessivas ocasiões de movimento de machos e fêmeas de PCF no modelo. Baseado em dados de *Jesus et al.* (2002b).

Probabilidade (%) do número de passos													
Número de Passos	Machos						Fêmeas						
	Ordem da ocasião de movimento						Ordem da ocasião de movimento						
	1 ^a	2 ^a	3 ^a	4 ^a	5 ^a	6 ^a	1 ^a	2 ^a	3 ^a	4 ^a	5 ^a	6 ^a	7 ^a
1	8	4	48	78	90	96	19	2	2	56	72	78	98
2	4	18	16	4	4	4	5	16	16	8	16	8	2
3	4	6	4	6	6	0	4	10	10	10	5	2	0
4	20	6	0	4	0	0	3	14	14	8	2	2	0
5	4	4	4	0	0	0	3	6	6	4	3	2	0
6	8	4	4	0	0	0	4	4	4	2	0	2	0
7	0	6	4	4	0	0	2	7	7	0	0	2	0
8	0	4	8	0	0	0	4	4	4	6	2	0	0
9	8	0	8	0	0	0	4	2	2	4	2	0	0
10	0	10	0	4	0	0	5	4	4	2	2	0	0
11	0	0	0	0	0	0	4	2	2	0	0	0	0
12	8	4	4	0	0	0	7	4	4	0	0	0	0
13	4	4	0	0	0	0	4	3	3	2	0	2	0
14	8	0	0	0	0	0	8	4	4	0	0	0	0
15	0	4	4	0	0	0	1	5	5	0	2	0	0
16	4	4	0	0	0	0	1	4	4	3	0	2	0
17	0	0	0	4	0	0	2	7	7	2	0	0	0
18	0	6	0	0	0	0	13	2	2	0	0	0	0
19	12	0	0	1	0	0	3	0	0	0	0	0	0
20	4	8	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0
21	0	8	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0

APÊNDICES

APÊNDICE 1

INSTRUÇÕES AOS AUTORES – NEOTROPICAL ENTOMOLOGY

Finalidade e normas gerais

Artigos originais, que representem contribuição significativa para o conhecimento da Entomologia podem ser aceitos, desde que não estejam publicados ou submetidos a outra revista. Os manuscritos podem ser encaminhados em inglês, português ou espanhol, sendo que o emprego de outros idiomas ficará a critério da Comissão Editorial. A decisão do aceite do manuscrito para publicação se pautará nas recomendações dos editores-adjuntos e revisores *ad hoc*.

Na elaboração do trabalho siga as seguintes normas:

1. Faça duas páginas de rosto. Na primeira, indique no canto direito superior o nome e endereço completos do autor a quem enviar a correspondência. Abaixo coloque o título do trabalho em letras minúsculas (apenas a inicial de cada palavra maiúscula); nomes científicos deverão ser em minúsculas e *itálico*. Use apenas o nome do autor classificador do inseto e não use o ano. Acrescente a ordem e a família para as espécies de artrópodos. Abaixo do título, nome do(s) autor(es) do trabalho em maiúsculas pequenas (*small capitals*), usando apenas o primeiro nome e o sobrenome de cada autor por extenso. Abaixo do nome dos autores, mencione a instituição e endereço completo de cada autor com chamada numérica. Na segunda página de rosto, coloque somente o título do trabalho.
2. Se o artigo for em inglês, inicie a página 3 com o **Resumo**. Em primeiro lugar coloque o título do trabalho em português ou espanhol em letras minúsculas, com as iniciais em maiúsculas. Abaixo coloque a palavra RESUMO em maiúsculas junto à margem esquerda seguida de hífen, continuando com o texto do **Resumo** em parágrafo único. Deixe espaço e mencione a seguir a palavra PALAVRAS-CHAVE em maiúsculas. Use no máximo cinco *palavras-chave*, diferentes das palavras usadas no título do trabalho, separadas por vírgula e com ponto final na última palavra. Inicie a página 4 com a palavra ABSTRACT em maiúsculas junto à margem esquerda seguida de hífen, continuando com o texto em parágrafo único. Não repita o título do trabalho. No final do **Abstract**, deixe espaço, e mencione as *key-words*, seguindo as instruções mencionadas para o **Resumo**.

4. Se o artigo for em português ou espanhol, inicie a página 3 com o **Abstract**, incluindo o título em inglês e inicie a página 4 com o **Resumo** ou **Resumen**, sem incluir o título. As demais orientações que constam nos dois itens anteriores também se aplicam.

5. Da página 5 em diante, inicie com a **Introdução** sem colocar a palavra introdução. Seguir com **Material e Métodos** e **Resultados e Discussão** (os dois últimos itens podem aparecer juntos ou de forma independente). Os títulos devem ser escritos em minúsculas, com as iniciais em maiúsculas, centralizados e negritados. Evite incluir o item Conclusões em separado. As conclusões devem ser mencionadas dentro do item **Resultados e Discussão**. Em seguida coloque o item **Agradecimentos**, se houver. Inicie página nova para mencionar a **Literatura Citada**.

Nota: Escreva o(s) nome(s) científico(s) por extenso quando mencionados pela primeira vez no Resumo, Abstract e na Introdução. No restante do trabalho e nas legendas das figuras e cabeçalhos das tabelas, use o nome genérico abreviado.

6. Referências. Ao longo do trabalho mencione os autores das referências bibliográficas em minúsculas seguido do ano, observando a ordem cronológica e, em caso de artigos de mesmo ano, a ordem alfabética. P. ex.: (Martins 1986, Soares 1987, Garcia 1990, Rhode 1990). Para dois autores use o símbolo &. P. ex.: Robinson & Smith (1982). Para mais de dois autores use *et al.* em itálico. P. ex.: Almeida *et al.* (1981). Em **Literatura Citada**, as referências devem seguir ordem alfabética usando o(s) nome(s) do(s) autore(s) em minúsculas, em negrito. Também em negrito o ano da referência. Cite apenas o número do volume. Não use o número do fascículo. Use vírgula para separar os nomes dos autores e não use ponto e vírgula. Cite o primeiro autor pelo sobrenome e após as iniciais dos nomes. Do segundo autor em diante use primeiro as iniciais do nome e após o sobrenome por extenso. Use o símbolo & antes de citar o último autor. Abrevie os títulos das fontes bibliográficas, sempre iniciando com letras maiúsculas. Optou-se pelo padrão de abreviaturas conforme lista publicada em Current Contents - Journal Coverage as of January 1995. Por não contarmos com uma lista oficial dos títulos nacionais, estes deverão ser abreviados conforme indicado no respectivo periódico. Evite citar teses e não cite resumos. Veja exemplos de citação de artigo, livro e capítulo de livro.

Lomônaco, C. & E. Germanos. 2001. Phenotypic variation of *Musca domestica* L. (Diptera:

Muscidae) as a response to larval competition for food. Neotrop. Entomol. 30: 223-

231.

Clarke, G.M., B.P. Oldroyd & P. Hunt. 1992. The genetic basis of developmental stability in *Apis mellifera*: heterogeneity versus genetic balance. *Evolution* 46: 753-762.

Price, P.W., T.M. Lewinson, G.W. Fernandes & W.N. Benson. 1992. (eds.) Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions. New York, Willey, 639p.

Zucchi, R.A. & R.C. Monteiro. 1997. O gênero *Trichogramma* na América do Sul, p. 41-66. In J.R.P. Parra & R.A. Zucchi (eds.), *Trichogramma* e o controle biológico aplicado. Piracicaba, FEALQ, 324p.

7. Após a lista de referências bibliográficas, inicie página nova com as tabelas. Coloque uma tabela por página. Cada tabela deverá ser numerada com algarismo arábico, seguido de ponto. P. ex.:

Tabela 1. Médias (\pm EP) de duração e sobrevivência das fases larval e pupal de *T. absoluta* mantida em folhas de diferentes genótipos de tomateiro. Temp.: 25 ± 1 oC; UR: 70% e fotofase: 14h.

As notas de rodapé nas tabelas deverão ter chamada numérica. Não use letras ou asteriscos.

8. Após as tabelas, inicie página nova com a lista de legendas das figuras. Escreva a palavra Figura, apenas com inicial maiúscula, seguida do número da figura e ponto. P. ex.:

Figura 3. Total de ninhos fundados pelas abelhas solitárias em ninhos-armadilha, nas dunas de Abaeté, Salvador, BA.

ATENÇÃO: As referências às figuras no texto devem se abreviadas. P. ex.: Fig.1. As referências às tabelas devem ser por extenso. P. ex.: Tabela 1. Nas Tabelas e Figuras utilizar a fonte Times New Roman e, quando se referir a valores médios, incluir o erro padrão da média e o n (número de observações), usando para a média uma casa decimal e para o erro padrão duas. Após as legendas das figuras inclua as figuras originais (preferencialmente impressas a laser ou desenhadas em papel cartão branco), uma por página, indicando no canto superior direito o número da figura e o sobrenome do primeiro autor, a lápis. Limite o tamanho da figura a duas vezes o tamanho que ela deve ser publicada Faça o mesmo na cópia das figuras que acompanham a segunda e terceira vias do trabalho. Evite o uso de fotografias.

9. Nas **Comunicações Científicas** inclua o **Abstract** e o **Resumo** seguidos das KEY WORDS e PALAVRAS-CHAVE. Faça o texto corrido sem dividi-lo em Introdução, Material e Métodos, etc.

Os trabalhos devem ser escritos em fonte Times New Roman em páginas de tamanho A4, com margem esquerda 2,5 cm e direita de 1,5 cm, em espaço duplo. Podem ser enviados por e-mail

ou impressos em papel (três vias). Envie os trabalhos em disquete somente após a revisão final, quando solicitado. Use o programa Word 97 para o texto e preferencialmente o programa Excel para gráficos.

Será cobrada a taxa de R\$10,00 (dez reais) por página impressa para sócios da SEB e R\$15,00 (quinze reais) para não sócios. Figuras coloridas poderão ser aceitas, quando necessárias, sendo cobrados, adicionalmente, R\$50,00 (cinquenta reais) por página colorida. Artigos em português podem ser traduzidos para o inglês, havendo para isso, um acréscimo de R\$ 12,00 (doze reais) por página do texto original. Os autores receberão gratuitamente 50 separatas.

Enviar manuscrito para:

Neotropical Entomology / Editora Chefe

Sueli Souza Martinez

IAPAR – Área de Proteção de Plantas

Caixa postal 48186001-970 Londrina, PR

Telefone/Fax: (43) 342-3987 e (43) 376-2262

E-mail: suemart@sercomtel.com.br

APÊNDICE 2

INSTRUÇÕES AOS AUTORES - BRAZILIAN JOURNAL OF BIOLOGY

Finalidade e normas gerais

A Brazilian Journal of Biology publica resultados de pesquisa original em qualquer ramo das ciências biológicas. Estará sendo estimulada a publicação de trabalhos nas áreas de biologia celular, sistemática, ecologia (auto-ecologia e sinecologia) e biologia evolutiva, e que abordem problemas da região neotropical.

A revista publica somente artigos em inglês. Artigos de revisões de temas gerais também serão publicados desde que previamente propostos e aprovados pela Comissão Editorial.

Informações Gerais: Os originais deverão ser enviados à Comissão Editorial e estar de acordo com as Instruções aos Autores, trabalhos que não se enquadrem nesses moldes serão imediatamente devolvidos ao(s) autor(es) para reformulação.

Os trabalhos que estejam de acordo com as Instruções aos Autores, serão enviados aos assessores científicos, indicados pela Comissão Editorial. Em cada caso, o parecer será transmitido anonimamente aos autores. Em caso de recomendação desfavorável por parte de um assessor, será usualmente pedida a opinião de um outro. Os trabalhos serão publicados na ordem de aceitação pela Comissão Editorial, e não de seu recebimento. Serão fornecidas gratuitamente 25 separatas de cada artigo.

Preparação de originais

O trabalho a ser considerado para publicação deve obedecer às seguintes recomendações gerais:

Ser digitado e impresso em um só lado do papel tipo A4 e em espaço duplo com uma margem de 3 cm à esquerda e 2 cm à direita, sem preocupação de que as linhas terminem alinhadas e sem dividir palavras no final da linha. Palavras a serem impressas em itálico podem ser sublinhadas.

O título deve dar uma idéia precisa do conteúdo e ser o mais curto possível. Um título abreviado deve ser fornecido para impressão nas cabeças de página.

Nomes dos autores – As indicações Júnior, Filho, Neto, Sobrinho etc. devem ser sempre antecedidas por um hífen. Exemplo: J. Pereira-Neto. Usar também hífen para nomes compostos (exemplos: C. Azevedo-Ramos, M. L. López-Rulf). Os nomes dos autores devem constar sempre na sua ordem correta, sem inversões. Não usar, nunca, como autor ou co-autor nomes

como Pereira-Neto J. Usar e, y, and, et em vez de & para ligar o último co-autor aos antecedentes.

Os trabalhos devem ser redigidos de forma concisa, com a exatidão e a clareza necessárias para sua fiel compreensão. Sua redação deve ser definitiva a fim de evitar modificações nas provas de impressão, muito onerosas e cujo pagamento ficará sempre a cargo do autor. Os trabalhos (incluindo ilustração e tabelas) devem ser submetidos em triplicata (original e duas cópias).

Serão considerados para publicação apenas os artigos redigidos em inglês. Todos os trabalhos deverão ter resumos em inglês e português. Esses resumos deverão constar no início do trabalho e iniciar com o título traduzido para o idioma correspondente. O Abstract e o Resumo devem conter as mesmas informações e sempre resumir resultados e conclusões.

Em linhas gerais, as diferentes partes dos artigos devem ter a seguinte seriação:

1^a página – Título do trabalho. Nome(s) do(s) autor(es). Instituição ou instituições, com endereço. Indicação do número de figuras existentes no trabalho. Palavras-chave em português e inglês (no máximo 5). Título abreviado para cabeça das páginas. Rodapé: nome do autor correspondente e endereço atual (se for o caso).

2^a página e seguintes – Abstract (sem título). Resumo: em português (com título); Introduction, Material and Methods, Results, Discussion, Acknowledgements.

Em separado – References, Legends to the figures, Tables and Figures.

O trabalho deverá ter, no máximo, 25 páginas, incluindo tabelas e figuras.

A seriação dos itens de Introduction e Acknowledgements só se aplica, obviamente, a trabalhos capazes de adotá-la. Os demais artigos (como os de Sistemática) devem ser redigidos de acordo com critérios geralmente aceitos na área.

Referências Bibliográficas – No texto, será usado o sistema autor-ano para citações bibliográficas, utilizando-se ampersand (&) no caso de 2 autores. As referências, datilografadas em folha separada, devem constar em ordem alfabética. Deverão conter nome(s) e iniciais do(s) autor(es), ano, título por extenso, nome da revista (abreviado e sublinhado), volume e primeira e última páginas. Citações de livros e monografias deverão também incluir a editora e, conforme citação, indicar o capítulo do livro. Deve(m) também ser referido(s) nome(s) do(s) organizador(es) da coletânea. Exemplos:

OZORIO DE ALMEIDA, M., 1946, Sur les reflexes labyrinthiques chez la grenouille. Rev. Brasil. Biol., 6: 355-363.

REIS, J., 1980, Microbiologia, pp. 3-31. In: M. G. Ferri & Shozo Motoyama (orgs.), História das Ciências no Brasil, 2o vol., 468p., EDUSP e EPU, São Paulo.

MROSOVSKY, N. & YNTEMA, C. L., 1981, Temperature dependence of sexual differentiation in sea turtles: implications for conservation practices. In: K. A. Bjorndal (ed.), *Biology and Conservation of Sea Turtles*, Smithsonian, Inst. Press in Coop. World, Wildlife Fund. Inc., Washington, D.C.

RIZZINI, C. T., 1979, *Tratado de Fitogeografia do Brasil. Aspectos Sociológicos e Florísticos*. HUCITEC, São Paulo, 2 vol., 374p.

KUHLMAN, J. G., OCCHIONI, P. & FALCÃO, J. I. A., 1947, Contribuição ao estudo das plantas ruderais do Brasil. *Arq. Jard. Bot.*, 7: 43-131.

Para outros pormenores, veja as referências bibliográficas em um fascículo.

A Revista publicará um Índice inteiramente em inglês, para uso das revistas internacionais de referência.

As provas serão enviadas aos autores para uma revisão final (restrita a erros e composição) e deverão ser devolvidas imediatamente. As provas que não forem devolvidas no tempo solicitado – 5 dias – terão sua publicação postergada para uma próxima oportunidade, dependendo de espaço.

Material Ilustrativo – Os autores deverão limitar as tabelas e as figuras (ambas numeradas em arábicos) ao estritamente necessário. No texto do manuscrito, o autor indicará os locais onde elas deverão ser intercaladas.

As tabelas deverão ter seu próprio título e, em rodapé, as demais informações explicativas. Símbolos e abreviaturas devem ser definidos no texto principal e/ou legendas.

Na preparação do material ilustrativo e das tabelas, deve-se ter em mente o tamanho da página útil da REVISTA (22 cm x 15,0 cm); (coluna: 7 cm) e a idéia de conservar o sentido vertical. Desenhos e fotografias exageradamente grandes poderão perder muito em nitidez quando forem reduzidos às dimensões da página útil. As pranchas deverão ter no máximo 30 cm de altura por 25 cm de largura e incluir barra(s) de calibração.

As ilustrações devem ser agrupadas, sempre que possível. A Comissão Editorial reserva-se o direito de dispor esse material do modo mais econômico, sem prejudicar sua apresentação.

Todos os desenhos devem ser feitos à tinta da China e apresentados de tal forma que seja possível sua reprodução sem retoques. As fotografias devem vir em papel brilhante. Nas fotos, desenhos e tabelas deve-se escrever, a lápis, no verso, o nome do autor e o título do trabalho.

Disquete – Os autores são encorajados a enviar a versão final (e somente a final), já aceita, de seus manuscritos em disquete. Textos devem ser preparados em Word for Windows e acompanhados de uma cópia idêntica em papel.

Recomendações Finais: Antes de remeter seu trabalho, preparado de acordo com as instruções anteriores, deve o autor relê-lo cuidadosamente, dando atenção aos seguintes itens: correção gramatical, correção datilográfica (apenas uma leitura sílaba por sílaba a garantirá), correspondência entre os trabalhos citados no texto e os referidos na bibliografia, tabelas e figuras em arábicos, correspondência entre os números de tabelas e figuras citadas no texto e os referidos em cada um e posição correta das legendas.

APÊNDICE 3

INSTRUÇÕES AOS AUTORES – ECOLOGICAL MODELLING

Finalidade e normas gerais

Types of contributions

1. Original research papers (Regular Papers)
2. Review articles
3. Short Communications
4. Letters to the Editor
5. Book Reviews
6. News and Announcements

Original research papers should report the results of original research. The material should not have been previously published elsewhere, except in a preliminary form.

Review articles should cover subjects falling within the scope of the journal which are of active current interest. They may be submitted or invited.

A *Short Communication* is a concise but complete description of a limited investigation, which will not be included in a later paper. Short communication should be as completely documented, both by reference to the literature and description of the experimental procedures employed, as a regular paper. They should not occupy more than 6 printed pages (about 12 manuscript pages, including figures, tables and references).

Letters to the Editor offering comment or useful critique on material published in the journal are welcomed. The decision to publish submitted letters rests purely with the Editor-in-Chief. It is hoped that the publication of such letters will permit an exchange of views which will be of benefit to both the journal and its readers.

Book Reviews will be included in the journal on a range of relevant books which are not more than 2 years old. Book reviews will be solicited by the Editor-in-Chief. Unsolicited reviews will not usually be accepted, but suggestions for appropriate books for review may be sent to the Editor-in-Chief: S.E. Jørgensen, Langkær Vænge 9, DK-3500 Værløse, Copenhagen, Denmark. Tel: +45 35 370850, Fax: +45 35 375744. E-mail: sej@mail.dfh.dk

Submission of manuscripts

Submission of an article is understood to imply that the article is original and is not being considered for publication elsewhere. Upon acceptance of the article by the journal, the

author(s) will be asked to transfer the copyright of the article to the publisher. This transfer will ensure the widest possible dissemination of information.

Authors in Japan please note: Upon request, Elsevier Science Japan will provide authors with a list of people who can check and improve the English of their paper (**before submission**). Please contact our Tokyo office: Elsevier Science Japan, Editorial Service, 1-9-15 Higashi Azabu, Minato-ku, Tokyo 106, Japan; Tel: +81 3 5561 5032, Fax: +81 3 5561 5045.

Authors are requested to submit three copies of their manuscript and figures, and the full contact details of three reviewers, to the following address:

Editorial Secretariat

Ecological Modelling

P.O. Box 181

1000 AD Amsterdam

The Netherlands

Fax: +31 20 4853 325

E-mail: agri-eo-f@elsevier.nl

Authors can also keep a track on the progress of their accepted article, and set up e-mail alerts informing them of changes to their manuscript's status, by using the "Track a Paper" feature of Elsevier's [Author Gateway](#).

Electronic manuscripts

Electronic manuscripts have the advantage that there is no need for the rekeying of text, thereby avoiding the possibility of introducing errors and resulting in reliable and fast delivery of proofs.

For the initial submission of manuscripts for consideration, hardcopies are sufficient. For the processing of *accepted papers*, electronic versions are preferred. After *final acceptance*, your disk plus three, final and exactly matching printed versions should be submitted together. Double density (DD) or high density (HD) diskettes (3½ or 5¼ inch) are acceptable. It is important that the file saved is in the native format of the wordprocessor program used. Label the disk with the name of the computer and wordprocessing package used, your name, and the name of the file on the disk. Further information may be obtained from the Publisher.

Preparation of manuscripts

1. Manuscripts should be written in English. Authors whose native language is not English are strongly advised to have their manuscripts checked by an English-speaking colleague prior to submission.

2. Submit the original and two copies of your manuscript. Enclose the original illustrations and two sets of photocopies (three prints of any photographs).

3. Manuscripts should be typewritten, typed on one side of the paper (if possible with numbered lines), with wide margins and double spacing throughout, i.e. also for abstracts, footnotes and references. **Every page of the manuscript, including the title page, references, tables, etc., should be numbered.** However, in the text no reference should be made to page numbers; if necessary, one may refer to sections. Italicize words that should be in italics, and do not italicize any other words. Avoid excessive usage of italics to emphasize part of the text.

4. Manuscripts in general should be organized in the following order:

Title (should be clear, descriptive and not too long)

Name(s) of author(s)

Complete postal address(es) of affiliations

Full telephone, Fax No. and e-mail address of the corresponding author

Present address(es) of author(s) if applicable

Complete correspondence address to which the proofs should be sent

Abstract

Keywords (indexing terms), normally 3-6 items Introduction

Material studied, area descriptions, methods, techniques

Results

Discussion

Conclusion

Acknowledgements and any additional information concerning research grants, etc.

References

Tables

Figure captions

5. In typing the manuscript, titles and subtitles should not be run within the text. They should be typed on a separate line, without indentation. Use lower-case letter type and number first- and second-order headings.

6. SI units should be used.

7. If a special instruction to the copy editor or typesetter is written on the copy it should be encircled. The typesetter will then know that the enclosed matter is not to be set in type. When a typewritten character may have more than one meaning (e.g. the lower case letter l may be confused with the numeral 1), a note should be inserted in a circle in the margin to make the meaning clear to the typesetter. If Greek letters or uncommon symbols are used in the

manuscript, they should be written very clearly, and if necessary a note such as "*Greek lower-case chi*" should be put in the margin and encircled.

8. Elsevier reserves the privilege of returning to the author for revision accepted manuscripts and illustrations which are not in the proper form given in this guide.

Abstracts

The abstract should be clear, descriptive and not longer than 400 words.

Tables

1. Authors should take notice of the limitations set by the size and lay-out of the journal. Large tables should be avoided. Reversing columns and rows will often reduce the dimensions of a table.

2. If many data are to be presented, an attempt should be made to divide them over two or more tables.

3. Drawn tables, from which prints need to be made, should not be folded.

4. Tables should be numbered according to their sequence in the text. The text should include references to all tables.

5. Each table should be typewritten on a separate page of the manuscript. Tables should never be included in the text.

6. Each table should have a brief and self-explanatory title.

7. Column headings should be brief, but sufficiently explanatory. Standard abbreviations of units of measurement should be added between parentheses.

8. Vertical lines should not be used to separate columns. Leave some extra space between the columns instead.

9. Any explanation essential to the understanding of the table should be given as a footnote at the bottom of the table.

Illustrations

1. All illustrations(line drawings and photographs) should be submitted separately, unmounted and not folded.

2. Illustrations should be numbered according to their sequence in the text. References should be made in the text to each illustration.

3. Each illustration should be identified on the reverse side (or - in the case of line drawings - on the lower front side) by its number and the name of the author. An indication of the top of the illustrations is required in photographs of profiles, thin sections, and other cases where doubt can arise.

4. Illustrations should be designed with the format of the page of the journal in mind. Illustrations should be of such a size as to allow a reduction of 50%.
5. Lettering should be an Indian ink or by printed labels. Make sure that the size of the lettering is big enough to allow a reduction of 50% without becoming illegible. The lettering should be in English. Use the same kind of lettering throughout and follow the style of the journal.
6. If a scale should be given, use bar scales on illustrations instead of numerical scales that must be changed with reduction.
7. Each illustration should have a caption. The captions to all illustrations should be typed on a separate sheet of the manuscript.
8. Explanations should be given in the typewritten legend. Drawn text in the illustrations should be kept to a minimum.
9. Photographs are only acceptable if they have good contrast and intensity. Sharp and glossy copies are required. Reproductions of photographs already printed cannot be accepted.
10. Colour illustrations cannot usually be included, unless the cost of their reproduction is paid for by the author.

References

1. All publications cited in the text should be presented in a list of references following the text of the manuscript. The manuscript should be carefully checked to ensure that the spelling of author's names and dates are exactly the same in the text as in the reference list.
2. In the text refer to the author's name (without initial) and year of publication, followed - if necessary - by a short reference to appropriate pages. Examples: "Since Peterson (1988) has shown that" "This is in agreement with results obtained later (Kramer, 1989, pp. 12-16)".
3. If reference is made in the text to a publication written by more than two authors the name of the first author should be used followed by "et al.". This indication, however, should never be used in the list of references. In this list names of first author and co-authors should be mentioned.
4. References cited together in the text should be arranged chronologically. The list of references should be arranged alphabetically on authors' names, and chronologically per author. If an author's name in the list is also mentioned with co-authors the following order should be used: publications of the single author, arranged according to publication dates - publications of the same author with one co-author - publications of the author with more than one co-author. Publications by the same author(s) in the same year should be listed as 1974a, 1974b, etc.
5. Use the following system for arranging your references:
 - a. *For periodicals*

Van Orden, G.N. and Uchrin, C.G., 1993. The study of dissolved oxygen dynamics in the Whippany River, New Jersey using the QUAL2E model. *Ecol. Modelling*, 70: 1-17.

b. *For books*

De Groot, W.T., 1992. *Environmental Science Theory*. Studies in Environmental Science Vol. 52. Elsevier, Amsterdam, 584 pp.

c. *For multi-author books*

Jørgensen, S.E., 1988. Modelling eutrophication of shallow lakes. In: W.J. Mitsch, M. Straskraba and S.E. Jørgensen (Editors), *Wetland Modelling*, Elsevier, Amsterdam, pp. 177-188.

6. Abbreviate the titles of periodicals mentioned in the list of references; according to the *International List of Periodical Title Word Abbreviations*.

7. In the case of publications in any language other than English, the original title is to be retained. However, the titles of publications in non-Latin alphabets should be transliterated, and a notation such as (in Russian) or (in Greek, with English abstract) should be added.

8. Work accepted for publication but not yet published should be referred to as "in press".

9. References concerning unpublished data and personal communications should not be cited in the reference list but may be mentioned in the text.

Formulae

1. All formulae in a manuscript should be presented in a consistent and clear way, with respect to the meaning of each symbol and its correct position. Formulae must be *typed* throughout. Only if it is unavoidable should symbols be put in by hand, but be careful that they are clear and unambiguous.

2. All handwritten and unusual symbols must be collected in a separate list giving a clear explanation of each symbol. Moreover it will be helpful if each special symbol is identified (by name, in the margin) in the manuscript at its first occurrence.

3. Display each formula which is longer than approximately one third of a typed line. Moreover display important and complicated formulae. Avoid long paragraphs containing many formulae but no displays.

4. Do not use complicated juxtapositions of symbols, especially in the text. Also try to avoid complicated subscripts and superscripts; second-order indices especially may present difficulties as to their size and position, and third-order indices are taboo.

5. Although the typesetter will not copy spaces automatically, their presence in the manuscript may be helpful for instructing the typesetter. As a rule, spaces are inserted between complicated factors of products (and similar expressions) and before and after relation ($=$, $,$, \dots), function ($+$, $-$, $,$, \dots) and conjunction ($,$, $,$, $,$, \dots) symbols.

6. For expressing mathematical notation, several special typefonts are available, the most commonly used of which is italic. Other available typefonts are: bold Roman, sans serif, Greek, script, German (Fraktur) and Hebrew (aleph and beth only).

Roman type is used for special purposes, in particular for all expressions (abbreviations) consisting of more than one letter but denoting a single function (e.g., exp, log, sin, cos, lim, inf, sup, card, dom, ran, cl, int, ...); the reason for this is to distinguish these expressions from composites consisting of several single symbols. Roman type is also used for properties (e.g. T_1 , T_2 , ...) and for abbreviations (e.g., a.e., a.s., s.t., mod, ...); especially note Roman E, S, T in E_n (n -dimensional euclidean space), S_n (n -dimensional sphere), T_n (n -dimensional torus), etc.

If necessary, the various types may be marked in the manuscript in the following way:

Roman: don't mark, or encircle in pencil if unclear;

italic: single underline in red (if capital double underline in red);

bold Roman: waving line in red;

other typefonts: encircle type in red if unclear.

(Please use red only).

Each symbol should be marked if and only if it is meaningful to do so. Therefore, never underline a formula or part of it as a whole, but mark special symbols like sans serif, Greek, script and German if they are not clearly recognizable as such; only identify each symbol at its first occurrence. Be careful in marking a manuscript: incorrect marking or over-editing will do more harm than not marking at all.

7. The manuscript should clearly show the difference between lower case and capital letters that are similar, as well as between letters and other symbols.

8. The manuscript must show a clear distinction between similar symbols.

9. The height of expressions in the text should never exceed one line. In many cases there are acceptable alternatives which enable reduction of the height. Stacked fractions may be set using a slash or negative exponent. Numerical fractions can be set in small type, so that they will fit in one line. (Since this moreover facilitates reading, it is advised to do so throughout, e.g. use 1^{-2} , 3^{-4} , $1^{-3}a$, $7^{-8}b$, etc., instead of $1/2$, $3/4$, $a/3$, $7b/8$, etc., except in subscripts and superscripts.) Indices of sum and product symbols and similar may be set aside. Expressions like e^x may be set as $\exp(x)$ if x is a complicated expression.

10. Formulae in the text should be clearly separated from each other. It is advised not to break formulae if this can be avoided; it may be misleading and it often proves difficult to explain to the typesetter how the formulae have to be set.

11. Diagrams of sets and morphisms can be typeset by the compositor. Good results can only be obtained if the diagrams in the manuscript have been arranged clearly. Special attention should be paid to the proper arrangement of the arrows (i.e. always aligned with the middle of the formulae).

In order to facilitate typesetting it is advised to arrange each diagram in the simplest possible way, i.e. try to obtain the maximum proportion of horizontal and vertical arrows. Curved and bent arrows should certainly be avoided. Sometimes it may be possible to partition complicated diagrams into several subdiagrams.

Large diagrams should be numbered and referred to in the text by their numbers since it may be necessary to place them differently from the manuscript.

12. In chemical formulae, the valence of ions should be given as, e.g. Ca^{2+} and CO_3^{2-} , not as Ca^{++} and CO_3^{-} .

13. Isotope numbers should precede the symbols, e.g. ^{18}O .

14. The repeated writing of chemical formulae in the text is to be avoided where reasonably possible; instead, the name of the compound should be given in full. Exceptions may be made in the case of a very long name occurring very frequently, or in the case of a compound being described as the end product of a gravimetric determination (e.g., phosphate as P_2O_5).

Please refer to Author Instructions in the journal to clarify details for formulae.

Footnotes

1. Footnotes should only be used if absolutely essential. In most cases it should be possible to incorporate the information in normal text.

2. If used, they should be numbered in the text, indicated by superscript numbers, and kept as short as possible.

Nomenclature

1. Authors and editors are, by general agreement, obliged to accept the rules governing biological nomenclature, as laid down in the *International Code of Botanical Nomenclature*, the *International Code of Nomenclature of Bacteria*, and the *International Code of Zoological Nomenclature*.

2. All biotica (crops, plants, insects, birds, mammals, etc.) should be identified by their scientific names when the English term is first used, with the exception of common domestic animals.

3. All biocides and other organic compounds must be identified by their Geneva names when first used in the text. Active ingredients of all formulations should be likewise identified.

4. For chemical nomenclature, the conventions of the *International Union of Pure and Applied Chemistry* and the official recommendations of the *IUPAC-IUB Combined Commission on Biochemical Nomenclature* should be followed.

Copyright

1. An author, when quoting from someone else's work or when considering reproducing an illustration or table from a book or journal article, should make sure that he is not infringing a copyright.
2. Although in general an author may quote from other published works, he should obtain permission from the holder of the copyright if he wishes to make substantial extracts or to reproduce tables, plates, or other illustrations. If the copyright-holder is not the author of the quoted or reproduced material, it is recommended that the permission of the author should also be sought.
3. Material in unpublished letters and manuscripts is also protected and must not be published unless permission has been obtained.
4. A suitable acknowledgement of any borrowed material must always be made.

Proofs

One set of proofs will be sent to the corresponding author as given on the title page of the manuscript. Only typesetter's errors may be corrected; no changes in, or additions to, the edited manuscript will be allowed.

Offprints

1. Twenty-five offprints will be supplied free of charge.
2. Additional offprints can be ordered on an order form, which is included with the proofs.
3. UNESCO coupons are acceptable in payment of extra offprints.

Ecological Modelling carries no page charges

Abstracts/contents list published in: Biological Abstracts, Cambridge Scientific Abstracts, Current Awareness in Biological Sciences (CABS), Current Contents AB&ES, Ecological Abstracts, Ecology Abstracts, Environment Abstracts, Environmental Periodicals Bibliography (EPB).

APÊNDICE 4

CÓPIA, EM DISKETE, DO MODELO DA INTERAÇÃO *Spartocera dentiventris* – *Gryon gallardoi*

Obs: O modelo só pode ser executado no programa SeSAm v.1.0.2. Para adquiri-lo gratuitamente via “internet”, acessar o endereço <http://www.simsesam.de/>