

# Por que as populações flutuam erraticamente? Tantos e tão poucos... E suas implicações no manejo integrado de pragas

*Why do populations float erratically?  
So many and so few...and its implications for integrated pest management*

**Eduardo Rodrigues Hickel<sup>1</sup>, Gabriel Rodrigues Hickel<sup>2</sup>, Evaldo Ferreira Vilela<sup>3</sup>,  
Og Francisco Fonseca de Souza<sup>3</sup>, Octavio Miramontes<sup>4</sup>**

Recebido em 30/11/2006; aprovado em 19/12/2007.

## RESUMO

Desvendar os intrigantes processos que levam o número de indivíduos de uma população a oscilar ao longo do tempo tem sido um dos grandes desafios dos ecólogos. A busca desta informação é crucial para o desenvolvimento de modelos matemáticos que permitam prever a época e intensidade das oscilações. No caso de pragas agrícolas, esta previsão pode resultar em estratégias de controle mais adequadas. Diversas hipóteses têm sido propostas e várias delas permitem a elaboração de modelos de previsão satisfatórios, porém com resultados por vezes paradoxalmente opostos. Uma característica peculiar destes modelos é que, apesar de serem fundamentados por fenômenos naturais, como a dependência de densidade, soluções caóticas, multi-periódicas e periódicas podem ser obtidas com a manipulação dos valores dos parâmetros. Ainda mais instigante é o comportamento com escalamento no domínio de frequências, que tornam estes processos similares a outros fenômenos naturais completamente distintos, porém pertencentes à mesma classe universal.

**PALAVRAS-CHAVE:** dinâmica populacional, ecologia de populações, caos, periodicidade.

## SUMMARY

Elucidating the intriguing processes that make natural populations oscillate in time has been one of the greatest challenges for ecologists. This information is crucial for developing mathematical models that allow forecasting the oscillation time and intensity. For agricultural pests, forecasting can result in better timing of control strategies. Several hypotheses have been proposed and some of them have allowed the construction of satisfactory forecasting models, which sometimes lead to paradoxically opposite results. One peculiar characteristic of the models is that, regardless of being based in natural phenomena like density dependence, chaotic, quasi-periodic, and periodic solutions can be achieved with the values of parameter manipulation. More instigating is the scaling behavior in the frequency domain that makes these processes similar to other completely different natural phenomena that belong to the same universal class.

**KEY WORDS:** population dynamics, population ecology, chaos, periodicity.

<sup>1</sup> Eng. Agr., D.S. – Pesquisador, Epagri/Universidade Federal de Viçosa, Depto. de Biologia Animal. Bolsista do CNPq. Epagri, Estação Experimental de Videira, Caixa Postal 21; 89560-000; Videira, SC. E-mail: ehickel@epagri.rct-sc.br.

<sup>2</sup> Astrônomo, D.S. – Professor, Universidade do Vale do Paraíba - UNIVAP.

<sup>3</sup> Eng. Agr., Ph.D. – Professor, Universidade Federal de Viçosa - UFV.

<sup>4</sup> Físico, Ph.D. – Prof. Universidad Nacional Autónoma de México - UNAM.

## INTRODUÇÃO

As oscilações verificadas na ocorrência dos organismos vivos há muito vêm fascinando os estudiosos de ecologia e de entomologia agrícola. Estas oscilações refletem o balanço entre os indivíduos que nascem e chegam e os que morrem e saem em dado local, de tal forma que, nos incrementos populacionais, a taxa de natalidade ou de incorporação de indivíduos (que chegam por dispersão ou migração) supera a taxa de mortalidade ou de saída e assim mais organismos persistem no local.

Os intrigantes processos que levam o número de indivíduos a se alterar ao longo do tempo, bem como de que forma ocorrem estas alterações, geralmente são o foco dos estudos de ecologia de populações (LUNDBERG et al., 2000) e sempre objetivam responder a um questionamento maior do: *Por que as populações flutuam erraticamente?*

Diversos padrões de flutuação têm sido verificados, desde aqueles facilmente correlacionáveis com alguma variável qualquer (BERRYMAN, 1996; HABERMANN, 2000) até outros extremamente complexos e que desafiam o *status quo* do conhecimento (LEONARD e PARKER, 1994; BATZLI, 1999; LIEBHOLD et al., 2000; RUOHOMÄKI et al., 2000).

A grande mola propulsora destes estudos porém, é a necessidade (e vontade) de se prever quando e em que intensidade ocorrerão as oscilações de indivíduos (ELLNER e TURCHIN, 1995). Para a área agrícola, esta informação torna-se cada vez mais necessária na medida em que as estratégias de manejo de pragas são refinadas e que novos sistemas de produção são propostos (e.g. produção integrada) (LOGAN e ALLEN, 1992). Não obstante, é justamente nas prospecções de populações de pragas agrícolas que os estudos são mais incipientes, principalmente naquelas levadas a efeito no território nacional. Mormente apresenta-se apenas a flutuação populacional do organismo alvo ao longo do tempo, sem que se esboce qualquer tentativa de explicar as causas ou descrever outras características da flutuação populacional encontrada. Quantas delas são periódicas, quantas são caóticas, quantas se devem a interações ecológicas, quantas são regidas por forças abióticas externas, permanece uma incógnita.

## AS FLUTUAÇÕES POPULACIONAIS E O MANEJO DE PRAGAS

Embora estudos de flutuação populacional possam ser importantes para diversos segmentos das ciências biológicas, como manejo e conservação de espécies, sem dúvida é nas ciências agrárias que eles tornam-se essenciais, principalmente para manejo e controle de pragas e até mesmo de doenças dos vegetais e ervas invasoras dos cultivos (LEVINS e WILSON, 1980).

Na Figura 1 estão ilustradas cinco possibilidades teóricas de flutuação populacional de uma dada espécie, cujo número de indivíduos oscila em torno da média histórica das respectivas séries temporais. Ao lado de cada série, quando apropriado, está o espectro de potência da série temporal, que estabelece a importância estatística de cada frequência para a composição da série (ajuste linear) e será discutido no tópico: “Processos distintos porém similares - grandezas com escalamento”. Uma sexta possibilidade seria o “ruído azul” que, embora matematicamente possível, acredita-se que não subsistiria em sistemas biológicos (SUGIHARA, 1995; 1996; WHITE et al., 1996).

As cores são empregadas para facilitar a mentalização dos diferentes padrões de flutuação, tal como se a flutuação populacional equivalesse a uma onda de luz do espectro visível (PETCHEY, 2000; CLARK, 2001). Assim, aquelas flutuações inteiramente aleatórias em frequência e amplitude são ditas “brancas” (ou ruído branco), visto o branco ser a mistura de todas as cores; e aquelas flutuações em que pequenas oscilações ocorrem sobrepostas a outras maiores, perfazendo grandes oscilações no tempo, são ditas “avermelhadas” (vermelho e rosa).

Mas, quais as implicações destas possibilidades para manejo de pragas?

A primeira possibilidade apresentada é o movimento harmônico e seria a situação ideal para se lidar num cultivo agrícola. Inteiramente estável e previsível em frequência e amplitude de oscilação, acarretaria, numa situação hipotética, o estabelecimento preciso dos momentos para intervenção com medidas de manejo. Contudo, esta é só uma possibilidade teórica, muito pouco provável de ocorrer em populações naturais.

No extremo oposto está a quinta

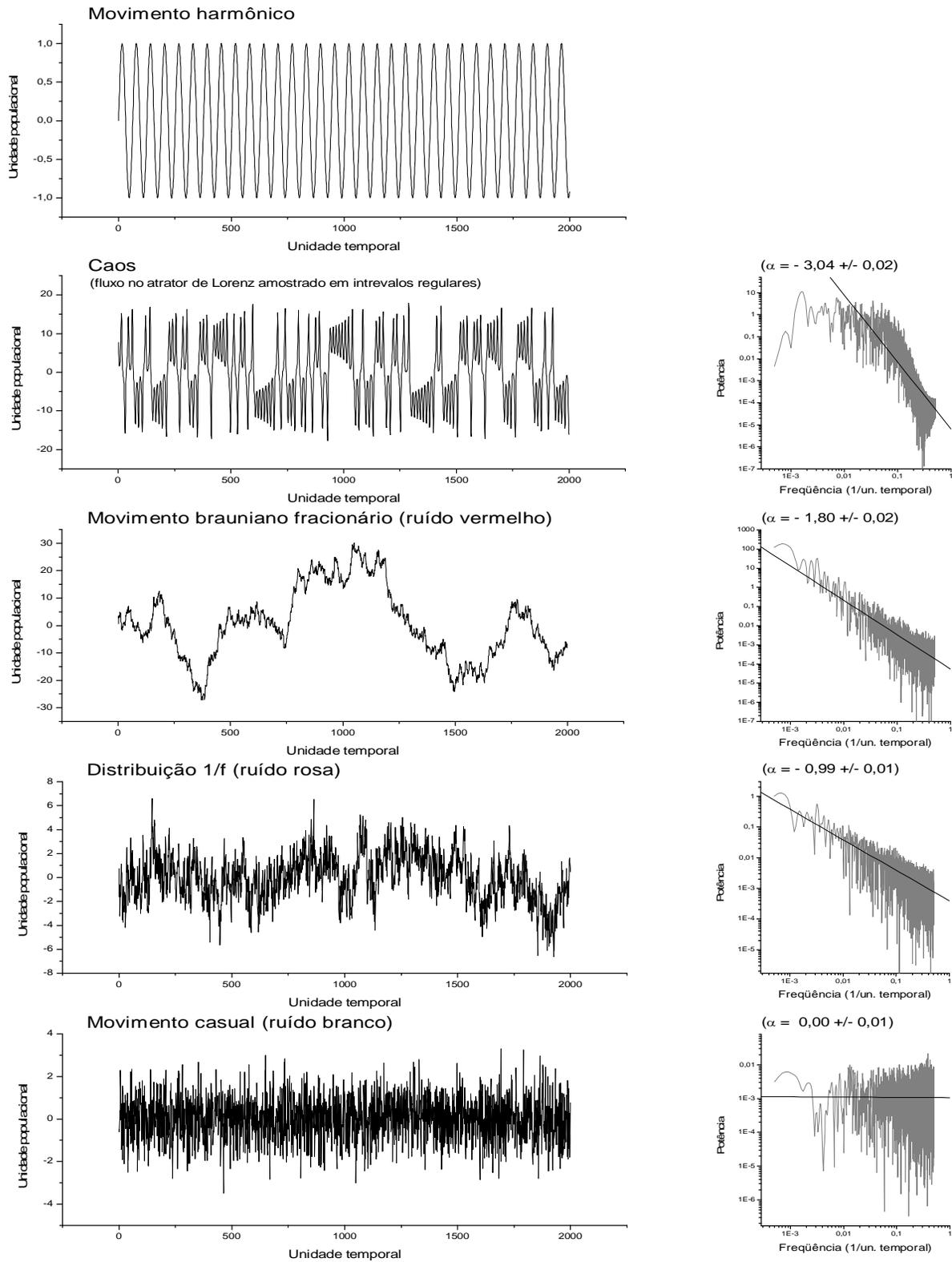


Figura 1- Exemplos de séries temporais, caracterizando comportamentos variando de inteiramente regular a inteiramente irregular e seus respectivos espectros de potência (gráficos à direita) e inclinação do ajuste linear ( $y = \alpha x + \beta$ ). Fonte: Chaos Data Analyser (<http://sprott.physics.wisc.edu/cda.htm>).

possibilidade, o movimento casual ou ruído branco. Inteiramente instável e imprevisível em frequência e amplitude de oscilação, acabaria por conduzir, numa situação hipotética, à adoção do denominado “controle por calendário”, onde as medidas de manejo seriam empregadas em datas fixas, independentemente da ocorrência do organismo alvo (POOL, 1987). Felizmente esta é também apenas uma possibilidade teórica, muito pouco provável de ocorrer em populações naturais.

A segunda possibilidade apresentada é o caos, que a exemplo do ruído branco, é imprevisível em frequência e amplitude de oscilação. A diferença entre as duas séries, é que no caos o sistema é determinístico, ou seja, há um relacionamento estabelecido entre variáveis dependentes e independentes (uma equação matemática) que, porém, conduz a resultados aparentemente aleatórios (LOGAN e ALLEN, 1992; RAI e SCHAFFER, 2001). Na prática agrícola, seria preferível encontrar uma flutuação populacional caótica a uma casual pois, em tese, uma vez identificado o determinismo poder-se-ia tentar interferir nos parâmetros que levam ao caos para se obter outra situação mais previsível (POOL, 1987; LOGAN e ALLEN, 1992).

As terceira e quarta possibilidades são as mais comuns de ocorrer entre os organismos vivos e traduzem duas situações distintas em termos de planejamento de estratégias de manejo pragas. O movimento brauniano ou ruído vermelho representa aquelas situações de flutuação populacional em que há momentos de acúmulo contínuo de indivíduos e momentos de decréscimo contínuo de indivíduos na população (ARIÑO e PIMM, 1995). Nestes casos, o estabelecimento de níveis populacionais para a tomada de decisão para o controle, como o *nível de ação* e o *nível de dano econômico*, parece ser a melhor estratégia, visto que a seqüência amostral de indivíduos da população permitirá reconhecer com clareza os momentos de acúmulo de indivíduos e os momentos em que este acúmulo será prejudicial aos cultivos (PEDIGO et al., 1986).

Na situação de distribuição 1/f ou ruído rosa, os acúmulos e decréscimos de indivíduos na população não são contínuos mas sim intermitentes. Há pulsos de ocorrência de indivíduos que, a longo prazo, podem caracterizar momentos de crescimento

populacional ou momentos de decréscimo populacional (HALLEY, 1996; GROVER et al., 2000). Uma vez que não há acúmulo progressivo de indivíduos na população com o passar do tempo (há pulsos de ocorrência de indivíduos), a vinculação da tomada de decisão do controle em níveis populacionais predefinidos pode se mostrar uma estratégia equivocada. Mesmo considerando que o dispositivo amostral utilizado e a frequência de amostragem sejam capazes de “capturar” a seqüência de pulsos de ocorrência de indivíduos, não há como estabelecer com clareza os momentos de acúmulo de indivíduos e os momentos em que este acúmulo será prejudicial aos cultivos. Nestes casos, talvez seja mais apropriado vincular as estratégias de controle aos pulsos de ocorrência dos indivíduos ou a modelos simulatórios da ocorrência de indivíduos, porém os estudos ainda são escassos.

## OS PROMOTORES DE FLUTUAÇÃO POPULACIONAL

Uma característica peculiar dos estudos de flutuação populacional é que a variável independente, no caso o tempo, não é o fator que determina o estado da variável dependente, geralmente indivíduos da população. Assim, a mera apresentação da variação do número de indivíduos no tempo não traduz as causas de variação dos registros (KENDALL et al., 1999).

A busca das causas ou respostas do porquê as populações flutuam erratically nem sempre é tarefa fácil e quando algum motivo é proposto, sempre paira uma certa dúvida se este motivo não resulta de mera coincidência de fatos ou mesmo de mero efeito de cálculos ou números (GINZBURG e TANEYHILL, 1994; CAVALIERI e KOÇAK, 1995; BERRYMAN, 1996; WHITE et al., 1996; HUNTER e PRICE, 1998; LIEBHOLD e KAMATA, 2000). Contudo, esta dúvida parece estar se mostrando salutar para os estudos de ecologia de populações, pois tem permitido a proposição de novas hipóteses e desafios a serem desvendados (LOGAN e ALLEN, 1992; HUNTER e PRICE, 1998; KENDALL et al., 1999; TURCHIN, 2001).

Uma compilação dos conhecimentos atuais das causas das oscilações populacionais permite separá-las em dois grandes grupos, quais sejam: as

causas oriundas do universo físico e aquelas oriundas do universo vivo ou do domínio da vida (Figura 2). Embora assim separadas, para mero desenvolvimento de raciocínio, estas causas podem ocorrer sobrepostas, sendo esta sobreposição um dos fatores (se não o principal) geradores de dúvida nos estudos de dinâmica populacional. A partir destes dois grandes grupos, as causas são apresentadas num diagrama dicotômico onde as linhas acabam por convergir para os possíveis padrões de flutuação populacional.

## O UNIVERSO FÍSICO

As causas de oscilações de populações agrupadas no universo físico ou abiótico, são aquelas oriundas de forças externas ao sistema, como o clima ou outros fenômenos meteorológicos e variações ambientais (LOGAN e ALLEN, 1992; LIEBHOLD e KAMATA, 2000; RUOHOMÄKI et al., 2000), ou então oriundas da própria natureza dos dados e de sua semelhança com processos físicos análogos (HALLEY, 1996; CONSTANTINO et al., 1998; MIRAMONTES e ROHANI, 1998).

Os efeitos do clima e outros fenômenos meteorológicos são de natureza perceptível e assim podem ser reputados como atuantes sobre as oscilações populacionais, ou seja podem ser mensurados e correlacionados com dados de flutuações populacionais (FIELDING e BRUSVEN, 1990; HOLYOAK et al., 1997). Por outro lado, os registros de flutuação populacional apresentam características próprias que os tornam análogos a sistemas físicos não lineares e desta forma, podem ser modelados e previstos com base na teoria relativa a estes sistemas (MIRAMONTES e ROHANI, 1998; RAI e SCHAEFFER, 2001).

### Os efeitos do clima e outras influências ambientais

O clima é, tradicionalmente, um dos primeiros fatores aventados para justificar as oscilações no número aferido de indivíduos de uma população (TURCHIN et al., 1991; BERRYMAN, 1996). Esta tradição talvez tenha origem nos estudos de flutuação populacional das pragas agrícolas, aparentemente sujeitas a poucas interações ecológicas, pela própria natureza dos agro-ecossistemas (LEVINS e

WILSON, 1980). Como os componentes do clima oscilam em toda sorte de períodos (dependendo da escala de mensuração), fica fácil encontrar correlações com variações de temperatura, precipitação, horas de insolação ou outro componente qualquer do clima, mesmo que esta correlação seja espúria (sem real relação entre causa e efeito) (FIELDING e BRUSVEN, 1990; ZIMMER, 1999).

Tendo-se em conta ainda, que os estudos de dinâmica populacional de pragas agrícolas se limitam a curtos períodos de tempo (muitas vezes por apenas dois anos ou safras), não há como prospectar outras causas, especialmente aquelas dependentes de densidade ou oriundas de dinâmicas não-lineares, que só se tornam evidentes em estudos de maior duração (TURCHIN et al., 1991; KUZNETSOV et al., 1992; LOGAN e ALLEN, 1992; LIEBHOLD e KAMATA, 2000; RAI e SCHAEFFER, 2001; TURCHIN, 2001).

Normalmente, o efeito dos componentes do clima sobre as populações ocorre localmente, quer a nível de indivíduo, como por exemplo períodos de chuva, nevoeiro ou ventania impedindo o vôo de insetos (KAAKEH e DUTCHER, 1993; HOLYOAK et al., 1997), ou a nível temporal, como a temperatura sincronizando os estágios de desenvolvimento ou reprodução dos indivíduos (PETERSON e NILSSEN, 1996; LUNDBERG et al., 2000). Outras variações ambientais, como estrutura e fertilidade do solo, disponibilidade de água, fluxos de marés e fases lunares, têm efeito similar ao clima sobre as populações e podem ser correlacionadas com diferentes comportamentos de dinâmicas populacionais (ZIMMER, 1999; HABERMANN, 2000).

Os componentes do clima por certo contribuem nas oscilações de indivíduos, contudo os estudos de sua influência devem ser mais criteriosos (ARIÑO e PIMM, 1995; SUGIHARA, 1995; ZIMMER, 1999; LUNDBERG et al., 2000). As análises de séries temporais mais longas normalmente reduzem as correlações com fatores climáticos ou mesmo eliminam esta possibilidade (TURCHIN et al., 1991; BERRYMAN, 1996; HUNTER e PRICE, 1998; PETCHEY, 2000). O clima parece atuar mais como fonte de interferência, adicionando “ruído” (perturbações imprevisíveis independentes de

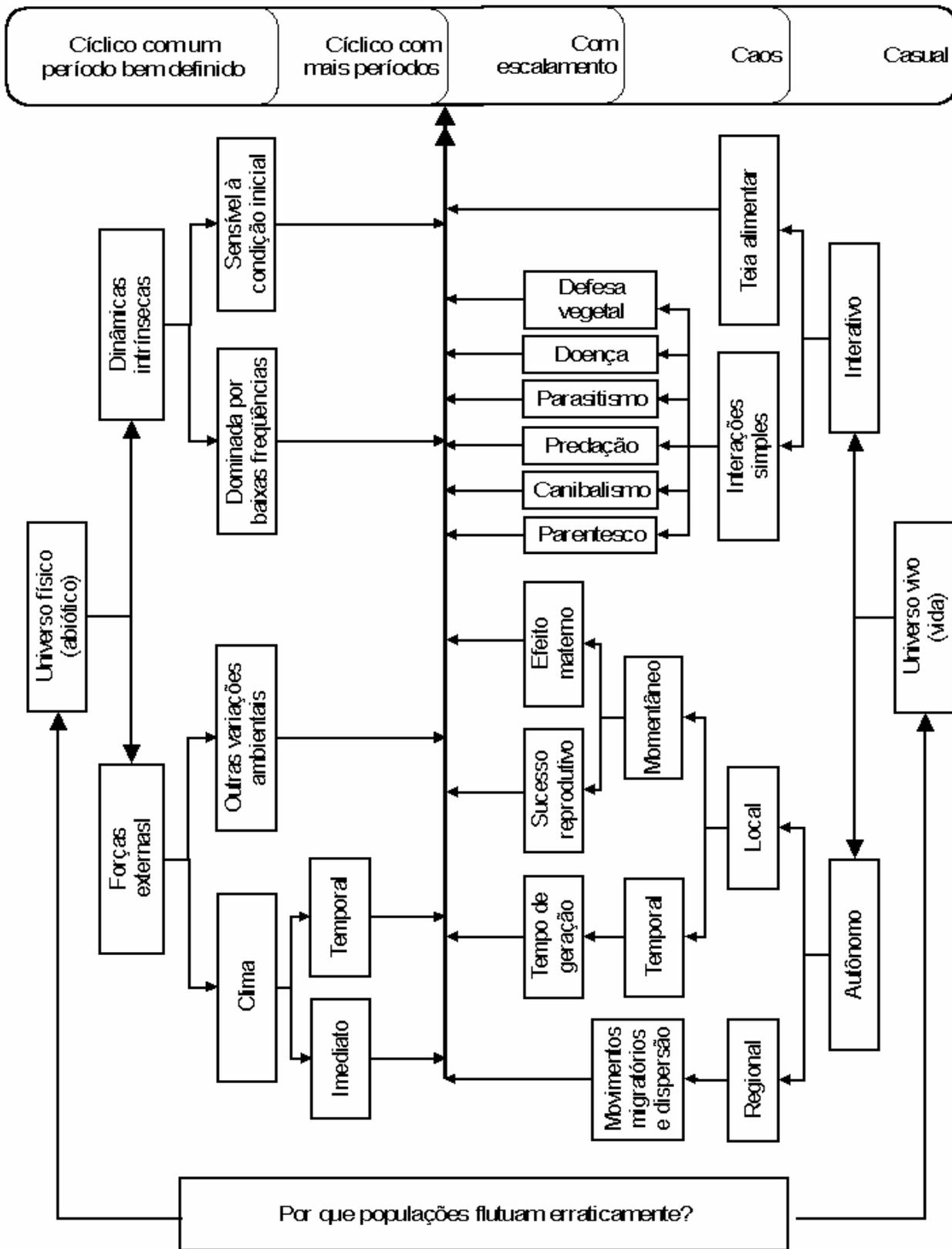


Figura 2- Fluxograma de resposta do por que as populações flutuam erraticamente. No alto, para onde as linhas convergem, estão os comportamentos possíveis das oscilações populacionais.

densidade) a processos aparentemente regulares (POOL, 1987; CAVALIERI e KOÇAK, 1994; ELLNER e TURCHIN, 1995; HOLYOAK et al., 1997).

### **Quando a física emerge na biologia**

Em 1974, Robert May assombrou os ecologistas ao demonstrar que um modelo de crescimento populacional - o modelo logístico - poderia levar a soluções de equilíbrio, cíclicas, bi-periódicas e inclusive caóticas, apenas se alterando o valor numérico de um parâmetro numa equação matemática (MAY, 1974; RAI e SCHAFFER, 2001). Nada de clima, nada de interações ecológicas, apenas números dentro de uma máquina.

Parece ser característico dos dados e modelos populacionais estas soluções matemáticas que simplificam o universo biológico (KUZNETSOV et al., 1992; ZIMMER, 1999). Séries temporais de ocorrência de indivíduos podem ainda ser tratadas como movimentos oscilatórios, às quais se aplica toda teoria física a eles associada (HALLEY, 1996; CONSTANTINO et al., 1998). As previsões da ocorrência dos indivíduos podem ser feitas independentes de qualquer interação com o mundo vivo (CAVALIERI e KOÇAK, 1995).

A razão destas proposições não está apenas na manipulação de números e fórmulas, mas também no fato de se verificar oscilações em populações que, a priori, estariam imunes a alterações no número de indivíduos. Diversos organismos quando criados em laboratório, num ambiente controlado, apresentam oscilações populacionais semelhantes àquelas observadas em populações naturais (GURNEY et al., 1980; DENNIS et al., 1997; KNELL, 1998; MIRAMONTES e ROHANI, 1998; GROVER et al., 2000).

### **O caos nas dinâmicas populacionais**

Numa visão simplificada, um comportamento caótico advém quando alterações infinitesimais no estado inicial de um sistema, levam a resultados completamente discrepantes em relação a um outro inicialmente experimentado, mesmo sendo o sistema determinístico (POOL, 1987; LOGAN e ALLEN, 1992; RAI e SCHAFFER, 2001). É como se o sistema fosse imprevisível, uma vez que não há como

mensurar as modificações no estado inicial do sistema e assim saber o resultado final. Dada a esta imprevisibilidade (característica comum a várias situações de flutuação populacional), o caos foi largamente perquirido nos estudos de dinâmica populacional e embora facilmente demonstrado por cálculos, sua real existência nos sistemas biológicos naturais não foi amplamente comprovada (KUZNETSOV et al., 1992; SUN e YANG, 1999; ZIMMER, 1999; RAI e SCHAFFER, 2001).

Por que então dinâmicas populacionais podem ser caóticas? A principal razão é que os processos populacionais são característicos de sistemas não-lineares (ELLNER e TURCHIN, 1995; DENNIS et al., 1997; ZIMMER, 1999; RAI e SCHAFFER, 2001) e a solução caótica é uma das possibilidades dos sistemas não-lineares (LOGAN e ALLEN, 1992). Assim, a simples manipulação matemática de parâmetros de equações não-lineares, que podem representar efeitos reais de processos demográficos ou de interações ecológicas, como mortalidade, canibalismo, predação, entre outros; pode levar o sistema a ter um comportamento caótico. Soluções intermediárias de periodismo ou multi-periodismo normalmente também são verificadas (GURNEY et al., 1980; LOGAN e ALLEN, 1992; CAVALIERI e KOÇAK, 1995; DENNIS et al., 1997), inclusive com a introdução de perturbações casuais (ELLNER e TURCHIN, 1995; SUN e YANG, 1999; ZIMMER, 1999). Atualmente apregoa-se que os processos de flutuação populacional podem ter comportamentos transitórios associados a diferentes atratores (pontos de convergência), em resposta a uma mudança de condição, e o caos é um dos comportamentos possíveis (DENNIS et al., 1997; GROVER, 1999; TURCHIN e ELLNER, 2000; RAI e SCHAFFER, 2001).

### **Processos distintos porém similares - grandezas com escalamento**

Paradoxalmente ao comportamento caótico, diversos estudos de séries temporais envolvendo a ocorrência de organismos vivos, quando tratados sob a ótica da física, tem mostrado incríveis similaridades com outros fenômenos naturais cíclicos como abalos sísmicos, surtos de doenças, registros fósseis, registros de extinção de aves, complexidade estrutural de

tecidos, entre outros (BAK et al., 1988; HALLEY, 1996; KEITT e MARQUET, 1996; MIRAMONTES e ROHANI, 1998; CLARK, 2001).

Mas, onde pairam estas similaridades? Dados de flutuação populacional assemelham-se a ondas que sofrem interferências e assim caracterizam-se pela vibração num domínio de baixas frequências, ou seja, pequenas variações de indivíduos ora cumulativas ora subtrativas, perfazendo grandes variações de indivíduos em longos períodos de tempo (ruído vermelho) (Figura 1) (ARIÑO e PIMM, 1995; HALLEY, 1996; WHITE et al., 1996; PETCHEY, 2000).

Vibração em domínio de baixas frequências é próprio de sinais periódicos que sofrem interferência, tal qual um canal de TV ou de rádio que não sintoniza direito. A interferência pode ser tão intensa que pode resultar apenas em chiado (ruído branco) (CLARK, 2001). Entretanto, também é comum um certo nível de ruído, que resulta em fenômenos ocorrendo com escalamento, ou seja, pequenos sinais em curtos espaços de tempo e grandes sinais em longos intervalos de tempo, proporcionais entre si (ruído rosa ou “1/f”) (HALLEY, 1996; MIRAMONTES e ROHANI, 1998; GROVER et al., 2000).

A proporcionalidade entre sinais é dada por uma lei de potência na forma de:

$$w(f) = f^\alpha$$

onde  $f$  equivale a frequência e em que o expoente  $\alpha$  é igual a  $-1$  (ajuste linear, Figura 1), assim:

$$w(f) = f^{-1} \Rightarrow w(f) = 1/f$$

desta forma, um evento que ocorre a cada ano, será dez vezes menos intenso que um que ocorre a cada dez anos ( $w(f) = 0,1$ ), que por sua vez será dez vezes menos intenso que um que ocorre a cada cem anos ( $w(f) = 0,01$ ), e assim por diante.

Pois bem, além de flutuações populacionais, registros de abalos sísmicos, surtos de doenças, registros fósseis, registros de extinção de aves, complexidade estrutural de tecidos, entre outros, também podem apresentar este comportamento, onde a frequência de ocorrência de um evento ( $f$ ) é inversamente proporcional a potência deste evento ( $w(f)$ ). Isto convencionou-se chamar de “criticalidade auto-organizada” em sistemas complexos (BAK et al., 1988; HALLEY, 1996; SOLÉ et al., 1999).

Um sistema auto-organizado é aquele em que

forças físicas atuando localmente, determinam o comportamento do sistema, independentemente da natureza e peculiaridades do mesmo e sem que exista um plano traçado de antemão (KEITT e MARQUET, 1996; SOLÉ et al., 1999). A criticalidade auto-organizada, caracteriza sistemas complexos amplos, formados por muitas partes interagentes, que espontaneamente evoluem para um ponto crítico, no limiar de organização do sistema. Neste ponto, perturbações casuais desestabilizam a organização do sistema que porém tende a retornar com o rearranjo das partes (BAK et al., 1988; SOLÉ et al., 1999).

Neste contexto, as oscilações populacionais podem ter origem num processo cíclico e regular (e.g. intervalos de geração), que porém, por estar sujeito a interferências ambientais, assume um padrão com escalamento, típico dos fenômenos auto-organizados (HALLEY, 1996; GROVER et al., 2000). Não obstante, o mesmo padrão com escalamento pode emergir em populações mantidas em laboratório (sem interferência ambiental), caracterizando-o como uma propriedade intrínseca das dinâmicas populacionais, forte o suficiente para se manter inalterado ante a perturbações introduzidas (MIRAMONTES e ROHANI, 1998; PETCHEY, 2000).

## O UNIVERSO VIVO

Números, parâmetros e abstrações parecem não satisfazer boa parte dos estudiosos de ecologia e assim a busca de causas para as oscilações populacionais envolvendo o universo vivo persistiu (BERRYMAN, 1996; RAI e SCHAFFER, 2001; TURCHIN, 2001). Neste aspecto é possível separar as causas intrínsecas ao organismo em estudo, daquelas que compõem as interações ecológicas a que este organismo está sujeito.

### Auto-regulação

Um dos principais processos geradores de oscilações na ocorrência de organismos é o intervalo entre gerações, especialmente para organismos de menor derivação filogenética e de ciclo de vida curto como os insetos (KNELL, 1998; GROVER, 1999). Dada a sua relativa invariabilidade, o intervalo entre gerações normalmente condiciona oscilações regulares na ocorrência dos organismos (GURNEY et al., 1980; JANSEN et al., 1990). Para insetos que

vivem em regiões de clima temperado, estas oscilações regulares têm permitido o desenvolvimento de modelos de previsão com acurada precisão (LEVINS e WILSON, 1980). Cabe ressaltar entretanto, que normalmente as épocas de ocorrência é que são previstas e não a quantidade de indivíduos.

Interferências ambientais no intervalo de gerações podem levar a uma dinâmica auto-organizada, com variações ocorrendo com escalamento (SUGIHARA, 1995; HALLEY, 1996). Ciclos de geração também podem representar um estado dinâmico de um comportamento caótico, cujo alcance depende das condições iniciais do sistema (GROVER, 1999).

Tem sido demonstrado também que interferências frequentes no sucesso reprodutivo dos indivíduos podem levar a oscilações populacionais ao longo do tempo. Este efeito foi constatado em modelos populacionais dependentes de densidade, adicionando-se uma variável representativa de uma perturbação aleatória do sucesso reprodutivo (KAITALA et al., 1996).

Por outro lado, a qualidade média dos indivíduos de uma população, traduzida pelo estado nutricional e resistência a adversidades, também pode se constituir num fator promotor de oscilação no número de indivíduos, principalmente quando esta qualidade é transmitida entre gerações por herança materna (efeito materno), à semelhança de um fator dependente de densidade com retardo temporal (GINZBURG e TANEYHILL, 1994; ROSSITER, 1994; SIMCHUK et al., 1999). Isto porque a fecundidade e o desenvolvimento até o estágio adulto estão em função da qualidade individual, que por sua vez, é dependente da qualidade das fêmeas e de sua habilidade em propiciar à progênie boas condições de desenvolvimento (locais de oviposição) (GINZBURG e TANEYHILL, 1994).

Observou-se também, que mudanças genéticas na população podem preceder mudanças na densidade de indivíduos. Assim, nos momentos de surto prevalece um genoma (e.g. heterozigoto), enquanto nos momentos de raridade outra composição (e.g. homozigoto) é mais freqüente. A competição intra-específica é que estaria promovendo estas alterações, numa intrincada inter-dependência entre composição gênica e exploração de recursos

(SIMCHUK et al., 1999).

### **Movimentos migratórios e dispersão**

Fluxos migratórios de organismos podem condicionar oscilações populacionais, pois acarretam a chegada ou a partida de grande número de indivíduos em determinada região. Oscilações desta natureza, quando observadas apenas a nível local, podem levar a interpretações equivocadas da dinâmica populacional do organismo em estudo, como a detecção espúria de efeitos dependentes de densidade em séries temporais (POOL, 1987; RUOHOMÄKI et al., 2000).

Embora seja um mecanismo promotor de dinâmicas populacionais, o fenômeno da migração é pouco comum entre os organismos vivos e assim parece ter importância apenas para algumas espécies (BATZLI, 1999). Entretanto, os deslocamentos de indivíduos entre locais têm reflexos na dinâmica populacional de várias espécies, ora como fator amplificador das oscilações populacionais (ROYAMA, 1984), ora como fator redutor destas oscilações (PARADIS, 1995). Nenhum estudo porém, considera estes deslocamentos como determinantes da dinâmica populacional, assim a dispersão de indivíduos normalmente é tratada como um distúrbio adicional, incorporador de ruído no comportamento das dinâmicas populacionais (ROHANI e MIRAMONTES, 1995; LUNDBERG et al., 2000).

### **Organismos se confrontando**

As inter-relações entre organismos, quer sejam de indivíduos da mesma espécie ou de espécies distintas, são processos que induzem oscilações do número de indivíduos ao longo do tempo, principalmente quando são processos dependentes de densidade (BULMER, 1975; BERRYMAN, 1978). Neste particular a competição intra-específica (LEONARD e PARKER, 1994; GINZBURG e TANEYHILL, 1994; DENNIS et al., 1997) e as interações entre presa/predador ou presa/parasitóide (BERRYMAN, 1996; GROVER, 1999; LIEBHOLD e KAMATA, 2000; RUOHOMÄKI et al., 2000) são os processos mais estudados. Outros processos dependentes de densidade que afetam as dinâmicas populacionais são as defesas induzidas por

herbivoria (HAUKIOJA, 1988; RUOHOMÄKI et al., 2000), as epizootias (ANDERSON e MAY, 1980; LIEBHOLD et al., 2000) e os laços de parentesco intra-específicos (MATTHIOPOULOS et al., 2000).

A dependência de densidade promove oscilações porque o número de indivíduos da geração anterior condiciona, não apenas o número de indivíduos da geração seguinte, mas também o número de indivíduos do agente regulador. Quando este condicionamento é por competição, a regulação do número de indivíduos pode ocorrer por um efeito imediato, por exemplo, lagartas de último instar comendo lagartas de estágios iniciais (LEONARD e PARKER, 1994; KNEILL, 1998), ou então por um efeito com retardo temporal, como a desnutrição larval interferindo no sucesso reprodutivo dos adultos, resultando em poucos indivíduos na terceira geração (BULMER, 1975; GINZBURG e TANEYHILL, 1994).

A presença ou não do retardo temporal tipifica o comportamento das dinâmicas populacionais. Fatores dependentes de densidade com efeito imediato (e.g. mortalidade por canibalismo) delineiam populações oscilando em torno de um nível médio de indivíduos (comportamento “estável”), ao passo que ciclos periódicos de ocorrência de indivíduos, intercalados por períodos de raridade, resultam de fatores dependentes de densidade com retardo temporal (e.g. mortalidade causada por um parasitóide) (BERRYMAN, 1978; GINZBURG e TANEYHILL, 1994; RUOHOMÄKI et al., 2000).

O retardo temporal é um parâmetro importante na elaboração de modelos para previsão de ocorrência dos organismos, porém a variação do valor deste parâmetro, simulando uma interferência natural (e.g. temperatura), pode levar a uma resposta caótica (KUZNETSOV et al., 1992; LOGAN e ALLEN, 1992; CAVALIERI e KOÇAK, 1994).

### **Quando um terceiro participa do confronto**

Uma interação dependente de densidade, principalmente quando envolve dois organismos (e.g. predação), pode ser regulada por um terceiro organismo atuando sobre o agente regulador do primeiro, principalmente nos períodos de raridade (baixa densidade populacional). Assim, um vegetal

que fornece alimento alternativo para um predador, pode interferir na interação presa/predador quando fornece este alimento em abundância ou quando não o produz em suficiência (LIEBHOLD et al., 2000). Por outro lado, pode haver interferência direta do terceiro organismo sobre o primeiro, tal qual a qualidade da planta hospedeira promovendo uma maior ou menor suscetibilidade do herbívoro aos parasitóides ou predadores, mantendo a população da presa estável (pequenas oscilações a partir de um nível médio) (RUOHOMÄKI et al., 2000; TURCHIN e ELLNER, 2000). Desta forma, apesar de, aparentemente, as oscilações da presa estarem sendo determinadas pelo predador/parasitóide, na verdade o condicionamento provém de um nível trófico inferior, caracterizando um complexo de partes interatuantes.

### **OUTRAS CAUSAS EFÊMERAS**

Outras hipóteses que explicam o aparecimento periódico de organismos dizem respeito a fenômenos efêmeros como a colonização recente e catástrofes naturais, porém o efeito destes fenômenos seria passageiro e a estabilidade nas oscilações populacionais adviria com sucessivas gerações (LEONARD e PARKER, 1994). Não obstante estes fenômenos terem pouca importância na análise de séries temporais longas, para análise de séries temporais curtas, como aquelas tradicionalmente obtidas em agro-ecossistemas, é necessário considerá-las (LEVINS e WILSON, 1980).

### **O CAMINHO FUTURO NO ESTUDO DAS DINÂMICAS POPULACIONAIS DE PRAGAS AGRÍCOLAS**

Visto que as oscilações de indivíduos podem caracterizar diversos comportamentos de dinâmica populacional, e que inúmeros processos (inclusive inter-atuantes) podem condicionar estes comportamentos, os estudos de dinâmica populacional de pragas agrícolas não podem mais terminar em si mesmos, apenas mostrando a flutuação populacional do inseto por um ou dois anos conforme é prática comum na ciência nacional. É preciso perseverança na coleta de dados, para que as séries temporais abranjam períodos de tempo maiores e assim, possam ser adequadamente analisadas. Apenas exemplificando, quando as análises envolvem

equações não-lineares, para se detectar comportamentos complexos como o caos, é preciso que as séries tenham alguns milhares de dados (ECKMANN e RUELLE, 1992; LOGAN e ALLEN, 1992). Por outro lado, para se obter resultados consistentes nas análises de periodicidade, que normalmente envolvem a transformada de Fourier (MIRAMONTES e ROHANI, 1998; CLARK, 2001), é preciso que as séries temporais possuam algumas centenas de dados. Neste aspecto, o correto dimensionamento do sistema em estudo passa a ser importante, pois o período de tempo necessário para coleta de dados é função da frequência das oscilações do sistema (ARIÑO e PIMM, 1995).

Alguns estudos porém, principalmente aqueles envolvendo espécies univoltinas (ZIMMER, 1999), requerem do pesquisador muitos anos de dedicação “infrutíferos” no tocante aos índices de desempenho profissional (e.g. publicações). Nestes casos, seria mais adequado transformar o estudo numa ação institucional, aonde a coleta de dados persistiria, mesmo com a análise periódica de algumas séries.

É preciso também uma mudança de política das agências financiadoras de pesquisa, que normalmente limitam o financiamento dos estudos por curtos períodos de tempo. As obrigações contratuais, na forma de relatórios de resultados, acabam condicionando os estudos de flutuação populacional pelo tempo que perdura o financiamento (LOGAN e ALLEN, 1992).

## CONCLUSÕES

Embora a sazonalidade seja característica dos cultivos agrícolas, o estudo de séries temporais longas, notadamente em pastagens e nos cultivos perenes de frutíferas, podem revelar estatísticas importantes das flutuações populacionais ou mesmo dinâmicas inesperadas até então. Estes conhecimentos por sua vez, podem revolucionar as estratégias de controle de pragas atualmente empregadas nestes cultivos ou mesmo revelar quão inadequadas são estas estratégias. Apenas exemplificando, será que mosca-das-frutas *Anastrepha fraterculus* (Wied.) deve mesmo ser combatida com pulverização inseticida em cobertura quando se atinge 0,5 mosca por frasco por dia?

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANDERSON, R.M.; MAY, R.M.. Infectious diseases and population cycles of forest insects. **Science**, v.210, p.658-661, 1980.
- ARIÑO, A.; PIMM, S.L. On the nature of population extremes. **Evolutionary Ecology**, v.9, p.429-443, 1995.
- BAK, P.; TANG, C.; WIESENFELD, K.. Self-organized criticality. **Physical Review A**, v.38, n.1, p.364-374, 1988.
- BATZLI, G.O. Can seasonal changes in density dependence drive population cycles? **Trends in Ecology and Evolution**, v.14, n.4, p.129-131, 1999.
- BERRYMAN, A.A. Population cycles of the douglas-fir tussock moth (Lepidoptera: Lymantriidae): the time-delay hypothesis. **Canadian Entomologist**, v.110, n.5, p.513-518, 1978.
- BERRYMAN, A. A. What causes population cycles of forest Lepidoptera? **Trends in Ecology and Evolution**, v.11, n.1, p.28-32, 1996.
- BULMER, M.G. The statistical analysis of density dependence. **Biometrics**, v.31, n.4, p.901-911, 1975.
- CAVALIERI, L.F., H. KOÇAK. Chaos in biological control systems. **Journal of Theoretical Biology**, v.169, n.2, p.179-187, 1994.
- CAVALIERI, L.F., H. KOÇAK. Intermittent transition between order and chaos in an insect pest population. **Journal of Theoretical Biology**, v.175, n.2, p.231-234, 1995.
- CLARK, J.I. Fourier and power law analysis of structural complexity in cornea and lens. **Micron**, v.23, n.3, p.239-249, 2001.
- CONSTANTINO, R.F.; CUSHING, J.M.; DENNIS, B. et al. Resonant population cycles in temporally fluctuating habitats. **Bulletin of Mathematical Biology**, v.60, n.2, p.247-273, 1998.
- DENNIS, B.; DESHARNAIS, R.A.; CUSHING, J.M. et al. Transitions in population dynamics: equilibria to periodic cycles to aperiodic cycles. **Journal of Animal Ecology**, v.66, n.5, p.704-729, 1997.
- ECKMANN, J.P.; RUELLE, D. Fundamental limitations for estimating dimensions and lyapunov exponents in dynamical systems. **Physica D**, v.56, p.185-187, 1992.

- ELLNER, S.; TURCHIN, P. Chaos in a noisy world: new methods and evidence from time-series analysis. **The American Naturalist**, v.145, n.3, p.343-375, 1995.
- FIELDING, D. J.; BRUSVEN, M. A. Historical analysis of grasshopper (Orthoptera: Acrididae) population responses to climate in southern Idaho, 1950-1980. **Environmental Entomology**, v.19, n.6, p.1786-1791, 1990.
- GINZBURG, L.R.; TANEYHILL, D.E. Population cycles of forest Lepidoptera: a maternal effect hypothesis. **Journal of Animal Ecology**, v.63, n.1, p.79-92, 1994.
- GROVER, J.P. Water fleas on cycles. **Nature**, v.402, p.592-593, 1999.
- GROVER, J.P.; McKEE, D.; YOUNG, S. et al. Periodic dynamics in *Daphnia* populations: biological interactions and external forcing. **Ecology**, v.81, n.10, p.2781-2789, 2000.
- GURNEY, W.S.C.; BLYTHE, S.P.; NISBET, R.M. Nicholson's blowflies revisited. **Nature**, v.287, p.17-21, 1980.
- HABERMANN, M. The larch casebearer and its host tree: I. Population dynamics of the larch casebearer (*Coleophora laricella* Hbn.) from latent to outbreak density in the field. **Forest Ecology and Management**, v.136, n.1-3, p.11-22, 2000.
- HALLEY, J.M. Ecology, evolution and 1/f-noise. **Trends in Ecology and Evolution**, v.11, n.1, p.33-37, 1996.
- HAUKIOJA, E. Induction of defenses in trees. **Annual Review of Entomology**, v.36, p.25-42, 1988.
- HOLYOAK, M.; JAROSIK, V.; NOVAK, I. Weather-induced changes in moth activity bias measurement of long-term population dynamics from light trap samples. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v.83, n.3, p.329-335, 1997.
- HUNTER, M. D.; PRICE, P. W. Cycles in insect populations: delayed density dependence or exogenous driving variables. **Ecological Entomology**, v.23, n.2, p.216-222, 1998.
- JANSEN, V.A.A.; NISBET, R.M.; GURNEY, W.S.C. Generation cycles in stage structured populations. **Bulletin of Mathematical Biology**, v.52, n.1-2, p.375-396, 1990.
- KAAKEH, W.; DUTCHER, J. D. Effect of rainfall on population abundance of aphids (Homoptera: Aphididae) on pecan. **Journal of Entomological Science**, v.28, n.3, p.283-286, 1993.
- KAITALA, V.; RANTA, E.; LINDSTRÖM, J. Cyclic population dynamics and random perturbations. **Journal of Animal Ecology**, v.65, n.2, p.249-251, 1996.
- KEITT, T.H. MARQUET, P.A. The introduced hawaiian avifauna reconsidered: evidence for self-organized criticality? **Journal of Theoretical Biology**, v.182, n.2, p.161-167, 1996.
- KENDALL, B.E.; BRIGGS, C.J.; MURDOCH, W.W. et al. Why do populations cycle? A synthesis of statistical and mechanistic modeling approaches. **Ecology**, v.80, n.6, p.1789-1805, 1999.
- KNELL, R.J. Generation cycles. **Trends in Ecology and Evolution**, v.13, n.5, p.186-190, 1998.
- KUZNETSOV, Y.A.; MURATORI, S.; RINALDI, S. Bifurcations and chaos in a periodic predator-prey model. **Journal of Bifurcation and Chaos**, v.2, n.1, p.117-128, 1992.
- LEONARD, J.C.; PARKER, B.L. Periodical appearance of *Korscheltellus gracilis* (Lepidoptera: Hepialidae). **Annals of the Entomological Society of America**, v.87, n.5, p.566-571, 1994.
- LEVINS, R.; WILSON, M. Ecological theory and pest management. **Annual Review of Entomology**, v.25 p.287-308, 1980.
- LIEBHOLD, A.; KAMATA, N. Are population cycles and spatial synchrony a universal characteristic of forest insect populations? **Population Ecology**, v.42, n.3, p.205-209, 2000.
- LIEBHOLD, A.; ELKINTON, J.; WILLIAMS, D. et al. What causes outbreaks of the gypsy moth in North America? **Population Ecology**, v.42, n.3, p.257-266, 2000.
- LOGAN, J.A.; ALLEN, J.C. Nonlinear dynamics and chaos in insect populations. **Annual Review of Entomology**, v.37, p.455-477, 1992.
- LUNDBERG, P.; RANTA, E.; RIPA, J. et al. Population variability in space and time. **Trends in Ecology and Evolution**, v.15, n.11, p.460-464, 2000.
- MATTHIOPOULOS, J.; MOSS, R.; LAMBIN, X. The kin-facilitation hypothesis for red grouse population cycles: territory sharing between relatives. **Ecological Modelling**, v.127, n.1, p.53-63, 2000.

- MAY, R.M. Biological populations with nonoverlapping generations: stable points, stable cycles and chaos. **Science**, v.186, p.645-647, 1974.
- MIRAMONTES, O.; ROHANI, P. Intrinsically generated coloured noise in laboratory populations. **Proceedings of the Royal Society of London Series B**, v.265, p.785-792, 1998.
- PARADIS, E. Survival, immigration and habitat quality in the mediterranean pine vole. **Journal of Animal Ecology**, v.64, n.5, p.579-591, 1995.
- PEDIGO, L.P.; HUTCHINS, S.H.; HIGLEY, L.G. Economic injury levels in theory and practice. **Annual Review of Entomology**, v.31, p.341-368, 1986.
- PETCHEY, O.L. Environmental colour affects aspects of single-species population dynamics. **Proceedings of the Royal Society of London Series B**, v.267, p.747-754, 2000.
- PETERSON, N.A.; NILSSEN, A.C. Nonlinear temperature-dependent development of autumnal moth pupae, *Epirrita autumnata* (Lepidoptera: Geometridae). **Environmental Entomology**, v.25, n.1, p.147-154, 1996.
- POOL, R. Is it chaos, or is it just noise? **Science**, v.243, p.25-28, 1987.
- RAI, V.; SCHAFFER, W.M. Chaos in ecology. **Chaos, Solitons and Fractals**, v.12, n.2, p.197-203, 2001.
- ROHANI, P.; MIRAMONTES, O. Immigration and the persistence of chaos in population models. **Journal of Theoretical Biology**, v.175, n.2, p.203-206, 1995.
- ROSSITER, M.C. Maternal effects hypothesis of herbivore outbreak. **BioScience**, v.44, n.11, p.752-763, 1994.
- ROYAMA, T. Population dynamics of the spruce budworm *Choristoneura fumiferana*. **Ecological Monographs**, v.54, n.4, p.429-462, 1984.
- RUOHOMÄKI, K.; TANHUANPÄÄ, M.; AYRES, M.P. et al. Causes of cyclicity of *Epirrita autumnata* (Lepidoptera, Geometridae): grandiose theory and tedious practice. **Population Ecology**, v.42, n.3, p.211-223, 2000.
- SIMCHUK, A.P.; IVASHOV, A.V.; COMPANIYTSEV, V.A. Genetic patterns as possible factors causing population cycles in oak leafroller moth, *Tortrix viridana* L. **Forest Ecology and Management**, v.113, n.1, p.35-49, 1999.
- SOLÉ, R.V.; MANRUBIA, S.C.; BENTON, M. et al. Criticality and scaling in evolutionary ecology. **Trends in Ecology and Evolution**, v.14, n.4, p.156-160, 1999.
- SUGIHARA, G. From out of the blue. **Nature**, v.378, p.559-560, 1995.
- SUN, P.; YANG, X.B. Deterministic property changes in population models under random error perturbations. **Ecological Modelling**, v.119, n.2-3, p.239-247, 1999.
- TURCHIN, P. Does population ecology have general laws? **Oikos**, v.94, p.17-26, 2001.
- TURCHIN, P.; ELLNER, S.P. Living on the edge of chaos: population dynamics of fennoscandian voles. **Ecology**, v.81, n.11, p.3099-3116, 2000.
- TURCHIN, P.; LORIO JR., P.L.; TAYLOR, A. D. et al. Why do populations of southern pine beetles (Coleoptera: Scolytidae) fluctuate? **Environmental Entomology**, v.20, n.2, p.401-409, 1991.
- WHITE, A.; BOWERS, R.G.; BEGON, M. Red/blue chaotic power spectra. **Nature**, v.381, p.198, 1996.
- ZIMMER, C. Life after chaos. **Science**, v.284, p.83-97, 1999.