

# REVISÃO DE MODELOS MATEMÁTICOS DA DINÂMICA DO BANCO DE SEMENTES DE PLANTAS DANINHAS EM AGROSSISTEMAS<sup>1</sup>

*Review of Mathematical Models of Weed Seed Bank Dynamics*

VISMARA, L.S.<sup>2</sup>, OLIVEIRA, V.A.<sup>3</sup> e KARAM, D.<sup>4</sup>

**RESUMO** - O crescimento das plantas obedece a certos princípios fisiológicos, que podem ser descritos em termos quantitativos, até certo ponto, por equações matemáticas. No ambiente agrícola, a dinâmica do banco de sementes está fortemente relacionada ao estabelecimento de espécies daninhas e pode ser descrita por um sistema de equações que relaciona a densidade de plântulas com a densidade de sementes produzidas em áreas de cultivo. O objetivo deste artigo foi descrever, através de modelos matemáticos citados na literatura, as características do comportamento dinâmico do banco de sementes de populações de plantas daninhas em sistemas agrícolas.

**Palavras-chave:** banco de sementes, dinâmica populacional, modelos matemáticos.

**ABSTRACT** - *Plant growth follows certain physiological principles that can be quantitatively described, up to a certain extent, by mathematical equations. In agrosystems, seed bank dynamics is strongly related to the establishment of weed species and can be described as a system of equations that relates seedling density with the density of seeds produced in cultivation areas. The objective of this work is to describe, using mathematical models cited in the literature, the characteristics of the dynamic behavior of weed seed bank populations in agrosystems.*

**Keywords:** seed banks, population dynamics, mathematical models.

## INTRODUÇÃO

Em um agrossistema, têm-se, além dos aspectos físico e biótico, os aspectos socio-cultural e político. Como os agrossistemas são ambientes altamente perturbados, as alterações nos sistemas de cultivo podem modificar os padrões de distúrbios (Lacerda, 2003). Por exemplo, as plantas daninhas e outras pragas agrícolas surgem como resultado do desequilíbrio causado pela intervenção antrópica em um agrossistema. Esse desequilíbrio, condicionado por variáveis ambientais, torna propícia a explosão populacional de certos indivíduos, chamados de plantas daninhas, ocasionando infestações.

Um dos principais mecanismos de sobrevivência das plantas daninhas em ambientes constantemente perturbados, sobretudo espécies anuais, é a alta produção de sementes (Lacerda, 2003). Essa alta produção, aliada a outros mecanismos da semente, como dormência, longevidade, capacidade de sobreviver sob condições adversas e em baixo nível de atividade metabólica, pode garantir a ocorrência de grandes reservas de sementes de plantas daninhas no solo (Carmona, 1995; Freitas, 1990; Lorenzi, 2000). Muitos processos estão envolvidos na geração e regulação do banco de sementes no solo (Buhler et al., 1997; Carmona, 1995). Práticas de manejo possuem maior impacto nesses processos e representam

---

<sup>1</sup> Recebido para publicação em 21.5.2006 e na forma revisada em 27.2.2007.

<sup>2</sup> Aluna de Pós-Graduação em Engenharia Elétrica do Departamento de Engenharia Elétrica da EESC/USP; <sup>3</sup> Profa. do Departamento de Engenharia Elétrica da EESC/USP, Av. Trabalhador São-carlense, 400, 13566-590 São Carlos-SP; <sup>4</sup> EMBRAPA - Milho e Sorgo, 35701-970 Sete Lagoas-MG.



oportunidades para regulação das características do banco de sementes nos sistemas de produção agrícola (Buhler et al., 1997; Carmona, 1992; Lacerda, 2003). Uma vez que o banco de sementes representa o *status* de infestações do ambiente agrícola, sua estrutura e dinâmica devem ser consideradas para que se tenha um gerenciamento adequado dessas infestantes (Buhler et al., 1997; Carmona, 1995; Shiratsuchi et al., 2004; Wu, 2001).

Nesse contexto, dada a complexidade dos sistemas de manejo e os riscos ambientais envolvidos, a modelagem matemática é uma ferramenta potencialmente valiosa (Doyle, 1997). Existem alguns exemplos de modelagem de populações de plantas daninhas em termos da sua dinâmica – em geral, não-linear (Cousens & Mortimer, 1995; Edelstein-Keshet, 1988; Sakai, 2001).

Estudos e levantamentos de populações de plantas daninhas em ambientes agrícolas, além de permitirem a identificação da flora infestante e sua evolução numa área, podem ter aplicação na predição de infestantes em culturas agrícolas (Voll et al., 1996, 1997a). Taxas de emergência de espécies de um banco de sementes podem servir para adequar manejos, para racionalização do uso de herbicidas (Voll et al., 1997a). Por exemplo, as emergências de espécies daninhas em pré-semeadura de uma cultura podem ser eliminadas pelas práticas de manejo, reduzindo as infestações e a sobrevivência da espécie (Voll et al., 1997b). Já a distribuição das sementes no perfil do solo é importante para determinar a intensidade de emergência na fase de desenvolvimento da cultura (Voll et al., 1997b) ou para simular práticas agrícolas (Cousens & Moss, 1990; Gonzalez-Andujar, 1997).

Este trabalho teve por objetivo apresentar modelos do comportamento dinâmico do banco de sementes de plantas daninhas. São apresentados modelos de único e múltiplos estádios de desenvolvimento para produção de sementes e modelos da distribuição das sementes no perfil do solo.

## **DINÂMICA POPULACIONAL DE PLANTAS DANINHAS**

A dinâmica populacional de plantas daninhas é resultado da influência de fatores

intrínsecos (interações intra-específicas) e extrínsecos (interações interespecíficas, fatores de gerenciamento e controle e clima) e dos ganhos/perdas (fluxos) de sementes em uma dada área através da imigração/emigração (Carmona, 1992; Cousens & Mortimer, 1995; Lorenzi, 2000). Logo, qualquer tentativa para entender o processo de variação populacional deverá considerar os estádios de desenvolvimento da planta em relação aos eventos ambientais (Cousens & Mortimer, 1995).

A seqüência de estádios de desenvolvimento na vida de uma população de plantas daninhas pode ser denominada *ciclo* ou *tabela de vida* (Cousens & Mortimer, 1995; Sakai, 2001). Exemplificando, o ciclo de vida da população de plantas daninhas anuais começa com a germinação no solo, seguida por crescimento vegetativo, floração, produção de sementes, disseminação de sementes, sobrevivência ou mortalidade de sementes no solo e germinação no ciclo seguinte (Sakai, 2001).

Características do ciclo de vida de uma planta individual ou espécie podem determinar sua habilidade competitiva, entre as quais se incluem: tamanho da semente, tamanho da plântula, tempo de emergência e tamanho da planta. Todas essas características influenciam ou refletem a habilidade de uma planta individual em capturar recursos (Park et al., 2003). Assim, a divisão do ciclo de vida da planta em um número pequeno de períodos de desenvolvimento (Figuras 1 e 6) possibilita avaliar os fluxos em cada estádio, investigar os fatores que causam alterações no ciclo e indicar os estádios influenciados pelo processo populacional intrínseco e pelo conjunto de eventos ambientais extrínsecos, como a indução à mortalidade por meio do controle humano.

A biologia da espécie, bem como o nível de detalhamento desejado, determina a maneira de considerar o ciclo de vida da planta. Todavia, a divisão de um processo de desenvolvimento contínuo em estádios discretos no tempo é de difícil concepção; inevitavelmente haverá certo grau de arbitrariedade, considerando a incerteza associada à transição de estádios. Por exemplo, as perdas de sementes podem ocorrer entre a maturação e a entrada no solo. Em geral, considera-se que a semente entra na “fase da semente” quando é capaz de sobreviver independente da planta progenitora;

já a “fase da planta” se dá após esta ter sido recrutada do banco de sementes no ponto em que uma plântula é observada na superfície do solo (Cousens & Mortimer, 1995).

A evolução intrínseca da população pode ser descrita, basicamente, em duas situações distintas: (i) quando não há competição intra-específica; e (ii) quando o nível populacional está alto tal que as plantas passam a competir por recursos vitais. O crescimento populacional é função da densidade de plantas daninhas, o qual em geral é linear em (i) e não-linear em (ii) (Cousens & Mortimer, 1995; Edelstein-Keshet, 1988; Sakai, 2001).

### MODELOS DINÂMICOS DO BANCO DE SEMENTES

#### Modelos de único estágio para a produção de sementes

Modelos que consideram somente a densidade da população (plantas ou sementes) em intervalos de uma geração individual a cada ciclo, descrevendo simplesmente mudanças de densidade, são denominados *modelos de único estágio*.

A densidade de plântulas de daninhas pode ser descrita por:

$$Y_t = gX_t \tag{1}$$

em que  $Y$  é o número de plântulas por área;  $X_t$ , o número de sementes por área;  $t$ , o ciclo de vida; e  $g$ , a taxa de germinação.

A taxa de crescimento populacional será independente da densidade se os indivíduos na população estiverem amplamente espaçados, não havendo interferência intra-específica. Então, sob baixa densidade de plantas, a produção de sementes por área pode ser expressa por:

$$X_{t+1} = RX_t \tag{2}$$

em que  $R$  é a taxa de crescimento em baixa densidade (Cousens & Mortimer, 1995). Assim, como  $X_0$  é a densidade inicial de sementes, a expressão:

$$X_t = R^t X_0 \tag{3}$$

descreve a trajetória da densidade de sementes, a qual é dada pela solução de (2).



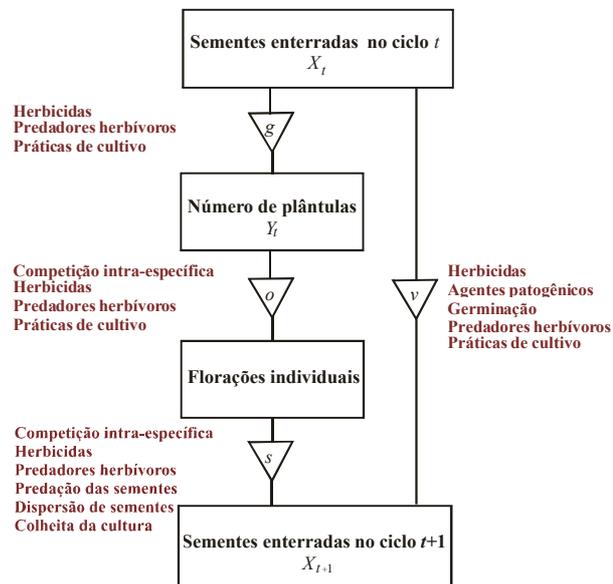
A Figura 1 representa um fluxograma simplificado do ciclo de vida de espécies daninhas anuais, relacionado às principais causas de perdas de plantas e de redução de produção de sementes, dentre as quais se destacam as taxas de germinação ( $g$ ), a floração ( $o$ ) e a produtividade em número de sementes produzidas por planta ( $s$ ) e de sementes viáveis ( $v$ ) no solo no ciclo seguinte (Cousens & Mortimer, 1995; Sakai, 2001).

Dessa forma, considerando  $g$ ,  $o$ ,  $s$  e  $v$  constantes, a densidade de sementes existentes no ciclo  $t+1$  é determinada pela densidade de sementes do ciclo anterior  $t$  (Sakai, 2001) e pode ser descrita por:

$$X_{t+1} = gosX_t + (1 - g)vX_t \tag{4}$$

sendo  $X_t$  o número de sementes enterradas no ciclo  $t$ . Note que, neste caso,  $R = gos + (1 - g)v$ .

Com exceção da produtividade de sementes ( $s$ ), as taxas são probabilidades e encontram-se entre 0 (zero) e 1 (um). O segundo termo de (4) representa as gerações sobrepostas e, quando não persistirem sementes viáveis no



**Figura 1** - Representação da dinâmica do banco de sementes de espécies daninhas anuais. As letras nos triângulos indicam as taxas de germinação ( $g$ ), floração ou estabelecimento e sobrevivência à maturidade ( $o$ ), sobrevivência no banco de sementes ( $v$ ) e produtividade ( $s$ ). As principais causas de perdas de plantas e de redução de produção de sementes são indicadas ao lado dos triângulos.

solo de um ciclo ao seguinte, tem-se  $v = 0$ . Entretanto, a taxa de crescimento da população, a população em pleno vigor vegetativo, a população em floração e o número de sementes produzidas são dependentes da densidade, isto é, são *funções da densidade* de plântulas de daninhas. Já a taxa de sucesso de germinação é independente da densidade. Assim,  $o$  e  $s$  em (4) não são constantes, mas *funções* da densidade de plântulas de daninhas (Cousens & Mortimer, 1995; Sakai, 2001). Então:

$$X_{t+1} = F(Y_t), t = 1, 2, \dots \quad (5)$$

é um modelo para a densidade de sementes produzidas expresso como *função* da densidade de plântulas de daninhas (Sakai, 2001);  $F: \mathfrak{R} \rightarrow \mathfrak{R}$  é alguma função não-linear da densidade populacional; e  $t$ , como já definido. A relação entre o número de sementes por área  $X_t$  e  $X_{t+1}$  também pode ser expressa por um sistema dinâmico discreto unidimensional, com a densidade de sementes no solo sendo a variável de estado:

$$X_{t+1} = F(g X_t), t = 1, 2, \dots \quad (6)$$

Para populações em que a produção de sementes se aproxima assintoticamente de um limite superior com o aumento de  $X_t$ , (6) pode ter a forma:

$$X_{t+1} = \phi X_t \quad (7)$$

na qual  $\phi$  é a taxa de crescimento populacional, que pode ser definida como:

$$\phi(t) = \frac{R}{(1 + dX_t)^b} \quad (8)$$

sendo  $d$  a taxa do declínio de  $\phi$  com o aumento da densidade e  $b$  a taxa que reflete a intensidade do efeito da densidade de plantas daninhas na produção de sementes, ou seja, descreve a forma da trajetória populacional. O modelo (7) com  $\phi$  dado por (8) foi proposto por Hassell (1975). Nesse caso, a dinâmica populacional em função da densidade de plantas daninhas pode ser dada fazendo  $R = sg$  e  $d = ag$ , sendo  $a$  um parâmetro que relaciona a mortalidade de plantas com a dependência da densidade (Gonzalez-Andujar, 1996).

A solução de equilíbrio  $X_e$  para (7), com  $\phi$  dado por (8), é dada no ponto em que  $X_{t+1} = X_t$  e, neste caso, é

$$X_e = \frac{R^{\frac{1}{b}} - 1}{b} \quad (9)$$

Como a dinâmica populacional de uma espécie pode ser afetada por níveis populacionais de outras espécies, pode-se estender o modelo proposto por Hassell (1975). Para representar duas espécies daninhas, por exemplo, a taxa de crescimento populacional é modificada para:

$$\begin{aligned} \phi_1(t) &= \frac{R_1}{[1 + d_1(X_{1,t} + \beta_1 X_{2,t})]^{b_1}} \\ \phi_2(t) &= \frac{R_2}{[1 + d_2(X_{2,t} + \beta_2 X_{1,t})]^{b_2}} \end{aligned} \quad (10)$$

em que os subscritos referem-se às espécies 1 e 2,  $\beta_1$  é um parâmetro relacionado à espécie 1 e  $\beta_2$ , à espécie 2 (Cousens & Mortimer, 1995).

Agora, se uma das espécies é uma planta daninha e a outra é a cultura, semeadas em uma mesma densidade a cada ciclo, a taxa de crescimento populacional pode ser dada por:

$$\phi_c(t) = \frac{R}{[1 + d(X_t + \alpha X_c)]^b} \quad (11)$$

em que  $X_c$  é a densidade da cultura e  $\alpha$  um parâmetro relacionado à cultura (Cousens &

Mortimer, 1995). Assim, sendo  $K = \frac{R}{(1 + \alpha X_c d)^b}$

e  $M = \frac{d}{(1 + \alpha X_c d)}$  constantes, tem-se:

$$\phi(t) = \frac{K}{(1 + MX_t)^b} \quad (12)$$

Estendendo (11) para uma comunidade de multiespécies de plantas daninhas competindo com a cultura, a taxa de crescimento populacional para a espécie  $i$  será:

$$\phi_i(t) = \frac{R_i}{[1 + d_i(\sum X_j \beta_{ij} + \alpha X_c)]^b} \quad (13)$$

na qual  $\Sigma$  se refere ao somatório dos efeitos das densidades de todas as espécies daninhas de interesse, incluindo os efeitos intra-específicos, e  $\beta$  é um parâmetro relacionado às plantas daninhas (Cousens & Mortimer, 1995).



Devido à variabilidade usualmente encontrada na coleta de dados sobre uma seqüência de ciclos, os valores de  $d$  e  $b$  são usualmente tomados a partir da densidade de plantas, em vez de observações diretas de  $X_{t+1}$  e  $X_t$  sobre as diversas gerações no campo (Cousens & Mortimer, 1995).

### O uso de herbicidas em modelos de único estágio

Um fator pode ser introduzido no modelo dinâmico de populações de plantas daninhas para representar a mortalidade e/ou os efeitos letais de um herbicida sobre a produção de sementes. Por exemplo, seja  $h$  a taxa de plantas mortas por um herbicida, o que implica que a proporção  $(1 - h)$  sobreviverá à aplicação do herbicida. Dessa forma, o modelo (2) é modificado para:

$$X_{t+1} = R(1 - h)X_t \quad (14)$$

Nesse caso, o nível de mortes denotado ( $h'$ ) que manteria a população em equilíbrio é dado por:

$$h' = 1 - \frac{1}{R}. \quad (15)$$

Portanto, dada uma densidade baixa de plantas daninhas e conhecendo  $R$ , pode-se calcular o desempenho mínimo requerido de um herbicida (Cousens & Mortimer, 1995). Por exemplo, se a densidade aumentar por um fator de  $R = 10$ , então 90% das plantas necessitam ser controladas. Isso, naturalmente, supõe que a reprodução das plantas que sobrevivem ao herbicida não será afetada.

Analogamente, o efeito de um herbicida pode ser introduzido no modelo (7) com  $\phi$  dado por (8). Nesse caso, considera-se que o número dos indivíduos, no extremo de uma geração, seja reduzido por  $h$  ( $h$  inclui implicitamente a mortalidade de plantas e os efeitos subletais na produção de semente). Nessas condições, a taxa de crescimento populacional é modificada para:

$$\phi(t) = \frac{(1-h)R}{(1+dX_t)^b} \quad (16)$$

com solução de equilíbrio:

$$X_e = \frac{[(1-h)R]^{\frac{1}{b}} - 1}{d} \quad (17)$$



Nesse caso, o controle requerido para estabilizar a população depende da densidade desta no período de aplicação do herbicida (Cousens & Mortimer, 1995), ou seja:

$$h' = 1 - \frac{(1+dX_t)^b}{R} \quad (18)$$

Em particular, para  $b = 1$ , o modelo (7) com  $\phi$  dado por (16) produz, para diferentes níveis de controle por herbicida, uma série de mapas de gerações com  $X_t$  decrescendo com acréscimos de  $h$  (Cousens & Mortimer, 1995).

Para modelos de único estágio, os efeitos causados por aplicações de herbicidas podem ser incorporados de várias maneiras (Cousens & Mortimer, 1995). Com a variação de  $h$ , questões podem ser levantadas sobre as implicações do uso em longo prazo de herbicidas. O método particular selecionado deve refletir a maneira em que a eficiência do herbicida está sendo avaliada nos experimentos.

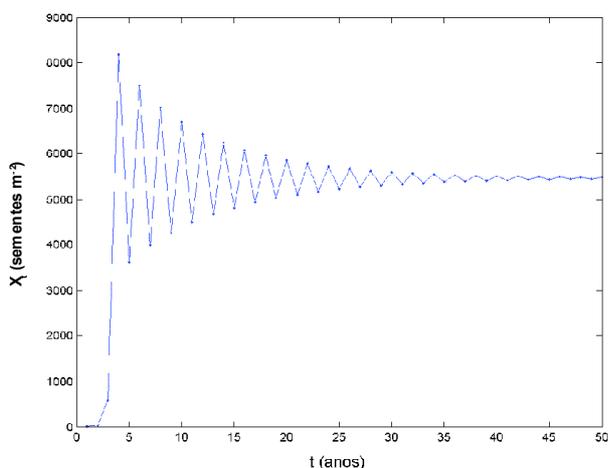
### Exemplo de simulação

Para ilustrar o comportamento da população de plantas daninhas, considera-se o modelo (7) com a taxa de crescimento populacional dada por (8) e por (16), com  $R = sg$  e  $d = ag$ , como já definidos. Os parâmetros  $s$ ,  $a$  e  $b$  foram retirados de Bazzaz et al. (1992), que ajustaram o modelo clássico de Hassel (1975) para examinar a sobrevivência e produtividade da espécie daninha anual *Abutilon theophrasti*, com  $s = 248$ ,  $a = 0,004$ ,  $b = 2,77$ . Assim, considerando  $X_0 = 1$  e que o comportamento dinâmico da população depende da taxa de germinação de sementes e de uma densidade limiar de 4.000 plântulas  $m^{-2}$  quando a produtividade de sementes é nula (Gonzalez-Andujar, 1996), tem-se: (a) convergência da solução para uma densidade estável quando  $0 \leq g \leq 0,13$  (Figura 2); (b) comportamento periódico da solução quando  $0,14 \leq g \leq 0,39$  (Figura 3); e (c) a população se extingue quando  $0,4 \leq g \leq 1,0$  (Figura 4).

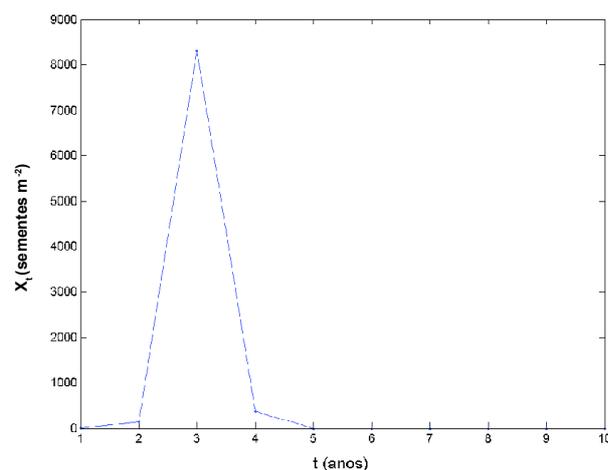
Agora, considerando a existência de controle da taxa de mortalidade  $h$  e  $0,4 \leq g \leq 1,0$ , somente ocorrerá extinção da população de plantas daninhas com 100% de controle ( $h = 1$ ). Entretanto, o controle médio da população atingido nas condições de campo pode ser de 90% ( $h = 0,90$ ); desse modo, a população não

é erradicada, apesar do alto nível de controle atingido (Figura 5).

O exemplo simulado para *Abutilon theophrasti* fornece uma provável explicação para a persistência de populações de plantas daninhas no campo apesar do alto nível de controle efetuado e de a taxa de germinação estar dentro do intervalo de extinção da população (Gonzalez-Andujar, 1996), o que demonstra a necessidade de se conhecer o comportamento



**Figura 2** - Dinâmica simulada de (7) com  $\phi$  dado por (8), densidade limiar de 4.000 plântulas  $m^2$  quando a taxa de produtividade  $s$  é nula,  $R = 24,8$ ,  $d = 0,004$  e a população de sementes converge para uma densidade estável por oscilações amortecidas.

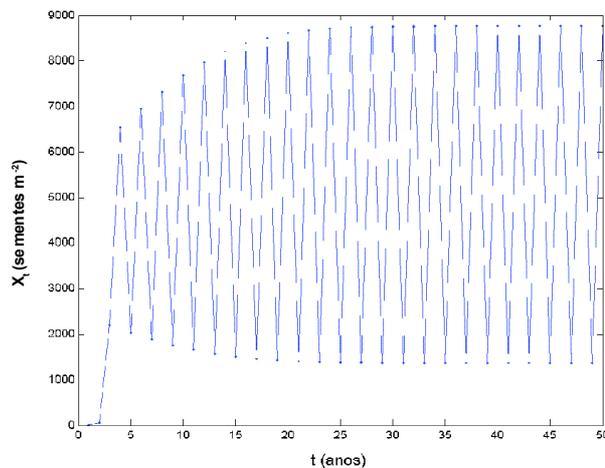


**Figura 4** - Dinâmica simulada de (7) com  $\phi$  dado por (8), densidade limiar de 4.000 plântulas  $m^2$  quando a taxa de produtividade  $s$  é nula,  $R = 12,4$ ,  $d = 0,002$  e a população é extinta.

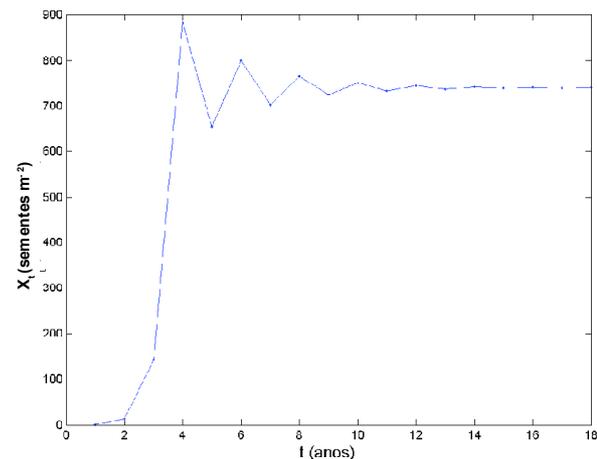
dinâmico de populações de plantas daninhas para que estas possam ser controladas eficientemente.

### Modelos de múltiplos estádios para produção de sementes

Modelos que dividem o ciclo de vida da espécie em um número de estádios discretos e considera ganhos e perdas de um estádio para



**Figura 3** - Dinâmica simulada de (7) com  $\phi$  dado por (8), densidade limiar de 4.000 plântulas  $m^2$  quando a taxa de produtividade  $s$  é nula,  $R = 49,2$ ,  $d = 0,008$  e a população apresenta comportamento periódico.



**Figura 5** - Dinâmica simulada de (7) com  $\phi$  dado por (16), densidade limiar de 4.000 plântulas  $m^2$  quando a taxa de produtividade  $s$  é nula,  $(1-h)R = 12,4$ ,  $d = 0,002$  e, apesar do alto nível de controle efetuado e  $g \in [0,4; 1,0]$ , a população de sementes é reduzida sem ser extinta.

outro dentro do mesmo ciclo são denominados *modelos de múltiplos estádios*, os quais são separados em duas categorias:

1. *Modelos modulares para populações de plantas daninhas que se desenvolvem em sincronismo*: todas as plantas emergem aproximadamente ao mesmo tempo e alcançam cada estágio de desenvolvimento em conjunto.

2. *Modelos matriciais para populações de plantas daninhas que não se desenvolvem em sincronismo*: diferentes estádios e tamanhos de plantas que coexistem.

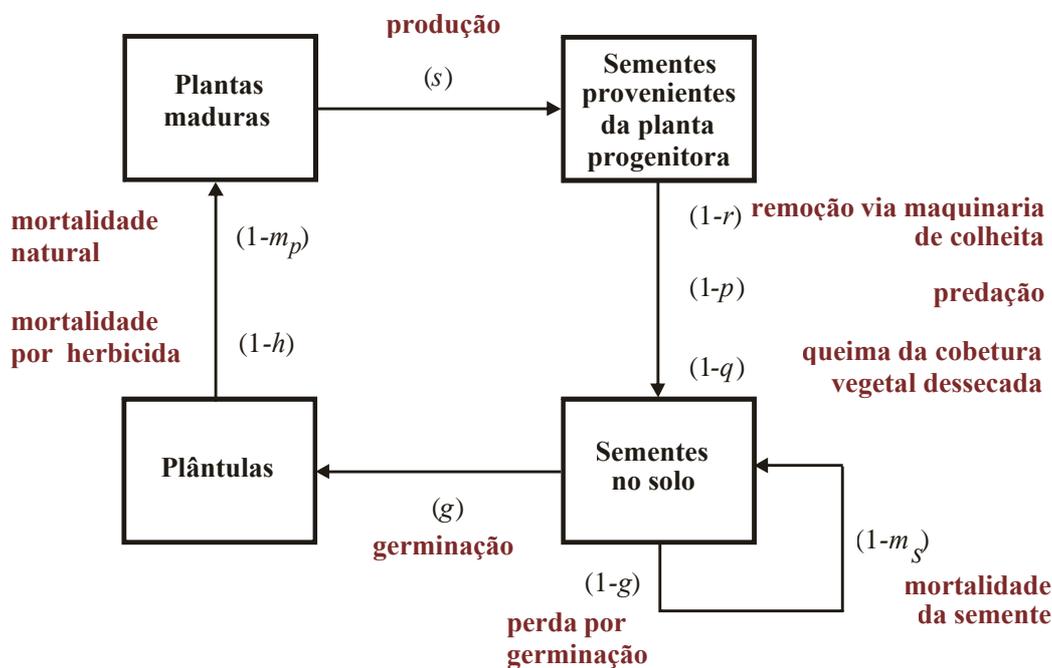
### Modelos modulares de múltiplos estádios

Um exemplo de representação modular de um ciclo de vida para plantas daninhas em baixa densidade é ilustrado na Figura 6, na qual os vários fluxos foram colocados ao lado das setas que conduzem de um estágio de desenvolvimento ao seguinte (Cousens & Mortimer, 1995). Neste exemplo, as principais causas identificadas de mortalidade de plantas são herbicidas, com taxa de mortalidade  $h$ , e os efeitos combinados de outros fatores

extrínsecos, denotados  $m_p$ . Como cada planta produz  $s$  sementes, a mortalidade destas no período entre a produção e a entrada no banco de sementes no solo é, por hipótese, causada pela remoção provocada pela maquinaria de colheita, denotada  $r$ ; da predação e outros agentes naturais, denotada  $p$ ; e da queima da cobertura vegetal dessecada, denotada  $q$ . Perdas de sementes já contidas no solo resultam da germinação, denotada  $g$ , e da mortalidade combinada devido à deterioração por fungos, idade e predação, denotada  $m_s$ . Com exceção da produtividade de sementes  $s$ , todos os fluxos são probabilidades e encontram-se entre 0 (zero) e 1 (um).

Simulações podem ser feitas iniciando-se com um número dado de indivíduos em qualquer estágio particular de desenvolvimento e multiplicando, por sua vez, por cada um dos fluxos na seqüência do fluxograma. Por exemplo, começando com  $X_0$  sementes no banco, após uma única geração haverá:

$$X_1 = gX_0(1-h)(1-m_p)s(1-r)(1-p)(1-q) + X_0(1-g-m_s) \tag{19}$$



**Figura 6** - Ilustração do ciclo de vida de uma planta daninha anual. As probabilidades (fluxos) de uma fase à seguinte são mostradas nos parênteses. As letras referem-se à germinação ( $g$ ), mortalidade induzida por herbicida ( $h$ ), mortalidade natural da planta ( $m_p$ ), produtividade de semente ( $s$ ), remoção provocada pela maquinaria da colheita ( $r$ ), predação ( $p$ ), queima da cobertura vegetal dessecada ( $q$ ) e mortalidade da semente ( $m_s$ ).



sementes remanescentes, em que  $0 < (1 - g - m_s) < 1$ . Em geral, tem-se:

$$X_{t+1} = gX_t(1-h)(1-m_p)s(1-r)(1-p)(1-q) + X_t(1-g-m_s) \quad (20)$$

Desde que os termos no modelo exponencial discreto (20) são produtos simples de  $X_t$ , a taxa de crescimento  $X_{t+1}/X_t$  é constante. Neste caso, a taxa de crescimento em baixa densidade é dada por:

$$R = g(1-h)(1-m_p)s(1-r)(1-p)(1-q) + (1-g-m_s) \quad (21)$$

Diversas abordagens podem ser consideradas para a construção de modelos modulares de múltiplos estádios; (20) apenas fornece uma idéia de modelagem.

### Modelos matriciais de múltiplos estádios

A suposição de uma população composta por indivíduos similares certamente não é válida para plantas bienais, perenes ou para plantas anuais que possuem ciclos repetidos de produção de sementes e de germinação dentro de uma mesma estação de cultivo. Nesses casos, um simples fluxograma como o da Figura 6 não é adequado para representar essas espécies, e modelos matriciais são necessários (Cousens & Mortimer, 1995).

Para concepção desse modelo, primeiramente é necessário descrever a população por variáveis de estado, como: sementes, várias idades de plantas ou estádios de desenvolvimento (tubérculos, plantas imaturas e plantas reprodutivas) (Cousens & Mortimer, 1995). Assim, cada estágio de desenvolvimento (ou cada classe de densidade) pode ser representado pelo vetor de estado, denotado  $Z_t$ :

$$Z_t = (Z_{t,1}Z_{t,2}Z_{t,3}Z_{t,4}Z_{t,5})^T \quad (22)$$

com cinco variáveis de estado.

As várias probabilidades de sobrevivência e reprodução para cada variável de estado podem ser sumarizadas em uma matriz de 'projeção' ou 'transição', nas quais as colunas representam o estado corrente e as linhas, as probabilidades de sobrevivência no mesmo estado, levando uma planta a outro estágio de desenvolvimento ou a reproduzir dentro do intervalo de tempo. Nesse contexto, uma matriz

para a população de plantas daninhas pode ser representada por:

$$T = \begin{pmatrix} P_s & 0 & 0 & s & 0 \\ S_{pl} & P_{pl} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & pl_i & P_{pi} & 0 & r_i \\ 0 & 0 & pi_m & P_{pm} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & r_m & P_{rd} \end{pmatrix} \quad (23)$$

em que  $P_s$  é a probabilidade de uma semente sobreviver como semente (permanecer viável);  $s$ , a proporção de sementes produzidas por uma planta madura;  $S_{pl}$ , a proporção de sementes que se tornam plântulas;  $P_{pl}$ , a probabilidade de plântulas sobreviverem como plântulas;  $pl_i$ , a proporção de plântulas sobreviverem e tornarem plantas imaturas;  $P_{pi}$ , a probabilidade de plantas imaturas remanescentes permanecerem como plantas imaturas;  $r_i$ , a proporção de brotações da raiz (rizoma) produzirem plantas imaturas;  $pi_m$ , a proporção de plantas imaturas sobreviverem e tornarem plantas maduras;  $P_{pm}$ , a probabilidade de plantas maduras sobreviverem como plantas maduras;  $r_m$ , o número de brotações da raiz produzido por uma planta madura; e  $P_{rd}$ , a probabilidade de brotações da raiz sobreviverem como brotos dormentes.

Para a matriz  $T$ , o vetor de estado correspondente é da forma:

$$Z_t = \begin{pmatrix} Z_{t,s} \\ Z_{t,pl} \\ Z_{t,pm} \\ Z_{t,p_m} \\ Z_{t,rd} \end{pmatrix} = (Z_{t,s} Z_{t,pl} Z_{t,pm} Z_{t,p_m} Z_{t,rd})^T \quad (24)$$

no qual  $Z_{t,i}$  é a densidade no tempo  $t$  do estado  $i$ , com  $i = s, pl, pm, p_m, rd$  representando sementes, plântulas, plantas imaturas tornando-se maduras, plantas maduras e brotações da raiz produzindo plantas imaturas, respectivamente.

A multiplicação da matriz  $T$  das probabilidades e reproduções pelo vetor de estado  $Z_t$  no início do intervalo de tempo  $t$ , fornece um vetor para o estado no tempo  $t+1$ , isto é:

$$Z_{t+1} = TZ_t \quad (25)$$

Repetindo essa multiplicação para diversos intervalos de tempo, partindo de uma densidade inicial  $Z_0$ , na geração  $t$  tem-se:

$$Z_t = T^t Z_0 \quad (26)$$

em que  $T$  é a chamada matriz de transição de estado. Esta expressão é similar em estrutura à equação exponencial (3) e, uma vez que os valores na matriz não dependem da densidade, a dinâmica da população será exponencial.

Não foi considerado o tempo de duração do ciclo  $t$  entre as multiplicações sucessivas. Para populações de plantas perenes, este pode ser um ciclo de um ano. Entretanto, para gerações sobrepostas de plantas anuais ou perenes herbáceas, espera-se que as probabilidades e reproduções mudem significativamente durante um ano (Cousens & Mortimer, 1995). Então, é possível produzir e aplicar matrizes de transição de estado para diferentes partes do ano.

Também é possível introduzir os efeitos dos herbicidas nos modelos matriciais de múltiplos estádios, por exemplo: se um herbicida matar uma proporção  $k$  de plântulas, a probabilidade  $P_{sl}$  pode ser substituída por  $(1 - k)P_{sl}$  e  $(1 - k)_p$  na matriz  $T$  (23). Pode haver diferentes matrizes para diferentes cenários de gerenciamento de culturas.

### Modelo matricial da distribuição vertical do banco de sementes no solo

As sementes se movem no solo devido a atividades humanas, predadores e fatores abióticos (Lorenzi, 2000). Os sistemas de cultivo são os principais responsáveis pela distribuição vertical de sementes (Gonzalez-Andujar, 1997; Lacerda, 2003), que varia de acordo com o tipo, a velocidade e a profundidade de trabalho do implemento agrícola utilizado, além da textura e umidade do solo (Carmona, 1992). Por exemplo, em solos não movimentados a concentração de sementes é maior nas primeiras camadas; já em solos movimentados a distribuição das sementes é uniforme entre as diferentes camadas (Rodrigues et al., 2000). Em geral, sementes colocadas em maiores profundidades abaixo da superfície do solo conservam melhor a sua capacidade de germinar (Freitas, 1990). Assim, as maiores taxas de emergência

ocorrem em profundidades menores de enterramento (Rodrigues et al., 2000).

Gonzalez-Andujar (1997) apresenta um modelo para a distribuição de sementes no perfil do solo da forma:

$$D_{t+1} = L D_t \quad t=1,2,K \quad (27)$$

no qual  $D_t$  é o vetor da distribuição da idade no tempo  $t$ :

$$D_t = (D_1 D_2 K D_n)^T \quad (28)$$

com  $D_i$  representando o número de sementes na  $i$ -ésima classe de idade ( $i = 1, \dots, n$ ) no tempo  $t$ ; e  $L$ , a matriz de Leslie (1945) adaptada para as características do banco de sementes:

$$L = \begin{pmatrix} f_1 & f_2 & f_3 & \dots & f_{n-1} & f_n \\ s_1 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & s_2 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \dots & s_{n-1} & 0 \end{pmatrix} \quad (29)$$

sendo  $f_i$ ,  $i = 1, \dots, n$ , a fração média de sementes produzidas a partir de uma simples semente pertencente à  $i$ -ésima classe de idade e  $s_i$  o número de sementes na  $i$ -ésima classe de idade que pode sobreviver e se mover para a  $(i+1)$ -ésima classe de idade. Deve-se ressaltar que  $s_i$  é composto pela mortalidade, denotada  $m$ , e germinação  $g$  de sementes, ou seja:

$$s_i = 1 - (m_i + g_i) \quad (30)$$

conseqüentemente,  $0 < s_i \leq 1$  para  $i = 1, \dots, n-1$  e  $f_i \geq 0$  para  $i = 1, \dots, n$ .

Portanto, conhecendo-se o vetor inicial  $D_0$  da distribuição da idade e a matriz de Leslie  $L$ , a distribuição da idade da semente em qualquer tempo  $t$  pode ser determinada por:

$$D_t = L^t D_0 \quad t=1,2,K \quad (31)$$

Para grandes valores de  $t$ , tem-se:

$$D_t = cv\lambda^t \quad (32)$$

na qual  $\lambda$  é o autovalor dominante (é o maior dos valores de  $\lambda_i$ ) de  $L$ ,  $v$  é o autovetor correspondente com elementos positivos e  $c$  é uma constante.



Uma extensão do modelo matricial de Leslie pode ser feita construindo uma matriz  $n \times p$ ,  $p$  para incorporar a profundidade das sementes além da distribuição por idade  $D_i$ :

$$D_t = \begin{pmatrix} D_{11} & D_{12} & \cdots & D_{1p} \\ D_{21} & D_{22} & \cdots & D_{2p} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ D_{n1} & D_{n2} & \cdots & D_{np} \end{pmatrix} \quad (33)$$

sendo o termo geral  $D_{ij}$  o número das sementes da classe de idade  $i$  na profundidade  $j$ .

É importante ressaltar que o modelo matricial da distribuição vertical das sementes no solo apresentado por Gonzalez-Andujar (1997) descreve apenas os efeitos de regulação populacional em baixa densidade e, conseqüentemente, apresenta crescimento exponencial não realístico da população. No entanto, esse modelo fornece uma idéia de como a matriz de Leslie, adaptada para as características do banco de sementes, pode ser introduzida em modelos dinâmicos de comunidades de plantas daninhas.

## DISCUSSÃO

Em geral, os efeitos negativos de plantas daninhas em culturas agrícolas decorrem tanto do aumento da sua densidade quanto da duração da sua interferência. Dessa forma, o conhecimento da dinâmica do banco de sementes é fundamental para a predição da densidade de plantas daninhas e, por conseqüência, para a definição de práticas de manejo apropriadas que venham a reduzir as perdas de rendimento associadas.

Os modelos dinâmicos para o banco de sementes apresentados consideram as características de cada etapa do ciclo de vida de uma planta individual ou espécie. Essas características podem determinar, por exemplo, a habilidade competitiva da espécie em capturar recursos.

A utilização do modelo (2) via introdução de um parâmetro para a proporção de plantas daninhas mortas por um herbicida, como visto em (14), pode ser uma ferramenta de análise do desempenho de um herbicida de acordo com o mínimo exigido pelo Ministério da Agricultura, o que é de suma importância

para o registro do produto. Também é possível simular qual seria o comportamento dinâmico de uma população através do modelo (7) com a introdução de uma medida de controle como apresentado em (16), para possibilitar comparações frente à dinâmica populacional intrínseca expressa por (8) e, por conseguinte, planejar e adequar estratégias de manejo. O modelo (27) pode ser utilizado, por exemplo, para simular práticas agrícolas ou para descrever as posições verticais de sementes no solo e, conseqüentemente, prever a capacidade germinativa da semente em função da sua profundidade no solo.

Sistemas de produção agrícola mais eficientes são indispensáveis para o desenvolvimento sustentável, e estes já começam a incorporar o uso de tecnologias de controle e informática avançadas. Nesse contexto, modelos matemáticos são ferramentas úteis para entender, prever, simular os impactos causados pela interferência das plantas daninhas em certa cultura e auxiliar o gerenciamento e controle localizado de infestantes.

## AGRADECIMENTOS

Ao CNPq, pela bolsa de estudo; e à CAPES, pelo auxílio financeiro.

## LITERATURA CITADA

- BAZZAZ, F. A. et al. CO<sub>2</sub> enrichment and dependence of reproduction on density in an annual plant and a simulation of its population dynamics. **J. Ecol.**, v. 80, n. 4, p. 643-651, 1992.
- BUHLER, D. D.; HARTZLER, R. G.; FORCELLA, F. Implications of weed seedbank dynamics to weed management. **Weed Sci.**, v. 45, n. 3, p. 329-336, 1997.
- CARMONA, R. Problemática e manejo de bancos de sementes de invasoras em solos agrícolas. **Planta Daninha**, v. 10, n.1-2, p. 5-16, 1992.
- CARMONA, R. Banco de sementes e estabelecimento de plantas daninhas em agroecossistemas. **Planta Daninha**, v. 13, n. 1, p. 3-9, 1995.
- COUSENS, R.; MORTIMER, M. **Dynamics of weed populations**. Cambridge: Cambridge University Press, 1995. 332 p.
- COUSENS, R.; MOSS, S. R. A model of the effects of cultivation on the vertical distribution of weed seeds within the soil. **Weed Res.**, v. 30, n. 1, p. 61-70, 1990.



- DOYLE, C. J. A review of the use of models of weed control in integrated crop protection. **Agric. Ecosyst. Environ.**, v. 64, n. 2, p. 165-172, 1997.
- EDELSTEIN-KESHET, L. Applications of nonlinear difference equations to population biology. In: EDELSTEIN-KESHET, L. **Mathematical models in biology**. New York: Random House, 1988. p. 72-111.
- FREITAS, R. R. **Dinâmica do banco de sementes em uma comunidade de plantas daninhas com aspectos da germinação e dormência de sementes de capim-marmelada (*Brachiaria plantaginea* (Link) Hitch.)**. 1990. 118 f. Dissertação (Mestrado em Ecofisiologia de Plantas Cultivadas) – Escola Superior de Agricultura de Lavras, Lavras, 1990.
- GONZALEZ-ANDUJAR, J. L. High control measures cannot produce extinction in weed populations. **Ecol. Mod.**, v. 91, n. 1-3, p. 293-294, 1996.
- GONZALEZ-ANDUJAR, J. L. A matrix model for the population dynamics and vertical distribution of weed seedbanks. **Ecol. Mod.**, v. 97, n. 1-2, p. 117-120, 1997.
- HASSELL, M. P. Density dependence in single-species populations. **J. An. Ecol.**, v. 44, n. 1, p. 283-295, 1975.
- LACERDA, A. L. S. **Fluxos de emergência e banco de sementes de plantas daninhas em sistemas de semeadura direta e convencional e curvas dose-resposta ao glyphosate**. 2003. 141 f. Tese (Doutorado em Fitotecnia) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Piracicaba, 2003.
- LESLIE, P. H. On the use of matrices in certain population mathematics. **Biometrika**, v. 33, n. 3, p. 183-212, 1945.
- LORENZI, H. **Plantas daninhas do Brasil: terrestres aquáticas, parasitas e tóxicas**. 3.ed. Nova Odessa: Instituto Plantarum, 2000. 608 p.
- PARK, S. E.; BENJAMIN, L. R.; WATKINSON, A. R. The theory and application of plant competition models: an agronomic perspective. **Ann. Bot.**, v. 92, n. 6, p. 741-748, 2003.
- RODRIGUES, B. N. et al. Emergência do capim-marmelada em duas regiões do Estado do Paraná. **Pesq. Agropec. Bras.**, v. 35, n. 12, p. 2363-2373, 2000.
- SAKAI, K. **Nonlinear dynamics and chaos in agricultural systems**. Amsterdam: Elsevier, 2001. 204 p.
- SHIRATSUCHI, L. S.; MOLIN, J. P.; CHRISTOFFOLETI, P. J. Mapeamento da distribuição espacial da infestação de *Panicum maximum* durante a colheita da cultura de milho. **Planta Daninha**, v. 22, n. 2, p. 269-274, 2004.
- VOLL, E.; GAZZIERO, D. L. P.; KARAM, D. Dinâmica de populações de *Brachiaria plantaginea* (Link) Hitch. sob manejos de solo e de herbicidas. 2. Emergência. **Pesq. Agropec. Bras.**, v. 31, n. 1, p. 27-35, 1996.
- VOLL, E.; KARAM, D.; GAZZIERO, D. L. P. Dinâmica de populações de capim-colchão (*Digitaria horizontalis* Willd.) sob manejos de solo e de herbicidas. **Pesq. Agropec. Bras.**, v. 32, n. 4, p. 373-378, 1997a.
- VOLL, E.; KARAM, D.; GAZZIERO, D. L. P. Dinâmica de populações de trapoeraba (*Commelina benghalensis* L.) sob manejos de solo e de herbicidas. **Pesq. Agropec. Bras.**, v. 32, n. 6, p. 571-578, 1997b.
- WU, J. J. Optimal weed control under static and dynamic decision rules. **Agric. Econ.**, v. 25, n. 1, p. 119-130, 2001.

