



Universidade Estadual de Maringá
Centro de Ciências Exatas
Departamento de Física
Programa de Pós-Graduação em Física

Tese de Doutorado

**Aplicações de Simulações Estocásticas para
Modelar o Jogo RPS com Mobilidade
Direcionada e o Antagonismo de Fungos**



Doutorando: Marcio Anicete dos Santos

Orientador: Prof. Dr. Breno F. de Oliveira

Maringá, 27 de agosto de 2021



Universidade Estadual de Maringá
Centro de Ciências Exatas
Departamento de Física
Programa de Pós-Graduação em Física

Tese de Doutorado

Aplicações de Simulações Estocásticas para Modelar o Jogo RPS com Mobilidade Direcionada e o Antagonismo de Fungos

Tese de Doutorado apresentado ao Departamento de Física da Universidade Estadual de Maringá, sob orientação do professor Dr. Breno Ferraz de Oliveira, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Física

Doutorando: Marcio Anicete dos Santos

Orientador: Prof. Dr. Breno F. de Oliveira

Maringá, 27 de agosto de 2021

MARCIO ANICETE DOS SANTOS

**APLICAÇÕES DE SIMULAÇÕES ESTOCÁSTICAS PARA MODELAR O
JOGO RPS COM MOBILIDADE DIRECIONADA E O ANTAGONISMO DE
FUNGOS**

Tese apresentada à Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para a obtenção do título de doutor.

Aprovado em: Maringá, 27 de agosto de 2021.

BANCA EXAMINADORA



Prof. Dr. Breno Ferraz de Oliveira
Universidade Estadual de Maringá – UEM

Prof. Dr. Marcelo Freitas de Andrade
Universidade Federal de Santa Catarina – UFSC/Araranguá



Prof. Dr. Miguel Jorge Bernabé Ferreira
Universidade Federal do Paraná – UFPR/Jandaia dos Sul



Prof. Dr. Guilherme Maia Santos
Universidade Estadual de Maringá – UEM



Prof. Dr. Rodolfo Teixeira de Souza
Universidade Tecnológica Federal do Paraná – UTFPR/Apucarana

Dados Internacionais de Catalogação-na-Publicação (CIP)
(Biblioteca Central - UEM, Maringá - PR, Brasil)

S237a

Santos, Marcio Anicete dos

Aplicações de simulações estocásticas para modelar o jogo RPS com mobilidade direcionada e o antagonismo de fungos / Marcio Anicete dos Santos. -- Maringá, PR, 2021.

102 f.: il. color., figs., tabs.

Orientador: Prof. Dr. Breno Ferraz de Oliveira.

Tese (Doutorado) - Universidade Estadual de Maringá, Centro de Ciências Exatas, Departamento de Física, Programa de Pós-Graduação em Física, 2021.

1. Fungos - Dinâmica de populações. 2. Mobilidade direcionada. 3. Simulações estocásticas. 4. Antagonismo de fungos. 5. Modelo do jogo RPS. I. Oliveira, Breno Ferraz de , orient. II. Universidade Estadual de Maringá. Centro de Ciências Exatas. Departamento de Física. Programa de Pós-Graduação em Física. III. Título.

CDD 23.ed. 530

Sumário

Agradecimentos	iii
Resumo	iv
Abstract	v
Introdução	1
1 Dinâmica de Populações	5
1.1 O Modelo de Lotka-Volterra	6
1.2 O Modelo de May-Leonard	12
1.2.1 As Equações de May-Leonard com Difusão	24
1.3 O Modelo do Jogo <i>RPS</i> com Mobilidade Padrão	27
1.4 Fungos	31
1.4.1 <i>Fusarium oxysporum</i>	32
1.4.2 <i>Trichoderma sp</i>	32
2 Ferramentas Matemáticas Utilizadas	34
2.1 Transformada de Fourier	34
2.1.1 Transformada de Fourier Discreta (<i>TFD</i>)	35
2.1.2 Aplicação da <i>TFD</i>	37
2.2 Função de Correlação	43
2.2.1 Autocorrelação Temporal	44
2.2.2 Autocorrelação Espacial	45

3	O Modelo do Jogo <i>RPS</i> Estocástico com Mobilidade	48
3.1	O Modelo do Jogo <i>RPS</i> Estocástico com Mobilidade Direcionada	51
3.2	Resultados	54
3.2.1	Formação de Padrão	54
3.2.2	Comportamento Temporal	56
3.2.3	Comportamento Espacial	59
3.3	Mobilidade Versus Coexistência	62
4	Modelagem do Antagonismo e Controle de Fungos	65
4.1	Atividade <i>In Vitro</i> de Antagonismo do <i>Trichoderma atroviride</i>	66
4.2	Modelagem Usando Simulações Estocásticas	67
4.3	Resultados	70
4.4	Real Versus Simulação	77
5	Conclusões e Perspectivas	82
	Artigos Deste Trabalho	85
	Referências Bibliográficas	86

Agradecimentos

Meu sincero agradecimento ao professor Dr. Breno Ferraz de Oliveira pela orientação e pela confiança depositada em meu trabalho;

Agradeço ao professor Dr. Luiz Fernando Cótica e aos professores que ajudaram na minha formação diretamente e indiretamente;

Agradeço aos colaboradores que ajudaram nos dados da minha Tese;

Agradeço à todos os funcionários do DFI e PFI, que estão ligados de alguma forma a minha formação, ou seja, que ajudam a “máquina” funcionar e um agradecimento em especial à funcionária Mônica dos Santos Mucio Loiola por me ajudar no período do doutorado;

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001. Agradeço a CNPq pelo apoio financeiro;

Agradeço pelo meu filho Marcio Anicete dos Santos Filho, que veio ao mundo no período do meu doutorado, trazendo força e alegria para continuar minha caminhada;

E por último, mas não menos importante, gostaria de agradecer à minha esposa, familiares e amigos pelo apoio contínuo na minha vida.

Resumo

Este trabalho refere-se à simulações estocásticas de dois tipos de sistemas. O primeiro trata-se do conhecido modelo do Jogo Pedra-Papel-Tesoura, usando um sistema com três espécies distintas, no qual as quantidades de indivíduos mudam com o tempo na presença de mobilidade, reprodução e predação. A novidade deste estudo é a modificação da regra da mobilidade, neste caso, mobilidade Direcionada, que pode ser usada como uma simulação do movimento do predador que vê ou sente o cheiro de suas presas e se move em direção a elas, ou seja, as espécies movem seguindo a direção associada ao grande número de densidade de presas próximas à sua vizinhança. Este estudo mostra como a mobilidade Direcionada pode contribuir para afetar a diversidade. As simulações do segundo tipo de sistema, são referentes às investigações de sistemas que contém uma ou duas espécies de fungos, o *Fusarium oxysporum* e o *Trichoderma sp.* Essas espécies estão relacionadas com diversas culturas economicamente importantes em todo o mundo, por isso, há um grande interesse em estudá-las. As densidades das espécies de fungos estudadas mudam com o tempo na presença de interações, tais como, reprodução, interação que inibe o crescimento de uma espécie na presença da outra, o efeito *overgrow* e a consequência do efeito de borda na placa de Petri. Realizamos simulações estocásticas desses sistemas, com um ou dois microrganismos, por meios de observações do crescimento das espécies de fungos, modelamos o crescimento individual e o antagonismo dessas espécies.

Palavras chave: Dinâmica de Populações, Simulações Estocásticas, Mobilidade Direcionada e Antagonismo de Fungos.

Abstract

This work refers to stochastic simulations of two types of systems. The first is the well-known model of the rock-paper-scissors game, a system with three distinct species, in which the quantities of individuals change over time in the presence of mobility, reproduction, and predation. The novelty of this study is the modification of the mobility rule, in this case, Directed mobility, which can be used as a simulation of the predator's movement, which sees or smells its prey and moves towards it, that is, the species moves following the direction associated with large number of prey density close to its neighborhood. This study shows how targeted Directed mobility can contribute to affect diversity. The simulations of the second type of system, refer to investigations of systems that contain one or two species of fungi, the *Fusarium oxysporum* and the *Trichoderma sp.* These species are related to several economically important cultures around the world, so there is a great interest in studying them. The densities of the fungal species studied change over time in the presence of interactions such as reproduction, the interaction that inhibits the growth of one species in the presence of the other, the overgrow effect, and the consequence of the edge effect on the Petri dish. We perform stochastic simulations of these systems, with one or two microorganisms, by means of observations of the growth of fungal species, we model the individual growth and antagonism of these species.

Keywords: Population Dynamics, Stochastic Simulations, Directed Mobility and Fungal Antagonism.

Introdução

Este trabalho foi dividido em duas partes, sendo que, em ambas as partes, foram realizadas simulações estocásticas de dinâmica de populações com as programações desenvolvidas em linguagem *C*. Na primeira parte aplicamos as simulações ao modelo do jogo pedra-papel-tesoura (*RPS*)¹ com mobilidade Direcionada, uma vez que esse tipo de mobilidade pode afetar a diversidade do sistema. Na segunda parte deste trabalho fizemos simulações estocásticas do crescimento de fungos, individualmente e em antagonismo, do *Fusarium oxysporum* e do *Trichoderma sp*, com o objetivo de modelar esse sistema.

Existem diversos meios para estudar sistemas complexos, alguns desses meios são as simulações estocásticas, que se tornaram uma ferramenta muito importante e bastante útil para indagar um comportamento coletivo na natureza [1]. Essa investigação é embasada numa série de regras simples que são qualificadas aleatoriamente e, em específico, pretendem modelar e entender a biodiversidade na natureza [2,3], pois um dos objetivos da ecologia é identificar mecanismos que mantenham a biodiversidade [4].

Para relacionar a variedade e instabilidade da vida na natureza é usada a biodiversidade, que é considerada um fenômeno complexo para descrever as suas características. Porém, com o intuito de descrevê-la e com estudo de modelos resumidos, usa-se instrumentos e/ou regras específicas [5]. Para o estudo da dinâmica na vida da natureza, em particular com dominância cíclica de espécies, pode ser modelado pelo jogo *RPS* [3,6–11].

O modelo do jogo *RPS* é um modelo clássico não hierárquico que envolve três elementos em que há uma interação cíclica, e já foi utilizado para demonstrar em alguns sistemas naturais [2–4]. Este modelo é amplamente aplicado para descrever sistemas biológicos compostos por três espécies que competem ciclicamente e não hierárquicas, como as cepas

¹A sigla *RPS* é uma abreviação em inglês de *Rock-Paper-Scissors*.

Escherichia coli [4].

Na primeira parte do trabalho usamos o modelo do Jogo *RPS* com simulações de redes estocásticas do tipo May-Leonard [5]. Trabalhamos com rede quadrada $N \times N$, com três interações, predação, reprodução e mobilidade Direcionada [12], sendo que a mobilidade Direcionada muda a forma como a dispersão na rede pode afetar ou promover a coexistência das espécies, ou seja, a biodiversidade. Nesses sistemas tri-tróficos, modelados pelo jogo *RPS*, a coexistência é alcançada apenas se todas as espécies persistirem.

No estudo da dinâmica de populações, com objetivo de descrever características da biodiversidade de um sistema, temos o fato de que a mobilidade afeta a coexistência de espécie. Como é apontado por vários autores [3, 8, 9, 11, 13–16], a mobilidade pode contribuir para a extinção de algumas espécies em um sistema de várias espécies que interagem ciclicamente. Em particular, no trabalho de Szolnoki e colaboradores [16] reviram vários aspectos da dinâmica cíclica em jogos evolucionários, incluindo formação de padrão e o impacto da mobilidade que motiva o estudo foco deste trabalho.

A mobilidade desempenha um papel crucial para promover ou destruir as coexistências das espécies em um jogo pedra-papel-tesoura [3]. O movimento dos predadores pode ser motivado pela distribuição geográfica das presas, principalmente para a dispersão direcionada dos indivíduos sobre as redes. Por exemplo, em alguns trabalhos [17–19], os autores estudaram partículas movendo-se na direção média das partículas em suas vizinhanças. Além disso, o indivíduo pode mover-se seguindo o fluido em que as espécies são dispersadas [20, 21].

Em alguns trabalhos recentes [6, 7, 22, 23], foram estudadas a dinâmica, geometria e propriedades topográficas de rede sobre a mobilidade, reprodução, predação e interações competitivas, assumindo uma mobilidade padrão. Neste trabalho, o foco é a mobilidade Direcionada que modifica a dinâmica do sistema.

O objetivo de modificar a dinâmica desses sistemas, com um particular foco no impacto da coexistência de espécies, teve como motivação deixar a mobilidade mais realista, introduzindo uma característica extra [12]. A mobilidade Direcionada pode simular os olhos (como se os predadores pudessem espreitar suas presas) e o nariz (de modo que os

predadores pudessem farejar seus alvos), fazendo com que os predadores se movam na maior densidade de presas na sua vizinhança, ou seja, a introdução de Tactismo (Taxia) que é uma resposta comportamental inata de um organismo ou célula em resposta a um estímulo direcional. São movimentos de deslocamento, orientados em relação a um excitante, que permite aos indivíduos caminharem em uma direção específica definida por um estímulo externo ou interno [24], no caso deste trabalho, um estímulo local. Essa resposta comportamental é uma característica variável das espécies, por exemplo, rotíferos² são sensíveis ao risco para predação, e movem-se de forma que difundem menos em densidades mais altas [26–28]. Aqui, pretende-se permitir que os indivíduos escolham a direção para se mover, com base na distribuição espacial dos alvos de predação na vizinhança.

Na segunda parte do trabalho, a fim de investigarmos e descrevermos as características e performance do comportamento de microrganismos, que tem grande importância econômica em muitas culturas do mundo, fizemos modelos resumidos desse comportamento, pois, a vida na natureza é um fenômeno muito complexo. Por exemplo, em referências [5, 12, 29–33], os autores estudaram modelos resumidos com o intuito de descrever a dinâmica da vida na natureza, de modo que a biodiversidade seja preservada.

Caracterizamos os comportamentos dos fungos, o *Fusarium oxysporum* e o *Trichoderma sp*, tanto no crescimento individual como no teste de antagonismo in vitro, que é a competição entre os dois fungos na placa de Petri, identificando as interações existentes, o que possibilitaram as modelagens desses sistemas.

O *Fusarium oxysporum* (*F*) é um gênero cosmopolita de fungos filamentosos de ascomiceto (*Sordariomycetes: Hypocreales: Nectriaceae*). Esse gênero é um patógeno que está presente no solo, causador de doenças vasculares do tipo murcha em mais de 100 culturas economicamente importantes em todo o mundo, além disso, este fungo fitopatogênico está entre os 10 primeiros patógenos de planta fúngica [34, 35].

Trichoderma sp (*T*) é um fungo *filamentoso-ascomiciado* que é encontrado no solo e outros substratos. Este gênero tem uma alta capacidade oportunista e adaptabilidade a várias condições ecológicas [36], portanto as cepas de *Trichoderma* têm a capacidade de

²Os Rotífera ou rotíferos animais invertebrais microscópicos e aquáticos. [25]

antagonizar, parasitar e/ou matar outros fungos como patógenos vegetais [37].

O teste de antagonismo é uma técnica importante amplamente utilizada em laboratórios para avaliar as interações entre espécies de fungos. No entanto, dependendo das espécies de fungos ou das condições de controle de cultivo, como qualidade do substrato, temperatura, umidade e, em alguns casos, até o fotoperíodo, o processo de análise pode levar vários dias. A motivação aqui é fazer uma simulação para acelerar os resultados e quantificar alguns aspectos dinâmicos do comportamento antagônico.

Para uma melhor compreensão na investigação a seguir, na primeira parte do trabalho, consideramos o sistema descrito com três espécies distintas, A , B e C . Na outra parte, consideramos a simulação do sistema descrita por duas espécies distintas, T e F . As espécies representam os fungos *Trichoderma sp* e *Fusarium oxysporum*, respectivamente.

No capítulo 1, descrevemos os modelos da dinâmica de populações e descrevemos sobre os fungos utilizados para modelar nossas simulações. O capítulo 2 discute as ferramentas utilizadas que quantificam os estudos do modelo do jogo *RPS*, a transformada de Fourier e a função de Correlação. O capítulo 3 apresenta a base da primeira parte do trabalho, na qual, foi possível expor como as regras estocásticas são implementadas em nosso sistema espacial definido em uma rede. Introduzimos as modificações associadas à mobilidade Direcionada, e também lidamos com o tempo da evolução do sistema, descrevemos como são reproduzidas as espirais padrões e da mobilidade Direcionada, o comportamento temporal e espacial. Investigamos também o impacto da mobilidade Direcionada em espécies coexistentes, ou seja, discutiremos a biodiversidade. No capítulo 4, discute a segunda parte do trabalho, descreve como as regras estocásticas são implementadas em nosso sistema espacial, como foram modelados o controle e o antagonismo dos fungos. Mostramos os resultados da evolução no tempo do crescimento dos fungos, por meio dos experimentos e das simulações, e discutimos como mapeamos as interações. Por fim, nas conclusões faremos as discussões pertinentes.

Capítulo 1

Dinâmica de Populações

Neste capítulo, apresentaremos alguns modelos e suas interpretações da dinâmica de populações. Estes modelos são: Lotka-Volterra, May-Leonard e do Jogo *RPS*. Por fim, faremos uma breve descrição dos fungos, *Fusarium oxysporum* e *Trichoderma sp*, que utilizamos para modelar a dinâmica do controle e do antagonismo entre eles e as suas influências nas culturas economicamente importantes no mundo.

A dinâmica de populações refere-se às variações, tanto no tempo quanto no espaço, das densidades e tamanhos de populações. Para modelarmos essa dinâmica, é importante compreender o que acontece nos ecossistemas em equilíbrio, para isso, temos que compreender como o número de indivíduos varia com os fatores de natalidade, mortalidade, migrações, resistência ambiental, etc. Uma das primeiras modelagens matemáticas para a formulação da dinâmica de populações foi registrada por volta dos séculos XVIII e XIX. O economista britânico Thomas Robert Malthus (1766-1834), em 1798, publicou a obra *An Essay on the principle of population* [38], na qual descrevia que a variação do crescimento de uma população era proporcional à mesma em cada instante, ou seja, dizia que a população crescia em um aumento exponencial com o tempo, isto é, $dN(t)/dt$ é proporcional a $N(t)$, na qual $N(t)$ é o número de indivíduos em função do tempo [39]. Mas esse modelo não previa uma implicação para limitação do crescimento populacional.

E assim vieram outros modelos, como o de Pierre Verhulst, que descrevia a dinâmica de populações isoladas, que não interagiam, mas competiam pela sobrevivência. A competição é uma interação de indivíduos sejam eles de mesma espécie ou de espécies diferentes,

animal ou vegetal. A competição favorece um processo de seleção, que no seu auge, normalmente, há uma preservação dos seres mais bem adaptados e extinção de espécies com baixo poder de adaptação ao ambiente. Em algumas situações, o ambiente com espécies interagentes pode atingir um equilíbrio, estacionário ou dinâmico, no qual essas espécies podem coexistir [40].

Neste trabalho implementamos simulações de redes estocásticas. O processo de simulações estocástico é um método que utiliza sequências de números aleatórios em um ambiente computacional, desenvolvendo amostras de variáveis aleatórias para obter um resultado, no nosso caso, simulações de dinâmica de populações.

Os nossos sistemas são compostos por uma, duas ou três espécies. Para uma ou duas espécies o sistema é uma rede circular contendo N sítios simulando a placa de Petri. Para o sistema de três espécies usamos uma estrutura quadrada contendo N sítios, com condições de contorno periódicas. Sendo assim, nesta seção, iniciamos definindo o modelo matemático de interações predador-presa de duas espécies, o modelo de Lotka-Volterra, o que é um importante passo para a compreensão de interações mais complexas, como nossos estudos. A seguir, descrevemos o modelo matemático de May-Leonard que trata sobre a interação de três espécies de forma cíclica e posteriormente descrevemos o modelo estocástico do Jogo *RPS*. Utilizando esses modelos foi possível fazermos adaptações e interpretações para os nossos modelos de simulações estocásticas.

1.1 O Modelo de Lotka-Volterra

O modelo de Lotka-Volterra é o mais famoso que refere-se a interação entre duas espécies [39]. Em 1925 o matemático Alfred J. Lotka (1880-1949) e em 1926 o matemático Vito Volterra (1860-1940) propuseram, individualmente, um modelo para a interação entre espécies, sendo que Lotka desenvolveu um modelo para descrever as reações químicas, cujas as concentrações dos elementos químicos oscilavam da mesma forma que ocorrem com populações em competição [41]. O modelo de equações diferenciais de Volterra tencionava expor o percebido aumento da população de peixe predador e, portanto, a diminuição do peixe presa no Mar Adriático, sendo que houve uma interrupção da atividade pesqueira no

período da Primeira Guerra Mundial [42]. Esses modelos, mais tarde, foram nominados como modelo de Lotka-Volterra.

No ecossistema há várias espécies presentes formando uma rede de interação muito complexa, o que dificulta a sua modelação. O Modelo de Lotka-Volterra não descreve, no caso geral, as complexas relações observadas na natureza. No entanto, o estudo de modelos simples de duas espécies interagindo é utilizado para descrever a dinâmica de sistema do tipo predador-presa e é um passo importante para a compreensão de fenômenos mais intrincados.

Considerando as populações do modelo predador-presa, a densidade da presa é denotada por $x(t)$, a densidade do predador por $y(t)$, para um instante t qualquer, a relação matemática do modelo predador-presa pode ser colocada da seguinte forma:

$$\frac{dx}{dt} = x(a - \alpha y), \quad (1.1)$$

$$\frac{dy}{dt} = y(-b + \beta x), \quad (1.2)$$

temos como parâmetros as constantes a, b, α e β que controlam as populações do sistema predador-presa.

Assumimos que a constante a é a taxa de crescimento da população de presas. Na ausência de predadores, as presas crescem exponencialmente $dx/dt = ax(t)$. A constante b é a taxa de mortalidade da população de predadores devido à interação intraespecífica, o que ocorre com indivíduos da mesma espécie. A constante α é a taxa de decréscimo da população de presas, fazendo com que a densidade de presas decresça linearmente como uma função da densidade de predadores $y(t)$. E, por fim, a constante β é a taxa de crescimento de predadores devido à predação, sendo uma função de $x(t)$.

Para entender a respeito da estabilidade da dinâmica do sistema presa-predador, analisamos o sistema em equilíbrio, consideramos as soluções das equações (1.1) e (1.2) que fornecem dois pontos críticos. Quando esse sistema está em equilíbrio a sua variação é

nula, ou seja,

$$\frac{dx}{dt} = 0 \text{ e } \frac{dy}{dt} = 0. \quad (1.3)$$

As soluções das equações desses pontos de equilíbrio são $P_0(0, 0)$ e $P_1(\frac{b}{\beta}, \frac{a}{\alpha})$. Analisaremos a dinâmica na vizinhança de cada ponto, o que viabilizará tirar informações qualitativas a respeito do sistema predador-presa no espaço de fase. O caminho percorrido no espaço de fases pela solução, será denominada trajetória.

A dinâmica do sistema em torno do $P_0(0, 0)$, é dominada pelos termos lineares. Nesse limite a influência das partes não lineares nas equações (1.1) e (1.3) podem ser desprezadas [40]. Pelo processo de linearização, então, calculamos a matriz jacobiana J . O jacobiano de uma função é a matriz formada pelas suas derivadas parciais em torno do ponto de equilíbrio:

$$(J)_{ij} = \frac{\partial f_i}{\partial x_j}. \quad (1.4)$$

Para a equação do Lotka-Volterra, temos:

$$J(\dot{x}, \dot{y}) = \begin{pmatrix} \left. \frac{\partial \dot{x}}{\partial x} \right|_{P_0} & \left. \frac{\partial \dot{x}}{\partial y} \right|_{P_0} \\ \left. \frac{\partial \dot{y}}{\partial x} \right|_{P_0} & \left. \frac{\partial \dot{y}}{\partial y} \right|_{P_0} \end{pmatrix}. \quad (1.5)$$

O sistema linear correspondente fica:

$$\begin{pmatrix} dx/dt \\ dy/dt \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a & 0 \\ 0 & -b \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}. \quad (1.6)$$

Calculando seus autovalores por $\det(J - \lambda I) = 0$,

$$\det \left[\begin{pmatrix} a & 0 \\ 0 & -b \end{pmatrix} - \lambda \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{pmatrix} \right] = 0, \quad (1.7)$$

obtemos os autovalores $\lambda_1 = a$ e $\lambda_2 = -b$.

As soluções gerais desse sistema linear de duas equações diferenciais podem ser escritas

como

$$x(t) = c_1 e^{at} \text{ e } y(t) = c_2 e^{-bt}. \quad (1.8)$$

Observa-se que esse sistema linear apresenta autovalores reais com sinais opostos, de modo que a origem é um ponto de equilíbrio é denominado ponto de sela, pois no espaço de fase tridimensional as trajetória lembram a forma de uma sela de cavalo, desse modo temos um ponto de equilíbrio instável. Quando a densidade de presa $x(t)$ se afasta da origem $y(t) = 0$ a exponencial $x(t) = e^{at}$ cresce. Para uma aproximação da origem $x(t) = 0$ então a densidade de predadores $y(t) = e^{-bt}$ decresce exponencialmente.

Para analisar a dinâmica em torno do ponto $P_1(\frac{b}{\beta}, \frac{a}{\alpha})$, primeiramente devemos linearizar o sistema de equações (1.1) e (1.2) no ponto P_1 . Para tal propósito vamos encontrar a matriz jacobiana.

$$J(\dot{x}, \dot{y}) = \begin{pmatrix} 0 & -\alpha\left(\frac{b}{\beta}\right) \\ \beta\left(\frac{a}{\alpha}\right) & 0 \end{pmatrix}. \quad (1.9)$$

De forma análoga ao cálculo dos autovalores do ponto P_0 , usamos $\det(J - \lambda I) = 0$, obtemos os autovalores que valem $\lambda_1 = \sqrt{abi}$ e $\lambda_2 = -\sqrt{abi}$, e têm como característica dois autovalores imaginários conjugados.

Esse resultado nos informa que o ponto P_1 é um ponto de centro, ou seja, as trajetórias são elipses centradas no ponto de equilíbrio e, assim sendo, um ponto de equilíbrio estável. O comportamento (estabilidade) não pode ser determinado pelo processo de linearização [40]. Uma opção é obter as trajetórias percorridas no espaço de fase de maneira analítica, se a equação $\frac{dx}{dy}$ for integrável [39], essa relação pode ser escrita como:

$$\frac{dx}{dy} = \frac{x(a - \alpha y)}{y(-b + \beta x)}, \quad (1.10)$$

Observe que a equação (1.10) é separável e sua integral de $P(x(0), y(0))$ a $P(x(t), y(t))$

fica:

$$\int_{x(0)}^{x(t)} \frac{(-b + \beta x)}{x} dx = \int_{y(0)}^{y(t)} \frac{(a - \alpha y)}{y} dy, \quad (1.11)$$

a solução dessa integral terá a seguinte forma:

$$b \ln(x) - \beta x + a \ln(y) - \alpha y = C, \quad (1.12)$$

na qual C é uma constante.

Para cada valor da constante C temos uma trajetória fechada que circula em torno do ponto $P_1(b/\beta, a/\alpha)$, conforme Figura 1.1. Na qual, escolhemos os valores de $a = 1,0$, $\alpha = 0,5$, $b = 0,75$ e $\beta = 0,5$ e as condições iniciais $P_0(1,0;0,5)$, $P_0(2,0;1,0)$ e $P_0(1,0;2,0)$.

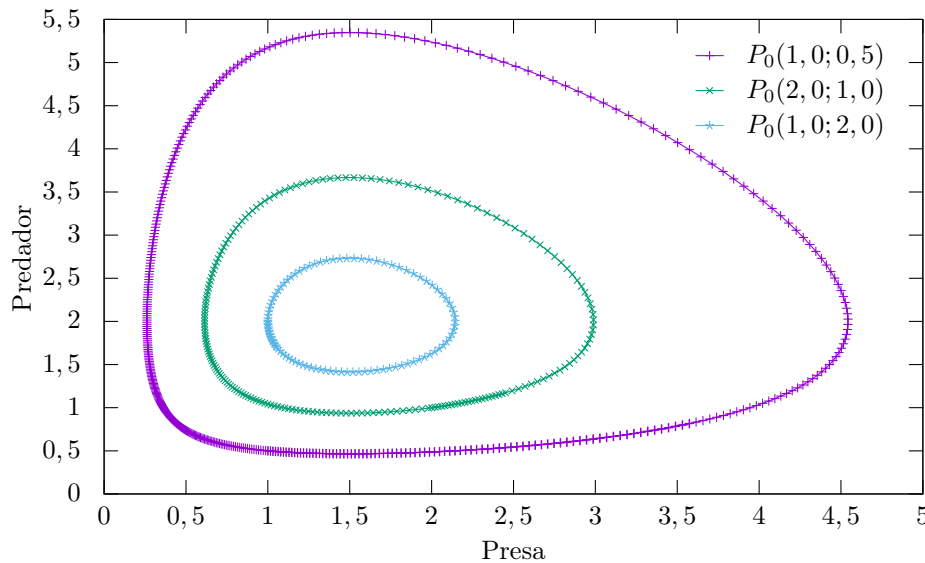


Figura 1.1: Variações cíclicas das densidades de espécies. Usando $a = 1,0$, $\alpha = 0,5$, $b = 0,75$ e $\beta = 0,5$ e as condições iniciais $P_0(1,0;0,5)$, $P_0(2,0;1,0)$ e $P_0(1,0;2,0)$.

Com base na Figura 1.1 é possível observar que as quantidades de presa e predador variam ciclicamente. No gráfico de presa e predador em função do tempo as espécies variam periodicamente, conforme mostra a Figura 1.2, os valores das constantes são os mesmos usados na Figura 1.1 e a condição inicial é $P_0(1,0;0,5)$.

As amplitudes e as frequências desse comportamento cíclico são determinadas pelos parâmetros a, b, α e β . A Figura 1.2 mostra como variam as densidades das populações

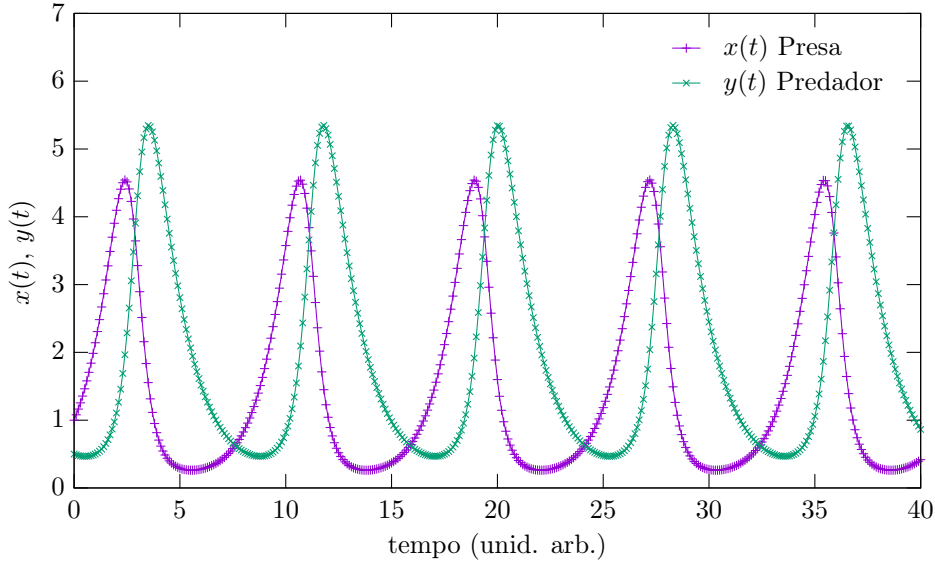


Figura 1.2: Variações das densidades de presas e de predadores. Usando $a = 1,0$, $\alpha = 0,5$, $b = 0,75$ e $\beta = 0,5$ e a condição inicial $P_0(1,0;0,5)$, formando uma interação cíclica.

de presa $x(t)$ e de predadores $y(t)$, em função do tempo t .

Se analisarmos a partir do ponto inicial temos que a densidade de presas cresce, devido à disponibilidade de alimento, a densidade de predadores também cresce. Com o aumento da predação, o número de presas diminui, enquanto os predadores atingem o auge, em seguida, devido à falta de alimento, a densidade de predadores começa a diminuir. Por fim, o processo se repete, e o sistema oscila indeterminadamente.

Tanto a Figura 1.1 como a 1.2 mostram como oscilam as espécies do modelo Lotka-Volterra, independente dos parâmetros a, b, α e β e das condições iniciais.

É possível encontrar na literatura o modelo de Lotka-Volterra adaptado para várias situações. De modo geral, podemos escrever as equações desse modelo para n espécies, obtendo uma equação da seguinte forma:

$$\dot{x}_i(t) = x_i \left(r_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} x_j \right) \quad i = 1, 2, \dots, n, \quad (1.13)$$

na qual x_i simboliza a densidade da i -ésima espécie, r_i é a taxa de crescimento, a_{ij} indica o efeito da j -ésima espécie sobre a i -ésima, se caso for positivo aumenta o crescimento e negativo coíbe o crescimento [43]. Adotando que a influência de cada espécie sobre a taxa de crescimento é linear, é possível modelar todas as interações usando a equação (1.13).

As análises realizadas até aqui eram sobre as equações do Modelo de Lotka-Volterra que previam a interação de duas espécies, ou seja, presa-predador. Agora será realizada a análise da interpretação de outro modelo para o estudo da dinâmica de populações, na qual três espécies interagem de forma cíclica, o Modelo de May-Leonard.

1.2 O Modelo de May-Leonard

Denominado modelo de May-Leonard, o sistema de três espécies concorrentes de forma cíclica, também conhecido como modelo do Jogo de Pedra-Papel-Tesoura (*RPS*), esse modelo integra regras importantes ligadas à dinâmica de redes para competição entre espécies e são destacadas como uma ferramenta útil para a compreensão dos meios que conduzem à biodiversidade [3, 22].

Alguns modelos mais tradicionais que contém três espécies permitem ações básicas, tais como, movimento, reprodução e predação. Porém, outros modelos estão sendo incorporados por algumas generalizações como adições de espécies e interações, conforme propostas na literatura [5–11, 13].

O estudo da dinâmica de populações do modelo de May-Leonard é com competição cíclica entre três espécies concorrentes. O sistema exibe oscilações populacionais não periódicas, que foram analisadas na época por May e Leonard [44], representadas pelas Equações Diferenciais Não-lineares a seguir:

$$\frac{dA}{dt} = A(1 - A - \alpha B - \beta C), \quad (1.14)$$

$$\frac{dB}{dt} = B(1 - \beta A - B - \alpha C), \quad (1.15)$$

$$\frac{dC}{dt} = C(1 - \alpha A - \beta B - C). \quad (1.16)$$

na qual A , B e C são as densidades populacionais do sistema, α é a taxa de reprodução e β é a taxa de predação das espécies. Nessas equações consideram-se que a taxa de predação

e reprodução é a mesmas para todas as espécies, ou seja, ambas espécies concorrentes possuem a mesma hierarquia.

Temos como prováveis soluções de equilíbrio no espaço tridimensional populacional quando os pontos, $P_1(0, 0, 0)$ uma solução trivial; $P_2(1, 0, 0)$ três soluções para uma única espécie; $P_3(1 - \alpha, 1 - \beta, 0)/(1 - \alpha\beta)$ três soluções para duas espécies; $P_4(1, 1, 1)/(1 + \alpha + \beta)$ é o equilíbrio de três espécies. Normalmente é uma rotina algebricamente confusa para obter a estabilidade desses pontos de equilíbrio, que pode ser obtida por meio dos critérios de Routh-Hurwitz [44].

Agora vamos analisar o comportamento da dinâmica do sistema em torno do ponto de equilíbrio. Uma forma é a Linearização do sistema de Equações Diferenciais Não-Lineares, pois o teorema linearização nos diz que o sistema dinâmico em uma região próxima a um ponto de equilíbrio hiperbólico é qualitativamente o mesmo que o comportamento de sua linearização próximo a esse ponto de equilíbrio. A Linearização é baseada na série de Taylor.

Para fazer a análise, representaremos as equações (1.14), (1.15) e (1.16) da seguinte forma:

$$\frac{dA(t)}{dt} = M(A, B, C), \quad (1.17)$$

$$\frac{dB(t)}{dt} = N(A, B, C), \quad (1.18)$$

$$\frac{dC(t)}{dt} = O(A, B, C). \quad (1.19)$$

Faremos a expansão da série de Taylor da equação (1.17) em torno do ponto de equilíbrio $P_0(A_0, B_0, C_0)$ e obtemos a seguinte equação.

$$\frac{dA(t)}{dt} = M(A_0, B_0, C_0) + \frac{\partial M(A_0, B_0, C_0)}{\partial A}(A - A_0) +$$

$$+\frac{\partial M(A_0, B_0, C_0)}{\partial B}(B - B_0) + \frac{\partial M(A_0, B_0, C_0)}{\partial C}(C - C_0) + R_M(A, B, C). \quad (1.20)$$

O termo $R_M(A, B, C)$ é desprezível, desde que (A, B, C) estejam suficientemente próximos de (A_0, B_0, C_0) . O termo $M(A_0, B_0, C_0) = 0$, pois é o ponto de equilíbrio.

Fazendo a mudança de variáveis da equação (1.20), em que $x = A - A_0$, $y = B - B_0$ e $z = C - C_0$, note que a mudança de variáveis permite o estudo próximo da origem, pois $A_0 = 0$ e temos $A \Leftrightarrow x$, assim é suficiente compreender a dinâmica de sistemas lineares em torno da origem.

De forma análoga que expandimos a equação (1.20), trataremos as equações (1.18) e (1.19). Com base nesses cálculos é possível encontrar a Jacobiana por meio da equação (1.21).

$$J = \begin{pmatrix} \frac{\partial M}{\partial A} \Big|_{P_0} & \frac{\partial M}{\partial B} \Big|_{P_0} & \frac{\partial M}{\partial C} \Big|_{P_0} \\ \frac{\partial N}{\partial A} \Big|_{P_0} & \frac{\partial N}{\partial B} \Big|_{P_0} & \frac{\partial N}{\partial C} \Big|_{P_0} \\ \frac{\partial O}{\partial A} \Big|_{P_0} & \frac{\partial O}{\partial B} \Big|_{P_0} & \frac{\partial O}{\partial C} \Big|_{P_0} \end{pmatrix} \quad (1.21)$$

O ponto de equilíbrio $P_0(0, 0, 0)$, e para qualquer ponto de equilíbrio para duas espécies, são instáveis [44]. O interesse é compreender o que acontece nos ecossistemas em equilíbrio, neste caso, é quando as três espécies coexistam, então será analisado o ponto $P_4(1, 1, 1)/(1 + \alpha + \beta)$ o qual representa o equilíbrio das três espécies [43]. Desse modo chegamos aos seguintes valores da matriz:

$$J = \frac{-1}{1 + \alpha + \beta} \times \begin{pmatrix} 1 & \alpha & \beta \\ \beta & 1 & \alpha \\ \alpha & \beta & 1 \end{pmatrix}. \quad (1.22)$$

Para calcular os autovalores, tomamos $\det(J - \lambda I) = 0$,

$$\det \left[\frac{-1}{1 + \alpha + \beta} \times \begin{pmatrix} 1 & \alpha & \beta \\ \beta & 1 & \alpha \\ \alpha & \beta & 1 \end{pmatrix} - \lambda \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 1 \end{pmatrix} \right] = 0. \quad (1.23)$$

Resolvendo o determinante chegamos na seguinte equação:

$$(1 - \lambda)^3 - 3\alpha\beta(1 - \lambda) + \alpha^3 + \beta^3 = 0. \quad (1.24)$$

As soluções da equação (1.24) gera três autovalores, expostos a seguir:

$$\lambda_1 = 1 + \alpha + \beta \quad (1.25)$$

e

$$\lambda_{2,3} = 1 - \frac{(\alpha + \beta)}{2} \pm \mathbf{i} \left(\frac{\sqrt{3}}{2} \right) (\alpha - \beta). \quad (1.26)$$

Se observarmos as soluções dos autovalores complexos, parte real é zero para $\alpha + \beta = 2$.

Caso $\alpha + \beta < 2$ temos a parte real positiva e para $\alpha + \beta > 2$ temos parte real negativa.

Vamos analisar alguns casos.

Caso Especial para $\alpha + \beta = 2$

Considerando os autovalores das equações (1.25) e (1.26), e o caso especial para $\alpha + \beta = 2$, temos uma família interessante de soluções.

Definimos que $N_T(t) = A(t) + B(t) + C(t)$. Considerando que $\alpha + \beta = 2$, derivando $N_T(t)$ em relação ao tempo e substituindo as equações (1.14), (1.15) e (1.16), chegamos na equação a seguir:

$$\frac{dN_T(t)}{dt} = N_T(t) - N_T^2(t), \quad (1.27)$$

A solução geral da (1.27) tem a seguinte forma:

$$N_T(t) = \frac{N_T(0)}{N_T(0) + [1 - N_T(0)]e^{-t}}, \quad (1.28)$$

A solução assintótica é

$$N_T(t \rightarrow \infty) \implies 1. \quad (1.29)$$

Ou seja, a solução assintótica encontra-se no plano $A(t) + B(t) + C(t) = 1$ no espaço tridimensional das populações, como ilustra a Figura 1.3.

As equações (1.14), (1.15) e (1.16) podem ser reescritas na forma abaixo,

$$\frac{dN_i}{dt} = N_i(1 - \sum_{j=1}^3 \alpha_{ij}N_j), \quad (1.30)$$

na qual, $i = 1$ a 3 , ou seja, N_i representa as espécies A , B e C . E $\alpha_{12} = \alpha_{23} = \alpha_{31} = \alpha$ e $\alpha_{21} = \alpha_{32} = \alpha_{13} = \beta$, lembrando que α é a taxa de reprodução e β é a taxa de predação das espécies, respectivamente. E os valores de $\alpha_{11} = \alpha_{22} = \alpha_{33} = 1$.

Sabendo que,

$$\frac{d \ln N_i}{dt} = \frac{1}{N_i} \frac{dN_i}{dt}, \quad (1.31)$$

e substituindo a equação (1.30) na equação (1.31), obtemos:

$$\frac{d \ln N_i}{dt} = 1 - \sum_{j=1}^3 \alpha_{ij}N_j \quad (1.32)$$

Adicionar as três equações desta forma, com $\alpha + \beta = 2$, leva a

$$\frac{d \ln(ABC)}{dt} = 3 - N_T. \quad (1.33)$$

Para analisar a equação (1.33), o produto das três populações no momento t , introduz a função $P(t)$.

$$P(t) = A(t)B(t)C(t). \quad (1.34)$$

Reordenando as equações, obtém

$$\frac{d}{dt}[\ln P(t)] = 3 \frac{d}{dt}[\ln N_T(t)], \quad (1.35)$$

Integrando a equação (1.35),

$$\int_{P(0)}^{P(t)} d[\ln P(t)] = 3 \int_{N_T(0)}^{N_T(t)} d[\ln N_T(t)]. \quad (1.36)$$

Resultando,

$$\frac{P(t)}{P(0)} = \left[\frac{N_T(t)}{N_T(0)} \right]^3. \quad (1.37)$$

Assintoticamente, $P(t)$ tende assim para o valor constante,

$$P(t \rightarrow \infty) \Rightarrow P(0) \left[\frac{N_T(t \rightarrow \infty)}{N_T(0)} \right]^3 \Rightarrow K. \quad (1.38)$$

Isto é, quando $t \rightarrow \infty$ implica que a solução para as equações (1.14), (1.15) e (1.16), encontra-se no hiperboloide $A(t \rightarrow \infty) \times B(t \rightarrow \infty) \times C(t \rightarrow \infty) = K$, no espaço tridimensional da população. Existe uma família unidimensional de tais hiperboloides, dependendo da constante K da equação (1.38), que depende das condições iniciais.

Vamos analisar a equação (1.38) para dois pontos iniciais $P_{01}(1, 0; 0, 8; 0, 2)$ e $P_{02}(0, 01; 0, 04; 0, 05)$, substituindo na equação (1.38) os valores dos pontos e usando a equação (1.29), obtém,

$$P_{01}(t \rightarrow \infty) \Rightarrow 0,16 \times \left[\frac{1}{(2,0)} \right]^3 \Rightarrow 0,02,$$

$$P_{02}(t \rightarrow \infty) \Rightarrow 2 \times 10^{-5} \times \left[\frac{1}{10^{-1}} \right]^3 \Rightarrow 0,02,$$

portanto $K = 0,02$, para o calculo da função $P(t)$ para os pontos P_{01} e P_{02} para $t \rightarrow \infty$.

A Figura 1.3 representa o espaço tridimensional para as espécies $A(t)$, $B(t)$ e $C(t)$, para $\alpha = 0,8$ e $\beta = 1,2$, notando que $\alpha + \beta = 2$. As linhas vermelha e azul indicam a maneira pela qual o sistema tende assimetricamente a este ciclo limite desde o ponto inicial $P_{01}(1, 0, 0, 8, 0, 2)$ e desde o ponto $P_{02}(0, 01, 0, 04, 0, 05)$. Ambos os pontos iniciais

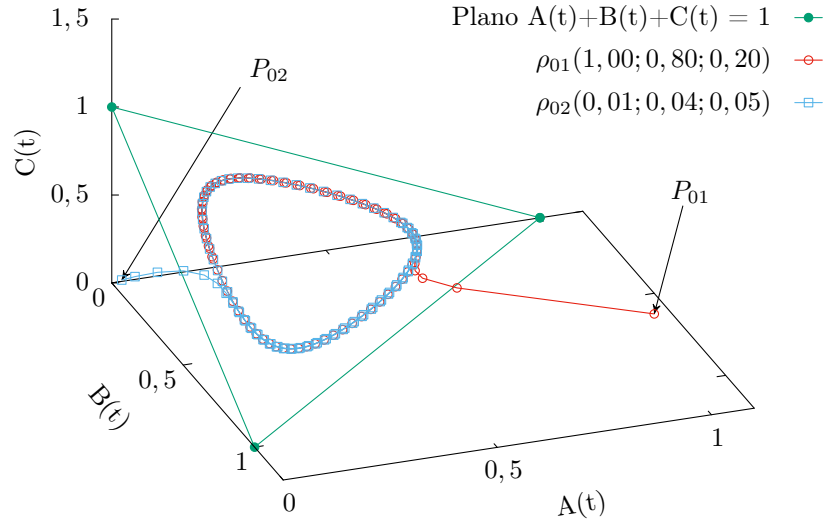


Figura 1.3: ilustra curvas contendo os valores de $\alpha = 0,8$ e $\beta = 1,2$, usando os dois pontos iniciais P_{01} (vermelho) e P_{02} (azul), representa o espaço tridimensional para as espécies $A(t)$, $B(t)$ e $C(t)$. Para ambos os pontos o valor da constante é $K = 0,02$. As linhas em verde ilustram o contorno do plano $A(t) + B(t) + C(t) = 1$.

possuem o mesmo valor de constante $K = 0,02$, então, as curvas que tem ciclos periódicos constituem a mesma família sobreposta. As linhas em verde ilustram o contorno do plano $A(t) + B(t) + C(t) = 1$, esse plano é a intersecção das linhas que ligam os pontos $(1, 0, 0)$, $(0, 1, 0)$ e $(0, 0, 1)$.

Combinando estes resultados, a solução assintótica das equações (1.14), (1.15) e (1.16), para um $\alpha + \beta = 2$, é vista na intersecção do plano acima com o hiperboloide, no espaço tridimensional da população. Assim, qualquer ponto inicial $(A(0), B(0), C(0))$ no espaço populacional tenderá para um ciclo limite periódico. Estes ciclos periódicos constituem uma família unidimensional, especificada pela constante K da equação (1.38).

O Caso geral para $\alpha + \beta > 2$ e $\alpha < 1$

Agora será verificado de forma mais geral as soluções das equações (1.14), (1.15) e (1.16), de modo que $\alpha + \beta > 2$. Usaremos os resultados dos valores $\beta > 1 > \alpha$. Para $\alpha > 1 > \beta$, os resultados são parecidos, claro, com as devidas modificações. Os autovalores complexos da equação (1.26) possuem o termo $(\alpha - \beta)$. Se $\beta > 1 > \alpha$ o termo é negativo e se $\alpha > 1 > \beta$ o termo é positivo. O termo imaginário têm as soluções $\pm i$, independente

do termo ser $(\alpha - \beta) < 0$ ou $(\alpha - \beta) > 0$, sempre haverá solução com parte imaginária negativa e positiva.

Para iniciar a análise é útil definir a quantidade positiva γ ,

$$\gamma = \alpha + \beta - 2. \quad (1.39)$$

Usando a definição de $N_T(t) = A(t) + B(t) + C(t)$ com as equações (1.14), (1.15) e (1.16) obtêm:

$$\frac{dN_T}{dt} = N_T(1 - N_T) + \gamma(AB + BC + CA). \quad (1.40)$$

Aplicando o logaritmo natural na equação (1.34), usando as propriedades do logaritmo natural e posteriormente derivando em relação ao tempo, obtemos a equação seguinte:

$$\frac{d \ln P(t)}{dt} = \frac{d \ln A(t)}{dt} + \frac{d \ln B(t)}{dt} + \frac{d \ln C(t)}{dt}. \quad (1.41)$$

Usando a equação (1.31) na anterior, resulta na seguinte equação.

$$\frac{d \ln P(t)}{dt} = \frac{1}{A(t)} \frac{dA(t)}{dt} + \frac{1}{B(t)} \frac{dB(t)}{dt} + \frac{1}{C(t)} \frac{dC(t)}{dt}, \quad (1.42)$$

e manipulando a equação anterior com as equações (1.14), (1.15) e (1.16), desenvolve a seguinte equação.

$$\frac{d \ln P(t)}{dt} = (1 - A(t) - \alpha B(t) - \beta C(t)) + (1 - \beta A(t) - B(t) - \alpha C(t)) + (1 - \alpha A(t) - \beta B(t) - C(t)),$$

$$\frac{d \ln P(t)}{dt} = 3 - N_T(t) - (\alpha + \beta)N_T(t) = 3 - 3N_T(t) - \gamma N_T(t), \quad (1.43)$$

e obtemos a equação (1.44) para a análise:

$$\frac{d \ln P(t)}{dt} = -\gamma + (3 + \gamma)(1 - N_T(t)). \quad (1.44)$$

Os termos do produto de duas espécies, na equação (1.40), assintoticamente fazem uma contribuição insignificante, para um tempo t muito grande [44], com a consequência de $N_T(t \rightarrow \infty) \Rightarrow 1$. Então, a equação (1.44) tem a solução assintótica da forma,

$$\ln \left[\frac{P(t)}{P(t_0)} \right] \Rightarrow -\gamma(t - t_0), \quad (1.45)$$

ou seja,

$$P(t) \Rightarrow K e^{-\gamma t}, \quad (1.46)$$

na qual k é uma constante que depende das condições iniciais do sistema.

Observe o caráter da solução assintótica. Ela está no plano $A + B + C = 1$, mas, ao contrário do caso $\alpha + \beta = 2$, o produto das três populações torna-se exponencialmente pequeno com o passar do tempo. O sistema aproxima-se assim cada vez mais das linhas $A + B = 1$, $B + C = 1$, $C + A = 1$, conforme a Figura 1.4. No entanto, nunca converge em nenhum ponto, porque não há pontos assintóticos estáveis para os valores de α e β .

Para compreender o que está acontecendo nesse sistema imagine t muito grande, na vizinhança do ponto $(1, 0, 0)$, aqui a espécie $A(t)$ pode ser considerada como sendo aproximadamente uma unidade, a partir de (1.46), $B(t)$ e $C(t)$ como sendo exponencialmente pequeno. Assim, aproximadamente, as equações (1.14), (1.15) e (1.16) ficam,

$$\frac{dA}{dt} \simeq (1 - A) - \alpha B - \beta C, \quad (1.47)$$

$$\frac{dB}{dt} \simeq -(\beta - 1)B, \quad (1.48)$$

$$\frac{dC}{dt} \simeq (1 - \alpha)C. \quad (1.49)$$

De acordo com as equações (1.47), (1.48) e (1.49), observamos que o sistema tende a avançar em direção ao ponto $(1, 0, 0)$ ao longo da linha $A + B \simeq 1$ (com C exponencialmente pequeno), e a sair deste ponto ao longo da linha $C + A \simeq 1$ (com B exponencialmente

pequeno), a partir da equação (1.46) é possível obter uma aproximação dos valores de B e C na vizinhança do ponto $(1, 0, 0)$,

$$B(t) \simeq C(t) \simeq K^{1/2} e^{-1/2\gamma t} \equiv \mu(t). \quad (1.50)$$

Assim, o tempo gasto na aproximação da vizinhança de $(1, 0, 0)$, τ_{in} , pode ser estimado por meio da integração da equação (1.48) que $B \simeq 1/2$ para $B \simeq \mu(t)$,

$$\ln 2K^{1/2} e^{-1/2\gamma t} \simeq -(\beta - 1)\tau_{in}, \quad (1.51)$$

isto é, para $t \gg 1$,

$$\tau_{in} \simeq \frac{\gamma t}{2(\beta - 1)}. \quad (1.52)$$

No qual o tempo total decorrido até ao ponto em que o sistema atinge a vizinhança de $(1, 0, 0)$ neste ciclo em particular. Da mesma forma, o tempo gasto a partir da vizinhança de $(1, 0, 0)$, pode ser estimado, grosso modo, integrando da equação (1.49) que

$$\tau_{out} \simeq \frac{\gamma t}{2(1 - \alpha)}. \quad (1.53)$$

Portanto, o tempo total gasto na vizinhança de tal ponto em qualquer ciclo, $\tau = \tau_{in} + \tau_{out}$, é mais ou menos

$$\tau \simeq \frac{\gamma(\beta - \alpha)}{2(1 - \alpha)(\beta - 1)} t. \quad (1.54)$$

Por outro lado, o tempo gasto para atravessar as 3 linhas $A(t) + B(t) = 1$, etc., fora da vizinhança exponencialmente próxima dos 3 pontos $(1, 0, 0)$, etc., pode ser estimado de forma semelhante como constante, independente do t . Portanto, com $t \rightarrow \infty$, apenas um tempo de ordem relativa $1/t$ é gasto fora das vizinhanças imediatas dos 3 pontos.

Em síntese, o sistema se move no espaço populacional do plano $A(t) + B(t) + C(t) = 1$, próximo das retas $A(t) + B(t) = 1$, $B(t) + C(t) = 1$ e $C(t) + A(t) = 1$, quando ele se aproxima da vizinhança do ponto onde só existe uma espécie, os pontos $(1, 0, 0)$,

$(0, 0, 1)$ e $(0, 1, 0)$, o sistema gira no sentido anti horário como da Figura 1.4. Pelo fato de que na vizinhança do ponto $(1, 0, 0)$ a espécie dominante é A , as espécies B e C são exponencialmente pequenas, conforme pode ser observada na equação (1.46). Então, a espécie A começa a diminuir, pois suas presas, a espécie B , estão em extinção. Assim, a espécie C começa a crescer pois há muitas presas da espécie A e pouco predador da espécie B . Tomando esse rumo o sistema começa a se direcionar ao ponto $(0, 0, 1)$, pois a espécie dominante é a C . Mas quando está nessa vizinhança, as presas da espécie A , entram em extinção e seu predador, espécie B , começa a crescer. E, assim, o sistema começa a caminhar em sentido ao ponto $(0, 1, 0)$, usando a mesma lógica, o sistema vai em direção ao ponto $(1, 0, 0)$ e assim por diante, iniciando o ciclo novamente.

Assim, o tempo gasto na vizinhança de qualquer ponto é proporcional ao tempo total decorrido até aquela etapa t : esta relação é descrita aproximadamente pela equação (1.54). O tempo total gasto para completar um ciclo é igualmente proporcional ao tempo que o sistema esteve em funcionamento.

Estas percepções analíticas aproximadas são confirmadas pelos resultados numéricos exatos apresentados nas Figuras 1.4 e 1.5. A Figura 1.4 visa representar o espaço populacional tridimensional, e mostrar o sistema convergindo para o plano $N_T(t) = 1$, e mais especificamente para as linhas $A(t) + B(t) = 1$, $B(t) + C(t) = 1$ e $C(t) + A(t) = 1$.

A Figura 1.5 mostra uma determinada população, a espécie A , na escala de tempo linear, o melhor para ilustrar o comportamento. Esta figura é construída com valores de $\beta = 1,3$ e $\alpha = 0,8$, na qual $\gamma = 0,1$. Observe que a estimativa da equação (1.54), é $\tau \simeq 0,42t$, está em boa concordância com os resultados numéricos exatos.

A intuição matemática derivada de modelos comparativamente realistas de 1 e 2 dimensões em biologia populacional, como o modelo predador-presa, leva a esperar muitas vezes pontos de equilíbrio estáveis ou ciclos de limite periódicos estáveis. No entanto, no mais simples dos sistemas tridimensionais, com três espécies concorrentes que obedecem as equações gerais de Lotka-Volterra clássicas, a ampla classe de soluções tipificadas pelas Figura 1.5 estão fora desta intuição.

Matematicamente, para as variáveis contínuas $A(t)$, $B(t)$ e $C(t)$, o sistema nunca

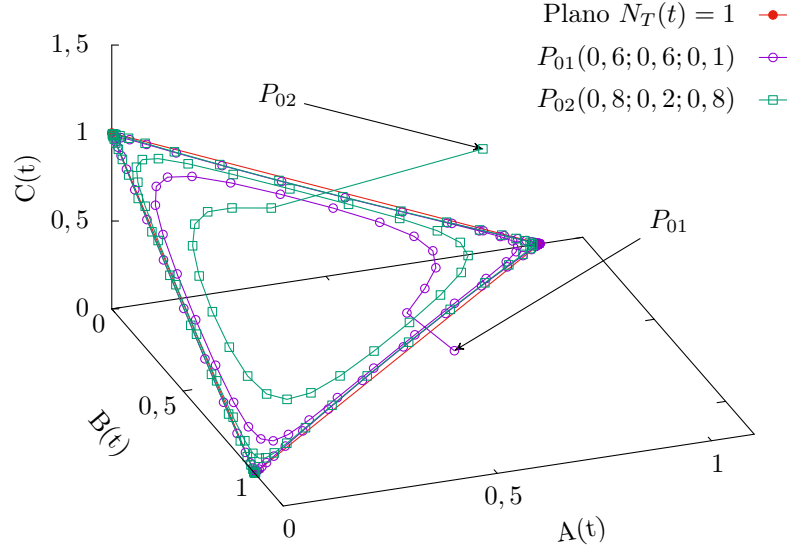


Figura 1.4: Esta figura ilustra o comportamento das três populações concorrentes A , B e C , obedecendo, no caso de $\alpha = 0,8$ e $\beta = 1,3$, de modo que $\alpha + \beta > 2$. O sistema aparece assintoticamente para se aproximar cada vez mais de uma órbita que o transporta nas linhas $A + B = 1$, $B + C = 1$ e $C + A = 1$ (ou seja, ao longo das linhas onde o plano $N_T(t) = 1$ intersecta os planos $C = 0$, $A = 0$ e $B = 0$, respectivamente).

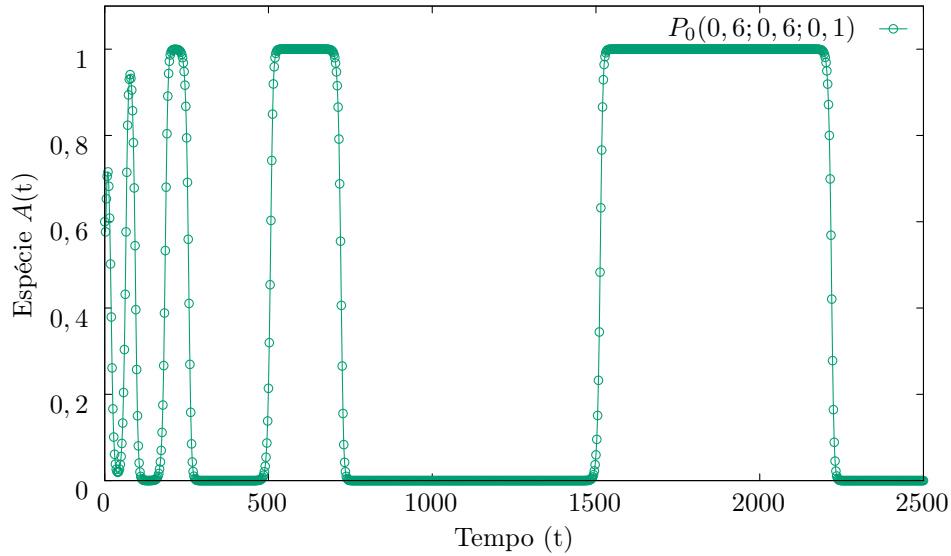


Figura 1.5: Esta figura mostra o comportamento de uma das três populações, nomeadamente $A(t)$, em função do tempo, para os valores de $\alpha = 0,8$ e $\beta = 1,3$. A condição inicial é o ponto $P_0(0,6;0,6;0,1)$. Figura ilustra o comportamento cíclico não periódico.

atinge de forma assintótica qualquer um dos pontos $(1,0,0)$, $(0,1,0)$ e $(0,0,1)$. No entanto, biologicamente, uma vez que é concedido que as variáveis A , B e C , representem densidades de animais, é claro que o sistema irá, após alguns ciclos, convergir para alguma população isolada, a extinguir os outros dois. O que permanece interessante sobre a

análise é a observação geral de que as não linearidades podem produzir fenômenos cíclicos não periódicos do tipo descrito nas Figuras 1.3, 1.4 e 1.5.

Finalmente, notamos que os valores dos coeficientes de competição α e β que levam a ciclos, que podem ser vistos como correspondendo ao ciclo biológico, em competição puramente aos pares, a espécie A é predador da espécie B , que é predador da espécie C e que é predador da espécie A . Tais circunstâncias são plausíveis, são viáveis no par de concorrência que está subjacente ao comportamento cíclico. O fenômeno requer claramente pelo menos três concorrentes, razão pela qual não pode ocorrer em modelos com dois concorrentes [44].

1.2.1 As Equações de May-Leonard com Difusão

A dinâmica de populações envolve muitas variáveis na natureza, essa dinâmica pode ser abordada de forma mais resumida por meio de modelos matemáticos e simulações, fornecendo resultados satisfatórios [3]. As principais características a serem destacadas em problemas deste tipo são o comportamento do crescimento da população no tempo e a descrição dos semelhantes espaciais. O comportamento do crescimento da população no tempo pode ser exemplificado pela taxa de natalidade e de mortalidade. Por outro lado, a descrição dos semelhantes espaciais pode ser exemplificada pelos movimentos aleatórios individuais, ou coletivos, que consideram os aspectos como mobilidade, difusão, competição, entre outros, sempre buscando encontrar uma solução que modele uma condição mínima para população em determinados sistemas.

No estudo da dinâmica do modelo de May-Leonard com competição cíclica, para três espécie em duas dimensões, pode ser representado pelas equações diferenciais não-lineares (1.55), (1.56) e (1.57) [45]. Essas equações apresentam um termo de difusão, que é responsável pela mobilidade dos indivíduos. No limite em que N ações de mobilidade for muito grande, obtemos resultados semelhantes aos da equação de difusão.

As equações na forma de equação da difusão diferenciam das equações analisadas anteriormente, e possui um termo com a constante denominada coeficiente de difusão D , que dependerá das propriedades do meio [46], viabilizando o estudo da dispersão espacial. O

movimento ocorre onde há interação das espécies, deixando o sítio inicial e se distribuindo na rede igualmente em qualquer direção. A movimentação é proporcional ao valor de D , ou seja, quanto maior o valor de D maior é a fração da população que deixa o sítio de origem. O parâmetro de difusão de uma população está ligado às relações ecológicas entre os indivíduos no meio em que estão inseridos. Sendo que o parâmetro de difusão pode estar relacionado com espaço, competição e alimento disponível, e são esses detalhes que enriquecem o comportamento do modelo:

$$\frac{dA}{dt} = D \nabla^2 A + A[\alpha(1 - A - B - C) - \beta C], \quad (1.55)$$

$$\frac{dB}{dt} = D \nabla^2 B + B[\alpha(1 - A - B - C) - \beta A], \quad (1.56)$$

$$\frac{dC}{dt} = D \nabla^2 C + C[\alpha(1 - A - B - C) - \beta B], \quad (1.57)$$

na qual a constante D define o parâmetro de difusão das espécies na rede, A , B e C são as densidades populacionais do sistema, α é a taxa de reprodução e β é a taxa de predação das espécies.

As equações (1.55), (1.56) e (1.57) podem ser expressas de uma maneira mais geral, que pode ser representada para n espécies [29].

$$\dot{\phi}_i = D \nabla^2 \phi_i + \alpha \phi_i \left(1 - \sum_{i=1}^N \phi_i\right) - \beta \phi_i \phi_{i-1}, \quad (1.58)$$

sendo que, α e β , como já mencionado anteriormente, são as taxas de reprodução e predação, respectivamente. Nas equações gerais o ∇^2 é o Laplaciano, D é a taxa de difusão e ϕ_i representa a densidade dos indivíduos da espécie i . Ainda há estudos que usam essas equações para investigar modelos cíclicos predadores-presa com n espécies, usando simulações de teoria de campo médio [33].

Resolvemos as equações de May-Leonard numericamente, usando o método de Runge-Kutta de 2º ordem. Determinamos as condições iniciais e obtemos um padrão ao longo

do tempo, conforme as Figuras 1.6 e 1.7.

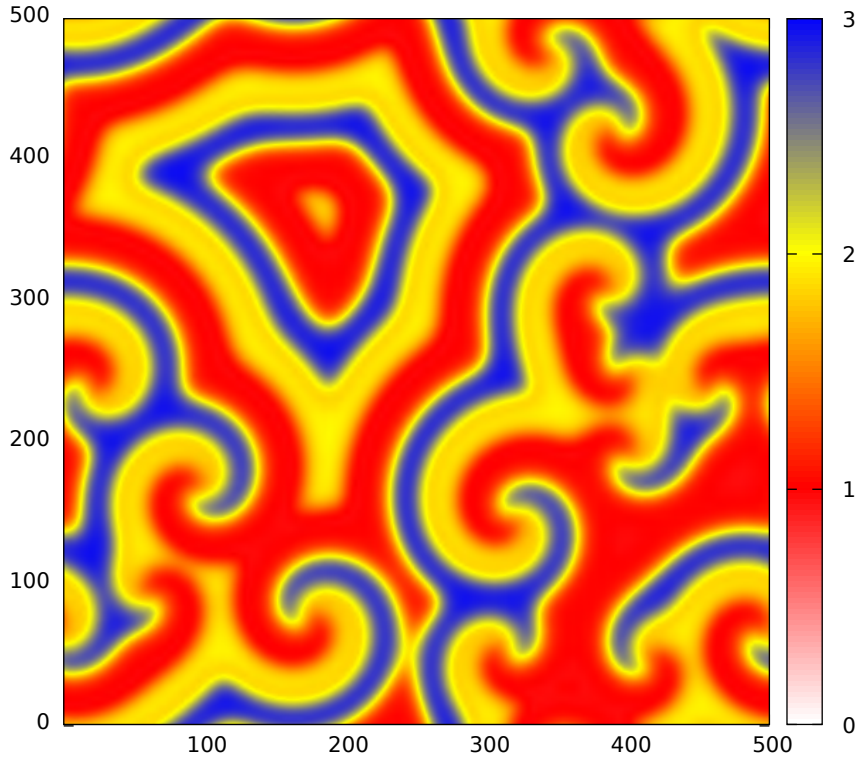


Figura 1.6: A figura mostra a dinâmica de população do Modelo de May-Leonard, com interações entre três espécies, interações cíclicas, em uma rede 500×500 sítios, com coeficiente de difusão $D = 1,6$, taxa de reprodução $\alpha = 0,3$ e a taxa de predação de $\beta = 0,3$, após um tempo de $t = 1.000$ gerações. A espécie 1 é representada pela cor vermelha, a 2 pela cor amarela, a 3 pela cor azul e o vazio pela cor branca.

As Figuras 1.6 e 1.7 são referentes à solução numérica da equação (1.58), com a rede de 500×500 locais, com coeficiente de difusão $D = 1,6$, taxa de reprodução $\alpha = 0,3$ e a taxa de predação de $\beta = 0,3$, após um tempo de $t = 1.000$ gerações. Na Figura 1.6 é possível observar as espirais que se formam nas interações cíclicas no modelo de May-Leonard.

A Figura 1.7 é referente à densidade de vazios em cada sítio, como se fosse um “negativo” ou um “raio-x” da Figura 1.6, na qual a cor preta representa 30% de espaços vazios em cada sítio, e o valor 0 é representado pela cor branco indicando que os sítios estão completamente cheios de espécies e as outras intensidades de cores são referentes às densidades de vazio no sítio, conforme o paleta de cores na tabela de intensidades de

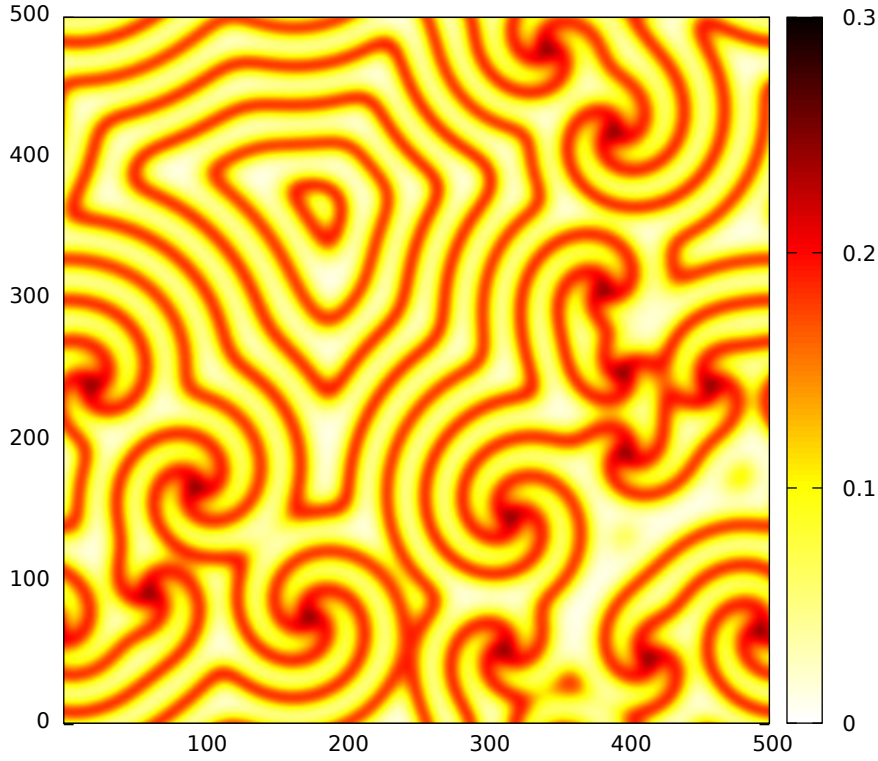


Figura 1.7: A figura mostra a dinâmica de população do modelo de May-Leonard, em uma rede 500×500 sítios, com coeficiente de difusão $D = 1,6$, taxa de reprodução $\alpha = 0,3$ e a taxa de predação de $\beta = 0,3$, após um tempo de $t = 1.000$ gerações. A cor preta representa sítios com 30% vazio, ou seja, cada sítio está com 70% de ocupação, a cor branco representa que cada sítio está completamente ocupado ou cheio pelas as espécies. As outras intensidades de cores é proporcional a densidade de vazio no sítio, a tabela de intensidades de cores está representada no paleta à direita da rede.

cores à direita da rede na Figura 1.6.

Na próxima subseção introduziremos o modelo Jogo *RPS* Estocástico com Mobilidade Padrão, que usa a dinâmica do modelo de May-Leonard com competições cíclicas, para três espécies, mas que são representadas em simulações estocásticas.

1.3 O Modelo do Jogo *RPS* com Mobilidade Padrão

O popular Jogo Pedra-Papel-Tesoura (*RPS*) se respalda nas interações de três elementos, sendo eles, pedra, papel e tesoura. Nesse jogo, a pedra ganha da tesoura, pois a pedra

“quebra” a tesoura. A tesoura ganha do papel, pois a tesoura corta o papel. O papel ganha da pedra, pois o papel embrulha a pedra. Portanto, esse jogo forma uma interação cíclica entre esses três elementos. Observa-se que essa é uma interação cíclica não hierárquica, pois nenhum elemento se destaca em relação ao outro. Esse tipo de interação tem as mesmas características que as equações de May-Leonard com difusão, envolvendo três espécies. A Figura 1.8 ilustra como funciona a ordem da interação cíclica entre os elementos.

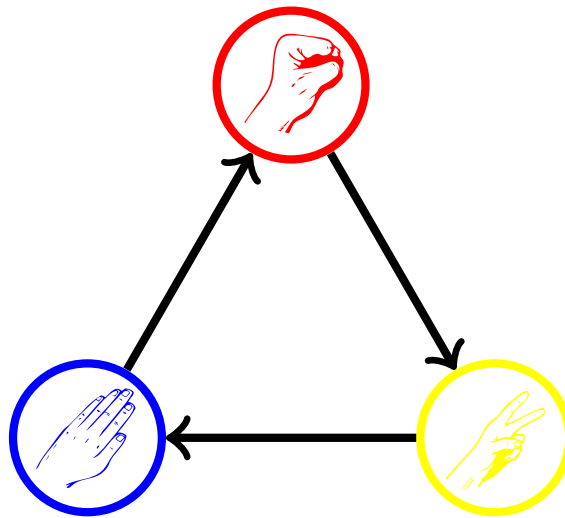


Figura 1.8: As flechas ilustram como funciona a interações dos três elementos do Jogo Pedra-Papel-Tesoura (*RPS*), formando uma interação cíclica.

O modelo *RPS* vem sendo muito utilizado com o método de Monte Carlo [47]. A simulação de Monte Carlo consiste em um método que utiliza sequências de números aleatórios para desenvolver simulações, ou seja, um método numérico universal para resolver problemas por meio de amostragem aleatória, fazendo uma aproximação da solução [48]. As simulações estocásticas para o modelo *RPS* descrevem um bom modelo matemático para a dinâmica de populações, como pode-se observar nas referências [5–11, 13].

Nesse contexto, no ano de 2007, Reichenbach *et al* publicaram um artigo na revista Nature [3] intitulada “*Mobility promotes and jeopardizes biodiversity in rock-paper-scissors games*¹” que demonstrava como a biodiversidade é afetada drasticamente por migração de indivíduos, uma característica onipresente de ecossistemas reais. Os autores encontraram

¹A tradução do título é: “A mobilidade promove e compromete a biodiversidade em jogos de pedra-papel-tesoura.”

um valor crítico da mobilidade M_c . Esse valor delinea abruptamente entre dois cenários, ou seja, para valores abaixo da M_c a evolução temporal das interações entre os indivíduos resulta na manutenção a longo prazo da diversidade das espécies, por outro lado, para valores mais altos resulta numa homogeneidade espacial de tal forma que a biodiversidade é perdida.

O método utilizado por Reichenbach *et al* [3] foi o de simulações estocásticas do modelo *RPS*, com três tipos de interações: predação, reprodução e mobilidade. As simulações são realizadas em uma rede quadrada de N sítios, com condições de contorno periódicas. A característica dessa mobilidade definimos como mobilidade Padrão, pois quando a mobilidade é selecionada ocorre a troca de posição de um indivíduo ativo com um dos seus quatro vizinhos, conhecido como vizinhança de von Neumann (ver Figura 1.9). O indivíduo ativo é escolhido aleatoriamente na rede no início de cada ciclo da simulação (detalharemos mais no capítulo 3).

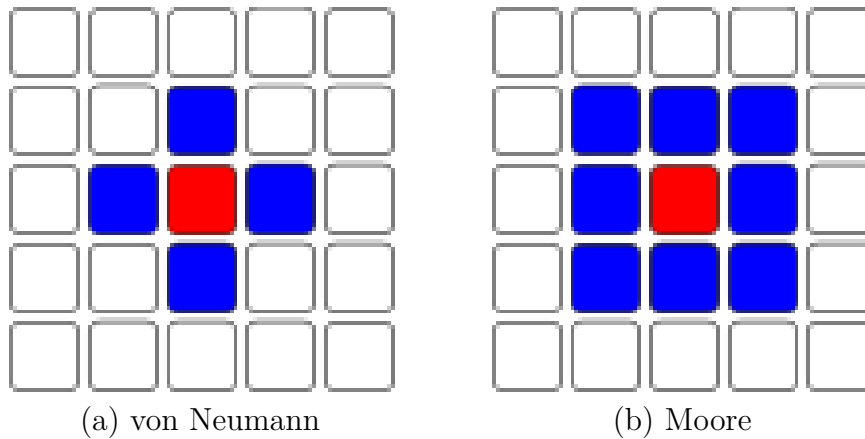


Figura 1.9: As imagens ilustram duas redes $N = 5 \times 5$ sítios, os sítios em vermelho representam o indivíduo ativo, e os sítios em azul representam a vizinhança. (a) Vizinhança de von Neumann com quatro vizinhos do indivíduo ativo. (b) Vizinhança de Moore com oito vizinhos do indivíduo ativo.

A vizinhança de von Neumann têm quatro vizinhos do indivíduo ativo, um acima, um abaixo, um para esquerda e outro para direita. A vizinhança de von Neumann é usada para a mobilidade Padrão. No nosso trabalho usamos a mobilidade Direcionada com a vizinhança de Moore (ver Figura 1.9) que tem oito vizinhos do indivíduo ativo, ou seja, todos os vizinhos a sua volta [49]. A mobilidade Direcionada será abordada no capítulo 3.

Durante as simulações, os sorteios aleatórios ocorrem com uma taxa de probabilidade para cada tipo de interação. Temos que, as probabilidades de interações são de reprodução pr , predação pp e mobilidade pm . A soma das probabilidades é igual a 1 (um), ou seja,

$$pr + pp + pm = 1. \quad (1.59)$$

A simulação estocástica do modelo do Jogo *RPS* com mobilidade Padrão pode ser representada pela Figura 1.10, sendo que, utilizamos os valores da probabilidade de reprodução de $pr = 0,2$, probabilidade de predação de $pp = 0,2$ e probabilidade de mobilidade de $pm = 0,6$.

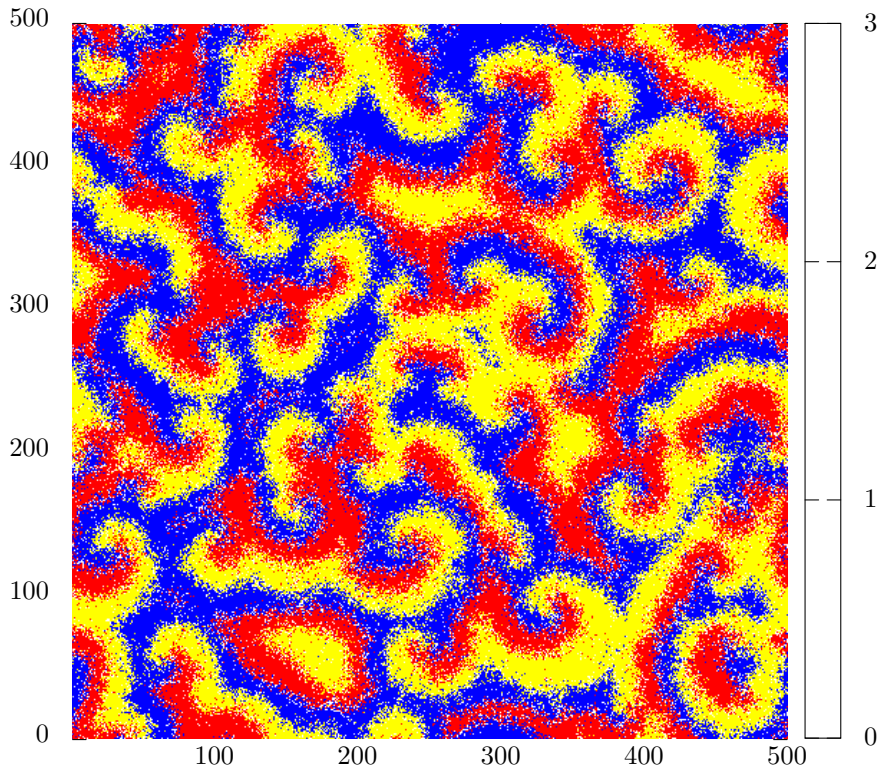


Figura 1.10: A imagem ilustra uma rede de $N = 500 \times 500$ sítios, mostrando a dinâmica de população do Modelo do Jogo *RPS* com simulações estocásticas, com interações entre três espécies de forma cíclica e Mobilidade Padrão, após 10.000 gerações com as taxas de $pr = 0,2$, $pp = 0,2$ e $pm = 0,6$. A espécie 1 é representada pela cor vermelha, a espécie 2 pela cor amarela, a espécie 3 pela cor azul e o sítio vazio pela cor branca.

Nas simulações estocásticas de rede com mobilidade Padrão, conforme a Figura 1.10, quando a mobilidade dos indivíduos encontra-se abaixo do valor crítico todas as três espécies coexistem, formando espirais (cada cor representa uma das espécies e pontos brancos indicam pontos vazios). Resolvendo as equações de May-Leonard numericamente, conforme a Figura 1.6, também dá origem a estruturas de espirais, cujo o tamanho e número de espirais dependem dos parâmetros Difusão D , probabilidade de predação de pp e da probabilidade de reprodução de pr . Temos nestes dois casos, tanto na simulação estocástica quanto na resolução das equações diferenciais numericamente, formações de estruturas semelhantes, ignorando o ruído das simulações, ou seja, as simulações de campo médio (resolução das equações) reproduzem os resultados das simulações estocásticas.

No caso para modelagem do *RPS* é utilizado o modelo de May-Leonard no qual a reprodução e a predação ocorrem de forma independente. No modelo de Lotka-Volterra as ações predação e reprodução ocorrem de maneira simultânea, ou seja, sempre que houver predação haverá uma reprodução [50].

Mais detalhes de como acontece o processo de simulação estocástica para o modelo do Jogo *RPS* será pormenorizado no capítulo 3, no qual, será introduzido junto com a mobilidade Direcionada, que é o primeiro objetivo deste trabalho. Agora serão descritos os fungos que foram modelados no presente trabalho, sendo que esses fazem parte do segundo objetivo deste trabalho.

1.4 Fungos

Os fungos que descreveremos nesta seção foram utilizados para os estudos das nossas simulações. Analisamos suas características e performances dos seus comportamentos, em específico os comportamentos espacial e temporal. Faremos uma descrição básica, com a intenção de descrevermos os motivos pelos quais foram escolhidos. Neste ponto do trabalho vale a pena ressaltar que os estudos desses fungos são de grande relevância, uma vez que estão relacionados com várias culturas economicamente importantes do mundo. Segue as apresentações dos fungos *Fusarium oxysporum* e *Trichoderma sp.*

1.4.1 *Fusarium oxysporum*

Fusarium é um gênero heterogêneo que sobrevive no solo. Estão presentes em muitos locais, incluindo várias espécies as quais já foram retratadas desde os árticos, florestas tropicais e temperadas e até nas areias do Sahara [51]. A doença murcha é causada pelo *Fusarium oxysporum*, que está presente no solo. As folhas das plantações atingidas por este tipo de doença ficam com coloração amarelo-claro, a doença inicia-se na planta de baixo para cima. O sistema vascular apresenta coloração pardo-avermelhado devido à obstrução e colonização do patógeno. Nas culturas, inicia-se a formação de pequenas partes mais densas de um campo semeado ou plantado e, após alguns anos espalha-se por toda a área. Quando as plantas são severamente atacadas, elas secam e morrem. O patógeno pode afetar algumas plantas ou até 80% do cultivo. A infecção, ocorrendo na fase inicial da planta, leva à redução de crescimento [52].

O controle da murcha torna-se extremamente difícil, praticamente impossível. Para controlar o rigor da doença, recomendam-se algumas estratégias de manejo, rotação de cultura com plantas não hospedeiras. Como esse microrganismo sobrevive em impurezas relacionadas às sementes e em restos culturais, sugere-se a queima dos restos de cultura quando houver presença do patógeno, a utilização de sementes saudáveis e a não utilização de equipamentos agrícolas e implementos procedentes de áreas contaminadas [52].

O estágio sexual já foi detectado em algumas espécies de *Fusarium*, mas tem-se pouco conhecimento das características morfológicas e patológicas, pouco ainda se conhece a respeito da espécie *Fusarium oxysporum*. Com o surgimento dos métodos moleculares baseados na análise de DNA, estes têm sido ferramentas muito úteis nos estudos de filogenia de *Fusarium* e na diferenciação de espécies e raças. [51].

1.4.2 *Trichoderma sp*

Estes fungos *Trichoderma sp* são microrganismos endófitos² e são definidos como microrganismos assintomáticos que vivem dentro das plantas, pelo menos durante um período do seu ciclo de vida, sem causar qualquer dano aparente ao hospedeiro [53, 54].

²[Biologia] Que vive dentro do tecido de plantas: Insetos endófitos. Fungos endófitos.

Endófitos são capazes de modular interações com patógenos e pragas, assim, eles podem agir como potenciais agentes biocontroladores [53, 55–57]. Além disso, os endófitos têm algumas estratégias de biocontrole, incluindo o desencadeamento da resistência do hospedeiro, prevenção de infecção, redução da colonização dos tecidos do hospedeiro e limitação da sobrevivência do patógeno [54, 58]. O mecanismo do antagonismo é conhecido por inibir os organismos patogênicos pela competição por nutrientes, indução de defesa vegetal, produção de enzimas e metabolitos secundários, assim, esses diversos mecanismos antagônicos são descritos como micoparasitismo [36, 59, 60]. Algumas cepas de *Trichoderma* são utilizadas em produtos comerciais para induzir a promoção do crescimento de plantas e também no controle biológico de fungos fitopatogênicos [36], além de que este gênero é conhecido como endófito antagônico e é considerado uma opção atraente para o manejo de doenças de plantas e promoção do crescimento de plantas [36, 61–63]. Considerando a alta capacidade do gênero *Trichoderma* como agente biocontrolador e também a importância da sustentabilidade agrícola e da redução no uso de agrotóxicos.

Na segunda parte do presente estudo tem-se como objetivo avaliar o crescimento e a interação micelial, entre uma cepa endofítica de *Trichoderma atroviride* e uma cepa fitopatogênica de *Fusarium oxysporum*. Com o intuito de modelar essa dinâmica de população, usando o método de simulações estocásticas.

Capítulo 2

Ferramentas Matemáticas Utilizadas

Neste capítulo, abordaremos as ferramentas utilizadas para realizar as quantificações dos estudos de modelagem do Jogo *RPS* com mobilidade Direcionada e o antagonismo de fungos. Mostraremos a transformada de Fourier, uma aplicação da transformada de Fourier Discreta Temporal, a Função Correlação Temporal e Espacial.

2.1 Transformada de Fourier

Dentre vários métodos de resoluções de equações diferenciais ordinárias ou parciais, que aparecem em problemas da Física Matemática, destaca-se o método da transformada de Fourier (Jean-Baptiste Josep Fourier 1768 – 1830) [64]. Esse método é importante também para auxiliar na interpretação de resultados experimentais [65] e simulações computacionais [66]. Nesta seção, será apresentada a transformada de Fourier contínua, discreta temporal e discreta espacial, trataremos também de uma aplicação e de algumas de suas propriedades.

Pode-se expressar a transformada de Fourier de uma função real pela seguinte integral,

$$F(\omega) = \int_{-\infty}^{+\infty} e^{-i\omega t} f(t) dt, \quad (2.1)$$

em que a função $F(\omega)$ é conhecida como transformada de Fourier da função $f(t)$, sendo que há uma relação de correspondência entre as funções $f(t)$ e sua transformada $F(\omega)$ e essa

relação é chamada de transformada de Fourier inversa de $F(\omega)$, representada conforme a seguir:

$$f(t) = \frac{1}{2\pi} \int_{-\infty}^{+\infty} e^{+i\omega t} F(\omega) d\omega. \quad (2.2)$$

Observe que a diferença entre as transformadas de Fourier direta e inversa é o sinal do argumento da função exponencial e o fator $1/2\pi$, que é bastante usual colocar o fator $1/\sqrt{2\pi}$ em ambas as equações [46]. Utilizou-se a letra t para representar a variável da função $f(t)$, como observado nas equações (2.1) e (2.2), mas t não necessariamente representa o tempo, pode também representar uma variável espacial. No caso quando a transformada de Fourier for temporal, a variável ω será usada como frequência angular, $\omega = 2\pi\nu$, em que ν é a frequência. Para a transformada de Fourier espacial, $(t \rightarrow x)$ é uma variável espacial, e $(\omega \rightarrow k)$ tem o significado de número de onda, $k = 2\pi/\lambda$, no qual λ é um comprimento de onda [64].

No entanto, ao analisar a fórmula de Euler,

$$\exp(\pm i\omega t) = \cos(\omega t) \pm i \sin(\omega t), \quad (2.3)$$

observa-se que a transformada de Fourier de uma função real $f(t)$ é uma função complexa $F(\omega)$ da qual a parte real é uma função par de ω e a parte imaginária é uma função ímpar de ω [64]. A função $F(\omega)$ está definida somente se $f(t)$ satisfizer certas propriedades das transformadas de Fourier. Relembremos que t pode ser uma variável temporal ou espacial. Mais detalhes das propriedades pode-se consultar as referências [46, 64].

Na próxima seção abordamos a transformada de Fourier Discreta (*TFD*), sendo que esta é uma ferramenta muito útil para análise de séries temporais, pois esta foi utilizada para nos ajudar a fazer algumas interpretações das simulações contidas neste trabalho.

2.1.1 Transformada de Fourier Discreta (*TFD*)

Neste trabalho usaremos expressamente funções $f(t)$ com o t no intervalo de $[t_0, t_{N-1}]$, sendo que $f(t) = 0$ se $t \notin [t_0, t_{N-1}]$. Discretizando a transformada de Fourier de uma

função $f(t)$, usando a regra do trapézio [64], chegamos a seguinte relação,

$$F(\omega_k) = \Delta t \sum_{j=0}^{N-1} e^{-i\omega_k t_j} f_j \quad (2.4)$$

por simplicidade usamos que $f(t_j) = f_j$ e consequentemente também discretizamos a frequência ω . Os valores de ω_k devem ter o mesmo número de N e t_j para manter a biunivocidade $f \Leftrightarrow F$.

Para especificar uma variação na função $f(t)$ é indispensável deslocar no mínimo um ponto f_j de seu valor original, assim esse deslocamento tem um intervalo de tempo $\tau = 2\Delta t$, é o mínimo período de oscilação da função $f(t)$ que pode ser detectada na transformada $F(\omega)$, portanto, a máxima frequência relevante é $\nu = 1/(2\Delta t)$, ou seja, $\omega_N = 2\pi\nu = \pi/\Delta t$. Caso escolha $\omega_1 = -\pi/\Delta t$ e $\omega_N = \pi/\Delta t$, então temos que $F(\omega_1) = F(\omega_N)$, já que os t_j são números inteiros de Δt , consequentemente, $\pm(\pi/\Delta t)t_j$ diferem por números inteiros de 2π [64].

Para que a transformada $F(\omega_k)$ seja periódica em k , temos que $\omega_{N+k} = \omega_k + 2\pi$, portanto, temos que o valor de $\Delta\omega$ é escrita por

$$\Delta\omega = \omega_{k+1} - \omega_k = \frac{2\pi t_{j+1}}{N\Delta t} - \frac{2\pi t_j}{N\Delta t} = \frac{2\pi\Delta t}{N\Delta t} = \frac{2\pi}{N} \quad (2.5)$$

e

$$\omega_1 = \frac{-\pi}{\Delta t}, \quad \omega_{k+1} = \omega_1 + k\Delta\omega, \quad \omega_N = \frac{\pi}{\Delta t}. \quad (2.6)$$

Observa-se que o intervalo $\Delta\omega$ entre dois pontos sequenciais é $\omega_{k+1} - \omega_k$, não depende do intervalo de tempo Δt , ou seja, $t_{j+1} - t_j$ intervalo entre dois tempos consecutivos, uma forma de analisar é averiguar a equação (2.5).

O máximo da frequência depende unicamente do intervalo de tempo Δt , sendo qualquer que seja o período de tempo t analisado. Esse é um fato considerável para a discretização do tempo t , pois se os pontos de ω_k , do gráfico da transformada de Fourier $F(\omega_k)$, estiverem afastados por demais, não produzindo uma curva “suave”, temos que aumentar os números de tempos entre os tempos t_1 até t_N , ou seja, aumentar o valor de N . Então,

se o intervalo de frequência estiver muito pequeno ou muito grande, temos que aumentar ou diminuir o incremento Δt respectivamente. Para isso deve-se somente alterar o valor de N , aumentando N diminui o valor do incremento Δt e vice-versa [64].

Apresentaremos a seguir um exemplo de como é empregada a Transformada de Fourier Discreta, usando uma função $f(t)$ que representa um sinal, que pode ser retirado de uma simulação ou de um experimento. Tais sinais podem ser representados por uma superposição de senoides, se esses sinais estiverem no domínio do tempo e utilizando a *TFD* podemos descrever esses sinais no domínio da frequência, obtendo as frequências características destas senoides.

2.1.2 Aplicação da *TFD*

Ressaltamos que o método da Transformada de Fourier Discreta é importante também para auxiliar na interpretação de resultados experimentais [65] e de simulações computacionais [66]. Como exemplo da aplicação da *TFD* usamos os sinais temporais da transmitância óptica de uma amostra do Cristal Líquido Liotrópico. Esses sinais temporais e os resultados das *TFD* foram todos obtidos da referência [65], com minha coautoria. O trabalho tinha como objetivo investigar o fenômeno de efeito da indução de ordem por luz pulsada na fase isotrópica micelar da mistura composta por Laurato de Potássio (KL), Decanol ($DeOH$) e água (H_2O), para três concentrações relativas da mistura ($C = [KL]/[DeOH]$, em que $[KL]$ e $[DeOH]$ são concentrações molares).

As medidas dos sinais de transmitância óptica das amostras foram obtidas com um laser de Prova ($He - Ne$, $\lambda = 632,8$ nm, 35 mW) incidindo sobre a amostra quando ela está entre polarizadores cruzados. Um feixe de luz, laser de Excitação (2,0 W, $\lambda = 532$ nm), com frequência $\nu \approx 1$ Hz, incide na amostra perpendicularmente ao laser de Prova. O sinal do laser de Prova é detectado por um fotodiodo, $D2$, conectado a um osciloscópio. Toda a montagem, conforme Figura 2.1, é feita sobre uma mesa óptica dotada de um sistema pneumático para evitar perturbações mecânicas espúrias.

A Figura 2.2 é de um sinal temporal da transmitância óptica, esse é um exemplo do comportamento quando, nas condições adequadas de concentração e temperatura, há

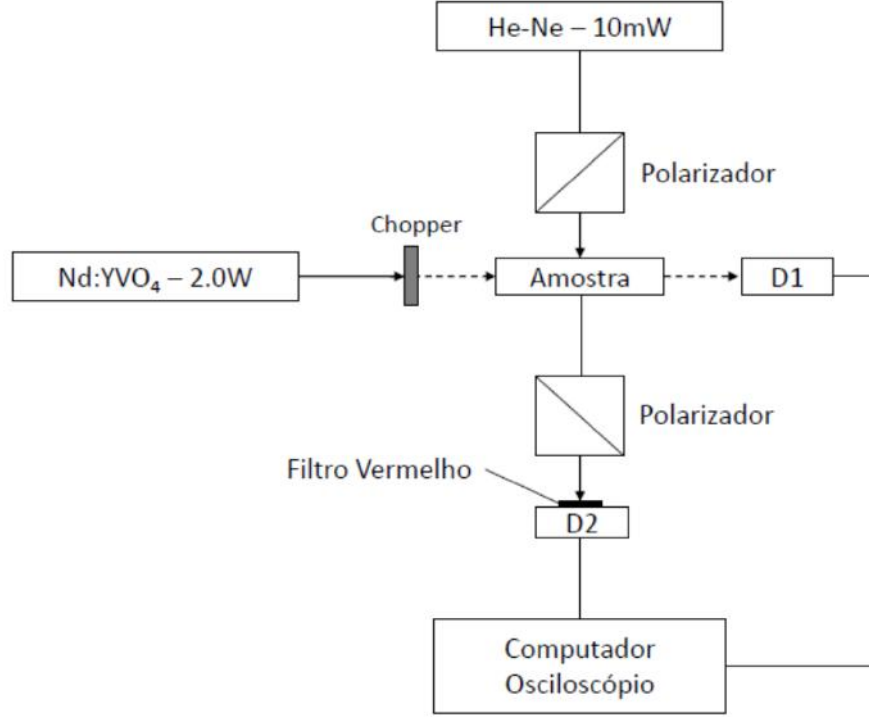


Figura 2.1: Esquema experimental de técnica de transmitância óptica utilizada na investigação da ordem induzida por pulso de luz em fases isotrópicas da mistura *KL/DeOH/água*.

um alto aumento na transmitância óptica da mistura isotrópica que pode ser observado quando há um pulso de luz, esse pulso é emitido pelo laser de Excitação com potência de 1,7 W, por meio da técnica experimental apresentada.

Conforme Figura 2.2 é possível observar que a intensidade da Transmitância Óptica do laser de Prova, representada pela linha em vermelho, é muito menor que a intensidade do sinal do laser de Excitação, representada pela linha em azul, pois, lembrando que isso se deve ao fato de que o laser de Prova passa por polarizadores cruzados. Os sinais da Transmitância Óptica do laser de prova, detectados no fotodiodo, são os que foram utilizados para as análises, isto é, que se calculou a Transformada de Fourier Discreta. Esse método da *TFD* possibilitou observar algumas frequências características para cada amostra.

Foram utilizadas três amostras de concentração $C = 2,61$, $C = 2,62$ e $C = 2,63$. Para cada uma das amostras realizamos medidas com várias temperaturas, para as quais foram feitas dez medidas da transmitância Óptica. A Figura 2.2 é uma das medidas na

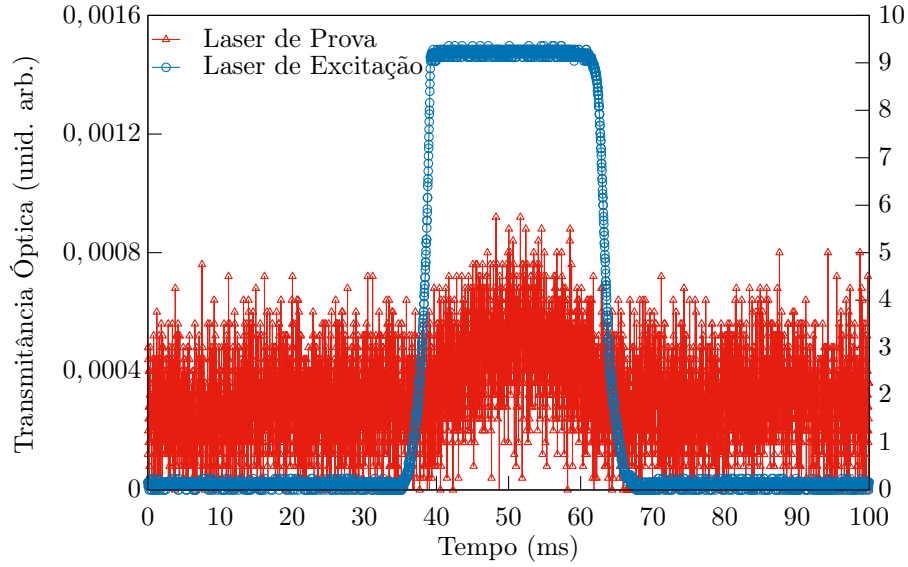


Figura 2.2: Birrefringência induzida pela luz da amostra de concentração $C = [KL]/[DeOH] = 2,61$ na fase isotrópica a uma temperatura de $T = 47,5\text{ }^{\circ}\text{C}$. Linha em vermelho corresponde ao feixe do laser de Prova cuja a intensidade da Transmitância Óptica é indicada no eixo y a esquerda. Linha em azul corresponde ao feixe do laser de Excitação cuja a intensidade da Transmitância Óptica é indicada no eixo y à direita.

temperatura em $T = 47,5\text{ }^{\circ}\text{C}$. Foram calculadas as Transformadas de Fourier Discreta desses sinais detectados da Transmitância Óptica. Em seguida calculou-se a média das Transformadas de Fourier de cada temperatura e confeccionou-se gráficos da *TFD* em função da frequência e temperatura para cada amostra.

O gráfico da *TFD* em função da frequência e temperatura, para a amostra de concentração $C = 2,61$, está exposto na Figura 2.3, apresenta uma frequência característica para cada curva, ou seja, para cada temperatura. A frequência característica é de $\nu = 29,5\text{ Hz}$, que possui o mesmo valor independentemente da temperatura.

Na Figura 2.4 é possível observar que para cada temperatura existem duas frequências características. Para a amostra de concentração $C = 2,62$, as frequências características são $\nu_1 = 29,5\text{ Hz}$ e $\nu_2 = 36,5\text{ Hz}$ e também são independentes da temperatura.

Na Figura 2.5 para cada temperatura também existem duas frequências características. A amostra é de concentração $C = 2,63$ e as frequências características são $\nu_1 = 36,5\text{ Hz}$ e $\nu_2 = 40,0\text{ Hz}$, elas possuem os mesmos valores para qualquer temperatura.

Para os dados das amostras de concentrações 2,61, 2,62 e 2,63 foram coletados $N = 100.000$ pontos cada, o tempo de coleta de dados é $t = 2\text{ s}$, o intervalo de tempo entre

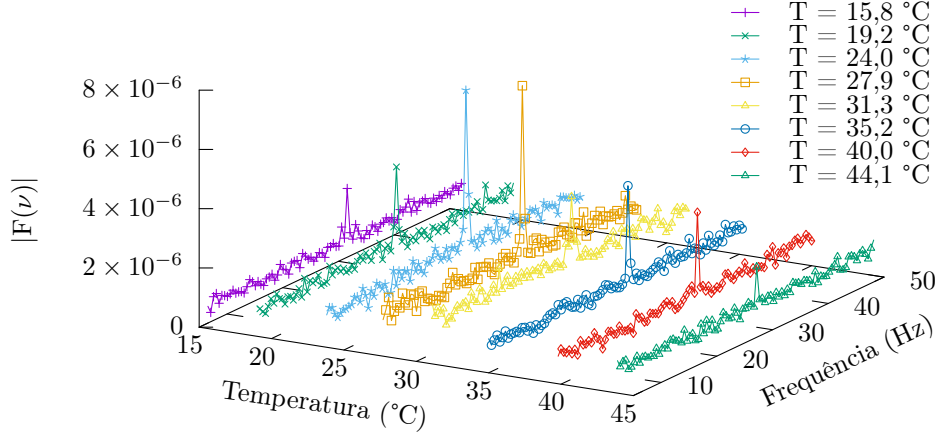


Figura 2.3: Transformada de Fourier discreta da transmitância óptica induzida pela luz pulsada em função da frequência, cada curva é para uma determinada temperatura. Amostra com concentração de $C = [KL]/[DeOH] = 2,61$ com frequência característica de $\nu = 29,5$ Hz.

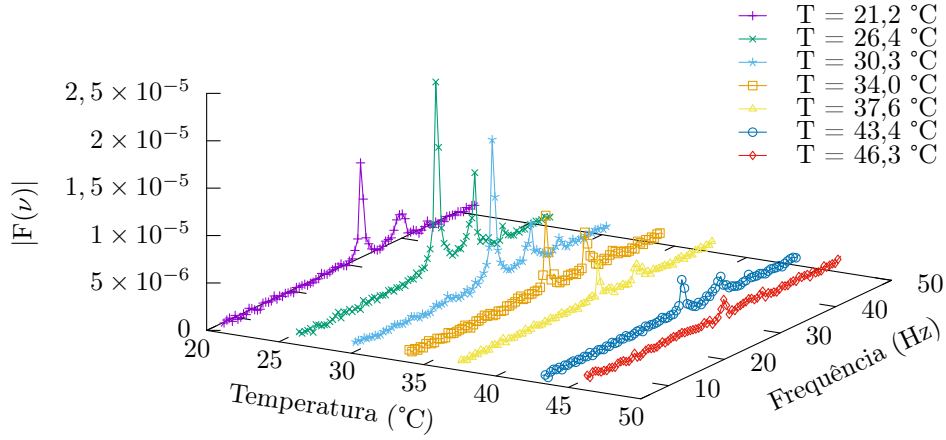


Figura 2.4: Transformada de Fourier discreta da transmitância óptica induzida pela luz pulsada em função da frequência. Amostra com concentração de $C = [KL]/[DeOH] = 2,62$ e suas frequências características são $\nu_1 = 29,5$ Hz e $\nu_2 = 36,5$ Hz.

cada ponto é de $\Delta t \sim 2 \times 10^{-5}$ s.

As análises dos dados via *TFD* mostram que para frequências de até 50 *Hz* existem frequências características nas misturas da fase isotrópica micelar com picos de intensidades da $|F(\nu)|$, conforme nas figuras 2.3, 2.4 e 2.5, com frequências características para as três concentrações relativas molares. Para $C = 2,61$ existe apenas uma frequência:

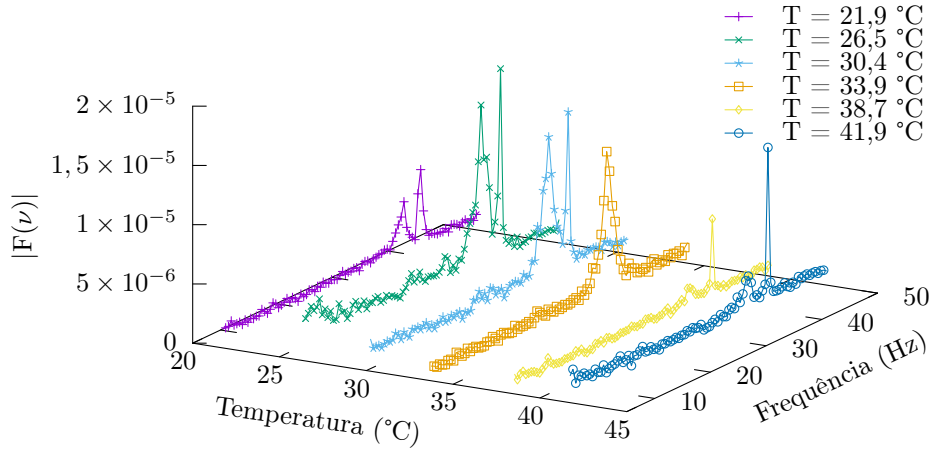


Figura 2.5: Transformada de Fourier discreta da transmitância óptica induzida por luz pulsada em função da frequência. Amostra com concentração de $C = [KL]/[DeOH] = 2,63$, suas frequências características são $\nu_1 = 36,5$ Hz e $\nu_2 = 40,0$ Hz.

$\nu_1 = 29,5$ Hz; enquanto para $C = 2,62$ e $C = 2,63$ existem duas frequências, que são: $\nu_1 = 29,5$ Hz e $\nu_2 = 36,5$ Hz; $\nu_1 = 36,5$ Hz e $\nu_2 = 40,0$ Hz respectivamente.

Um indicativo de que as frequências características são referentes às amostras dos Cristais Líquidos Liotrópicos é pelo fato de que nenhum pico da *TFD* da transmitância óptica foi observado com água ou recipiente vazio. A Figura 2.6 apresenta as amplitudes Transformada de Fourier Discreta, $|F(\nu)|$, da transmitância óptica induzida pela luz pulsada, para três concentrações relativas molares, $C = [KL]/[DeOH]$, e o sinal do laser em um recipiente de quartzo contendo água ou vazio. Nenhum pico da *TFD* da transmitância óptica foi observado com água ou recipiente vazio. Para $C = 2,61$ a $\nu_1 = 29,5$ Hz; Para $C = 2,62$ a $\nu_1 = 29,5$ Hz e $\nu_2 = 36,5$ Hz; Para $C = 2,63$ a $\nu_1 = 36,5$ Hz e $\nu_2 = 40,0$ Hz. Sendo que ν_1 e ν_2 não têm dependência da temperatura. Isso nos mostra que *TFD* é uma ferramenta muito útil para análises de séries temporais.

Outro fato estudado no fenômeno de indução de ordem foi a variação do valor da potência do Laser de Excitação, os valores utilizados foram de 1,0 W, 1,4 W e 1,7 W. A Figura 2.7 mostra as intensidades da *TFD* da transmitância Óptica para cada potência utilizada a uma temperatura fixa de 27,9 °C.

Foi possível observar que as intensidades das frequências características são indepen-

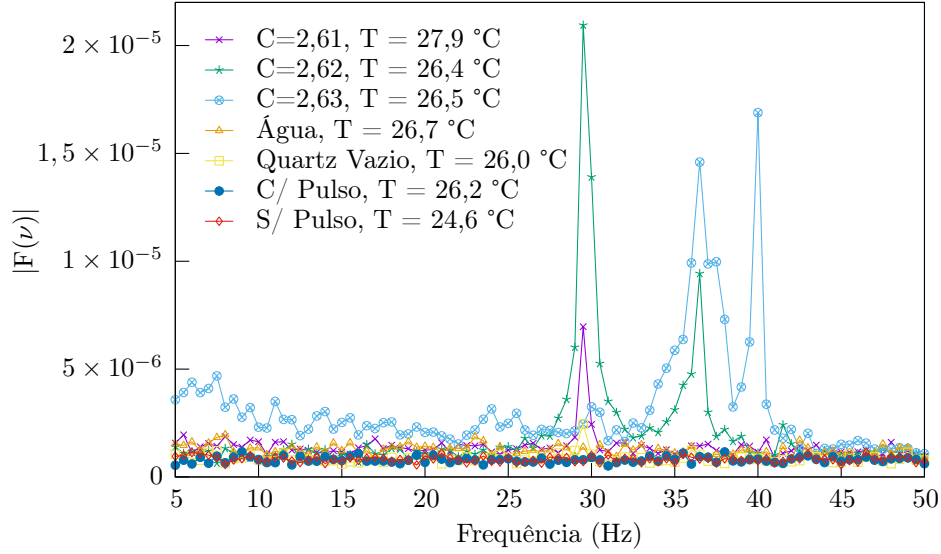


Figura 2.6: Amplitude da frequência característica da Transformada de Fourier Discreta, $|F(\nu)|$, da transmitância óptica induzida pela luz pulsada, para três concentrações relativas molares, $C = [KL]/[DeOH]$. Nenhum pico da *TFD* da transmitância óptica foi observado com água ou recipiente vazio. Para $C = 2,61$ a $\nu_1 = 29,5$ Hz; Para $C = 2,62$ a $\nu_1 = 29,5$ Hz e $\nu_2 = 36,5$ Hz; Para $C = 2,63$ a $\nu_1 = 36,5$ Hz e $\nu_2 = 40,0$ Hz. Sendo que ν_1 e ν_2 não têm dependência da temperatura.

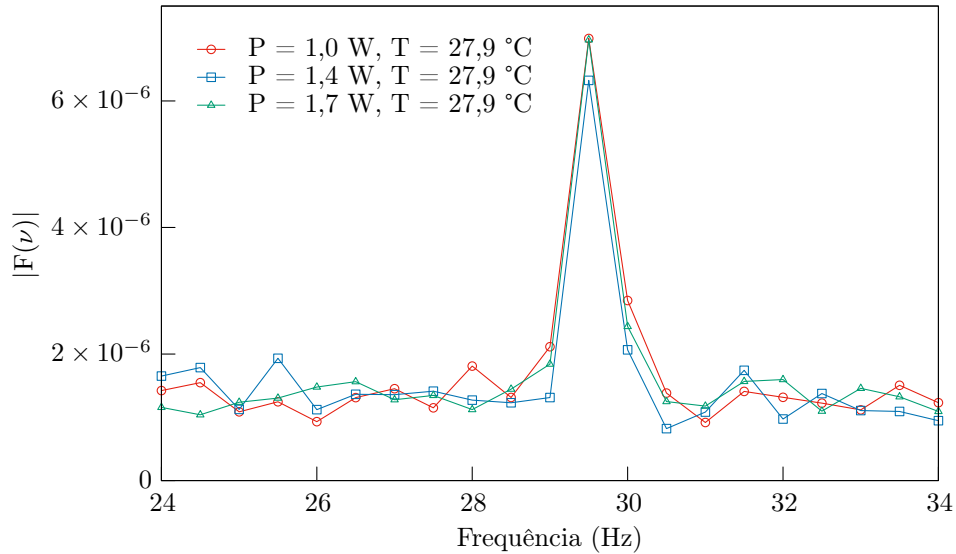


Figura 2.7: Intensidade da Transformada de Fourier discreta da transmitância óptica induzida pela luz em função da frequência, amostra de concentração de $C = [KL]/[DeOH] = 2,61$ e temperatura de $T = 27,9$ °C, variando a potência do laser de Excitação.

dentes da temperatura e da potência do laser de excitação, conforme observamos nas figuras 2.3, 2.4, 2.5 e 2.7. Essas frequências estão sendo interpretadas como uma evidência de alta correlação entre as micelas anisométricas (ou volumes de correlação) das

misturas liotrópicas.

Para as interpretações do fenômeno de efeito da indução de ordem por luz pulsada na fase isotrópica a ferramenta *TFD* teve uma expressiva importância, como foi discutido nesse tópico. Agora vamos analisar outra ferramenta que usamos no nosso trabalho para fazer algumas quantificações, a Função de Correlação.

2.2 Função de Correlação

Nesta seção, abordaremos o estudo da Função de Correlação que considera o grau de relação entre os dados. A Função de Correlação de uma medida pode ser temporal ou espacial. Quando fazemos a Correlação da mesma função chamamos de Autocorrelação. No nosso trabalho, pretendemos calcular a Autocorrelação da série temporal dos indivíduos e a Autocorrelação da rede, que tem caráter espacial, ocasionalmente pode ser que tratemos a Função Autocorrelação apenas de Função de Correlação.

Em uma medida pode-se retirar um conjunto de vários pontos, para relacionar esses pontos usamos a Função de Correlação, que é uma medida de semelhança entre dois pontos em função de um atraso, ou uma distância, entre eles. A Função de Correlação é uma ferramenta matemática utilizada para encontrar padrões ou repetições, ela mede o grau de correlação com uma variável. Quando a Correlação é consigo mesma, Autocorrelação, ela é uma medida que mostra quanto o valor de uma realização de uma variável está relacionada com os seus pontos vizinhos [64].

A equação para medir a Função Autocorrelação de um conjunto de pontos discretos, pode ser escrita da seguinte forma:

$$C(t') = \frac{1}{C(0)} \sum_{t=0}^{N-t'} (\phi(t) - \langle \phi \rangle) (\phi(t+t') - \langle \phi \rangle), \quad (2.7)$$

em que $\phi(t)$ é a série e $\langle \phi \rangle$ é o valor médio da série. Sendo que t não necessariamente precisa indicar o tempo, pode também ser usada como espaço. Note que o somatório vai até $N - t'$, sendo que quando tivermos $t' = 0$ estamos correlacionando os pontos com os mesmo pontos. Quando $t' = 1$ os pontos se relacionam com o seu primeiro vizinho.

Quando $t' = 2$ os pontos se relacionam com o seu segundo vizinho, e assim por diante.

Segundo a definição estatística, o valor da Função de Correlação está entre 1 (um) e -1 (menos um). Quando a distância, ou atraso, é zero, o valor da Correlação é 1 (um) (*correlação perfeita*), pois a variável está correlacionada com ela mesmo. Quando o valor for -1 (menos um), significa anti-correlação perfeita (*anti-correlação*), estão correlacionada de forma oposta. Como exemplo, dizemos que as funções correlacionadas estão defasadas de múltiplos de meio comprimento de onda. O valor 0 (zero) significa total ausência de correlação (*não há correlação*) [67].

2.2.1 Autocorrelação Temporal

A Função de Correlação, normalmente utilizada em processamentos digitais, permite que se analise o grau de irregularidade de um sinal. Uma forma de caracterizar a Função de Correlação é calcular o tempo característico τ . O tempo característico τ é extraído da Função de Correlação com o $Corr(f_1, f_2) = C(t = \tau) = k$, sendo que k é uma constante que pode variar de 0 à 1. Em nosso trabalho comparamos o mesmo sistema de dados e obtivemos valores do tempo característico da função de Autocorrelação.

Para coadjuvar no entendimento da Função de Correlação será apresentado um exemplo (ver a Figura 2.8). Neste exemplo usamos o valor da correlação com $k = 0,5$, ou seja, encontramos o tempo para a Função de Correlação diminuir 50% do seu valor do momento inicial. Este exemplo de aplicação da Função de Correlação usamos duas funções cosseno simples, para facilitar as interpretações, na qual, a função 1 é representada por $f_1(t) = \cos(1\pi t)$ na qual $\nu_1 = 0,5$ oscilações por u.a. e a função 2 é representada por $f_2(t) = \cos(2\pi t)$ na qual $\nu_2 = 1,0$ oscilação por u.a., conforme podemos observar a Figura 2.8.

Calculando a Autocorrelação das funções 1 e 2, usando o valor $k = 0,5$ em ambas as funções, obtemos os seguintes valores. A Autocorrelação de $f_1(t)$ é $Corr(f_1, f_1) = C(\tau = 0,2522) = 0,5$, então, o tempo característico $\tau_1 \approx 0,25$ para $k = 0,5$. A Autocorrelação de $f_2(t)$ é $Corr(f_2, f_2) = C(\tau = 0,146146) = 0,5$, então, o tempo característico $\tau_2 \approx 0,15$ para $k = 0,5$.

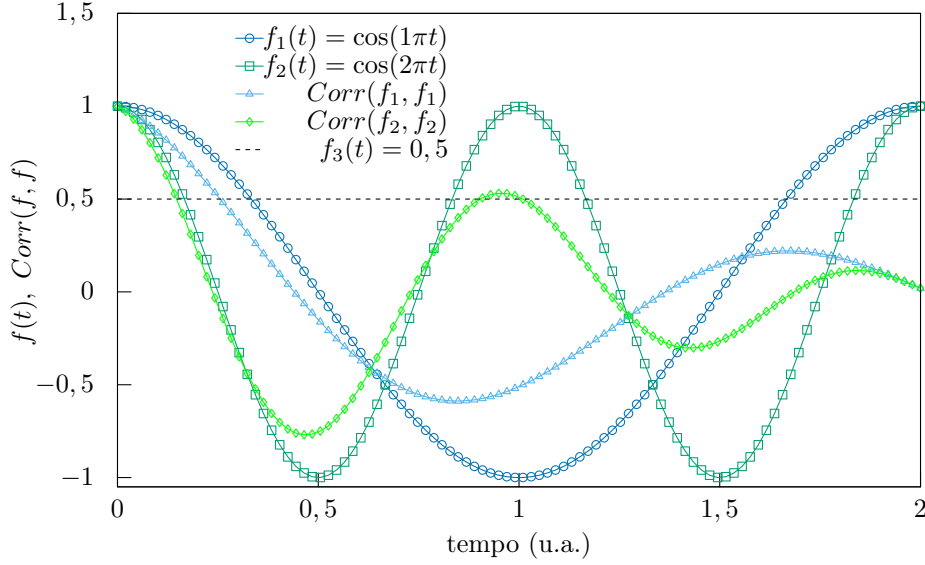


Figura 2.8: Duas funções cossenos no tempo de 0 à 2 unidades arbitrárias com 100 pontos e Autocorrelação das funções cossenos. A linha azul escuro representa a função 1, linha verde escuro representa a função 2, linha azul claro representa a Autocorrelação da função 1 e a linha verde claro representa a Autocorrelação da função 2.

Analisando os tempos característicos das funções de Correlação, observamos que $\tau_1 > \tau_2$, o que indica que a Autocorrelação da função 1 decresce no tempo mais lentamente que Autocorrelação da função 2, ou seja, os pontos da função 1 estão mais correlacionados, como é possível observar na Figura 2.8. Assim, o fato de os pontos estarem mais correlacionados indica que a função 1 oscila menos que a função 2, sendo obvio esse resultado, se analisarmos as funções cossenos e suas frequências (ν). Então podemos tirar informações das funções de Correlações por meio do tempo característico, sendo que, quanto maior o τ menor será a frequência de oscilação do sistema e vice-versa.

2.2.2 Autocorrelação Espacial

Para quantificar nossos estudos também utilizamos a ferramenta Função de Correlação Espacial. Para esse estudo é necessário apresentar algumas grandezas. Antes introduziremos algumas notações. Tomamos $\mathcal{F}\{f(t)\}$ para representar a transformada de Fourier da função $f(t)$. Esta notação é equivalente a $F(\omega)$, ou seja, $\mathcal{F}\{f(t)\} = F(\omega)$. De forma análoga, a representação da transformada de Fourier inversa é $\mathcal{F}^{-1}\{F(\omega)\} = f(t)$.

Vamos analisar o comportamento espacial de um sistema. A função $\phi(\vec{r})$ é uma gran-

deza que depende da posição num determinado tempo, sendo que, neste trabalho, ela assume os valores de 0 se o sítio estiver vazio, e 1, 2 e 3 para as espécies A, B e C, respectivamente. Calculamos a média espacial $\langle \phi \rangle$ e, subtraindo a função de sua média, obtemos,

$$\varphi(\vec{r}) = \left(\phi(\vec{r}) - \langle \phi \rangle \right). \quad (2.8)$$

Fazendo a transformada de Fourier na função $\varphi(\vec{r})$, chegamos a seguinte relação,

$$\varphi(\vec{k}) = \mathcal{F}\{\varphi(\vec{r})\} = \mathcal{F}\{\phi(\vec{r}) - \langle \phi \rangle\}. \quad (2.9)$$

Vamos introduzir uma nova grandeza chamada de densidade espectral $S(\vec{k})$, conhecida também como fator de estrutura, que pode ser escrita como,

$$S(\vec{k}) = \varphi(\vec{k})\varphi^*(\vec{k}), \quad (2.10)$$

a densidade espectral é a multiplicação da transformada de Fourier da função $\varphi(\vec{r})$ pelo seu complexo conjugado.

A Função de Correlação contínua das funções $f_1(t)$ e $f_2(t)$ é dada por:

$$Corr(f_1, f_2) = \int_{-\infty}^{+\infty} f_1(\tau)f_2(\tau + t)d\tau. \quad (2.11)$$

Fazendo a transformada de Fourier da equação (2.11) e usando a propriedade da *transformada da correlação* [46] chegamos à seguinte equação:

$$\mathcal{F}\{Corr(f_1, f_2)\} = F_1(-\omega)F_2(\omega) = F_1^*(\omega)F_2(\omega). \quad (2.12)$$

Consideramos que as funções $f_1(t)$ e $f_2(t)$ são reais, nas duas equações anteriores, pois se forem complexas a correlação é definida com f_1^* em vez de f_1 na equação (2.11) e a equação (2.12) deixa de ser válida.

Considerando que as funções $f_1(t)$ e $f_2(t)$ são iguais na equação (2.12), é possível verificar que há uma semelhança com a equação (2.10), e podemos calcular a Função Au-

toacorrelação Espacial a partir da transformada de Fourier inversa da densidade espectral, como a seguir,

$$C(\vec{r}') = \frac{\mathcal{F}^{-1}\{S(\vec{k})\}}{C(0)} , \quad (2.13)$$

em que $C(\vec{r}')$ é a Função Autocorrelação Espacial, que depende de uma variável vetorial, e $C(0)$ é o fator de normalização. A conversão para uma variável escalar é dada pela equação (2.14),

$$C(r') = \sum_{|\vec{r}'|=x+y} \frac{C(\vec{r}')}{\min(2N - (x + y + 1), x + y + 1)} , \quad (2.14)$$

em que x e y são as coordenadas espaciais.

Uma forma de caracterizar a Função Autocorrelação Espacial é calcular o tamanho médio das estruturas l . O tamanho médio das estruturas l é extraído da Função Autocorrelação com o $Corr(f, f) = C(r' = l) = k$, sendo que k é uma constante que pode variar de 0 a 1. De forma análoga que calculou-se o valor de τ , como mostrado no exemplo anterior da Figura 2.8. Calcula-se o valor de k e com esse dado fazer a análise pertinente.

Após a apresentação das ferramentas matemáticas, *TFD* e Função de Correlação, introduziremos a seguir os estudos do Modelo do Jogo *RPS* Estocástico com Mobilidade Direcionada.

Capítulo 3

O Modelo do Jogo *RPS* Estocástico com Mobilidade

Neste capítulo mostraremos um sistema que descreve a relação predador-presa com interações cíclicas usando as ações de predação, reprodução e mobilidade Direcionada [12]. Visando melhorar a compreensibilidade deste modelo vamos representar os três elementos pelas letras A , B e C , semelhante aos elementos do Jogo *RPS*. O tipo de interação entre as espécies é a predação, o elemento A interage com B , B interage com C e por fim, C interage com A , fechando o ciclo.

Utilizamos neste modelo uma rede quadrada de $\mathcal{N} \times \mathcal{N}$ sítios, com condições de contorno periódicas. Podemos exemplificar essas condições de contorno da seguinte forma: os sítios da rede na parte inferior estão ligados com os sítios da parte superior da mesma coluna e vice-versa, os últimos sítios da direita estão ligados com da esquerda da mesma linha e vice-versa. As condições iniciais são formadas por sorteios aleatórios na rede, na qual cada sítio da rede contém uma das três espécies ou está vazio.

Consideramos três elementos móveis A , B e C , distribuídos em uma rede espacial, na qual cada elemento passa a realizar ações com seus vizinhos mais próximos, no caso da mobilidade Direcionada usamos a vizinhança de Moore conforme apresentado na Figura 1.9, considerando o modelo do Jogo *RPS*. A evolução temporal dessa rede é contada pelo número de ações ocorridas na rede: a cada $\mathcal{N}^2$ ações, passo de Monte Carlo (MCs), é

contada como uma geração, ou seja, $\Delta t = 1$ geração é o tempo equivalente para que ocorram $\mathcal{N}^2$ interações. Essas ações podem ser: reproduzir, predar e movimentar, e elas são regidas por alguns processos necessários, como descrito [7, 22]:

- É escolhido um sítio da rede aleatoriamente e o elemento que pertencer a esse sítio recebe o nome de indivíduo ativo, é ele que irá realizar a ação. Caso o sítio esteja vazio, é realizado um novo sorteio.
- Um dos primeiros vizinhos (neste trabalho usamos a vizinhança de Moore) é sorteado ao acaso, esse é chamado de indivíduo passivo, pois é quem sofre a ação do vizinho.
- É sorteada a ação, que pode ser: predação, reprodução e mobilidade. Cada uma dessas ações tem uma probabilidade. No nosso caso, estamos utilizando a probabilidade de predação $pp = 0,2$, a probabilidade de reprodução $pr = 0,2$ e probabilidade de mobilidade $pm = 0,6$, as mesmas usadas na referência [3], para podermos comparar posteriormente os dados.
- Caso seja sorteada a ação reprodução, é verificado se o sítio do vizinho passivo está vazio, caso sim, o sítio vazio se torna um sítio ocupado por um mesmo indivíduo ativo, conforme a Figura 3.1. Caso não, nada acontece e não é contabilizada a ação para a geração na evolução temporal.

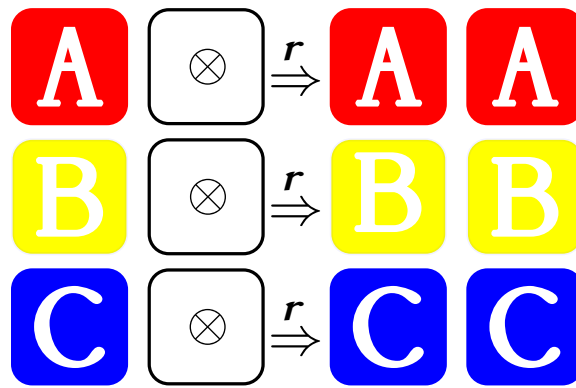


Figura 3.1: A figura ilustra como são as regras da reprodução.

- Caso seja sorteada a ação predação, é verificado se o indivíduo passivo é sua presa. Caso sim, o sítio do passivo se torna um sítio vazio, conforme Figura 3.2. Caso não,

nada acontece e não é contabilizada a ação para a geração na evolução temporal, e começa o sorteio do início tudo novamente.

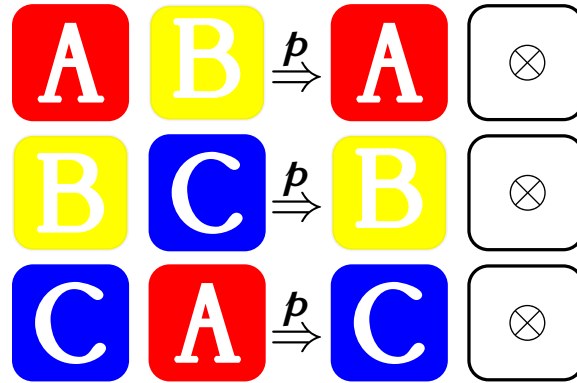


Figura 3.2: A figura ilustra como funciona a predação.

- Caso seja sorteada a ação mobilidade, (as regras de escolha do vizinho passivo na mobilidade Direcionada serão detalhadas na subseção seguinte), o indivíduo ativo troca de posição com o passivo, conforme Figura 3.3. Nota-se que não faz diferença se o indivíduo passivo for vazio ou qualquer espécie.

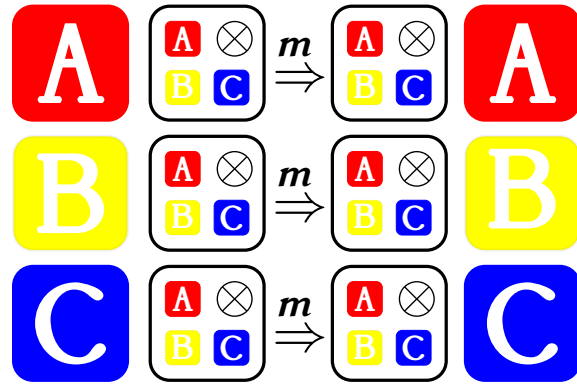


Figura 3.3: A figura ilustra como funciona a mobilidade.

Neste trabalho, vale ressaltar que foi utilizado o modelo de May-Leonard no qual a reprodução e a predação ocorrem de forma independente. Pois, no modelo de Lotka-Volterra, as ações predação e reprodução ocorrem de maneira simultânea, ou seja, sempre que houver predação haverá uma reprodução.

Agora introduziremos a mobilidade Direcionada, com detalhes, pois seu procedimento é mais elaborado.

3.1 O Modelo do Jogo *RPS* Estocástico com Mobilidade Direcionada

Nesta seção será pormenorizado o modelo do Jogo *RPS* estocástico com mobilidade Direcionada [12], principal objetivo desta parte do trabalho. A modificação do modelo do Jogo *RPS* foi realizada na regra da mobilidade. Essa nova regra foi denominada como mobilidade Direcionada, na qual as espécies se movem seguindo a direção associada ao grande número de densidade de presas ao seu arredor, ou seja, na sua vizinhança. A mobilidade Direcionada pode ser usada para simular o movimento de um predador, que espreita ou fareja sua presa e se move em direção aos seus alvos e, de alguma forma, pode contribuir para afetar a diversidade.

A mobilidade Direcionada acontece da seguinte forma: uma região de raio r_c , que chamamos de raio de corte, em torno do indivíduo ativo é escolhida. Nesta região, identifica-se os possíveis alvos de predação. A direção da mobilidade é dada pelo vetor $\vec{r}$ que prioriza a maior concentração de presas que estão mais próximas dele, conforme Figura 3.4, ponderada por uma função gaussiana que discutiremos a seguir.

Em outros trabalhos [3, 6, 7], o indivíduo comuta posição com seu vizinho sorteado aleatoriamente, usando a vizinhança de von Neumann. Em nosso trabalho o indivíduo comuta com um dos seus oito primeiros vizinhos, ou seja, vizinhança de Moore, na direção do vetor $\vec{r}$ (essa é principal mudança realizada no modelo do Jogo *RPS*, deixando-o mais realista e mostrando o seu efeito sobre a diversidade).

A mobilidade Direcionada é ilustrada na Figura 3.4 para o caso do raio de $r_c = 4$. Dado a ciclicidade do modelo do Jogo Pedra-Papel-Tesoura, mobilidade Direcionada implica que os indivíduos sempre preferem se deslocar para regiões em que regem, isto é, escolhendo moverem-se para áreas onde eles dominam.

As grandezas definidas à seguir serão utilizadas no cálculo da mobilidade Direcionada que serão discutidas ao longo deste tópico.

- $\vec{r}$ - Vetor da mobilidade Direcionada;
- $\vec{r}_i$ - Vetor da distância do seu alvo i ;

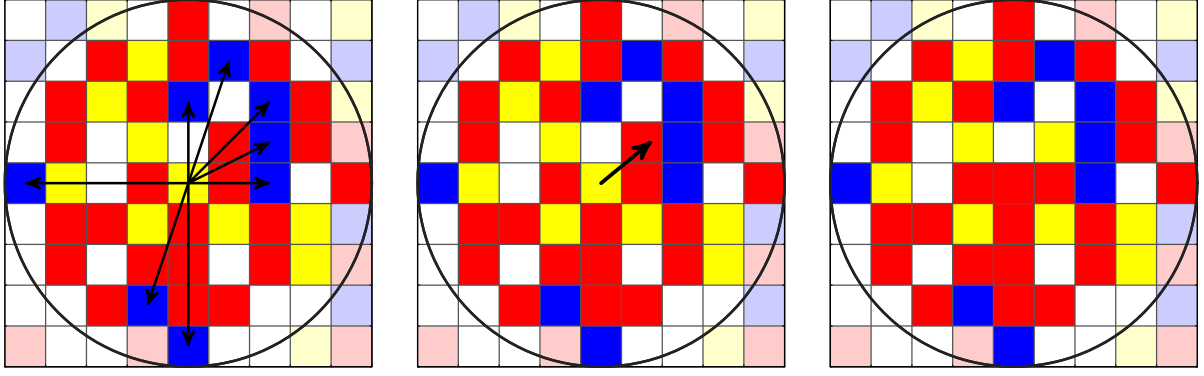


Figura 3.4: A figura é uma ilustração do processo que ocorre a mobilidade Direcionada, sendo a figura da esquerda que identifica os possíveis alvos de predação do indivíduo ativo no centro do círculo euclidiano de raio r_c . A figura do meio ilustra a mobilidade Direcionada, ou seja, direção que o indivíduo central irá se mover. A figura da direita nos mostra a mobilidade Direcionada realizada.

- $f(r_i)$ - Função Distribuição, referente a influência que a distância do alvo i causa no $\vec{r}$;
- a - Parâmetro que controla o alcance máximo da mobilidade Direcionada;
- r_c - Raio de Corte.

Observando a ilustração à esquerda da Figura 3.4, temos as direções dos possíveis alvos de predação, indicados por $\vec{r}_i$, do indivíduo ativo no centro do círculo de raio r_c . Para ocorrer a mobilidade Direcionada houve necessidade de se fazer uma operação com os vetores $\vec{r}_i$ para que resultasse na direção da maior concentração dos alvos de predação que estão próximos da espécie sorteada, ou seja, no centro da circunferência de r_c , sendo que se somar os vetores $\vec{r}_i$ o resultado nem sempre nos fornecerá a maior densidade, pois o maior vetor $\vec{r}_i$ está mais longe da presa.

Uma saída para esse problema foi escolher uma função de distribuição, que favorecem as presas mais próximas. A Figura 3.5 descreve o decaimento da influência que a distância do alvo i tem sobre o vetor que resulta na direção da maior densidade do alvo de predação, ou seja, o vetor da mobilidade Direcionada.

Utilizamos a função gaussiana para determinar o decaimento da influencia do alvo i sobre o vetor $\vec{r}$, conforme a Figura 3.5. Na função exponencial subtraímos o número 1 (um) da distância do alvo i ficando $\exp(-(r_i - 1)^2/a)$. Isso é importante para que as

curvas iniciassem todas do mesmo ponto, ou seja, inicia no ponto 1 da ordenada, conforme mostra a Figura 3.5.

O cálculo desse vetor $\vec{r}$ é expresso na seguinte equação:

$$\vec{r} = \sum_{i=1}^k f(r_i) \vec{r}_i, \quad (3.1)$$

em que $|\vec{r}_i|$ é a distância entre os concorrentes, e k representa o número de possíveis alvos de predação dentro da círculo de raio r_c . Além disso, a função $f(r_i)$ é definida por,

$$f(r_i) = \exp\left(\frac{-(r_i - 1)^2}{a}\right), \quad (3.2)$$

na qual a é um parâmetro que controla o alcance máximo do raio de corte r_c na mobilidade Direcionada. Em nossas simulações, assumimos $a = 2^l$, onde $l=0, 1, 2, \dots, 6$, e raio de corte $r_c = r_c(a)$ de modo $f(r_i > r_c) = 0$. A Tabela 3.1 mostra os parâmetros que controlam os raios de corte e os respectivos valores de r_c , usado em nossas simulações.

Tabela 3.1: Os parâmetros a e seus respectivos valores dos raios de corte r_c .

$a = 1$	2	4	8	16	32	64
$r_c = 4$	5	6	8	10	14	19

Conforme os valores utilizados na Tabela 3.1, é possível notar na Figura 3.5 que se utilizar um raio de interação maior que r_c , ou seja $r_i \geq r_c$, o comportamento das curvas das gaussianas não influenciam no valor do vetor da mobilidade Direcionada. Então, para o caso de $r_i > r_c$, consideramos $f(r_i) = 0$ pois os valores de $f(r_i) < 1 \times 10^{-2}$.

O modelo estocástico é caracterizado por meio das interações de mobilidade, predação e reprodução, lembrando que em nosso trabalho usamos as probabilidades $m = 0,6$, $r = 0,2$ e $p = 0,2$, respectivamente. As probabilidades são as mesmas para todas as espécies. Foram usados esses valores para que ao longo do trabalho comparássemos os resultados obtidos das mobilidades Direcionada e Padrão [3], sendo que os indivíduos do caso Padrão se movem aleatoriamente e na mobilidade Direcionada se movem na direção da maior concentração de presas.

As simulações são feitas por 15.000 gerações, com as primeiras 5.000 gerações descar-

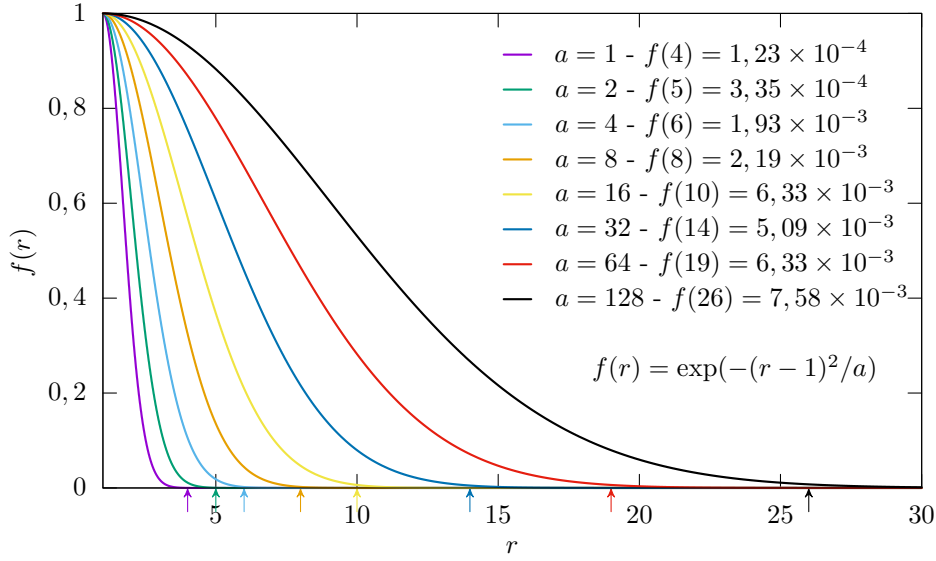


Figura 3.5: As curvas apresentadas na figura são da função gaussiana, elas são para determinar o decaimento da influencia do alvo i sobre o vetor da mobilidade Direcionada ($\vec{r}$), cada curva representa um valor para o parâmetro que controla o alcance máximo da mobilidade Direcionada (a) que corresponde a um Raio de Corte (r_c).

tadas, permitindo que todas as investigações sejam implementadas depois da formação dos padrões.

Até aqui, foi definido o sistema e mostrado como as regras devem ser implementadas para gerar a evolução do tempo e o comportamento espacial. De agora em diante, analisaremos os resultados.

3.2 Resultados

Mostramos os resultados obtidos por meio da aplicação da nossa modelagem, ou seja, modelo do Jogo *RPS* estocásticos com mobilidade Direcionada. Relatamos as formação de padrão, o comportamento temporal e espacial na sequência.

3.2.1 Formação de Padrão

Inicialmente foi considerada a evolução de longo prazo do sistema, com mobilidade Padrão e Direcional, controlada por vários valores distintos de a .

A Figura 3.6 exibe os padrões obtidos para uma rede quadrada de tamanho 1.000^2 após 20.000 gerações, para a mobilidade Padrão e para vários valores de a . É possível

notar, na Figura 3.6, que o aumento de a muda os padrões espirais, com a formação de grupos de sítios vazios. Isso acontece porque os indivíduos entram em regiões dominadas por possíveis presas, movendo-se perpendicularmente à interface de espaços vazios que separam os braços em espiral. Eles se movem para a direção com uma maior densidade de possíveis alvos de predação. Como consequência, ilhas de locais vazios crescem ao longo dos limites entre os braços espirais.

O aumento do raio de corte provoca o alargamento das áreas médias ocupadas pelos domínios. Se a área dos domínios for da mesma ordem, ou maior, do que o tamanho da rede, a probabilidade de extinção da espécie aumenta drasticamente. Como resultado, apenas uma espécie sobrevive, uma vez que a mobilidade Direcionada diminui as chances de coexistência de espécies.

Os resultados apresentados na Figura 3.6 mostram que a inclusão do comportamento da mobilidade Direcionada muda a maneira como as espécies se organizam no espaço.

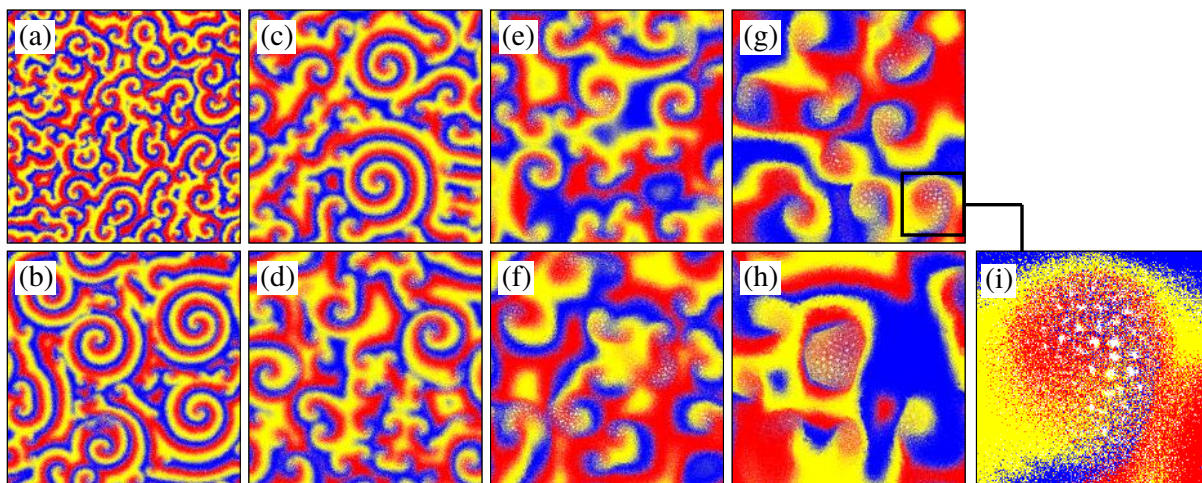


Figura 3.6: Começando de cima para baixo e da esquerda para a direita, para ilustrar os padrões espaciais que surgem no caso com mobilidade Padrão (*std.*), o painel (a), e com mobilidade Direcional para os valores $a = 1, 2, 4, 8, 16, 32$ e 64 , representados por (b) até (h), respectivamente. O painel (i) mostra as ilhas de sítios vazios presentes na região selecionada do instantâneo da simulação para $a = 32$.

As ilustrações dos padrões espaciais no decorrer do tempo, conforme a Figura 3.6, sugerem que investiguemos a evolução temporal e espacial das espécies. Portanto, na seção seguinte, começamos a focar em algumas características temporais dos sistemas.

3.2.2 Comportamento Temporal

Neste ponto investigamos alguns recursos da evolução temporal do sistema. Com este objetivo, consideremos primeiro como a abundância de uma determinada espécie muda no tempo. Como todas as espécies desempenham um papel semelhante, iremos nos concentrar, num primeiro momento, na densidade temporal do número de espécie A que denotamos por $\rho_A(t)$.

A Figura 3.7 mostra como a abundância da espécie A muda ao longo do tempo. É interessante observar que quanto maior o parâmetro a que controla o raio de corte r_c maior é a oscilação das espécies, ou seja, há uma flutuação na população das espécies e isso nos fornece um indicativo de que aumentando o parâmetro a pode afetar a estabilidade da coexistência das três espécies. Os dados foram coletados começando a contar o tempo após 5.000 gerações, lembrando que todas as simulações são feitas por 15.000 gerações e descartadas as primeiras 5.000 gerações, viabilizando que todas as análises sejam feitas depois que se formaram os padrões.

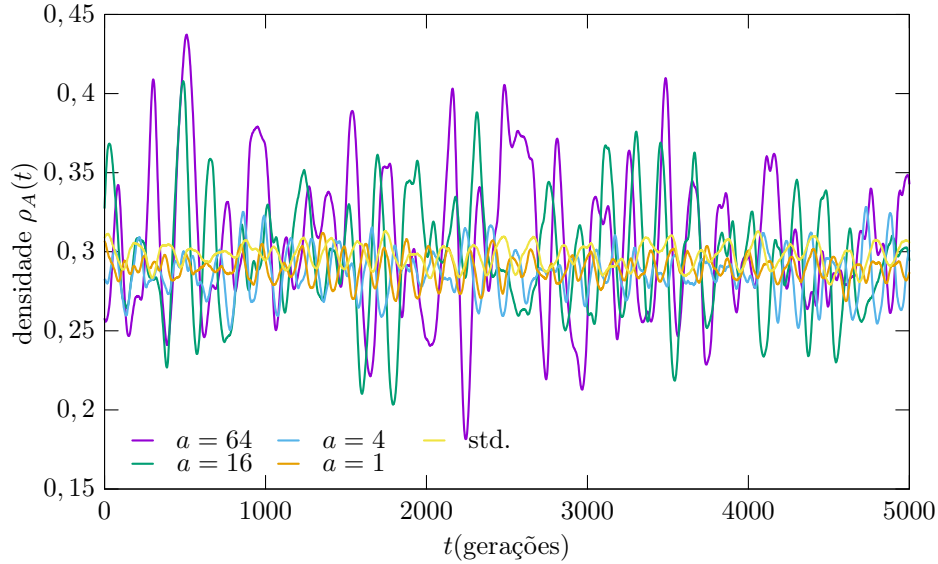


Figura 3.7: A densidade temporal do número de espécie A em função do tempo (gerações), para a mobilidade Direcionada e Padrão, com diferentes valores do parâmetro a .

O conjunto de abundância de todas as espécies é mostrado no diagrama ternário na Figura 3.8 para vários valores de a . Esta figura representa um diagrama ternário que indica as densidades de três espécies no tempo, para cada lado do diagrama representa a

densidade de uma espécie, ou seja, se escolhermos um ponto sobre a linha que representa as densidades das espécies para um determinado valor de a teremos a proporção de cada espécie em cada lado do gráfico.

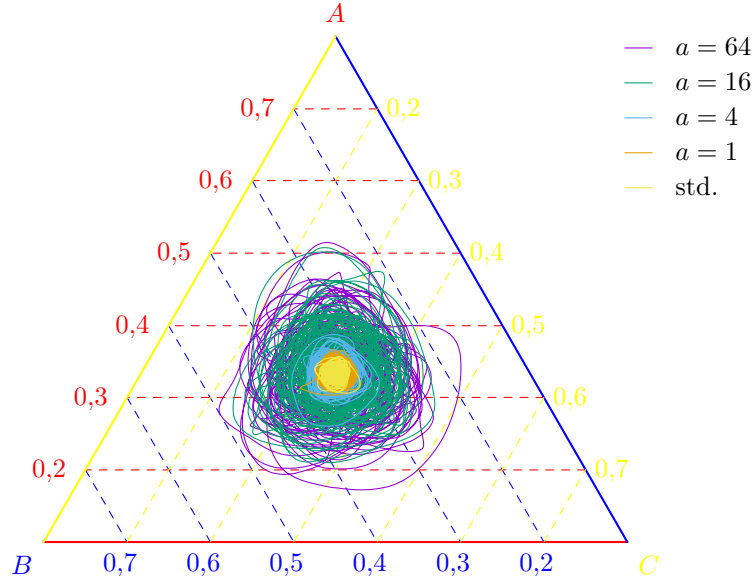


Figura 3.8: O diagrama ternário ilustra a evolução temporal da competição de três espécies com vários valores de a .

Com os resultados apresentados pelas Figuras 3.7 e 3.8, fica claro que a flutuação no tamanho da população aumenta à medida que o valor de a cresce, ou equivalentemente aumentar o valor de r_c . No entanto, nenhuma espécie desaparece, uma vez que o tamanho médio do domínio (aumenta com valor de a) é menor do que o tamanho da rede. Portanto, para um raio de interação maior, as flutuações podem levar à extinção de espécies.

A fim de investigar ainda mais a evolução temporal das espécies, fizemos uma análise de Fourier da densidade $\rho(t)$. Seguindo as Referências [8, 14, 68, 69] e com base nos argumentos discutidos anteriormente, apresentamos a equação (3.3) da transformada de Fourier Discreta,

$$\rho(\nu) = \frac{1}{N} \sum_{n=0}^{N_G-1} \rho(t) \cdot e^{-2\pi i \nu t}, \quad (3.3)$$

em que $\nu \rightarrow$ frequência com $n = [0, N_G - 1]$ e $N_G = 10.000$ gerações. Calculamos a transformada de Fourier Discreta no conjunto de dados da densidade temporal do número de indivíduos de uma determinada espécie $\rho(t)$, sendo que está no domínio do tempo

e encontramos a transformada no domínio da frequência (ν). A Figura 3.9 mostra a densidade espectral para a abundância correspondente à espécie A , pois todas espécies tem um comportamento semelhante, com os resultados representados por uma média de 100 simulações com diferentes condições iniciais.

Observamos que para cada valor do parâmetro a obtivemos uma frequência característica diferente da densidade temporal do número de indivíduos de uma determinada espécie. A amplitude da frequência característica é maior conforme aumenta o valor do parâmetro a , isso só reforça o que foi mostrado na Figura 3.7: maior a flutuação, maior deve ser a amplitude. Denominamos essa frequência característica de frequência de pico ν_p , embora ν_p diminua com o aumento de a , ou seja, implica que as espécies demoram mais tempo para decair, isso pode ser demonstrado com a função Autocorrelação.

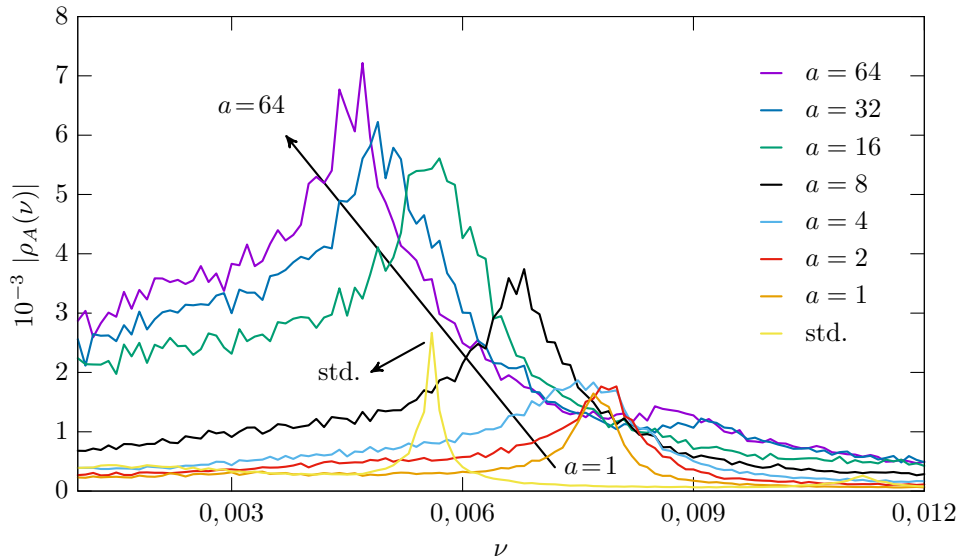


Figura 3.9: A densidade espectral definida na equação (3.4) é mostrada em termos da frequência (ν) para vários valores do parâmetro a .

Usando outro estudo relacionado às interpretações dos dados, que se refere ao comprimento de correlação temporal τ , o qual é extraído da função de Autocorrelação, como $C(t = \tau) = 1/2$, que é o tempo para a Autocorrelação diminuir para metade do seu valor do momento inicial, de acordo com as referências. [8, 13, 70, 71], apresentamos a função de

Autocorrelação na seguinte forma,

$$C_{AA}(t') = \frac{1}{C_{AA}(0)} \sum_{t=0}^{N_G-t'} (\rho_A(t) - \langle \rho_A \rangle) (\rho_A(t+t') - \langle \rho_A \rangle), \quad (3.4)$$

na qual $\langle \rho_A \rangle$ é a média da abundância $\rho_A(t)$, para a espécie A . Usamos equação (3.4) para calcular a Autocorrelação exibida na Figura 3.10 no caso da mobilidade Padrão e Direcionada, para vários valores de a . Além disso, a inserção na Figura 3.10 mostra como o tempo de correlação varia de acordo com o parâmetro a . Isso mostra que o tempo de correlação aumenta à medida que a aumenta, ou seja, maior o tempo de τ menor a frequência de pico ν_p , como comprovado anteriormente.

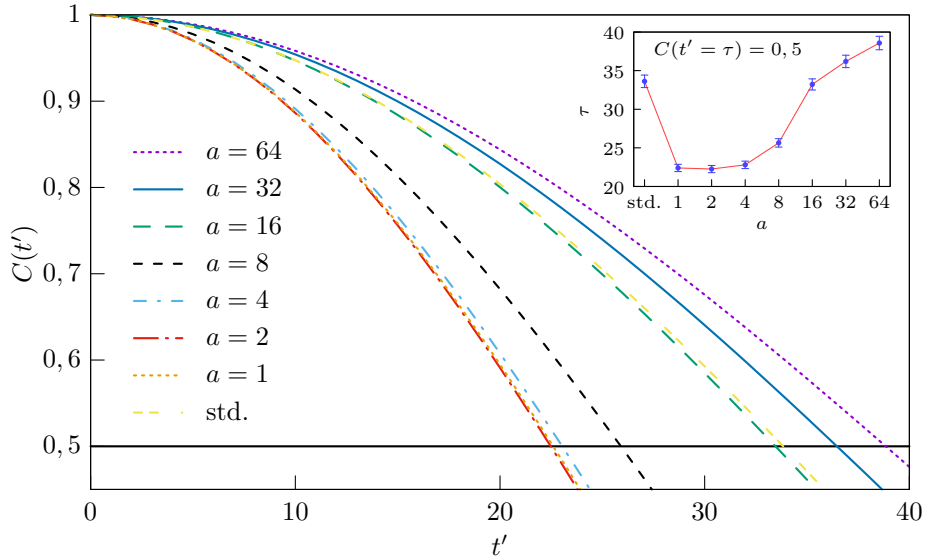


Figura 3.10: Retrata a função Autocorrelação temporal para vários raios de interação. O quadro superior a direita da figura mostra o comprimento de correlação como uma função de a .

Após a análise do comportamento temporal, do modelo do Jogo *RPS* estocásticos com mobilidade Padrão e Direcionada com vários raios de corte, voltamos a atenção para o comportamento espacial desse modelo, apresentado a seguir.

3.2.3 Comportamento Espacial

Trataremos aqui da função Autocorrelação Espacial. Chamamos a atenção para o comportamento espacial do sistema. Para quantificar esse comportamento, relembremos os detalhes da subseção da Correlação Espacial apresentada no Capítulo 2. Definimos

uma função que descreva a posição de cada indivíduo da rede $\phi(\vec{r})$. Aqui, usamos 0 para os sítios vazios, e 1, 2 e 3 para as espécies A , B e C , respectivamente.

Usando a função de Autocorrelação espacial, equação (2.14), calculamos a Autocorrelação de (ρ_A) e chegamos à Figura 3.11.

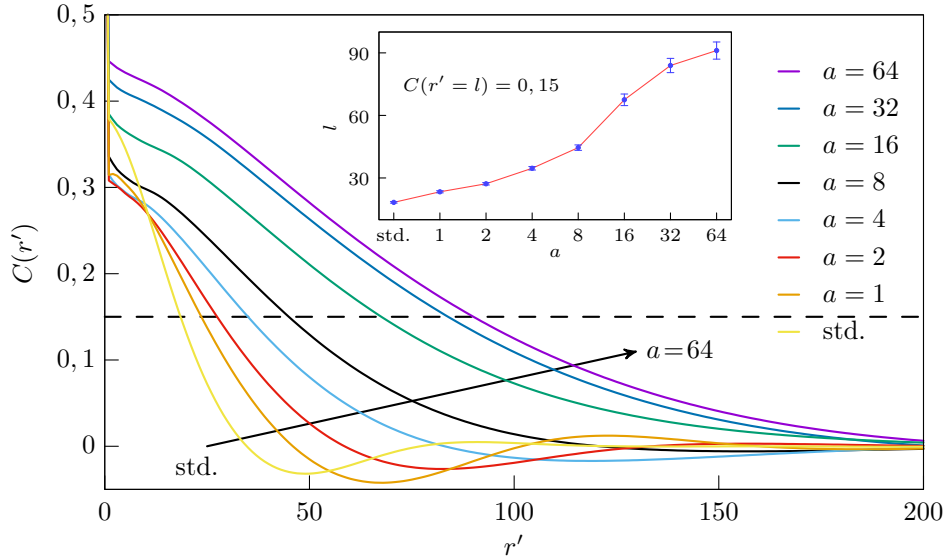


Figura 3.11: A função de Autocorrelação espacial é mostrada para vários valores da mobilidade. O quadro inserido na parte superior da figura mostra o comprimento característico em função de a .

A Figura 3.11 mostra a Autocorrelação espacial $C(r')$ para as mobilidades Padrão e Direcionada para vários valores do parâmetro a . Note ainda que há uma queda abrupta nas autocorrelações do primeiro para o segundo ponto. Essas curvas decrescem de $C(0) = 1$ para aproximadamente $C(1) \sim 0,35$, devido ao fato da função $\phi(\vec{r})$ ser definida por valores discretos.

A Figura 3.11 mostra um gráfico inserido que expõe o comprimento característico l que definimos como $C(r' = l) = 0,15$, aproximadamente 50% do valor de $C(1)$. Os resultados mostram que o comprimento l aumenta à medida que um aumenta o valor de a . Este fato aparece claramente na Figura 3.6, uma vez que se observa o alargamento das regiões coloridas que identificam as espécies distintas no sistema à medida que a aumenta.

Um fato para ser observado é a relação da rede, verificamos se o tamanho da rede, ($\mathcal{N}^2$ sítios), influencia no resultado da mobilidade Direcionada, ou seja, tem consequência na coexistência das espécies. Realizamos várias simulações com diversos tamanhos de

rede, para verificar a influência do tamanho da rede. Essas simulações foram tanto para a Autocorrelação Temporal como a Autocorrelação Espacial, como mostram as figuras 3.12 e 3.13 respectivamente.

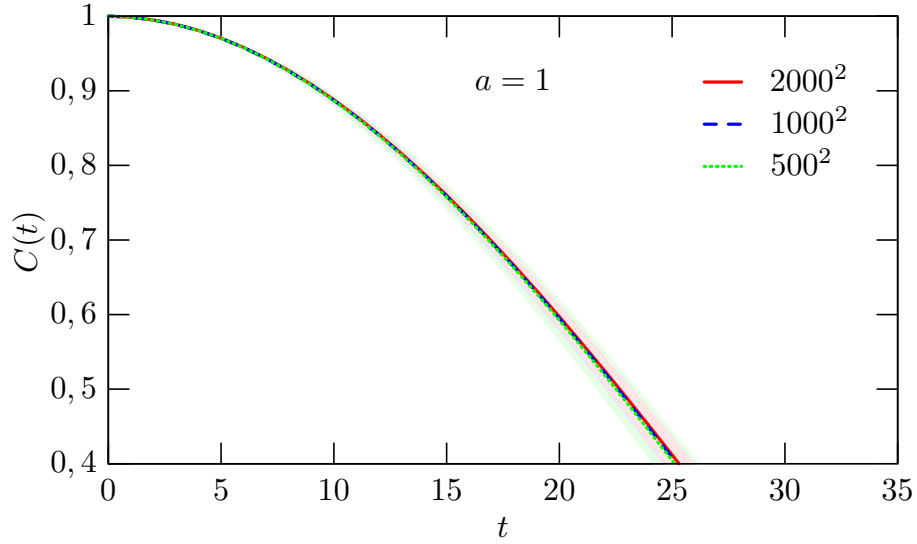


Figura 3.12: A função de Autocorrelação temporal de vários tamanho de rede, com a mobilidade Direcionada e com $a = 1$. A margem de erro é a área sombreada em torno das funções.

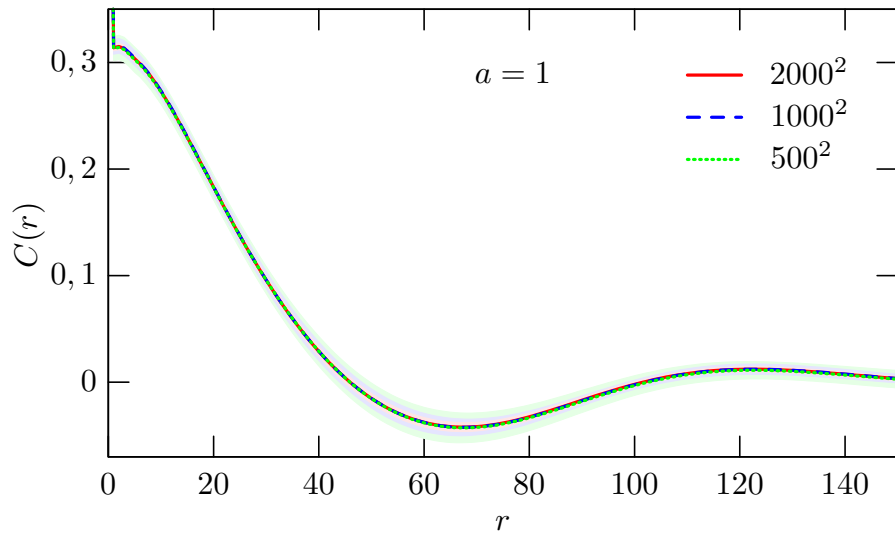


Figura 3.13: A função de Autocorrelação espacial de vários tamanho da rede, com a mobilidade Direcionada e com $a = 1$. A margem de erro é a área sombreada em torno das funções.

As figuras 3.12 e 3.13 mostram que nas funções de Autocorrelação Temporal e Espacial os resultados não mudam significativamente seus valores com a mudança do tamanho da

rede se $\mathcal{N}^2/a$ for suficientemente grande.

3.3 Mobilidade Versus Coexistência

Na seção anterior examinamos como os sistemas mudam no tempo e alteram as características espaciais quando variamos o parâmetro a que controla a mobilidade Direcionada. Agora estudamos o impacto da mobilidade Direcional na coexistência de espécies. Para este propósito, executamos um grande número de simulações com redes de 100^2 e 200^2 sítios com $a = 1, 2, 4$ e 8 .

Apresentamos alguns parâmetros auxiliares p' , r' e m' e reescrevemos as probabilidades de predação p , reprodução r e mobilidade m respectivamente, para encontrarmos o parâmetro da mobilidade M , como a seguir:

$$p = \frac{p'}{(p' + r' + m')}, \quad (3.5)$$

$$r = \frac{r'}{(p' + r' + m')}, \quad (3.6)$$

$$m = \frac{m'}{(p' + r' + m')}, \quad (3.7)$$

As somas de $p + r + m = 1$.

Caracterizamos $p' = r' = 1$, o parâmetro mobilidade pode ser escrito da seguinte forma:

$$M = \frac{m'}{(2\mathcal{N}^2)}, \quad (3.8)$$

na qual M é o parâmetro da mobilidade [1]. A equação (3.8) é proporcional à área típica explorada por um indivíduo, por unidade de tempo [3].

O resultado da mobilidade Padrão está de acordo com os resultados obtidos nas Referências. [3, 9, 15], enquanto o resultado da mobilidade Direcionada com $a = 1$ mostra que a mobilidade crítica diminui quando a mobilidade Direcionada é assumida. Os dados da

Figura 3.14 foram retirados da média de mais de 20.000 simulações para redes com 100^2 sítios e da média de mais de 1.000 simulações para grades com 200^2 sítios.

O nosso objetivo é analisar a probabilidade de extinção, ou seja, a probabilidade de extinção de duas espécies em função de M . Os resultados mostrados na Figura 3.14 indicam as linhas verticais das mobilidades críticas, sendo que acima do valor da mobilidade crítica a probabilidade de extinção se aproxima de 1. No caso da mobilidade Padrão o valor é $M_c = (5.5 \pm 0.5) \times 10^{-4}$ e no caso da mobilidade Direcionada usando o parâmetro $a = 1$ o valor é $M_c = (2.5 \pm 0.5) \times 10^{-4}$.

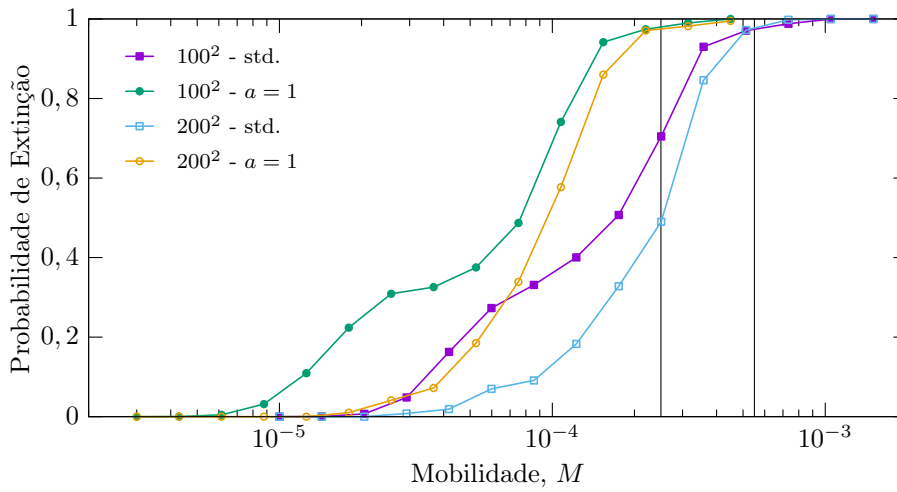


Figura 3.14: A probabilidade de extinção em função da Mobilidade M , para os casos da mobilidade Padrão e mobilidade Direcionada com $a = 1$, para redes com 100^2 e 200^2 sítios.

Os resultados apresentados na Figura 3.14 mostram que $a = 1$ as espécies são extintas em um valor menor da mobilidade crítica quando comparado com o caso Padrão.

As espécies que possuem o parâmetro $a = 1$, conforme Figura 3.14, são extintas em um valor menor da mobilidade crítica M_c , comparado com a mobilidade Padrão, porque o tamanho médio dos domínios é maior para a mobilidade Direcionada, usando os mesmos valores da probabilidade de mobilidade Padrão. Outro fato que podemos observar é que o valor da mobilidade crítica é independente dos tamanhos das redes.

Se observarmos a Figura 3.15, na qual são analisados os resultados para a rede com 200^2 sítios, vemos que a mobilidade Direcionada aumenta a probabilidade de extinção das espécies, ou seja, não mantém a diversidade do sistema, reforçando ainda que, as

conclusões apresentadas na Figura 3.14 deixam claro que a mobilidade Direcionada reduz a probabilidade de coexistência comparada com a mobilidade Padrão.

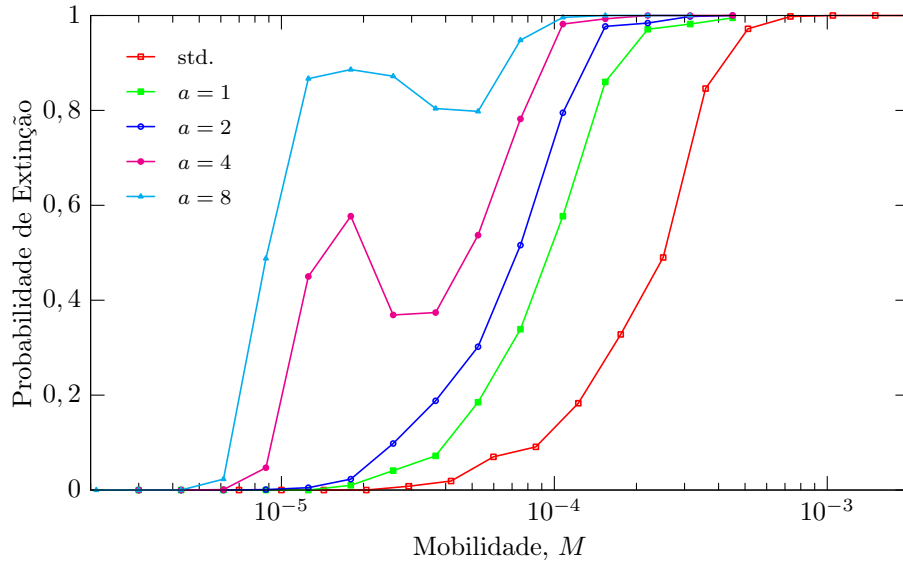


Figura 3.15: A probabilidade de extinção como a Figura 3.6, mas agora para rede com 200^2 sítios, e com mobilidade Direcionada com valores de $a = 1, 2, 4$, e 8.

A Figura 3.15 confirma que quanto maior o raio de interação, mais provável a extinção das espécies.

Capítulo 4

Modelagem do Antagonismo e Controle de Fungos

Realizamos as modelagens do crescimento das culturas de fungos individualmente e no antagonismo. O crescimento individual chamamos de controle, as espécies usadas para os estudos foram o *Fusarium oxysporum* e o *Trichoderma sp.* Desenvolvemos programas na linguagem C para fazermos as modelagens do crescimento dessas culturas, de modo que, no crescimento das espécies foram empregadas regras simples de simulações estocásticas.

As análises desses sistemas foram baseadas nas observações através das fotografias tiradas durante o crescimento das culturas de fungos em placas de Petri, por um período de 129 horas. A ferramenta que utilizamos para as estimativas das áreas de crescimento das culturas de fungos nas placas de Petri foi o programa *ImageJ*. Realizamos os cálculos das densidades das espécies usando a área de ocupação da espécie pela área total da placa de Petri, com isso, foi possível obter informação da densidade por hora.

Discutiremos agora na Seção 4.1 como foram obtidas as culturas de fungos para as nossas interpretações utilizadas no desenvolvimento das modelagens com simulações estocásticas, descrevendo o tratamento durante a incubação dos fungos, desenvolvido no laboratório de Biotecnologia Microbiana da Universidade Estadual de Maringá - UEM.

4.1 Atividade *In Vitro* de Antagonismo do *Trichoderma atroviride*

No Laboratório de Biotecnologia Microbiana da Universidade Estadual de Maringá, foram testadas as atividades antimicrobianas contra *Fusarium oxysporum*. Foram realizados testes usando uma cepa de *Trichoderma atroviride*. As cepas pertenciam à Coleção de Microrganismos Endófitos e Ambientais desse laboratório com registro no Sistema Nacional de Gestão de Recursos Genéticos e Conhecimentos Tradicionais Associados (**Sis-Gen/Brasil**) sob o código AEE079A.

Esses testes foram realizados utilizando a técnica de cultura pareada, conforme descrito por Campanile et al. (2007), com modificações [72]. Foram inoculados em discos (10 mm de diâmetro) colônias isoladas de endófitos e patogênicos em polos opostos de placas de Petri (90 mm de diâmetro) contendo meio de cultura de ágar dextrose de batata, a uma distância de 50 mm um do outro. Os testes foram realizados em triplicata, junto com controles negativos, onde foi inoculado o patógeno e o endófito em apenas um ponto (no centro da placa de Petri).

A Figura 4.1 mostra três tipos de disposições que foram inoculados os fungos nas placas de Petri, foram realizadas triplicatas para cada tipo de arranjo, totalizando 9 (nove) amostras, encubadas por 129 horas.

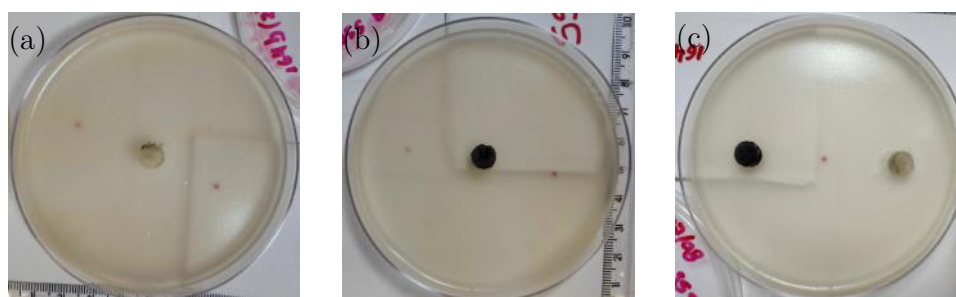


Figura 4.1: Culturas de fungos em placas de Petri. (a) Contém o fungo *Fusarium oxysporum*. (b) Contém o fungo *Trichoderma atroviride*. (c) Contém antagonismo das duas espécies de fungos.

Foram tiradas fotos das culturas de fungos durante suas incubações a partir do primeiro dia, nos períodos da manhã e tarde. Para cada foto tirada é necessário manipular a cultura, assim, não foi possível realizar mais fotos por aumentar o risco de contaminação.

4.2 Modelagem Usando Simulações Estocásticas

Nesta seção descrevemos como implementamos as regras de simulações estocásticas. Essas regras foram inspiradas nas interpretações dos dados de crescimento de fungos em placas de Petri, através das fotografias tiradas das culturas, por um período aproximado de 5 (cinco) dias. As simulações estocásticas foram de culturas individuais, para cada espécie de fungos que denominamos de controle, e antagonismo entre as espécies. Realizamos os cálculos das densidades de cada espécie usando a área de ocupação da espécie pela área total da placa de Petri, com isso, foi possível obtermos as médias das triplicatas de cada tipo de arranjo. Com base nessas densidades médias em função do tempo e as fotografias construímos nosso modelo. Então, descreveremos as regras que programamos para modelar o controle e antagonismo de fungos e, nas seções seguintes, mostraremos os resultados e depois como chegamos às regras, ou seja, um caminho inverso.

Realizamos simulações de redes estocásticas em sistemas compostos por uma e duas espécies, que mudam no tempo, numa rede circular com raio de $R = 450$ locais, simulamos a placa de Petri com raio de $R = 45$ mm, a área da rede totalizada em $N \simeq \pi R^2$ sítios, é aproximado por N ser um número inteiro. A densidade inicial das espécies foram distribuídas na rede conforme o aparato experimental, ou seja, um círculo de aproximadamente 1% da área total para cada espécie, lembrando que para o controle usamos uma espécie no centro da rede e para o antagonismo duas espécies com distância de $d = 500$ sítios, proporcional ao aparato experimental que possui uma distância de $d = 50$ mm.

Para as simulações, a cada passo, é realizado um sorteio aleatoriamente na rede, se o sítio sorteado for vazio, ocorre o sorteio novamente. Caso seja sorteada uma espécie essa pode se reproduzir com um dos seus oito vizinhos imediatos, ou seja, usamos a vizinhança de Moore, a escolha de um dos oito vizinhos também é por meio de sorteio e ocorre aleatoriamente. Uma unidade de tempo $\delta t = 1$ é quando ocorrem N sorteios para o indivíduo ativo, em que o N é o número de sítios na rede, ou seja, temos que $\delta t = 1$ é uma geração. As simulações de controle são feitas com 1.500 gerações e para o antagonismo 1.300 gerações.

Em nosso trabalho os modelos de simulações estocásticas, tanto para o controle quanto

o para o antagonismo, são caracterizados pela ação reprodução, que acontece para os valores das probabilidades de reprodução de $pr_T = 0,725$ e $pr_F = 0,275$, para os fungos *Trichoderma atroviride* e *Fusarium oxysporum*, respectivamente. Retiramos esses dados, da probabilidade de reprodução, fazendo análise do gráfico das médias dos crescimentos das densidades. Nas simulações do crescimento das espécies individuais, que estamos chamando de controle, fizemos uma varredura nessas probabilidades até os gráficos das simulações se ajustarem com as do processo experimental. Lembrando que, no caso do controle das espécies a reprodução só acontece se o local da rede vizinho estiver vazio.

Nas simulações individuais, para cada espécie montamos uma rede de 1000×1000 sítios. Para as simulações de cada espécie usamos um círculo na rede de raio de $R = 450$ sítios, na qual, cada rede representaria o crescimento individual de uma espécie, *Fusarium oxysporum* e *Trichoderma atroviride*, em uma placa de Petri, conforme Figura 4.2, usando as probabilidades de reprodução de $pr_F = 0,275$ e $pr_T = 0,725$, respectivamente.

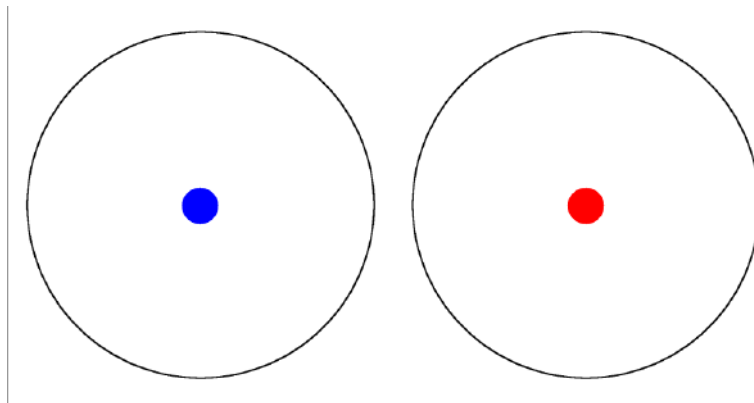


Figura 4.2: Simulação das culturas de fungos em placas de Petri, em redes circulares de raio $R = 450$ sítios, na hora zero. Na rede da esquerda simula a cultura do fungo *Fusarium oxysporum*, representado pela cor azul. Na rede da direita simula a cultura do fungo *Trichoderma atroviride*, representado pela cor vermelho.

Os sorteios aleatórios ocorrem da seguinte forma:

- No sorteio aleatório é escolhido um sítio dentro da rede circular, se esse sítio conter uma espécie recebe o nome de indivíduo ativo, ele que irá realizar a reprodução. Caso o sítio esteja vazio, é realizado um novo sorteio.
- Um dos oito vizinhos, vizinhança de Moore, é sorteado ao acaso, esse sítio sorteado é chamado de indivíduo passivo.

- Para a espécie que está sendo simulada, indivíduo ativo, sorteia a probabilidade de reprodução correspondente a essa espécie e verifica se ocorre a reprodução.
- Caso ocorra a reprodução, é verificado se o sítio do vizinho passivo está vazio, caso sim, o sítio vazio se torna um sítio ocupado por um da mesma espécie do indivíduo ativo. Caso não, é realizado todo o procedimento do início novamente.

Nas simulações do antagonismo incrementamos regras conforme observado na dinâmica dos fungos. A simulação foi realizada em uma rede circular também de raio de $R = 450$ sítios, contendo as duas espécies, com distância de $d = 500$ sítios, representando a placa de Petri. As duas espécies em antagonismo são o *Fusarium oxysporum* e o *Trichoderma atroviride*, conforme representado na Figura 4.3, usando as probabilidades de reprodução de $pr_F = 0,275$ e $pr_T = 0,725$, respectivamente.

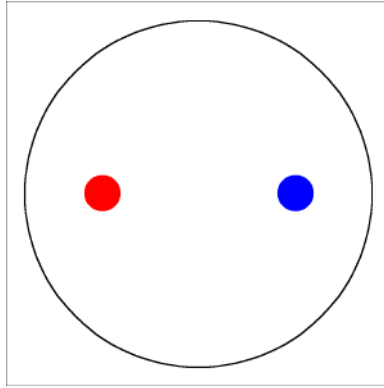


Figura 4.3: Simulação da cultura do antagonismo de fungos em uma placa de Petri, em uma rede circular de raio $R = 450$ sítios, na hora zero. Na rede do lado esquerdo simula o fungo *Trichoderma atroviride*, em vermelho, e o lado direito da rede simula o fungo *Fusarium oxysporum*, em azul.

Em referidos experimentos observamos a inibição do crescimento da espécie F na presença da espécie T e a diminuição da taxa de crescimento da espécie T quando ela cresce sobre a espécie F , que chamamos de efeito *overgrow* [73]. Implementamos essas regras em nossa simulações da seguinte forma:

- Primeiro ocorre o sorteio aleatório para escolher a espécie, que recebe o nome de indivíduo ativo, ele que irá realizar a reprodução. Caso o sítio esteja vazio, é realizado um novo sorteio.

- Um dos oito vizinhos, vizinhança de Moore, é sorteado ao acaso, esse sítio sorteado é chamado de indivíduo passivo.
- É sorteada a probabilidade de reprodução de $pr_F = 0,275$ e $pr_T = 0,725$. Se o indivíduo ativo for da probabilidade de reprodução sorteada, teremos os seguintes itens:
- Quando a espécie F é sorteada, primeiro analisamos se há presença da espécie T em um raio de 45 sítios, ou seja, 10% do raio da rede, se não existir e o indivíduo passivo for vazio ele se reproduz, caso contrário é realizado todo o procedimento do início novamente.
- Quando a espécie T é sorteada e o vizinho for vazio ela se reproduz, caso o vizinho seja a espécie F , ela reproduz a taxa de dois terços do valor da probabilidade de reprodução, isto é, $pr_T = \frac{2}{3} \times 0,725 \approx 0,4833$, efeito que chamamos de *overgrow*.

Até aqui, implementamos as simulações estocásticas tanto para o controle quanto o para antagonismo. Agora vamos aos resultados experimentais, que nos forneceram as bases para as regras das simulações e aos resultados das simulações estocásticas do controle e antagonismo.

4.3 Resultados

Nós definimos os sistemas e mostramos como as espécies foram cultivadas e como implementamos as regras nas simulações estocásticas para impulsionar a sua evolução temporal e comportamento espacial das densidades fúngicas. A partir de agora, vamos mostrar os resultados das culturas e das simulações, prestando atenção nos detalhes de algumas das suas principais características, tanto no comportamento real, como nas simulações.

Para colhemos os dados, analisamos os comportamentos das culturas, tanto no crescimento individual, controle, quanto no antagonismo. Como exemplo, vamos mostrar como foi feito o primeiro tratamento com as amostras das cepas de fungos. A Figura 4.4 mostra

fotos exibindo uma amostra de cada tipo de arranjo das culturas das triplicatas realizadas, essas culturas são referente ao primeiro dia, ou seja, 24 horas após a incubação, se olharmos as fotos observamos o crescimento da cultura em torno das amostras dos discos das colônias de fungos. Veremos como é realizado a coleta dos dados referente a densidade das espécies.

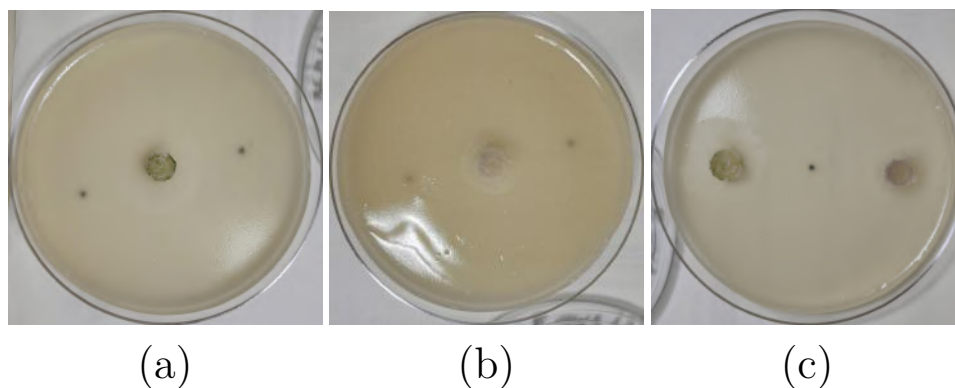


Figura 4.4: Culturas de fungos em placas de Petri no primeiro dia. (a) Contém a cultura do fungo *Trichoderma atroviride*. (b) Contém a cultura do fungo *Fusarium oxysporum*. (c) Contém as colônias de duas espécies dos fungos, *Trichoderma atroviride* à esquerda e *Fusarium oxysporum* à direita.

A Figura 4.4 é referente a 24 horas de incubação. Se observamos em volta do fungo inoculado em cada placa de Petri é possível ver o crescimento. Usando o programa *ImageJ* foi possível estimar a área ocupada pelo fungo, dividimos esse valor pela área total da placa de Petri e obtemos a densidade de fungos por hora. Desta maneira foram realizados os mesmos procedimentos para as medidas das densidades das áreas durante o período de crescimento por 129 horas, ou aproximadamente cinco dias.

As figuras 4.5, 4.6 e 4.7, apresentadas na sequência, mostram as fotos do crescimento de todas as culturas para todos os períodos, sendo que estas fornecem todos os dados para esta segunda parte do trabalho.

A Figura 4.5 apresenta a triplicata do crescimento individual dos fungos *Trichoderma atroviride*. Para cada linha das imagens temos as amostras em 1 (um) dia de incubação, para cada par de colunas temos uma amostra e as fotos dos períodos da manhã e tarde. A imagem da primeira coluna de cada par é o período da manhã e a segunda coluna de cada par é o período da tarde.

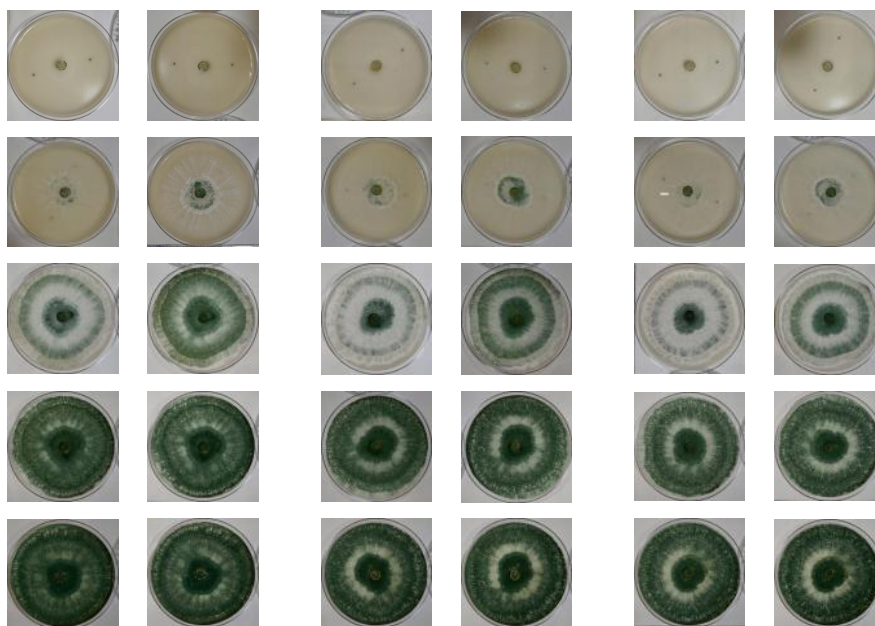


Figura 4.5: As fotografias mostram culturas de fungos em placas de Petri, contendo três amostras do fungo *Trichoderma atroviride*. Cada linha das imagens refere-se a um dia de incubação, cada par de coluna refere a uma amostra do fungo. A imagem da primeira coluna de cada par é o período da manhã e a segunda coluna de cada par é o período da tarde.

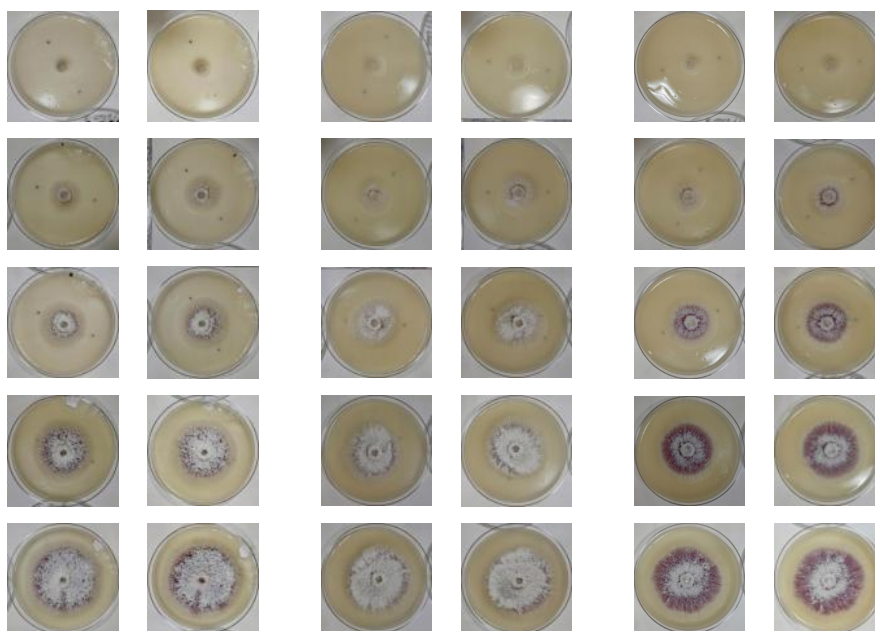


Figura 4.6: As fotografias mostram culturas de fungos em placas de Petri, contendo três amostras do fungo *Fusarium oxysporum*. Cada linha das imagens referem a um dia de incubação, cada par de coluna refere a uma amostra do fungo. A imagem da primeira coluna de cada par é o período da manhã e a segunda coluna de cada par é o período da tarde.

A Figura 4.6 apresenta a triplicata do crescimento individual do fungo *Fusarium oxysporum*. Para cada linha das imagens temos as amostra em 1 (um) dia de incubação, para

cada par de colunas temos as fotos dos períodos da manhã e tarde. A imagem da primeira coluna de cada par é o período da manhã e a segunda coluna de cada par é o período da tarde.

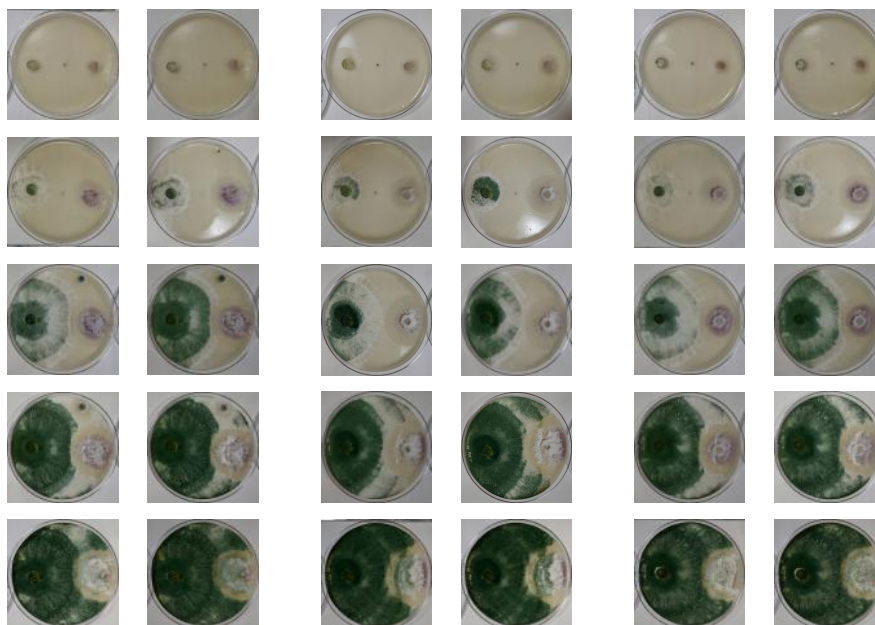


Figura 4.7: As fotografias mostram a triplicata do antagonismo dos fungos em placas de Petri, em cada uma das placas contém os fungos *Trichoderma atroviride* (esquerda) e *Fusarium oxysporum* (direita). Cada linha das imagens refere-se a um dia de incubação. Cada par de colunas refere-se a uma amostra dos fungos, as imagens da primeira coluna de cada par é o período da manhã e da segunda coluna de cada par é o período da tarde.

A Figura 4.7 apresenta a triplicata do antagonismo dos fungos *Trichoderma atroviride* (localizada à esquerda da placa de Petri) e o *Fusarium oxysporum* (localizada à direita da placa de Petri). Para cada linha das imagens temos as amostras referente a 1 (um) dia de incubação, ou seja, a primeira linha corresponde ao primeiro dia de incubação, a segunda linha corresponde ao segundo dia de incubação e assim por diante. Para cada par de coluna temos uma amostra da cultura do antagonismo, a primeira e a segunda coluna corresponde a amostra 1 (um), a terceira e quarta coluna corresponde a amostra 2 (dois), e a quinta e sexta coluna representa a amostra 3. Cada par de colunas temos as fotos dos períodos da manhã e tarde. As imagens da primeira coluna de cada par é o período da manhã e a segunda coluna de cada par é o período da tarde.

Conforme descrevemos o procedimento para estimar as áreas de crescimento das culturas de fungos, através da Figura 4.4, foi feito o mesmo processo para as triplicatas das

figuras 4.5, 4.6 e 4.7. Na qual, obtemos os resultados expostos na Figura 4.8.

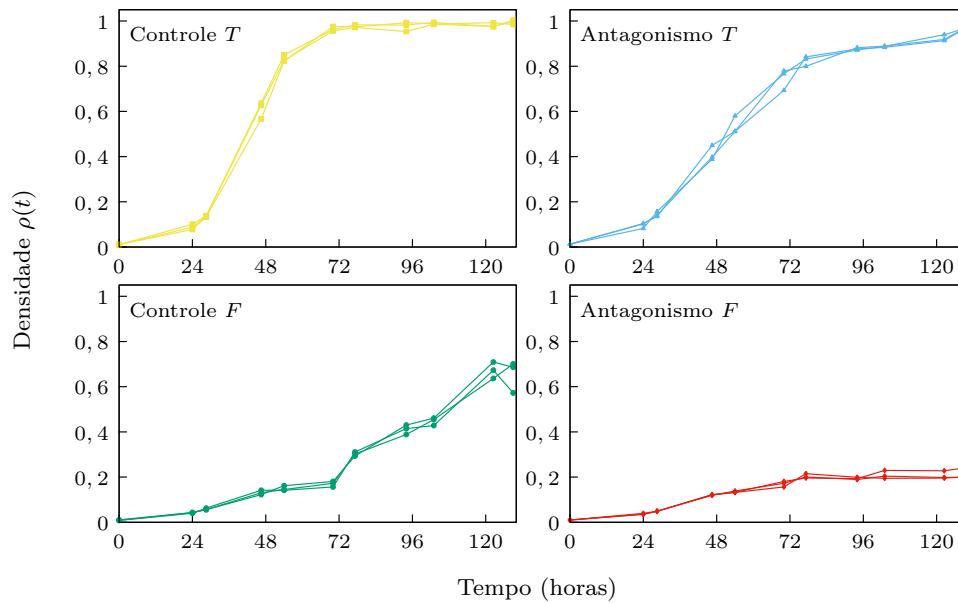


Figura 4.8: Densidades das triplicadas em função do tempo para as espécies *Trichoderma atroviride* (T) e *Fusarium oxysporum* (F), no controle e antagonismo.

A Figura 4.8 é referente aos dados retirados da parte experimental, ilustra as variações das densidades dos fungos em função do tempo. Com as curvas amarelas e verdes representando as triplicatas dos controles realizados em culturas individuais. As curvas azuis e vermelhas representam a triplicata das culturas de antagonismo, ambas as triplicatas foram durante um período de 129 horas. As curvas amarelas representam a triplicata do crescimento individual do fungo *Trichoderma atroviride*, conforme exposto na Figura 4.5. As curvas verdes representam a triplicata do crescimento individual do fungo *Fusarium oxysporum*, conforme exposto na Figura 4.6. As curvas azuis representam a triplicata do crescimento em antagonismo do fungo *Trichoderma atroviride*, conforme exposto na Figura 4.7. As curvas vermelhas representam a triplicata do crescimento em antagonismo do fungo *Trichoderma atroviride*, conforme exposto na Figura 4.7.

Foram calculadas as médias das triplicatas mostradas na Figura 4.8. As modelagens das simulações estocásticas foram baseadas nas medidas das médias, essas médias foram expostas na Figura 4.9.

Observamos nas médias dos controles individuais dos fungos, apresentadas na Figura 4.9, que o fungo *Trichoderma atroviride* se desenvolve muito mais rápido que o fungo

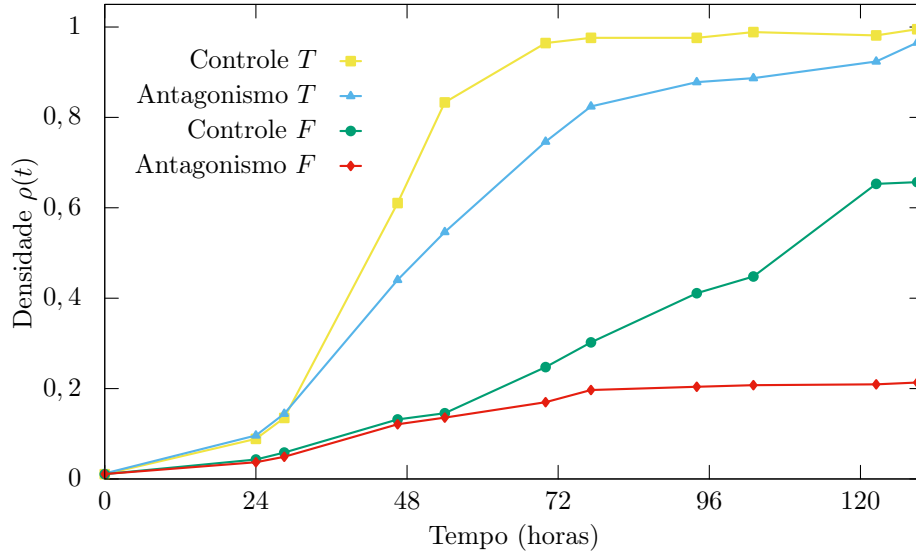


Figura 4.9: Densidade das espécies em função do tempo, crescendo em uma placas de Petri, com o crescimento individual (Controle T e F) e no antagonismo (Antagonismo T e F) entre as duas espécies, o *Trichoderma atroviride* e o *Fusarium oxysporum*, respectivamente.

Fusarium oxysporum, ou seja, a taxa de crescimento da densidade de espécies é maior para o fungo *Trichoderma atroviride* do que para o fungos *Fusarium oxysporum*. No antagonismo desses fungos, conforme mostra a Figure 4.9, a espécie T também tem uma taxa de crescimento maior do que F , com isso, foi possível obter os parâmetros das probabilidades de reprodução. A análise do gráfico da Figura 4.9 informa que no antagonismo as espécies juntas têm um menor desenvolvimento. Com os estudos das imagens foi possível observar algumas interações que ocorrem no antagonismo, tais como, a interações do tipo reprodução (padrão para ambas culturas), inibição de crescimento da espécie F na presença da espécie T , o efeito *overgrow*, que é o efeito de uma espécie sobrepor a outra, ou seja, a espécie T cresce sobre a espécie F . O efeito que também reduz o crescimento no antagonismo, com relação ao individual, é o efeito de borda.

Com base nos dados retirados das médias das triplicatas no Controle, conforme a Figura 4.9, foi possível retiramos as regras das simulações do controle de fungos, mostrada na Figura 4.10.

A Figura 4.10 mostra as curvas obtidas para uma estrutura circular com um raio de $R = 450$ sítios, totalizando uma área de N sítios. Cada curva é uma média de 100 simulações, isto é, cada ponto é uma média de 100 pontos, cada simulação tem 1.500

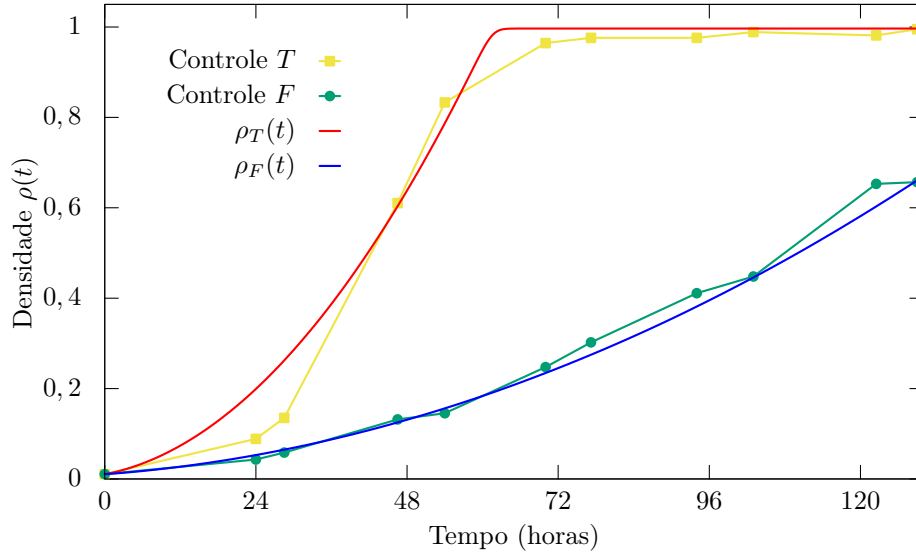


Figura 4.10: Densidades das espécies em função do tempo, a figura ilustra o crescimento do controle dos fungos *Trichoderma atroviride*, curva amarela, e *Fusarium oxysporum* curva verde. As curvas vermelha e azul representam as simulações estocásticas ρ_T e ρ_F .

gerações e cada geração tem N sorteios. Para comparar as simulações com as culturas de controles, adotamos que cada hora equivale a aproximadamente 11.3 gerações.

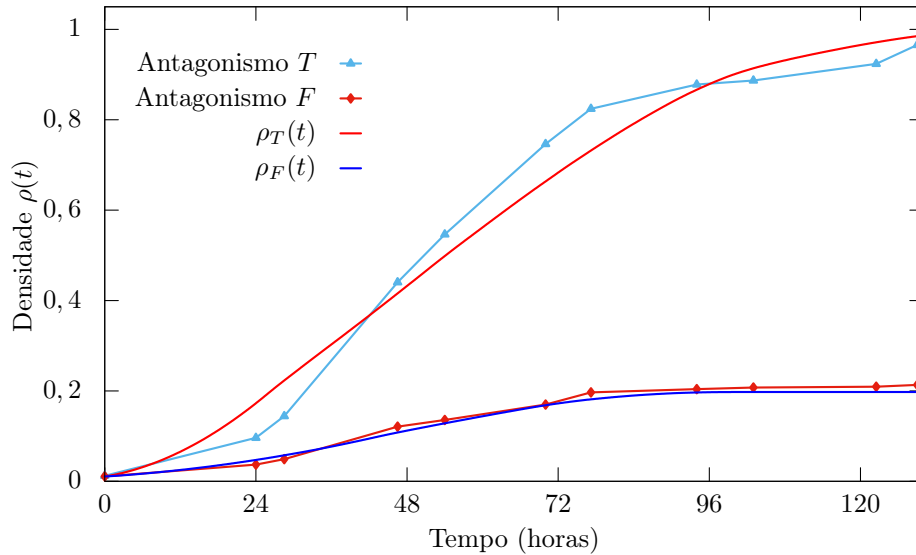


Figura 4.11: Densidades das espécies em função do tempo, no antagonismo, durante um período de 129 horas. As curvas sem pontos indicam as simulações das densidades de espécies ρ_T e ρ_F . As curvas com pontos indicam as médias das densidades de espécies, do *Trichoderma atroviride* e do *Fusarium oxysporum*.

Com as informações retiradas da Figura 4.7, interações, e das curvas médias do gráfico de antagonismo, conforme a Figura 4.9, foi possível construir o gráfico da Figura 4.11,

possibilitando a modelação do antagonismo entre as duas espécies de fungos.

No modelo da simulação do antagonismo, obtido na Figura 4.11, mostra as curvas obtidas para uma rede de estrutura circular com um raio de $R = 450$ sítios, totalizando uma área de N sítios. Cada curva é uma média de 100 simulações, cada simulação tem aproximadamente 1.300 gerações e cada geração é uma média de N sorteios. Para comparar as simulações com as culturas reais de antagonismo, adotamos que cada hora equivale a 10 gerações.

Discutiremos na seção seguinte como chegamos a cada tipo de interação ocorrida nas culturas dos fungos. Essas interações foram analisadas através dos gráficos e imagens. Referidas análises viabilizaram a realização de nossas simulações estocásticas, isto é, permitindo a modelagem dessas culturas.

4.4 Real Versus Simulação

Para modelarmos o controle e o antagonismo de fungos por meio de simulações estocásticas com sucesso, tivemos que considerar alguns postulados.

Analisando o crescimento das densidades dos fungos, observamos que essas são sempre maiores quando eles crescem individualmente do que no antagonismo, como exemplo, as curvas do *Trichoderma atroviride* têm praticamente a mesma assíntota superior, mas o ponto de inflexão é maior durante o antagonismo, como é possível ver na Figura 4.9. Algumas das possíveis causas da taxa ser menor no antagonismo são:

Por ter duas espécies na mesma placa de Petri, a área de crescimento é menor pelo motivo do fungo atingir a borda primeiro, isso inibe o crescimento, temos o efeito de borda. Outro motivo é quando temos o efeito *overgrow* [73], o Fungo *Trichoderma atroviride* cresce por cima do outro, isso reduz o crescimento da espécie superior, o que faz sentido, pois a quantidade de Agar é diferente uma vez que já cresceu uma espécie nessa região.

Em nossas simulações do controle correspondem a 11,3 gerações por hora, enquanto no antagonismo equivale a 10 gerações por hora, lembrando que usamos o sorteio do controle em duas redes, logo no antagonismo a área de uma rede é dividida por duas espécies, a probabilidade de ter uma região vazia é menor, por isso, o aumento das gerações por hora

no controle. E as espécies no antagonismo atingem a borda mais rápido, então também consideremos que o efeito de borda reduz o crescimento comparado com o controle. No controle dos fungos a espécie *T* atinge a borda no terceiro dia e a espécie *F* não atinge a borda no período 129 horas, conforme mostram as Figuras 4.12 e 4.13. No antagonismo de fungos é possível visualizar que no segundo dia o fungo *T* já atinge a borda e o fungo *F* atinge do segundo para o terceiro dia, então temos o efeito de borda, que é possível observar as informações na Figura 4.14.

A Figura 4.12 mostra as fotos da parte experimental e as simulações do crescimento espacial em função do tempo referente ao fungo *Fusarium oxysporum*. Podemos observar na Figura 4.12 os itens de (a) até (e), que apresenta fotos do crescimento de fungo na placa de Petri, obedece a seguinte ordem cronológica 24, 46, 5, 70, 94 e 122,5 horas. Referente aos itens de (f) até (j), esses ilustram instantâneos das simulações estocásticas da referida espécie, na respectiva ordem cronológica supracitada.

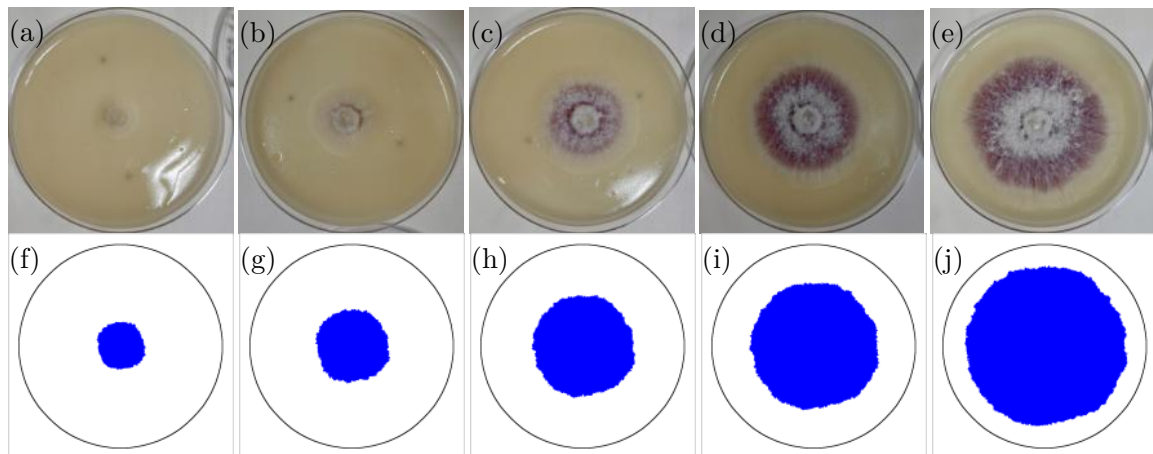


Figura 4.12: Crescimento da espécie de fungo em função do tempo. As fotos (a), (b), (c), (d) e (e) são da placa de Petri com o crescimento da espécie *Fusarium oxysporum*, referente as horas 24, 46, 5, 70, 94 e 122,5, respectivamente. As fotos (f), (g), (h), (i) e (j) são das simulações do crescimento individual do fungo *Fusarium oxysporum*, representado nas imagens pela cor azul.

A Figura 4.13 mostra as fotos da parte experimental e as simulações do crescimento espacial em função do tempo referente ao fungo *Trichoderma atroviride*. Podemos observar na Figura 4.13 os itens de (a) até (e), que apresenta fotos do crescimento de fungo na placa de Petri, obedece a seguinte ordem cronológica 24, 28, 5, 46, 5, 54 e 77,2 horas. Referente aos itens de (f) até (j), esses ilustram instantâneos das simulações estocásticas

da referida espécie, na respectiva ordem cronológica supracitada.

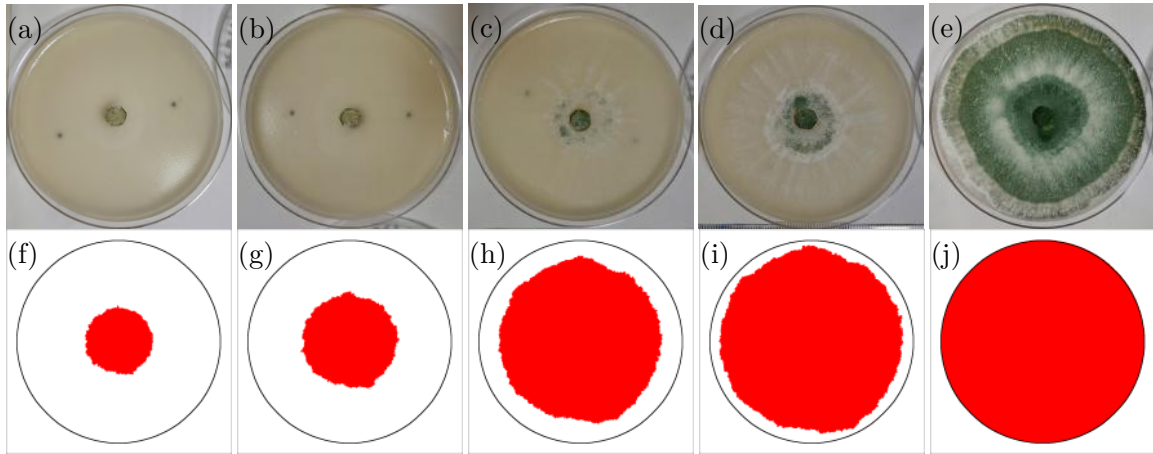


Figura 4.13: Crescimento da espécie de fungo em função do tempo. As fotos (a), (b), (c), (d) e (e) são da placa de Petri com o crescimento da espécie *Trichoderma atroviride*, referente às horas 24, 28, 5, 46, 5, 54 e 77, 2, respectivamente. As fotos (f), (g), (h), (i) e (j) são simulações do crescimento individual do fungo *Trichoderma atroviride*, representado nas imagens pela cor vermelho, conforme as horas apresentadas.

A Figura 4.14 mostra as fotos da parte experimental e as simulações do crescimento espacial em função do tempo referente ao antagonismo dos fungos *Trichoderma atroviride* (à esquerda na placa de Petri e nas simulações) e *Fusarium oxysporum* (à direita na placa de Petri e nas simulações). Podemos observar na Figura 4.14 os itens de (a) até (d), que apresenta fotos do crescimento de fungos no antagonismo na placa de Petri, obedece a seguinte ordem cronológica 1º, 2º, 3º e 4º dias. Referente aos itens de (e) até (h), esses ilustram instantâneos das simulações estocásticas da referida espécie, na respectiva ordem cronológica exposta anteriormente. Nas simulações de antagonismo dos fungos, representamos o fungo *Trichoderma atroviride* pela cor vermelho e com o símbolo ρ_T nos gráficos, representamos o fungo *Fusarium oxysporum* pela cor azul e com o símbolo ρ_F nos gráfico e com ρ_T sobreposto ρ_F , efeito *overgrow*, representamos pela cor amarelo.

Outro motivo do *Fusarium oxysporum* também reduzir a taxa de crescimento da densidade no antagonismo, além do efeito de borda, é que o fungo sofre uma inibição do crescimento quando a espécie *Trichoderma atroviride* se aproxima [73]. Uma característica possível de observar é o formato da área de crescimento do fungo *Fusarium oxysporum*, que é verificado na Figura 4.14 do segundo para o terceiro dia, como é observado nas fotografias da Figura 4.7. Para que as curvas e o formato das disposições espaciais finais

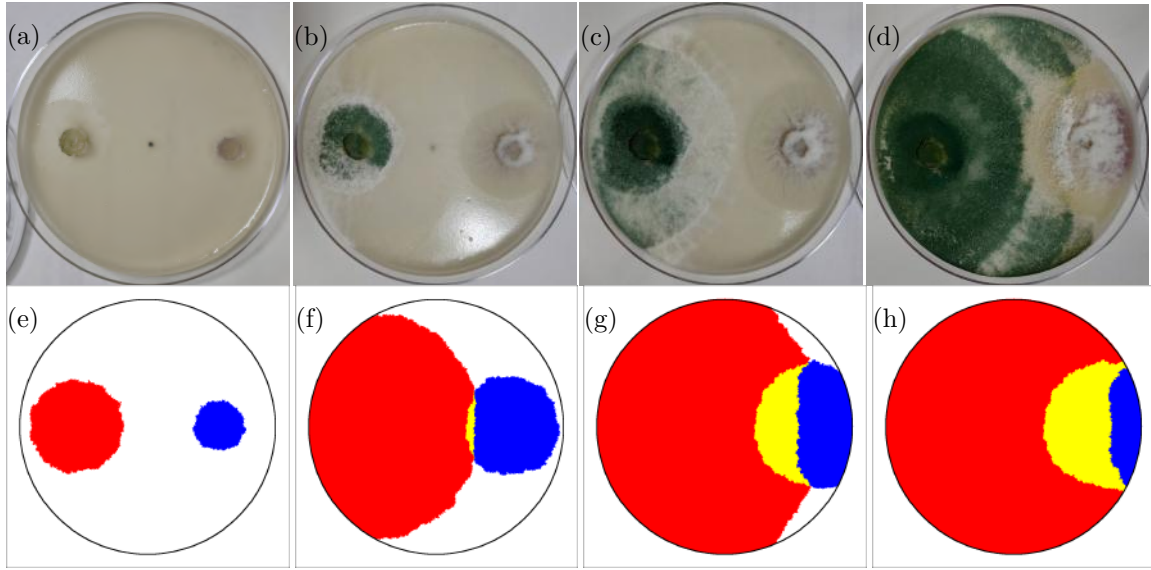


Figura 4.14: Comportamento espacial do antagonismo das espécies em função do tempo. As imagens (a), (b), (c) e (d) ilustram a placa de Petri com antagonismo dos fungos *Trichoderma atroviride* (esquerda) e *Fusarium oxysporum* (direita), na qual foram fotografadas do primeiro ao quarto dia do crescimento. As figuras (e), (f), (g) e (h) ilustram os comportamentos espaciais das simulações de antagonismo dos Fungos, ρ_T (vermelho), ρ_F (azul) e ρ_T sobreposto ρ_F , efeito *overgrow* (amarelo), representando as mesmas quantidades de horas que o antagonismo experimental.

das simulações ficassem parecidas ao antagonismo real, usamos essa interação de inibição em nossas simulações. A espécie *T* influencia na redução do crescimento da espécie *F*, estimando que a inibição era percebida com uma distância de 5% do tamanho do diâmetro da placa de Petri, comportamento parecido com Tactismo (Taxia), que é uma resposta comportamental inata de um organismo ou célula em resposta a um estímulo que permite aos indivíduos caminharem em uma direção específica, só que neste caso ao invés do movimento, a espécie cresce mais ao lado oposto da espécie concorrente, que modelou muito bem nossas simulações.

Devido os fungos *Trichoderma atroviride* terem maiores taxas de crescimento que os *Fusarium oxysporum*, por possuírem alta capacidade oportunista e adaptabilidade a diversas condições ecológicas [36], as cepas desses fungos têm uma taxa de crescimento da densidade maior do que os fungos concorrentes no antagonismo, pois eles têm a capacidade de antagonizar, parasitar e/ou matar outros fungos como patógenos de plantas [37]. Uma possibilidade da inibição ou Tactismo da espécie concorrente é devido a capacidade que o fungo *Trichoderma atroviride* tem de antagonizar, parasitar e/ou matar os fungos

patógenos de plantas.

Com esses postulados foram possíveis e viáveis os desenvolvimentos de modelos usando simulações estocásticas para os testes das atividades antimicrobianas do *Trichoderma atro-viride* contra o *Fusarium oxysporum*, antagonismo, e controles negativos destas espécies, de modo que as simulações se ajustassem muito bem com os testes experimentais.

Capítulo 5

Conclusões e Perspectivas

Em nosso trabalho estudamos dois tipos de sistemas, dividindo o trabalho em duas partes, possibilitando retirar algumas informações, criando novos meios de aplicações de interesses atuais. Na primeira parte fizemos simulações estocásticas seguindo as regras do Modelo do Jogo Pedra-Papel-Tesoura (*RPS*), contendo três espécies distintas que se alteram no tempo em interações cíclicas, mudando as regras da ação mobilidade. Na segunda parte do trabalho fizemos simulações estocásticas em sistemas compostos por uma e duas espécies distintas, cujas as densidades aumentam no tempo com interações, simulando o controle e o antagonismo em placas de Petri.

Na primeira parte do trabalho introduzimos uma mobilidade Direcionada, o que significa que os indivíduos se movem na direção que contém uma maior densidade de presas, considerando que o movimento dos indivíduos na rede depende da distribuição espacial de cada espécie. Como resultado, tanto a evolução do tempo como a organização espacial das espécies mudam significativamente quando variamos os parâmetros de interação da mobilidade Direcionada.

Os resultados mostram que a mobilidade Direcionada aumenta a probabilidade de extinção das espécies. Esse efeito é mais forte para um maior raio de interação de indivíduos, ou seja, quanto maior o parâmetro que controla o alcance da mobilidade Direcionada maior será o tamanho médio dos domínios. Enquanto o tamanho médio dos domínios for menor do que o tamanho da rede, as espécies coexistem, porém, o aumento da mobilidade contribui mais para a extinção das espécies.

Temos esses resultados como um interesse corrente, porque a mobilidade Direcionada pode contribuir para mudar a evolução do tempo e o comportamento espacial do sistema. Em particular, pode-se usar a mobilidade Direcionada para modelar espécies cujas interações são dependentes do espaço, adicionando efeitos devido a não-homogeneidade espacial na rede. Estas questões abrem novas rotas de aplicações em problemas de interesse atual em várias áreas de pesquisa, incluindo agricultura, ecologia e outras áreas relacionadas de ciência não-linear.

Ressaltamos ainda que há teorias alternativas de biodiversidade que consideram restrições para a mobilidade de indivíduos. Por exemplo, na teoria neutra da biodiversidade, a imigração restrita de organismos das comunidades locais é assumida [74–78]. Neste caso, uma versão modificada do nosso modelo estocástico (que restringe o alcance de cada indivíduo) pode ser usada para estudar os efeitos nos padrões espaciais e na dinâmica populacional.

Na segunda parte deste trabalho, estudamos sistemas compostos por uma e duas espécies, suas densidades aumentam no tempo com interações, simulando o controle e antagonismo em placas de Petri. Consideramos que o crescimento dos indivíduos na grade depende das interações e da densidade inicial, ou seja, quantidade de espécies na placa de Petri. Introduzimos interações observadas em nossos estudos, que é a inibição do crescimento de uma espécie na presença da outra no antagonismo e a taxa de crescimento de uma espécie sobre a outra, que denominamos de efeito *overgrow*. O efeito da inibição do crescimento é visível quando os indivíduos estão próximos, pois, o raio de interação que usamos em nossas simulações é de 5% do valor do diâmetro da rede.

Os resultados do trabalho são relevantes e de interesse atual, porque simulamos o antagonismo que pode contribuir para mostrar a evolução no tempo e o comportamento espacial dos fungos, que podem estar presentes em mais de 100 cultivos importantes economicamente no mundo [34, 35]. Esses sistemas podem nos mostrar respostas rápidas de alguns aspectos do antagonismo, como a disposição espacial, taxas de crescimento, tipos de interações, simulações sem bordas e outros, enquanto experimentalmente as culturas podem demorar dias e com restrição espacial.

Em particular, podemos usar a simulação do antagonismo para modelar espécies, cujas as interações não são só a reprodução, podemos adicionar efeitos devido a inibição do crescimento, o efeito *overgrow*, a possibilidade de informações sobre o efeito das condições de bordas, ou seja, possibilidades de simular o antagonismo de sistemas reais sem rede. Essas questões abrem novas rotas de aplicação em problemas de interesses atuais em várias áreas de pesquisa, incluindo agricultura, biotecnologia, ecologia e outras áreas relacionadas da ciência não linear.

Por fim, como perspectiva, trabalhando em conjunto com alguns pesquisadores de outras áreas, pretendemos criar versões modificadas de modelos estocásticos para descrever os modelos da dinâmica populacional em sistemas reais, tais como, interações entre diferentes tipos de espécies, simulando os efeitos nos padrões de crescimentos entre fungos e/ou entre bactérias e fungos. E ainda, construir um mecanismo automatizado para retirar fotos do sistemas sem contaminar as amostras, possibilitando a quantificar melhor os dados, consequentemente melhorar ainda mais a precisão das simulações. Esperamos abordar essa dinâmica populacional para aplicações em possíveis problemas de interesse em várias áreas de pesquisa, em trabalhos futuros.

Artigos Deste Trabalho

- 01** P. P. Avelino, D. Bazeia, L. Losano, J. Menezes, B. F. de Oliveira, and M. A. Santos, “How directional mobility affects coexistence in rock-paper-scissors models”, *Phys. Rev. E*, vol. 97, p. 032415, Mar 2018.
- 02** P. R. G. Fernandes, A. A. Neto, M. A. dos Santos, B. F. de Oliveira, and H. Mukai, “Light-induced birefringence in the isotropic phase of a lyotropic liquid crystal”, *Journal of Molecular Liquids*, vol. 292, p. 111364, 2019.
- 03** Marcio Anicete dos Santos, Vinícius V. G. Mariucci, Omar C. N. Pereira, Rodrigo P. Schoffen, João A. Pamphile, and Breno F. de Oliveira, “Modeling of antagonism between fungi of the species *Fusarium oxysporum* and *Trichoderma sp* via stochastic simulation and statistical processing using the non-linear mixed effects model”, 2021 (submetido).

Referências Bibliográficas

- [1] Bazeia, D., Menezes, J., de Oliveira, B. F., and Ramos, J. G. G. S., “Hamming distance and mobility behavior in generalized rock-paper-scissors models,” *EPL*, vol. 119, no. 5, p. 58003, 2017.
- [2] B. Sinervo and C. M. Lively, “The rock-paper-scissors game and the evolution of alternative male strategies,” *Nature*, vol. 380, pp. 240–243, Mar 1996.
- [3] T. Reichenbach, M. Mobilia, and E. Frey, “Mobility promotes and jeopardizes biodiversity in rock-paper-scissors games,” *Nature*, vol. 448, pp. 1046–1049, aug 2007.
- [4] B. Kerr, M. A. Riley, M. W. Feldman, and B. J. M. Bohannan, “Local dispersal promotes biodiversity in a real-life game of rock-paper-scissors,” *Nature*, vol. 418, pp. 171–174, jul 2002.
- [5] D. Bazeia, B. F. de Oliveira, and A. Szolnoki, “Phase transitions in dependence of apex predator decaying ratio in a cyclic dominant system,” *EPL (Europhysics Letters)*, vol. 124, p. 68001, dec 2018.
- [6] P. P. Avelino, D. Bazeia, L. Losano, and J. Menezes, “von neumann’s and related scaling laws in rock-paper-scissors-type games,” *Phys. Rev. E*, vol. 86, p. 031119, sep 2012.
- [7] P. P. Avelino, D. Bazeia, L. Losano, J. Menezes, and B. F. Oliveira, “Junctions and spiral patterns in generalized rock-paper-scissors models,” *Phys. Rev. E*, vol. 86, p. 036112, sep 2012.

- [8] Q. He, M. Mobilia, and U. C. Täuber, “Spatial rock-paper-scissors models with inhomogeneous reaction rates,” *Phys. Rev. E*, vol. 82, p. 051909, Nov 2010.
- [9] L.-L. Jiang, T. Zhou, M. c. v. Perc, and B.-H. Wang, “Effects of competition on pattern formation in the rock-paper-scissors game,” *Phys. Rev. E*, vol. 84, p. 021912, Aug 2011.
- [10] M. Mobilia, “Oscillatory dynamics in rock–paper–scissors games with mutations,” *Journal of Theoretical Biology*, vol. 264, no. 1, pp. 1 – 10, 2010.
- [11] B. Szczesny, M. Mobilia, and A. M. Rucklidge, “Characterization of spiraling patterns in spatial rock-paper-scissors games,” *Phys. Rev. E*, vol. 90, p. 032704, Sep 2014.
- [12] P. P. Avelino, D. Bazeia, L. Losano, J. Menezes, B. F. de Oliveira, and M. A. Santos, “How directional mobility affects coexistence in rock-paper-scissors models,” *Phys. Rev. E*, vol. 97, p. 032415, Mar 2018.
- [13] E. Frey, “Evolutionary game theory: Theoretical concepts and applications to microbial communities,” *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications*, vol. 389, no. 20, pp. 4265 – 4298, 2010.
- [14] Q. He, M. Mobilia, and U. C. Täuber, “Coexistence in the two-dimensional may-leonard model with random rates,” *The European Physical Journal B*, vol. 82, no. 1, pp. 97–105, 2011.
- [15] H. Cheng, N. Yao, Z.-G. Huang, J. Park, Y. Do, and Y.-C. Lai, “Mesoscopic interactions and species coexistence in evolutionary game dynamics of cyclic competitions,” *Scientific Reports*, vol. 4, p. 7486, Dec 2014.
- [16] A. Szolnoki, M. Mobilia, L.-L. Jiang, B. Szczesny, A. M. Rucklidge, and M. Perc, “Cyclic dominance in evolutionary games: a review,” *Journal of The Royal Society Interface*, vol. 11, no. 100, 2014.

- [17] T. Vicsek, A. Czirók, E. Ben-Jacob, I. Cohen, and O. Shochet, “Novel type of phase transition in a system of self-driven particles,” *Phys. Rev. Lett.*, vol. 75, pp. 1226–1229, Aug 1995.
- [18] D. Cambui, “Influence of repulsion zone in the directional alignment of self-propelled particles,” *International Journal of Modern Physics B*, vol. 28, no. 15, p. 1450094, 2014.
- [19] D. S. Cambui, A. S. de Arruda, and M. Godoy, “Critical exponents of a self-propelled particles system,” *Physica A*, vol. 444, pp. 582 – 588, 2016.
- [20] G. Károlyi, Z. Neufeld, and I. Scheuring, “Rock-scissors-paper game in a chaotic flow: The effect of dispersion on the cyclic competition of microorganisms,” *Journal of Theoretical Biology*, vol. 236, no. 1, pp. 12 – 20, 2005.
- [21] R. Yang, W.-X. Wang, Y.-C. Lai, and C. Grebogi, “Role of intraspecific competition in the coexistence of mobile populations in spatially extended ecosystems,” *Chaos: An Interdisciplinary Journal of Nonlinear Science*, vol. 20, no. 2, p. 023113, 2010.
- [22] P. Avelino, D. Bazeia, J. Menezes, and B. de Oliveira, “String networks in lotka–volterra competition models,” *Physics Letters A*, vol. 378, no. 4, pp. 393 – 397, 2014.
- [23] P. P. Avelino, D. Bazeia, L. Losano, J. Menezes, and B. F. de Oliveira, “Interfaces with internal structures in generalized rock-paper-scissors models,” *Phys. Rev. E*, vol. 89, p. 042710, Apr 2014.
- [24] G. S. Fraenkel and D. L. Gunn, “The orientation of animals. kineses, taxes, and compass reactions,” *The American Naturalist*, vol. 75, no. 761, p. 604, 1941.
- [25] R. A. Moreira, “Estudos biológicos e ecotoxicológicos da espécie *philodina roseola ehrenberg*, 1830 (rotifera, bdelloidea),” Master’s thesis, Universidade Federal de São Carlos, 2014.

- [26] G. B. Courchamp F, Clutton-Brock T, “Inverse density dependence and the allee effect,” *Trends Ecol. Evol.*, vol. 14, pp. 405–410, 1999.
- [27] D. Kuefler, T. Avgar, and J. M. Fryxell, “Rotifer population spread in relation to food, density and predation risk in an experimental system,” *Journ. Anim. Ecol.*, vol. 81, no. 2, p. 323, 2012.
- [28] D. Kuefler, T. Avgar, and J. M. Fryxell, “Density- and resource-dependent movement characteristics in a rotifer,” *Functional Ecology*, vol. 27, p. 323, 2013.
- [29] P. P. Avelino, D. Bazeia, J. Menezes, and B. F. de Oliveira, “String networks in z_n lotka–volterra competition models,” *Physics Letters A*, vol. 378, pp. 393–397, jan 2014.
- [30] P. Avelino, D. Bazeia, L. Losano, J. Menezes, and B. de Oliveira, “String networks with junctions in competition models,” *Physics Letters A*, vol. 381, no. 11, pp. 1014 – 1020, 2017.
- [31] P. P. Avelino, D. Bazeia, L. Losano, J. Menezes, and B. F. de Oliveira, “Spatial patterns and biodiversity in off-lattice simulations of a cyclic three-species lotka–volterra model,” *EPL (Europhysics Letters)*, vol. 121, no. 4, p. 48003, 2018.
- [32] P. P. Avelino, J. Menezes, B. F. de Oliveira, and T. A. Pereira, “Expanding spatial domains and transient scaling regimes in populations with local cyclic competition,” *Phys. Rev. E*, vol. 99, p. 052310, May 2019.
- [33] P. P. Avelino, D. Bazeia, L. Losano, J. Menezes, and B. F. de Oliveira, “Interfaces with internal structures in generalized rock-paper-scissors models,” *Phys. Rev. E*, vol. 89, p. 042710, apr 2014.
- [34] R. Dean, J. van Kan, Z. Pretorius, K. Hammond-Kosack, A. Di Pietro, P. Spanu, J. Rudd, M. Dickman, R. Kahmann, J. Ellis, and G. Foster, “The top 10 fungal pathogens in molecular plant pathology,” *Molecular Plant Pathology*, vol. 13, no. 4, pp. 414–430, 2012.

- [35] A. Husaini, A. Sakina, and S. Cambay, “Host-pathogen interaction in fusarium oxysporum infections: Where do we stand?,” *Molecular Plant-Microbe Interactions*, vol. 31, 03 2018.
- [36] I. Druzhinina, V. Seidl-Seiboth, A. Herrera-Estrella, B. Horwitz, C. Kenerley, E. Monte, P. Mukherjee, S. Zeilinger, I. Grigoriev, and C. Kubicek, “Trichoderma: The genomics of opportunistic success,” *Nature reviews. Microbiology*, vol. 9, pp. 749–59, 10 2011.
- [37] B. T., R. A.M., L. M.C., and C. A.C, “Biocontrol mechanisms of trichoderma strains,” *International microbiology : the official journal of the Spanish Society for Microbiology*, vol. 74, pp. 249–260, 2004.
- [38] T. R. Malthus, *An Essay on the Principle of Population*. J. Johnson, Londres, 1872.
- [39] L. H. A. Monteiro, *Sistemas Dinâmicos*. Editora Livraria da Física, 3^a ed., 2011.
- [40] A. S. D. O. Sobrinho, C. F. Oliveira, C. M. Kita, Érica Regina Takano Natti, and P. L. Natti, “Modelagem matemática e estabilidade de sistemas predador-presa (mathematical modeling and stability of predator-prey systems),” *Revista Brasileira de Ensino de Física*, 04 2015.
- [41] A. Lotka, *Elements of mathematical biology*. Dover Publications, 1956.
- [42] V. Volterra, “Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically,” *Nature*, vol. 118, pp. 558–560, oct 1926.
- [43] J. Hofbauer and K. Sigmund, *Evolutionary games and population dynamics*. Cambridge university press, 1998.
- [44] R. M. May and W. J. Leonard, “Nonlinear aspects of competition between three species,” *SIAM journal on applied mathematics*, vol. 29, no. 2, pp. 243–253, 1975.
- [45] S. Mowlaei, A. Roman, and M. Pleimling, “Spirals and coarsening patterns in the competition of many species: a complex ginzburg–landau approach,” *Journal of Physics A: Mathematical and Theoretical*, vol. 47, p. 165001, apr 2014.

- [46] E. Butkov, *Física Matemática*. LTC - Editora, 1^a ed ed., 1988.
- [47] Q. He, M. Mobilia, and U. C. Täuber, “Spatial rock-paper-scissors models with inhomogeneous reaction rates,” *Phys. Rev. E*, vol. 82, p. 051909, Nov 2010.
- [48] N. Metropolis and S. Ulam, “The monte carlo method,” *Journal of the American Statistical Association*, vol. 44, no. 247, pp. 335–341, 1949. PMID: 18139350.
- [49] G. Tzedakis, E. Tzamali, K. Marias, and V. Sakkalis, “The importance of neighborhood scheme selection in agent-based tumor growth modeling,” *Cancer Informatics*, vol. 14(S4), pp. 67–81, 2015.
- [50] B. L. Brown and M. Pleimling, “Coarsening with nontrivial in-domain dynamics: Correlations and interface fluctuations,” *Phys. Rev. E*, vol. 96, p. 012147, Jul 2017.
- [51] J. P. Menezes, M. Lupatini, Z. I. Antoniolli, E. Blume, E. Junges, and C. G. Manzoni, “Variabilidade genética na região its do rDNA de isolados de trichoderma spp. (biocontrolador) e fusarium oxysporum f. sp. chrysanthemi,” *Ciência e Agrotecnologia*, vol. 34, pp. 132–139, Feb. 2010.
- [52] D. V. Cândida, J. G. C. Costa, C. A. Rava, and M. Carneiro, “Controle genético da murcha do fusário (fusarium oxysporum) em feijoeiro comum,” *Tropical plant pathology*, vol. 34, no. 6, pp. 379–384, 2009.
- [53] J. L. A. e Walter Maccheroni Jr. e José Odair Pereira e Welington Luiz de Araújo, “microrganismos endofíticos: uma revisão sobre o controle de insetos e recentes avanços em plantas tropicais,” *Jornal Eletrônico de Biotecnologia*, vol. 3, no. 1, 2000.
- [54] J. L. d. Azevedo, W. Maccheroni Júnior, W. L. d. Araújo, and J. O. Pereira, *Microrganismos endfíticos e seu papel em plantas tropicais*, pp. cap. 8, 235–268. EDUCS, 2002.
- [55] V. A. Bongiorno, S. A. Rhoden, A. Garcia, J. C. Polonio, J. L. d. Azevedo, J. O. Pereira, and J. A. Pamphile, “Genetic diversity of endophytic fungi from coffea arabica cv. iapar-59 in organic crops,” *Annals of Microbiology*, 2016.

- [56] A. Ribeiro, J. Polonio, A. Costa, C. Santos, S. Rhoden, J. L. d. Azevedo, and J. A. Pamphile, “Bioprospection of culturable endophytic fungi associated with the ornamental plant *pachystachys lutea*,” *Current Microbiology*, 2018.
- [57] J. Polonio, T. Tognolli de Almeida, A. Garcia, G. E G Mariucci, J. Azevedo, S. Rhoden, and J. Pamphile, “Biotechnological prospecting of foliar endophytic fungi of guaco (*mikania glomerata spreng.*) with antibacterial and antagonistic activity against phytopathogens,” *Genetics and molecular research: GMR*, vol. 14, pp. 7297–7309, 07 2015.
- [58] P. A. N., J. L. D., and L. C. C., “Microrganismos endofíticos em plantas: status atual e perspectivas,” *Boletín Latinoamericano y del Caribe de Plantas Medicinales y Aromáticas*, vol. 3, pp. 69–72, 2004.
- [59] P. E. Busby, K. G. Peay, and G. Newcombe, “Common foliar fungi of *populus trichocarpa* modify *melampsora* rust disease severity,” *New Phytologist*, vol. 209, no. 4, pp. 1681–1692, 2016.
- [60] S. Hasan, G. Gupta, S. Anand, A. Chaturvedi, and H. Kaur, “Biopotential of microbial antagonists against soilborne fungal plant pathogens,” *Int J Agric Food Sci Technol*, vol. 4, no. 2, pp. 37–39, 2013.
- [61] S. Gupta, S. Mahajan, M. Gupta, and D. Sharma, “Screening of native isolates of *trichoderma* spp. of jammu for their biocontrol potential through hydrolytic enzyme activities,” *Phytopath indiano*, vol. 69, pp. 173–180, 01 2016.
- [62] G. Harman, C. R Howell, A. Viterbo, I. Chet, and M. Lorito, “*Trichoderma* species - opportunistic, avirulent plant symbionts,” *Nature reviews. Microbiology*, vol. 2, pp. 43–56, 02 2004.
- [63] A. Martínez-Medina, M. Alguacil, J. Pascual, and S. van Wees, “Phytohormone profiles induced by *trichoderma* isolates correspond with their biocontrol and plant growth-promoting activity on melon plants,” *Journal of chemical ecology*, vol. 40, 07 2014.

- [64] C. Scherer, *Métodos Computacionais da Física*. LF - Editora Livraria da Física, 2005.
- [65] P. R. G. Fernandes, A. A. Neto, M. A. dos Santos, B. F. de Oliveira, and H. Mukai, “Light-induced birefringence in the isotropic phase of a lyotropic liquid crystal,” *Journal of Molecular Liquids*, vol. 292, p. 111364, 2019.
- [66] U. Dobramysl, M. Mobilia, M. Pleimling, and U. C. Täuber, “Stochastic population dynamics in spatially extended predator–prey systems,” *Journal of Physics A: Mathematical and Theoretical*, vol. 51, no. 6, p. 063001, 2018.
- [67] P. R. M. de Azevedo, *Introdução à Estatística*. Editora UFRN, 1° ed ed., 2005.
- [68] M. J. Washenberger, M. Mobilia, and U. C. Täuber, “Influence of local carrying capacity restrictions on stochastic predator–prey models,” *Journal of Physics: Condensed Matter*, vol. 19, no. 6, p. 065139, 2007.
- [69] C. Cianci and T. Carletti, “Stochastic patterns in a 1d rock–paper–scissors model with mutation,” *Physica A*, vol. 410, pp. 66 – 78, 2014.
- [70] T. Reichenbach, M. Mobilia, and E. Frey, “Self-organization of mobile populations in cyclic competition,” *Journal of Theoretical Biology*, vol. 254, no. 2, pp. 368 – 383, 2008.
- [71] D. Grošelj, F. Jenko, and E. Frey, “How turbulence regulates biodiversity in systems with cyclic competition,” *Phys. Rev. E*, vol. 91, p. 033009, Mar 2015.
- [72] G. Campanile, A. Ruscelli, and N. Luisi, “Antagonistic activity of endophytic fungi towards *diplodia corticola* assessed by in vitro and in planta tests,” *European Journal of Plant Pathology*, vol. 117, no. 3, pp. 237–246, 2007.
- [73] P. Körmöczi, G. Danilovic, L. Manczinger, L. Jovanovic, D. Pankovic, C. Vágvölgyi, and L. Kredics, “Composição das espécies de isolados de trichoderma da rizosfera de vegetais cultivados em solos húngaros,” *Fresenius Environmental Bulletin*, vol. 22, no. 6, pp. 1736–1741, 2013.

- [74] I. Volkov, J. R. Banavar, S. P. Hubbell, and A. Maritan, “Patterns of relative species abundance in rainforests and coral reefs,” *Nature*, vol. 450, p. 45, 2007.
- [75] I. Volkov, J. R. Banavar, S. P. Hubbell, and A. Maritan, “Neutral theory and relative species abundance in ecology,” *Nature*, vol. 424, p. 1035, 2003.
- [76] A. Banavar, Jayanth R. and Maritan and A. Rinaldo, “Size and form in efficient transportation networks,” *Nature*, vol. 399, p. 130, 1999.
- [77] A. Maritan and J. R. Banavar, “Chaos, noise, and synchronization,” *Phys. Rev. Lett.*, vol. 72, p. 1451, 1994.
- [78] N. S. Holter, A. Maritan, M. Cieplak, N. V. Fedoroff, and J. R. Banavar, “Dynamic modeling of gene expression data,” *PNAS*, vol. 98, no. 4, p. 1693, 2001.