

SYLVESTRE AURELIANO CARVALHO

**UM MODELO DE INTERAÇÃO ENTRE BACTÉRIAS  
ALELOPÁTICAS**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Física Aplicada, para obtenção do título *Magister Scientiae*.

VIÇOSA  
MINAS GERAIS - BRASIL  
2015

**Ficha catalográfica preparada pela Biblioteca Central da Universidade  
Federal de Viçosa - Câmpus Viçosa**

T

C331m  
2015

Carvalho, Sylvestre Aureliano, 1989-  
Um modelo de interação entre bactérias alelopáticas /  
Sylvestre Aureliano Carvalho. – Viçosa, MG, 2015.  
x, 84f. : il. (algumas color.) ; 29 cm.

Inclui apêndices.

Orientador: Marcelo Lobato Martins.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Viçosa.

Referências bibliográficas: 78-84.

1. Alelopatia. 2. Bactérias. 3. Interações ecológicas.  
4. Competição (Biologia). 5. Modelo matemático.  
I. Universidade Federal de Viçosa. Departamento de Física.  
Programa de Pós-graduação em Física Aplicada. II. Título.

CDD. 22 ed. 577.82

SYLVESTRE AURELIANO CARVALHO

UM MODELO DE INTERAÇÃO ENTRE BACTÉRIAS ALELOPÁTICAS

Dissertação apresentada à  
Universidade Federal de Viçosa,  
como parte das exigências do  
Programa de Pós-Graduação em  
Física Aplicada, para obtenção do  
título de *Magister Scientiae*.

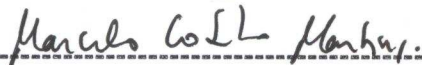
APROVADA: 06 de julho de 2015.



Lucy Tiemi Takahashi



Hallan Souza e Silva



Marcelo Lobato Martins  
(Orientador)

A Deus, que por mais que insistam em dizer que está morto, mas está vivo!

A minha família e à minha avó Trindade (in memoriam).

*“Fé que pensa, razão que crê.”*

*Blaise Pascal*

# Agradecimentos

A Deus, em quem sempre encontrei satisfação. Ele é o autor da vida e quem possibilita vivenciar tudo que está ao nosso redor.

Agradeço especialmente a minha mãe Ângela, que mesmo sem o que ter, dividia. Agradeço ao meu tio Raimundo, que à sua maneira sempre mostrou como é importante a alegria do viver.

Agradeço às minhas tias Ana (Teca), Luzia (Zita), Maria e Divina (Diva) pelos incentivos e ajudas.

Aos professores e funcionários do Departamento de Física da Universidade Federal de Viçosa.

A todos os estudantes da pós-graduação, em especial à turma da sala 211, com os quais dei boas gargalhadas e passei bons momentos.

Ao amigos conquistados em Viçosa, que me ajudaram a aproveitar o tempo de folga.

Ao meu orientador Prof. Marcelo, pelas preciosas discussões realizadas ao longo desses dois anos de mestrado.

Aos meus grandes amigos de Lavras “A Irmandade” (Vilela, João Paulo, Mylena, Rafael, Luciano, Letícia, Andréia, Duda), mesmo distantes, sempre estiveram perto.

À CAPES pela bolsa concedida.

# Sumário

<b>Lista de Figuras</b>	<b>viii</b>
<b>Resumo</b>	<b>ix</b>
<b>Abstract</b>	<b>x</b>
<b>1 Introdução Geral</b>	<b>1</b>
<b>2 Aspectos Biológicos e a Equação de Reação-Difusão</b>	<b>4</b>
2.1 Competição entre espécies . . . . .	4
2.2 Interações alelopáticas . . . . .	7
2.3 Difusão celular e invasões biológicas . . . . .	10
2.4 A equação de reação-difusão . . . . .	13
2.4.1 O passeio aleatório . . . . .	13
2.4.2 A equação de difusão . . . . .	15
2.4.3 A equação de reação-difusão . . . . .	16
<b>3 Um Modelo de Interação Entre Bactérias Alelopáticas</b>	<b>18</b>
3.1 Modelo matemático . . . . .	18
3.2 Modelo matemático adimensional . . . . .	21
<b>4 Dinâmica do Sistema Homogêneo</b>	<b>23</b>
4.1 Emissão de microcina em baixa concentração pelas duas cepas . . . . .	23
4.2 Emissão de microcina em alta concentração pela cepa 1 e em baixa pela cepa 2	31

4.3	Emissão de microcina em alta concentração pela cepa 2 e em baixa pela cepa 1	36
4.4	Emissão de microcina em alta concentração pelas duas cepas . . . . .	40
<b>5</b>	<b>A Dinâmica Espacial de Interação entre Bactérias Alelopáticas</b>	<b>48</b>
5.1	Ondas viajantes em um modelo de bactérias alelopáticas . . . . .	48
5.2	Invasão da espécie 1 . . . . .	52
5.3	Invasão da espécie 2 . . . . .	57
5.4	Solução espaço-temporal do sistema não-homogêneo . . . . .	59
5.5	Dinâmica espacial a partir de focos inicialmente localizados . . . . .	63
<b>6</b>	<b>Conclusões e Perspectivas</b>	<b>69</b>
<b>A</b>	<b>Estabilidade em Sistemas Não-Lineares</b>	<b>72</b>
<b>B</b>	<b>Crítério de Estabilidade de Routh-Hurwitz</b>	<b>75</b>
<b>C</b>	<b>O Teorema de Bolzano-Cauchy</b>	<b>77</b>
	<b>Referências Bibliográficas</b>	<b>78</b>

# Lista de Figuras

2.1	Fluxograma competição intra e interspecífica. . . . .	5
2.2	Interações entre espécies. . . . .	6
2.3	Canais produtores e receptores de microcina. . . . .	7
2.4	Representação do processo de absorção de bacteriocina. . . . .	8
2.5	Percental de células x bacteriocina. . . . .	9
2.6	Formação de padrões espaciais em <i>E. coli</i> . . . . .	11
2.7	Passeio aleatório unidimensional. . . . .	13
3.1	Resposta funcional Holling's tipo III. . . . .	20
3.2	Matriz de conexões entre as cepas. . . . .	21
4.1	Espaço de parâmetros $(\nu_1, \nu_2)$ para duas cepas que liberam microcina em baixa concentração. . . . .	28
4.2	Espaço de fase das populações competidoras $(N_1, N_2)$ quando ambas as cepas emitem microcina em baixa concentração. . . . .	28
4.3	Evolução temporal das populações competidoras $N_1$ e $N_2$ . . . . .	29
4.4	Evolução temporal das microcinas $B_1$ e $B_2$ . . . . .	30
4.5	Espaço de parâmetros $(\nu_1, \nu_2)$ do sistema (4.8). . . . .	34
4.6	Trajetórias no espaço de fases 1. . . . .	35
4.7	Espaço de parâmetros $(\nu_1, \nu_2)$ do sistema (4.15). . . . .	39
4.8	Trajetória no espaço de fase 2. . . . .	40
4.9	Espaço de parâmetros do sistema (4.20) para espécies semelhantes. . . . .	42
4.10	Espaço de parâmetros $(\nu_1, \nu_2)$ para o caso em que $y, y' > 1$ . . . . .	43

4.11	Espaço de parâmetros $\nu_1 = \nu_1(\mu_1)$ , $\nu_1 = \nu_1(c_1)$ , $\nu_2 = \nu_2(\mu_2)$ e $\nu_2 = \nu_2(c_2)$ para o caso em que $y, y' > 1$ .	44
4.12	Espaço de parâmetros $\nu_1 = \nu_1(\mu_2)$ , $\nu_1 = \nu_1(c_2)$ , $\nu_2 = \nu_2(\mu_1)$ e $\nu_2 = \nu_2(c_1)$ para o caso em que $y, y' > 1$ .	45
4.13	Parâmetros de competição ( $\nu_1$ e $\nu_2$ ) em função de $r$ .	46
4.14	Parâmetros que alteram a alelopatia.	47
5.1	Polinômio Característico $P_1(\lambda)$ para três valores de velocidade.	55
5.2	Variação da velocidade de onda $v$ em função da taxa de competição $\nu_1$ .	55
5.3	Comportamento da velocidade de onda $v$ em função de $\nu_2$ .	56
5.4	Variação da velocidade de onda $v$ em função da taxa de reprodução $r$ .	56
5.5	Polinômio característico $P_2(\lambda)$ para três valores de velocidade.	58
5.6	Velocidade de onda em função da taxa de competição $\nu_1$ .	59
5.7	Ondas de recuo.	61
5.8	Ondas de avanço.	62
5.9	Ondas de extinção.	62
5.10	Espécie 2 avança e extingue a espécie 1.	64
5.11	Espécie 1 avança e extingue a espécie 2.	65
5.12	Progressão da espécie 1 quando emite microcina em alta concentração.	66
5.13	Progressão da espécie 1 quando emite microcina em alta concentração.	66
5.14	Vantagem da espécie 2 quando emite microcina em alta concentração.	67
5.15	Coexistência populacional quando as duas espécies e as suas microcinas difundem-se.	68
5.16	Focos Aleatoriamente distribuídos.	68
C.1	Teorema de Bolza-Cauchy.	77

# Resumo

CARVALHO, Sylvestre Aureliano, M. Sc., Universidade Federal de Viçosa, Julho de 2015. **Um Modelo de Interação entre Bactérias Alelopáticas.** Orientador: Marcelo Lobato Martins. Coorientadores: Silvio da Costa Ferreira Junior e Sidiney Geraldo Alves.

Neste trabalho propusemos e estudamos através de métodos analíticos e análise numérica, um modelo que descreve a interação entre duas cepas de bactérias considerando competição por recursos e supressão alelopática. O fenômeno de interação alelopática pode ser encontrado em populações de bactérias, algas, plantas e fungos e é caracterizado pela liberação de uma substância tóxica no meio que pode inibir ou matar a outra espécie. Especificamente no caso de bactérias como a *Escherichia coli*, o processo de liberação e absorção de toxina envolve especialmente canais e receptores presentes na membrana celular. Essas toxinas ou aleloquímicos são sintetizados e liberados sob estresse celular, difundem no ambiente extracelular se ligam a receptores celulares que direcionam a toxina até o DNA celular. Matematicamente, o modelo contém quatro equações diferenciais parciais do tipo reação-difusão e os resultados podem ser analisados considerando quatro cenários diferentes em relação à concentração de toxina emitida por cada espécie. Se as duas cepas emitem microcina em regime de baixa concentração, a dinâmica espacialmente homogênea do sistema estacionário exibe biestabilidade entre dois pontos fixos distintos se existir alta competição interespecífica entre as duas cepas. A condição de coexistência das espécies é a baixa pressão competitiva e a vantagem de uma espécie sobre a outra é obtida quando uma espécie apresenta forte pressão competitiva e a outra fraca. Quando as duas espécies emitem toxina em regime de alta concentração ou apenas uma delas, as regiões de coexistência, biestabilidade e vantagem de uma espécie sobre a outra são alteradas, mas a biodiversidade é sustentada. Nestes casos, os parâmetros que descrevem a sensibilidade e a mortalidade pela toxina e são os responsáveis pelas alterações. O efeito da estrutura espacial foi estudado a partir das soluções do tipo ondas viajantes, bem como foram calculadas as velocidades de propagação das frentes de ondas em função de alguns parâmetros relevantes da dinâmica. Por fim, foi investigado o efeito de diferentes focos inicialmente localizados, bem como os padrões de espalhamento alcançados descrevendo as configurações de coexistência e dominância de uma das espécies.

# Abstract

CARVALHO, Sylvestre Aureliano, M. Sc., Universidade Federal de Viçosa, July, 2015. **A Model of Interaction Between Allelopathic Bacteria.** Adviser: Marcelo Lobato Martins. Co-Advisers: Silvio da Costa Ferreira Junior and Sidney Geraldo Alves.

In this work we propose and study through analytical and numerical analysis a model that describes the interaction between two bacterial strains considering competition for resources and allelopathic suppression. The allelopathic phenomenon can be found in populations of bacteria, algae, plants, fungi and is characterized by the release of toxic substances in the environment which may inhibit or kill other species. Specifically, in the case of bacteria, such as *Escherichia coli*, the toxin release and absorption processes involve specialized channels and receptors present in the cell membrane. These toxins or allelochemicals are synthesized and released under cellular stress, diffuse into the extracellular medium and bind to the membrane receptors in other cells that direct the toxin to the cellular DNA. Mathematically, the model contains four partial differential equations of the reaction-diffusion type and the results can be analyzed considering four different scenarios associated to the toxin concentration released by each species. If the two strains release microcins in low concentration and there is a high interspecific competition between the two strains, the spatially homogeneous dynamics of the stationary state exhibits bistability between two distinct fixed points. In turn, species coexistence occurs at low competitive pressure and the extinction of one species by the other is observed when one species is a strong and the other is a weak competitor. When the two species, or even just one of them, release toxins at high concentrations, the regions of coexistence, bistability and extinction of one species change, but species diversity can be sustained. In these cases, the parameters describing the sensitivity and mortality by the toxin are responsible for the changes. The effect of spatial structure was obtained by investigating the invasion of one species over the other which depends on several direct pressures. In this investigation we look for traveling type wave solutions. We determine the velocities of the invasion wavefronts as a function of some relevant dynamic parameters and study the diffusion from focus initially located.

# Capítulo 1

## Introdução Geral

A multidisciplinaridade é considerada de grande importância para o desenvolvimento da ciência, da tecnologia e da inovação [1]. O grande desafio científico desta segunda década do século XXI talvez seja promover a cooperação entre diversas áreas da ciência. Nesta perspectiva, a descrição matemática de sistemas biológicos é um tópico de pesquisa muito ativo e com diversas aplicações [2]. Entre elas encontra-se o estudo das interações entre diferentes seres na natureza, que descreve com sucesso vários comportamentos como, por exemplo, as relações entre predador-presa através das equações de Lotka-Volterra e as interações entre parasitas e hospedeiros pelo modelo de Nicholson–Bailey [3]. Além disso, o desenvolvimento das técnicas computacionais para modelagem matemática são de grande importância nesta colaboração entre as diferentes áreas, pois possibilita solucionar problemas biológicos de dinâmica de populações extremamente complicados do ponto de vista analítico.

As relações entre indivíduos de diferentes espécies biológicas estão intrinsicamente ligadas à biodiversidade. Embora muitas dessas relações favoreçam ambas as partes, há também aquelas em que está presente o benefício de uma em detrimento da outra. O primeiro caso tende a favorecer a biodiversidade, enquanto o último é muitas vezes responsável por reduzir a biodiversidade, isto é, resultam em extinções locais de espécies. Apesar disso, interações competitivas, predatórias e parasitárias são bem frequentes na natureza, indicando que existem casos em que há mecanismos reponsáveis pela manutenção da biodiversidade.

Um ponto relevante a se destacar sobre os modelos que suportam diferentes estratégias competitivas é a possibilidade de elencar quais os mecanismos mais importantes que geram biodiversidade. O estudo dos mecanismos capazes de promover interações entre espécies, sua coexistência e exclusões são importantes para entender a geração da biodiversidade e sua manutenção nos ecossistemas diversos. Esses conhecimentos também são essenciais para apontar os fatores no meio ambiente que são importantes para a preservação da biodiversidade e

também para especificar as condições em que se torna possível a formação e estabelecimento de comunidades biologicamente diversas [4, 5].

Mesmo quando uma comunidade, ou o ecossistema, parecem não mudar, características populacionais como reprodução, mortalidade, migração, etc, variam ao longo do tempo à medida que as espécies se ajustam [6]. Esses “ajustes” podem ser comparados a um sistema onde objetos agrupados de um conjunto, estabelecem relações de causa e efeito com os elementos desse conjunto. Quando algumas grandezas que caracterizam esses objetos variam com o tempo, este sistema é chamado de “sistema dinâmico” [7], o que se pode observar na maioria dos processos que ocorrem nas populações biológicas. Assim, as populações apresentam comportamento dinâmico e são caracterizadas por mudanças contínuas não só no tempo, mas também no espaço [8], e essas mudanças estão diretamente relacionadas com as interações entre indivíduos de diferentes espécies da comunidade no qual ela se insere.

A modelagem de sistemas dinâmicos, em especial a modelagem de ecologia de populações, desempenha um papel muito importante na ciência aplicada. Entre os modelos clássicos estão a equação de crescimento exponencial de Malthus, a de crescimento logístico de Verhulst e o mapa logístico de Ricker. Podemos também citar aplicações mais complexas como, por exemplo, problemas envolvendo dinâmica caótica. Neste caso, podem surgir atratores estranhos, característicos da modelagem de evolução das espécies. O uso de ideias da teoria de sistemas dinâmicos na análise de problemas biológicos e ecológicos levou a uma marcante melhoria no nosso entendimento da evolução, tanto em nível microscópico quanto macroscópico [9].

As representações macroscópicas e microscópicas descrevem também duas configurações diferentes sobre a dinâmica da competição de espécies e sua coexistência. Em particular, a descrição macroscópica baseia-se na evolução dinâmica da população de cada espécie em si, e a interação ocorre a nível global ou coletivo entre todos os indivíduos na população; os modelos que descrevem essas interações são chamados de modelos de campo médio [10]. Em contraste, a estrutura microscópica é baseada em interações no nível individual, ao qual chamamos de modelos baseados em agentes [11, 12, 13].

Os modelos que contém equações diferenciais e compartimentos estão entre as ferramentas mais importantes utilizadas para a análise de sistemas dinâmicos [14, 15]. A representação de modelos contínuos pode ser feita através de Sistemas de Equações Diferenciais Ordinárias (EDO's), cuja variável independente é geralmente o tempo, ou por Sistemas de Equações Diferenciais Parciais (EDP's), quando consideramos como variáveis independentes, além do tempo, as variáveis espaciais e, ou, possivelmente alguma outra variável independente [16].

Nesta dissertação investigamos um sistema composto por duas espécies de bactérias que interagem por competição e por alelopatia. A descrição das abordagens utilizadas no estudo deste sistema é feita nos próximos capítulos. No capítulo 2 apresentamos uma revisão da literatura contendo informações biológicas sobre os fenômenos de interações entre espécies, formação de

padrões em células, difusão e mobilidade celular. Em relação aos processos difusivos, fizemos uma breve discussão sobre a caminhada aleatória, a equação de difusão e equação de difusão com termos de fonte e, ou, sorvedouros, caracterizada como reação-difusão.

No capítulo 3 vamos apresentar uma proposta de modelo para descrever a interação entre duas cepas de bactérias que competem por recursos e interagem por alelopatia. A partir deste modelo, introduzimos características espaciais, através da inserção de EDP's do tipo reação-difusão para as células e para as toxinas que por elas são produzidas, visando compreender o efeito da difusão celular em bactérias alelopáticas. Matematicamente, o modelo contém quatro equações diferenciais parciais do tipo reação-difusão, sendo que duas descrevem as populações de bactérias e as outras duas descrevem as toxinas que são liberadas por elas.

No capítulo 4, estudamos a dinâmica do sistema espacialmente homogêneo, em que foram desconsideradas as correlações locais e analisamos as soluções estacionárias. Os resultados foram analisados considerando quatro cenários diferentes associados com a concentração de toxina liberada por cada espécie: i) baixa pelas duas espécies; ii) baixa pela espécie 1; iii) baixa pela espécie 2 e iv) alta pelas duas espécies. Da análise de estabilidade linear, foram obtidos 7 pontos de equilíbrio e foram discutidas suas classificações em relação à estabilidade.

No capítulo 5 estudamos os efeitos das invasões celulares a partir do estudo das equações do tipo reação-difusão. Ao formular essa modelagem, buscamos estabelecer as condições de existência de soluções do tipo ondas viajantes. Obtivemos os espaços de parâmetros e verificamos o efeito dos principais parâmetros do modelo nas velocidades de onda. Em seguida, estudamos os processos invasivos levando em consideração o estudo da solução ondas viajantes e simulamos invasões a partir de focos localmente iniciados.

Finalmente, no capítulo 6, concluímos o trabalho e apresentamos perspectivas para trabalhos futuros.

## Capítulo 2

# Aspectos Biológicos e a Equação de Reação-Difusão

Diferentes formas de interação entre os seres vivos são observadas na natureza e podem ser classificadas em termos das dependências que os organismos vivos mantêm entre si. Algumas dessas interações produzem benefício para ambos os seres vivos, enquanto, outras beneficiam apenas um deles. Essas relações podem gerar biodiversidade ou extinção local e podem ocorrer entre indivíduos da mesma espécie ou de espécies diferentes. Neste capítulo vamos discutir os aspectos biológicos básicos de interações entre espécies e algumas ferramentas matemáticas para estudar a dinâmica dos problemas considerados nesta dissertação.

### 2.1 Competição entre espécies

A competição é uma interação negativa que ocorre entre organismos sempre que dois ou mais deles disputam o mesmo recurso limitado [17]. Todos os organismos necessitam de recursos para crescer, reproduzir e sobreviver como água, alimentos, macho, fêmea, luminosidade, espaço físico, etc. [18]. Os organismos, no entanto, não podem adquirir um recurso quando outros organismos consomem ou defendem esses recursos [19].

A natureza do recurso limitante pode variar significativamente, no entanto, a consequência da competição entre os indivíduos sempre tende a reduzir crescimento, reprodução ou sobrevivência [20]. Existem vários tipos de competição na natureza e os ecólogos os têm classificado de diferentes maneiras, consoante alguns critérios que melhor classificam o problema a ser es-

tudado. Estas classificações podem ser feitas em relação aos tipos de organismos que competem e quanto à forma como se manifesta nos indivíduos.

Existem três formas, primordialmente diferentes, segundo as quais os organismos competem por espaço e por recursos. A primeira forma, chamada de competição intraespecífica, acontece entre indivíduos da mesma espécie ou, mais precisamente, entre os indivíduos de uma mesma população que vive em uma certa região. A segunda forma é chamada de competição interespecífica e acontece entre organismos pertencentes a espécies diferentes. A forma mais simples de competição interespecífica é aquela observada entre duas populações  $N_1$  e  $N_2$ . Casualmente os efeitos competitivos de uma espécie sobre a outra são iguais, por isso, este tipo de competição é chamada de competição simétrica. Quando não há perfeita reciprocidade nos processos competitivos, então a competição interespecífica é assimétrica. Por fim, a terceira forma considera uma combinação entre as competições inter e intraespecífica [21]. A figura (2.1) apresenta um fluxograma que descreve como esses tipos de classificações se aplicam a uma (a) e duas espécies (b).

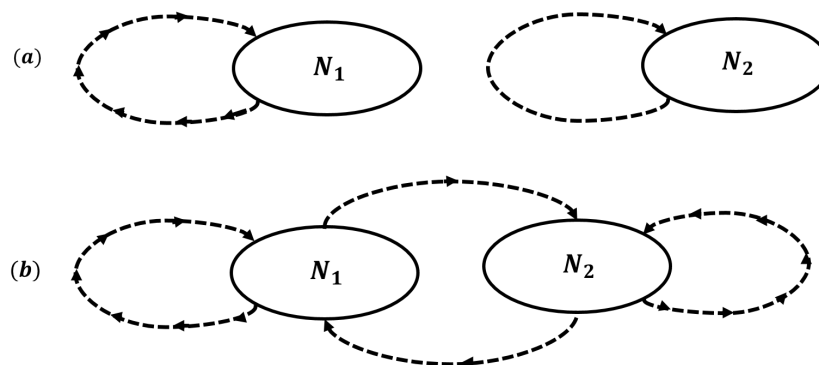


Figura 2.1: Considere  $N_1$  e  $N_2$  duas espécies distintas. a) Competição entre membros de uma única espécie individualmente, indicada pelo sentido da seta. b) Combinação entre as competições inter e intra-específica. Estes modelos são considerados implícitos, uma vez que não são feitas considerações sobre os tipos de recursos pelos quais as espécies competem.

No entanto, na natureza é verificado um comportamento mais complexo a partir de interações simultâneas entre populações de várias espécies que partilham dos mesmos recursos. Esse efeito foi introduzido por MacArthur em 1972, caracterizando-o como competição difusa. Pressupõe-se, neste caso, que nenhuma espécie competidora interagente tem efeito nitidamente hegemônico sobre a outra [22]. Na competição difusa por exploração<sup>1</sup> os indivíduos afetam uns aos outros pelo fato de utilizarem recursos que, de outra forma, estariam acessíveis para outros. Já a competição por interferência ocorre quando causam algum tipo de prejuízo ou benefício mútuo mesmo se o recurso disputado não estiver necessariamente em falta. Outras interações competitivas podem ser chamadas de preferencialistas. Neste caso, indivíduos de

<sup>1</sup>O termo em inglês é “pure consumptive” ou “exploitative competition”.

uma população selecionam os tipos de recursos disponíveis a outros indivíduos para competir.

Ainda, existem outras formas de relações manifestadas entre os seres vivos. A figura (2.2) estabelece algumas classificações em relação às formas de como elas se manifestam nos indivíduos. Na figura (a) é possível identificar processo de competição direta ou indireta através da relação existente entre  $N_1$  e  $N_2$ . O prejuízo será direto se o fenômeno for do tipo predação mútua e será indireto se houver consumo de recursos limitados comuns às duas espécies. A relação entre  $N_1$  e  $N_3$ , é do tipo comensalismo. A espécie  $N_1$ , comensal, beneficia-se da presença da  $N_3$ , que não é afetada diretamente por  $N_1$ . O vínculo entre  $N_2$  e  $N_3$  é do tipo amensalismo (antibiose/alelopatia), que consiste na síntese e liberação de secreção de uma substância por uma das espécies que é danosa à outra [23].

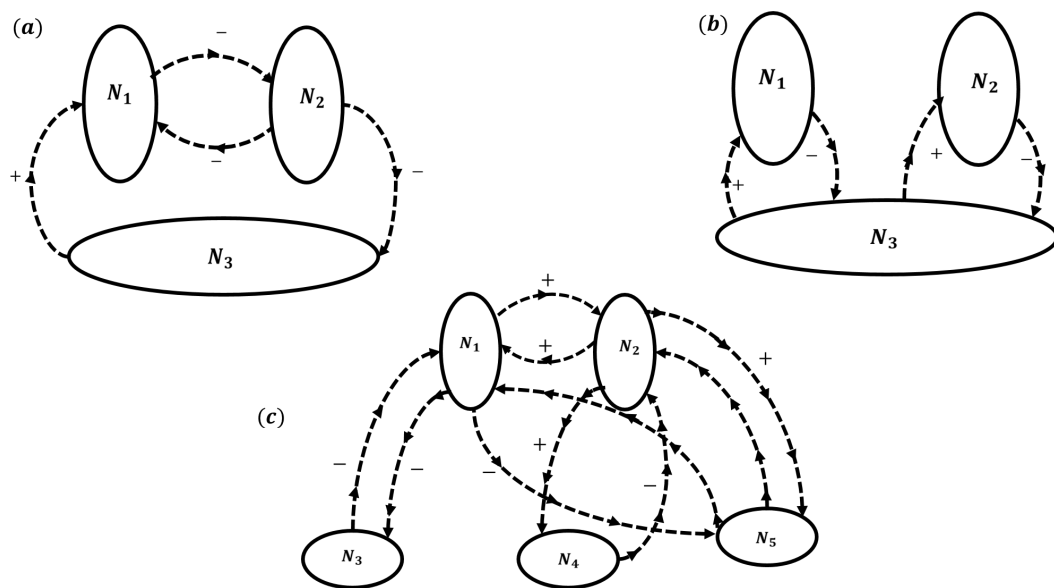


Figura 2.2: Ações mútuas entre espécies diferentes. As setas ( $\rightleftarrows$ ) com descrição (+) significa que a espécie beneficia ou requer a presença da outra; e as com descrição (-) quer dizer que a espécie é prejudicada pela presença da outra. Os compartimentos que não estão conectados significa que a espécie não é afetada pela presença da outra. Na figura (a) é observada competição (direta e indireta), comensalismo e amensalismo. Na figura (b) encontramos predação (ou parasitismo) e neutralismo (ou possuem “adversárias” exclusivistas), enquanto que, na figura (c), além das interações já destacadas é possível identificar simbiose ou mutualismo. Em todos os casos a competição intraespecífica foi omitida, mas pode existir.

No esquema explícito na figura (2.2-b), a relação entre  $N_1$  e  $N_3$  e entre  $N_2$  e  $N_3$  é de presa-predador ou parasitismo. Não existem ligações entre  $N_1$  e  $N_2$ , e por isso, esse fenômeno é chamado de neutralismo. Por fim, o esquema da figura (2.2 - c) apresenta o princípio de interação entre 5 populações. Os indivíduos dos compartimentos inferiores não interagem entre si e existe um outro tipo de interação que não foi retratada anteriormente, que é observada entre as população  $N_1$  e  $N_2$ : mutualismo e simbiose. No processo de mutualismo as duas espécies

favorecem-se mutuamente, mas sobrevivem sem a presença da outra, enquanto que na simbiose, as duas espécies favorecem-se mutuamente e requerem a presença da outra [17].

## 2.2 Interações alelopáticas

A alelopátia pode ser definida pela capacidade de algumas espécies produzirem substâncias químicas que ao serem liberadas no ambiente ou depositadas em indivíduos de outras espécies, influenciam de forma desfavorável a sobrevivência e/ou a reprodução dessas outras espécies [24]. O fenômeno da alelopátia corresponde ao processo de interação entre um indivíduo e o ambiente biótico onde ele se encontra, podendo ser encontrada em plantas, líquens, algas, bactérias e fungos [25]. Uma característica a ser destacada na alelopátia é que esta difere do processo competitivo entre as espécies. Enquanto o fenômeno de competição entre espécies envolve a redução ou retirada de algum recurso presente no ambiente e que é necessário para a sobrevivência, a alelopátia, por sua vez, consiste na introdução de substâncias danosa no meio [26]. Porém, a alelopátia pode ser considerada como uma estratégia anti-competição na medida em que a eliminação ou enfraquecimento de outros indivíduos que compartilham recursos se configura, em última análise, em vantagem para aquele que sintetiza e libera aleloquímicos no meio.

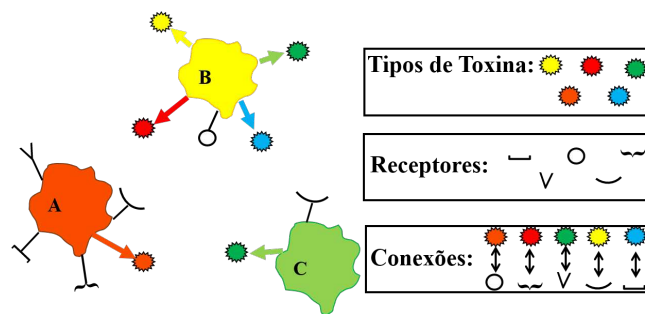


Figura 2.3: Representação esquemática de três células A, B e C que produzem diferentes tipos de bacteriocinas (círculos coloridos) e possuem diferentes tipos de receptores nas membranas celulares. Cada tipo de bacteriocina se liga a um receptor diferente, conforme quadro explicativo.

A síntese dessas substâncias de natureza proteica ocorre a partir da expressão de alguns genes (DNA), portanto, a alteração desta substância só ocorrerá se houver alteração no gene que determina a síntese dessa proteína. A emissão é o ato de enviá-las para o exterior celular. As proteínas liberadas por espécies bacterianas e que atuam como aleloquímicos são chamadas de bacteriocinas [27].

As células que secretam bacteriocinas podem ser separadas em grupos: produtoras, receptoras (sensíveis), resistentes e àquelas que apresentam combinações entre essas características. As células que produzem determinada toxina eliminam facilmente as células sensíveis. As células resistentes podem resistir às bacteriocinas das células produtoras, pelo fato delas não serem afetadas pela bacteriocina e podem levar vantagem, sobrevivendo à algumas células produtoras que morrem ao liberar a toxina. Portanto, algumas células produtoras de toxina estão em desvantagem ao interagirem com as células resistentes [28]. A figura (2.3) contém uma descrição esquemática de alguns dos diferentes tipos de receptores e bacteriocinas produzidas por células.

O processo de transferência dessas toxinas das células produtoras para as receptoras é realizado pela liberação de toxina no ambiente. Em seguida, essa toxina se liga a receptores presentes na membrana celular, que absorve a toxina [29]. Ao absorver a toxina, a célula sensível pode ser destruída ou inibida de três formas distintas: a partir da deformação dos canais da membrana citoplasmática, pela degradação do DNA celular ou inibição da síntese de proteínas [30]. As células produtoras de substâncias tóxicas proporcionam imunidade para si, isto é, não há auto-envenenamento. Na figura (2.4) pode ser visualizado um esquema que descreve o processo de absorção de bacteriocina pelos canais receptores da membrana.

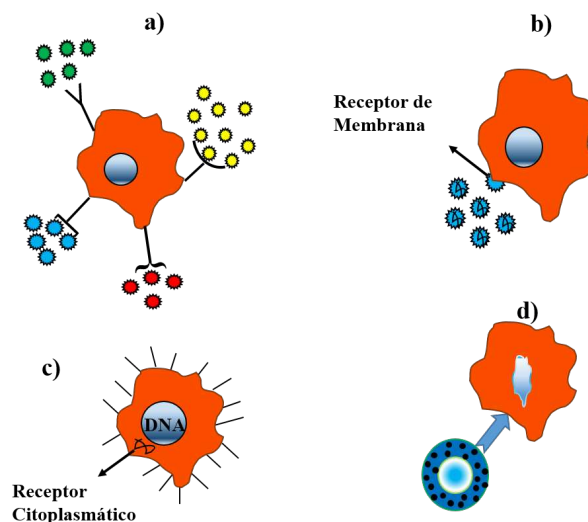


Figura 2.4: Processo de absorção de bacteriocina e um dos efeitos danosos que ela traz à célula. a) Célula e seus receptores recebendo diferentes tipos de bacteriocina. b) Processo de infecção celular ao receber a bacteriocina do tipo “círculo azul”. c) Direcionamento da toxina até o núcleo celular a partir de receptores citoplasmáticos. d) Infecção, deformação do material genético e morte celular provocada pela ativação da nuclease que faz romper o DNA.

Existem grupos de bactérias que adquirem vantagem seletiva, ou seja, em algumas circunstâncias, cepas de uma comunidade bacteriana podem ser alteradas e começam a produzir vários tipos de bacteriocinas [36]. Essa vantagem resulta numa maior sobrevivência em relação

a um grupo que produz menor quantidade de bacteriocina. A descrição do processo de evolução da resistência às bacteriocinas é detalhada em [37]. Em linhas gerais, o processo ocorre através de recombinação genética, e em seguida, essas células começam a expressar outro gene de bacteriocina. Portanto, o produtor de bacteriocina múltipla pode destruir tanto as células sensíveis como as células que codificam somente um único tipo de toxina.

A inibição ou resistência à morte provocada pelas toxinas pode evoluir por meio de alterações dos receptores na superfície celular ou no canal de acesso ao interior da célula [31]. As células podem sofrer mutação em seus receptores e emissores de toxina. Se houver mutação em seus receptores, as células se tornam sensíveis (podendo morrer) ou imunes (conseguem sobreviver na presença dessas proteínas). A mutação nos emissores de toxina consiste na capacidade da célula sintetizar e liberar bacteriocina a partir de alterações no gene responsável pela síntese dessa proteína.

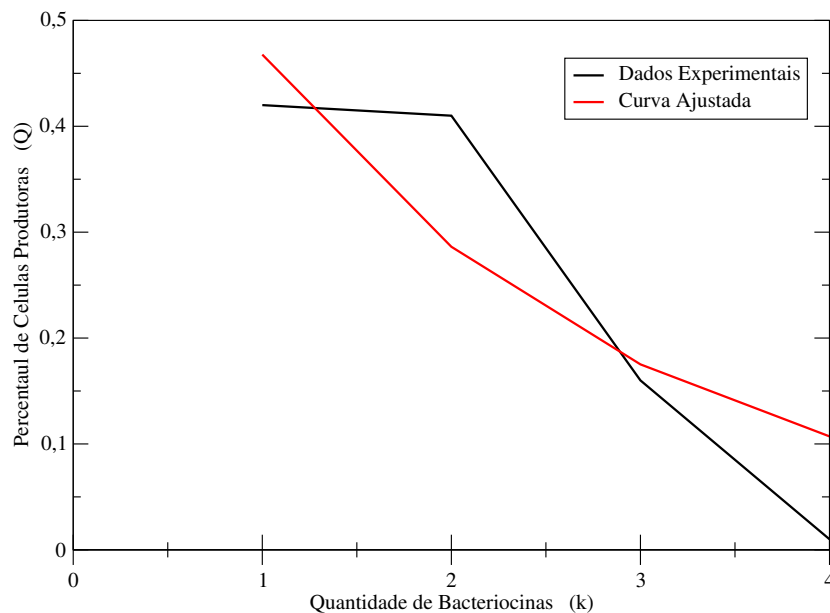


Figura 2.5: Gráfico que mede o percentual de cepas produtoras de bacteriocinas em função da diversidade de bacteriocinas produzidas. A quantidade de bacteriocinas produzidas é discreta e varia de 1 a 4.

Entre os mais diversos tipos de bacteriocinas produzidas, aquelas produzidas pela *Escherichia coli* (*E. coli*) tem grande aplicabilidade prática. Os agentes antimicrobianos produzidos pela *E. coli* tem sido vastamente utilizados nos mais diversos ramos das pesquisas alimentícias, para o desenvolvimento de produtos que conservam alimentos e de farmácia para a fabricação de antibióticos [32]. Essa espécie de bactéria e as demais da família *Enterobacteriaceae* podem produzir diferentes tipos de bacteriocina. Entretanto, duas são mais comuns: colicinas e microcinas. As colicinas são produzidas em condições de estresse e podem levar à eliminação de células vizinhas [33]. Em geral, o processo de liberação dessas toxinas para o ambiente decorre

do processo de lise celular [34]. Já as microcinas, quando são liberadas não acarretam a morte da célula produtora e as possíveis explicações para esse fenômeno ainda não são completamente conhecidas [35].

A partir de um conjunto contendo 266 amostras de fezes humanas para a identificação de *E. Coli*, foi constatado que dentre as células produtoras de bacteriocinas, 42% produziram um tipo de bacteriocina, 41% dois tipos, 16% três tipos e 1% das cepas produziu quatro ou mais diferentes tipos de bacteriocinas [36]. A figura (2.5) apresenta um gráfico sobre o percentual de células produtoras de bacteriocinas em função do número de tipos de bacteriocinas (que varia de 1 a 4). A curva descrita pela cor preta refere-se ao dados experimentais, enquanto a curva vermelha é um ajuste exponencial da curva preta. A curva ajustada é uma função do tipo:

$$Q = 0.764351 e^{-0.491139 k} \quad (2.1)$$

### 2.3 Difusão celular e invasões biológicas

Entre os modelos mais utilizados para representar difusão, àqueles utilizando equações diferenciais parciais (EDP's) são muito aceitos e têm fornecido resultados relevantes em diferentes ramos de pesquisa científica. Isto ocorre porque em grande parte dos problemas os elementos não possuem movimento organizado ou regular. O fenômeno de difusão é antigo e desempenha um importante papel na ciência. A difusão é utilizada para descrever diferentes problemas, em especial, modelos para disseminação espacial em sistemas químicos (transporte de soluções nas sinapses entre neurônios) [38] e biológicos (conjunto de animais ou de bactérias). O processo de migração aleatória no espaço é chamado de processo difusivo.

Em ecologia, estudos sobre difusão foram feitos inicialmente por Skellam [39], e posteriormente, tornou-se muito utilizado em processos de invasão e formações de padrão (revistos [40, 2]). Existem também pesquisas que incluem processos difusivos em grupos de insetos, migração de pássaros e dispersão de espécies de animais através dos mais variados tipos de movimentos visando garantir sobrevivência, recursos alimentares ou territórios [41, 42, 43]. Também têm sido realizadas pesquisas sobre difusão espacial em grupos de organismos microscópicos, como bactérias e fungos [38].

Nos últimos 30 anos, a utilização de difusão aplicada a mobilidade celular tem sido realizada com sucesso (ver, por exemplo, [44]), em áreas que incluem, por exemplo, o crescimento da rede capilar [45] e cicatrização de feridas [46]. Existem também uma série de estudos sobre a formação de padrões em colônias bacterianas (ver ref. [47] e referências). Em alguns casos, os padrões formados por bactérias são semelhantes aos padrões modelados em sistemas inanimados [48, 49].

Na figura (2.6) é mostrada a formação de padrões através de processo de ramificação de colônias bacterianas representativas de *E. coli*. O experimento está detalhado em ([50] *apud* [51]) e teve como objetivo detectar sinais extracelulares e verificar alterações no comportamento de movimento das bactérias mergulhadas em agar (gelatina semi-sólida que contém proteínas provenientes de diversas espécies de algas). A cultura foi preparada de forma a garantir que as bactérias consumam nutrientes do meio e a taxa de crescimento da colônia foi determinada pela taxa de reprodução bacteriana. Inicialmente, as bactérias difundem a partir de um anel de inoculação e movimentam-se radialmente para fora. Em seguida a população de bactérias começa a reduzir em virtude da escassez de alimento. A progressão dos padrões radialmente para o exterior é complicada e depende da concentração de succinato<sup>2</sup>.

Em baixas concentrações de succinato o anel pode se propagar para o exterior sem se romper, mas em concentrações mais elevadas, se divide em pontos. Se a concentração não for muito alta, os pontos estarão alinhados radialmente (ver figura (2.6–a)), desde que o diâmetro não seja relativamente grande, caso em que os novos pontos aparecem entre os antigos. Se as concentrações de succinato não for muito altas, as células em um anel simplesmente migram radialmente para o próximo anel. No entanto, se a concentração de succinato for elevada, como em (2.6–b e c) é observada a distribuição de pontos sobre um raio em um ângulo compreendido entre os dois pontos mais próximos do movimento anterior observado. A formação de padrões em outros tipos de células pode ser encontrado em [52].

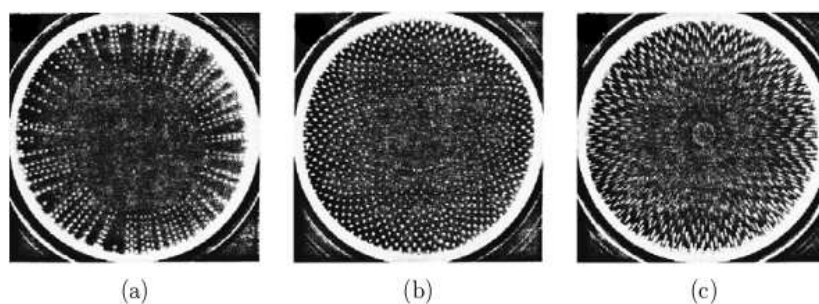


Figura 2.6: Observação de padrões espaciais de ramificação em *E. coli* cultivadas em 2% de concentração de ágar. O nível de nutriente é, da esquerda para a direita, de 0.25 g/l de peptona, 0.5 g/l e 5 g/l. Os pontos claros indica que a densidade celular elevada. Figura extraída de [50].

Numa série de modelos mais recentes, os termos de difusão foram incluídas em dois ou mais conjuntos de populações de células [53, 54]. Nestes caos, equações de reação-difusão demonstram ser um bom modelo tanto para uma única população [46, 56, 57], como também para populações que interagem, como por exemplo, células tumorais [58, 59].

Em um contexto biológico, a difusão pode ser observada nas trocas de substâncias pela

<sup>2</sup>Fármaco composto de quatro átomos de carbono; Sal ou éster do ácido de succínio ou ânio dele derivado.

membrana plasmática, correspondentes a fluxos de entrada e saída de proteínas, como no caso de liberação e absorção de substâncias químicas que caracteriza o fenômeno alelopático. No que diz respeito ao processo de dispersão de células e substâncias que por elas são liberadas, é possível ter alterações no número de bactérias de uma população, ou de suas densidades, relacionados ao processo de crescimento ou decréscimo (efeitos negativos) populacionais devido à fontes ou sorvedouros. Este fenômeno é conhecido como reação e tem origem em diferentes situações, como representações dos processos de replicação e morte celular, e, produção, degradação natural e consumo de bacteriocina.

Em ecologia ou em processos envolvendo biologia celular e molecular é possível de se encontrar fenômenos associados à reação e difusão, que podem ser modelados a partir de EDP's. Alguns exemplos destes fenômenos descrevem: processos evolutivos, forma e estrutura do desenvolvimento biológico (morfogênese), crescimento de tumores, padrões espaciais em ecologia e uma série de outros processos em biologia celular e molecular [55]. No caso de considerar espécies de bactérias que interagem por alelopatia, a difusão implica que as populações são capazes de se misturar completamente, bem como as toxinas que elas liberam.

No caso de espécies que interagem por alelopatia, surgem muitas situações biológicas em que pode-se utilizar equações do tipo reação-difusão [60, 61]. Estes estudos mostram como parâmetros afetarão a competição e os efeitos da alelopatia em processos invasivos. No caso de bactérias, a invasão de espécies alelopáticas que emergem espontaneamente em populações estabelecidas, pode condicionar uma série de fatores bióticos, que irão interferir não só na sua produtividade biológica, como no funcionamento do sistema empregado [62].

Se, por um lado, o fenômeno de invasões biológicas representa uma grande ameaça aos ecossistemas existentes e à disponibilidade de recursos, por outro lado, pode promover o aumento da biodiversidade, como em casos de organismos modificados geneticamente [63, 64, 65]. O processo de invasão bacteriana de células eucarióticas, por exemplo, constitui-se em um dos mais importantes fatores de virulência de muitos microorganismos tais como *Salmonella spp.*, *Shigella spp.*, *Yersinia spp.* e *E. coli* enteroinvasiva [37].

Há diversas formas de uma espécie invadir uma região anteriormente não-ocupada e se estabelecer. Especificamente, em ambientes homogêneos [66, 67] a invasão frequentemente gera ondas viajantes regulares, mas regimes mais complicados nos quais as ondas viajantes podem se tornar transientes ou oscilatórias antes da formação de padrões espaciais podem ser observadas em ambientes heterogêneos ou sob influência de outras espécies [68, 69].

Os efeitos negativos observados no crescimento e sobrevivência de uma população bacteriana gerados pela invasão de outra espécie resultam de várias pressões diretas a partir da seleção natural, como: competição interespecífica, competição intraespecífica, alelopatia, agentes que às destroem por fagocitose, etc. Nesta dissertação, os mecanismos de interferência mais importantes que serão considerados são àqueles que ocorrem de forma espontânea, a saber,

competição e alelopatia, como também são destacados em [70].

## 2.4 A equação de reação-difusão

Nesta seção, serão apresentados conceitos importantes e os passos para a obtenção e compreensão da equação de difusão. Será exibido inicialmente uma descrição do problema da caminhada aleatória, em seguida será obtida a equação de difusão normal e, posteriormente, a equação de difusão associada a termos de fonte ou sorvedouro, isto é, a equação de reação-difusão.

### 2.4.1 O passeio aleatório

O ponto de partida para a investigação teórica do processo difusivo é o modelo do passeio aleatório. Em sua versão mais simples — o passeio aleatório simétrico unidimensional — o modelo consiste de uma partícula que executa passos unitários, para esquerda ou para a direita, com igual probabilidade, a cada unidade de tempo. Esse modelo está ilustrado na figura (2.7).

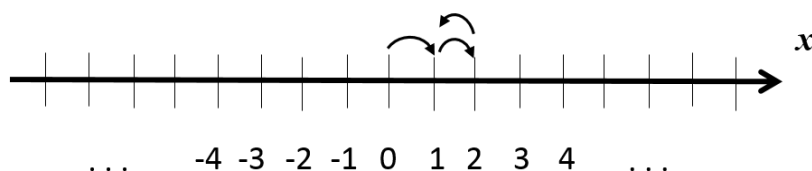


Figura 2.7: Passeio aleatório unidimensional. Uma partícula se move a partir da origem em passos unitários (setas) dados, ao acaso, para esquerda ou para a direita.

Por se tratar de um processo estocástico, cada realização de um passeio aleatório gera uma história imprevisível. Portanto, as únicas previsões possíveis são de caráter probabilístico. Assim, o passeio aleatório é descrito pela probabilidade  $P_n(t)$  da partícula estar na posição ou no sítio  $n$  no tempo  $t$ .

O passeio aleatório e o seu limite contínuo — a difusão — estão no cerne da física estatística teórica fora do equilíbrio. Frequentemente, em uma aglomeração de partículas, como poeira de carvão na superfície do álcool<sup>3</sup> ou grãos de pólen suspensos na água<sup>4</sup>, cada uma delas se move de forma irregular. O mecanismo que produz a irregularidade são as inúmeras colisões

<sup>3</sup>Essa foi a primeira observação do movimento browniano, realizada em 1785 por Jan Ingenhousz.

<sup>4</sup>Descoberta do movimento browniano atribuída a Robert Brown que teve seu trabalho publicado em 1827.

aleatórias que ocorrem entre as partículas e as moléculas do meio circundante. Esse movimento microscópico irregular, chamado de browniano, produz um movimento regular conhecido como processo difuso.

O passeio aleatório e a difusão, que podem ser estendidos, por exemplo, a partículas auto-propulsoras como células e animais, estão certamente, em razão da sua ubiquidade e utilidade, entre os modelos mais vitoriosos da física estatística teórica.

Consideremos uma partícula que executa passos de comprimento unitário para a esquerda com probabilidade  $p$ , ou para a direita, com probabilidade  $q = 1 - p$ , a cada unidade de tempo. O interesse centra-se em calcular a probabilidade  $P_N(m)$  da partícula estar no sítio  $m$  após  $N$  passos.

Esta probabilidade é determinada pelo número  $r$  de passos para a direita. De fato, se a partícula partir da origem, então  $m = 2r - N$  porque  $N = r + l$  e  $m = r - l$ , em que  $l$  é o número de passos para a esquerda. A probabilidade de um passeio ter  $r$  passos para a direita e  $l = N - r$  passos para a esquerda é  $p^r q^{N-r}$ . No entanto, existem diferentes maneiras de se dar  $N$  passos, sendo  $r$  para a direita e  $l$  para a esquerda. O número total de maneiras diferentes é

$$C_N(r) = \binom{N}{r} = \frac{N!}{r!(N-r)!}. \quad (2.2)$$

Então, a probabilidade de uma sequência de  $N$  passos ter  $r$  deles dados para a esquerda é

$$\Pi_N(r) = \binom{N}{r} p^r q^{N-r} = \frac{N!}{r!(N-r)!} p^r q^{N-r}. \quad (2.3)$$

A probabilidade  $P_N(m)$  que procuramos é essa  $\Pi_N(r)$  com  $r = \frac{m+N}{2}$ . Assim,

$$P_N(m) = \binom{N}{\frac{m+N}{2}} p^{\frac{m+N}{2}} q^{\frac{N-m}{2}} \quad (2.4)$$

que é uma distribuição binomial.

Se  $N \gg 1$ , tal que  $\frac{N-m}{2}$  ainda é muito grande, podemos usar a fórmula assintótica de stirling

$$n! \sim (2\pi n)^{\frac{1}{2}} n^n e^{-n} \quad (2.5)$$

na equação (2.4). O resultado é

$$P_N(m) = \frac{1}{\sqrt{4\pi N p q}} e^{-\frac{[m-N(p-q)]^2}{4N p q}}. \quad (2.6)$$

A equação (2.6) é uma distribuição gaussiana com média  $\langle m \rangle = N(p - q)$  e variância  $\langle m^2 \rangle - \langle m \rangle^2 = 2N p q$ , o que leva a um deslocamento quadrático médio  $\langle m^2 \rangle = N^2(1 - 4 p q) + 2 N p q$ . Note que se o passeio não possui tendência ( $p = q = 1/2$ ) então

$\langle m \rangle = 0$  e  $\langle m^2 \rangle = N/2$ . Portanto, se cada passo é executado em uma unidade de tempo, tem-se  $\langle m^2 \rangle \sim t$ , a lei de escala correspondente à difusão normal.

A média e a variância de  $P_N(m)$  podem ser obtidas facilmente se associarmos a cada passo  $i$  ( $i = 1, 2, \dots, N$ ) uma variável aleatória  $\sigma_i = +1$  ou  $\sigma_i = -1$  conforme o passeio seja para a direita ou para esquerda, respectivamente. Então, a média de  $\sigma_i$  será

$$\langle \sigma_i \rangle = p(+1) + q(-1) = p - q$$

e sua variância será

$$\langle \sigma_i^2 \rangle - \langle \sigma_i \rangle^2 = p(+1)^2 + q(-1)^2 - (p - q)^2 = 4pq.$$

Logo, uma vez que as variáveis  $\sigma_i$  são independentes, depois de  $N$  passos teremos  $\langle m \rangle = N \langle \sigma_i \rangle = N(p - q)$  e  $\langle m^2 \rangle - \langle m \rangle^2 = N(\langle \sigma_i^2 \rangle - \langle \sigma_i \rangle^2) = 4Npq$ , como mencionado após a equação (2.6).

### 2.4.2 A equação de difusão

Nesta subsecção obteremos a equação de difusão, com o intuito de descrever o comportamento macroscópico da dispersão de uma substância em outra, tomando-se o limite contínuo do passeio aleatório.

Para tomar esse limite e encontrar a EDP satisfeita pela densidade de probabilidade  $P(x, t)$  assumiremos que, em lugar de passos unitários a cada unidade de tempo, a partícula executa passos de comprimento  $\Delta x$  em intervalos de tempo  $\Delta t$ . Então, a posição e o tempo serão identificados com  $x = m \Delta x$  e  $t = N \Delta t$ . Por simplicidade, consideraremos um passeio simétrico ( $p = q = 1/2$ ) e deixaremos  $m \rightarrow \infty$ ,  $N \rightarrow \infty$ ,  $\Delta x \rightarrow 0$  e  $\Delta t \rightarrow 0$ . Nesse caso,  $P(x, t)$  – a densidade de probabilidade da partícula estar na posição  $x$  no tempo  $t$  – satisfaz a equação

$$P(x, t) = \frac{1}{2}P(x + \Delta x, t - \Delta t) + \frac{1}{2}P(x - \Delta x, t - \Delta t). \quad (2.7)$$

De fato, para alcançar a posição  $x$  no tempo  $t$ , a partícula deve estar no instante  $t - \Delta t$  ou na posição  $x + \Delta x$  ou  $x - \Delta x$  e, então, realizar um passo para esquerda ou para a direita, respectivamente, durante o intervalo  $\Delta t$ .

Expandindo-se as densidades no membro direito da equação (2.7) em série de Taylor até termos de segunda ordem em  $\Delta x$  e  $\Delta t$ , encontramos

$$\Delta t \frac{\partial P}{\partial t} = \frac{1}{2}(\Delta x)^2 \frac{\partial^2 P}{\partial x^2} + \frac{1}{2}(\Delta t)^2 \frac{\partial^2 P}{\partial t^2} \quad (2.8)$$

que, dividindo-se por  $\Delta t$  e tomando os limites  $\Delta x \rightarrow 0$ ,  $\Delta t \rightarrow 0$  com  $(\Delta x)^2/2 \Delta t = D \neq 0$ , leva à EDP

$$\frac{\partial P(x, t)}{\partial t} = D \frac{\partial^2 P(x, t)}{\partial x^2}. \quad (2.9)$$

Essa é a equação de difusão em que  $D$  é a constante de difusão (difusividade) das partículas. A difusividade  $D$  possui dimensões de  $(\text{comprimento})^2/\text{tempo}$  e é sempre prescrita para um dado par de espécies. Quanto maior for o valor de  $D$  (de uma substância com respeito à outra), mais rapidamente elas difundirão uma na outra.

Para o caso de considerarmos dimensões superiores, a equação de difusão pode ser escrita em termos do Laplaciano, conforme:

$$\frac{\partial P(\vec{x}, t)}{\partial t} = D \nabla^2 P(\vec{x}, t). \quad (2.10)$$

### 2.4.3 A equação de reação-difusão

O estudo de invasões biológicas, em especial, invasões bacterianas tem sido alvo de crescente interesse. Em geral, este processo é resultante de um evento local, ocorrido pela introdução de uma certa variável representada por uma densidade, que encontrando um meio favorável, começa a desenvolver-se e espalhar-se sobre uma região. Este fenômeno pode ser matematicamente descrito por equações de transporte não lineares do tipo reação-difusão.

Para obter a equação de reação-difusão é preciso fazer uso da 1ª Lei de Fick, que propõe que o fluxo  $\vec{J}$  de uma concentração  $P(\vec{x}, t)$  de indivíduos de uma população é proporcional ao gradiente de concentração entre os dois lados de um recipiente que os contém,

$$\vec{J}(\vec{x}, t) = -D \vec{\nabla} P(\vec{x}, t) \quad (2.11)$$

onde  $D$  é o coeficiente de difusão. Neste caso, supõe-se que  $D \geq 0$ . Isto quer dizer que o fluxo se dá de uma região de alta concentração para uma de baixa concentração.

Se há fonte ou sorvedouro de indivíduos dentro do compartimento, existe uma outra relação entre o fluxo  $\vec{J}$  e a concentração  $P(\vec{x}, t)$ . O número de partículas que passa para dentro do volume, atravessando uma seção reta de área  $A$  no intervalo entre  $t$  e  $t + \delta t$  é dado por:

$$[\vec{J}(\vec{x}, t) - \vec{J}(\vec{x} + \delta \vec{x}, t)] A \delta t. \quad (2.12)$$

A variação líquida de indivíduos para dentro do elemento de volume durante o intervalo de tempo entre  $t$  e  $t + \delta t$  também pode ser expressa em termos da concentração  $P(\vec{x}, t)$ . Admite-se que o número de partículas dentro do elemento de volume  $(\delta x \delta y \delta z)$  em qualquer instante de

tempo pode ser aproximado por:

$$P(\vec{x} + \delta\vec{x}, t) \delta x \delta y \delta z. \quad (2.13)$$

Se tomarmos a concentração no ponto médio do elemento de volume para representar a concentração dentro do volume, a variação líquida no número de indivíduos dentro do elemento de volume entre  $t$  e  $t + \delta t$  é dada por:

$$\left[ P\left(\vec{x} + \frac{\delta\vec{x}}{2}, t + \delta t\right) - P\left(\vec{x} + \frac{\delta\vec{x}}{2}, t\right) \right] \delta x \delta y \delta z. \quad (2.14)$$

Nos processos de reações, sempre há geração ou perda de indivíduos no interior do elemento de volume à medida que os indivíduos fluem por ele. Portanto, a variação do número de indivíduos dentro do elemento de volume durante o intervalo de tempo  $\delta t$  só pode ser devida à entrada ou saída de indivíduos e também à fonte ou sumidouro que existem dentro do compartimento nesse mesmo período. Assim,

$$\frac{\vec{J}(\vec{x}, t) - \vec{J}(\vec{x} + \delta\vec{x}, t)}{\delta\vec{x}} = \frac{P(\vec{x} + \frac{\delta\vec{x}}{2}, t + \delta t) - P(\vec{x} + \frac{\delta\vec{x}}{2}, t)}{\delta t} \pm \alpha P(\vec{x}, t) \quad (2.15)$$

sendo  $\alpha$ , a taxa com que os indivíduos são adicionados ou removidos do compartimento.

No limite para  $\delta\vec{x}, \delta t \rightarrow 0$ , tem-se

$$\vec{\nabla} \cdot \vec{J}(\vec{x}, t) = -\frac{\partial P(\vec{x}, t)}{\partial t} \pm \alpha P(\vec{x}, t). \quad (2.16)$$

Ao fazer uso da Lei de Fick, obtem-se então a equação de reação-difusão:

$$\frac{\partial P(\vec{x}, t)}{\partial t} = D \nabla^2 P(\vec{x}, t) \pm \alpha P(\vec{x}, t). \quad (2.17)$$

# Capítulo 3

## Um Modelo de Interação Entre Bactérias Alelopáticas

No campo da ecologia de populações, as equações de competição de Lotka-Volterra são bem aceitas como um modelo que descreve a interação de múltiplas espécies competidoras. Aqui vamos restringir nossa atenção a um modelo de duas espécies. Levando em conta o movimento aleatório das espécies, competição clássica (Lotka-Volterra) e interações alelopáticas, nós propomos um sistema de 4 equações diferenciais parciais (EDP's) do tipo reação-difusão em  $\mathbb{R}^2$ .

### 3.1 Modelo matemático

Sejam duas populações de bactérias  $\bar{N}_1$  e  $\bar{N}_2$  que ocupam nichos ecológicos semelhantes, isto é, interagem da mesma maneira, necessitam dos mesmos recursos e vivem no mesmo *habitat* ao mesmo tempo. Admite-se que cada cepa tem crescimento logístico, que incorpora a competição intraespecífica, conforme:

$$\begin{cases} \frac{d\bar{N}_1}{dt} = r_1 \left(1 - \frac{\bar{N}_1}{k_1}\right) \bar{N}_1 \\ \frac{d\bar{N}_2}{dt} = r_2 \left(1 - \frac{\bar{N}_2}{k_2}\right) \bar{N}_2. \end{cases} \quad (3.1)$$

Assumimos que as cepas possuem diferentes necessidades de recursos e usam diferentes quantidades de recursos disponíveis para crescerem, portanto,  $r_1$  e  $r_2$  representam as taxas de crescimentos das populações 1 e 2, respectivamente. Admitimos que quantidades diferentes de

recursos limitantes proporcionarão crescimentos diferentes para as populações, o que implica em considerar capacidades de suporte ambientais diferentes, que neste caso são descritas pelos parâmetros  $k_1$  e  $k_2$ .

O modelo ainda utiliza a influência da competição interespecífica considerando que o crescimento populacional é reduzido por uma função do número de indivíduos da cepa competidora. Se assumirmos que o impacto entre os competidores é linear, podemos representá-los por  $-\bar{\nu}_1 \frac{\bar{N}_2}{k_1}$  e  $-\bar{\nu}_2 \frac{\bar{N}_1}{k_2}$ , em que  $\bar{\nu}_1$  é a pressão competitiva que a cepa 2 exerce sobre a cepa 1 e  $\bar{\nu}_2$  é a pressão competitiva que a cepa 1 exerce sobre a 2. Agrupando as competições inter e intraespecífica, temos:

$$\begin{cases} \frac{d\bar{N}_1}{dt} = r_1 \left( 1 - \frac{\bar{N}_1}{k_1} - \bar{\nu}_1 \frac{\bar{N}_2}{k_1} \right) \bar{N}_1 \\ \frac{d\bar{N}_2}{dt} = r_2 \left( 1 - \frac{\bar{N}_2}{k_2} - \bar{\nu}_2 \frac{\bar{N}_1}{k_2} \right) \bar{N}_2. \end{cases} \quad (3.2)$$

O fenômeno alelopático é representado pela redução da população de bactérias de cada cepa pela toxina absorvida da outra cepa, ou equivalentemente, das concentrações ( $\bar{B}$ ) de microcina. Assim,  $\bar{B}_1$  e  $\bar{B}_2$  descrevem as concentrações de microcinas que são produzidas com taxas  $\bar{\beta}_1$  e  $\bar{\beta}_2$  e são degradadas naturalmente com taxas  $\bar{\delta}_1$  e  $\bar{\delta}_2$ , respectivamente. O consumo ou absorção de microcina produzida pela espécie 2 pelas bactérias das cepas 1 ocorre a uma taxa  $\bar{\gamma}_1$ , enquanto que  $\bar{\gamma}_2$  descreve a taxa com que as bactérias da cepa 2 absorvem microcina produzida pelas bactérias da cepa 1. Esse consumo depende da ligação dessas microcinas aos receptores de membrana celular. A taxa de variação das concentrações de microcinas associadas às linhagens 1 e 2 são:

$$\begin{cases} \frac{d\bar{B}_1}{dt} = \bar{\beta}_1 \bar{N}_1 - \bar{\delta}_1 \bar{N}_1 - \bar{y}' \\ \frac{d\bar{B}_2}{dt} = \bar{\beta}_2 \bar{N}_2 - \bar{\delta}_2 \bar{N}_2 - \bar{y} \end{cases} \quad (3.3)$$

onde  $\bar{y} = \bar{\gamma}_1 \bar{N}_1 \bar{B}_2$  descreve a absorção de microcina pela cepa 1 a partir da microcina produzida pela cepa 2 e o termo  $\bar{y}' = \bar{\gamma}_2 \bar{N}_2 \bar{B}_1$  descreve o consumo da microcina produzida pela cepa 1 pelas bactérias da linhagem 2.

As microcinas absorvidas podem matar a cepa consumidora com taxa  $\mu_i$ , com  $i = 1, 2$ . Portanto, o termo  $\bar{\Phi}_1(\bar{y})$  representa redução da população da cepa 1 devido ao consumo da microcina liberada pela cepa 2 e  $\bar{\Phi}_2(\bar{y}')$  descreve a morte da cepa 2 pela absorção da microcina produzida pela cepa 1. Assumimos que as respostas das populações aos efeitos das microcinas é descrita pela função  $\bar{\Phi} = \bar{\Phi}(\bar{N}, \bar{B})$ . Esta resposta funcional apresenta um limiar de envenenamento  $\bar{\theta}$ , e, após uma certa quantidade de microcina ocorre saturação do efeito alelopático. Então,

$$\bar{\Phi}_1(\bar{y}) = \begin{cases} 0, & \bar{y} \leq \bar{\theta}_1 \\ \bar{\mu}_1 \frac{(\bar{y} - \bar{\theta}_1)^2}{\bar{c}_1 + (\bar{y} - \bar{\theta}_1)^2}, & \bar{y} > \bar{\theta}_1 \end{cases}, \quad \bar{\Phi}_2(\bar{y}') = \begin{cases} 0, & \bar{y}' \leq \bar{\theta}_2 \\ \bar{\mu}_2 \frac{(\bar{y}' - \bar{\theta}_2)^2}{\bar{c}_2 + (\bar{y}' - \bar{\theta}_2)^2}, & \bar{y}' > \bar{\theta}_2. \end{cases} \quad (3.4)$$

A resposta funcional  $\bar{\Phi}$  é da forma *Holling* do tipo III [2] em que  $\bar{c}_1$  e  $\bar{c}_2$  controlam a eficiência das microcinas e,  $\bar{\theta}_1$  e  $\bar{\theta}_2$  descrevem os limiares de envenenamento associados às microcinas das espécies 1 e 2, respectivamente. A representação gráfica desta função resposta pode ser visualizada a partir da figura (3.1).

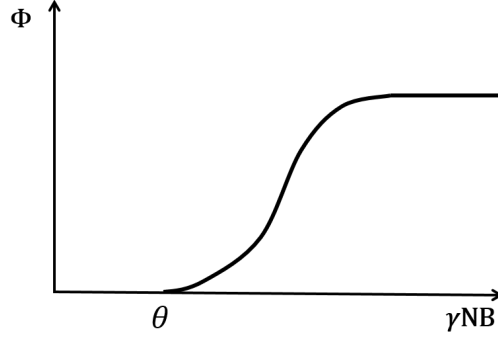


Figura 3.1: Resposta funcional *Hill* assumindo a forma *Heaviside*, sendo chamada de *Holling* do tipo III. Adotamos um limiar de saturação para o efeito da microcina em supressão alelopática.

Adicionando-se os termos de mortalidade pela absorção de microcina ao sistema (3.2), podemos escrever:

$$\begin{cases} \frac{d\bar{N}_1}{dt} = r_1 \left[ 1 - \left( \frac{\bar{N}_1}{k_1} + \bar{\nu}_1 \frac{\bar{N}_2}{k_1} \right) \right] \bar{N}_1 - \bar{\Phi}_1(\bar{y}) \bar{N}_1 \\ \frac{d\bar{N}_2}{dt} = r_2 \left[ 1 - \left( \frac{\bar{N}_2}{k_2} + \bar{\nu}_2 \frac{\bar{N}_1}{k_2} \right) \right] \bar{N}_2 - \bar{\Phi}_2(\bar{y}') \bar{N}_2. \end{cases}$$

Finalmente, incluímos em nosso modelo a difusão que modela a difusão estocástica das bactérias e das toxinas no espaço. Os coeficientes de difusão  $\bar{D}_1$  e  $\bar{D}_2$  estão associados às cepas 1 e 2, respectivamente, enquanto,  $\bar{D}_3$  e  $\bar{D}_4$  representam os coeficientes de difusão associados às microcinas produzidas pelas cepas 1 e 2, respectivamente. Por simplicidade, essas difusividades foram consideradas constantes, uniformes e  $\bar{D}_1, \bar{D}_2 < \bar{D}_3, \bar{D}_4$ . Assim, combinando as equações do sistema (3.3) e (3.5) com os termos de difusão, o seguinte sistema de reação difusão é obtido

$$\begin{cases} \frac{d\bar{N}_1}{dt} = \vec{\nabla}' \cdot (\bar{D}_1 \vec{\nabla}') \bar{N}_1 + r_1 \left( 1 - \frac{\bar{N}_1 + \bar{\nu}_1 \bar{N}_2}{k_1} \right) \bar{N}_1 - \bar{\Phi}_1(\bar{y}) \bar{N}_1 \\ \frac{d\bar{N}_2}{dt} = \vec{\nabla}' \cdot (\bar{D}_2 \vec{\nabla}') \bar{N}_2 + r_2 \left( 1 - \frac{\bar{N}_2 + \bar{\nu}_2 \bar{N}_1}{k_2} \right) \bar{N}_2 - \bar{\Phi}_2(\bar{y}') \bar{N}_2 \\ \frac{d\bar{B}_1}{dt} = \vec{\nabla}' \cdot (\bar{D}_3 \vec{\nabla}') \bar{B}_1 + \bar{\beta}_1 \bar{N}_1 - \bar{\delta}_1 \bar{B}_1 - \bar{y}' \\ \frac{d\bar{B}_2}{dt} = \vec{\nabla}' \cdot (\bar{D}_4 \vec{\nabla}') \bar{B}_2 + \bar{\beta}_2 \bar{N}_2 - \bar{\delta}_2 \bar{B}_2 - \bar{y}. \end{cases} \quad (3.5)$$

Em síntese, as equações do sistema (3.5), inspirados pelos trabalhos de [60, 71], incluem a competição intra e interespecífica entre duas cepas de bactérias, sua dispersão espacial por difusão e a supressão alelopática das linhagens ocasionada pela toxina produzida por cada espécie.

Por simplicidade, usamos uma difusão normal e uma taxa constante de decaimento para as toxinas. As matrizes de conexões entre as duas espécies são descritas por quatro parâmetros, em especial: competição por recursos ( $\nu$ ), taxa de mortalidade ( $\mu$ ), absorção de microcina ( $\gamma$ ) e sensibilidade à microcina ( $c$ ). A figura (3.2) estabelece uma relação esquemática entre duas cepas de bactérias.

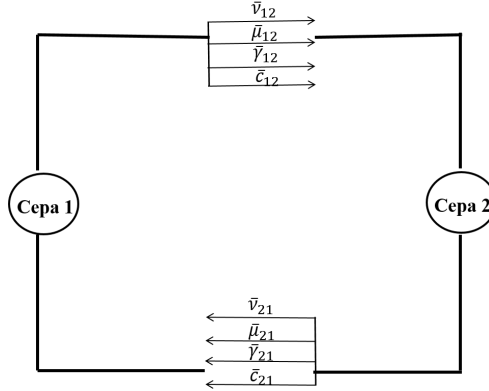


Figura 3.2: Relações das quantidades responsáveis pelas interações entre cepas e os efeitos que as interações produzem.

### 3.2 Modelo matemático adimensional

Vamos inicialmente adimensionalizar o sistema de equações (3.4) e (3.5) com o intuito de reduzir o número de parâmetros de 22 para 17. As densidades populacionais são escaladas pelas capacidades de suporte; as densidades de microcina são dimensionadas em unidades dos parâmetros que descrevem o limiar de toxicidade; o tempo é dimensionado pela taxa de reprodução da espécie 1 ( $t' = t/r_1$ ) e o dimensionamento do espaço é dado por  $\vec{x}' = \frac{\vec{x}}{\nabla}$ . Portanto, considere as seguintes mudanças de variáveis:

$$\begin{aligned} \bar{N}_1 &= k_1 N_1, & \bar{D}_1 &= \frac{D_1}{r_1 \nabla^2}, & \bar{\gamma}_2 &= \frac{\gamma_2}{k_2}, & \bar{\delta}_1 &= \delta_1 r_1, & \bar{N}_2 &= N_2 k_2, & \bar{D}_3 &= \frac{D_3}{r_1 \nabla^2}, \\ \bar{\nu}_1 &= \frac{k_1}{k_2} \nu_1, & \bar{\delta}_2 &= r_2 \delta_2, & \bar{B}_1 &= \theta_2 B_1, & \bar{c}_1 &= \theta_1^2 c_1, & \bar{\nu}_2 &= \frac{k_2}{k_1} \nu_2, & \bar{\beta}_1 &= \frac{\theta_1 r_1 \beta_1}{k_1}, \\ \bar{B}_2 &= \theta_1 B_2, & \bar{c}_2 &= \theta_2^2 c_2, & \bar{\mu}_1 &= r_1 \mu_1, & \bar{\beta}_2 &= \frac{\theta_2 r_1 \beta_2}{k_2}, & \bar{D}_2 &= \frac{D_2}{r_1 \nabla^2}, & \bar{\gamma}_1 &= \frac{\gamma_1}{k_1}, \\ & & & & & & \bar{\mu}_2 &= r_1 \mu_2, & r &= \frac{r_2}{r_1}, & \bar{D}_4 &= \frac{D_4}{r_1 \nabla^2} \end{aligned}$$

Assim, o sistema adimensional correspondente é:

$$\begin{cases} \frac{\partial N_1}{\partial t} = \vec{\nabla}(D_1 \vec{\nabla} N_1) + (1 - N_1 - \nu_1 N_2) N_1 - \Phi_1(y) N_1 \\ \frac{\partial N_2}{\partial t} = \vec{\nabla}(D_2 \vec{\nabla} N_2) + r(1 - N_2 - \nu_2 N_1) N_2 - \Phi_2(y') N_2 \\ \frac{\partial B_1}{\partial t} = \vec{\nabla}(D_3 \vec{\nabla} B_1) + \beta_1 N_1 - \delta_1 B_1 - y' \\ \frac{\partial B_2}{\partial t} = \vec{\nabla}(D_4 \vec{\nabla} B_2) + \beta_2 N_2 - \delta_2 B_2 - y \end{cases} \quad (3.6)$$

e

$$\Phi_1(y) = \begin{cases} 0, & y \leq 1 \\ \mu_1 \frac{(y-1)^2}{c_1+(y-1)^2}, & y > 1 \end{cases}, \quad \Phi_2(y') = \begin{cases} 0, & y' \leq 1 \\ \mu_2 \frac{(y'-1)^2}{c_2+(y'-1)^2}, & y' > 1 \end{cases} \quad (3.7)$$

onde  $y = \gamma_1 N_1 B_2$  e  $y' = \gamma_2 N_2 B_1$ . Vemos que a adimensionalização do sistema, além de reduzir o número de parâmetros, deixa evidente os parâmetros relevantes do sistema, ou seja, aqueles parâmetros que ilustram o comportamento da dinâmica do sistema.

# Capítulo 4

## Dinâmica do Sistema Homogêneo

Neste capítulo, estudaremos analítica e numericamente o modelo descrito pelo sistema (3.6) a partir da análise que consiste em desconsiderar a estrutura espacial, eliminando assim as correlações devidas às interações locais. Nesse caso, a evolução temporal das densidades globais dependerá apenas das próprias densidades em si e dos parâmetros de interação. Para estudar o sistema nós faremos uso da análise de estabilidade linear para os casos em que as densidades de microcininas são liberadas em regime de baixa concentração e alta concentração para 4 casos distintos: emissão de microcina em regime de baixa concentração pelas bactérias das duas cepas; emissão de microcina em regime de alta concentração pelas duas cepas; emissão de microcina em regime de alta concentração pela cepa 1 e baixa concentração pela cepa 2 e vice-versa.

### 4.1 Emissão de microcina em baixa concentração pelas duas cepas

Se as bactérias das duas cepas emitem microcina abaixo do limiar de toxicidade, isto é,  $y \leq 1$  e  $y' \leq 1$ , então  $\Phi_1(y) = \Phi_2(y') = 0$ . Vamos analisar a dinâmica assumindo que as densidades populacionais e as concentrações de microcina atingiram homogeneidade espacial. Então, as duas cepas interagem somente por competição e o princípio da competição interespecífica em diferentes níveis tróficos pode levar à convivência estável. O estudo da estabilidade pode ser

feito com base nos pontos de equilíbrio do sistema

$$\begin{cases} f_1 = \frac{dN_1}{dt} = (1 - N_1 - \nu_1 N_2) N_1 \\ f_2 = \frac{dN_2}{dt} = r(1 - N_2 - \nu_2 N_1) N_2 \\ f_3 = \frac{dB_1}{dt} = \beta_1 N_1 - \delta_1 B_1 - y' \\ f_4 = \frac{dB_2}{dt} = \beta_2 N_2 - \delta_2 B_2 - y. \end{cases} \quad (4.1)$$

No regime estacionário, as soluções das equações  $f_1(N_1, N_2, B_1, B_2) = f_2(N_1, N_2, B_1, B_2) = f_3(N_1, N_2, B_1, B_2) = f_4(N_1, N_2, B_1, B_2) = 0$  nos levam a 4 pontos de equilíbrio:  $P_1 = (0, 0, 0, 0)$ ,  $P_2 = \left(1, 0, \frac{\beta_1}{\delta_1}, 0\right)$ ,  $P_3 = \left(0, 1, 0, \frac{\beta_2}{\delta_2}\right)$  e  $P_4 = \left(N_1^*, N_2^*, \frac{\beta_1 N_1^*}{\delta_1 + \gamma_2 N_2^*}, \frac{\beta_2 N_2^*}{\delta_2 + \gamma_1 N_1^*}\right)$ , onde

$$\begin{aligned} N_1^* &= \frac{1 - \nu_1}{1 - \nu_1 \nu_2} \\ N_2^* &= \frac{1 - \nu_2}{1 - \nu_1 \nu_2}. \end{aligned}$$

Portanto, podemos escrever o ponto de coexistência entre as espécies por

$$P_4 = \left( \frac{\nu_1 - 1}{\nu_1 \nu_2 - 1}, \frac{\nu_2 - 1}{\nu_1 \nu_2 - 1}, \frac{\beta_1(\nu_1 - 1)}{\delta_1(\nu_1 \nu_2 - 1) + \gamma_2(\nu_2 - 1)}, \frac{\beta_2(\nu_2 - 1)}{\delta_2(\nu_1 \nu_2 - 1) + \gamma_1(\nu_1 - 1)} \right). \quad (4.2)$$

Note que  $P_4 \in \mathbb{R}^4$  se  $\nu_1 \nu_2 \neq 1$ , pois representam populações finitas. Observe também que se  $\nu_1 = 1$  e  $\nu_2 \neq 1$  então  $P_4 = P_3$  e se  $\nu_1 \neq 1$  e  $\nu_2 = 1$  então  $P_4 = P_2$ . Assim,  $P_4$  só está no espaço de fase admissível  $\mathbb{R}_+^4$  e será distinto de  $P_2$  e  $P_3$  se, e somente se,  $\nu_1 > 1$  e  $\nu_2 > 1$ , ou  $\nu_1 < 1$  e  $\nu_2 < 1$ , pois caso contrário, uma das suas coordenadas será negativa.

A estabilidade destes pontos pode ser classificada a partir dos autovalores da matriz Jacobi-ana<sup>1</sup>  $J$  avaliada em cada um dos pontos de equilíbrio. A estabilidade dos pontos de equilíbrio pode ser classificada analisando o sinal da parte real dos autovalores da matriz jacobiana  $J$  calculada nos pontos de equilíbrio (ver apêndice A). A matriz Jacobiana  $J$  associada ao sistema (4.1), pode ser escrita sob a forma:

$$\begin{aligned} J &= \begin{pmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial N_1} & \frac{\partial f_1}{\partial N_2} & \frac{\partial f_1}{\partial B_1} & \frac{\partial f_1}{\partial B_2} \\ \frac{\partial f_2}{\partial N_1} & \frac{\partial f_2}{\partial N_2} & \frac{\partial f_2}{\partial B_1} & \frac{\partial f_2}{\partial B_2} \\ \frac{\partial f_3}{\partial N_1} & \frac{\partial f_3}{\partial N_2} & \frac{\partial f_3}{\partial B_1} & \frac{\partial f_3}{\partial B_2} \\ \frac{\partial f_4}{\partial N_1} & \frac{\partial f_4}{\partial N_2} & \frac{\partial f_4}{\partial B_1} & \frac{\partial f_4}{\partial B_2} \end{pmatrix} \\ &= \begin{pmatrix} 1 - 2N_1 - \nu_1 N_2 & -\nu_1 N_1 & 0 & 0 \\ -r\nu_2 N_2 & r(1 - 2N_2 - \nu_2 N_1) & 0 & 0 \\ \beta_1 & -\gamma_2 B_1 & -(\delta_1 + \gamma_2 N_2) & 0 \\ -\gamma_1 B_2 & \beta_2 & 0 & -(\delta_2 + \gamma_1 N_1) \end{pmatrix}. \end{aligned} \quad (4.3)$$

<sup>1</sup>Usualmente chamada de matriz comunidade em Ecologia.

A matriz Jacobiana (4.3) avaliada no ponto  $P_1$  é dada por:

$$J(P_1) = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & r & 0 & 0 \\ \beta_1 & 0 & -\delta_1 & 0 \\ 0 & \beta_2 & 0 & -\delta_2 \end{pmatrix}. \quad (4.4)$$

Os autovalores associados à matriz (4.4) podem ser determinados pelo cálculo:

$$\det|J(P_1) - \lambda I| = (1 - \lambda)(r - \lambda)(-\delta_1 - \lambda)(-\delta_2 - \lambda) = 0,$$

que fornece  $\lambda_1 = 1$ ,  $\lambda_2 = r$ ,  $\lambda_3 = -\delta_1$  e  $\lambda_4 = -\delta_2$ . O ponto  $P_1$  é, portanto, um ponto instável do tipo sela hiperbólico. Isso quer dizer que as populações das duas cepas nunca se extinguem simultaneamente. Seria possível a extinção das duas espécies se num dado momento o sistema estivesse num estado correspondente a um ponto situado na reta determinada por  $P_1$  e pelos autovetores associados a autovalores  $\lambda$  negativos. Esses autovetores corresponderiam a direções no espaço de fases em que as populações já foram extintas. Como é possível observar, não há nenhum autovetor associado a autovalor negativo correspondente às densidades populacionais. Desta forma, havendo qualquer quantidade de indivíduos em pelo menos uma das espécies, em hipótese alguma haverá a extinção de ambas.

A matriz Jacobiana (4.3) associada ao ponto  $P_2$  é:

$$J(P_2) = \begin{pmatrix} -1 & -\nu_1 & 0 & 0 \\ 0 & r(1 - \nu_2) & 0 & 0 \\ \beta_1 & -\frac{\gamma_2 \beta_1}{\delta_1} & -\delta_1 & 0 \\ 0 & \beta_2 & 0 & -(\delta_2 + \gamma_1) \end{pmatrix} \quad (4.5)$$

e fornece quatro autovalores:  $\lambda_1 = -1$ ,  $\lambda_2 = r(1 - \nu_2)$ ,  $\lambda_3 = -\delta_1$  e  $\lambda_4 = -(\delta_2 + \gamma_1)$ . Se a pressão competitiva da cepa 1 sobre a cepa 2 for alta ( $\nu_2 > 1$ ) então  $P_2$  será assintoticamente estável do tipo nó hiperbólico. Isto significa que, sob esta condição, se a população inicial da cepa 1 for maior que a da cepa 2, então a cepa 1 conseguirá extinguir a cepa 2. Por outro lado, se a pressão competitiva exercida pela espécie 1 for baixa ( $\nu_2 < 1$ , sendo  $P_2$  instável do tipo sela hiperbólico) ela será extinta ou haverá coexistência com a cepa 2.

Para estudarmos a estabilidade do ponto  $P_3$ , considere a matriz Jacobiana (4.3) avaliada no ponto  $P_3$ :

$$J(P_3) = \begin{pmatrix} 1 - \nu_1 & 0 & 0 & 0 \\ -r \nu_2 & -r & 0 & 0 \\ \beta_1 & 0 & -(\delta_1 + \gamma_2) & 0 \\ -\frac{\gamma_1 \beta_2}{\delta_2} & \beta_2 & 0 & -\delta_2 \end{pmatrix} \quad (4.6)$$

que nos fornecem os autovalores  $\lambda_1 = -r$ ,  $\lambda_2 = 1 - \nu_1$ ,  $\lambda_3 = -(\delta_1 + \gamma_2)$  e  $\lambda_4 = -\delta_2$ . Assim, a análise de estabilidade centra-se em discutir valores para  $\nu_1$ . As conclusões são análogas às que tiramos do estudo do ponto  $P_2$ ; se  $\nu_1 < 1$  a invasão não eliminará por completo a espécie 1 e  $P_3$  é instável do tipo sela hiperbólico; se  $\nu_1 > 1$  o ponto  $P_3$  é assintoticamente estável e as bactérias da cepa 2 poderão ser bem sucedida eliminando as bactérias da cepa 1 ou serão extintas se tiverem populações iniciais menores que a da cepa 2.

Finalmente, a matriz Jacobiana associada ao ponto de coexistência  $P_4$  é dada por:

$$J(P_4) = \begin{pmatrix} -\frac{\nu_1 - 1}{\nu_1 \nu_2 - 1} & -\frac{\nu_1 (\nu_1 - 1)}{\nu_1 \nu_2 - 1} & 0 & 0 \\ -\frac{r \nu_2 (\nu_2 - 1)}{\nu_1 \nu_2 - 1} & -\frac{r (\nu_2 - 1)}{\nu_1 \nu_2 - 1} & 0 & 0 \\ \beta_1 & -\frac{\gamma_2 \beta_1 (\nu_1 - 1)}{\delta_1 (\nu_1 \nu_2 - 1) + \gamma_2 (\nu_2 - 1)} & -\left[\delta_1 + \frac{\gamma_2 (\nu_2 - 1)}{\nu_1 \nu_2 - 1}\right] & 0 \\ -\frac{\gamma_1 \beta_2 (\nu_1 - 1)}{\delta_2 (\nu_1 \nu_2 - 1) + \gamma_1 (\nu_1 - 1)} & \beta_2 & 0 & -\left[\delta_2 + \frac{\gamma_1 (\nu_1 - 1)}{\nu_1 \nu_2 - 1}\right] \end{pmatrix} \quad (4.7)$$

O polinômio característico associado à matriz (4.7) é

$$Q_1(\lambda) = \det|J(P_4) - \lambda I| = \lambda^2 + a_1 \lambda + a_0,$$

com

$$a_1 = \frac{r (\nu_2 - 1) (\nu_1 - 1)}{\nu_1 \nu_2 - 1}$$

$$a_0 = r (\nu_1 - 1) (\nu_2 - 1) \frac{(1 - \nu_1 \nu_2)}{(\nu_1 \nu_2 - 1)^2}.$$

Para a análise da estabilidade do ponto  $P_4$  será utilizado o critério de estabilidade de Routh-Hurwitz. No apêndice (B) é possível ver que esta técnica fornece condições necessárias e suficientes para classificar a estabilidade de um polinômio a partir dos seus coeficientes.

Levando em consideração as condições para que  $P_4 \in \mathbb{R}_+^4$ , o polinômio  $Q = Q(\lambda)$  será instável se  $\nu_1 \nu_2 > 1$ , pois assim, teremos  $a_1 > 0$  mas  $a_0 < 0$ . Se  $\nu_1 \nu_2 < 1$ , temos  $a_1, a_0 > 0$  e

$P_4$  será assintoticamente estável. Isto significa que só existirá coexistência entre as espécies se a competição entre elas for fraca. Se a competição entre elas for forte ( $\nu_1 \nu_2 > 1$ ), o ambiente se torna muito hostil e uma das duas elimina a outra, o que implica na existência dos atratores  $P_2$  e  $P_3$ . Especificamente, se  $\nu_1, \nu_2 > 1$  então o sistema seria sensível às condições iniciais, caracterizando uma região de biestabilidade.

As considerações acerca dos resultados da análise de estabilidade linear referente ao sistema (4.1) estão resumidas na tabela (4.1) e na figura (4.1).

Ponto	Estabilidade	Condições
$P_1$	Instável	—
$P_2$	Assintoticamente estável Instável	$\nu_2 > 1$ $\nu_2 < 1$
$P_3$	Assintoticamente Estável Instável	$\nu_1 > 1$ $\nu_1 < 1$
$P_4$	Assintoticamente Estável Instável	$\nu_1 < 1$ e $\nu_2 < 1$ $\nu_1 > 1$ e $\nu_2 > 1$

Tabela 4.1: Resumo da análise de estabilidade linear do sistema (4.1) quando consideramos que as duas cepas de bactérias emitem microcina abaixo do limite de toxicidade ( $y, y' \leq 1$ ).

O gráfico da figura (4.1) descreve 4 regiões qualitativamente diferentes para o espaço de parâmetros  $(\nu_1, \nu_2)$ . Se duas espécies estão sob regime de competição fraca ( $\nu_1, \nu_2 < 1$ ), o único ponto assintoticamente estável será  $P_4$ , correspondente à coexistência. Se a competição entre as espécies for desigual ( $\nu_1 > 1 > \nu_2$  ou  $\nu_1 < 1 < \nu_2$ ) apenas o ponto de equilíbrio que representa a sobrevivência do mais forte será assintoticamente estável. Se  $\nu_1, \nu_2 > 1$  temos o fenômeno de biestabilidade, convergindo para  $P_2$  ou  $P_3$  de acordo com as condições iniciais. A hipérbole  $\nu_1 \nu_2 = 1$  nos diz que os competidores ocupam nichos ecológicos<sup>2</sup> semelhantes, no entanto, pelas condições obtidas pela análise de estabilidade, o produto entre  $\nu_1$  e  $\nu_2$  não pode ser igual a um, o que caracteriza o princípio da exclusão competitiva<sup>3</sup> para este modelo.

Algumas análises podem ser feitas com base nas duas primeiras equações do sistema (4.1). O espaço de fase  $(N_1, N_2)$  formado por essas equações descrevem isóclinas que podem ser representadas a partir da figura (4.2). As diagonais nestes gráficos indicam isóclinas onde o crescimento é nulo, isto é,  $f_1(N_1, N_2) = f_2(N_1, N_2) = 0$  a partir do sistema (4.1). Estas diagonais juntamente com as coordenadas do espaço de fase definem as regiões de crescimento positivo e negativo. Abaixo das diagonais temos crescimento positivo e acima delas crescimento

<sup>2</sup>Espécies que interagem da mesma maneira, necessitam dos mesmos nutrientes, vivem no mesmo *habitat*, ao mesmo tempo, e assim por diante.

<sup>3</sup>Também chamado de princípio de Gause, o princípio da exclusão competitiva estabelece que se duas espécies nichos ecológicos sobrepostos, uma delas vai se extinguir.

negativo. As setas indicam o ponto de atração do sistema.

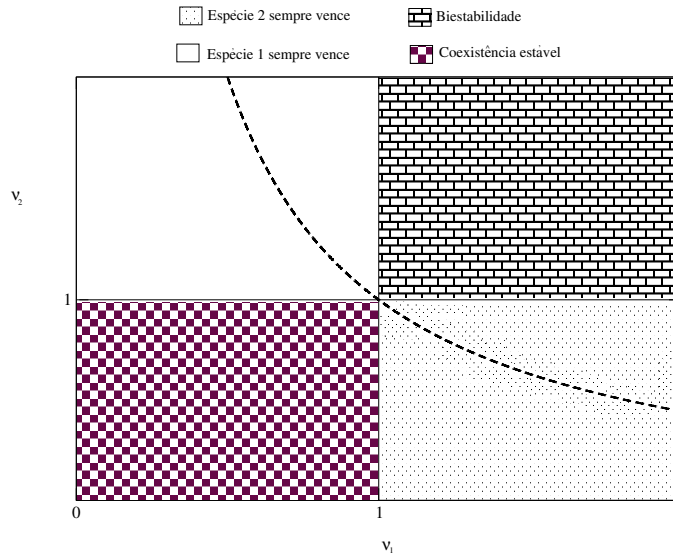


Figura 4.1: Resultado da análise de estabilidade linear do sistema (4.1) onde é possível identificar 4 regiões do espaço de parâmetros  $(\nu_1, \nu_2)$  para o caso em que as toxinas das duas cepas são produzidas em regime de baixa concentração.

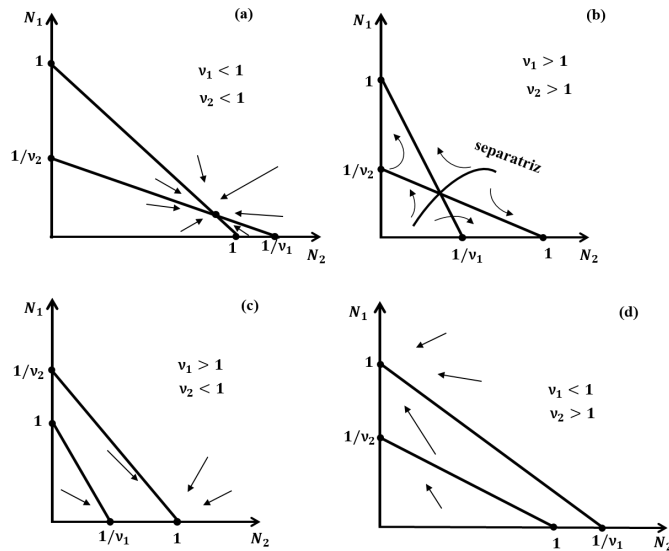


Figura 4.2: Estrutura do espaço de fase das duas populações  $(N_1, N_2)$  considerando 4 diferentes cenários: Se  $\nu_1, \nu_2 < 1$  o ponto fixo  $P_4$  é um atrator global e representa coexistência estável. Se  $\nu_1, \nu_2 > 1$  os pontos fixos  $P_2$  e  $P_3$  são estáveis e possuem bacias de atração finitas separadas por uma separatriz. Os pontos fixos estáveis representam sempre a exclusão de uma espécie. Se  $\nu_2 > 1 > \nu_1$  o único ponto fixo estável é  $P_2$  e ele é um atrator global. Neste caso, a espécie 2 é excluída sempre. Por fim, se  $\nu_1 > 1 > \nu_2$ , o ponto fixo  $P_3$  é um atrator global e a espécie 1 é sempre eliminada.

As isóclinas que se cruzam indicam que as espécies podem coexistir ou que uma delas será

excluída. A ocorrência de coexistência ou exclusão dependerá dos valores de  $\nu_1$  e  $\nu_2$ . No caso de exclusão, não se sabe *a priori* qual delas será excluída. Além disso, percebe-se que  $1 < \frac{1}{\nu_1}$  indica que as duas espécies tenderão a crescer até o ponto de equilíbrio estável indicado pelo ponto de cruzamento das isoclinas (gráfico (a) da figura 4.2), mas se  $1 > \frac{1}{\nu_1}$  o sistema é sensível às condições iniciais ( $N_1(0)$  e  $N_2(0)$ ), conforme pode ser visto no gráfico (b) da figura (4.2).

No entanto, para que a uma das espécies sempre vença, independentemente das condições iniciais, as isoclinas não podem se cruzar no primeiro quadrante do espaço de fase. Então, para que a espécie 2 sempre vença, precisamos que  $\frac{1}{\nu_1} < 1$  e que  $\frac{1}{\nu_2} > 1$ , conforme gráfico (4.2 – c). A espécie 1 sempre vencerá se as desigualdades forem invertidas, ( $\frac{1}{\nu_1} > 1$  e  $\frac{1}{\nu_2} < 1$ ), conforme o gráfico (4.2 – d).

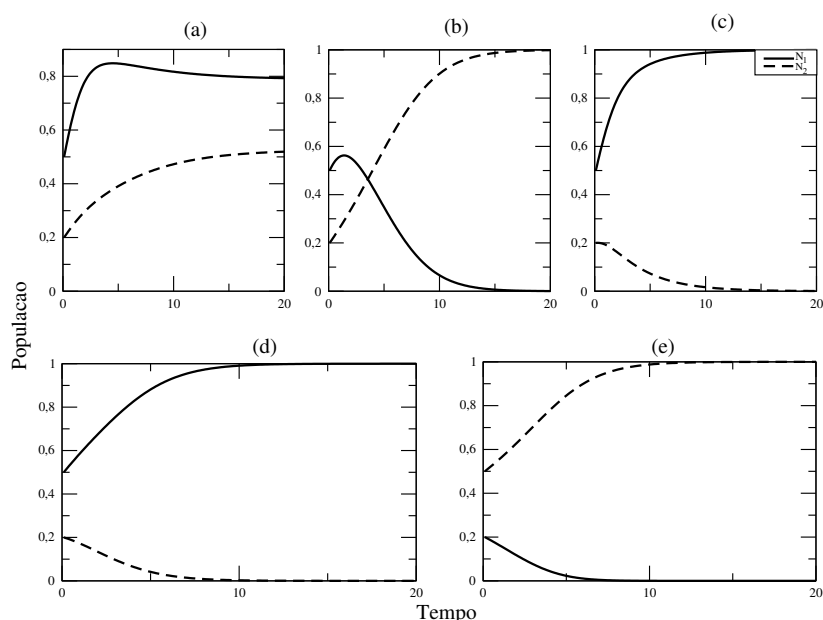


Figura 4.3: Resultado numérico para o crescimento das populações das cepas 1 e 2 para taxa de crescimento  $r = 0,6$ . Nos gráficos a ( $\nu_1 = 0,4$  e  $\nu_2 = 0,6$ ), b ( $\nu_1 = 1,5$  e  $\nu_2 = 0,5$ ), c ( $\nu_1 = 0,5$  e  $\nu_2 = 1,5$ ) e d ( $\nu_1 = 1,5$  e  $\nu_2 = 2$ ) foram utilizadas condições iniciais  $N_1(0) = 0,5$  e  $N_2(0) = 0,2$ , enquanto que para o gráfico e ( $\nu_1 = 2,0$  e  $\nu_2 = 1,5$ ) utilizamos  $N_1(0) = 0,2$  e  $N_2(0) = 0,5$ .

Os gráficos da figura (4.3) mostram a evolução temporal das populações ( $N_i(t)$  x  $t$ , com  $i = 1, 2$ ) levando-se em consideração diferentes cenários que relacionam condições iniciais e valores para  $\nu_1$  e  $\nu_2$ , considerando  $r = 0,6$ . Sob essas condições, a taxa de crescimento se ajusta conforme há alterações das pressões competitivas, que desaceleram o crescimento populacional quando a população  $N_i$  se aproxima de 1. Nestes casos, as populações não ultrapassam esse valor. Qualquer perturbação que cause o crescimento acima desse limite como, por exemplo, o aparecimento instantâneo de novos indivíduos na população, é absorvida por um mecanismo

de retroalimentação negativa que anula a taxa de crescimento e permite que a taxa de mortes rapidamente restaure a população ao nível 1.

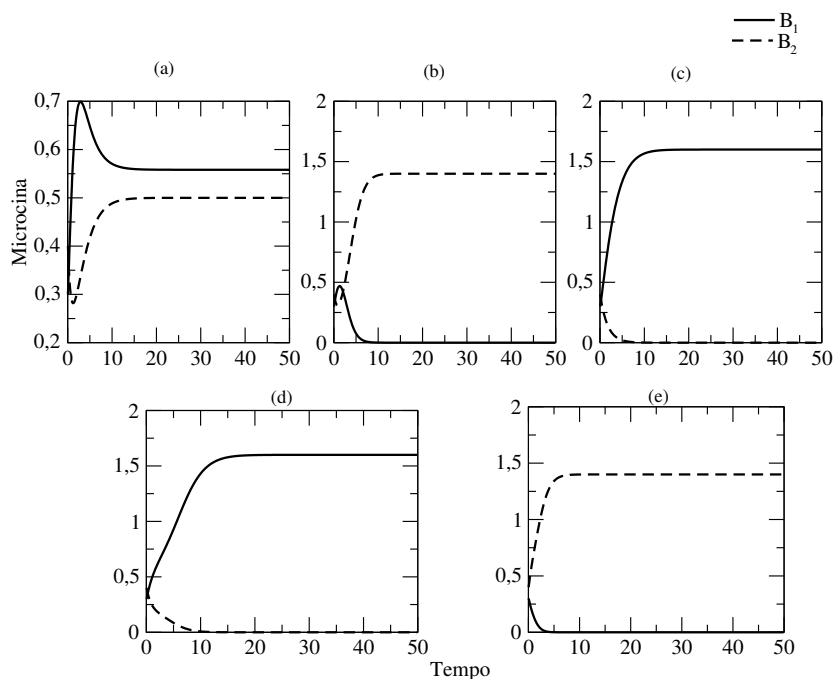


Figura 4.4: Evolução temporal das microcinas produzidas pelas duas cepas competidoras considerando diferentes cenários que podem ser previstos a partir dos casos discutidos na figura (4.3). Em todos os gráficos usamos  $B_1(0) = 0,3$  e  $B_2(0) = 0,4$ , exceto em (e), em que  $B_1(0) = 0,4$  e  $B_2(0) = 0,4$ . Adotamos  $\beta_1 = 0,4$ ,  $\beta_2 = 0,7$ ,  $\delta_1 = 0,25$ ,  $\delta_2 = 0,5$ ,  $\gamma_1 = 0,3$  e  $\gamma_2 = 0,6$ . As condições iniciais para as populações  $N_1$  e  $N_2$ , juntamente com os parâmetros  $\nu_1$  e  $\nu_2$  foram utilizadas seguindo a mesma ordem que os valores utilizados na figura (4.3).

Os gráficos da figura (4.4) descrevem a dinâmica para as densidades de microcina produzidas pelas populações 1 e 2. Os parâmetros e as condições iniciais utilizados para a integração numérica podem ser encontrados na legenda da figura (4.4). As demais condições iniciais e os valores dos parâmetros usados para  $\nu_1$  e  $\nu_2$  podem ser vistos na legenda figura (4.3). É possível verificar o fenômeno de saturação para a quantidade de microcina produzida, isto é, elas crescem rapidamente no início, desaceleram e se mantêm estáveis na medida que as populações tornam-se constantes. Como a emissão de microcina ocorre em regime de baixa concentração pelas duas espécies, a produção é compensada pela degradação natural e pelo consumo, que neste caso, não contribui para a morte das bactérias. Assim, a dinâmica está fortemente ligada aos coeficientes de competição, conforme podemos comprovar através do gráfico da fig. (4.3).

## 4.2 Emissão de microcina em alta concentração pela cepa 1 e em baixa pela cepa 2

Nesta seção, vamos considerar o caso em que as bactérias da cepa 1 produzem microcina em regime de alta concentração e que as da cepa 2 produzem em baixa concentração. Nestas condições, as microcinas produzidas pela cepa 1 contribuem para a mortalidade das bactérias da cepa 2 ao serem absorvidas. Isso implica em considerar  $y \leq 1$  e  $y' > 1$  na equação (3.7). As equações que regem a dinâmica deste sistema após atingir a homogeneidade espacial será:

$$\begin{cases} h_1 = \frac{dN_1}{dt} = (1 - N_1 - \nu_1 N_2) N_1 \\ h_2 = \frac{dN_2}{dt} = r(1 - N_2 - \nu_2 N_1) N_2 - \mu_2 \frac{(y'-1)^2}{c_2 + (y'-1)^2} N_2 \\ h_3 = \frac{dB_1}{dt} = \beta_1 N_1 - \delta_1 B_1 - y' \\ h_4 = \frac{dB_2}{dt} = \beta_2 N_2 - \delta_2 B_2 - y. \end{cases} \quad (4.8)$$

Os pontos de equilíbrio deste sistema são obtidos fazendo  $h_1 = h_2 = h_3 = h_4 = 0$  na equação (4.8). Novamente obtemos 4 pontos de equilíbrio, sendo 3 destes os mesmos encontrados na seção (4.1), quando as duas cepas emitem microcina em regime de baixa concentração:  $P_1 = (0, 0, 0, 0)$ ,  $P_2 = (1, 0, \frac{\beta_1}{\delta_1}, 0)$  e  $P_3 = (0, 1, 0, \frac{\beta_2}{\delta_2})$ . No entanto, o ponto de equilíbrio que representa a coexistência das populações de bactérias se torna:

$$P_5 = \left( 1 - \nu_1 N_2^*, N_2^*, \frac{\beta_1(1 - \nu_1 N_2^*)}{\delta_1 + \gamma_2 N_2^*}, \frac{\beta_2 N_2^*}{\delta_2 + \gamma_1(1 - \nu_1 N_2^*)} \right) \quad (4.9)$$

em que  $N_2^*$  é solução do polinômio

$$\begin{aligned} M_1(N_2^*) &= r[1 - N_2^* - \nu_2(1 - \nu_1 N_2^*)] \{[\gamma_2 \beta_1 N_2^* (1 - \nu_1 N_2^*) - (\delta_1 + \gamma_2 N_2^*)]^2 \\ &+ c_2 (\delta_1 + \gamma_2 N_2^*)^2\} - \mu_2 [\gamma_2 \beta_1 N_2^* (1 - \nu_1 N_2^*) - (\delta_1 + \gamma_2 N_2^*)]^2. \end{aligned} \quad (4.10)$$

A equação (4.10) é um polinômio de 3ª ordem e, portanto, pode assumir raízes reais (positivas e, ou, negativas) e complexas. No entanto, o ponto  $P_5$  descreverá soluções aceitáveis somente se estiver contido em  $\mathbb{R}_+^4$ . Assim, faremos uso do teorema de Bolzano-Cauchy (ver apêndice C) com o intuito de analisar as condições que devemos impor ao polinômio (4.10) para que ele forneça ao menos uma raiz real positiva, com o objetivo de satisfazer as condições biológicas de  $P_5$  no intervalo  $(0, \frac{1}{\nu_1}]$ .

Vamos avaliar a equação  $M_1 = M_1(N_2^*)$  nos pontos 0 e  $\frac{1}{\nu_1}$ . Se  $M(0) \cdot M(\frac{1}{\nu_1}) < 0$ , isto é, se  $M(0)$  e  $M(\frac{1}{\nu_1})$  tiverem sinais diferentes, então, o intervalo  $(0, \frac{1}{\nu_1}]$  conterá pelo menos uma raiz de  $M_1 = M_1(N_2^*)$ . Caso contrário, não temos certeza se existem raízes reais positivas no intervalo e, portanto, não sabemos se existem soluções aceitáveis para  $P_5$  dentro do espaço de

fase considerado. Neste caso, teríamos que atribuir valores para os parâmetros e exibir soluções numéricas para a equação (4.10) ou avaliar os coeficientes da equação por algum outro método, como, por exemplo, as relações de Girard.

Ao avaliar o polinômio (4.10) nos pontos 0 e  $\frac{1}{\nu_1}$ , pelo teorema de Bolzano-Cauchy, obtemos:

$$M_1(0) = r(1 - \nu_2)(c_2 + 1)\delta_1^2 - \mu_2\delta_1^2 \quad (4.11)$$

$$M_1\left(\frac{1}{\nu_1}\right) = r\left(1 - \frac{1}{\nu_1}\right)(c_2 + 1)\left(\delta_1 + \frac{\gamma_2}{\nu_1}\right)^2 - \mu_2\left(\delta_1 + \frac{\gamma_2}{\nu_1}\right)^2. \quad (4.12)$$

que fornecem duas desigualdades, dadas pela equação (4.13), que garantem que há pelo menos uma raiz de  $N_2^* \subset (0, \frac{1}{\nu_1}]$ .

$$\begin{cases} \nu_1 < \frac{r(c_2+1)}{r(c_2+1)-\mu_2} \\ \nu_2 < \frac{r(c_2+1)-\mu_2}{r(c_2+1)}. \end{cases} \quad (4.13)$$

Para fazer um estudo qualitativo a partir da análise de estabilidade linear dos pontos de equilíbrio, consideramos a matriz Jacobiana associada ao sistema (4.8) dada por

$$J = \begin{pmatrix} \frac{\partial h_1}{\partial N_1} & \frac{\partial h_1}{\partial N_2} & \frac{\partial h_1}{\partial B_1} & \frac{\partial h_1}{\partial B_2} \\ \frac{\partial h_2}{\partial N_1} & \frac{\partial h_2}{\partial N_2} & \frac{\partial h_2}{\partial B_1} & \frac{\partial h_2}{\partial B_2} \\ \frac{\partial h_3}{\partial N_1} & \frac{\partial h_3}{\partial N_2} & \frac{\partial h_3}{\partial B_1} & \frac{\partial h_3}{\partial B_2} \\ \frac{\partial h_4}{\partial N_1} & \frac{\partial h_4}{\partial N_2} & \frac{\partial h_4}{\partial B_1} & \frac{\partial h_4}{\partial B_2} \end{pmatrix} \quad (4.14)$$

$$= \begin{pmatrix} 1 - 2N_1 - \nu_1 N_2 & -\nu_1 N_1 & 0 & 0 \\ -r\nu_2 N_2 & r(1 - 2N_2 - \nu_2 N_1) & -\frac{\partial \Phi_2}{\partial B_1} N_2 & 0 \\ & -\frac{\partial \Phi_2}{\partial N_2} N_2 - \Phi_2 & & \\ \beta_1 & -\gamma_2 B_1 & -(\delta_1 + \gamma_2 N_2) & 0 \\ -\gamma_1 B_2 & \beta_2 & 0 & -(\delta_2 + \gamma_1 N_1) \end{pmatrix}.$$

Os pontos  $P_1$ ,  $P_2$  e  $P_3$  são soluções estacionárias do sistema (4.8) e possuem as mesmas características que foram discutidas na seção 4.1. O ponto fixo  $P_1$  é instável sempre;  $P_2$  será assintoticamente estável se  $\nu_2 > 1$  e instável se  $\nu_2 < 1$ ;  $P_3$  é estável se  $\nu_1 > 1$  e instável se  $\nu_1 < 1$ . Em relação ao ponto de equilíbrio correspondente à coexistência ( $P_5$ ), a estabilidade dependerá exclusivamente da estabilidade do polinômio característico,

$$Q_2(\lambda) = \lambda^3 + a'_2 \lambda^2 + a'_1 \lambda + a'_0,$$

sendo

$$\begin{aligned}
 a'_2 &= \left( \gamma_2 + r + \frac{\partial \Phi_2}{\partial N_2} \right) N_2 + \delta_1 + N_1 \\
 a'_1 &= N_1 N_2 \left[ r(1 - \nu_1 \nu_2) + \frac{\partial \Phi_2}{\partial N_2} \right] + (\delta_1 + \gamma_2 N_2) \left[ N_1 + \left( \frac{\partial \Phi_2}{\partial N_2} + r \right) N_2 \right] \\
 &\quad - \gamma_2 N_2 B_1 \frac{\partial \Phi_2}{\partial B_1} \\
 a'_0 &= N_1 N_2 \left\{ \frac{\partial \Phi_2}{\partial B_1} (\gamma_2 B_1 - \beta_1 \nu_1) + (\delta_1 + \gamma_2 N_2) \left[ \frac{\partial \Phi_2}{\partial N_2} + r(1 - \nu_1 \nu_2) \right] \right\}.
 \end{aligned}$$

A partir do critério de estabilidade de Routh-Hurwitz, podemos classificar a estabilidade do polinômio  $Q_2 = Q_2(\lambda)$ . Ao fazer uso deste critério, obtemos que se  $\nu_1 \nu_2 < 1$  e  $\nu_1 > 1$ , então o polinômio  $Q_2 = Q_2(\lambda)$  será estável e, em consequência, o ponto  $P_5$  também o será. De fato, o outro autovalor  $\lambda_1 = -[\delta_2 + \gamma_1(1 - \nu_1 N_2^*)]$  associado à matriz (4.14) avaliada no ponto  $P_5$  é negativo, pois os parâmetros  $\delta_1$  e  $\gamma_2$ , juntamente com o termo  $1 - \nu_1 N_2^*$  são positivos. Se  $\nu_1 \nu_2 > 1$  e  $\beta_2 < 1$  (forte pressão competitiva pelas duas espécies e a baixa taxa de produção de microcina) garantem a instabilidade do polinômio  $Q_2 = Q_2(\lambda)$  e, em consequência, do ponto  $P_5$ . A tabela (4.2) resume as classificações dos pontos de equilíbrio para o caso estudado nesta seção.

Ponto	Estabilidade	Condições
$P_1$	Instável	—
$P_2$	Estável	$\nu_2 > 1$
	Instável	$\nu_2 < 1$
$P_3$	Estável	$\nu_1 > 1$
	Instável	$\nu_1 < 1$
$P_5$	Estável	$r(c_2 + 1) > \mu_2, \nu_1 < \frac{r(c_2+1)}{r(c_2+1)-\mu_2}, \nu_2 < \frac{r(c_2+1)-\mu_2}{r(c_2+1)}$
	Instável	$\nu_1 \nu_2 > 1, \beta_2 < 1$

Tabela 4.2: Resumo da análise de estabilidade linear do sistema (4.8) quando consideramos que somente a cepa 1 emite microcina em alta concentração.

No gráfico (4.5) tratamos o caso em que  $r(c_2 + 1) > \mu_2$ . Esta condição garante que os parâmetros que descrevem as pressões competitivas sejam positivos ( $\nu_1, \nu_2 > 0$ ). Os valores dos parâmetros  $\nu_1 = \frac{r(c_2+1)}{r(c_2+1)-\mu_2}$  e  $\nu_2 = \frac{r(c_2+1)-\mu_2}{r(c_2+1)}$  delimitam as fronteiras das regiões de coexistência, biestabilidade e dominância de uma das espécies no plano  $(\nu_1, \nu_2)$ . Além disso, a figura (4.5) mostra como o efeito alelopático altera as 4 regiões em comparação com o caso em que não há efeito alelopático, como vimos na figura (4.1).

Neste caso, houve aumento na região do espaço de parâmetros  $(\nu_1, \nu_2)$  em que a espécie

1 vence e a região de atração do ponto  $P_3$  é menor, diferentemente dos resultados obtidos na seção (4.1). Apesar de sofrer alteração, o valor numérico da área que representa coexistência entre as espécies manteve-se constante.

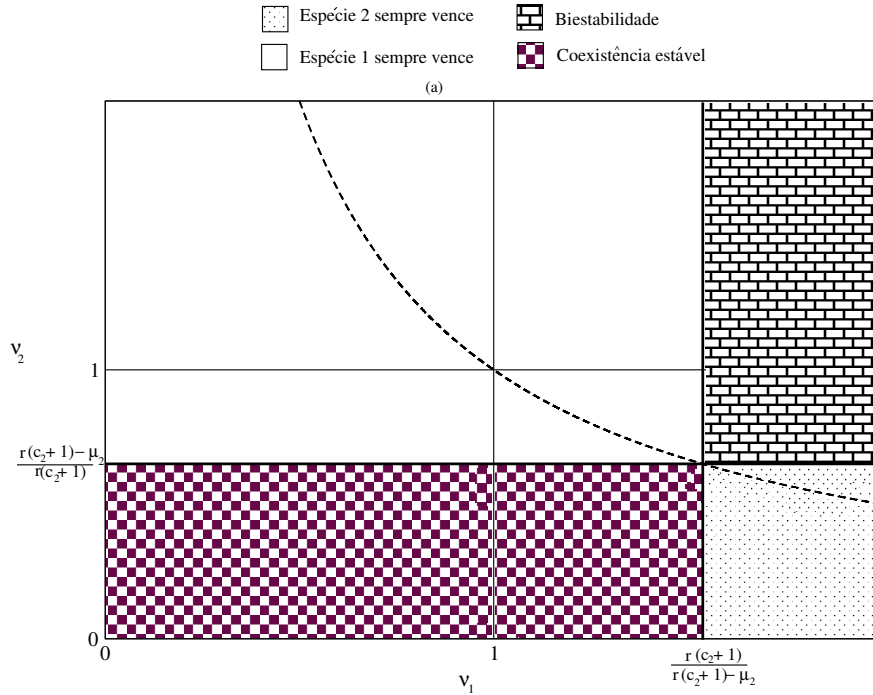


Figura 4.5: Espaço de parâmetros  $(\nu_1, \nu_2)$  resultantes do sistema (4.8) contendo as regiões de coexistência, biestabilidade, soberania das espécies 1 e 2 para o caso  $r(c_2 + 1) > \mu_2$ .

Para a região de coexistência, além de ter um limitante superior para a resistência da cepa 1,  $\nu_1 < \frac{r(c_2+1)}{r(c_2+1)-\mu_2}$ , temos também um valor máximo para a taxa de competição  $\nu_2 < \frac{r(c_2+1)-\mu_2}{r(c_2+1)}$ . Além disso, a condição de fraca competição  $\nu_1 \nu_2 < 1$  deve ser satisfeita. Essas desigualdades descrevem a área de coexistência referente ao ponto fixo  $P_5$  e estabelecem relação entre as pressões competitivas exercidas pelas espécie com os parâmetros que descrevem a eficiência de envenenamento das bactérias da cepa 2 ( $\mu_2, c_2$  e  $r$ ). Neste caso, quanto maior for a taxa de mortalidade pela microcina ( $\mu_2$ ), o retângulo que representa a região de coexistência se torna mais baixo e mais largo. Na medida em que diminui-se a taxa de mortalidade, o retângulo torna-se mais alto e menos largo. Lembrando que esse aumento e redução de  $\mu_2$  deve ser de tal maneira com que os  $\nu$ 's sejam positivos.

Por um lado, é possível verificar coexistência para  $\nu_1 > 1$ . Essa expressão impõe uma forte restrição às bactérias da cepa 2 para que elas coexistam com as bactérias da cepa 1 sob efeito do veneno. Por outro lado, como a análise refere-se ao ponto de coexistência entre as espécies, existem restrições acerca da cepa 1 também. A condição  $\nu_2 < \frac{r(c_2+1)-\mu_2}{r(c_2+1)}$  impõe um vínculo de fraca pressão competitiva sobre as bactérias da cepa 2, sendo menor que o obtido para a estabilidade do ponto fixo  $P_4$ . Assim, a produção de microcina em alta concentração pela espécie

1 faz com que as bactérias se tornem mais competitivas e a coexistência não é necessariamente garantida por competição interespecífica fraca pelas duas cepas.

A região de biestabilidade possui uma forte bacia de atração para o ponto fixo  $P_2$ , dependendo da relação entre  $\nu_1$  e  $\nu_2$  e das condições iniciais fixadas. Nesta região, dependendo dos valores dos parâmetros  $\nu_1$  e  $\nu_2$ , a região de biestabilidade poderá ser observada se as condições iniciais forem ajustadas de forma a garantir  $N_2(0) \gg N_1(0)$  devido à forte bacia de atração, que tende a convergir para o ponto  $P_2$ .

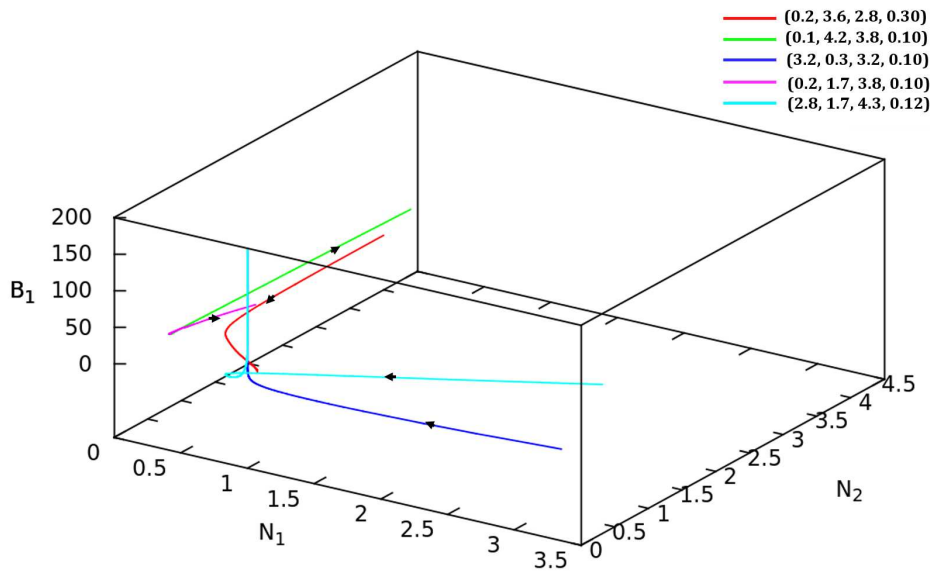


Figura 4.6: Trajetórias no espaço de fase do sistema (4.8).

O gráfico da figura (4.6) apresenta 5 cenários que foram obtidos a partir da análise numérica. Neste gráfico é possível visualizar a trajetória do espaço de fases retratando as curvas em que os pontos  $P_1$ ,  $P_2$  e  $P_5$  são estáveis, levando-se em conta as variações das taxas de competição entre as espécies. Diferentes condições iniciais foram testadas, para os quais foram obtidas diferentes curvas, cada uma representada por uma cor diferente, seguindo a ordem  $(N_1, N_2, B_1, B_2)$ . Em todos os casos, as setas indicam o sentido das trajetórias e os parâmetros foram fixados de forma a garantir a condição  $y' > 1$ . Assim, assumimos que  $\mu_2 = 0,2$ ,  $c_2 = 0,1$ ,  $r = 1$ ,  $\beta_1 = 4,33$ ,  $\beta_2 = 0,6$ ,  $\delta_1 = 0,001$ ,  $\delta_2 = 0,72$ ,  $\gamma_1 = 0,24$  e  $\gamma_2 = 1,1$ .

As curvas obtidas por simulações testificam os resultados obtidos pelo estudo analítico. Os diferentes valores assumidos para os parâmetros de competição e para as condições iniciais não alteram os resultados previstos anteriormente, isto porque, os pontos estacionários permanecem como prevê a análise de estabilidade linear local. As curvas descritas pelas cores rosa e azul turquesa descrevem pontos na região de biestabilidade. No primeiro caso, o sistema teve como atrator o ponto  $P_2$ , enquanto, que o segundo tem como atrator o ponto  $P_3$ , caso em que as

isóclinas se cruzam.

### 4.3 Emissão de microcina em alta concentração pela cepa 2 e em baixa pela cepa 1

Vamos estudar a dinâmica estacionária do sistema (3.6), quando as populações de bactérias e as densidades de microcina alcançaram a homeogeneidade espacial, para o caso em que  $y > 1$  e  $y' \leq 1$ . Portanto, o modelo que descreve essa situação pode ser resumido pelo sistema

$$\begin{cases} g_1 = \frac{dN_1}{dt} = (1 - N_1 - \nu_1 N_2) N_1 - \mu_1 \frac{(y-1)^2}{c_1 + (y-1)^2} N_1 \\ g_2 = \frac{dN_2}{dt} = r (1 - N_2 - \nu_2 N_1) N_2 \\ g_3 = \frac{dB_1}{dt} = \beta_1 N_1 - \delta_1 B_1 - y' \\ g_4 = \frac{dB_2}{dt} = \beta_2 N_2 - \delta_2 B_2 - y. \end{cases} \quad (4.15)$$

Novamente, precisamos encontrar os pontos de equilíbrio para, em seguida, estudarmos a estabilidade desses pontos de equilíbrio. O sistema formado pelas equações (4.15) possui quatro pontos de equilíbrio:

- $P_1 = (0, 0, 0, 0)$
- $P_2 = \left(1, 0, \frac{\beta_1}{\delta_1}, 0\right)$
- $P_3 = \left(0, 1, 0, \frac{\beta_2}{\delta_2}\right)$
- $P_6 = \left(N_1^*, 1 - \nu_2 N_1^*, \frac{\beta_1 N_1^*}{\delta_1 + \gamma_2 (1 - \nu_2 N_1^*)}, \frac{\beta_2 (1 - \nu_2 N_1^*)}{\delta_2 + \gamma_1 N_1^*}\right)$ .

Para analisar a estabilidade desses pontos estacionários, temos que estudar o sinal da parte real das raízes  $\lambda$ 's da equação  $\det(J - \lambda I) = 0$ , sendo  $J$  a matriz Jacobiana

$$\begin{aligned}
J &= \begin{pmatrix} \frac{\partial g_1}{\partial N_1} & \frac{\partial g_1}{\partial N_2} & \frac{\partial g_1}{\partial B_1} & \frac{\partial g_1}{\partial B_2} \\ \frac{\partial g_2}{\partial N_1} & \frac{\partial g_2}{\partial N_2} & \frac{\partial g_2}{\partial B_1} & \frac{\partial g_2}{\partial B_2} \\ \frac{\partial g_3}{\partial N_1} & \frac{\partial g_3}{\partial N_2} & \frac{\partial g_3}{\partial B_1} & \frac{\partial g_3}{\partial B_2} \\ \frac{\partial g_4}{\partial N_1} & \frac{\partial g_4}{\partial N_2} & \frac{\partial g_4}{\partial B_1} & \frac{\partial g_4}{\partial B_2} \end{pmatrix} \\
&= \begin{pmatrix} 1 - 2N_1 - \nu_1 N_2 - & -\nu_1 N_1 & 0 & -\frac{\partial \Phi_1}{\partial B_2} N_1 \\ \frac{\partial \Phi_1}{\partial N_1} N_1 - \Phi_1 & & & \\ -r \nu_2 N_2 & r(1 - \nu_2 N_1 - 2N_2) & 0 & 0 \\ \beta_1 & -\gamma_2 B_1 & -(\delta_1 + \gamma_2 N_2) & 0 \\ -\gamma_1 B_2 & \beta_2 & 0 & -(\delta_2 + \gamma_1 N_1) \end{pmatrix}.
\end{aligned} \tag{4.16}$$

Os pontos de equilíbrio  $P_1$ ,  $P_2$  e  $P_3$  possuem as mesmas classificações descritas nas situações discutidas anteriormente. Assim,  $P_1$  é sempre instável e este ponto não pode ser alcançado dinamicamente, a menos que correspondam às condições iniciais, porém, neste caso o sistema não evolui. O ponto  $P_2$  é assintoticamente estável se  $\nu_2 < 1$  e instável se  $\nu_2 > 1$ , enquanto que, o ponto  $P_3$  é estável se  $\nu_1 < 1$  e instável se  $\nu_1 > 1$ .

A estabilidade do ponto de equilíbrio referente à coexistência ( $P_6$ ) pode ser obtida ao avaliar a matriz (4.16) no ponto  $P_6$ , cujo polinômio característico é dado por:

$$Q_3(\lambda) = \lambda^3 + a_2'' \lambda^2 + a_1'' \lambda + a_0'' \tag{4.17}$$

onde, neste caso

$$\begin{aligned}
a_2'' &= \left(1 + \gamma_1 + \frac{\partial \Phi_1}{\partial N_1}\right) N_1 + r N_2 + \delta_2 \\
a_1'' &= r N_1 N_2 \left[ \frac{\partial \Phi_1}{\partial N_1} + 1 - \nu_1 \nu_2 \right] + (\delta_2 + \gamma_1 N_1) \left[ r N_2 + \left(1 + \frac{\partial \Phi_1}{\partial N_1}\right) N_1 \right] \\
&\quad - \gamma_1 N_1 B_2 \frac{\partial \Phi_1}{\partial B_2} \\
a_0'' &= r N_1 N_2 \left[ -\frac{\partial \Phi_1}{\partial B_2} (\nu_2 \beta_2 + \gamma_1 B_2) + (\delta_2 + \gamma_1 N_1) \left(1 - \nu_1 \nu_2 + \frac{\partial \Phi_1}{\partial N_1}\right) \right].
\end{aligned}$$

A outra raiz do polinômio característico é o autovalor  $\lambda_1 = -[\delta_1 + \gamma_2 (1 - \nu_2 N_1^*)]$ , que é sempre negativo, pois  $\delta_1$  e  $\gamma_2$  são parâmetros positivos e  $1 - \nu_2 N_1^*$  é a densidade populacional da espécie 2, que também deve ser positiva. A análise de estabilidade do ponto  $P_6$  consiste em avaliar a estabilidade do polinômio (4.17) e para isso será utilizado o critério de estabilidade de Routh-Hurwitz. Com isso, o polinômio  $Q_3 = Q_3(\lambda)$  será estável se  $\nu_1 > 1$  e  $\nu_1 \nu_2 < 1$ , e, será instável se  $\nu_1 \nu_2 > 1$  e  $\beta_1 < 1$ .

Nós faremos análises semelhantes às que realizamos na seção (4.2). Queremos impor condições ao polinômio (4.18) afim de garantir raízes reais positivas, uma vez que  $N_1^*$  descreve densidade populacional. Os pontos de equilíbrios de  $P_6$  são as raízes da equação

$$\begin{aligned} & \{1 - [N_1^* + \nu_1 (1 - \nu_2 N_1^*)]\} [\gamma_1 \beta_2 N_1^* (1 - \nu_2 N_1^*) + (c_1 - 1)(\delta_2 + \gamma_1 N_1^*)] \\ & - \mu_1 [\gamma_1 \beta_2 N_1^* (1 - \nu_2 N_1^*) - (\delta_2 + \gamma_1 N_1^*)] = 0. \end{aligned} \quad (4.18)$$

Definindo  $M_2 = M_2(N_1^*)$  como o lado esquerdo da equação (4.18), pode-se ver que o número de pontos  $P_6$  com coordenadas positivas é exatamente o número de raízes de  $M_2$  que encontra-se no intervalo  $(0, \frac{1}{\nu_2}]$ .

Assim, se  $M_2(0) \cdot M_2(\frac{1}{\nu_2}) < 0$ , há pelo menos um ponto  $P_6$  no espaço de fase admissível. Aqui, obteremos as condições suficientes para a existência de pelo menos um ponto  $P_6$  no espaço de fase admissível. Um conjunto de tais condições é

$$\begin{cases} \nu_1 < \frac{c_1+1-\mu_1}{c_1+1} \\ \nu_2 < \frac{c_1+1}{c_1+\mu_1-1}. \end{cases} \quad (4.19)$$

Na tabela (4.3) estão reunidos os pontos fixos referentes ao sistema (4.15), bem como as classificações associadas às condições impostas aos parâmetros  $\nu_1$  e  $\nu_2$  para que  $P_6 \in \mathbb{R}_+^4$ .

Ponto	Estabilidade	Condições
$P_1$	Instável	—
$P_2$	Estável	$\nu_2 > 1$
	Instável	$\nu_2 < 1$
$P_3$	Estável	$\nu_1 > 1$
	Instável	$\nu_1 < 1$
$P_6$	Estável	$c_1 + 1 > \mu_1, \nu_1 < \frac{c_1+1-\mu_1}{c_1+1}, \nu_2 < \frac{c_1+1}{c_1+1-\mu_1}$
	Instável	$\nu_1 \nu_2 > 1, \beta_1 < 1$

Tabela 4.3: Resumo da análise de estabilidade linear do sistema (4.15) quando consideramos que as cepas 2 e 1 emitem microcina acima e abaixo do limite de toxicidade, respectivamente.

Os resultados obtidos aqui são semelhantes aos obtidos na seção (4.2) e retratam o caso em que  $c_1 + 1 > \mu_1$ . Esta condição nos diz que as pressões competitivas  $\nu_1$  e  $\nu_2$  só poderão assumir resultados do ponto de vista biológico se a diferença entre a taxa de mortalidade pelo veneno ( $\mu_1$ ) e a sensibilidade ao veneno ( $c_1$ ) forem menores do que 1, no regime em que a espécie 2 produz microcina acima do limiar de toxicidade.

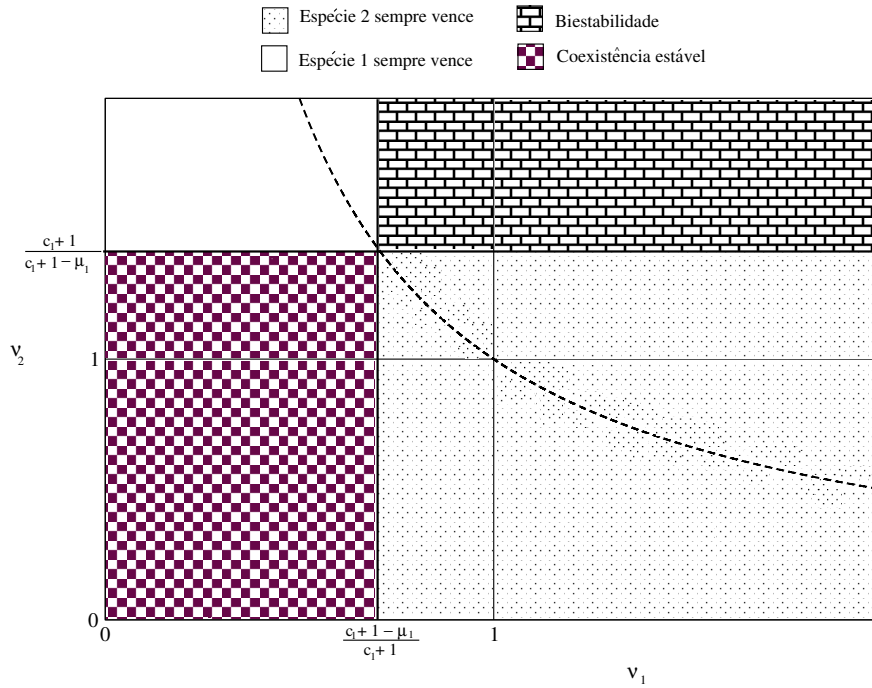


Figura 4.7: Espaço de parâmetros  $(\nu_1, \nu_2)$  resultantes do sistema (4.15) contendo as regiões de coexistência, biestabilidade e dominância das espécies 1 e 2.

Na figura (4.7), vemos que a condição para que haja coexistência entre as espécies não é necessariamente a competição fraca entre elas, pois como é possível ver, a pressão sobre a espécie 2, descrita pelo parâmetro  $\nu_2$ , pode assumir valores maiores que 1. A região de atração do ponto  $P_2$  foi reduzida, enquanto que a região de atração do ponto  $P_3$  aumentou. A região compreendida por  $\nu_1 > \frac{c_1+1-\mu_1}{c_1+1}$  e  $\nu_2 > \frac{c_1+1}{c_1+1-\mu_1}$  é extremamente sensível às condições iniciais, porém, com forte bacia de atração para a espécie 2. Nesta região, para que seja possível obter o ponto  $P_1$ , as condições iniciais devem ser ajustadas de forma a garantir  $N_1(0) \gg N_2(0)$ .

Os resultados apresentados a partir do gráfico da figura (4.8) retratam várias trajetórias no espaço de fase obtidas por meio da integração numérica do sistema para situações em que há extinção de uma das espécies ou a coexistência de ambas. Os seguintes cenários são possíveis: a curva em vermelho foi obtida para  $\nu_1 = 0,3$  e  $\nu_2 = 0,5$ , e, conseqüentemente, o ponto  $P_6$  é estável; a curva verde descreve a situação em que a espécie 2 é extinta e foi simulada utilizando  $\nu_1 = 1,8$  e  $\nu_2 = 0,4$ . A curva azul escuro foi simulada para  $\nu_1 = 0,3$  e  $\nu_2 = 2$ . Neste caso, a espécie 1 vai à extinção. As curvas rosas e azul turquesa descrevem a região de biestabilidade. Levando em conta os valores de parâmetros  $\nu_1$  e  $\nu_2$ , ajustamos as condições iniciais de forma a visualizar o efeito de extinção de uma espécie sobre a outra. Assim, a curva em rosa foi obtida para  $\nu_1 = 1,9$  e  $\nu_2 = 1,7$ , situação que leva a espécie 2 à extinção. A curva azul turquesa foi traçada para  $\nu_1 = 2$  e  $\nu_2 = 3$ , garantindo extinção da espécie 1.

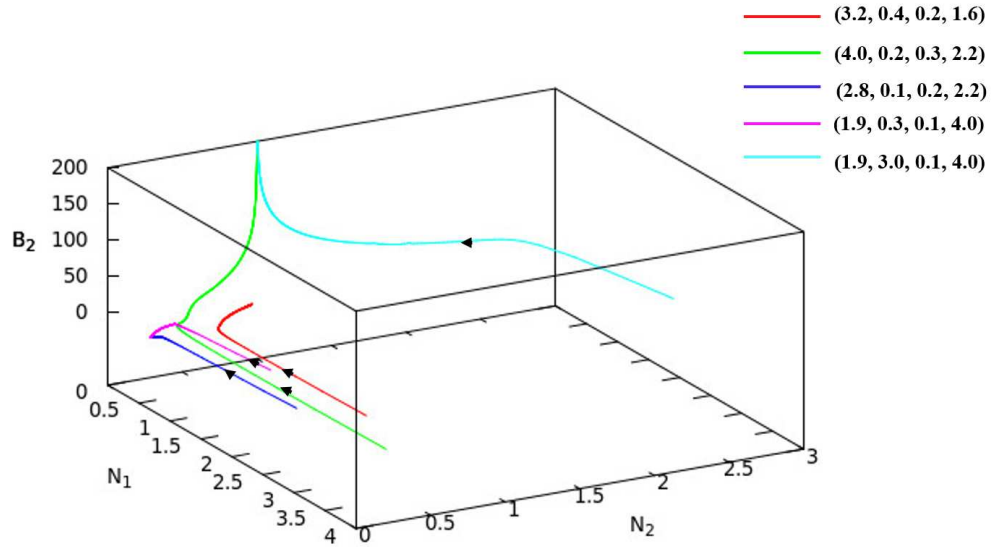


Figura 4.8: Trajetórias no espaço de fase do sistema (4.18). Adotamos os seguintes valores:  $\mu_1 = 0,4$ ,  $c_1 = 0,3$ ,  $r = 0,1$ ,  $\beta_1 = 0,6$ ,  $\beta_2 = 3,3$ ,  $\delta_1 = 0,72$ ,  $\delta_2 = 0,001$ ,  $\gamma_1 = 3,0$  e  $\gamma_2 = 0,24$

## 4.4 Emissão de microcina em alta concentração pelas duas cepas

Por fim, vamos estudar a dinâmica do sistema espacialmente homogêneo para os casos em que  $y > 1$  e  $y' > 1$ , descrito pelo sistema:

$$\begin{cases} \omega_1 = \frac{dN_1}{dt} = (1 - N_1 - \nu_1 N_2) N_1 - \mu_1 \frac{(y-1)^2}{c_1 + (y-1)^2} N_1 \\ \omega_2 = \frac{dN_2}{dt} = r(1 - N_2 - \nu_2 N_1) N_2 - \mu_2 \frac{(y'-1)^2}{c_2 + (y'-1)^2} N_2 \\ \omega_3 = \frac{dB_1}{dt} = \beta_1 N_1 - \delta_1 B_1 - y' \\ \omega_4 = \frac{dB_2}{dt} = \beta_2 N_2 - \delta_2 B_2 - y \end{cases} \quad (4.20)$$

O sistema (4.20) possui os seguintes pontos de equilíbrio:

- $P_1 = (0, 0, 0, 0)$
- $P_2 = (1, 0, \frac{\beta_1}{\delta_1}, 0)$

- $P_3 = (0, 1, 0, \frac{\beta_2}{\delta_2})$
- $P_7 = (N_1^*, N_2^*, \frac{\beta_1 N_1^*}{\delta_1 + \gamma_2 N_2^*}, \frac{\beta_2 N_2^*}{\delta_2 + \gamma_1 N_1^*})$ .

As raízes do sistema formado pelas equações (4.21) e (4.22) fornecem as populações de bactérias das cepas 1 e 2 no equilíbrio quando as duas liberam microcinas em regime de alta concentração. Portanto, as quantidades  $N_1^*$  e  $N_2^*$  presente nas componentes do ponto de coexistência  $P_7$  raízes dos polinômios,

$$\begin{aligned} \psi_1(N_1^*, N_2^*) &= (1 - N_1^* - \nu_1 N_2^*)\{c_1 (\delta_2 + \gamma_1 N_1^*)^2 + [\gamma_1 \beta_2 - (\delta_2 + \gamma_1 N_1^*)]^2\} \\ &\quad - \mu_1 [\gamma_1 \beta_2 - (\delta_2 + \gamma_1 N_1^*)]^2 \end{aligned} \quad (4.21)$$

$$\begin{aligned} \psi_2(N_1^*, N_2^*) &= (1 - \nu_2 N_1^* - N_2^*)\{c_2 (\delta_1 + \gamma_2 N_2^*)^2 + [\beta_1 \gamma_2 - (\delta_1 + \gamma_2 N_2^*)]^2\} \\ &\quad - \mu_2 [\beta_1 \gamma_2 - (\delta_1 + \gamma_2 N_2^*)]^2. \end{aligned} \quad (4.22)$$

Como se pode notar, exibir soluções analíticas fechadas para essas equações é extremamente complicado uma vez que temos funções não-lineares de duas variáveis. No entanto, podemos procurar soluções numéricas deste sistema com  $N_1^*$  e  $N_2^*$  positivos.

Para fazer o estudo da análise de estabilidade linear, considere a matriz Jacobiana,

$$\begin{aligned} J &= \begin{pmatrix} \frac{\partial \omega_1}{\partial N_1} & \frac{\partial \omega_1}{\partial N_2} & \frac{\partial \omega_1}{\partial B_1} & \frac{\partial \omega_1}{\partial B_2} \\ \frac{\partial \omega_2}{\partial N_1} & \frac{\partial \omega_2}{\partial N_2} & \frac{\partial \omega_2}{\partial B_1} & \frac{\partial \omega_2}{\partial B_2} \\ \frac{\partial \omega_3}{\partial N_1} & \frac{\partial \omega_3}{\partial N_2} & \frac{\partial \omega_3}{\partial B_1} & \frac{\partial \omega_3}{\partial B_2} \\ \frac{\partial \omega_4}{\partial N_1} & \frac{\partial \omega_4}{\partial N_2} & \frac{\partial \omega_4}{\partial B_1} & \frac{\partial \omega_4}{\partial B_2} \end{pmatrix} \quad (4.23) \\ &= \begin{pmatrix} 1 - 2N_1 - \nu_1 N_2 & -\nu_1 N_1 & 0 & -\frac{d\Phi_1}{dB_2} N_1 \\ -\frac{d\Phi_1}{dN_1} N_1 - \Phi_1 & & & \\ -r\nu_2 N_2 & r(1 - 2N_2 - \nu_2 N_1) & -\frac{d\Phi_2}{dB_1} N_2 & 0 \\ & -\frac{d\Phi_2}{dN_2} N_2 - \Phi_2 & & \\ \beta_1 & -\gamma_2 B_1 & -(\delta_1 + \gamma_2 N_2) & 0 \\ -\gamma_1 B_2 & \beta_2 & 0 & -(\delta_2 + \gamma_1 N_1) \end{pmatrix}. \end{aligned}$$

Ao avaliar os autovalores da matriz Jacobiana (4.23) nos pontos de equilíbrio  $P_1$ ,  $P_2$  e  $P_3$ , podemos obter as classificações destes pontos de equilíbrio. O ponto  $P_1$  é sempre instável; o ponto  $P_2$  é assintoticamente estável se  $\nu_2 > 1$  e instável se  $\nu_2 < 1$  e, o ponto  $P_3$ , é assintotica-

mente estável se  $\nu_1 > 1$  e instável se  $\nu_1 < 1$ .

A classificação do ponto de equilíbrio  $P_7$  em relação à estabilidade, por sua vez, foi estudada numericamente, a partir de alguns recortes no espaço de parâmetros (figuras 4.10, 4.11, 4.12 e 4.13) que descrevem regiões, que incluem, a coexistência. Apesar das relações entre os parâmetros  $\gamma_i$ ,  $\beta_i$  e  $\delta_i$ , para  $i = 1, 2$ , serem componentes dos pontos de equilíbrio  $P_2$ ,  $P_3$  e  $P_7$  no espaço de fase, eles não exercem influência no tipo de estabilidade local desses pontos de equilíbrio. Comentamos, ainda, que os parâmetros  $\gamma_i$ ,  $\beta_i$  e  $\delta_i$  devem ser escolhidos de forma a garantir que a condição  $\gamma_i N_i B_j > 1$  seja satisfeita, para  $i, j = 1, 2$  tal que  $i \neq j$ .

O efeito da competição e da alelopatia estão imbutidos nos parâmetros  $\nu_i$ ,  $c_i$ ,  $\mu_i$  e  $r$ . Neste caso, os parâmetros que descrevem a alelopatia ( $\mu$  e  $c$ ) e a taxa de reprodução  $r$  estão relacionados com os parâmetros que descrevem pressões competitivas ( $\nu$ ), assim como os casos estudados nas seções (4.2) e (4.3). De forma precisa, não foi possível obter as relações analíticas de  $\nu = \nu(\mu, c, r)$  que delimitam as quatro regiões (coexistência, biestabilidade e erradicação de uma das espécies) no espaço  $(\nu_1, \nu_2)$  como foram obtidas anteriormente.

Especificamente, se fixarmos  $r = 1$  e assumirmos que as espécies são semelhantes, isto é, possuem mesma sensibilidade ao veneno ( $c_1 = c_2$ ), mesma taxa de mortalidade pelo veneno ( $\mu_1 = \mu_2$ ) e mesma pressão competitiva ( $\nu_1 = \nu_2$ ), o sistema torna-se um caso particular, que fornece resultados semelhantes aos discutidos na seção (4.1). O efeito do envenenamento é anulado, pois ambas espécies são igualmente suprimidas alelopaticamente e a dinâmica do sistema se reduz à pressão competitiva. Se ela for fraca ( $\nu < 1$ ), haverá coexistência entre as populações; se for forte ( $\nu > 1$ ) haverá biestabilidade, conforme figura (4.9).

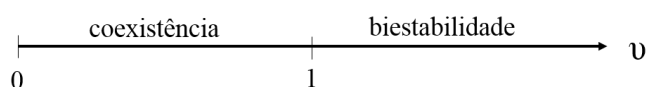


Figura 4.9: Espaço de parâmetros do sistema (4.20) para espécies semelhantes ( $\mu_1 = \mu_2$ ,  $c_1 = c_2$ ,  $\nu_1 = \nu_2$  e  $r = 1$ ) em que o efeito alelopático é anulado.

A figura (4.10) mostra dois gráficos que descrevem a região do espaço de parâmetros  $(\nu_1, \nu_2)$  do sistema (4.20) para diferentes valores desses parâmetros descritos. As regiões hachuradas foram obtidas pela combinação das análises de estabilidade local dos pontos de equilíbrio  $P_2$  e  $P_3$ , e, pela análise numérica do ponto  $P_7$ . A disposição dos resultados apresenta o mesmo comportamento qualitativo discutidos nas seções (4.2) e (4.3). Na figura (4.10-a), a espécie 1 leva vantagem sobre a espécie 2 mesmo em regime de competição fraca  $\nu_2 < 1$ . Já na figura (4.10-b) a espécie 2 leva vantagem sobre a espécie 1 mesmo para  $\nu_1 < 1$ . A região de coexistência no primeiro caso é delimitada por  $\nu_1 \lesssim 1.05$  e  $\nu_2 \lesssim 0.96$ , enquanto que, no segundo caso  $\nu_2 \lesssim 1.05$  e  $\nu_1 \lesssim 0.96$ . Esses casos diferem porque em (a) a taxa de mortalidade assim como a sensibilidade ao veneno associada à espécie 2 é maior que aquelas relativas ao

veneno da cepa 1 e em (b), atribui-se valores de mortalidade e sensibilidade ao veneno da cepa 1 maior em 1 do que da cepa 2. Em ambos os casos adotamos uma taxa de reprodução  $r = 1$ , o que leva a acreditar que  $\nu_1 = \nu_1(\mu_1, c_1)$  e  $\nu_2 = \nu_2(\mu_2, c_2)$ .

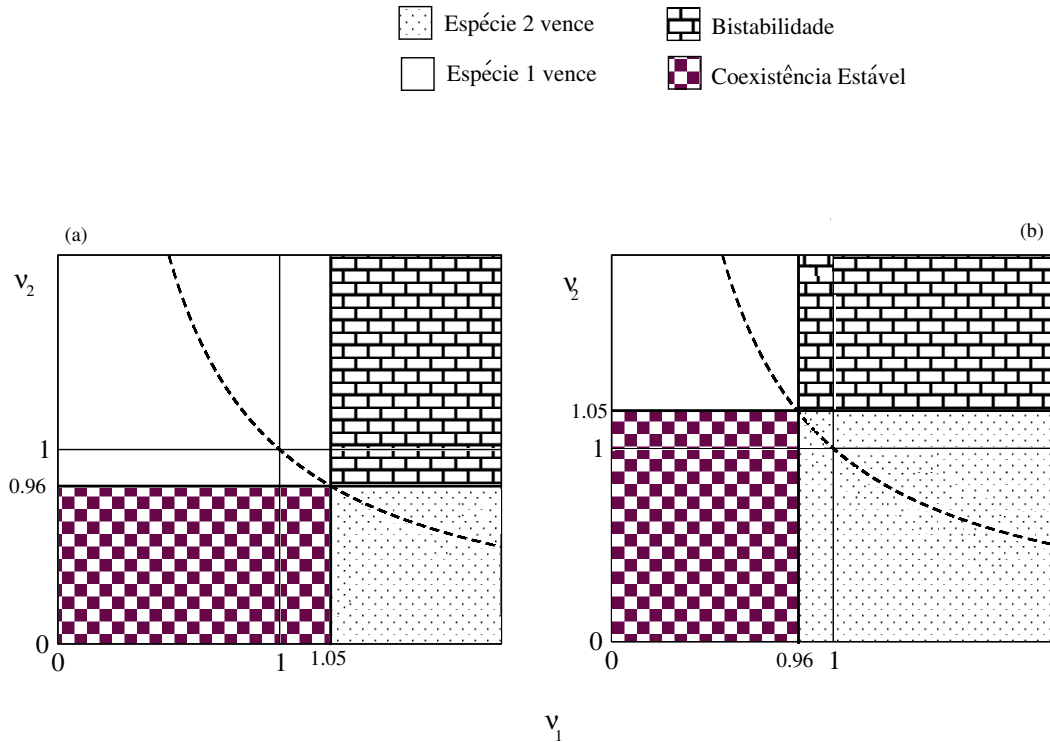


Figura 4.10: Simulações numéricas para o espaço de parâmetros de competição. Em (a) foram usados  $c_1 = 0,5$ ,  $c_2 = 0,7$ ,  $\mu_1 = 0,3$  e  $\mu_2 = 0,4$ , tal que as 4 regiões distintas foram delimitadas pelas retas  $\nu_1 \approx 1,05$  e  $\nu_2 \approx 0,96$ . Em (b) foram usados  $c_1 = 0,5$ ,  $c_2 = 0,7$ ,  $\mu_1 = 0,3$  e  $\mu_2 = 0,4$  e as regiões são delimitadas pelas retas  $\nu_1 \approx 0,96$  e  $\nu_2 \approx 1,05$ .

Também, foram feitas análises das regiões de coexistência que possuem o ponto  $P_7$  como um atrator. As figuras (4.11, 4.12 e 4.13) descrevem as regiões do espaço de parâmetros em que as pressões competitivas  $\nu_i$  estão em funções dos parâmetros que descrevem a alelopatia, como mortalidade pelo veneno ( $\mu_i$ ), sensibilidade ao veneno ( $c_i$ ) e também da taxa de reprodução entre as espécies  $r$  para os casos em que as duas cepas de bactérias liberam microcina em regime de alta concentração, para  $i = 1, 2$ . Em cada uma delas, o símbolo “•” representa coexistência estável das populações  $N_1$  e  $N_2$ , ao passo que “o” significa que o sistema será levado a um dos atratores  $P_2$  ou  $P_3$ . Neste segundo caso, está implícita a informação de que sob estas condições, se a população de uma das espécies for suficientemente pequena, ela poderá ser eliminada.

Os planos de parâmetros (a) e (c) da figura (4.11) apresentam comportamentos semelhantes, sendo que em (a) é possível ter coexistência estável a partir de  $\nu_1 \leq 1$ , e em (c), a coexistência estável pode ser obtida para  $\nu_2 \leq 1,2$ , delimitada pelas regiões abaixo das linhas separatrizes.

À medida que  $c$  aumenta, a fronteira que delimita as regiões de coexistência e de sobrevivência de uma das espécies, é aumentada levemente. As linhas separatrizes são representadas pelas cores verde (a) e cinza (c). Os casos retratados nos gráficos (b) e (d) também são bem semelhantes, e a região de coexistência está abaixo das separatrizes vermelha e azul, que apresentam coeficientes angulares negativos; o que indica que quanto maior for  $\mu$  menor será o intervalo de valores de  $\nu$  que assumem a coexistência.

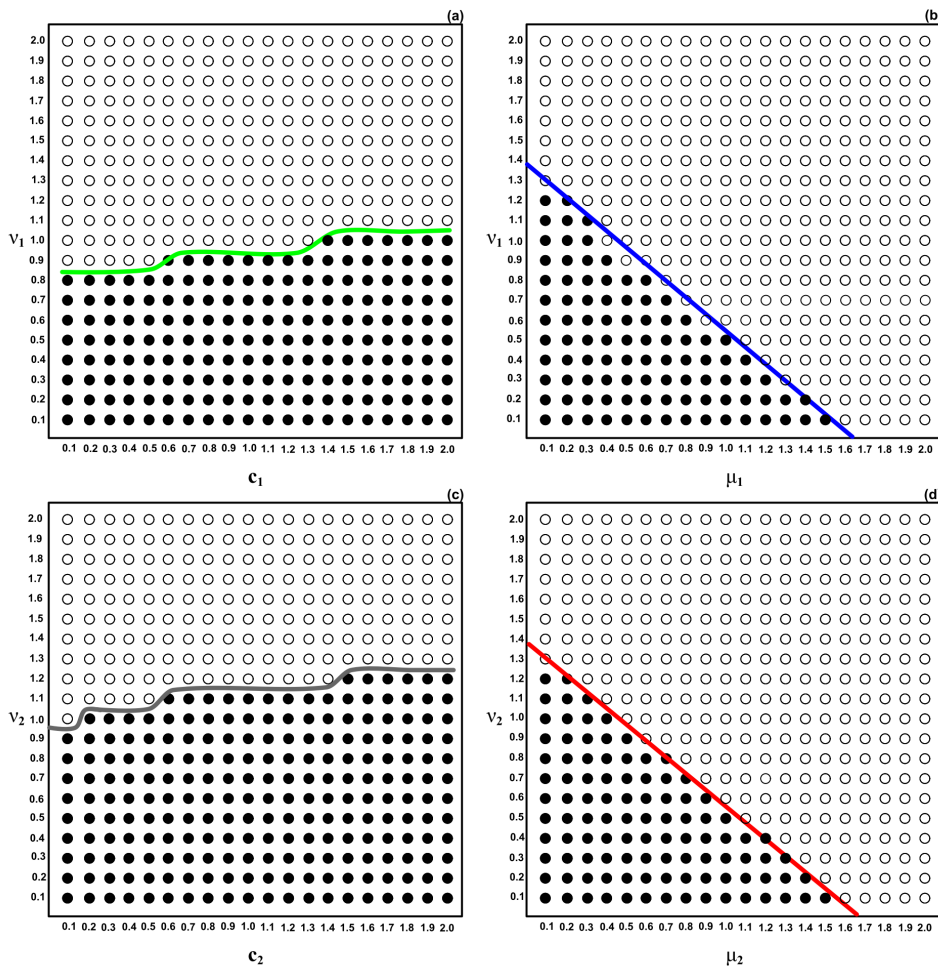


Figura 4.11: Simulações numéricas para as taxas de competição em função das taxas de mortalidade e sensibilidade apresenta duas formas para as curvas separatrizes, uma que possui um platô (a e c) e outra uma reta decrescente (b e d). Círculos cheios (●) indicam coexistência e círculos vazios (○) onde uma das duas espécies vence. Em (a) adotou-se  $c_2 = 0,7$ ,  $\nu_2 = 0,2$ ,  $\mu_1 = 0,4$  e  $\mu_2 = 0,3$ ; (b)  $c_1 = 0,7$ ,  $c_2 = 0,5$ ,  $\nu_2 = 0,2$  e  $\mu_2 = 0,3$ ; (c)  $c_1 = 0,5$ ,  $\nu_1 = 0,2$ ,  $\mu_1 = 0,4$  e  $\mu_2 = 0,3$ ; (d)  $c_1 = 0,5$ ,  $c_2 = 0,7$ ,  $\nu_1 = 0,2$  e  $\mu_1 = 0,4$ .

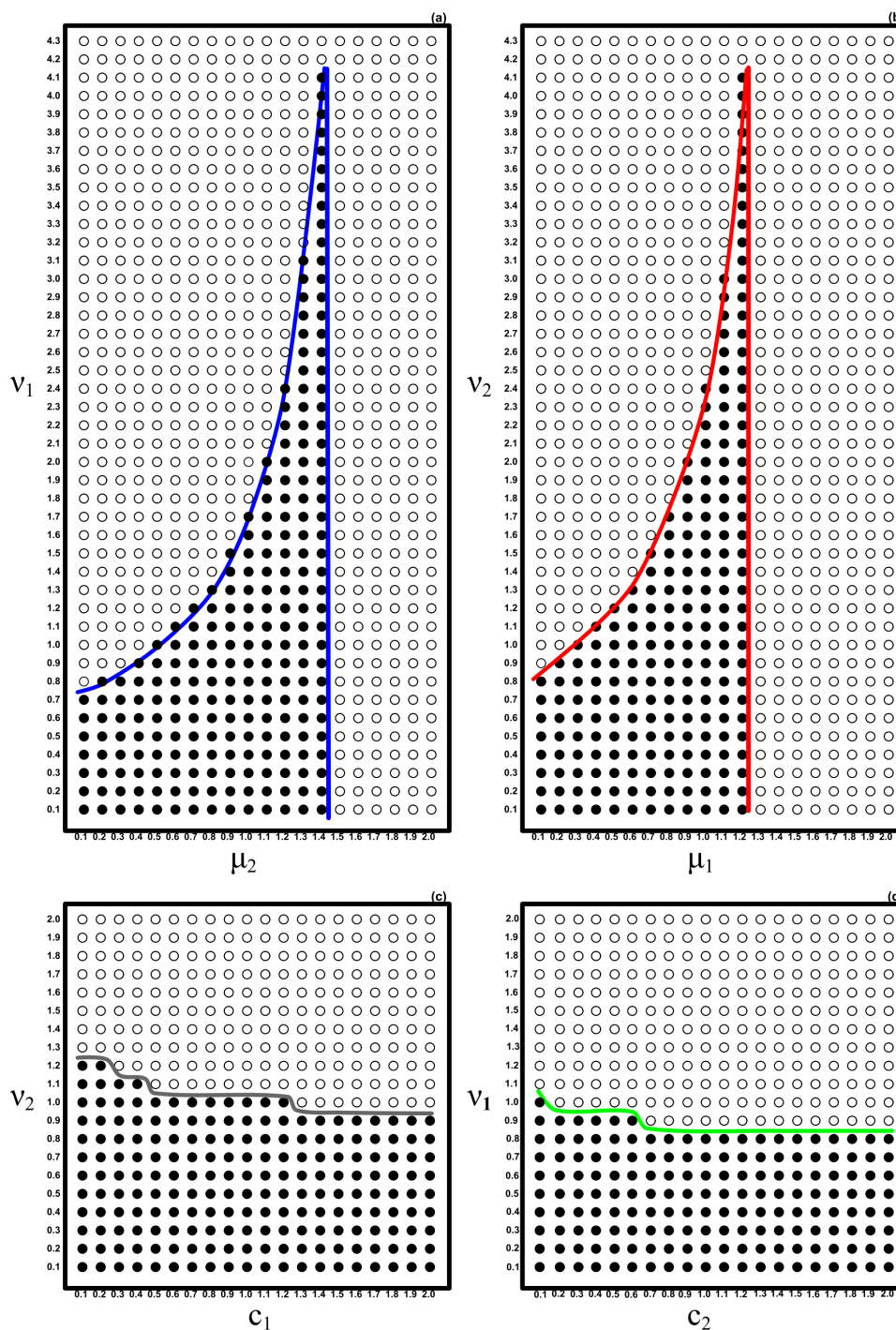


Figura 4.12: Simulações numéricas para as taxas de competição  $\nu_1$  e  $\nu_2$  com os parâmetros alelopáticos da espécie 2 e 1, respectivamente. (a)  $\mu_1 = 0, 4$ ,  $c_1 = 0, 5$ ,  $c_2 = 0, 7$  e  $\nu_2 = 0, 2$ ; (b)  $\mu_2 = 0, 3$ ,  $c_1 = 0, 5$ ,  $c_2 = 0, 7$  e  $\nu_1 = 0, 2$ ; (c)  $\mu_1 = 0, 4$ ,  $\mu_2 = 0, 3$ ,  $c_2 = 0, 7$  e  $\nu_1 = 0, 2$ ; (d)  $\mu_1 = 0, 4$ ,  $\mu_2 = 0, 3$ ,  $c_1 = 0, 5$  e  $\nu_2 = 0, 2$ .

Os gráficos da figura (4.12) foram obtidos a partir de simulações numéricas para os espaços de parâmetros indicados. Em (a) e (b) os comportamentos são análogos e, nestes casos, o maior

valor obtido para a coexistência entre as populações foi  $\nu = 4.1$ . Há reentrâncias em ambos os gráficos, e o maior valor anotado para a coexistência entre as espécies no gráfico (a) foi  $\mu_2 = 1.4$ , enquanto que em (b)  $\mu_1 = 1.2$ . As regiões de coexistência estão abaixo das curvas separatrizes em azul e vermelho.

A figura (4.13) esboça o comportamento dos parâmetros de competição ( $\nu_1$  e  $\nu_2$ ) com a taxa de reprodução  $r$ . Os resultados apresentados na figura (4.13) indicam que o crescimento das espécies influencia diretamente nas pressões competitivas que uma espécie exerce sobre a outra e, em consequência, afeta a região de coexistência entre elas. Em (a) existe uma reentrância representada por uma separtriz entre as regiões de coexistência e que uma das espécies vence. Neste caso, na medida em que aumentamos o parâmetro  $r$  torna-se menor os valores possíveis para  $\nu_1$  onde é possível observar coexistência. Portanto, pode-se especular que  $\nu_1 \propto r^{-1}$ ; em (b) quanto maior for a taxa de reprodução das espécies, maior será o coeficiente máximo de competição  $\nu_2$  que torna a coexistência possível.

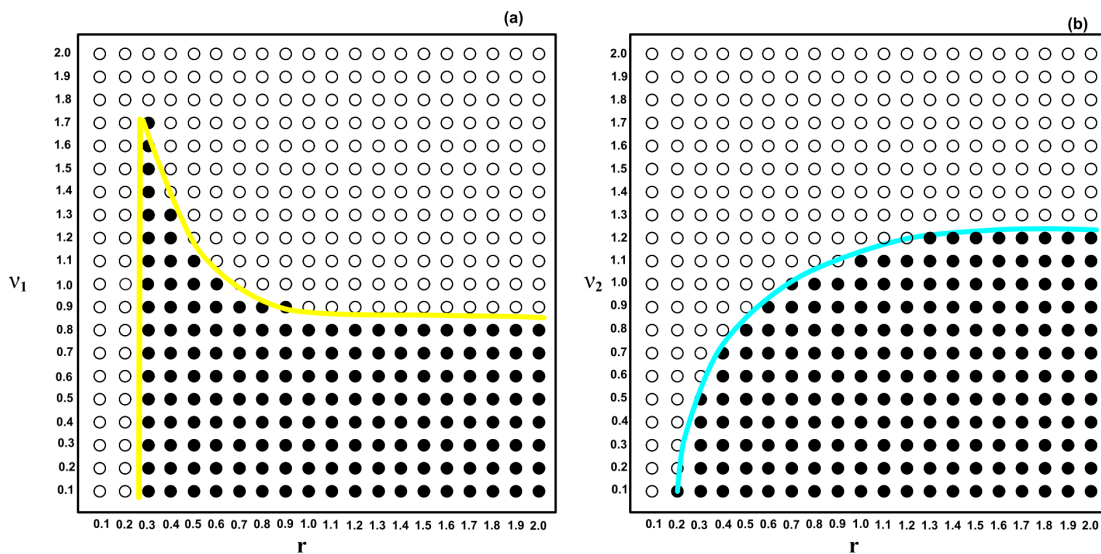


Figura 4.13: Simulações numéricas para os parâmetros de competição  $\nu_1$  e  $\nu_2$  em função da taxa de reprodução  $r$ . (a)  $c_1 = 0,5$ ,  $c_2 = 0,7$ ,  $\mu_1 = 0,4$ ,  $\mu_2 = 0,3$  e  $\nu_1 = 0,2$ ; (b)  $c_1 = 0,5$ ,  $c_2 = 0,7$ ,  $\mu_1 = 0,4$ ,  $\mu_2 = 0,3$  e  $\nu_2 = 0,2$ .

Estes resultados mostram que os parâmetros  $\mu$  e  $c$ , presentes na resposta funcional  $\Phi$ , são os mais importantes para descrever o fenômeno alelopático. Do ponto de vista matemático, a supressão alelopática pode ter seu efeito aumentado ou diminuído conforme alteram-se esses parâmetros. Por isso, pode-se tornar mais vantajoso atribuir valores maiores para o parâmetro  $\mu$  e menores para  $c$ . Essas condições implicam na redução da diversidade, pois potencializa o termo de mortalidade e, em consequência, podem levar a extinção da espécie que absorve a toxina. No entanto, para que haja preservação ou aumento da diversidade, é interessante que a taxa de mortalidade  $\mu$  seja baixa e a sensibilidade  $c$  seja alta.

Sob a perspectiva molecular, os parâmetros  $\mu$  e  $c$  estão relacionados com mecanismos de produção e recepção de toxina entre células interagentes. Neste caso, aumentar  $\mu$  acarreta em um menor gasto de energia por parte da célula produtora de microcina, uma vez que isso implica em aumentar a letalidade do veneno, desde que não envolva complexos mecanismos de síntese por parte da célula. Em contrapartida, reduzir o parâmetro  $c$  significa que a célula receptora de microcina ativou mecanismos de obstrução dos canais que direcionam a toxina até o DNA ou desenvolveu procedimentos que bombeiam a microcina absorvida para fora da célula. Assim, o fechamento de canais ou eliminação das toxinas implica num maior gasto de energia por parte da célula.

Em última análise, os gráficos da figura (4.14) mostram os comportamentos das respostas funcionais para diferentes valores de  $c$  e de  $\mu$ . Em cada caso, a inclinação da curva aumenta inicialmente e depois mantém-se constante na medida que há grande absorção de microcina. Este comportamento sigmoidal pode ser atribuído à saturação enzimática, que apresenta características semelhantes ao “comportamento de saciedade” por parte do consumidor observados em sistemas presa-predador [72, 73].

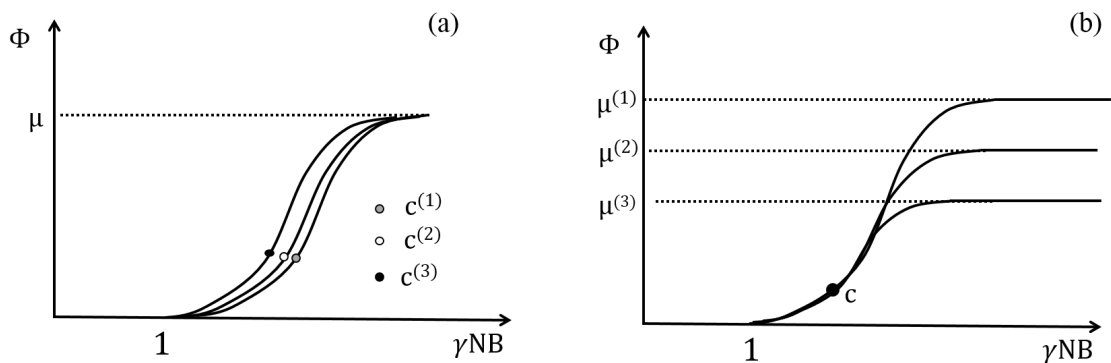


Figura 4.14: Há duas formas de alterar o efeito alelopático entre bactérias competidoras: pela sensibilidade ao veneno ( $c$ ) ou pela mortalidade devido ao veneno ( $\mu$ ). Os gráficos (a) e (b) mostram como estes parâmetros alteram a função resposta.

## Capítulo 5

# A Dinâmica Espacial de Interação entre Bactérias Alelopáticas

Neste capítulo abordaremos o conceito e definição de ondas viajantes, bem como soluções espacialmente não-homogêneas para as equações diferenciais parciais do modelo proposto no capítulo 3. Inicialmente, estudamos as condições que devemos impor ao sistema para que existam soluções de ondas viajantes e, em seguida, os processos invasivos associadas às bactérias que interagem por alelopátia em  $\mathbb{R}$ . Verificamos também os processos invasivos em uma região bidimensional para diferentes condições iniciais.

### 5.1 Ondas viajantes em um modelo de bactérias alelopáticas

Um dos pilares no estudo envolvendo modelos de EDP's, especificamente, sistemas de equações não-lineares do tipo reação-difusão, é a chamada solução de onda viajante. Uma onda viajante modela um sinal (informação) ou um pulso reconhecível, que após uma perturbação, é transferido de um extremo a outro com uma velocidade de propagação constante em um meio. A ideia desta solução assemelha-se à característica física de uma onda, em que ocorre transporte de energia, mas não transporta matéria. Essas soluções podem ser aplicadas a diferentes áreas de estudo que envolve mecânica dos fluidos (aerodinâmica), teoria eletromagnética (transmissão e distribuição elétrica), biologia (invasões populacionais), epidemiologia (invasões epidêmicas), química (combustão) e diversos outros fenômenos [66, 74].

Algumas destas soluções têm a sua importância decorrente de sua estabilidade e forte atração.

Isto significa que perturbações iniciais, desde que suficientemente fortes, rapidamente se aproximam de uma solução do tipo ondas viajantes que é portanto, a dinâmica mais “visível” do sistema [75].

Embora a maioria dos modelos realistas de interesse biológico envolva mais de uma dimensão espacial e mais de uma variável dependente, aqui será considerado um modelo descrito em termos de apenas uma dimensão espacial, por simplicidade. Assim, considere o sistema:

$$\begin{cases} \frac{\partial N_1}{\partial t} = \frac{\partial^2 N_1}{\partial x^2} + (1 - N_1 - \nu_1 N_2) N_1 - \Phi_1(y) N_1 \\ \frac{\partial N_2}{\partial t} = D_1 \frac{\partial^2 N_2}{\partial x^2} + r (1 - N_2 - \nu_2 N_1) N_2 - \Phi_2(y') N_2 \\ \frac{\partial B_1}{\partial t} = D_2 \frac{\partial^2 B_1}{\partial x^2} + \beta_1 N_1 - \delta_1 B_1 - y' \\ \frac{\partial B_2}{\partial t} = D_3 \frac{\partial^2 B_2}{\partial x^2} + \beta_2 N_2 - \delta_2 B_2 - y \end{cases} \quad (5.1)$$

onde  $D_1 = \frac{\bar{D}_2}{D_1}$ ,  $D_2 = \frac{\bar{D}_3}{D_1}$  e  $D_3 = \frac{\bar{D}_4}{D_1}$ ; além disto, a variável espacial é adimensionalizada pela raiz quadrada do quociente entre o coeficiente de difusão e a taxa de reprodução da espécie 1,  $\sqrt{\frac{\bar{D}_1}{r_1}}$ .

As soluções do tipo ondas viajantes tem a característica de possuir o mesmo perfil para cada  $t$  fixo. Mais precisamente,  $N_1, N_2, B_1, B_2 : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$  é uma solução onda viajante de (5.1) se for satisfeita por funções arbitrárias, conforme:

$$\begin{aligned} N_1(x, t) &= N_1(x \pm vt) = N_1(z) \\ N_2(x, t) &= N_2(x \pm vt) = N_2(z) \\ B_1(x, t) &= B_1(x \pm vt) = B_1(z) \\ B_2(x, t) &= B_2(x \pm vt) = B_2(z) \end{aligned}$$

onde  $z = x \pm vt$  é a coordenada de movimento, chamada de variável de onda, que é função de duas variáveis: a espacial  $x$  e a temporal  $t$ .

O termo  $vt$  é o espaço percorrido pela onda no tempo  $t$  e com velocidade  $v$ . Essa velocidade de onda  $v$  é constante e pode ser positiva ou negativa dependendo do sentido de propagação da onda  $z = x \pm vt$ . Para encontrarmos tal solução, consideramos que a onda é progressiva e se propaga no sentido positivo do eixo, isto é,  $z = x - vt$ . Como  $x$  pode assumir qualquer valor real, temos que  $z$  varia de  $-\infty$  a  $+\infty$ .

Uma vez que a onda viajante mantém sua forma, então, o que acontece em uma posição e intervalo de tempo coincide com o que vai ocorrer em uma posição e intervalo de tempo posterior. Com isso, pode-se dizer que  $N_1, N_2, B_1$  e  $B_2$  é uma onda viajante sem alteração na sua frente de onda. A técnica analítica que geralmente é utilizada para obtenção dessas soluções consiste em transformar o sistema de EDPs em EDOs.

Para isso, precisamos reescrever (5.1), de modo a termos,

$$N_1(x, t) = N_1(z):$$

$$\begin{aligned}\frac{\partial N_1}{\partial t} &= \frac{dN_1(z)}{dz} \frac{\partial z(x, t)}{\partial t} = -vN_1' \\ \frac{\partial N_1}{\partial x} &= \frac{dN_1(z)}{dz} \frac{\partial z(x, t)}{\partial x} = N_1' \\ \frac{\partial^2 N_1}{\partial x^2} &= \frac{d^2 N_1(z)}{dz^2} = N_1''\end{aligned}\tag{5.2}$$

$$N_2(x, t) = N_2(z):$$

$$\begin{aligned}\frac{\partial N_2}{\partial t} &= \frac{dN_2(z)}{dz} \frac{\partial z(x, t)}{\partial t} = -vN_2' \\ \frac{\partial N_2}{\partial x} &= \frac{dN_2(z)}{dz} \frac{\partial z(x, t)}{\partial x} = N_2' \\ \frac{\partial^2 N_2}{\partial x^2} &= \frac{d^2 N_2(z)}{dz^2} = N_2''\end{aligned}\tag{5.3}$$

$$B_1(x, t) = B_1(z):$$

$$\begin{aligned}\frac{\partial B_1}{\partial t} &= \frac{dB_1(z)}{dz} \frac{\partial z(x, t)}{\partial t} = -vB_1' \\ \frac{\partial B_1}{\partial x} &= \frac{dB_1(z)}{dz} \frac{\partial z(x, t)}{\partial x} = B_1' \\ \frac{\partial^2 B_1}{\partial x^2} &= \frac{d^2 B_1(z)}{dz^2} = B_1''\end{aligned}\tag{5.4}$$

$$B_2(x, t) = B_2(z):$$

$$\begin{aligned}\frac{\partial B_2}{\partial t} &= \frac{dB_2(z)}{dz} \frac{\partial z(x, t)}{\partial t} = -vB_2' \\ \frac{\partial B_2}{\partial x} &= \frac{dB_2(z)}{dz} \frac{\partial z(x, t)}{\partial x} = B_2' \\ \frac{\partial^2 B_2}{\partial x^2} &= \frac{d^2 B_2(z)}{dz^2} = B_2''\end{aligned}\tag{5.5}$$

onde  $' = d/dz$  e  $'' = d^2/dz^2$ .

Ao substituir o conjunto de equações (5.2)-(5.5) no sistema (5.1) nós obtemos um conjunto de EDO's de 2ª ordem não-lineares que serão usadas para descrever a invasão de bactérias de uma cepa numa região ocupada pelas bactérias da outra cepa. Se fizermos um conjunto de mudanças de variáveis do tipo,

$$N_1' = W, \quad N_2' = Y, \quad B_1' = T \quad e \quad B_2' = Q$$

obtemos um novo conjunto de EDO's de 1ª ordem em função da variável  $z$ , conforme:

$$\begin{cases} L_1 = N'_1 = W \\ L_2 = W' = -vW - (1 - N_1 - \nu_1 N_2)N_1 + \mu_1 \Phi(y) N_1 \\ L_3 = N'_2 = Y \\ L_4 = Y' = \frac{1}{D_1} [-vY - (1 - N_2 - \nu_2 N_1)N_2 + \mu_2 \Phi(y') N_2] \\ L_5 = B'_1 = T \\ L_6 = T' = \frac{1}{D_2} [-vT - \beta_1 N_1 + \delta_1 B_1 + y'] \\ L_7 = B'_2 = Q \\ L_8 = Q' = \frac{1}{D_3} [-vQ - \beta_2 N_2 + \delta_2 B_2 + y] \end{cases} \quad (5.6)$$

Uma forma de estudar o problema é verificar meios de relacionar os pontos de equilíbrio obtidos de (5.6). Assim, vamos utilizar este sistema de equações para estudar a dispersão das populações e das toxinas a partir de uma onda viajante, mas não uma onda viajante arbitrária e sim, apenas aquelas cujos valores de contorno são aproximadamente constantes, e que conectam os dois estados estacionários em  $z \rightarrow \pm\infty$ , de modo a termos as soluções de equilíbrio constantes em  $\pm\infty$ .

Estas soluções são chamadas soluções de frente de onda <sup>1</sup> e quando os pontos de equilíbrio coincidem, a onda é chamada de pulso. Para isso, faremos análise de estabilidade linear do sistema dinâmico (5.6) para encontramos os pontos de equilíbrio, classificá-los quanto à estabilidade e obter a velocidade de propagação das ondas viajantes.

O sistema (5.6) possui 4 pontos de equilíbrio:

- Trivial:  $E_0 = (0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0)$
- Espécie 1 livre da espécie 2:  $E_1 = (1, 0, 0, 0, \frac{\beta_1}{\delta_1}, 0, 0, 0)$
- Espécie 2 livre da espécie 1:  $E_2 = (0, 0, 1, 0, 0, 0, \frac{\beta_2}{\delta_2}, 0)$
- Coexistência entre as espécies:  $E_3 = (N_1^*, 0, N_2^*, 0, B_1^*, 0, B_2^*, 0)$

sendo  $N_i^*$  e  $B_i^*$ , para  $i = 1, 2$ , constantes dependente dos parâmetros descritos no capítulo (3).

Além disso, vamos encontrar os possíveis valores de  $v$  correspondentes ao formato da frente de onda. Segundo Avila [76], a velocidade  $v$  de onda, frequentemente, atua como um “autovvalor”, o que significa que a solução onda viajante somente existirá para determinados valores de

<sup>1</sup>Em inglês wave front solutions.

$v$ , ou simplesmente, que teremos uma solução onda viajante a partir de um determinado valor mínimo para  $v$ .

O objetivo das subseções seguintes consiste em estudar o sistema (5.6) para soluções ondas viajantes ligando os pontos de equilíbrio que descrevem casos em que uma das espécies invade uma região ocupada pela outra espécie ( $E_1 \rightarrow E_2$ ) e vice-versa ( $E_2 \rightarrow E_1$ ). Queremos estudar as consequências da dispersão da população de uma cepa sobre a outra. Para isso, nossa análise consiste em encontrar o polinômio característico relativo a cada ponto de equilíbrio, que é solução da equação  $\det(J - \lambda I) = 0$ , sendo  $J$  a matriz Jacobiana avaliada nos pontos estacionários de partida para a onda ( $E_1$  e  $E_2$ ).

## 5.2 Invasão da espécie 1

Aqui estudaremos a invasão populacional das bactérias da espécie 1 em uma região ocupada pela espécie 2. Ao conectar os pontos de equilíbrio livre da espécie 2 ( $E_1$ ) com o livre da espécie 1 ( $E_2$ ), esperamos que o ponto  $E_1$  seja um ponto instável. A matriz Jacobiana,  $J$ , associada ao sistema (5.6) é organizada da forma:

$$J = \begin{pmatrix} \frac{\partial L_2}{\partial W} & \frac{\partial L_2}{\partial N_1} & \frac{\partial L_2}{\partial N_2} & \frac{\partial L_2}{\partial Y} & \frac{\partial L_2}{\partial B_1} & \frac{\partial L_2}{\partial T} & \frac{\partial L_2}{\partial B_2} & \frac{\partial L_2}{\partial Q} \\ \frac{\partial L_3}{\partial W} & \frac{\partial L_3}{\partial N_1} & \frac{\partial L_3}{\partial N_2} & \frac{\partial L_3}{\partial Y} & \frac{\partial L_3}{\partial B_1} & \frac{\partial L_3}{\partial T} & \frac{\partial L_3}{\partial B_2} & \frac{\partial L_3}{\partial Q} \\ \frac{\partial L_1}{\partial W} & \frac{\partial L_1}{\partial N_1} & \frac{\partial L_1}{\partial N_2} & \frac{\partial L_1}{\partial Y} & \frac{\partial L_1}{\partial B_1} & \frac{\partial L_1}{\partial T} & \frac{\partial L_1}{\partial B_2} & \frac{\partial L_1}{\partial Q} \\ \frac{\partial L_4}{\partial W} & \frac{\partial L_4}{\partial N_1} & \frac{\partial L_4}{\partial N_2} & \frac{\partial L_4}{\partial Y} & \frac{\partial L_4}{\partial B_1} & \frac{\partial L_4}{\partial T} & \frac{\partial L_4}{\partial B_2} & \frac{\partial L_4}{\partial Q} \\ \frac{\partial L_5}{\partial W} & \frac{\partial L_5}{\partial N_1} & \frac{\partial L_5}{\partial N_2} & \frac{\partial L_5}{\partial Y} & \frac{\partial L_5}{\partial B_1} & \frac{\partial L_5}{\partial T} & \frac{\partial L_5}{\partial B_2} & \frac{\partial L_5}{\partial Q} \\ \frac{\partial L_6}{\partial W} & \frac{\partial L_6}{\partial N_1} & \frac{\partial L_6}{\partial N_2} & \frac{\partial L_6}{\partial Y} & \frac{\partial L_6}{\partial B_1} & \frac{\partial L_6}{\partial T} & \frac{\partial L_6}{\partial B_2} & \frac{\partial L_6}{\partial Q} \\ \frac{\partial L_7}{\partial W} & \frac{\partial L_7}{\partial N_1} & \frac{\partial L_7}{\partial N_2} & \frac{\partial L_7}{\partial Y} & \frac{\partial L_7}{\partial B_1} & \frac{\partial L_7}{\partial T} & \frac{\partial L_7}{\partial B_2} & \frac{\partial L_7}{\partial Q} \\ \frac{\partial L_8}{\partial W} & \frac{\partial L_8}{\partial N_1} & \frac{\partial L_8}{\partial N_2} & \frac{\partial L_8}{\partial Y} & \frac{\partial L_8}{\partial B_1} & \frac{\partial L_8}{\partial T} & \frac{\partial L_8}{\partial B_2} & \frac{\partial L_8}{\partial Q} \end{pmatrix}$$

onde  $L_i$ , para  $i = 1, \dots, 8$  são funções dadas no sistema (5.6).

Além disso, para que  $E_1$  seja o ponto de partida da frente de onda viajante, consideraremos que a onda propaga de um extremo ao outro ao longo do eixo- $x$ . Esta dinâmica de propagação é matematicamente caracterizada por uma solução de ondas progressivas satisfazendo as condições de contorno,

$$\begin{aligned} E_1 &= (N_1(-\infty), W(-\infty), N_2(-\infty), Y(-\infty), B_1(-\infty), T(-\infty), B_2(-\infty), Q(-\infty)) \\ E_2 &= (N_1(\infty), W(\infty), N_2(\infty), Y(\infty), B_1(\infty), T(\infty), B_2(\infty), Q(\infty)). \end{aligned}$$

A matriz do sistema linearizado no ponto  $E_1$  é dada por:

$$J(E_1) = \begin{pmatrix} 0 & 0 & -r(1 - \nu_2) & -\frac{v}{D_1} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ -v & 1 & \nu_1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & -\frac{\beta_1}{D_2} & \frac{\gamma_2 \beta_1}{\delta_1 D_2} & 0 & \frac{\delta_1}{D_2} & -\frac{v}{D_2} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & -\frac{\beta_2}{D_3} & 0 & 0 & 0 & \frac{\delta_2 + \gamma_1}{D_3} & -\frac{v}{D_3} \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \end{pmatrix}.$$

Os autovalores desta matriz são as raízes do polinômio:

$$G_1(\lambda) = (1 - \lambda)^3 \left( \frac{\delta_1}{D_2} - \lambda \right) \left( \frac{\delta_2 + \gamma_1}{D_3} - \lambda \right) P_1(\lambda) \quad (5.7)$$

sendo  $\lambda_1 = 1$  (multiplicidade 3),  $\lambda_2 = \frac{\delta_1}{D_2}$  e  $\lambda_3 = \frac{\delta_2 + \gamma_1}{D_3}$  condições que garantem a instabilidade do ponto  $E_1$  e  $P_1 = P_1(\lambda)$  assume a seguinte forma:

$$P_1(\lambda) = -\lambda^3 + \nu_1 \lambda^2 + r v (1 - \nu_2) \lambda - r (1 - \nu_2). \quad (5.8)$$

A velocidade de propagação da onda viajante será calculada ao avaliarmos o ponto de máximo ou mínimo local em  $P_1 = P_1(\lambda)$  e resolvermos  $P_1(\lambda) = 0$ . Então, analisando  $P_1(\lambda)$ , verificamos que

$$\lim_{\lambda \rightarrow \pm\infty} -\lambda^3 + \nu_1 \lambda^2 + r v (1 - \nu_2) \lambda - r (1 - \nu_2) = \mp\infty. \quad (5.9)$$

Da (5.8), para  $\lambda = 0$ , obtemos o termo independente de  $P_1(\lambda)$ ,

$$P_1(\lambda = 0) = -r(1 - \nu_2)$$

que é positivo se  $\nu_2 > 1$  e negativo se  $\nu_2 < 1$ .

O polinômio  $P_1 = P_1(\lambda)$  é uma equação de 3ª ordem e, então, temos algumas possibilidades para esta equação: podemos ter 3 raízes reais distintas; duas raízes reais iguais ou duas raízes complexas. Para termos resultados biologicamente viáveis, é necessário que  $P_1 = P_1(\lambda)$  assumam raízes reais. Se, por ventura, as raízes de  $P_1 = P_1(\lambda)$  forem complexas, as soluções no espaço de fases admissível assumiria órbitas oscilatórias, de modo que poderiam rotacionar pelo menos um dos eixos relativos às variáveis. Isto implicaria em ter densidades populacionais assumindo valores negativos, o que é incoerente do ponto de vista biológico.

Com o intuito de eliminar possíveis soluções oscilatórias, vamos utilizar somente raízes re-

ais para  $P_1 = P_1(\lambda)$ . O valor de  $v$  está vinculado à obtenção de tais raízes, de modo que o menor valor possível para  $v$  será obtido quando tivermos duas raízes reais distintas. Assim, devemos avaliar entre as raízes de (5.10), àquela que corresponde a um ponto de mínimo local para  $P_1(\lambda)$  com o intuito de obtermos a velocidade mínima de propagação de ondas viajantes.

$$\frac{dP_1}{d\lambda} = -3\lambda^2 + 2\nu_1\lambda + rv(1-\nu_2) = 0 \quad (5.10)$$

que nos leva à duas raízes:

$$\begin{aligned} \lambda_+ &= \frac{1}{3} \left[ \nu_1 + \sqrt{\nu_1^2 + 3rv(1-\nu_2)} \right] \\ \lambda_- &= \frac{1}{3} \left[ \nu_1 - \sqrt{\nu_1^2 + 3rv(1-\nu_2)} \right] \end{aligned} \quad (5.11)$$

sendo  $\lambda_-$  o ponto de mínimo local e  $\lambda_+$  o ponto de máximo local, pois

$$\begin{aligned} \frac{d^2P_1(\lambda_+)}{d\lambda^2} &= -\sqrt{\nu_1^2 + 3rv(1-\nu_2)} < 0 \\ \frac{d^2P_1(\lambda_-)}{d\lambda^2} &= \sqrt{\nu_1^2 + 3rv(1-\nu_2)} > 0. \end{aligned}$$

Vamos aplicar  $\lambda_-$  em  $P_1 = P_1(\lambda)$ ,

$$\begin{aligned} P_1(\lambda_-) &= - \left\{ \frac{1}{3} \left[ \nu_1 - \sqrt{\nu_1^2 + 3rv(1-\nu_2)} \right] \right\}^3 + \nu_1 \left\{ \frac{1}{3} \left[ \nu_1 - \sqrt{\nu_1^2 + 3rv(1-\nu_2)} \right] \right\}^2 + \\ &\quad + rv(1-\nu_2) \left\{ \frac{1}{3} \left[ \nu_1 - \sqrt{\nu_1^2 + 3rv(1-\nu_2)} \right] \right\} - r(1-\nu_2). \end{aligned}$$

Nós agora vamos impor que  $P_1(\lambda_-) = 0$ , a fim de obter os valores reais positivos para as raízes. Então, a partir da figura (5.1), podemos ver que há uma raiz positiva dupla, quando  $v = v_{min}$ . Para  $v < v_{min}$  existem duas raízes complexas para soluções, e para  $v > v_{min}$  temos três raízes reais positivas distintas. Portanto, a equação  $P_1(\lambda_-) = 0$  permite-nos calcular  $v_{min}$  como uma função dos parâmetros. A velocidade de propagação da onda obtida para os parâmetros adimensionais correspondentes aos descritos na legenda da figura (5.1) foi  $v_{min} \cong 18,2921$ .

Os gráficos (a) e (b) da figura (5.2) mostram uma dependência monotona crescente da velocidade da frente de onda em função do coeficiente de competição  $\nu_1$ . Em (a) foi mantido fixo o valor do coeficiente de competição  $\nu_2 = 1,5$  e em (b) foi utilizado  $r = 0,01$ , também fixo. Em ambos os casos a frente de onda é acelerada e tende a manter o mesmo sentido de propagação, saturando para grandes valores de  $\nu_1$ . Em relação à frenagem, a velocidade de onda varia mais

rapidamente para menores valores de  $\nu_1$  e uma redução significativa da velocidade é alcançada para  $\nu_1 \approx 0,05$ . Do ponto de vista prático, uma vez que  $\nu_1$  representa pressão competitiva, para valores menores de  $\nu_1$  a velocidade da onda ainda continua a ser demasiado elevada ( $\approx 20$  em a) e ( $\approx 10$  em b), o que tende a garantir uma invasão e não recuo da população invasora.

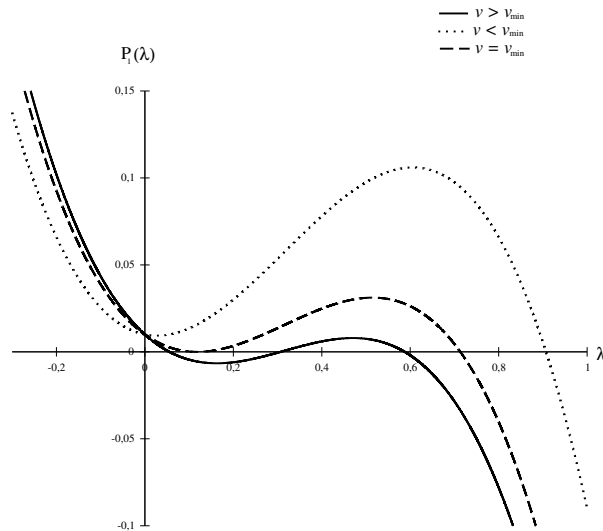


Figura 5.1: Equação polinomial  $P_1(\lambda)$  obtida a partir da equação (5.8) para os quais foi utilizado  $\nu_1 = 0,95$ ,  $\nu_2 = 2$  e  $r = 0,01$  para 3 diferentes valores de  $v$ :  $v = v_{min} = 18,2921$ ,  $v > v_{min} = 23$  e  $v < v_{min} = 5$ .

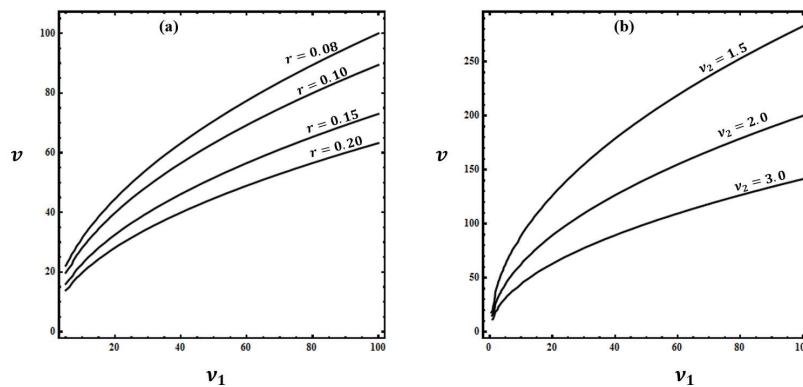


Figura 5.2: Variação da velocidade de onda  $v$  em função da taxa de competição  $\nu_1$ . (a)  $\nu_2 = 1,5$  mantido fixo para os quatro valores distintos de  $r$ . (b)  $r = 0,01$  mantido fixo para três valores de  $\nu_2$ .

Por meio dos gráficos (a) e (b) da figura (5.3) é possível verificar que  $v$  diminui assintoticamente com o aumento de  $\nu_2$ , quando analisamos duas situações distintas: mantendo-se fixo  $r$  e analisando três valores diferentes para  $\nu_1$  e vice versa. Nesse sentido, o aumento da pressão competitiva estabelecida por  $\nu_2$  provoca frenagem na invasão. Especificamente, a velocidade

de onda é menor para maiores valores de  $r$  ou para menores valores de  $\nu_1$ . No entanto, para valores pequeno de  $\nu_2 \sim 1$ , o gráfico (a) possui um máximo com a velocidade variando desde  $v \sim 0$  à  $v \sim 37,5$ . Para grande valores de  $\nu_2$ ,  $v$  tende a valores constantes. Isto indica que à medida que  $\nu_2$  aumenta a velocidade da onda é menos sensível às alterações do parâmetro de competição.

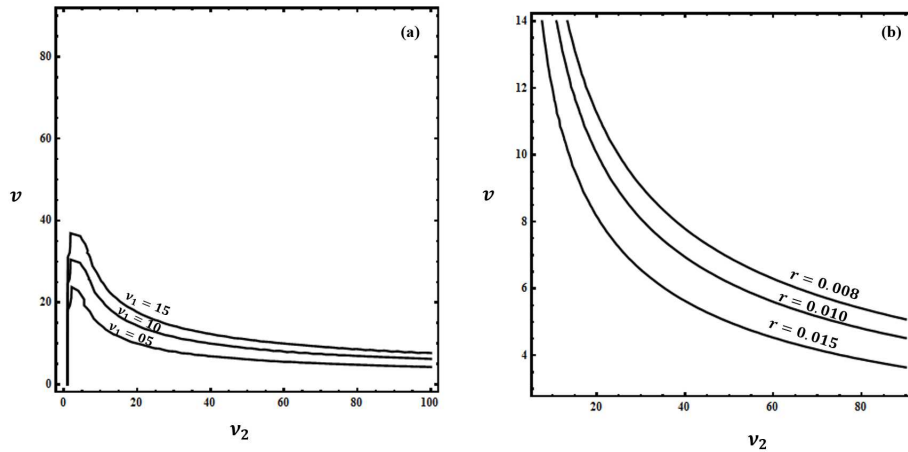


Figura 5.3: Decrescimento da velocidade de onda  $v$  em função da taxa de reprodução  $\nu_2$ . (a)  $r = 0,01$  foi mantido fixo para os quatro valores distintos de  $\nu_1$ . (b)  $\nu_1 = 5$  fixo para três valores de  $r$ .

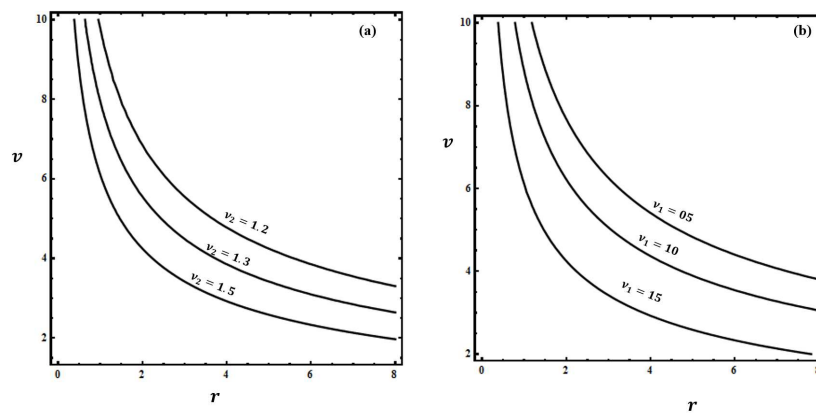


Figura 5.4: Redução da velocidade de onda  $v$  em função da taxa de reprodução  $r$ . (a)  $\nu_1 = 5$  fixo e (b) também fixo  $\nu_2 = 1, 5$ .

A partir dos gráficos (a) e (b) da figura (5.4) vemos que a maior variação da velocidade de frente de onda é observada para baixos valores de  $r$ . O padrão de redução de velocidade é semelhante em ambos os casos, embora tal redução seja mais significativa para valores menores dos parâmetros  $\nu_2$  e  $\nu_1$ . A frenagem da frente de onda está associada ao aumento populacional

da espécie nativa. Este resultado pode ser utilizado para determinar os valores ideais para as taxas de competição com o intuito de controlar a propagação da onda viajante na medida que a população nativa varia numericamente.

### 5.3 Invasão da espécie 2

Agora buscamos soluções de ondas viajantes para o caso em que a população de bactérias alelopáticas da cepa 2 invade uma região ocupada pela cepa 1. Para que solução onda viajante exista, é necessário que  $E_2$  seja instável ou ponto sela e satisfaça as condições de contorno:

$$\begin{aligned} E_2 &= (N_1(-\infty), W(-\infty), N_2(-\infty), Y(-\infty), B_1(-\infty), T(-\infty), B_2(-\infty), Q(-\infty)) \\ E_1 &= (N_1(\infty), W(\infty), N_2(\infty), Y(\infty), B_1(\infty), T(\infty), B_2(\infty), Q(\infty)). \end{aligned}$$

Analisamos a estabilidade do sistema associado nos pontos críticos para determinarmos as condições de existência de onda viajante. Consideramos a seguinte matriz Jacobiana do sistema:

$$J = \begin{pmatrix} \frac{\partial L_1}{\partial W} & \frac{\partial L_1}{\partial N_1} & \frac{\partial L_1}{\partial N_2} & \frac{\partial L_1}{\partial Y} & \frac{\partial L_1}{\partial B_1} & \frac{\partial L_1}{\partial T} & \frac{\partial L_1}{\partial B_2} & \frac{\partial L_1}{\partial Q} \\ \frac{\partial L_2}{\partial W} & \frac{\partial L_2}{\partial N_1} & \frac{\partial L_2}{\partial N_2} & \frac{\partial L_2}{\partial Y} & \frac{\partial L_2}{\partial B_1} & \frac{\partial L_2}{\partial T} & \frac{\partial L_2}{\partial B_2} & \frac{\partial L_2}{\partial Q} \\ \frac{\partial L_3}{\partial W} & \frac{\partial L_3}{\partial N_1} & \frac{\partial L_3}{\partial N_2} & \frac{\partial L_3}{\partial Y} & \frac{\partial L_3}{\partial B_1} & \frac{\partial L_3}{\partial T} & \frac{\partial L_3}{\partial B_2} & \frac{\partial L_3}{\partial Q} \\ \frac{\partial L_4}{\partial W} & \frac{\partial L_4}{\partial N_1} & \frac{\partial L_4}{\partial N_2} & \frac{\partial L_4}{\partial Y} & \frac{\partial L_4}{\partial B_1} & \frac{\partial L_4}{\partial T} & \frac{\partial L_4}{\partial B_2} & \frac{\partial L_4}{\partial Q} \\ \frac{\partial L_5}{\partial W} & \frac{\partial L_5}{\partial N_1} & \frac{\partial L_5}{\partial N_2} & \frac{\partial L_5}{\partial Y} & \frac{\partial L_5}{\partial B_1} & \frac{\partial L_5}{\partial T} & \frac{\partial L_5}{\partial B_2} & \frac{\partial L_5}{\partial Q} \\ \frac{\partial L_6}{\partial W} & \frac{\partial L_6}{\partial N_1} & \frac{\partial L_6}{\partial N_2} & \frac{\partial L_6}{\partial Y} & \frac{\partial L_6}{\partial B_1} & \frac{\partial L_6}{\partial T} & \frac{\partial L_6}{\partial B_2} & \frac{\partial L_6}{\partial Q} \\ \frac{\partial L_7}{\partial W} & \frac{\partial L_7}{\partial N_1} & \frac{\partial L_7}{\partial N_2} & \frac{\partial L_7}{\partial Y} & \frac{\partial L_7}{\partial B_1} & \frac{\partial L_7}{\partial T} & \frac{\partial L_7}{\partial B_2} & \frac{\partial L_7}{\partial Q} \\ \frac{\partial L_8}{\partial W} & \frac{\partial L_8}{\partial N_1} & \frac{\partial L_8}{\partial N_2} & \frac{\partial L_8}{\partial Y} & \frac{\partial L_8}{\partial B_1} & \frac{\partial L_8}{\partial T} & \frac{\partial L_8}{\partial B_2} & \frac{\partial L_8}{\partial Q} \end{pmatrix} \quad (5.12)$$

onde  $L_i$ , para  $i = 1, \dots, 8$  são as funções dadas no sistema (5.6).

Procuramos as soluções que ligam os pontos estacionários  $E_2$  e  $E_1$ . Os autovalores associados à matriz (5.12) avaliada no ponto  $E_2$  são:

$$\lambda_1 = 1, \lambda_3 = \frac{\delta_2}{D_3}, \lambda_2 = \frac{\delta_1 + \gamma_2}{D_2}$$

sendo que  $\lambda_1 = 1$  possui multiplicidade 3 e os outros três autovalores são as raízes do polinômio

$$P_2(\lambda) = \lambda^3 + (r - v)\lambda^2 + (vr + \nu_1 - 1)\lambda + r(1 - \nu_1). \quad (5.13)$$

Ao avaliar a equação polinomial (5.13) em  $\lambda = 0$ ,

$$P_2(\lambda = 0) = r(1 - \nu_1)$$

que é positivo se  $\nu_1 < 1$  e negativo se  $\nu_1 > 1$ . Nos limites assintóticos da equação (5.13) obtemos

$$\lim_{\lambda \rightarrow \pm\infty} -\lambda^3 + (r - v)\lambda^2 + (rv + \nu_1 - 1)\lambda - r(1 - \nu_1) = \mp\infty. \quad (5.14)$$

Este polinômio tem valores máximo e mínimo em

$$\lambda_+ = \frac{1}{3} \left[ r - v + \sqrt{(r - v)^2 + 3(rv + \nu_1 - 1)} \right] > 0$$

$$\lambda_- = \frac{1}{3} \left[ r - v - \sqrt{(r - v)^2 + 3(rv + \nu_1 - 1)} \right] < 0.$$

Vamos avaliar o polinômio (5.13) com o intuito de obter  $v_{min}$  para este caso. De (5.15) estamos interessados apenas no ponto de mínimo local  $\lambda_-$ . Como visto anteriormente, para termos resultados biologicamente aceitáveis, precisamos que  $P_2(\lambda)$  tenha raízes reais negativas em  $\lambda_-$ . A velocidade  $v$  da frente de onda viajante está relacionada com a obtenção de tais raízes reais, de modo que,  $v = v_{min} = 1,42421$  quando  $\lambda_-$  for uma raiz real dupla para os valores dos parâmetros presentes na figura (5.5).

$$P_2(\lambda_-) = -\lambda_-^3 + (r - v)\lambda_-^2 + (rv + \nu_1 - 1)\lambda_- + r(1 - \nu_1) = 0. \quad (5.15)$$

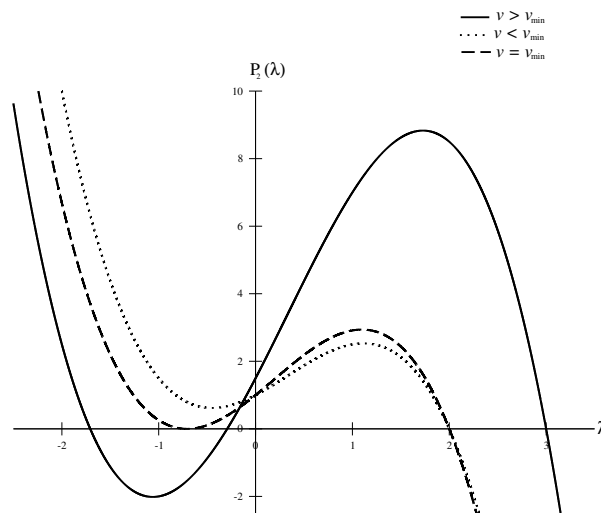


Figura 5.5: Equação polinomial  $P_2(\lambda)$  obtida a partir da equação (5.13) mantendo-se fixo  $\nu_1 = 0,5$ , para 3 casos. A curva tracejada foi traçada para os parâmetros  $v = v_{min} = 1,41421$  e  $r = 2$ . Para a curva pontilhada os valores dos parâmetros são  $v < v_{min} = 1$  e  $r = 1$ . Por fim, para a curva cheia adotamos os valores  $v > v_{min} = 2$  e  $r = 3$ .

A figura (5.6-a) descreve o comportamento da velocidade de frente da onda  $v$  quando  $r$  varia. Testamos quatro valores diferentes de  $\nu_1$ , sendo que, para cada um deles obtivemos um valor constante para a velocidade de frente da onda. O gráfico (5.6- b) descreve o comportamento de  $v$  em função do coeficiente de competição  $\nu_1$  quando atribuímos três valores diferentes para  $r$ . As curvas sobrepuseram-se, indicando que, ao avaliarmos  $\lambda_-$  na equação (5.13), a velocidade  $v$  independe de  $r$ . Esse resultado nos mostra que a velocidade da frente é reduzida até atingir o valor crítico  $\nu_1 \sim 1$ , em que ela é nula. Isto se dá pois ambas frentes se movimentam à mesma velocidade, assim como em [77].

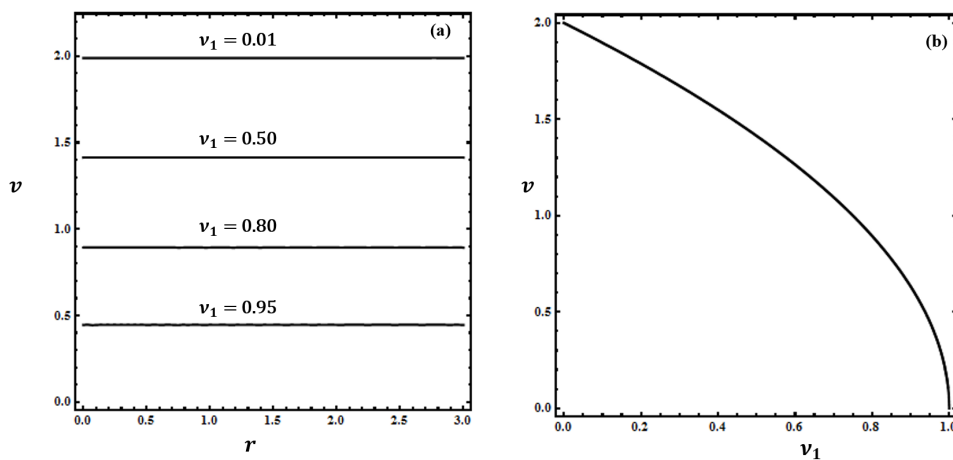


Figura 5.6: Variação da velocidade de onda  $v$  em função da taxa de competição  $\nu_1$ . (a) Foi mantido fixo  $\nu_2 = 1, 5$  para os quatro valores distintos de  $r$ . (b) Mantendo-se fixo  $r = 0, 01$ , foram testados três valores para  $\nu_2$ .

## 5.4 Solução espaço-temporal do sistema não-homogêneo

Nesta seção apresentamos resultados das integrações numéricas do sistema adimensional (5.1). Nós assumimos valores constantes, arbitrários e fixos para os coeficientes de difusão  $D_1 = 0, 5$ ,  $D_2 = 0, 2$  e  $D_3 = 0, 2$  (unidade de comprimento ao quadrado por tempo) em todos os casos analisados. Essas escolhas foram consideradas levando em conta que os coeficientes de difusão não produzem efeitos sobre as velocidades de onda, como vimos nas seções (5.2) e (5.3). Assumimos também que as condições iniciais para as variáveis do sistema (5.1) são constantes, conforme:

$$N_1(x, 0) = N_1^0, \quad N_2(x, 0) = N_2^0, \quad B_1(x, 0) = B_1^0, \quad B_2(x, 0) = B_2^0. \quad (5.16)$$

Em relação às condições de contorno, nós aplicamos as condições de Neumann, conforme:

$$\frac{\partial N_1(x, t)}{\partial x} \Big|_{x=0, L} = \frac{\partial N_2(x, t)}{\partial x} \Big|_{x=0, L} = \frac{\partial B_1(x, t)}{\partial x} \Big|_{x=0, L} = \frac{\partial B_2(x, t)}{\partial x} \Big|_{x=0, L} = 0. \quad (5.17)$$

Fizemos uma análise de parâmetros com base nas discussões feitas nas seções (5.2) e (5.3) com o intuito de obter os cenário que garantem vantagem de uma espécie sobre a outra. As soluções foram obtidas a partir do sistema (5.1) sujeita às condições de contorno (5.17) para os parâmetros da tabela (5.1). Inicialmente, fixamos o parâmetro  $r$  e testamos três valores distintos para  $\nu_1$  e  $\nu_2$  presentes na segunda coluna da tabela (5.2) para obter as fronteiras no espaço de parâmetros entre as regiões em que as espécies 1 e 2 vencem.

Parâmetro	valor
$\beta_1$	0, 2
$\beta_2$	0, 1
$\gamma_1$	2
$\gamma_2$	1, 2
$\delta_1$	0, 01
$\delta_2$	0, 05
$c_1$	0, 5
$c_2$	0, 6
$\mu_1$	0, 4
$\mu_2$	0, 2

Tabela 5.1: Os valores dos parâmetros adimensionais utilizados para investigar as invasões. Eles são arbitrários e possuem unidade de  $1/tempo$ .

Parâmetro fixo	Parâmetro variável	Vitória da espécie 1	Vitória da espécie 2
$r = 0.01$	$\nu_2 = 1.5$	$0.4 \lesssim \nu_1 \lesssim 1, 2$	$1.3 \lesssim \nu_1 \lesssim 3, 2$
	$\nu_2 = 2$	$0.5 \lesssim \nu_1 \lesssim 1, 6$	$1.7 \lesssim \nu_1 \lesssim 4, 1$
	$\nu_2 = 3$	$1.3 \lesssim \nu_1 \lesssim 2, 6$	$2.7 \lesssim \nu_1 \lesssim 5, 8$
	$\nu_1 = 5$	$5.3 \lesssim \nu_2 \lesssim 9, 2$	$2.3 \lesssim \nu_2 \lesssim 5, 4$
	$\nu_1 = 10$	$11 \lesssim \nu_2 \lesssim 18$	$5.4 \lesssim \nu_2 \lesssim 9$
	$\nu_1 = 15$	$21 \lesssim \nu_2 \lesssim 27$	$8 \lesssim \nu_2 \lesssim 16$

Tabela 5.2: Resultados das integrações numéricas com os intervalos para parâmetros de competição em que uma das espécies sai vencedora.

Testamos uma outra situação mantendo  $\nu_1 = 5$  fixo e variando  $r$  para três valores distintos: 0, 008, 0, 01 e 0, 015. Identificamos em todos os três casos analisados que para  $\nu_2 > 5, 4$  a espécie 1 sobrevive e a 2 é extinta, enquanto que para  $\nu_2 \leq 5, 4$  a espécie 2 leva vantagem sobre a espécie 1. As velocidades de propagação das frentes de onda para a fronteira de sobrevivência de cada espécie ( $\nu_2 = 5, 4$  e  $\nu_2 = 5, 5$ ) foram obtidas e estão reunidas na tabela (5.3).

Também verificamos a solução do sistema (5.1) ao adotarmos  $r = 0, 08, 0, 1$  e  $0, 15$ ,

Parâmetro fixo	Parâmetro variável	Parâmetros de Fronteira	Velocidades
$\nu_1 = 5$	$r = 0,008$	$\nu_2 = 5,4$	$v_{min} = 23,6331$
	$r = 0,008$	$\nu_2 = 5,5$	$v_{min} = 23,3667$
	$r = 0,01$	$\nu_2 = 5,4$	$v_{min} = 21,1162$
	$r = 0,01$	$\nu_2 = 5,5$	$v_{min} = 20,8779$
	$r = 0,015$	$\nu_2 = 5,4$	$v_{min} = 17,2029$
	$r = 0,015$	$\nu_2 = 5,5$	$v_{min} = 17,0084$

Tabela 5.3: Resultados das velocidades mínimas das frentes de ondas para as regiões de fronteira do parâmetro  $\nu_2$ .

mantendo-se  $\nu_2 = 1,5$  e utilizando os parâmetros da tabela (5.1). Em todos estes casos, a invasão será bem sucedida se  $0,3 \leq \nu_1 < 1,2$ , enquanto que se  $1,2 \leq \nu_1 < 3,3$  a espécie nativa prevalece sobre a invasora. Para estes casos, a maior velocidade de onda obtida ao avaliar os parâmetros de fronteira foi  $v_{min} = 9,9246$  associada à  $r = 0,08$  e  $\nu_1 = 1,2$ . Além disso, observamos que diferentes valores para o parâmetro  $r$  não alteram as configurações que garantem sucesso ou derrota da população invasora.

Por fim, foi verificado o predomínio da população da espécie 2 quando realizamos integração numérica do sistema (5.1) para os valores da tabela (5.1),  $\nu_1 = 5$  e  $\nu_2 = 1,2, 1,3$  e  $1,4$ . De igual maneira, quando mantivermos  $\nu_2 = 1,5$  e variarmos  $\nu_1 = 5, 10$  ou  $15$ , nestas condições, a invasão da espécie 1 fracassará sempre.

Os gráficos da figura (5.7) e (5.8) são soluções espaço-temporais do sistema (5.1) com  $r = 0,01$  e  $\nu_2 = 2$  na fronteira para o parâmetro  $\nu_1$ . Os gráficos da figura (5.7) mostram a progressão das bactérias da espécie 1 e a eliminação das bactérias da espécie 2 quando utilizamos  $\nu_1 = 1,6$ .

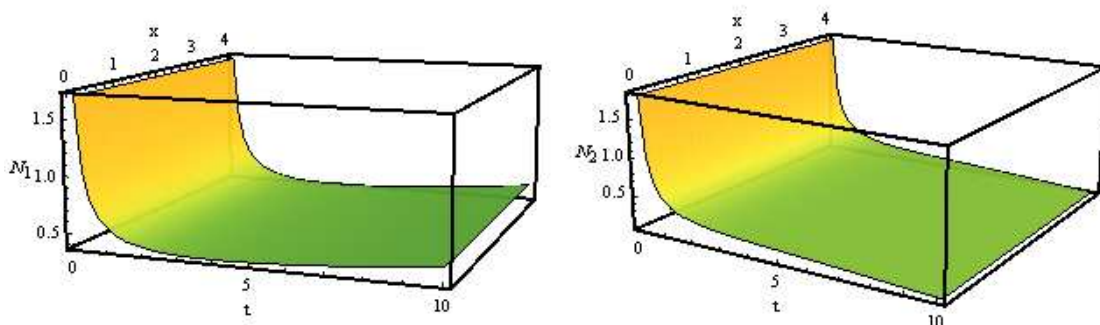


Figura 5.7: Solução do sistema (5.1) que descreve invasão mal sucedida da espécie 1 sobre a espécie 2. Utilizamos os parâmetros  $\nu_1 = 1,6$ ,  $\nu_2 = 2$  e  $r = 0,01$  juntamente com os valores da tabela (5.1). Este sistema tende ao ponto de equilíbrio  $P_2$ .

Na figura (5.8) utilizamos  $r = 0,01$  e  $\nu_2 = 2$  e  $\nu_1 = 1,7$ . Os gráficos mostram claramente a eliminação das bactérias da espécie 1 (invasora). O avanço da frente de onda das bactérias da

espécie 1 é frustrado levando-as à morte quando elas entram num local onde a espécie 2 está bem estabelecida. Em cada caso, as frentes de onda viajam com velocidades  $v = 24,638$  e  $v = 25,4593$ , referente aos gráficos (5.7) e (5.8), respectivamente. Estes resultados concordam com àqueles obtidos a partir dos gráficos (5.6) estudados a partir do polinômio (5.8).

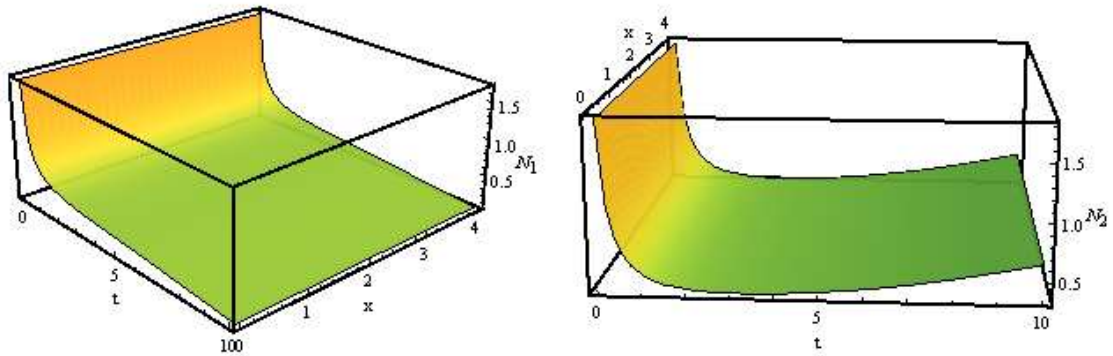


Figura 5.8: Avanços das populações obtidas a partir do sistema de EDP (5.1) para os parâmetros listados na tabela (5.1). Ao assumir  $\nu_1 = 1,7$ ,  $\nu_2 = 2$  e  $r = 0,01$  é possível verificar que a invasão não é bem sucedida.

A figura (5.9) mostra o resultado da invasão das bactérias da espécie 1 numa região anteriormente ocupada pela espécie 2. Nós consideramos os parâmetros da tabela (5.1) e utilizamos  $\nu_1 = 1$ ,  $r = 0,01$  e  $\nu_2 = 1,5$ ; para estes valores de parâmetros o valor limiar de travagem para a velocidade da frente de onda é  $v = 0$ . Para os valores de parâmetros que resultam na velocidade  $v \sim 0$ , a solução do modelo desenvolve em uma onda viajante que leva à extinção das duas populações. Este resultado é consistente com o resultado da velocidade da onda calculada a partir do polinômio (5.13) e pode ser comprovado a partir da interpretação gráfica da figura (5.5).

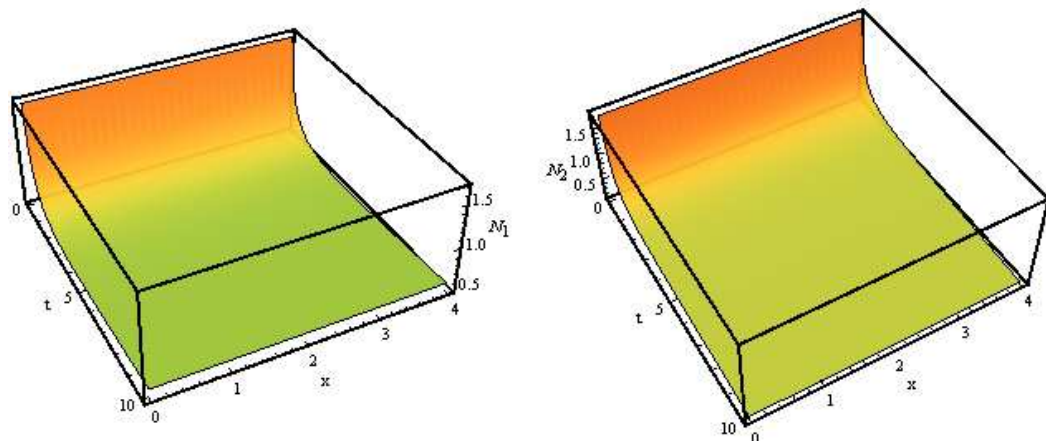


Figura 5.9: Gráficos das populações  $N_1$  e  $N_2$  que terminam em extinção das duas espécies.

## 5.5 Dinâmica espacial a partir de focos inicialmente localizados

O problema da difusão bidimensional referente ao modelo descrito pelo sistema (3.6) foi solucionado a partir da integração numérica considerando uma malha quadrada de tamanho 200x200. Assumiu-se as condições de fronteiras de Dirichlet, isto é, as densidades de bactérias 1 e 2 e as microcinas que por elas são produzidas são nulas nas extremidades do reticulado, conforme:

$$\begin{aligned} N_1(0, y, t) &= N_1(x, 0, t) = N_1(200, y, t) = N_1(x, 200, t) = 0 \\ N_2(0, y, t) &= N_2(x, 0, t) = N_2(200, y, t) = N_2(x, 200, t) = 0 \\ B_1(0, y, t) &= B_1(x, 0, t) = B_1(200, y, t) = B_1(x, 200, t) = 0 \\ B_2(0, y, t) &= B_2(x, 0, t) = B_2(200, y, t) = B_2(x, 200, t) = 0. \end{aligned}$$

As simulações desta seção foram realizadas utilizando os parâmetros da tabela (5.4) e os demais parâmetros que descrevem competição ( $\nu_i$ ) e alelopatia ( $c_i$  e  $\mu_i$ , para  $i = 1, 2$ ) estão nas legendas das figuras. Todos os parâmetros adotados são arbitrários. As condições iniciais para as densidades de microcina foram assumidas de forma que ocupassem as mesmas regiões que as respectivas populações de bactérias. Os valores assumidos foram de  $0,001 \frac{\beta_i}{\delta_i}$  ( $i = 1, 2$ ) para as concentrações de microcina referente às figuras (5.10 e 5.11); para os demais casos utilizamos  $\frac{\beta_i}{\delta_i}$  ( $i = 1, 2$ ). Assumimos razão ( $\frac{\beta}{\delta}$ ) como o valor de saturação para a concentração de microcina, assim como em [60].

Inicialmente testamos o efeito da difusão populacional na ausência de microcinas ( $y, y \leq 1$ ) e, portanto, consideramos somente a competição clássica. Os resultados apresentados pelos gráficos (5.10) e (5.11) ilustram a evolução no tempo e no espaço das populações  $N_1$  e  $N_2$  que produzem duas configurações distintas: extinção da espécie 1 e extinção da espécie 2. Os gráficos descrevem uma condição em que a população de bactérias da espécie 2 ocupa completamente a capacidade de suporte, exceto dentro de um paralelepípedo de base quadrangular (100x100) no centro da rede, que é ocupada pela espécie 1.

O cenário descrito pelos gráficos (a-d) da figura (5.10) mostra que para as taxas de competição ( $\nu_1$  e  $\nu_2$ ) presente na legenda da respectiva figura, a espécie 2 se espalha como uma onda em expansão que se propaga com velocidade constante em todas as direções, levando à redução da espécie 1 e extinguindo-a após um tempo de simulação  $t = 200$ .

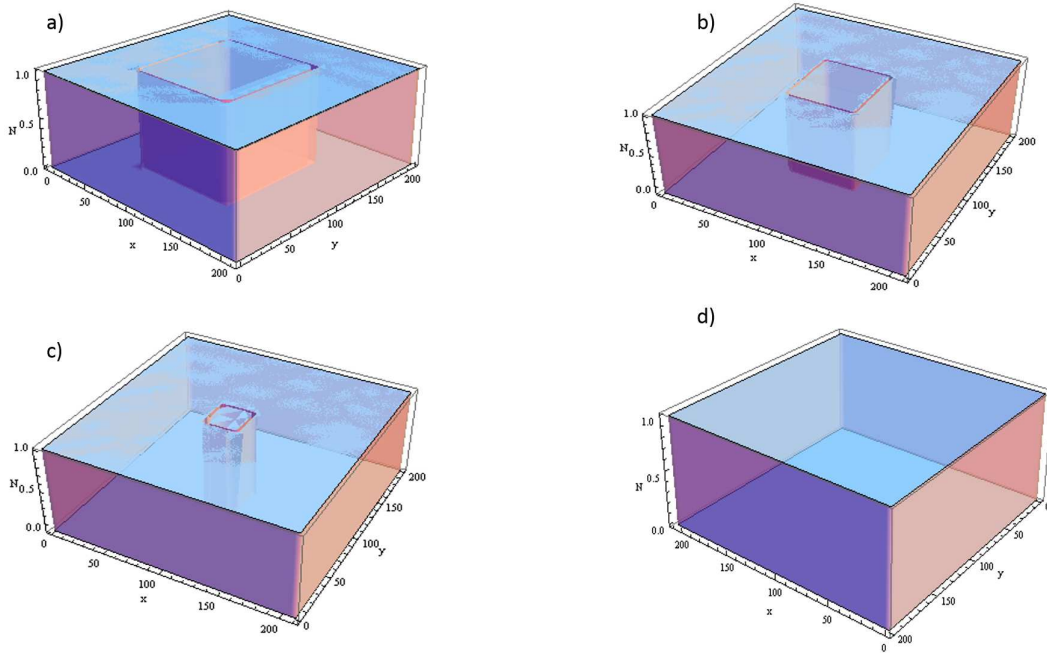


Figura 5.10: Evolução das densidades de bactérias competidoras  $N_1$  e  $N_2$  obtidas a partir do sistema (3.6) para os parâmetros presente na tabela (5.4), desconsiderando o efeito da microcina ( $y, y' \leq 1$ ) e assumindo  $\nu_1 = 1.5$  e  $\nu_2 = 2$ . A condição inicial neste caso foi fixada de forma que a espécie  $N_1$  é representada pelo paralelepípedo de dimensão 100x100x1 centrada em  $x = 100$  e  $y = 100$  e a espécie  $N_2$  ocupa o espaço restante. Os gráficos (a), (b), (c) e (d), representam respectivamente,  $t = 0, t = 50, t = 150, t = 200$ .

Parâmetro	valor
$r$	1,5
$\beta_1$	0,5
$\beta_2$	0,3
$\gamma_1$	1,5
$\gamma_2$	1,3
$\delta_1$	0,5
$\delta_2$	0,05
$D_1$	0,5
$D_2$	0,6
$D_3$	1,4
$D_3$	1,6

Tabela 5.4: Os valores dos parâmetros adimensionais utilizados para investigar as invasões. Todos os parâmetros possuem unidade de  $1/\text{tempo}$  com excessão da difusividade, que possui unidade  $\text{comprimento}^2/\text{tempo}$ .

A figura (5.11) mostra uma condição inicial correspondente a um único foco da espécie 1 lo-

calizado no centro da rede. Os gráficos (a-d) exibem a dinâmica espaço-temporal das populações  $N_1$  e  $N_2$  e as frente de expansão da espécie 1 sobre a espécie 2, que após um tempo de simulação ( $t = 280$ ) leva a espécie 2 à extinção, caso em que a espécie 1 substitui completamente a espécie 2.

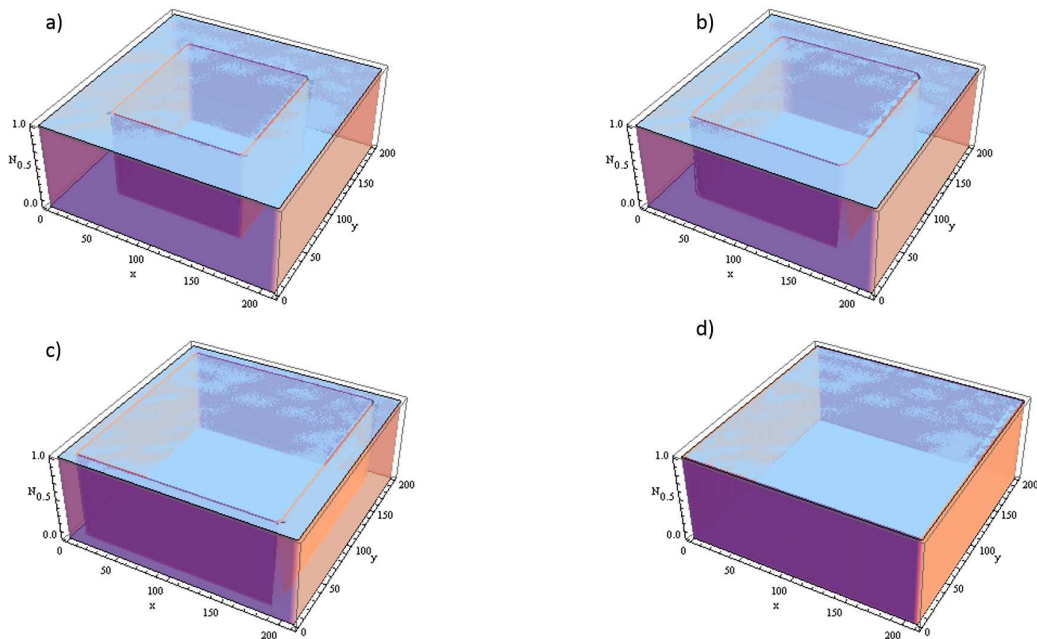


Figura 5.11: Processo de avanço da espécie 1 sobre a espécie 2 a partir de um único foco. A dispersão populacional inicia a partir de um paralelepípedo de dimensão  $100 \times 100 \times 1$  centrada em  $x = 100$  e  $y = 100$ . Novamente desconsideramos o efeito alelopático e assumimos que  $\nu_1 = 0.89$ ,  $\nu_2 = 0.93$  e os parâmetros da tabela (5.4). Os gráficos (a), (b), (c) e (d) representam os respectivos tempos,  $t = 0$ ,  $t = 100$ ,  $t = 190$  e  $t = 280$ .

Em seguida, foram observadas as dinâmicas sucessivas de ondas de invasões considerando os efeitos das microcinas em diferentes intensidades para diferentes condições iniciais, como pode ser observado pelos gráficos (5.12-5.15). Foram testados o efeito dos parâmetros que descrevem a alelopátia ( $\mu$  e  $c$ ) quando consideramos os coeficientes de competição ( $\nu$ ) que garantem coexistência. Assim, foram testadas diferentes variações do modelo, como por exemplo, o sorteio aleatório do número de cepas e de suas localizações para uma espécie em uma região completamente ocupada por outra espécie. Foram observadas duas configurações finais, a saber: dominância de uma das espécies e coexistência.

Os gráficos das figuras (5.12) e (5.13) retratam o caso em que a espécie 1 avança em direção à espécie 2. Inicialmente, a densidade populacional da cepa 2 possui menos indivíduos que a da cepa 1, porém, a distribuição espacial da espécie 2 no plano  $(x,y)$  é maior que a da espécie

1. A figura (5.13) é a continuação do caso descrito pela figura (5.12). A partir destes gráficos é possível perceber que a espécie 1 ocupa toda a região anteriormente ocupada pela espécie 2.

2. Uma das causas para a não coexistência ou dominância da espécie 2 é que a capacidade de  $N_1$  invadir a região envolvida por  $N_2$  (azul invadir roxo) é muito grande se comparada com a capacidade de  $N_2$  invadir  $N_1$  (roxo invadir azul). Isso se deve essencialmente ao poder de envenenamento por parte da espécie invasora, que pressiona alelopaticamente a espécie invadida, impedindo que haja surgimento de novos indivíduos da espécie 2, levando-a a extinção.

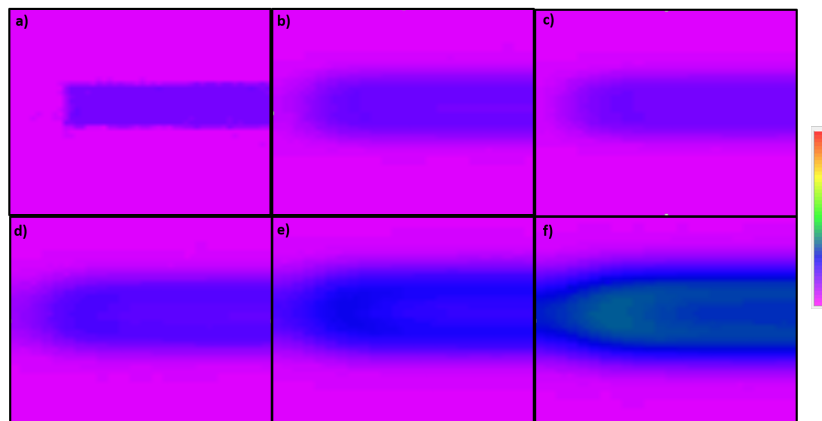


Figura 5.12: Efeito da difusão a partir de um único foco para  $\nu_1 = 0.75$ ,  $\nu_2 = 0.7$ ,  $c_1 = 0.8$ ,  $c_2 = 0.2$ ,  $\mu_1 = 0.3$ ,  $\mu_2 = 0.82$ . Os gráficos mostram o avanço da população  $N_1$  para um tempo de simulação igual 2000. A progressão da espécie  $N_1$  sobre a espécie  $N_2$  continua na figura (5.13).

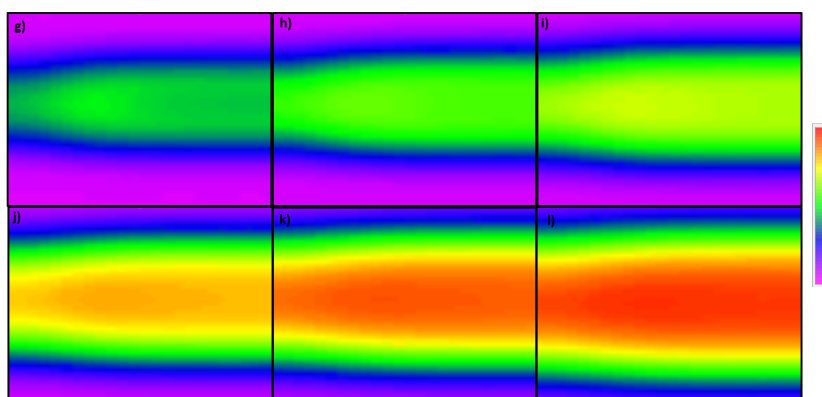


Figura 5.13: Continuação do caso descrito pela figura (5.12) que mostra o avanço da população  $N_1$ . O gráfico l) foi obtido para  $t = 3000$ .

Os gráficos da figura (5.14) mostram a evolução temporal obtida utilizando uma condição inicial centrada em  $x = 160$  e  $y = 100$ . A população  $N_1$  ocupa a região do foco localizado, que sob forte efeito alelopático é levada à extinção, mesmo tendo população inicial maior do que a

população  $N_2$ . A extinção da população  $N_1$  é observada após um tempo  $t = 410$  de simulação.

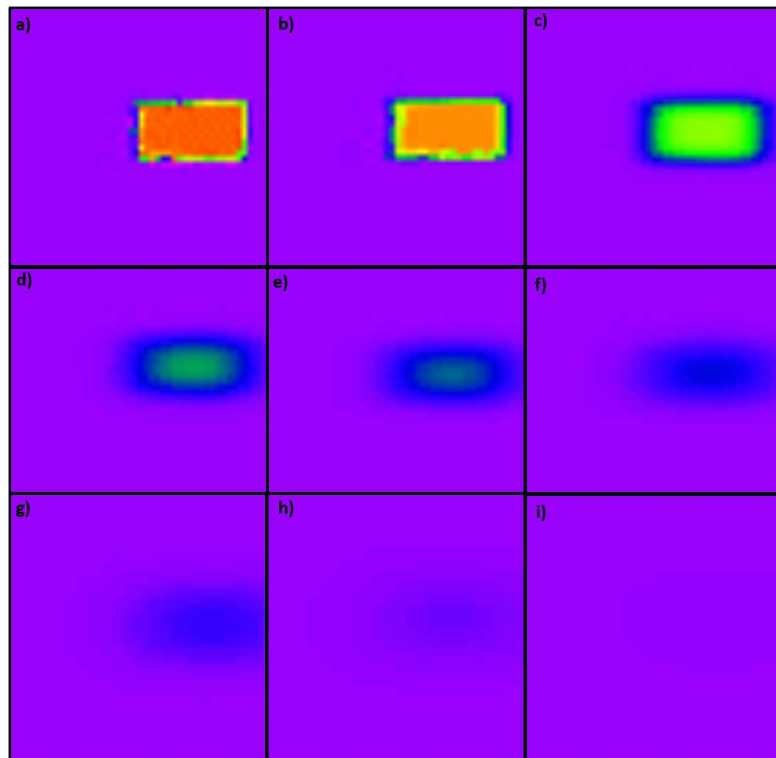


Figura 5.14: Efeito da difusão a partir de um único foco de formato retangular da população  $N_1$  cercada de indivíduos da população  $N_2$ . Os gráficos de (a)-(i) mostram a espécie  $N_1$  é levada à extinção para  $\nu_1 = 0.75$ ,  $\nu_2 = 0.7$ ,  $\mu_1 = 0.9$ ,  $\mu_2 = 0.1$ ,  $c_1 = 0.25$ ,  $c_2 = 0.82$ .

Na figura (5.15) vemos que o sistema não sofre alterações na dinâmica espacial em relação à configuração inicial. É verificada coexistência entre as duas cepas distribuídas no espaço. O tempo de simulação anotado referente ao gráfico (d) foi  $t = 250$ . A população da espécie 2 (cor verde) é reduzida e a população da espécie 1 (cor azul) praticamente não sofre alterações, caracterizando o regime de coexistência.

Finalmente, consideramos um cenário em que distribuímos uniformemente sobre uma região de dimensão  $200 \times 200$  as bactérias da espécie 2. Em seguida, foi feito um sorteio aleatório da quantidade de cepas da espécie 1 que seria alocadas na região, num espaço amostral que variava de 2 à 20. Foram sorteadas as regiões que as 5 cepas da espécie 1 (resultado do sorteio) iriam ocupar, cujo resultado está exibido no gráfico (5.16-a). Ao observar a evolução espaço-temporal do sistema, é possível perceber que após um tempo de simulação equivalente a 200 passos as bactérias das duas cepas coexistem.

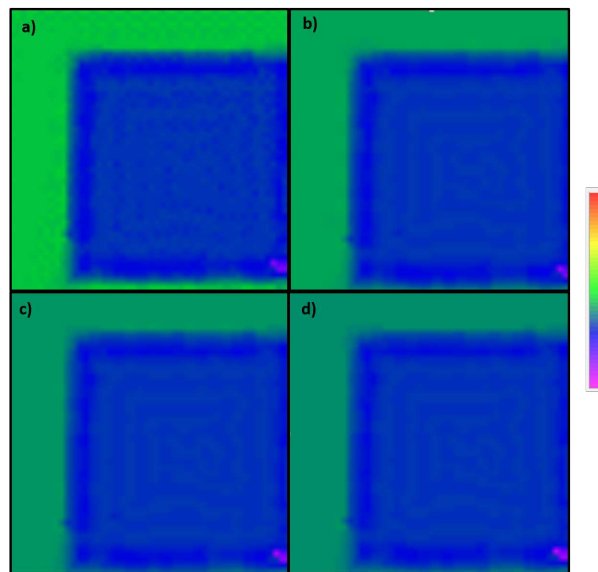


Figura 5.15: Evolução espaço-temporal das densidades de duas cepas para os tempos  $t = 0$ ,  $t = 30$ ,  $t = 70$  e  $t = 110$ . Neste caso, a condição inicial adotada assume uma quantidade de indivíduos  $N_1$  menor que  $N_2$ . A região ocupada pela espécie  $N_1$  é maior que a região ocupada por  $N_2$  e, neste caso, é observada a coexistência das seis cepas, sendo  $N_2$  dominando em relação à densidade populacional de  $N_1$ .

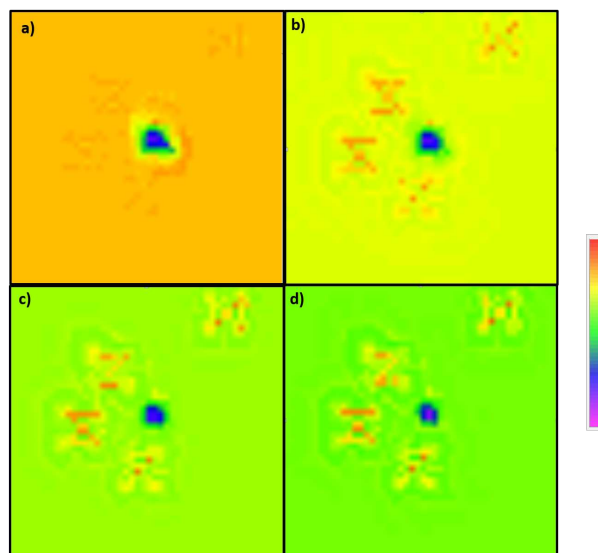


Figura 5.16: Distribuição espacial de 5 focos inicialmente localizados da população  $N_1$  imersos em uma região ocupada pela espécie 2. O número de focos e a sua posição no interior do sistema foram sorteadas aleatoriamente. O efeito alelopático da cepa  $N_2$  é menor que o efeito da cepas do tipo  $N_1$ , sendo suficiente para manter a coexistência das cepas. Utilizamos os seguintes valores de parâmetros  $\nu_1 = 0.89$ ,  $\nu_2 = 0.93$ ,  $c_1 = 0.1$ ,  $c_2 = 0.9$ ,  $\mu_1 = 0.9$  e  $\mu_2 = 0.1$  e os demais da tabela (5.4). Os gráficos (a), (b), (c) e (d) são para  $t = 0$ ,  $t = 40$ ,  $t = 80$  e  $t = 200$ .

# Capítulo 6

## Conclusões e Perspectivas

Neste trabalho propomos e estudamos um modelo de dinâmica de populações que considera duas cepas de bactérias do tipo *E. coli*. O modelo é descrito por quatro equações diferenciais parciais do tipo reação-difusão que inclui competição por recursos e interação alelopática. Inicialmente, foi feita análise do sistema espacialmente homogêneo a partir das soluções estacionárias e estabilidade linear. Os resultados foram apresentados a partir dos planos  $(\nu_1, \nu_2)$ , retrato de fases e evolução temporal das populações e densidades de microcina produzida pelas células. Em seguida, consideramos os efeitos espaciais e buscamos soluções do tipo onda viajante; verificamos as condições de existência, obtivemos algumas velocidades de frente de onda e, por fim, analisamos como essas velocidades variavam com os parâmetros  $\nu_1$ ,  $\nu_2$  e  $r$ .

Os resultados obtidos quando analisamos o sistema espacialmente homogêneo foram separados em quatro cenários em relação à concentração de microcina produzida: i) baixa pelas duas espécies; ii) alta pela espécie 2; iii) alta pela espécie 1 e iv) alta pelas duas espécies. No primeiro caso, nenhum efeito alelopático foi observado e a dinâmica é regida somente por competição. Os resultados obtidos já são conhecidos na literatura [78] e é possível separá-los em quatro regiões: coexistência entre as espécies, espécie 1 livre da espécie 2 e vice-versa e bi-estabilidade. A coexistência é obtida a partir de baixa competição interespecífica ( $\nu_1, \nu_2 < 1$ ); quando há forte competição interespecífica ( $\nu_1, \nu_2 > 1$ ) a espécie que tiver menos indivíduos inicialmente irá à extinção; e uma das espécies vence quando ( $\nu_1 > 1$  ou  $\nu_2 > 1$ ).

O segundo e o terceiro cenário são semelhantes. Em cada caso, houve deformações nas quatro regiões de estabilidade, sendo possível haver coexistência quando  $\nu_1 > 1$  (cenário ii) ou  $\nu_2 > 1$  (cenário iii). Em cada cenário, no entanto, foi obtido um limite superior para essa coexistência, sendo que em ii) ( $\nu_1 < \frac{r(c_1+1)}{r(c_2+1-\mu_2)}$  e  $\nu_2 < \frac{r(c_2+1-\mu_2)}{r(c_2+1)}$ ) a competição está associada aos parâmetros alelopáticos da espécie 2 e em iii) ( $\nu_1 < \frac{c_1+1-\mu_1}{c_1+1}$  e  $\nu_2 < \frac{c_1+1}{c_1+1-\mu_1}$ ) aos parâmetros da espécie 1. Além disso, esses limiares delimitam as outras regiões no espaço  $(\nu_1, \nu_2)$ . Apesar

de haverem deformações nas regiões de estabilidade, a região de coexistência manteve-se com área numérica igual a 1, assim como no cenário i). Ainda, as regiões de biestabilidade poderão ser observadas se forem ajustadas condições iniciais adequadas devido à forte bacia de atração. As integrações numéricas apoiaram os resultados analíticos.

No quarto cenário, por sua vez, as quatro regiões foram estudadas a partir de simulações numéricas. Neste caso, destacamos quatro parâmetros que são relevantes para o estudo da alelopatia: mortalidade pela microcina ( $\mu_1$  e  $\mu_2$ ) e sensibilidade à microcina ( $c_1$  e  $c_2$ ). Diferentemente dos resultados obtidos nos três primeiros cenários, a relação entre os parâmetros de competição e aqueles que descrevem a alelopatia foram obtidos somente por integrações numéricas. Os resultados mostram que há a possibilidade de haver coexistência entre as espécies, e, para diferentes cenários, verificamos como os parâmetros que descrevem a competição variam com os que descrevem a alelopatia. Do ponto de vista biológico, existem condições sobre forte supressão alelopática em que há manutenção da biodiversidade.

Além disso, em todos os quatro cenários analisados, os parâmetros de produção de microcina ( $\beta$ ) e degradação natural ( $\delta$ ) não alteram as quatro regiões obtidas no espaço de parâmetros ( $\nu_1, \nu_2$ ); os parâmetros que descrevem absorção de microcina ( $\gamma$ 's) bem como as condições iniciais, no entanto, devem ser escolhidos em cada cenário de forma a garantir que  $\gamma N B$  seja maior ou menor que 1.

Em relação ao estudo das ondas viajantes, as análises foram feitas para os modelos unidimensionais, pois eles são representativos do bidimensional [79]. Ainda, foi apresentada uma maneira simples de obter soluções deste tipo para EDP's reação-difusão. Em particular, foi considerado um contexto em que uma população invade uma região ocupada pela outra espécie. A frente de onda foi obtida ao conectar dois pontos de equilíbrio, em especial,  $P_1$  e  $P_2$ , separadamente. Biologicamente, os resultados obtidos a partir da investigação dos processos invasivos reforçam a ideia de que esses fenômenos são típicos da dinâmica populacional de competição [80, 81].

Estudamos a invasão da espécie 1 sobre a 2 e vice-versa. Essas análises demonstram que para o sistema proposto nesta dissertação existe solução ondas viajantes. Em cada caso apresentamos os gráficos da variação da velocidade de propagação da onda em função de parâmetros do modelo. Os resultados discutidos apoiam a conclusão de que a solução onda viajante é de fato uma solução muito interessante [82].

Finalmente, a invasão se espalhando a partir de um único foco foi estudada através da integração numérica do modelo espacialmente explícito. No primeiro momento, foi desprezado o efeito alelopático e as ondas de invasão observada propagavam-se com velocidade constante em todas as direções. Duas configurações foram obtidas: dominância da espécie 2 no primeiro caso e dominância da espécie 1 no primeiro caso. Ao considerar o efeito alelopático para diferentes configurações iniciais, observou-se além dos resultados dos dois primeiros casos, o

regime de coexistência.

Estamos investigando a formação e estabelecimento de comunidades de cepas de bactéria *E. coli* advindas de uma única cepa residente considerando competição interespecífica e alelopatia. Para descrever a dinâmica de adição da nova cepa à rede, é atribuído um valor aleatoriamente distribuído  $[1, n]$ , que dirá qual das cepas já existentes gerará a nova cepa por seleção direcionada. Neste caso,  $n$  determina a gama de variabilidade de interação e é um dos parâmetros do modelo. Após a nova cepa ter sido adicionada, atribui-se probabilidades de conexões alelopáticas da nova cepa com as demais da rede. O sistema evolui até atingir o estado estacionário e o procedimento é repetido para as novas cepas que serão incluídas. As seleções direcionadas e sucessivas carregam consigo toda a história, isto é, as populações iniciais em cada etapa recebem o número de indivíduos do passo anterior (sistema estacionário).

Uma possibilidade de estudo futuro para o modelo de EDP proposto neste trabalho é considerar que as bactérias do tipo *E. coli* liberam colicina. Neste caso, o processo se dá por lise celular. Assim, a taxa de produção de veneno ( $\beta$ ) considerada neste trabalho deve ser substituída por uma função que contém o termo de mortalidade celular ocasionada pela liberação de colicina. Neste caso, as mesmas análises feitas aqui neste trabalho podem ser estendidas ao novo modelo. Além disso, seria também interessante avaliar os modelos que descrevem microcina e colicina usando autômatos celulares estocásticos ou aproximações de campo médio [83, 84, 85, 86]. Neste caso, podemos investigar como o tamanho do meio (rede) e como os parâmetros que descrevem as interações determinam as regiões de estabilidade do sistema.

# Apêndice A

## Estabilidade em Sistemas Não-Lineares

O estudo da estabilidade de sistemas de EDO's não-lineares consiste em analisar qualitativamente o comportamento das soluções estacionárias linearizadas de um sistema autônomo não linear, após aplicar uma pequena perturbação no sistema em equilíbrio. De uma forma geral, o método relaciona as soluções no caso não linear com as correspondentes soluções da aproximação linear do sistema, em torno do equilíbrio em questão. Com base em [87], segue a análise.

Considere o sistema autônomo não-linear:

$$\begin{aligned}\frac{dx_1}{dt} &= F_1(x_1, x_2, \dots, x_n) \\ \frac{dx_2}{dt} &= F_2(x_1, x_2, \dots, x_n) \\ &\vdots \\ \frac{dx_n}{dt} &= F_n(x_1, x_2, \dots, x_n)\end{aligned}\tag{A.1}$$

onde  $F : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ ,  $\vec{F} = (F_1, F_2, \dots, F_n)$ ,  $\vec{x} = (x_1, x_2, \dots, x_n)$  e  $n \in \mathbb{N}$ .

Seja  $\vec{x}^* = (x_1^*, x_2^*, \dots, x_n^*)$  um ponto de equilíbrio do sistema (A.2), então  $F_1(\vec{x}^*) = F_2(\vec{x}^*) = \dots = F_n(\vec{x}^*) = 0$  com  $\vec{F}$  continuamente diferenciável na vizinhança do ponto de equilíbrio  $\vec{x}^*$ .

Ao tomar  $x_i = x_i^* + \epsilon_i(t)$ , com  $i = 1, 2, \dots, n$  e  $|\epsilon_i(t)| \ll 1$ , obtêm-se:

$$\begin{aligned}\frac{d\epsilon_1}{dt} &= F_1(x_1^* + \epsilon_1, x_2^* + \epsilon_2, \dots, x_n^* + \epsilon_n) \\ \frac{d\epsilon_2}{dt} &= F_2(x_1^* + \epsilon_1, x_2^* + \epsilon_2, \dots, x_n^* + \epsilon_n) \\ &\vdots \\ \frac{d\epsilon_n}{dt} &= F_n(x_1^* + \epsilon_1, x_2^* + \epsilon_2, \dots, x_n^* + \epsilon_n)\end{aligned}\tag{A.2}$$

Em seguida, expandindo  $F_1, F_2, \dots, F_n$  do sistema (A.3) em série de Taylor, em torno do ponto de equilíbrio  $\vec{x}^*$  e representando os termos de segunda ordem por  $O(2)$ , obtêm-se:

$$\begin{aligned} \frac{d\epsilon_1}{dt} &= (F_1)_{x^*} + \left(\frac{\partial F_1}{\partial x_1}\right)_{x^*} (x_1 - x_1^*) + \left(\frac{\partial F_1}{\partial x_2}\right)_{x^*} (x_2 - x_2^*) + \dots + \left(\frac{\partial F_1}{\partial x_n}\right)_{x^*} (x_n - x_n^*) + O(2) \\ \frac{d\epsilon_2}{dt} &= (F_2)_{x^*} + \left(\frac{\partial F_2}{\partial x_1}\right)_{x^*} (x_1 - x_1^*) + \left(\frac{\partial F_2}{\partial x_2}\right)_{x^*} (x_2 - x_2^*) + \dots + \left(\frac{\partial F_2}{\partial x_n}\right)_{x^*} (x_n - x_n^*) + O(2) \\ &\vdots \\ \frac{d\epsilon_n}{dt} &= (F_n)_{x^*} + \left(\frac{\partial F_n}{\partial x_1}\right)_{x^*} (x_1 - x_1^*) + \left(\frac{\partial F_n}{\partial x_2}\right)_{x^*} (x_2 - x_2^*) + \dots + \left(\frac{\partial F_n}{\partial x_n}\right)_{x^*} (x_n - x_n^*) + O(2) \end{aligned}$$

Como  $(F_1)_{x^*} = (F_2)_{x^*} = \dots = (F_n)_{x^*} = 0$ ,  $\epsilon_i(t) = x_i - x_i^*$ ,  $i = 1, 2, \dots, n$  e desprezando os termos de segunda ordem, têm-se:

$$\begin{aligned} \frac{d\epsilon_1}{dt} &\approx \left(\frac{\partial F_1}{\partial x_1}\right)_{x^*} \epsilon_1 + \left(\frac{\partial F_1}{\partial x_2}\right)_{x^*} \epsilon_2 + \dots + \left(\frac{\partial F_1}{\partial x_n}\right)_{x^*} \epsilon_n \\ \frac{d\epsilon_2}{dt} &\approx \left(\frac{\partial F_2}{\partial x_1}\right)_{x^*} \epsilon_1 + \left(\frac{\partial F_2}{\partial x_2}\right)_{x^*} \epsilon_2 + \dots + \left(\frac{\partial F_2}{\partial x_n}\right)_{x^*} \epsilon_n \\ &\vdots \\ \frac{d\epsilon_n}{dt} &\approx \left(\frac{\partial F_n}{\partial x_1}\right)_{x^*} \epsilon_1 + \left(\frac{\partial F_n}{\partial x_2}\right)_{x^*} \epsilon_2 + \dots + \left(\frac{\partial F_n}{\partial x_n}\right)_{x^*} \epsilon_n \end{aligned} \quad (\text{A.3})$$

Este sistema pode ser representado na forma matricial, conforme:

$$\begin{pmatrix} \frac{d\epsilon_1}{dt} \\ \frac{d\epsilon_2}{dt} \\ \vdots \\ \frac{d\epsilon_n}{dt} \end{pmatrix} \approx \begin{pmatrix} \frac{\partial F_1}{\partial x_1} & \frac{\partial F_1}{\partial x_2} & \dots & \frac{\partial F_1}{\partial x_n} \\ \frac{\partial F_2}{\partial x_1} & \frac{\partial F_2}{\partial x_2} & \dots & \frac{\partial F_2}{\partial x_n} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \frac{\partial F_n}{\partial x_1} & \frac{\partial F_n}{\partial x_2} & \dots & \frac{\partial F_n}{\partial x_n} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \epsilon_1 \\ \epsilon_2 \\ \vdots \\ \epsilon_n \end{pmatrix} \quad (\text{A.4})$$

isto é,  $\frac{d\vec{\epsilon}}{dt} = \mathbf{J} \vec{\epsilon}$ , onde  $\mathbf{J}$  é chamada de matriz Jacobiana do sistema (A.2).

A solução geral para o sistema (A.4) pode ser escrita por  $\epsilon_i(t) = c_{i1} e^{\lambda_1 t} + c_{i2} e^{\lambda_2 t} + \dots + c_{in} e^{\lambda_n t}$ , onde  $c_{i1}, c_{i2}, \dots, c_{in}$  são constantes cujo valor pode ser determinado a partir das condições iniciais do problema e dos autovalores associados a  $\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_n$ , que são os autovalores associados à matriz Jacobiana  $\mathbf{J}$ .

A classificação dos pontos fixos é feita com base nos autovalores da matriz Jacobiana  $\mathbf{J}$ . O ponto de equilíbrio  $\vec{x}^* = (x_1^*, x_2^*, \dots, x_n^*)$  será linearmente estável  $\epsilon(t) \rightarrow 0$  se todos os autovalores  $\{\lambda_i, i = 1, \dots, n\}$  associados à matriz  $\mathbf{J}$  tiverem parte real negativa ( $\lambda_i < 0 \forall i = 1, \dots, n$ ). Isto quer dizer que ao afastarmos a solução um pouco do ponto de equilíbrio, ela retorna para ele. No entanto, se algum dos autovalores não tiver parte real negativa, então o ponto de equilíbrio  $\vec{x}^* = (x_1^*, x_2^*, \dots, x_n^*)$  será instável.

Em geral, há uma grande diversidade de combinações possíveis para os autovalores e esta diversidade aumenta na medida que a dimensão do sistema aumenta. Por exemplo, ao considerar um sistema com dimensão  $n = 3$ , existem 8 tipos diferentes de pontos de equilíbrio não-degenerados. Ainda, existe o caso em que a matriz  $\mathbf{J}$  não é diagonalizável. Assim, a classificação e o estudo deste e outros casos podem ser encontrados em [88]. Frequentemente, algumas literaturas [89, 90] discutem com detalhe o caso bidimensional ( $n = 2$ ). Assim, considere a seguir as possíveis combinações para dois autovalores:

- $\lambda_1$  e  $\lambda_2 \in \mathbb{R}$ , tal que  $\lambda_1 \neq \lambda_2$ ,  $\lambda_1 \lambda_2 \neq 0$  e  $\lambda_1 \lambda_2 > 0$ .

Neste caso,  $\lambda_1$  e  $\lambda_2$  apresentam o mesmo sinal e o ponto fixo  $x^*$  é denominado de nó ou nodal<sup>1</sup>. A estabilidade do nó é determinada pelos sinais  $\lambda_1$  e  $\lambda_2$ . Assim, se  $\lambda_1, \lambda_2 > 0$ , então  $x^*$  será instável; se  $\lambda_1, \lambda_2 < 0$ ,  $x^*$  será estável.

- $\lambda_1$  e  $\lambda_2 \in \mathbb{R}$ , tal que  $\lambda_1 = \lambda_2 \neq 0$

Neste caso, em particular, o ponto fixo é classificado como um nó, chamado de nó impróprio<sup>2</sup>.

- $\lambda_1$  e  $\lambda_2 \in \mathbb{R}$ , tal que  $\lambda_1 \lambda_2 < 0$

Quando  $\lambda_1$  e  $\lambda_2$  têm sinais distintos o ponto é denominado de sela hiperbólico; um ponto de sela é sempre instável.

- $\lambda_1$  e  $\lambda_2 \in \mathbb{C}$ ,  $Re(\lambda_i) \neq 0$

Considera-se aqui o caso em que  $\lambda_{1,2} = \alpha \pm \beta i$ , tal que  $\beta \neq 0$ . Para  $\alpha \neq 0$  as trajetórias espirais convergindo para o ponto fixo chamado foco. A estabilidade será dada pelo sinal de  $\alpha$ . Se  $\alpha > 0$ , o ponto fixo é instável; se  $\alpha < 0$  o ponto fixo é estável.

---

<sup>1</sup>Em inglês “node”

<sup>2</sup>Em inglês “inflected node”.

# Apêndice B

## Critério de Estabilidade de Routh-Hurwitz

Seja um polinômio característico com coeficientes  $a_i = 1, 2, \dots \in \mathbb{R}$ ,

$$P(\lambda) = \lambda^k + a_1 \lambda^{k-1} + a_2 \lambda^{k-2} + \dots + a_k \quad (\text{B.1})$$

O polinômio  $P = P(\lambda)$  será estável, se e somente se, todos os determinantes menores principais da matriz,  $H_k$ ,  $k = 1, 2, \dots, n$ , forem positivos, onde

$$H_1 = \begin{pmatrix} a_1 \end{pmatrix} \quad (\text{B.2})$$

$$H_2 = \begin{pmatrix} a_1 & 1 \\ a_3 & a_2 \end{pmatrix} \quad (\text{B.3})$$

$$H_3 = \begin{pmatrix} a_1 & 1 & 0 \\ a_3 & a_2 & a_1 \\ a_5 & a_4 & a_3 \end{pmatrix} \quad (\text{B.4})$$

$$H_j = \begin{pmatrix} \vdots & \vdots & \vdots & & & \\ a_1 & 1 & 0 & 0 & \dots & 0 \\ a_3 & a_2 & a_1 & 1 & \dots & 0 \\ a_5 & a_4 & a_3 & a_2 & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ a_{2j-1} & a_{2j-2} & \dots & \dots & \dots & a_j \end{pmatrix} \quad (\text{B.5})$$

$$\begin{array}{cccccc}
 \vdots & & \vdots & & \vdots & \\
 & & & & & \\
 & & & & & \\
 H_k = & \begin{pmatrix} a_1 & 1 & 0 & 0 & \cdots & 0 \\ a_3 & a_2 & a_1 & 1 & \cdots & 0 \\ a_5 & a_4 & a_3 & a_2 & \cdots & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & a_0 & 0 & \cdots & \cdots & a_k \end{pmatrix} & & & & & (B.6)
 \end{array}$$

onde  $j = 1, 2, \dots, k$ .

O equilíbrio será estável, se e somente se,  $\det(H_j) > 0$ , para  $j = 1, 2, \dots, k$ . Para maiores detalhes sobre este critério veja o apêndice do livro *Mathematical Biology* [2].

# Apêndice C

## O Teorema de Bolzano-Cauchy

Seja  $f$  uma função real contínua no intervalo fechado  $[a, b]$ . Se  $f(a) \leq s \leq f(b)$  então existe pelo menos um  $c \in [a, b]$  tal que  $f(c) = s$ , esquematizado pelo gráfico (C.1-a). Para a prova deste teorema veja [91]. Se  $f(a) \cdot f(b) < 0$  então a função tem pelo menos um zero entre  $]a, b[$ , conforme (C.1-b).

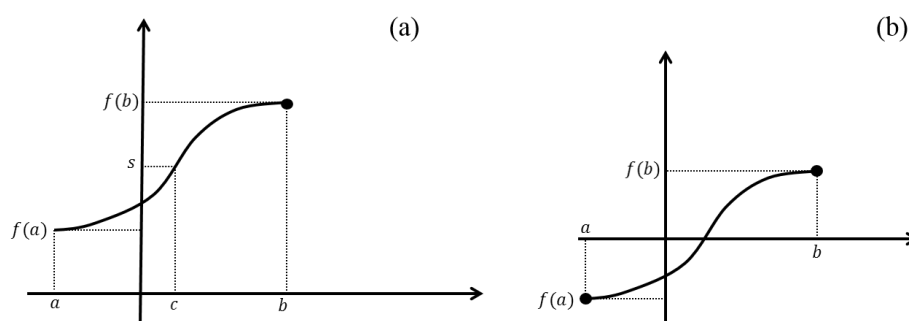


Figura C.1: Representação gráfica do teorema de Bolzano-Cauchy.

# Referências Bibliográficas

- [1] A. P. JUNIOR, A. J. S. NETO; *Interdisciplinaridade em ciência, tecnologia e inovação*. USP, 2011.
- [2] D. J. MURRAY; *Mathematical biology*. Springer, 1989.
- [3] M. DEBELI; *Genetic Variation and Persistence of Predator-prey Interactions in the Nicholson–Bailey Model*. Jour. of Theor. Biol., **188**, 109–120, 1997.
- [4] M. A. NOWAK, K. SIGMUND; *Evolutionary dynamics of biological games*. Science, **303**, 793-799, 2004.
- [5] P. CHESSON; *Mechanisms of maintenance of species diversity*. Annu. Rev. Ecol. Syst., **31**, 343-366, 2000.
- [6] E. P. ODUM; *Ecologia*. Guanabara Koogon, Rio de Janeiro, 2011.
- [7] L. H. A. MONTEIRO; *Sistemas dinâmicos*. Livraria da Física, São Paulo, 2006.
- [8] R. E. RICKLEFS; *A economia da natureza*. Guanabara Koogon, Rio de Janeiro, 2003.
- [9] P. SHUSTER; *Mathematical challenges from molecular evolution*. In Bjorn Engquist and Wilfried Schmid, editors, Mathematics Unlimited - 2001 and beyond, page 1019. Springer Verlag, 2001.
- [10] G. SZABÓ, A. SZOLNOKI; *Phase transitions induced by variation of invasion rates in spatial cyclic predator-prey models with four or six species*. Phys. Rev. E, **77**, 011906 1-4, 2008.
- [11] J. KNEBEL, T. KRUGER, M. F. WEBER, E. FREY; *Coexistence and survival in conservative lotka-volterra networks*. Phys. Rev. Lett., **110**, 168106 1-5, 2013.
- [12] M. BERR, T. REICHENBACH, M. SCHOTTENLOHER, E. FREY; *Zero-one survival behavior of cyclically competing species*. Phys. Rev. Lett., **102**, 048102 1-4, 2009.

- [13] X. NI, R. YANG, et al; *Basins of coexistence and extinction in spatially extended ecosystems of cyclically competing species*. Chaos, **20** 045116 1-8, 2010.
- [14] H. CHENG, N. HAO, et. al; *Mesosopic interactions and species coexistence in evolutionary game dynamics of cyclic competitions*. Scientific Reporters, **4** 07486 1-7, 2014.
- [15] J. E. VILLATE; *Introdução aos sistemas dinâmicos: Uma abordagem prática com Maxima*. Faculdade de Engenharia, Universidade do Poto, 2007.
- [16] D. K. ARROWSMITH, C. M. PLACE; *Dynamical Systems: differential equations, maps and chaotic behavior*. Chapman & Hall, London, 1992.
- [17] P. A. KEDDY; *Competition*. Chapman and Hall, NY, NY, USA, 1989.
- [18] A. J. UNDERWOOD; *Experiments in Ecology*. Cambridge Univ Press, 1997.
- [19] CASE (eds.); *Community ecology*. Harper & Row, NY, NY, USA.
- [20] P. YODZIS; *Competition, mortality, and community structure*. Community Ecology, 480-491, 1986.
- [21] J.S.B. HALDANE; *On Being the Right Size*. Ed. J. Maynard Smith, Oxford Univ. Press, Oxford, UK, 1985.
- [22] R. H. MACARTHUR; *Geographical Ecology*. Harper and Row, NY, NY, USA, 1972.
- [23] P. YODZIS; *Introduction to Theoretical Ecology*. Harper & Row, NY, NY, USA, 1989.
- [24] M. A. RILEY, D. M. GORDON; *The ecological role of bacteriocins in bacterial competition*. Trends in Microbiology, **7**, 129-133, 1996.
- [25] S. KHALID, T. AHMAD and et. al.; *Use of Allelopathi in Agriculture*. Asian Journal of Plant de Sciences, **1**, 292-297, 2002.
- [26] L. CHAO, B. R. LEVIN; *A complex community in a simple habitat: an experimental study with bacteria and phage*. Ecology, **58**, 369-378, 1977.
- [27] A. F. STEVEN; *Spatial polymorphism of bacteriocins and other allelopathic traits*. Evolutionary Ecology, **8**, 369-386, 1994.
- [28] A. P. PUGSLEY; *The ins and outs of colicins. Part II. Lethal action, immunity and ecological implications*. Microbiological Science, **8**, 203-205, 1984.
- [29] R. JAMES, C. KLEANSTHOUS, G. R. MOORE; *The biology of E colicins: Paradigms and paradoxes*. Microbiology, **142**, 1569-1580, 1996.

- [30] Y. IWASA, M. NAKAMARUM, S. A. LEVIN; *Allelopathy of bacteria in lattice population: competition between colicin-sensitive and colicin-producing strain*. *Evol. Ecol.*, **12**, 785-802, 1996.
- [31] M. FELDGARDEN, M. A. RILEY; *High levels of colicin resistance in Escherichia coli*. *Evolution*, **52**, 1270-1276, 1998.
- [32] O. GILLOR, B. C. KIRKUP, M. A. RILEY; *Colicins and microcins: The next generation antimicrobials*. *Adv. Appl. Microbiol.*, **54**, 129-146, 2004.
- [33] M. A. RILEY, D. M. GORDON; *The ecology and evolution of bacteriocins*. *J. Ind. Microbiol.*, **17**, 151-158, 1996.
- [34] V. BRAUN, S. I. PATZER, K. HANTKE; *Ton-dependent colicins and microcins: modular design and evolution*. *Biochimie*, **84**, 365-380, 2002.
- [35] D. M. GORDON, C. L. O'BRIEN; *Bacteriocin diversity and the frequency of multiple bacteriocin production in Escherichia coli*. *Microbiology*, **152**, 3239-3244, 2006.
- [36] J. R. JOHNSON, A. STELL; *Extended virulence genotypes of Escherichia coli strains from patients with urosepsis in relation to phylogeny and host compromise*. *J. Infect. Dis.*, **181**, 261-272, 2000.
- [37] J. E. BARRICK and et. al.; *Genome evolution and adaptation in a long-term experiment with Escherichia coli*. *Nature*, **461**, 1243-1247, 2009.
- [38] L. EDELSTEIN-KESHET; *Mathematical Models in Biology*. Philadelphia: SIAM, 586p, 2005.
- [39] J. C. SKELLAM; *Random dispersal in theoretical populations*. *Biometrika*, **38**, 196-218, 1951.
- [40] A. OKUBO; *Diffusion and ecological problems*. Springer, 1980.
- [41] S. ALY, M FARKAS; *Competition in patchy environment with cross diffusion*. *Nonlinear Analysis: Real World Applications*, **5**, 589-595, 2004.
- [42] M. SABETI; *Soluções de ondas viajantes em um sistema difusivo predador-presa não-local*. Dissertação (Mestrado) Universidade Federal do Paraná-UFPR, 2007.
- [43] N. MBAH; *Travelling Waves Solutions for PDEs*. Cape Town, 34p. Dissertation (Magister) - African Institute for Mathematical Sciences, 2005.
- [44] E. F. KELLER, L. A. SEGEL; *Model for chemotaxis*. *J. Theor. Biol.*, **30**, 225-234, 1971.

- [45] M. A. J. CHAPLAIN, A. M. STUART; *A model mechanism for the chemotactic response of endothelial cells to tumor angiogenesis factor*. J. Math. Appl. Med. Biol., **10**, 149-168, 1993.
- [46] J. A. SHERRATT, D. J. MURRAY; *Models of epidermal wound healing*. Proc. R. Soc. Lond. B, **241**, 29-36, 1990.
- [47] E. BEN-JACOB, I. COHEN, H. LEVINE; *Cooperative self-organization of microorganisms*. Adv. Phys., 544 p., 1999.
- [48] D. J. MURRAY, G. F. OSTER; *Generation of biological pattern and form*. Appl. Med. Biol., **1**, 51-75, 1984.
- [49] M. B. A. MANSOUR; *Traveling wave solutions of a nonlinear reaction-diffusion-chemotaxis model for bacterial pattern formation*. App. Math. Model., **32**, 240-247, 2008.
- [50] R. ERBAN, H. G. OTHMER *From signal transduction to spatial pattern formation in E. coli: A paradigm for multiscale modeling in biology*. Mul. Model. Simul., **3**, 362-394, 2005
- [51] E. O. BUDRENE, H. C. BERG; *Complex pattern formed by motile cells of Escherichia coli*. Nature, **349**, 630-633, 1991.
- [52] I. COHEN, I. GOLDING, Y. KOZLOVSKY, E. BEN-JACOB; *Continuous and discrete models of cooperation in complex bacterial colonies*. Fractals, **235-247**, 1999.
- [53] J. A. SHERRATT, M. A. Nowak; *Oncogenes, anti-oncogenes and the immune response to cancer*. Proc. R. Soc. Lond., **248**, 261-271, 1992.
- [54] G. PETTET, M. A. J. McELWAUN and et. al. Nowak; *On the role of angiogenesis in wound healing*. Proc. R. Soc. Lond., **263**, 1487-1493, 1996.
- [55] J. D. LOGAN; *Applied Partial Differential Equations*. Springer-Science, 209p, 2004.
- [56] M. A. J. CHAPLAIN, A. M. STUART; *A mathematical model for the diffusion of tumor angiogenesis factor into the surrounding host tissue*. J. Math. Appl. Med. Biol., **33**, 191-220, 1991.
- [57] T. HOFER, J. A. SHERRATT, P. K. MAINI; *Dictyostelium discoideum: cellular self-organization in an excitable biological medium*. Proc. R. Soc. Lond. B , **259**, 249-257, 1995.
- [58] M. ABERCROMBIE; *Contact inhibition in tissue culture*. In Vitro, **6**, 128-140, 1970.

- [59] A. HUTTENLOCHER, M. LAKONISHOK, M. KINDER and et. al.; *Integrin and cadherin synergy regulates contact inhibition of migration and motile activity*. J. Cell Biol., **141**, 515-526, 1998.
- [60] A. C. FASSONI, M. L. MARTINS; *Mathematical analysis of a model for plant invasion mediated by allelopathy*. Ecological Complexity, **18**, 49-58, 2014.
- [61] J. A. SHERRATT; *Wavefront propagation in a competition equation with a new motility term modelling contact inhibition between cell populations*. Proc. R. Soc. Lond. A, **456**, 2365-2386, 2000.
- [62] C. R. TOWNSEND, M. BEGON, J. L. HARPER; *Fundamentos em Ecologia*. 2ª ed. Editora artmed, 2006.
- [63] C. CHOW; *Roles of allelopathy in plant biodiversity and sustainable agriculture*. Critical Review in Plant Science, **18**, 609-636, 1999.
- [64] W. R. J. DEAN; *Space invaders: modeling the distribution, impact and control of transgenic crops*. Nature Biotech, 567-574, 2002.
- [65] N. SHIGESADA, K. KAWASAKI and E. TERAMOTO; *Biological invasion: theory and practice*. Oxford University Press, Oxford, 1997.
- [66] D. J. MURRAY; *Mathematical Biology I: An Introduction*. New York: Springer-Verlag, 551p, 2002a.
- [67] S. PETROVSKII and N. SHIGESADA; *Some exact solutions of a generalized Fisher equation related to the problem of biological*. Invasion Math. Biosciences, **172**, 73-94, 2001.
- [68] N. SHIGESADA, K. KAWASAKI and E. TERAMOTO; *Traveling periodic wave in heterogeneous environments*. Theo. Pop. Biol., 30, 143-160, 1986.
- [69] J. A. SHERRATT, M. A. LEWIS and A. C. FOWLER; *Ecological chaos in the wake of invasion*. Proc. Ant. Acad. Sci., **92**, 2524-2529, 1995.
- [70] R. A. PITELLI; *Estudos fitossociológicos em comunidades infestantes de agroecossistemas*. J Conserb, p.17, 2000.
- [71] D. R. de Souza, M. L. Martins, F. M. S. Carmo; *A multiscale model for plant invasion through allopathic suppression*. Biol. Invasion, **12**, 1543-1555, 2010.
- [72] W. W. MURDOCH and A. OATEN; *Predation and population stability*. Advances in Ecological Research, **9**, 1-131, 1975.

- [73] C. S. HOLLING; *The components of predation as revealed by a study of small-mammal predation of the European pine sawfly*. Readings in Population and Community Ecology, 1970.
- [74] J. D. LOGAN; *An Introduction to Nonlinear Partial Differential Equations*. Wiley-Interscience, 397p, 2008.
- [75] B. SANDSTEDTE; *Stability of travelling waves*. In: Fiedler, B. (Ed.), *Handbook of Dynamical Systems II*. Elsevier, Amsterdam, **983–1059**, 2002.
- [76] R. P. AVILA; *Modelagem Matemática da Doença do Caranguejo Letárgico Via Ondas Viajantes*; Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Biometria da Universidade Estadual Paulista “Julio de Mesquita Filho”, Botucatu, 2010.
- [77] L. C. TAKAHASHI, N. A. MAIDANA, W. C. F. JUNIOR, P. PULINO, H. M. YANG; *Mathematical models for the Aedes aegypti dispersal dynamics: travelling waves by wing and wind*. *Bul. of Math. Biol.*, **67**, 509-528, 2004.
- [78] N. F. BRITTON; *Essential Mathematical Biology*. Springer, 2003.
- [79] N. A. MAIDANA; *Algumas aplicações das ondas viajantes a fenômenos biológicos*. Tese apresentada ao Instituto de Matemática Estatística e Computação da UNICAMP, 2004.
- [80] Y. MORITA, K. TACHIBANA; *An entire solution to the Lotka-Volterra competition-diffusion equations*. *J. Math. Anal.*, **40**, 2217-2240, 2009.
- [81] S. AHMAD; *On the nonautonomous Volterra-Lotka competition equations*. *Am. Math. Soc.*, **117**, 299-204, 1993.
- [82] J. A. SHERRATT ; *Wavefront propagation in a competition equation with a new mobility term modelling contact inhibition between cell population*. *Proc. R. Soc. Lond. A*, **456**, 2365-2386, 2000.
- [83] J. SILVERTOWN, S. HOLTIER, J. JOHNSON, P. DALE; *Cellular automaton models of interspecific competition for space - the effect of pattern on process*. *J. Ecol.*, **527-533**, 1992.
- [84] S. O. CASE, C.H. DURNEY, M. PLEIMLING, R. K. P. ZIA; *Cyclic competition of four species: Mean-field theory and stochastic evolution*. *Europhys. Lett.*, **92**, 58003, 2010.
- [85] E. D. KELSIC, J. ZHAO, K. VETSIGIAN, R. KISHONY; *Counteraction of antibiotic production and degradation stabilizes microbial communities*. *Nature*, **doi:10.1038/nature14485**.

- [86] D. S. WISHART, R. YANG, D. ARNDT, P. TANG, J. CRUZ; *Dynamic cellular automata: an alternative approach to cellular simulation*. In *Silico Biology*, **4**, 139-161, 2004.
- [87] D. LOMEN, D. LOVELOCK; *Differential equations*. Oxford University Press, 1999.
- [88] L. PERKO; *Differential equation and dynamical systems*. Springer-Verlag, 3<sup>a</sup> ed., New York, 2001.
- [89] N. F. FERRARA, C. P. C. PRADO; *Caos: Uma introdução*. Edgard Blucher, São Paulo, 1994.
- [90] S. H. STROGATZ; *Nonlinear dynamics and chaos with applications to physics, biology, chemistry, and engineering*. Cambridge, 1994.
- [91] E. L. LIMA; *Curso de Análise*. Projeto Euclides, IMPA, 8<sup>a</sup> ed., 1995.