

UNIVERSIDADE FEDERAL DE PELOTAS
Instituto de Física e Matemática
Programa de Pós-Graduação em Modelagem Matemática



Dissertação

Modelagem matemática de circuitos elétricos equivalentes em plantas

Gesiéle Santos da Rosa

Pelotas, 2020

Gesiéle Santos da Rosa

Modelagem matemática de circuitos elétricos equivalentes em plantas

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Modelagem Matemática da Universidade Federal de Pelotas, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Modelagem Matemática

Orientador: Prof. Dr. Gustavo Maia Souza
Coorientador: Prof. Dr. Alexandre Molter

Pelotas, 2020

Universidade Federal de Pelotas / Sistema de Bibliotecas
Catalogação na Publicação

R788m Rosa, Gesiéle Santos da

Modelagem matemática de circuitos elétricos equivalentes em plantas / Gesiéle Santos da Rosa ; Gustavo Maia Souza, orientador ; Alexandre Molter, coorientador. — Pelotas, 2020.

64 f. : il.

Dissertação (Mestrado) — Programa de Pós-Graduação em Modelagem Matemática, Instituto de Física e Matemática, Universidade Federal de Pelotas, 2020.

1. Modelagem matemática. 2. Circuitos elétricos equivalentes. 3. Sinais elétricos em plantas. 4. Controle ótimo linear. I. Souza, Gustavo Maia, orient. II. Molter, Alexandre, coorient. III. Título.

CDD : 621.3

MODELAGEM MATEMÁTICA DE CIRCUITOS ELÉTRICOS EQUIVALENTES EM PLANTAS

por

Gesiéle Santos da Rosa

Dissertação submetida ao Programa de Pós-Graduação em Modelagem Matemática, PPGMMat, do Instituto de Física e Matemática da Universidade Federal de Pelotas, como parte dos requisitos necessários para a obtenção do Título de

Mestre em Modelagem Matemática

Banca Examinadora:

Prof. Dr. Gustavo Maia Souza – Orientador (UFPel)

Prof. Dr. Alexandre Molter – Coorientador (UFPel)

Prof. Dr. Arlan da Silva Ferreira (UFPel)

Prof. Dr. Ernane José Xavier Costa (USP)

Prof. Dr. Glênio Aguiar Gonçalves (UFPel)

Pelotas, 16 de dezembro de 2020.

AGRADECIMENTOS

A minha família, pelo apoio, incentivo e compreensão.

Ao meu orientador Prof. Dr. Gustavo Maia Souza, pela paciência e dedicação proporcionando-me a compreensão, mesmo que inicial, de uma área do conhecimento que eu antes desconhecia, a Eletrofisiologia Vegetal.

Ao meu coorientador Prof. Dr. Alexandre Molter, pela confiança, dedicação e disponibilidade prestadas para realização deste trabalho, pelo incentivo à continuidade dos estudos e pelos ensinamentos transmitidos desde a graduação.

Ao professor Prof. Dr. Arlan da Silva Ferreira, do departamento de Física da UFPel, pela disponibilidade e auxílio prestado durante a realização deste trabalho.

A coordenação e aos professores do Programa de Pós-Graduação em Modelagem Matemática (PPGMMat) pela colaboração na minha formação.

Ao colegas do PPGMMat e do Laboratório de Cognição e Eletrofisiologia Vegetal (LACEV), pelo companheirismo e incentivo, em especial a Natália Schaun e ao Rafael Perin, pela amizade e momentos de estudo.

A Stoller do Brasil, pelo suporte financeiro.

REMEMBER TO LOOK UP THE STARS AND NOT DOWN AT YOUR FEET. TRY TO MAKE
SENSE OF WHAT YOU SEE AND WONDER ABOUT WHAT MAKES THE UNIVERSE EXIST.

BE CURIOUS.

– STEPHEN HAWKING

RESUMO

SANTOS DA ROSA, Gesiéle. **Modelagem matemática de circuitos elétricos equivalentes em plantas**. 2020. 63 f. Dissertação (Mestrado em Modelagem Matemática) – Programa de Pós-Graduação em Modelagem Matemática, Instituto de Física e Matemática, Universidade Federal de Pelotas, Pelotas, 2020.

Sinais elétricos em plantas são uma das formas de sinalização interna entre as suas diferentes partes, sendo eles gerados pelo desbalanço dos íons presentes em ambos os lados da membrana. Esses sinais podem ser modelados através de circuitos elétricos equivalentes eletroestimulados por diferentes funções matemáticas, que são uma ferramenta para avaliar os mecanismos de estímulo e resposta entre diferentes partes das plantas. Neste trabalho, tem-se como objetivo estudar modelos de circuitos elétricos equivalentes para sinais elétricos em plantas, propondo analogias entre os componentes elétricos presentes nos circuitos e as estruturas das plantas. Serão estudados dois modelos de circuitos elétricos equivalentes, o primeiro é uma alteração no modelo matemático de circuito elétrico equivalente para *Aloe Vera*, apresentado por (VOLKOV; SHTESSEL, 2016), que propõe valores constantes para as capacitâncias. A modificação deste modelo considera que os valores das capacitâncias variem de acordo com os potenciais elétricos, já que elas representam os canais iônicos e a passagem dos íons pelos canais variam de acordo com os potenciais de ambos os lados das membranas. O segundo modelo é a proposta de um circuito elétrico equivalente para sinalização elétrica entre o meio interno e externo das células. A partir do estudo realizado no modelo proposto, aplica-se a teoria de controle ótimo linear, a fim de representar a ação das bombas eletrogênicas, que são complexos proteicos que regulam a atividade dos íons H^+ . Através de resultados numéricos obtidos da modelagem matemática dos circuitos elétricos estudados, mostraremos o que a alteração do primeiro modelo causa nas trajetórias temporais e os resultados do modelo proposto com e sem aplicação de controle.

Palavras-chave: Modelagem Matemática, Circuitos elétricos equivalentes, Sinais elétricos em plantas, Controle Ótimo linear.

ABSTRACT

SANTOS DA ROSA, Gesiéle. **Mathematical Modeling of equivalent electrical circuits in plants**. 2020. 63 f. Dissertação (Mestrado em Modelagem Matemática) – Programa de Pós-Graduação em Modelagem Matemática, Instituto de Física e Matemática, Universidade Federal de Pelotas, Pelotas, 2020.

Electrical signals in plants are one of the forms of internal signaling between their different parts, and they are generated by the unbalance of the ions present on both sides of the membrane. These signals can be modeled through equivalent electrical circuits electrically stimulated by different mathematical functions, which are a tool to evaluate the stimulus and response mechanisms between different parts of the plants. In this work, the objective is to study models of equivalent electrical circuits for electrical signals in plants, proposing analogies between the electrical components present in the circuits and the plant structures. Two models of equivalent electric circuits will be studied, the first is a change in the mathematical model of equivalent electric circuit for *Aloe Vera*, presented by (VOLKOV; SHTESSEL, 2016), which proposes constant values for capacitances. The modification of this model considers that the capacitance values vary according to the electrical potentials, since they represent the ionic channels and the passage of ions through the channels varies according to the potentials on both sides of the membranes. The second model is the proposal of an equivalent electrical circuit for electrical signaling between the internal and external environment of the cells. From the study carried out in the proposed model, the theory of linear optimal control is applied, in order to represent the action of the electrogenic pumps, which are protein complexes that regulate the activity of H^+ ions. Through numerical results obtained from the mathematical modeling of the electrical circuits studied, we will show what the alteration of the first model causes in the time paths and the results of the proposed model with and without control application.

Keywords: Mathematical Modeling, Equivalent electrical circuits, Electrical signals in plants, Optimal linear control.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1	Equilíbrio de Nernst, os sinais de + e – representam respectivamente, os cátions e ânions que podem atravessar uma membrana.	19
Figura 2	Sinais elétricos. Potencial de ação (a), potencial de variação (b) e potencial sistêmico (c). Fonte: adaptado de (SUKHOVA; AKINCHITS; SUKHOV, 2017).	20
Figura 3	Anatomia considerada para o floema como a de um cabo (A), onde $r_i[\Omega m^{-1}]$ é a resistência interna na direção axial por unidade de comprimento e $C'_m[Fm^{-1}]$ é a capacitância da superfície de uma fatia do cabo por unidade de comprimento e 'Stim' é a eletroestimulação. Circuito elétrico equivalente para o transporte de informações através da membrana e do floema (B). Fonte: adaptado de (HEDRICH; SALVADOR-RECATALÀ; DREYER, 2016)	24
Figura 4	Dependência temporal de descarga do capacitor U . Fonte: adaptado de (VOLKOV; FOSTER; MARKIN, 2010).	25
Figura 5	Circuito elétrico equivalente da descarga do capacitor (A), circuito elétrico equivalente para <i>Mimosa pudica</i> (B) e a configuração experimental (C). Fonte: adaptado (VOLKOV; FOSTER; MARKIN, 2010).	25
Figura 6	Valores obtidos experimentalmente (linha tracejada) e por simulação numérica (linha contínua). Fonte: adaptado de (VOLKOV; FOSTER; MARKIN, 2010).	27
Figura 7	Valores obtidos por simulação numérica para os três valores de capacitância C_1 .	27
Figura 8	Circuito elétrico equivalente proposto por Volkov. Fonte: adaptado de (VOLKOV; SHTESSEL, 2016).	28
Figura 9	Configuração dos eletrodos Ag/AgCl inseridos na folha da <i>Aloe Vera</i> para obtenção dos dados experimentais (A). Diferença dos potenciais V_n para $n \in [1, 4]$ entre os eletrodos induzido por pulso retangular de $\pm 2V$. Fonte: adaptado de (VOLKOV; SHTESSEL, 2016).	32
Figura 10	Eletroestimulação por função pulso retangular (V_0) com duração 0,05 e amplitude 1, e os resultados obtidos para os potenciais V_1 , V_2 , V_3 e V_4 (sendo u uma unidade arbitrária).	32
Figura 11	Diferença de potencial (V) entre os eletrodos Ag/AgCl inseridos na folha da <i>Aloe vera</i> induzida por pulso triangular de $\pm 2V$. Fonte: adaptado de (VOLKOV; SHTESSEL, 2016).	33
Figura 12	Eletroestimulação por função pulso triangular (V_0) com duração 1 e amplitude 0,5, e os resultados obtidos para os potenciais V_1 , V_2 , V_3 e V_4 (sendo u uma unidade arbitrária).	34

Figura 13	Diferença potencial (V) entre os eletrodos Ag/AgCl inseridos na folha da <i>Aloe vera</i> induzida por onda senoidal de $\pm 2V$. Fonte: adaptado de (VOLKOV; SHTESSEL, 2016).	34
Figura 14	Eletroestimulação por função seno ($V_0 = 2sen(\frac{\pi}{2} + 2\pi t)$) e os resultados obtidos para os potenciais V_1, V_2, V_3 e V_4 (sendo u uma unidade arbitrária).	35
Figura 15	Representação do comportamento dos valores das capacitâncias C_n com $n \in [1, 4]$, sendo em azul quando os valores $V_{0n} \rightarrow 0$, vermelho quando os valores $V_{0n} \rightarrow \infty$, e em preto o caso intermediário.	38
Figura 16	Alteração das capacitâncias do circuito elétrico equivalente para <i>Aloe Vera</i> . Fonte: adaptado de (VOLKOV; SHTESSEL, 2016).	38
Figura 17	Função de eletroestimulação pulso retangular (V_0) e os resultados obtidos para os potenciais V_1, V_2, V_3 e V_4 (sendo u uma unidade arbitrária).	39
Figura 18	Função de eletroestimulação pulso triangular (V_0) e os resultados obtidos para os potenciais V_1, V_2, V_3 e V_4 (sendo u uma unidade arbitrária).	40
Figura 19	Eletroestimulação por função seno (V_0) e os resultados obtidos para os potenciais V_1, V_2, V_3 e V_4 (sendo u uma unidade arbitrária).	41
Figura 20	Representação pictórica da seção transversal da membrana celular. A figura (A) ilustra as cargas dos íons que podem atravessar essa membrana e a figura (B) os componentes em termos de circuito elétrico.	42
Figura 21	Circuito elétrico proposto para a eletroestimulação da membrana celular.	43
Figura 22	Função de eletroestimulação e as trajetórias temporais de V_1, V_2 e V_3 .	46
Figura 23	Função de eletroestimulação e as trajetórias temporais de V_1, V_2 e V_3 .	46
Figura 24	Função de eletroestimulação e as trajetórias temporais de V_1, V_2 e V_3 .	47
Figura 25	Função de eletroestimulação e as trajetórias temporais de V_1, V_2 e V_3 .	48
Figura 26	Ruído branco acrescentado a função pulso retangular ε_n e as trajetórias temporais de V_1, V_2 e V_3	49
Figura 27	Ruído branco acrescentado a função seno ($\varepsilon_n = sen(2\pi t)$) e as trajetórias temporais de V_1, V_2 e V_3	49
Figura 28	Ruído branco acrescentado a função pulso triangular ε_n e as trajetórias temporais de V_1, V_2 e V_3	50
Figura 29	Trajétórias temporais V_n do sistema com aplicação de controle e eletroestimulado por funções pulso retangular com amplitude 1 e duração 0,01.	56
Figura 30	Trajétória temporal da função de controle (u_c) para eletroestimulação por função pulso retangular.	56
Figura 31	Trajétórias temporais V_n do sistema com aplicação de controle e eletroestimulado por funções pulso triangular com amplitude 0,5 e duração 1.	57
Figura 32	Trajétória temporal da função de controle (u_c) para eletroestimulação por função pulso triangular.	58
Figura 33	Trajétórias temporais V_n do sistema com aplicação de controle e eletroestimulado por funções seno ($\varepsilon_n = sen(2\pi t)$).	59

Figura 34	Trajétoria temporal da função de controle (u_c) para eletroestimulação por função seno.	59
-----------	---	----

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

ATP	Adenosina Trifosfato.
Ca^{2+}	Cálcio.
Cl^{-}	Cloro.
GHK	Goldman-Hodgkin-Katz.
H-J-B	Hamilton-Jacobi-Bellman.
H^{+}	Hidrogênio.
K^{+}	Potássio.
Na^{+}	Sódio.

LISTA DE SÍMBOLOS

Caracteres gregos

γ	Constante de dissociação do íon com o canal.
ε	Limiar de sensibilidade.
λ	Vetor de co-estado.
ρ	Função auxiliar.
τ	Constante de tempo.

Caracteres gregos subscritos

ε_a	Potencial de eletroestimulação.
ε_k	Potencial de eletroestimulação.
ε_l	Potencial de eletroestimulação.
ε_n	Potencial de eletroestimulação.
η_{in}	Probabilidade do íon ser transportado no sentido interno.
η_{out}	Probabilidade do íon ser transportado no sentido externo.
θ_1	Parâmetro de tempo.
θ_2	Parâmetro de tempo.
θ_3	Parâmetro de tempo.
θ_{in}	Lado interno do canal.
θ_{out}	Lado externo do canal.

Caracteres subscritos

B_{Σ}	Complexo de concentração total.
C_{01}	Constante física positiva.
C_{02}	Constante física positiva.
C_{03}	Constante física positiva.
C_{04}	Constante física positiva.

C_{0n}	Constante física positiva.
C_1	Capacitor.
C_2	Capacitor.
$C_{a\Sigma}$	Concentração total de Cálcio.
C_a	Capacitância para o cálcio.
C_k	Capacitância para o potássio.
C_l	Capacitância para o cloro.
C_m	Capacitância da membrana.
C_{max}	Concentração máxima e canais por unidade de área.
C_n	Constante física positiva.
D_1	Diodo.
D_2	Diodo.
E_{Ca}	Bateria de cálcio.
E_{Cl}	Bateria de cloro.
E_k	Bateria de potássio.
E_o	Concentração total de ATP na membrana.
E_{Nj}	Potencial de Nernst para um íon j .
E_M	Potencial da membrana.
$H\Sigma$	Concentração total de prótons.
\dot{j}_r	fluxo de um determinado íon r .
$K\Sigma$	Concentração total de potássio.
k_1	Constante de ligação do íon com o canal.
k_{+1}	Constante de ligação da ATP com os íons do lado interno da membrana.
k_{-1}	Constante de desintegração da ATP com os íons do lado interno da membrana.
k_2	Constante de desintegração do íon com o canal.
k_{+2}	Constante de ligação da ATP com os íons do lado externo da membrana.
k_{-2}	Constante de desintegração da ATP com os íons do lado externo da membrana.
k_{+i}	Constante de velocidade para transição de estado aberto.
k_{-i}	Constante de velocidade para transição de estado inativo.
k_{+o}	Constante de velocidade para transição de estado fechado.
k_{-o}	Constante de velocidade transição de estado aberto.
p_c	Estado de canal fechado.

p_i	Estado de canal inativo.
p_o	Estado de canal aberto.
P_{max}	Permeabilidade máxima do canal.
P'_{max}	Permeabilidade máxima por unidade de área do canal.
P_{Na}	Coeficiente de permeabilidade para o sódio.
P_K	Coeficiente de permeabilidade para o potássio.
P_{Cl}	Coeficiente de permeabilidade para o cloro.
R_1	Resistência.
R_2	Resistência.
r_{Σ}	Concentração total de íons.
R_a	Resistência para o canal cálcio.
R_g	Constante de gás.
R_i	Resistência interna do floema para o transporte de íons.
R_k	Resistência para o canal potássio.
R_l	Resistência para o canal de cloro.
R_m	Resistência da membrana.
t_f	Instante de tempo final.
u_c	Função de controle.
u_i	Potencial normalizado para transição de estado aberto para inativado.
u_o	Potencial normalizado para transição de estado fechado para aberto.
U_0	Tensão inicial do capacitor.
U_1	Potencial elétrico.
U_2	Potencial elétrico.
v_{10}	Condição inicial.
v_{20}	Condição inicial.
V_0	Potencial de estimulação.
\bar{V}_0	Função que define a propagação de estimulação.
V_{01}	Constante física positiva.
V_{02}	Constante física positiva.
V_{03}	Constante física positiva.
V_{04}	Constante física positiva.
V_1	Potencial de propagação.
V_2	Potencial de propagação.
V_3	Potencial de propagação.

V_4	Potencial de propagação.
V_{0n}	Constante física positiva.
x_0	Condição inicial para o vetor de estado.
z_r	Carga de um determinado íon r .

Outros caracteres

a	Nó.
A	Matriz de estado.
b	Nó.
B	Matriz de controle.
c	Nó.
C	Matriz constante.
Ca	Concentração de Cálcio.
C_j^e	Concentração externa de um íon j .
C_j^i	Concentração interna de um íon j .
E_N^e	Potencial elétrico externo da membrana.
E_N^i	Potencial elétrico interno da membrana.
F	Constante de Faraday.
f	Frequência.
H	Função Hamiltoniana.
i	Corrente elétrica.
$J(\mathbf{u}_c)$	Funcional quadrático.
K	Concentração de cálcio.
M	Matriz de controlabilidade.
P	Matriz de pesos definida positiva.
q	Carga.
Q	Matriz de pesos semi definida positiva.
r	Concentração livre de íons.
R	Resistência.
R	Matriz de pesos definida positiva.
T	Temperatura.
u	Potencial adimensionalizado normalizado.
U	Tensão.
v	Função de Lyapunov.

V Matriz dos potenciais.
 x Vetor de estado.
 z Carga elétrica do íon.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	18
1.1	Sinais elétricos em plantas e animais	18
1.2	Modelos Matemáticos de potencial de ação e sinais elétricos em plantas	21
1.3	Objetivos	36
2	PROPOSTAS DE MODELOS MATEMÁTICOS DE CIRCUITOS EQUIVALENTES PARA SINAIS ELÉTRICOS EM PLANTAS	37
2.1	Modificação do Modelo de Volkov e Sthessel (2016)	37
2.2	Proposta de circuito equivalente para o sinal elétrico numa célula de planta	42
3	APLICAÇÃO DE CONTROLE EM UM CIRCUITO ELÉTRICO EQUIVALENTE	51
3.1	Controle ótimo linear realimentado	51
3.2	Aplicação de controle com base na representação da ação das bombas eletrogênicas	54
4	CONSIDERAÇÕES FINAIS E PERSPECTIVAS FUTURAS	60
	REFERÊNCIAS	62

1 INTRODUÇÃO

1.1 Sinais elétricos em plantas e animais

As plantas possuem diferentes formas de sinalização interna entre as suas diferentes partes, dentre elas: sinais químicos, sinais hidráulicos e os sinais elétricos que são capazes de transferirem informações de uma parte a outra da planta (CHOI et al., 2016).

O estudo de sinais elétricos em plantas teve seu primeiro registro feito pelo fisiologista Burdon-Sanderson (1828–1905), seguido por Bose (1850–1937) em 1926 que demonstrou que o movimento de fechamento das folhas de *Mimosa pudica* era gerado por sinalização elétrica (TOLEDO et al., 2019). Os sinais elétricos em plantas são gerados pelo desbalanço de íons entre o lado interno e externo de uma célula mediado pelas biomembranas (CHEN et al., 2016), segundo (VOLKOV et al., 2014) esses sinais desempenham fenômenos importantes na eletrofisiologia das plantas propagando informações entre as suas diferentes partes.

A biomembrana tem um papel importante na propagação de sinais, sendo ela um sistema aberto que permite o intercâmbio permanente de espécies iônicas entre o interior e o exterior da célula, ela é composta por uma dupla camada de fosfolipídios com diferentes tipos de proteínas associadas. Quando as superfícies da membrana estão ionizadas, cria-se uma diferença de potencial entre elas, que é denominado potencial da membrana, quando a concentração dos íons que podem atravessar a membrana entram em equilíbrio dizemos que estamos em Equilíbrio de Donnan (DURAN, 2011). Esse equilíbrio eletroquímico no transporte de um determinado espécime iônico através da membrana é denominado Equilíbrio de Nernst (Figura 1), neste estado de equilíbrio o potencial da membrana é denominado como Potencial de Nernst, apresentado na seguinte equação

$$E_{Nj} = E_N^e - E_N^i = \frac{R_g T}{zF} \ln \left(\frac{[C_j^i]}{[C_j^e]} \right), \quad (1)$$

sendo E_{Nj} é o potencial de Nernst para um certo íon j , E_N^e e E_N^i são os potenciais elétricos externo e interno da membrana, $[C_j^e]$ e $[C_j^i]$ são as concentrações externa e interna de um íon j , R_g é a constante de gás, T é a temperatura em Kelvin, z é a carga elétrica do íon j e F a constante de Faraday.

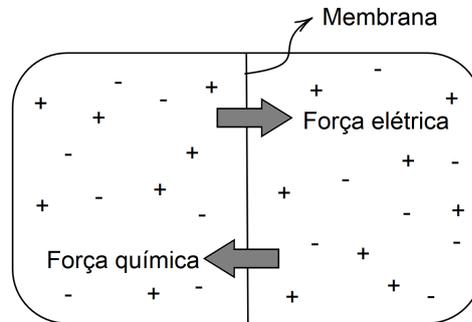


Figura 1: Equilíbrio de Nernst, os sinais de + e - representam respectivamente, os cátions e ânions que podem atravessar uma membrana.

Os íons apresentam diferentes valores de mobilidades e cargas, estes valores são importantes para o potencial da membrana, a equação de Goldman-Hodgkin-Katz (GHK) calcula o potencial da membrana considerando a permeabilidade de diferentes tipos de íons que podem atravessar a membrana por difusão (DURAN, 2011). A equação de GHK é dada por

$$E_M = \frac{R_g T}{F} \ln \left(\frac{P_{Na} [C_{Na}^e] + P_K [C_K^e] + P_{Cl} [C_{Cl}^i]}{P_{Na} [C_{Na}^i] + P_K [C_K^i] + P_{Cl} [C_{Cl}^e]} \right), \quad (2)$$

sendo E_m é o potencial da membrana, P_{Na} , P_K e P_{Cl} são os coeficientes de permeabilidade para Na^+ (Sódio), K^+ (Potássio) e Cl^- (Cloro) respectivamente, $[C_{Na}^e]$, $[C_K^e]$ e $[C_{Cl}^e]$ são as concentrações externas de Na^+ , K^+ e Cl^- e $[C_{Na}^i]$, $[C_K^i]$ e $[C_{Cl}^i]$ são as concentrações internas de Na^+ , K^+ e Cl^- .

Quando não há estímulos externos sobre a célula, o potencial da membrana é denominado potencial de repouso. Estímulos externos podem perturbar o equilíbrio do potencial de membrana, gerando um sinal elétrico. Esses sinais podem ser de quatro tipos: potencial de ação, potencial de variação, potencial elétrico local e potenciais sistêmicos. A propagação de todos esses sinais juntos caracteriza o conceito de Electroma (TOLEDO et al., 2019).

O potencial de ação é a despolarização seguida de uma repolarização rápida da biomembrana, causada pela abertura dos canais de Ca^{2+} (Cálcio) que ativam os canais de Cl^- reduzindo a atividade das bombas eletrogênicas de H^+ (Hidrogênio), seguida pela abertura dos canais de K^+ (NOVIKOVA; VODENEEV; SUKHOV, 2017) sendo ele induzido por estímulos não invasivos que precisam atingir um determinado limiar para que o potencial de ação inicie.

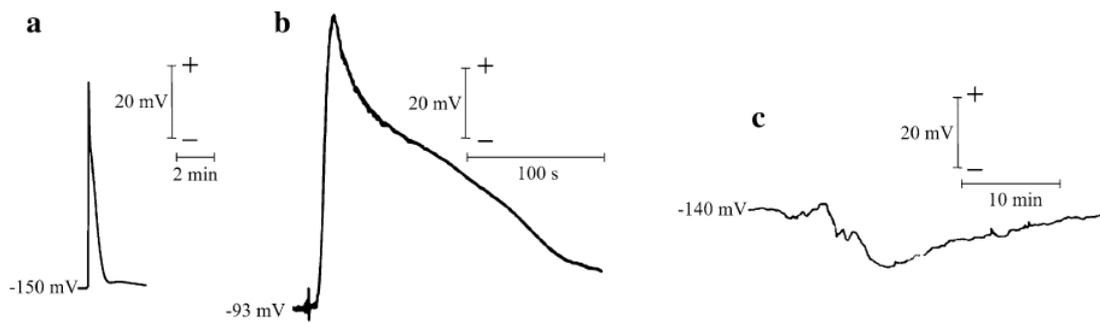


Figura 2: Sinais elétricos. Potencial de ação (a), potencial de variação (b) e potencial sistêmico (c). Fonte: adaptado de (SUKHOVA; AKINCHITS; SUKHOV, 2017).

O potencial de variação é induzido por estímulos bióticos e abióticos, assim como no potencial de ação, estes estímulos também precisam atingir um determinado limiar para que a propagação do sinal inicie, esse tipo de sinal é caracterizado pela rápida despolarização seguida de uma repolarização lenta. Os potenciais sistêmicos se diferem do potencial de ação e potencial de variação, pois ele é caracterizado pela hiperpolarização do exterior da membrana, e ele é induzido por ferimentos causados por insetos. O potencial elétrico local é induzido por diferentes fatores como a temperatura, umidade do ar, água, nutrientes no solo (SUKHOVA; AKINCHITS; SUKHOV, 2017), ele é gerado por inativação de canais ou por alterações nas proteínas transportadoras.

O transporte dos íons através da membrana ocorre por duas formas diferentes: transporte passivo e transporte ativo. No transporte passivo não há gasto de energia durante o seu processo, podendo ele ser por difusão, que é o movimento aleatório resultante do deslocamento de uma região de alta concentração para outra de baixa concentração. O transporte ativo de íons através da membrana pode ser mediado por proteínas transportadoras que se ligam a espécie iônica. Essa proteína deve estar acoplada a uma fonte de energia metabólica, que pode ser ATP (Adenosina Trifosfato) ou de um gradiente transmembrar de um segundo soluto, mas também pode acontecer através de canais que não precisam se ligar ao íon a ser transportado (DURAN, 2011).

Existem canais que são específicos para cada tipo de íon esses canais possuem diferentes graus de permeabilidade para diferentes espécies iônicas, sendo eles responsáveis pela transdução de potenciais de ação de mamíferos e plantas (VOLKOV; FOSTER; MARKIN, 2010).

Há diversos tipos de modelos para simular a propagação de sinais elétricos em plantas, dentre eles estão os sistemas de elementos excitáveis com acoplamento elétrico local, modelos de propagação química de sinais e modelos de circuitos elétricos equivalentes (SUKHOVA; AKINCHITS; SUKHOV, 2017). O tipo de modelo abordado nesta dissertação será o modelo de circuitos elétricos equivalentes.

1.2 Modelos Matemáticos de potencial de ação e sinais elétricos em plantas

Alguns modelos matemáticos para geração de sinais elétricos em plantas são descritos em (SUKHOV et al., 2011), (NOVIKOVA; VODENEEV; SUKHOV, 2017), (SUKHOVA; AKINCHITS; SUKHOV, 2017) e (AWAN et al., 2019). Nestes modelos a relação entre as mudanças no potencial da membrana e os íons, é dada da seguinte forma:

$$\frac{dE_m}{dt} = \frac{1}{C} F \sum z_r j_r, \quad (3)$$

onde E_m é o potencial da membrana, C a capacidade da membrana, F a constante de Faraday, j_r e z_r são o fluxo e a carga de um determinado íon r . Os canais iônicos influenciam no potencial da membrana, sendo a atividade dele regulada pela razão dos íons transportados em ambos os lados da membrana.

As probabilidades de que os íons sejam ligados aos canais são descritas pelas equações

$$\theta_{in} = \frac{[C_{in}]}{[C_{in}] + \gamma}, \quad \theta_{out} = \frac{[C_{out}]}{[C_{out}] + \gamma}, \quad (4)$$

onde θ_{in} , θ_{out} são respectivamente os lados interno e externo do canal, $[C_{in}]$ e $[C_{out}]$ são as concentrações de íons em ambos os lados da membrana, γ é a constante de dissociação do íon com o canal, sendo $\gamma = \frac{k_2}{k_1}$, onde k_1 e k_2 são as constantes de ligação e desintegração do íon com o canal.

As probabilidades de que o íon não será transportado pelos canais são representados por η_{in} e η_{out} , da seguinte forma:

$$\eta_{in} = \frac{\gamma}{[C_{in}] + \gamma}, \quad \eta_{out} = \frac{\gamma}{[C_{out}] + \gamma}. \quad (5)$$

Assumindo que probabilidade dos íons passarem pelos canais é dada pelo produto de θ_{in} , η_{out} , para fluxo no sentido externo, e θ_{out} e η_{in} para fluxo no sentido interno, chegamos à equação para o fluxo de íons através dos canais,

$$J = zuP'_{max}p_o \frac{(\theta_{in}\eta_{out} - \theta_{out}\eta_{in}e^{-zu})}{1 - e^{-zu}}, \quad (6)$$

onde p_o é a probabilidade do canal iônico estar aberto, $P'_{max} = P_{max}[C_{max}]$ é a permeabilidade máxima por unidade de área do canal iônico, P_{max} é a permeabilidade máxima do canal iônico, $[C_{max}]$ é a concentração máxima de canais iônicos por unidade de área, z é a carga do íon, $u = \frac{E_m F}{RT}$ é o potencial adimensionalizado normalizado, R é a constante de gás e T é a temperatura absoluta.

As probabilidades de abertura para a maioria dos canais levando em consideração os estados de canal aberto (p_o) e canal fechado (p_c) são descritos pela seguinte equação:

$$\frac{dp_o}{dt} = k_{+o}(1 - p_o) - k_{-o}p_o. \quad (7)$$

Considerando também o estado inativo (p_i), obtemos o sistema a seguir:

$$\begin{cases} \frac{dp_o}{dt} = k_{+o}(1 - p_o - p_i) - k_{-o}p_o - k_{+i}p_o + k_{-i}p_i, \\ \frac{dp_i}{dt} = k_{+i}p_o - k_{-i}p_i, \end{cases} \quad (8)$$

onde k_{+o} , k_{-o} são as constantes de velocidade para a transição do estado fechado para aberto, k_{+i} e k_{-i} são as constantes de velocidade para a transição do estado aberto para o estado inativado e vice-versa, eles são obtidos pelas seguintes equações:

$$\begin{cases} k_{+o(+i)} = k_{o(i)}e^{\frac{u_{c_o}}{2}}, \\ k_{-o(-i)} = k_{o(i)}e^{\left(u_{o(i)}c_{o(i)} - \frac{u_{c_o(i)}}{2}\right)}, \end{cases} \quad (9)$$

sendo u_o e u_i são barreiras potenciais normalizadas para a transição dos canais estado fechado para aberto e de aberto para inativado. O fluxo de H^+ e Ca^{2+} através das ATPases, que é transporte ativo, é descrito pela seguinte equação:

$$j_p = E_o \frac{k_{+1}k_{+2} - k_{-1}k_{-2}}{k_{+1} + k_{+2} + k_{-1} + k_{-2}}, \quad (10)$$

onde E_o é a concentração total de ATPase na membrana, k_{+1} , k_{-1} são constantes de ligação e desintegração da ATPase com os íons no lado interno da membrana e k_{+2} , k_{-2} do lado externo. A dinâmica de associação e dissociação dos íons é descrita por:

$$\frac{d[r]}{dt} = k_{-r}([r_{\Sigma}] - [r]) - k_{+r}([B_{\Sigma}] - [Ca_{\Sigma}] - [K_{\Sigma}] - [H_{\Sigma}] + [Ca] + [K] + [H])[r], \quad (11)$$

onde r é um dos íons, $[r]$ e $[r_{\Sigma}]$ são suas concentrações livre e total, respectivamente, k_{-r} e k_{+r} são as constantes de dissociação e associação do íon, $[K]$ é a concentração de potássio, $[K_{\Sigma}]$ é a concentração total de potássio, $[Ca]$ é a concentração de cálcio, $[Ca_{\Sigma}]$ é a concentração total de cálcio, $[H_{\Sigma}]$ é a concentração total de prótons e $[B_{\Sigma}]$ é um complexo da concentração total.

Alguns modelos de circuitos elétricos equivalentes para geração e propagação de sinais elétricos em plantas serão apresentados a seguir. Nestes modelos os sinais se propagam ao longo de circuitos elétricos e a maioria deles consistem em três elementos básicos: resistor, capacitor e bateria.

O capacitor é um componente elétrico usado para armazenar energia elétrica, ele é constituído por um isolante (dielétrico) entre dois condutores que são chamados de placas, a diferença de potencial elétrico entre as placas é representado por V . Quando o capacitor está carregado as suas placas possuem o mesmo valor absoluto de carga q , mas com sinais contrários ($+q$ e $-q$). A carga de um capacitor é o valor absoluto de uma das suas placas, e ela é proporcional a diferença de potencial elétrico (V), ou seja,

$$q = CV, \quad (12)$$

onde C é a constante de proporcionalidade denominada de capacitância (F) do capacitor, o seu valor depende da geometria do capacitor. A capacitância é a medida da capacidade de armazenar energia de um capacitor.

O resistor é um componente elétrico que tem a capacidade de se opor (denominada resistência) a passagem de corrente elétrica, mesmo quando é aplicada uma diferença de potencial. A resistência (Ω) é definida como a razão entre a diferença de potencial elétrico pela corrente, (Lei de Ohm),

$$R = \frac{V}{i}, \quad (13)$$

onde i é a corrente elétrica (A), que é o movimento de cargas entre diferentes pontos de um circuito elétrico.

A bateria, também chamada de gerador ou fonte de tensão, é responsável por fornecer energia para os circuitos elétricos, promovendo uma movimentação dos íons que geram uma diferença de potencial nos capacitores. Nos modelos apresentados nesta dissertação as baterias serão as funções de eletroestimulação.

A ligação destes componentes elétricos formando pelo menos um caminho fechado para a corrente constituem um circuito elétrico, mas ele também pode apresentar outros elementos como diodos e interruptores.

No trabalho de (HEDRICH; SALVADOR-RECATALÀ; DREYER, 2016) é feita uma analogia da propagação de sinais elétricos em animais e nas plantas. Na planta, este transporte é feito através do floema, e é transmitido através de canais de íons específicos, propondo que o floema possa ser um fio elétrico para o fluxo de informações a longas distâncias. O circuito elétrico equivalente proposto pelos autores para o transporte de informações através do floema é ilustrado na Figura 3 (B).

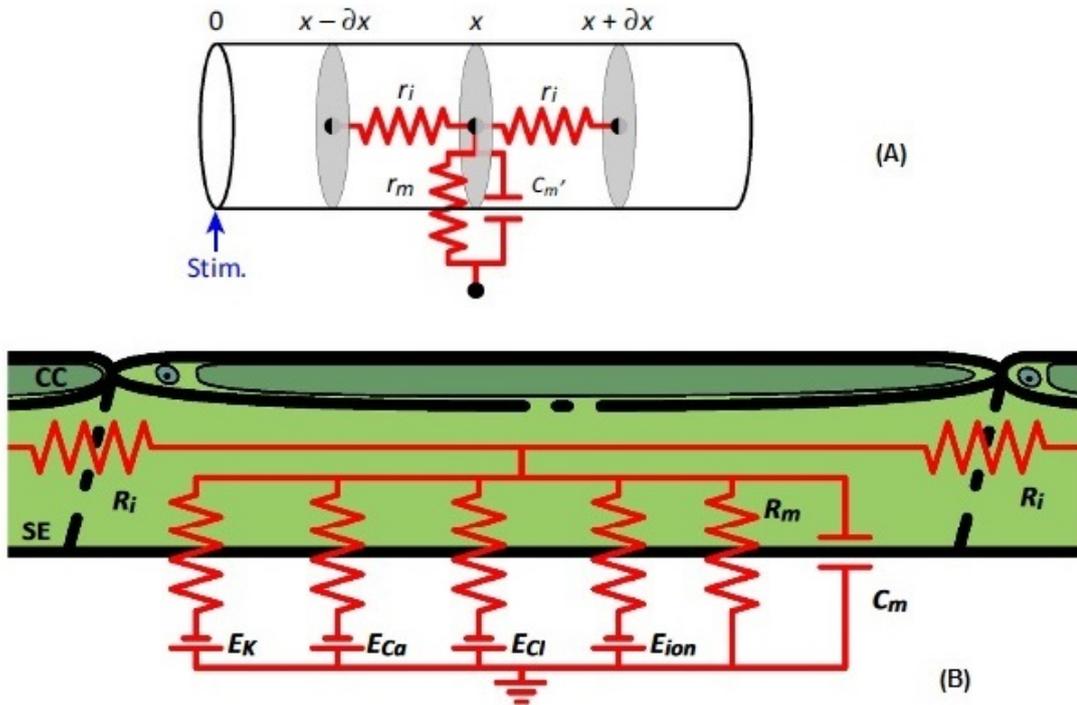


Figura 3: Anatomia considerada para o floema como a de um cabo (A), onde $r_i [\Omega m^{-1}]$ é a resistência interna na direção axial por unidade de comprimento e $C_m' [F m^{-1}]$ é a capacitância da superfície de uma fatia do cabo por unidade de comprimento e 'Stim' é a eletroestimulação. Circuito elétrico equivalente para o transporte de informações através da membrana e do floema (B). Fonte: adaptado de (HEDRICH; SALVADOR-RECATALÀ; DREYER, 2016)

Neste modelo de circuito elétrico equivalente, E_k , E_{Ca} , E_{Cl} são respectivamente as baterias de potássio, cálcio e cloro para o transporte dos íons através da membrana, R_m e C_m são a resistência e a capacitância da membrana em um segmento de cabo, já que a anatomia de floema adotada é a de um cabo e R_i é a resistência interna do floema para o transporte destes íons.

O trabalho de (VOLKOV; FOSTER; MARKIN, 2010) propõe um circuito elétrico equivalente que explica os dados experimentais de abertura e fechamento das folhas da planta *Mimosa pudica* e apresenta sua modelagem matemática, comparando os dados experimentais com os obtidos do modelo. Mostrando que o circuito elétrico equivalente apresentou repostas bem próximas das observadas experimentalmente.

O modelo por eles proposto considera que o capacitor de capacitância C é descarregado ao longo do tempo por uma resistência R (Figura 5 (A)), sendo o logaritmo da tensão U da seguinte forma

$$\log_{10}U(t) = \log_{10}U_0 - \frac{t}{2,3\tau}, \quad (14)$$

onde U_0 é a tensão inicial do capacitor e τ é uma constante de tempo. A tensão do capacitor diminui exponencialmente, como ilustrado na Figura 4, sendo $U_0 = 1,5V$:

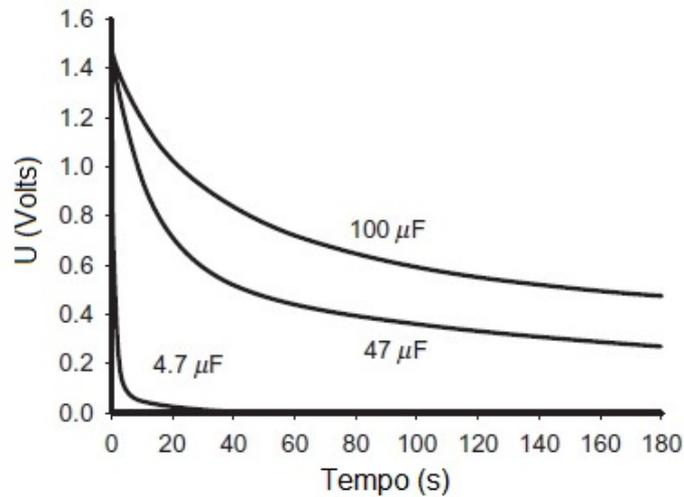


Figura 4: Dependência temporal de descarga do capacitor U . Fonte: adaptado de (VOLKOV; FOSTER; MARKIN, 2010).

O circuito equivalente proposto é ilustrado na Figura 5 (B).

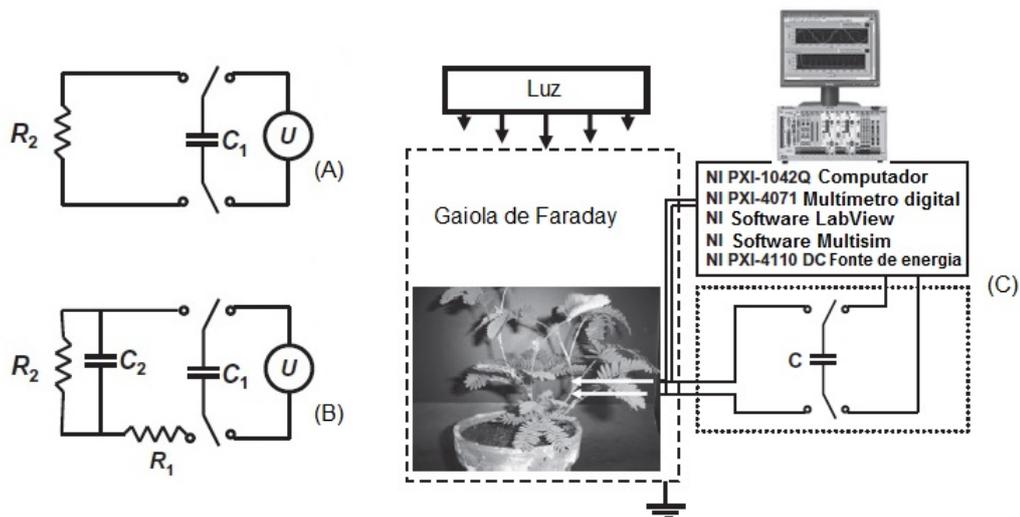


Figura 5: Circuito elétrico equivalente da descarga do capacitor (A), circuito elétrico equivalente para *Mimosa pudica* (B) e a configuração experimental (C). Fonte: adaptado (VOLKOV; FOSTER; MARKIN, 2010).

Neste circuito elétrico equivalente, C_1 é o capacitor carregado da fonte de tensão U , C_2 é a capacitância, R_1 e R_2 são as resistências. Eles consideraram que o capacitor C_1 foi carregado com um tensão inicial U_0 e depois o circuito foi fechado. Após o fechamento do circuito os potenciais elétricos U_1 e U_2 nos capacitores C_1 e C_2 são descritos pelas seguintes equações:

$$\begin{cases} C_1 \frac{dU_1}{dt} = -\frac{1}{R_1}(U_1 - U_2), \\ C_2 \frac{dU_2}{dt} = -\frac{1}{R_1}U_1 - \left(\frac{1}{R_1} + \frac{1}{R_2}\right)U_2, \end{cases} \quad (15)$$

com condições iniciais $U_1(0) = U_0$ e $U_2(0) = 0$. Adicionando os seguintes parâmetros

$$\theta_1 = R_1C_1, \quad \theta_2 = R_2C_2, \quad \theta_3 = R_2C_1, \quad (16)$$

onde θ_1 , θ_2 e θ_3 são parâmetros de tempo, já que

$$R = \frac{\text{Tensão elétrica}(V)}{\text{Corrente}(Ampere)} \quad e \quad C = \frac{\text{Carga armazenada}(Coulomb)}{\text{Tensão elétrica}(V)}, \quad (17)$$

sendo $Ampere = \frac{Coulomb}{s}$.

Substituindo os valores de (16) em (15) e fazendo algumas manipulações algébricas em (15), obtemos a seguinte equação diferencial ordinária de segunda ordem:

$$\theta_1\theta_2 \frac{d^2U_1}{dt^2} + (\theta_1 + \theta_2 + \theta_3) \frac{dU_1}{dt} + U_1 = 0. \quad (18)$$

Assim o valor de U_1 é obtido pela solução da equação (18), sendo ele

$$U_1 = A_1 e^{-\frac{t}{\tau_1}} + A_2 e^{-\frac{t}{\tau_2}}. \quad (19)$$

Onde

$$A_1 = U_0 \left[\frac{-\theta_1 + \theta_2 - \theta_3}{\sqrt{-4\theta_1\theta_2 + (\theta_1 + \theta_2 + \theta_3)^2}} + 1 \right], \quad (20)$$

$$A_2 = \left[\frac{\theta_1 - \theta_2 + \theta_3}{\sqrt{-4\theta_1\theta_2 + (\theta_1 + \theta_2 + \theta_3)^2}} + 1 \right], \quad (21)$$

$$\frac{1}{\tau_1} = \frac{\theta_1 + \theta_2 + \theta_3 + \sqrt{-4\theta_1\theta_2 + (\theta_1 + \theta_2 + \theta_3)^2}}{2\theta_1\theta_2}, \quad (22)$$

$$\frac{1}{\tau_2} = \frac{\theta_1 + \theta_2 + \theta_3 - \sqrt{-4\theta_1\theta_2 + (\theta_1 + \theta_2 + \theta_3)^2}}{2\theta_1\theta_2}. \quad (23)$$

Os resultados para três diferentes valores de capacitância C_1 , são apresentados na Figura 6 e 7, sendo as linhas tracejadas os valores obtidos experimentalmente e as linhas contínuas obtidas por simulação numérica. Para simulação foram utilizados os seguintes valores: $U_0 = 1,5V$ e $\theta_2 = 207,90s$ para os três diferentes valores de C_1 , para $C_1 = 100\mu F$: $\theta_1 = 54,2s$ e $\theta_3 = 166,92s$. Para $C_1 = 47\mu F$: $\theta_1 = 25,47s$ e $\theta_3 = 78,45s$. Para $C_1 = 4,7\mu F$: $\theta_1 = 2,54s$ e $\theta_3 = 7,84s$. Esses valores foram obtidos da equação (16) substituindo as seguintes constantes: $R_1 = 0,542M\Omega$, $C_2 = 124,552\mu F$ e $R_2 = 1,6692M\Omega$.

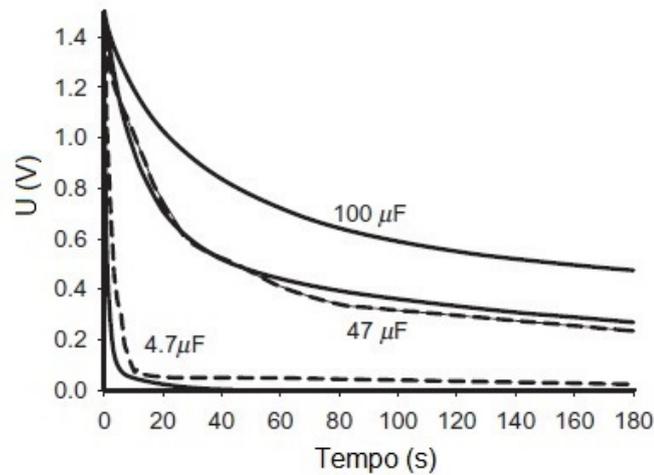


Figura 6: Valores obtidos experimentalmente (linha tracejada) e por simulação numérica (linha contínua). Fonte: adaptado de (VOLKOV; FOSTER; MARKIN, 2010).

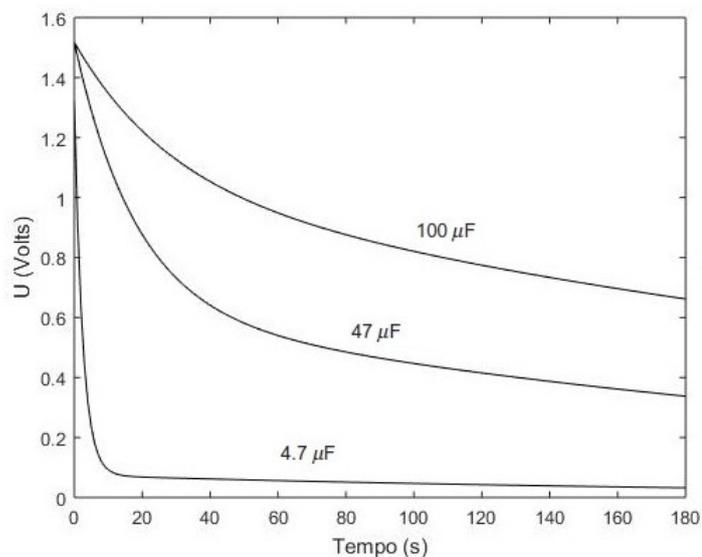


Figura 7: Valores obtidos por simulação numérica para os três valores de capacitância C_1 .

A Figura 6 e a Figura 7 mostram que para $C_1 = 100\mu F$ as simulações numéricas e os dados experimentais obtiveram o mesmo resultado, como pode ser observado na Figura 6 pelas linhas sobrepostas, para $C_1 = 47\mu F$ os resultados apresentam uma pequena diferença e para $C_1 = 4,7\mu F$ os resultados apresentam uma diferença maior de valores.

O modelo apresentado por (VOLKOV; SHTESSEL, 2016), propõe um modelo derivado da teoria do cabo, que originalmente é utilizado para propagação de sinais elétricos no axônio por Hodgkin e Rushton (HODGKIN; RUSHTON, 1946), é utilizado para descrever a dinâmica de propagação de sinais nas plantas.

O circuito elétrico equivalente que descreve a propagação de potenciais V_1, V_2, V_3 e V_4 ao longo de folhas e caules da *Aloe Vera* é apresentado na Figura 8.

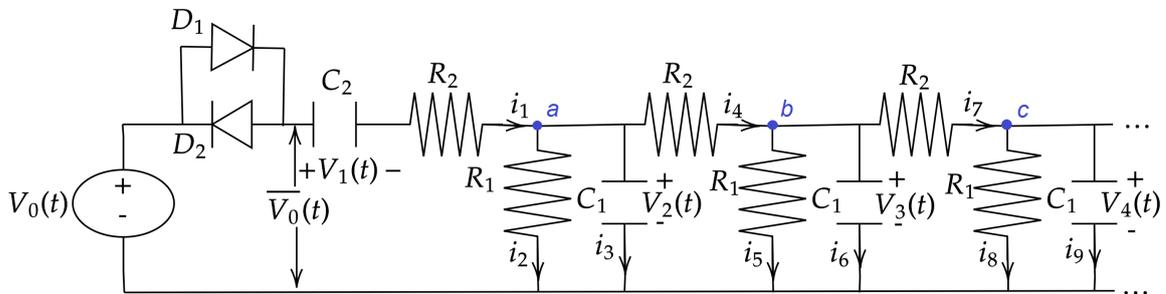


Figura 8: Circuito elétrico equivalente proposto por Volkov. Fonte: adaptado de (VOLKOV; SHTESSEL, 2016).

Na Figura 8, $V_0(t)$ é o potencial de estimulação, C_1 e C_2 são as capacitâncias, R_1 e R_2 a resistência da membrana e a resistência ao longo de uma folha ou caule, i_n para $n \in [1, 9]$ são as correntes, a, b e c são nós, D_1 e D_2 são diodos que constituem uma estrutura de banda morta e representam canais iônicos, já que eles permitem que a corrente passe com muito mais facilidade em um sentido do que no outro, sendo \bar{V}_0 uma função que define a propagação do potencial de estimulação, enquanto está abaixo do limiar de sensibilidade (ε) não há propagação, modelando os efeitos não lineares da seguinte forma

$$\bar{V}_0 = \begin{cases} 0, & \text{se } |V_0| \leq \varepsilon, \\ V_0, & \text{caso contrário,} \end{cases} \quad (24)$$

os efeitos não lineares causados pelos diodos, não são considerados na obtenção do modelo matemático apresentado por (VOLKOV; SHTESSEL, 2016).

Para obtenção do modelo matemático utiliza-se a Lei de corrente de Kirchhoff (HALLIDAY; RESNICK; WALKER, 2009). Assim, a soma das correntes do circuito elétrico apresentado na Figura 8, são descritas como

nó a:

$$i_1 = i_2 + i_3 + i_4, \quad (25)$$

nó b:

$$i_4 = i_5 + i_6 + i_7, \quad (26)$$

nó c:

$$i_7 = i_8 + i_9, \quad (27)$$

$$i_1 = C_2 \frac{dV_1}{dt}, \quad i_3 = C_1 \frac{dV_2}{dt}, \quad i_6 = C_1 \frac{dV_3}{dt}, \quad i_9 = C_1 \frac{dV_4}{dt}. \quad (28)$$

Da Lei de Ohm

$$i_2 = \frac{V_2}{R_1}, \quad i_5 = \frac{V_3}{R_1}, \quad i_8 = \frac{V_4}{R_1}, \quad (29)$$

e da Lei de tensão de Kirchhoff, a soma das tensões em qualquer caminho fechado de um circuito é sempre nula,

$$V_1 + i_1 R_2 + i_2 R_1 - V_0 = 0, \quad (30)$$

$$i_4 R_2 + i_5 R_1 - V_2 = 0, \quad (31)$$

$$i_7 R_2 + i_8 R_1 - V_3 = 0. \quad (32)$$

Substituindo os valores de i_7 e i_8 na equação (32), obtém-se

$$\left(\frac{V_4}{R_1} + C_1 \frac{dV_4}{dt} \right) R_2 + V_4 - V_3 = 0. \quad (33)$$

Assim,

$$\frac{dV_4}{dt} = \frac{1}{R_2 C_1} V_3 - \left(\frac{1}{R_1 C_1} + \frac{1}{R_2 C_1} \right) V_4. \quad (34)$$

Substituindo os valores de i_4 e i_5 na equação (31), obtém-se

$$\left(\frac{V_3}{R_1} + C_1 \frac{dV_3}{dt} + \frac{V_4}{R_1} + C_1 \frac{dV_4}{dt} \right) R_2 + V_3 - V_2 = 0. \quad (35)$$

Substituindo a equação (34) em (35), resulta em

$$\frac{dV_3}{dt} = \frac{1}{R_2 C_1} V_2 - \left(\frac{1}{R_1 C_1} + \frac{2}{R_2 C_1} \right) V_3 + \frac{1}{R_2 C_1} V_4. \quad (36)$$

Substituindo os valores de i_1 e i_2 na equação (30), obtém-se

$$V_1 + (i_2 + i_3 + i_4) R_2 + i_2 R_1 - V_0 = 0, \quad (37)$$

$$V_1 + \left(\frac{V_2}{R_1} + C_1 \frac{dV_2}{dt} + \frac{V_3}{R_1} + C_1 \frac{dV_3}{dt} + \frac{V_4}{R_1} + C_1 \frac{dV_4}{dt} \right) R_2 + V_2 - V_0 = 0. \quad (38)$$

Substituindo as equações (34) e (36) na equação (38), resulta que

$$\frac{dV_2}{dt} = -\frac{1}{R_2 C_1} V_1 - \left(\frac{1}{R_1 C_1} + \frac{2}{R_2 C_1} \right) V_2 + \frac{1}{R_2 C_1} V_3 + \frac{1}{R_2 C_1} V_0. \quad (39)$$

Da equação (28), tem-se que

$$C_2 \frac{dV_1}{dt} = i_2 + i_3 + i_4. \quad (40)$$

Substituindo os valores de i_2 , i_3 e i_4 , obtém-se

$$\frac{dV_1}{dt} = -\frac{1}{R_2 C_2} V_1 - \frac{1}{R_2 C_2} V_2 + \frac{1}{R_2 C_2} V_0. \quad (41)$$

Das equações (34), (36), (39) e (41) obtém-se o seguinte sistema de equações diferenciais ordinárias:

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dV_1}{dt} = -\frac{1}{R_2 C_2} V_1 - \frac{1}{R_2 C_2} V_2 + \frac{1}{R_2 C_2} V_0, \\ \frac{dV_2}{dt} = -\frac{1}{R_2 C_1} V_1 - \left(\frac{1}{R_1 C_1} + \frac{2}{R_2 C_1} \right) V_2 + \frac{1}{R_2 C_1} V_3 + \frac{1}{R_2 C_1} V_0, \\ \frac{dV_3}{dt} = \frac{1}{R_2 C_1} V_2 - \left(\frac{1}{R_1 C_1} + \frac{2}{R_2 C_1} \right) V_3 + \frac{1}{R_2 C_1} V_4, \\ \frac{dV_4}{dt} = \frac{1}{R_2 C_1} V_3 - \left(\frac{1}{R_1 C_1} + \frac{1}{R_2 C_1} \right) V_4. \end{array} \right. \quad (42)$$

O artigo apresenta resultados experimentais e simulações numéricas para três funções de eletroestimulação: função pulso retangular, função seno e função pulso triangular.

A função pulso retangular (também conhecida por função onda quadrada) é definida como

$$\varepsilon_n(t) = \begin{cases} 0, & t < a, \\ h, & a < t < b, \\ 0, & t > b, \end{cases} \quad (43)$$

com duração b , amplitude h e $a < b$.

A função pulso triangular é definida como

$$\varepsilon_n(t) = \begin{cases} t \frac{2h}{b}, & 0 \leq t < \frac{b}{2}, \\ -t \frac{2h}{b} + 2h, & \frac{b}{2} \leq t < b, \\ 0, & \text{outros valores de } t, \end{cases} \quad (44)$$

com duração b e amplitude h .

A função seno com amplitude ($|a|$), é definida por

$$\varepsilon(t) = a \text{ sen}(\omega t), \quad (45)$$

onde $\omega = 2\pi f$, e f é a frequência.

Simulações numéricas para o sistema de equações (42) foram feitas no *software* MATLAB utilizando o método de Runge-Kutta de quarta ordem com passo de 0,001 para eletroestimulação por função pulso retangular (43), 0,005 para eletroestimulação por função pulso triangular (44) e 0,002 para eletroestimulação por função seno ($V_0 = 2 \text{ sen} \left(\frac{\pi}{2} + 2\pi t \right)$), condições iniciais $V_n(0) = 0$ para $n \in [1, 4]$ e as seguintes constantes: $R_1 = 150K\Omega$, $R_2 = 86K\Omega$, $C_1 = 0,2 \cdot 10^{-9}K\Omega$ e $C_2 = 20 \cdot 10^{-9}K\Omega$, estes valores foram substituídos no sistema de equações (42) e multiplicados por 10^{-3} , os resultados das simulações numéricas são validados com os dados experimentais.

Os dados experimentais foram obtidos por eletrodos inseridos na folha da *Aloe Vera* com distância de 0,8 cm entre os eletrodos (Figura 9 (A)), as medições foram realizadas a 50.000 varreduras/s com um filtro passa-baixo a 25.000 varreduras/s.

Os resultados experimentais obtidos com a eletroestimulação por função pulso retangular, são apresentado na Figura 9 (B).

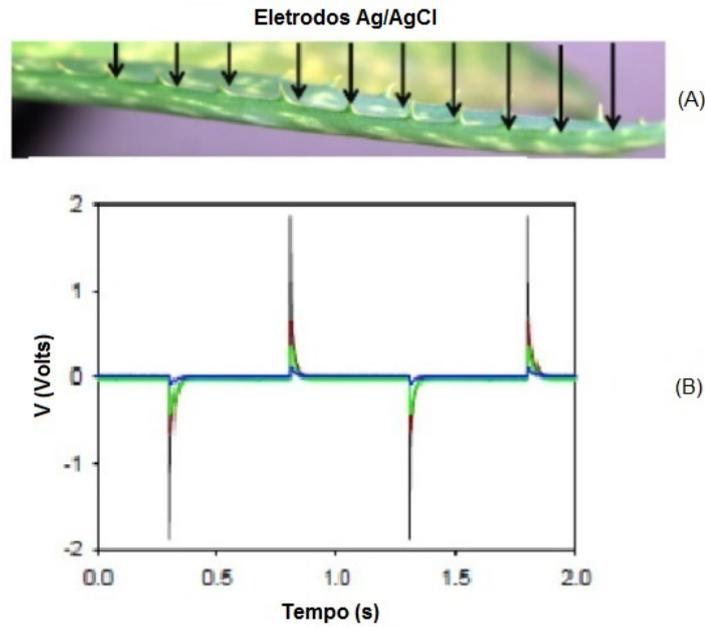


Figura 9: Configuração dos eletrodos Ag/AgCl inseridos na folha da *Aloe Vera* para obtenção dos dados experimentais (A). Diferença dos potenciais V_n para $n \in [1, 4]$ entre os eletrodos induzido por pulso retangular de $\pm 2V$. Fonte: adaptado de (VOLKOV; SHTESSEL, 2016).

Para eletroestimulação com a função pulso retangular (43), os resultados obtidos via simulação numérica para os potenciais são apresentados na Figura 10.

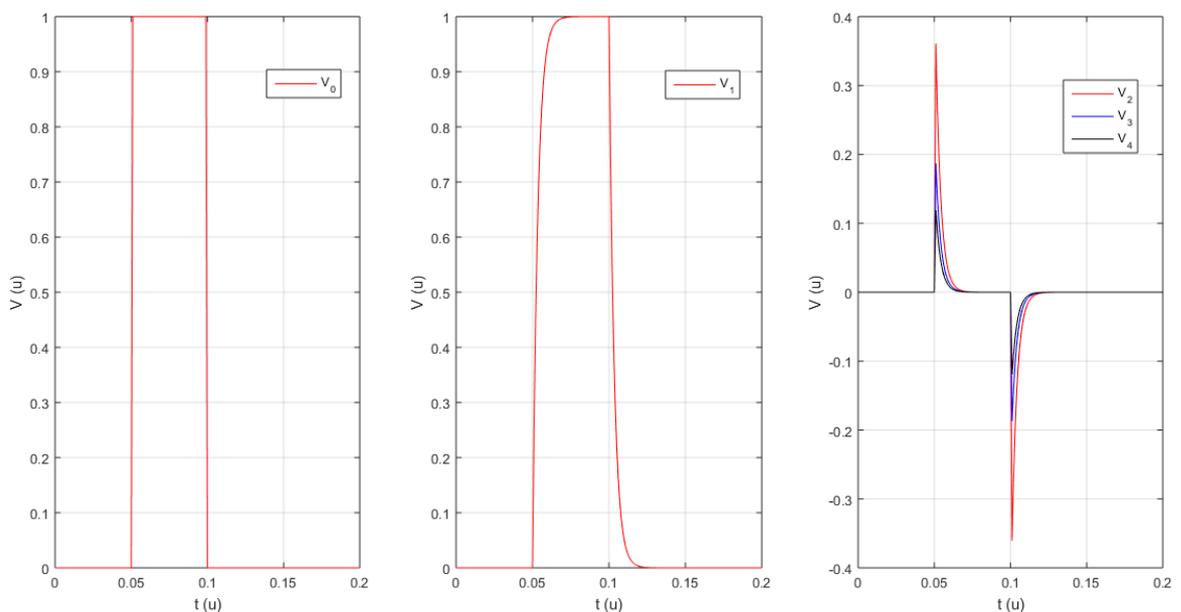


Figura 10: Eletroestimulação por função pulso retangular (V_0) com duração 0,05 e amplitude 1, e os resultados obtidos para os potenciais V_1 , V_2 , V_3 e V_4 (sendo u uma unidade arbitrária).

A Figura 10, mostra que o modelo de circuito elétrico equivalente estimulado por função pulso retangular suporta bem a dinâmica de sinalização elétrica apresentando um decaimento exponencial das amplitudes dos potenciais, conforme foi observado experimentalmente para *Aloe vera* (Figura 9 (B)), sendo que V_1 tem comportamento similar ao da função de eletroestimulação.

Os dados experimentais obtidos para eletroestimulação por pulso triangular (44), são apresentados na Figura 11.

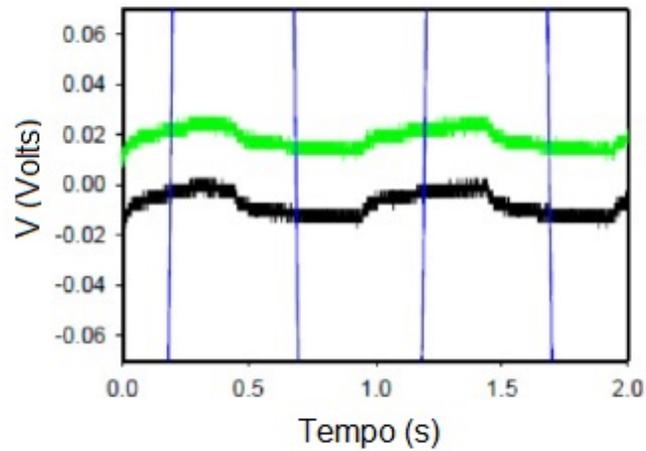


Figura 11: Diferença de potencial (V) entre os eletrodos Ag/AgCl inseridos na folha da *Aloe vera* induzida por pulso triangular de $\pm 2V$. Fonte: adaptado de (VOLKOV; SHTESSEL, 2016).

Para eletroestimulação com função pulso triangular (44), os resultados obtidos por simulação numérica para os potenciais são apresentados na Figura 12.

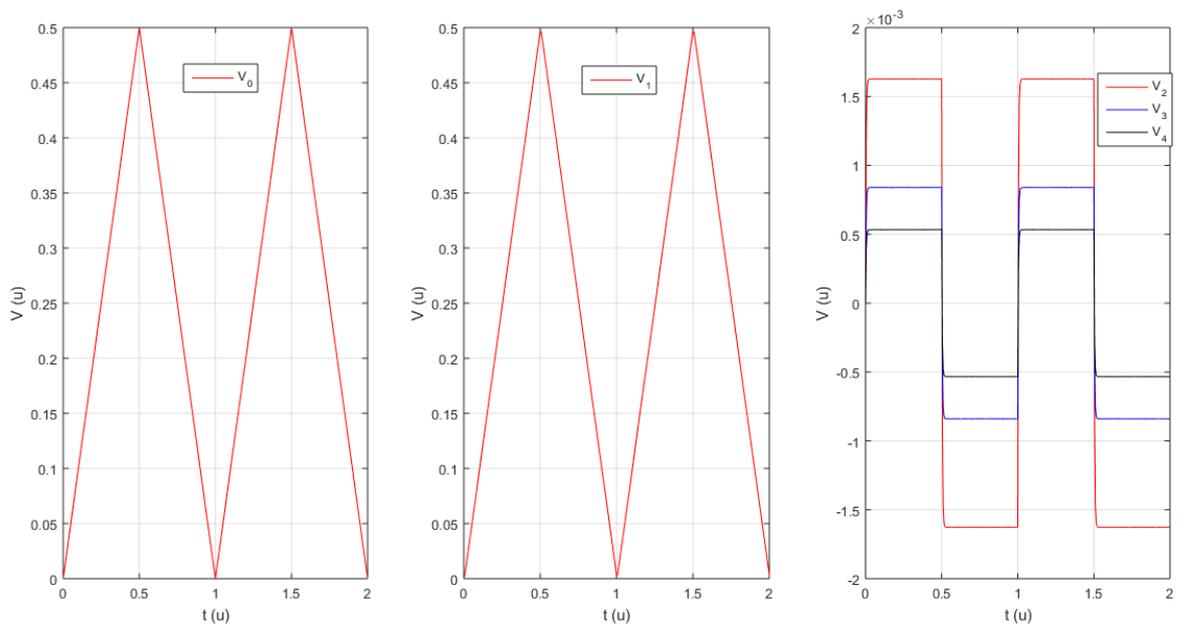


Figura 12: Eletroestimulação por função pulso triangular (V_0) com duração 1 e amplitude 0,5, e os resultados obtidos para os potenciais V_1 , V_2 , V_3 e V_4 (sendo u uma unidade arbitrária).

A Figura 12, mostra que o resultado obtido para V_1 não apresentou nenhuma diferença em relação a função de eletroestimulação (V_0). E os valores obtidos para V_2 , V_3 e V_4 via estimulação por função pulso triangular são próximos aos obtidos experimentalmente apresentados na Figura 11.

Os dados experimentais obtidos para eletroestimulação por onda senoidal (45) são apresentados na Figura 13.

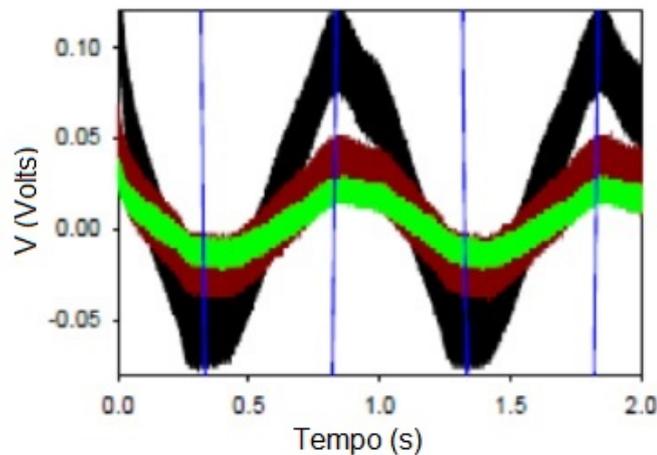


Figura 13: Diferença potencial (V) entre os eletrodos Ag/AgCl inseridos na folha da *Aloe vera* induzida por onda senoidal de $\pm 2V$. Fonte: adaptado de (VOLKOV; SHTESSEL, 2016).

Para eletroestimulação por função seno (45), os resultados obtidos por simulação numérica para os potenciais são apresentados na Figura 14.

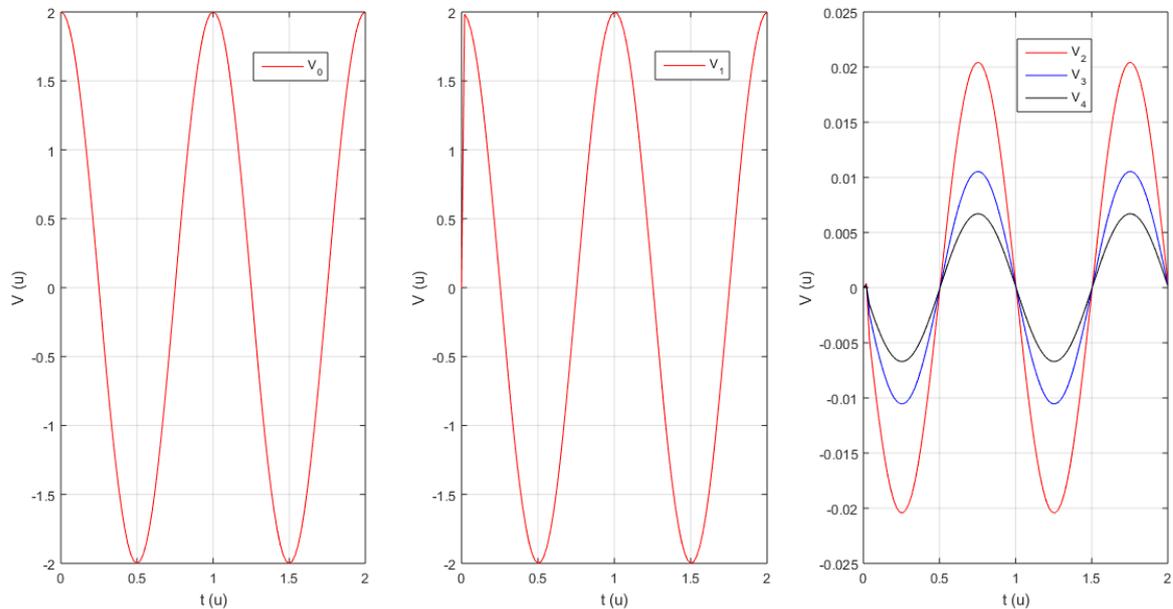


Figura 14: Eletroestimulação por função seno ($V_0 = 2\text{sen}(\frac{\pi}{2} + 2\pi t)$) e os resultados obtidos para os potenciais V_1 , V_2 , V_3 e V_4 (sendo u uma unidade arbitrária).

O resultado obtido por simulação numérica para V_1 (Figura 14) também apresentou um comportamento similar ao da função de eletroestimulação. Ela também mostra uma mudança de fase de 90° na propagação para V_2 , V_3 e V_4 em relação a função de eletroestimulação, mostrando assim que a *Aloe Vera* possui diferenciadores elétricos e os seus comportamentos são suportados pelos dados experimentais apresentados na Figura 13.

As simulações numéricas do modelo de circuito elétrico equivalente proposto para *Aloe Vera* apresentou resultados próximos aos obtidos experimentalmente, mostrando que uso destes modelos pode ser uma boa alternativa para experimentos nesta planta, já que eles podem ser feito em um computador de forma muito mais rápida do que um experimento com a planta real.

1.3 Objetivos

O objetivo geral deste trabalho é modelar matematicamente circuitos elétricos equivalentes com eletroestimulação em plantas.

Os objetivos específicos são:

- Estudar modelos matemáticos de potencial de ação e sinais elétricos em plantas existentes na literatura;
- Propor uma modificação no modelo matemático de (VOLKOV; SHTESSEL, 2016);
- Propor um novo modelo matemático de circuito equivalente para sinais elétricos numa célula de planta;
- Aplicar a teoria de controle a fim de representar a ação das bombas eletrogênicas presentes na membrana celular;
- Apresentar simulações computacionais dos modelos matemáticos propostos.

2 PROPOSTAS DE MODELOS MATEMÁTICOS DE CIRCUITOS EQUIVALENTES PARA SINAIS ELÉTRICOS EM PLANTAS

Neste capítulo serão apresentadas: uma alteração dos valores das capacitâncias do modelo matemático proposto por (VOLKOV; SHTESSEL, 2016) e uma proposta de um modelo matemático de circuito elétrico equivalente para sinais elétricos em plantas.

2.1 Modificação do Modelo de Volkov e Sthessel (2016)

No modelo proposto por (VOLKOV; SHTESSEL, 2016), equação (42) as capacitâncias C_1 e C_2 são constantes, mas como elas são equivalentes aos canais pelos quais os íons passam, e visto que esta passagem varia de acordo com os potenciais de ambos os lados da membrana, propõe-se uma variação nestas capacitâncias para que elas variem com os seus potenciais $|V_n|$, da seguinte forma

$$\begin{aligned} C_1 &= C_{01} \left(2 - e^{\frac{-|V_1|}{V_{01}}} \right), \\ C_2 &= C_{02} \left(2 - e^{\frac{-|V_3|}{V_{02}}} \right), \\ C_3 &= C_{03} \left(2 - e^{\frac{-|V_4|}{V_{03}}} \right), \\ C_4 &= C_{04} \left(2 - e^{\frac{-|V_1|}{V_{04}}} \right), \end{aligned} \tag{46}$$

onde C_{01} , C_{02} , C_{03} , C_{04} , V_{01} , V_{02} , V_{03} e V_{04} são constantes físicas positivas. O valor da capacitância cresce de acordo com o valor do potencial de forma sutil. Esse crescimento é regulado pela constante V_{0n} ($n = 1, \dots, 4$). Quando $V_{0n} \rightarrow \infty$, $C_n \rightarrow C_{0n}$ é constante e recobrimos o modelo original. Quando $V_{0n} \rightarrow 0$, $C_n \rightarrow 2C_{0n}$, o valor da capacitância é dobrado.

Os valores das capacitâncias C_n com $n \in [1, 4]$ possuem o comportamento exponencial, como ilustrado na Figura 15.

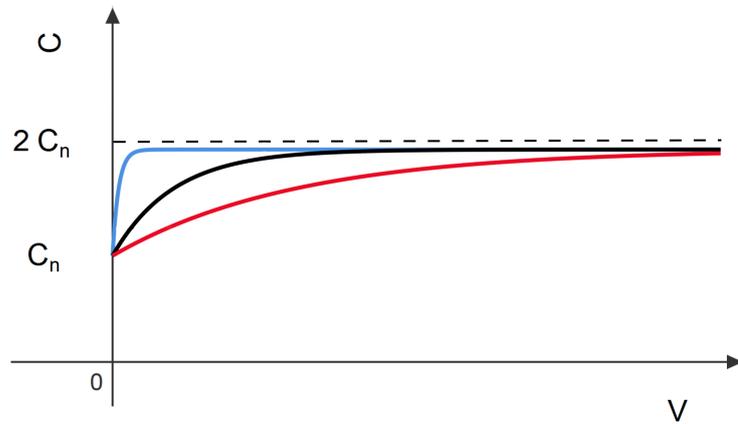


Figura 15: Representação do comportamento dos valores das capacitâncias C_n com $n \in [1, 4]$, sendo em azul quando os valores $V_{0n} \rightarrow 0$, vermelho quando os valores $V_{0n} \rightarrow \infty$, e em preto o caso intermediário.

O circuito elétrico equivalente para esta alteração dos valores das capacitâncias é da forma

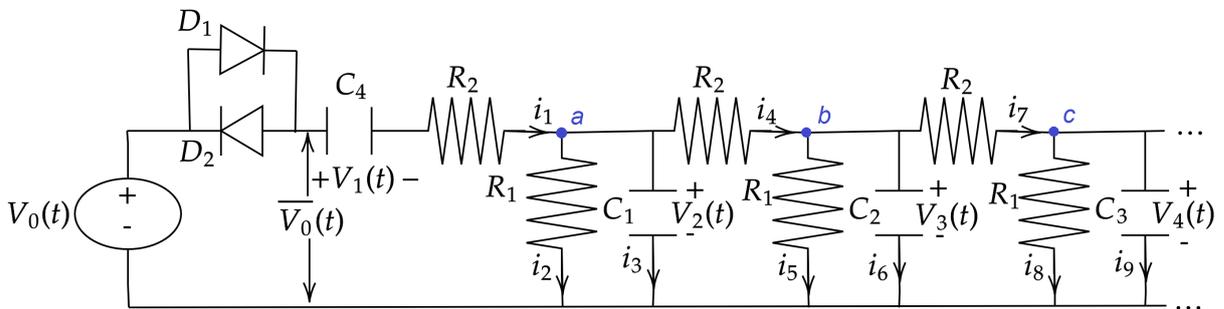


Figura 16: Alteração das capacitâncias do circuito elétrico equivalente para *Aloe Vera*.
Fonte: adaptado de (VOLKOV; SHTESSEL, 2016).

Do circuito elétrico equivalente apresentado na Figura 16, obtemos o seguinte sistema de equações diferenciais ordinárias:

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dV_1}{dt} = \frac{1}{\left(2 - e^{\frac{-|V_1|}{V_{04}}}\right)} \left(\frac{V_0}{R_2 C_{04}} - \frac{V_1}{R_2 C_{04}} - \frac{V_2}{R_2 C_{04}} \right), \\ \frac{dV_2}{dt} = \frac{1}{\left(2 - e^{\frac{-|V_2|}{V_{01}}}\right)} \left(\frac{V_0}{R_2 C_{01}} - \frac{V_1}{R_2 C_{01}} - V_2 \left(\frac{2}{R_2 C_{01}} + \frac{1}{R_1 C_{01}} \right) + \frac{V_3}{R_2 C_{01}} \right), \\ \frac{dV_3}{dt} = \frac{1}{\left(2 - e^{\frac{-|V_3|}{V_{02}}}\right)} \left(\frac{V_2}{R_1 C_{02}} - V_3 \left(\frac{2}{R_2 C_{02}} + \frac{1}{R_1 C_{02}} \right) + \frac{V_4}{R_2 C_{02}} \right), \\ \frac{dV_4}{dt} = \frac{1}{\left(2 - e^{\frac{-|V_4|}{V_{03}}}\right)} \left(\frac{V_3}{R_2 C_{03}} - V_4 \left(\frac{1}{R_2 C_{03}} + \frac{1}{R_1 C_{03}} \right) \right). \end{array} \right. \quad (47)$$

Os resultados das simulações numéricas do sistema de equações (47), com as mesmas funções de eletroestimulação, os mesmos valores de resistência e condições iniciais apresentados em (VOLKOV; SHTESSEL, 2016), $V_{0n} = 1$ para $n = [1, 4]$, $C_{01} = C_{03} = 0, 2 \cdot 10^{-9} F$, $C_{02} = C_{04} = 20 \cdot 10^{-9} F$, são apresentadas a seguir:

Para eletroestimulação por função pulso retangular, equação (43), tem-se:

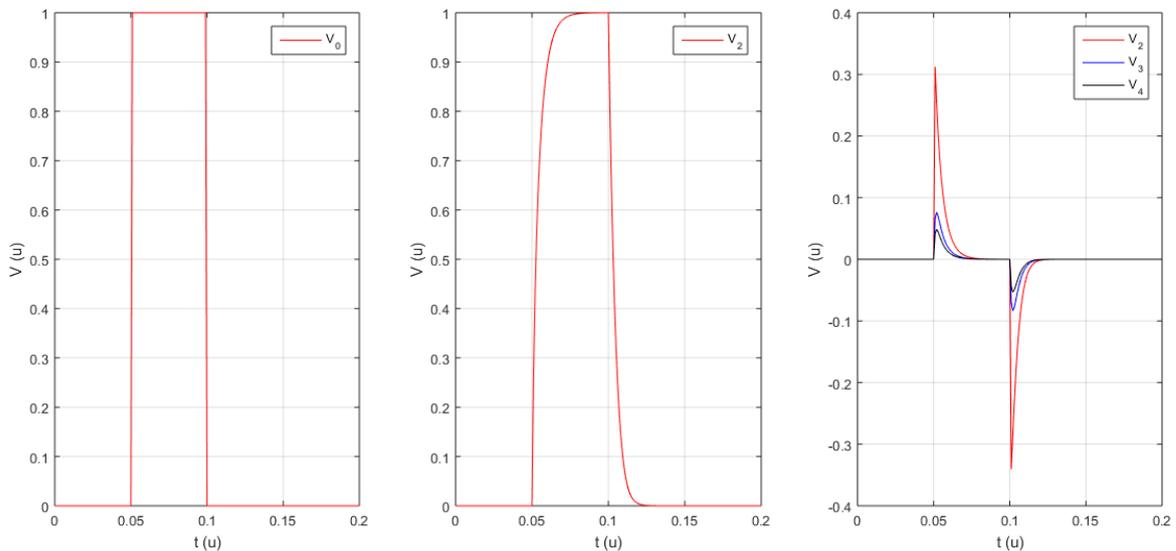


Figura 17: Função de eletroestimulação pulso retangular (V_0) e os resultados obtidos para os potenciais V_1 , V_2 , V_3 e V_4 (sendo u uma unidade arbitrária).

A alteração da capacitância no modelo apresentado por (VOLKOV; SHITESSEL, 2016) não apresentou grandes mudanças em termos qualitativos nos resultados quando estimulados por função pulso, apenas uma pequena diminuição na amplitude de V_2 , V_3 e V_4 como mostra a Figura 17.

Para eletroestimulação por função pulso triangular, equação (44), tem-se:

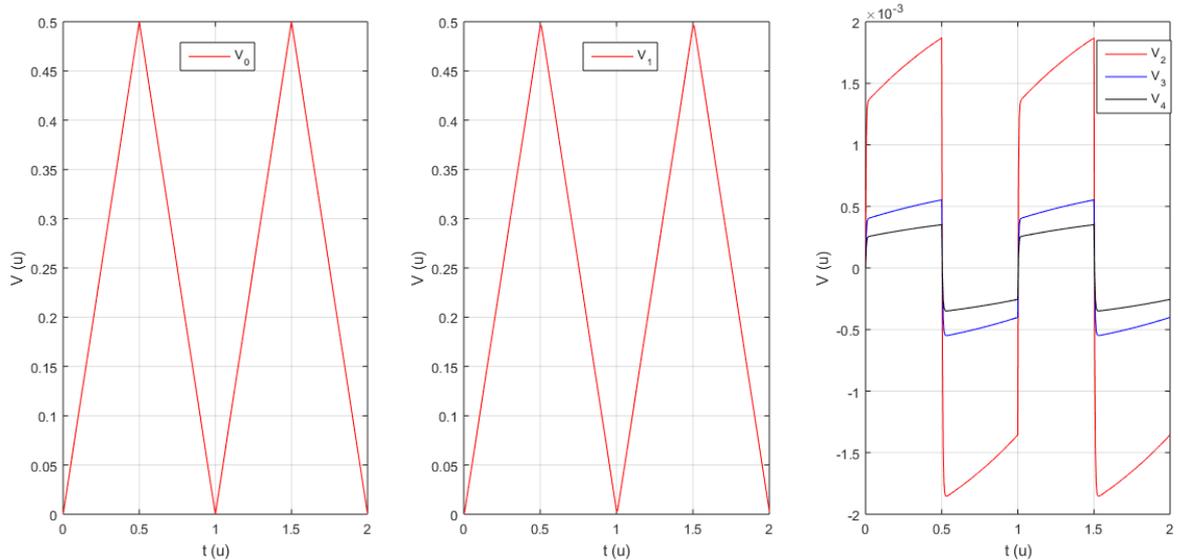


Figura 18: Função de eletroestimulação pulso triangular (V_0) e os resultados obtidos para os potenciais V_1 , V_2 , V_3 e V_4 (sendo u uma unidade arbitrária).

A Figura 18 mostra uma diferença nos resultados de V_2 , V_3 e V_4 em relação a Figura 12, devido a alteração das capacitâncias, fazendo os potenciais demorarem um pouco mais a atingir o máximo e depois decair para o valor mínimo quase que instantaneamente, mas com resultados qualitativamente semelhantes.

Para eletroestimulação por função seno, equação (45), tem-se:

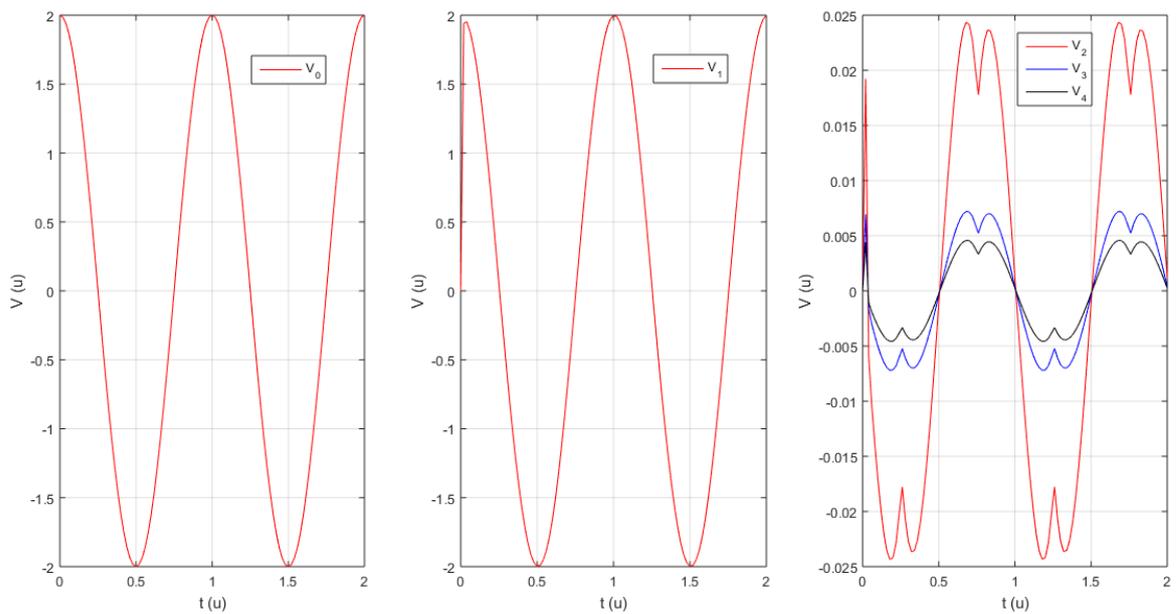


Figura 19: Eletroestimulação por função seno (V_0) e os resultados obtidos para os potenciais V_1 , V_2 , V_3 e V_4 (sendo u uma unidade arbitrária).

A Figura 19 apresenta uma diferença nos resultados de V_2 , V_3 e V_4 quando comparados com a Figura 16, devido ao comportamento do capacitor, que tem uma liberação lenta de carga e também apresentou uma mudança de fase de 90° em relação a função de eletroestimulação.

Em termos qualitativos os resultados da alteração dos valores das capacitâncias do modelo foram semelhantes ao do modelo original para as três simulações. Para as diferentes funções de eletroestimulação, o potencial V_1 apresentou comportamento similar aos das funções de eletroestimulação V_0 , mostrando que as alterações no modelo não afetaram essa característica que foi observada nas simulações do artigo de (VOLKOV; SHTESSEL, 2016). O resultados dos potenciais V_2 , V_3 e V_4 também se mantiveram semelhantes aos do modelo com as capacitâncias constantes, mostrando que a forma de descarga no capacitor escolhida não apresenta grande influência nas trajetórias dos potenciais.

2.2 Proposta de circuito equivalente para o sinal elétrico numa célula de planta

Baseado nos modelos de circuitos elétricos equivalentes apresentados anteriormente e da teoria do cabo, propomos um modelo de circuito elétrico equivalente para geração e propagação de sinais elétricos entre o meio interno e externo das células de uma planta. Esse modelo é composto por capacitores C_n 's, resistores R_n 's e potenciais de eletroestimulação ε_n 's, e considera um canal iônico formado por três subcanais, que na média, irá representar um valor amostral da membrana celular. O circuito elétrico equivalente modela o fluxo iônico entre os dois lados da membrana considerando apenas as cargas dos íons.

A membrana celular é seletiva e apresenta uma resistência a passagem de alguns íons pelos canais, modelada por uma resistência elétrica R_n , como a membrana é composta por um material dielétrico os subcanais terão comportamento como o de um capacitor de placas paralelas C_n e os potenciais de eletroestimulação ε_n podem representar estímulos externos na planta ou serem responsáveis pelo transporte ativo de alguns espécimes iônicos, o subíndice indica os íons considerados, sendo $n = Ca^{2+}, K^+$ e Cl^- .

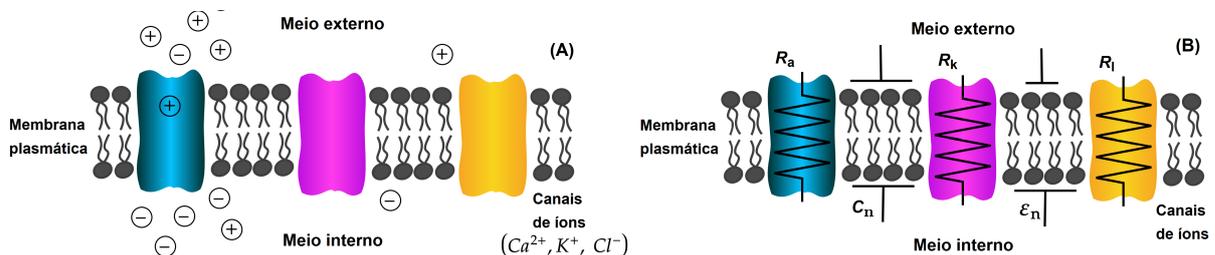


Figura 20: Representação pictórica da seção transversal da membrana celular. A figura (A) ilustra as cargas dos íons que podem atravessar essa membrana e a figura (B) os componentes em termos de circuito elétrico.

Traduzindo a representação pictórica, mostrada na Figura 20, para um modelo físico, o circuito elétrico equivalente a essa figura é apresentado na Figura 21, onde os resistores R_n e os capacitores C_n são considerados em série. Neste modelo, medimos como o sistema responde aos potenciais de eletroestimulação ε_n por meio dos potenciais V_n criados nos capacitores C_n , as correntes iônicas são geradas pelo fluxo de íons entre os dois lados da membrana.

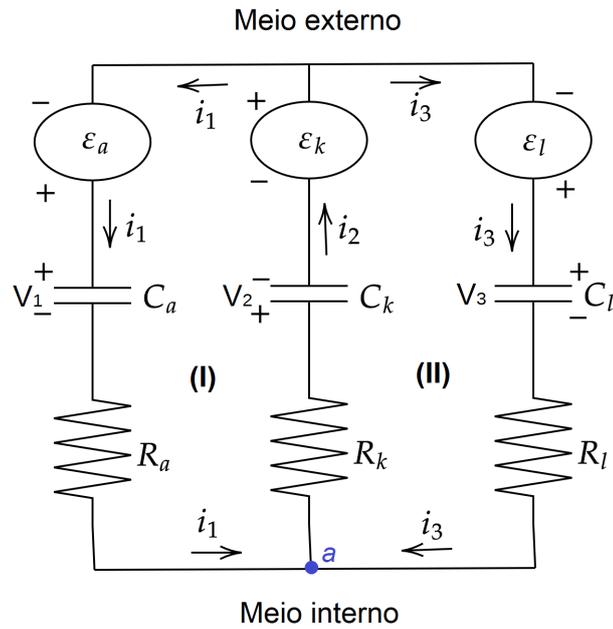


Figura 21: Circuito elétrico proposto para a eletroestimulação da membrana celular.

A partir da Figura 21, notamos que o circuito é composto por duas malhas fechadas denominadas (I) e (II). Da relação dos capacitores ideais, tem-se para as correntes

$$i_1 = C_a \frac{dV_1}{dt}, \quad i_2 = C_k \frac{dV_2}{dt}, \quad i_3 = C_l \frac{dV_3}{dt}, \quad (48)$$

onde C_a , C_k e C_l são as capacitâncias para o cálcio, potássio e cloro respectivamente.

Pela Lei de corrente de Kirchhoff, (HALLIDAY; RESNICK; WALKER, 2009), onde a soma das correntes que entra em um nó é igual a soma das correntes que sai desse mesmo nó, tem-se para o nó a:

$$i_2 = i_1 + i_3. \quad (49)$$

Substituindo os valores i_1 , i_2 e i_3 de (48) em (49), tem-se

$$C_l \frac{dV_3}{dt} = C_k \frac{dV_2}{dt} - C_a \frac{dV_1}{dt}, \quad (50)$$

$$V_3 = \frac{C_k}{C_l} V_2 - \frac{C_a}{C_l} V_1. \quad (51)$$

Pela Lei de tensão de Kirchhoff, em que a soma da queda de potencial em uma malha fechada é igual a zero, temos da malha (I)

$$\varepsilon_a - V_1 - i_1 R_a - i_2 R_k - V_2 + \varepsilon_k = 0, \quad (52)$$

e da malha (II)

$$\varepsilon_l - V_3 - i_3 R_l - i_2 R_k - V_2 + \varepsilon_k = 0, \quad (53)$$

onde ε_a , ε_k e ε_l são os potenciais de estimulação, R_a , R_k e R_l são as resistências para o cálcio, cloro e potássio respectivamente.

Isolando i_2 na equação (52) e $R_k i_2$ na equação (53), depois subtraindo as equações, obtém-se

$$\varepsilon_a - V_1 - i_1 R_a = \varepsilon_l - V_3 - i_3 R_l. \quad (54)$$

Substituindo os valores de V_3 e i_3 , tem-se

$$\varepsilon_a - V_1 - i_1 R_a = \varepsilon_l - \left(\frac{C_k}{C_l} V_2 - \frac{C_a}{C_l} V_1 \right) - (i_2 - i_1) R_l, \quad (55)$$

$$\varepsilon_a - V_1 - \varepsilon_l + \frac{C_k}{C_l} V_2 - \frac{C_a}{C_l} V_1 + \frac{R_l}{R_k} \varepsilon_a - V_1 \frac{R_l}{R_k} - V_2 \frac{R_l}{R_k} + \varepsilon_k \frac{R_l}{R_k} = i_1 \left(R_l + R_a + R_a \frac{R_l}{R_k} \right), \quad (56)$$

$$\varepsilon_a - V_1 - \varepsilon_l + \frac{C_k}{C_l} V_2 - \frac{C_a}{C_l} V_1 + \frac{R_l}{R_k} \varepsilon_a - V_1 \frac{R_l}{R_k} - V_2 \frac{R_l}{R_k} + \varepsilon_k \frac{R_l}{R_k} = \frac{dV_1}{dt} C_a \left(R_l + R_a + R_a \frac{R_l}{R_k} \right). \quad (57)$$

Substituindo $R_A = R_l + R_a + R_a \frac{R_l}{R_k}$, a equação (57) resulta em

$$\varepsilon_a - V_1 - \varepsilon_l + \frac{C_k}{C_l} V_2 - \frac{C_a}{C_l} V_1 + \frac{R_l}{R_k} \varepsilon_a - V_1 \frac{R_l}{R_k} - V_2 \frac{R_l}{R_k} + \varepsilon_k \frac{R_l}{R_k} = R_A C_a \frac{dV_1}{dt}. \quad (58)$$

Da equação (58), tem-se

$$\frac{dV_1}{dt} = \frac{1}{C_a R_A} \left[\varepsilon_a \left(1 + \frac{R_l}{R_k} \right) - \varepsilon_l + \varepsilon_k \frac{R_l}{R_k} - V_1 \left(1 + \frac{C_a}{C_l} + \frac{R_l}{R_k} \right) - V_2 \left(\frac{R_l}{R_k} - \frac{C_k}{C_l} \right) \right]. \quad (59)$$

Agora isolando i_1 na equação (52), tem-se

$$i_1 = \frac{1}{R_a} (\varepsilon_a - V_1 - i_2 R_k - V_2 + \varepsilon_k). \quad (60)$$

Substituindo os valores de V_3 e i_3 na equação (53), obtém-se

$$(R_k - R_l) i_2 = \varepsilon_l - \frac{C_k}{C_l} V_2 + \frac{C_a}{C_l} V_1 + i_1 R_l - V_2 + \varepsilon_k. \quad (61)$$

Substituindo (60) em (61), obtém-se

$$\left(R_k - R_l + R_k \frac{R_l}{R_a} \right) i_2 = \varepsilon_a \frac{R_l}{R_a} + \varepsilon_l + \varepsilon_k \left(\frac{R_l}{R_a} + 1 \right) - V_1 \left(\frac{R_l}{R_a} - \frac{C_a}{C_l} \right) - V_2 \left(1 + \frac{R_l}{R_a} + \frac{C_k}{C_l} \right). \quad (62)$$

Substituindo $R_B = R_k + R_l + R_k \frac{R_l}{R_a}$ e $i_2 = C_k \frac{dV_2}{dt}$, em (62) tem-se que

$$\varepsilon_a \frac{R_l}{R_a} + \varepsilon_l + \varepsilon_k \left(\frac{R_l}{R_a} + 1 \right) - V_1 \left(\frac{R_l}{R_a} - \frac{C_a}{C_l} \right) - V_2 \left(1 + \frac{R_l}{R_a} + \frac{C_k}{C_l} \right) = R_B C_k \frac{dV_2}{dt}. \quad (63)$$

Da equação (63), tem-se

$$\frac{dV_2}{dt} = \frac{1}{C_k R_B} \left[\varepsilon_a \frac{R_l}{R_a} + \varepsilon_l + \varepsilon_k \left(\frac{R_l}{R_a} + 1 \right) - V_1 \left(\frac{R_l}{R_a} - \frac{C_a}{C_l} \right) - V_2 \left(1 + \frac{R_l}{R_a} + \frac{C_k}{C_l} \right) \right]. \quad (64)$$

Das equações (59) e (64), obtém-se o seguinte sistema de equações diferenciais ordinárias de primeira ordem:

$$\begin{cases} \frac{dV_1}{dt} = \frac{1}{C_a R_A} \left[\varepsilon_a \left(1 + \frac{R_l}{R_k} \right) - \varepsilon_l + \varepsilon_k \frac{R_l}{R_k} - V_1 \left(1 + \frac{C_a}{C_l} + \frac{R_l}{R_k} \right) - V_2 \left(\frac{R_l}{R_k} - \frac{C_k}{C_l} \right) \right], \\ \frac{dV_2}{dt} = \frac{1}{C_k R_B} \left[\varepsilon_a \frac{R_l}{R_a} + \varepsilon_l + \varepsilon_k \left(\frac{R_l}{R_a} + 1 \right) - V_1 \left(\frac{R_l}{R_a} - \frac{C_a}{C_l} \right) - V_2 \left(1 + \frac{R_l}{R_a} + \frac{C_k}{C_l} \right) \right]. \end{cases} \quad (65)$$

A partir do sistema de equações (65) calculados os potenciais V_1 e V_2 , o potencial V_3 é diretamente obtido de (51). Os potenciais de eletroestimulação $\varepsilon_n(t)$ serão considerados com o disparo do pulso no mesmo instante de tempo, com mesma duração e mesma intensidade, a fim de facilitar a interpretação de como os potenciais V_n respondem. As funções de eletroestimulação que serão utilizadas são: função pulso retangular (43), função pulso triangular (44) e função seno (45), a escolha destas funções se dá pela comum utilização delas nos trabalhos existentes na literatura. O ruído branco também será acrescentado a estas três diferentes funções, a fim observar como o modelo se comporta quando estimulado por sinal com ruído.

Simulações numéricas para o sistema de equações (65) e da equação (51) foram feitas no *software* MATLAB utilizando o método de Runge-Kutta de quarta ordem, com condição inicial $V_n(0) = 0$ para $n \in [1, 3]$ e as constantes: $R_a = 86$, $R_l = 150$, $R_k = 92$, $C_a = 0,2 \cdot 10^{-3}$, $C_l = 20 \cdot 10^{-3}$ e $C_k = 20 \cdot 10^{-3}$ esses valores foram baseados nos valores tomados por (VOLKOV; SHTESSEL, 2016). Os resultados das simulações serão apresentados em unidade arbitrária (u).

A eletroestimulação por função pulso retangular de duração 0,01 e amplitude 1, equação (43), com o passo de 0,0001, tem-se:

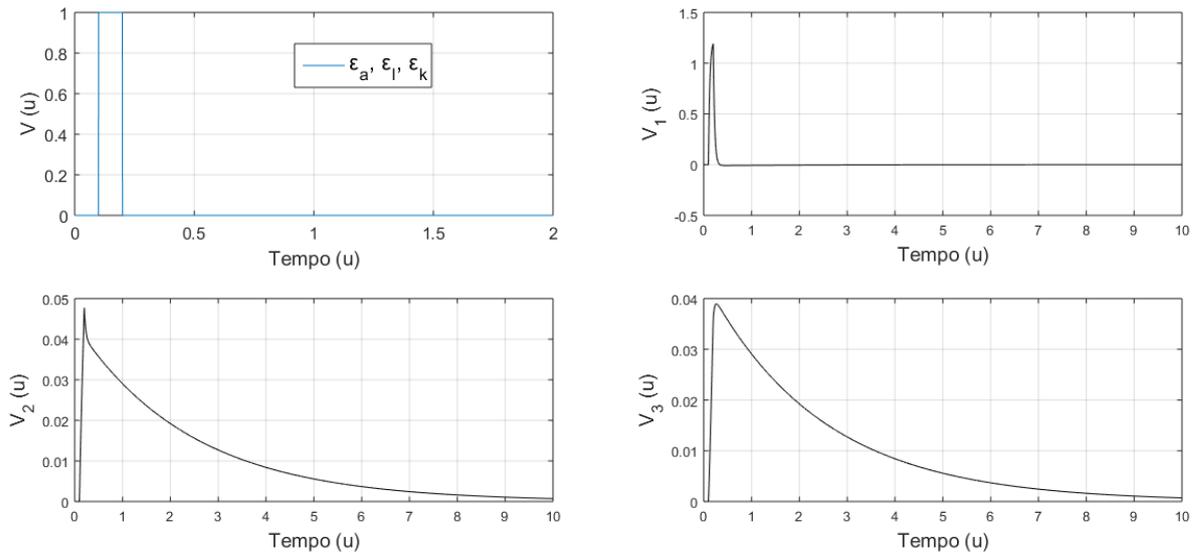


Figura 22: Função de eletroestimulação e as trajetórias temporais de V_1 , V_2 e V_3 .

Para uma melhor visualização dos resultados apresentados na Figura 22, é exibido um zoom desta simulação na figura a seguir.

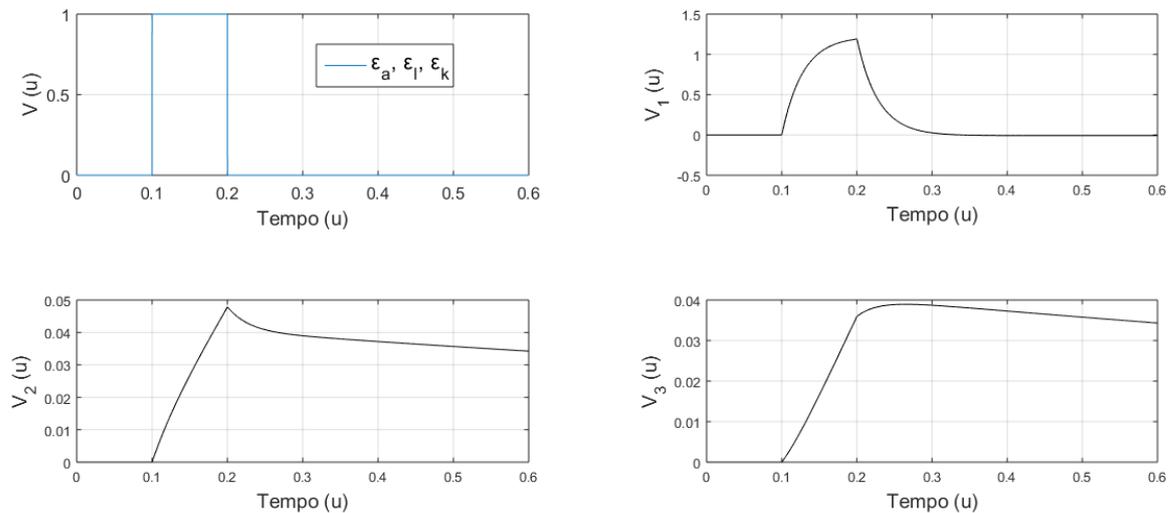


Figura 23: Função de eletroestimulação e as trajetórias temporais de V_1 , V_2 e V_3 .

Os resultados obtidos do potencial V_1 para eletroestimulação por função pulso retangular apresentam em termos qualitativos um comportamento similar ao de um potencial de ação (Figura 2(a)), sendo uma despolarização seguida de uma rápida repolarização da membrana, já os resultados obtidos para V_2 e V_3 apresentaram uma repolarização um pouco mais lenta, que pode caracterizar um potencial de variação (Figura 2(b)).

Para eletroestimulação por função seno foi utilizado um passo de 0,0001, e as seguintes funções: $\varepsilon_a = \text{sen}(2\pi t)$, $\varepsilon_k = \text{sen}(2\pi t)$ e $\varepsilon_l = \text{sen}(2\pi t)$, tem-se:

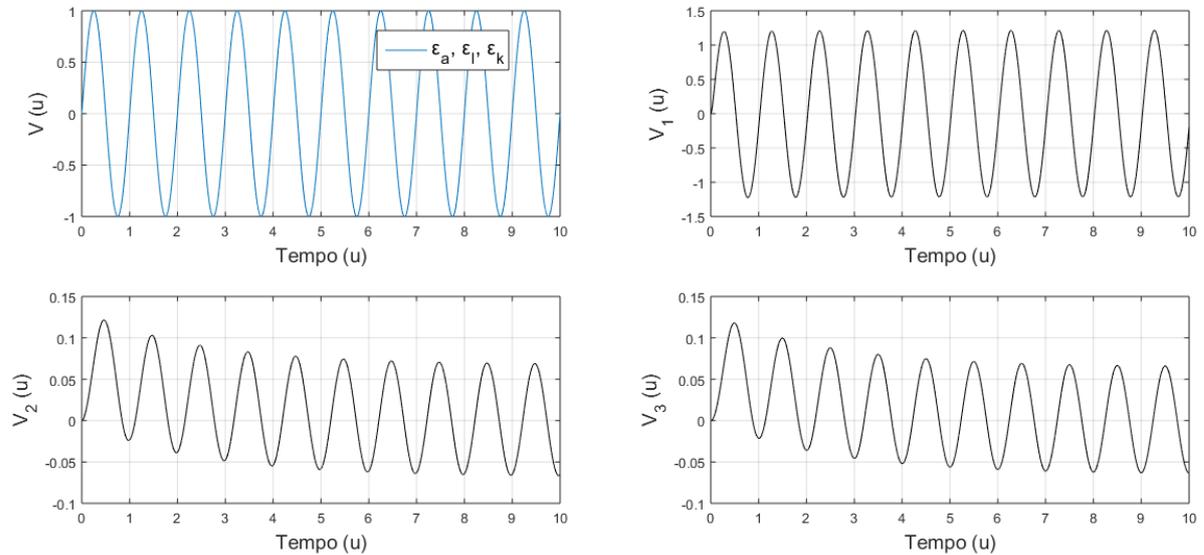


Figura 24: Função de eletroestimulação e as trajetórias temporais de V_1 , V_2 e V_3 .

A Figura 24 mostra que para eletroestimulação por função seno o resultado do potencial V_1 apresentou um pequeno aumento de amplitude em relação a função de eletroestimulação, e os resultado dos potenciais V_2 e V_3 apresentaram uma oscilação decrescente.

A eletroestimulação por função pulso triangular dada por dois pulsos triangulares, de duração 1 cada um e amplitude 0,5, equação (44), foi utilizado o passo de 0,0005 para simulação numérica, e as trajetórias temporais são apresentadas na Figura 25.

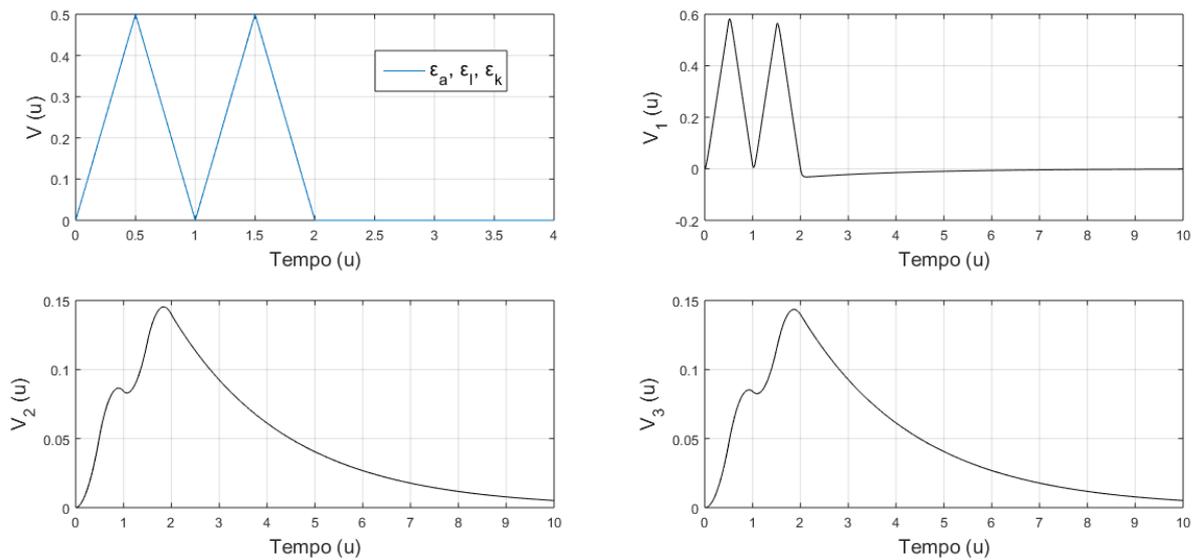


Figura 25: Função de eletroestimulação e as trajetórias temporais de V_1 , V_2 e V_3 .

A Figura 25 mostra que o potencial V_1 apresentou resultado similar ao da função de eletroestimulação, os resultados dos potenciais V_2 e V_3 apresentam comportamentos similares em termos qualitativos ao potencial de variação, já que eles apresentam uma rápida despolarização seguida de uma repolarização lenta.

O ruído branco é acrescentado nos três tipos de funções de eletroestimulação já apresentados, para isto é utilizada a função *awgn* do MATLAB que adiciona ruído gaussiano branco em um determinado vetor, neste caso a função de eletroestimulação. O propósito de acrescentar um sinal aleatório de frequência uniforme e observar como os potenciais respondem a estas estimulações. As simulações são apresentadas nas próximas figuras, utilizando as condições iniciais e constantes iguais as apresentadas nas simulações do modelo proposto.

A eletroestimulação por função de pulso retangular de duração 0,01 e amplitude 1, equação (43), adicionada o ruído branco tem os seus resultados apresentados na Figura 26.

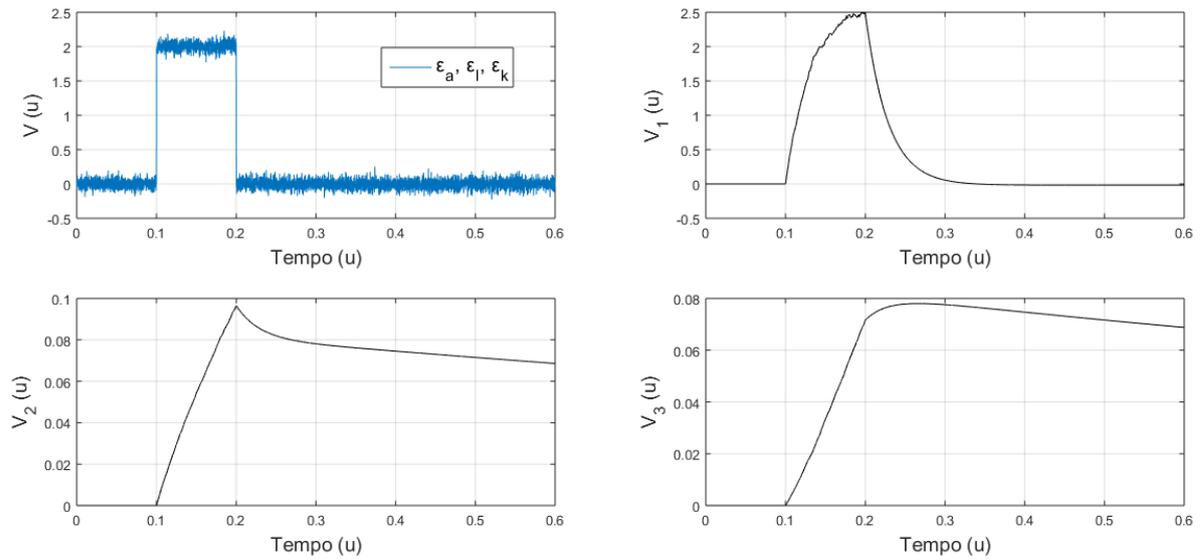


Figura 26: Ruído branco acrescentado a função pulso retangular ε_n e as trajetórias temporais de V_1 , V_2 e V_3 .

A eletroestimulação por função seno ($\varepsilon_n = \text{sen}(2\pi t)$) adicionado o ruído branco.

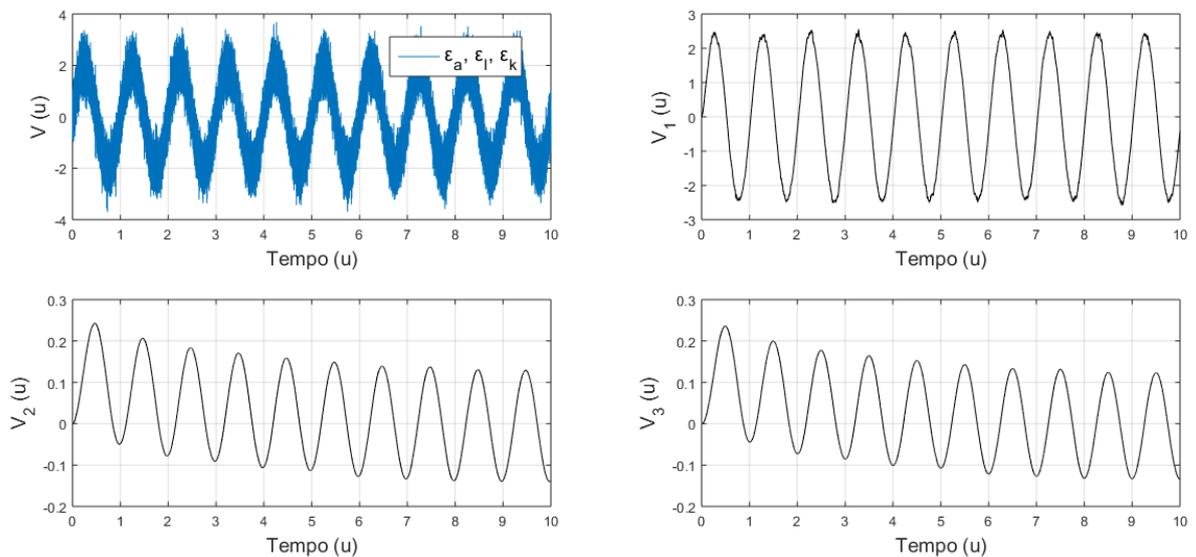


Figura 27: Ruído branco acrescentado a função seno ($\varepsilon_n = \text{sen}(2\pi t)$) e as trajetórias temporais de V_1 , V_2 e V_3 .

A eletroestimulação por função pulso triangular dada por dois pulsos triangulares, de duração 1 cada um e amplitude 0,5, equação (44), adicionado o ruído branco.

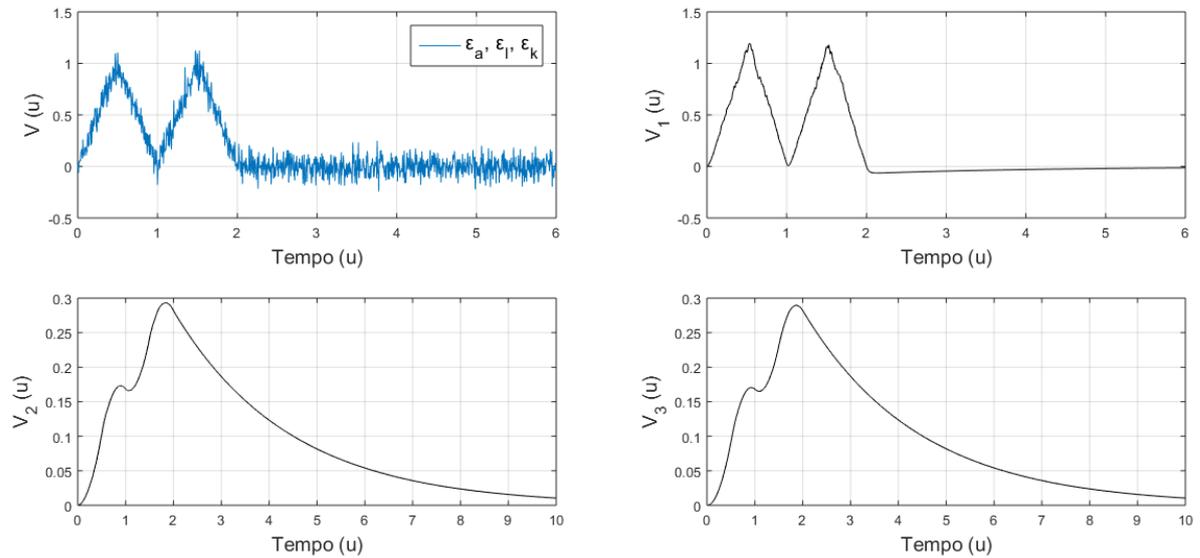


Figura 28: Ruído branco acrescentado a função pulso triangular ε_n e as trajetórias temporais de V_1 , V_2 e V_3 .

O ruído branco acrescentado nas funções de eletroestimulação não gerou mudanças consideráveis nas trajetórias dos potenciais V_1 , V_2 e V_3 em relação às simulações sem ruído branco. Isto se deve aos capacitores presentes no circuito elétrico proposto, pois eles funcionam como um filtro, limpando os ruídos das funções de eletroestimulação, e assim não afetam consideravelmente as trajetórias temporais do modelo.

3 APLICAÇÃO DE CONTROLE EM UM CIRCUITO ELÉTRICO EQUIVALENTE

Este capítulo apresenta a síntese da teoria de controle ótimo linear e um estudo preliminar em termos de modelagem matemática da aplicação de controle em um circuito elétrico equivalente para sinal elétrico em plantas, apresentando através de simulações numéricas a sua eficácia.

3.1 Controle ótimo linear realimentado

Considere o seguinte sistema em espaço de estados, e suas respectivas condições iniciais, (OGATA, 2010) e (NAIDU; NAIDU, 2003):

$$\begin{aligned}\dot{\mathbf{x}}(t) &= \mathbf{A}(t)\mathbf{x}(t) + \mathbf{B}(t)\mathbf{u}_c(t), \\ \mathbf{x}(0) &= x_0.\end{aligned}\tag{66}$$

O problema do controle ótimo linear consiste em minimizar o seguinte funcional em forma quadrática

$$J(\mathbf{u}_c) = \int_0^{t_f} \mathbf{x}^T(t)\mathbf{Q}(t)\mathbf{x}(t) + \mathbf{u}_c^T(t)\mathbf{R}(t)\mathbf{u}_c(t)dt,\tag{67}$$

sujeito às restrições dadas pela equação (66). Este problema é denominado problema do regulador ótimo linear com funcional quadrático. Nesse problema $\mathbf{x} \in \mathbb{R}^n$ é o vetor de estado, $\mathbf{A} \in \mathbb{R}^{n \times n}$ é matriz de estado, $\mathbf{B} \in \mathbb{R}^{n \times m}$ é a matriz de controle, $\mathbf{u}_c \in \mathbb{R}^m$ é o vetor do controle, $\mathbf{Q} \in \mathbb{R}^{n \times n}$ é matriz de pesos semi definida positiva, $\mathbf{R} \in \mathbb{R}^{m \times m}$ é definida positiva.

O problema linear quadrático pode ser denominado de acordo com o tempo final t_f , das seguintes formas:

- *Problema linear-quadrático do controle ótimo com horizonte finito*, quando t_f é finito. Neste caso todas as matrizes podem depender do tempo.

- *Problema linear-quadrático do controle ótimo com horizonte infinito*, quando $t_f = \infty$. Ele também pode ser chamado de *regulador com tempo infinito* ou *regulador linear-quadrático*, e todas as matrizes são constantes.

Este problema pode ser resolvido através da Programação Dinâmica (BELLMAN, 1957). A equação de Hamilton-Jacobi-Bellman (H-J-B) para o problema (66) - (67) tem a seguinte forma:

$$\min_{u(t)}[\rho] = 0, \quad (68)$$

sendo,

$$\rho = \frac{\partial v}{\partial t} + (\text{grad } v)^T (\mathbf{A}(t)\mathbf{x} + \mathbf{B}(t)\mathbf{u}_c) + \mathbf{x}^T \mathbf{Q}(t)\mathbf{x} + \mathbf{u}_c^T \mathbf{R}(t)\mathbf{u}_c, \quad (69)$$

onde o vetor:

$$\text{grad } v = \left[\frac{\partial v}{\partial x_1} \quad \frac{\partial v}{\partial x_2} \quad \dots \quad \frac{\partial v}{\partial x_n} \right]^T. \quad (70)$$

Tendo em vista que \mathbf{A} , \mathbf{B} , \mathbf{Q} e \mathbf{R} da equação (69) são conhecidos, falta determinar a função v . Esta pode ser obtida da equação de H-J-B na forma da função de Lyapunov, dada por:

$$v(x, t) = \frac{1}{2} \mathbf{x}^T \mathbf{P}(t)\mathbf{x}, \quad (71)$$

onde $\mathbf{P}(t)$ é uma matriz a determinar.

Admitindo que $\text{grad } v = \mathbf{P}(t)\mathbf{x}$, da condição do mínimo de (68) tem-se que $\frac{\partial \rho}{\partial \mathbf{u}_c} = 0$ e assim obtém-se a função de controle \mathbf{u}_c :

$$\mathbf{u}_c = -\mathbf{R}^{-1}(t)\mathbf{B}^T(t)\mathbf{P}(t)\mathbf{x}. \quad (72)$$

Substituindo a função de controle (72) na equação (68) e admitindo que a matriz $\mathbf{P}(t)$ é simétrica, obtém-se a equação para encontrar $\mathbf{P}(t)$:

$$\mathbf{x}^T \left[\frac{\partial \mathbf{P}(t)}{\partial t} + 2\mathbf{A}(t) - 2\mathbf{P}(t)\mathbf{B}(t)\mathbf{R}^{-1}(t)\mathbf{B}(t)\mathbf{P}(t) + \mathbf{Q}(t) + \mathbf{P}(t)\mathbf{B}(t)\mathbf{R}^{-1}(t)\mathbf{B}(t)\mathbf{P}(t) \right] \mathbf{x} = 0. \quad (73)$$

Portanto, esta equação é satisfeita para quaisquer valores de \mathbf{x} se, e somente se, a matriz $\mathbf{P}(t)$ satisfaz a equação diferencial de Riccati:

$$\frac{d\mathbf{P}(t)}{dt} + \mathbf{A}^T(t)\mathbf{P}(t) + \mathbf{P}(t)\mathbf{A}(t) - \mathbf{P}(t)\mathbf{B}(t)\mathbf{R}^{-1}(t)\mathbf{B}^T(t)\mathbf{P}(t) + \mathbf{Q}(t) = 0. \quad (74)$$

Tem-se por definição que $v(x, t_f) = 0$, então a condição final para a equação (74) é dada por

$$\mathbf{P}(t_f) = 0. \quad (75)$$

Para sistemas autônomos as matrizes \mathbf{A} , \mathbf{B} , \mathbf{Q} e \mathbf{R} são constantes.

$$\dot{\mathbf{x}}(t) = \mathbf{A}\mathbf{x}(t) + \mathbf{B}\mathbf{u}_c(t), \quad (76)$$

e o funcional,

$$J(\mathbf{u}_c) = \int_0^{\infty} \mathbf{x}^T(t)\mathbf{Q}\mathbf{x}(t) + \mathbf{u}_c^T(t)\mathbf{R}\mathbf{u}_c(t)dt. \quad (77)$$

Para $t_f = \infty$ a função $v(x)$ não depende do tempo. A equação (72) torna-se equação algébrica de Riccati:

$$\mathbf{A}^T\mathbf{P} + \mathbf{P}\mathbf{A} - \mathbf{P}\mathbf{B}\mathbf{R}^{-1}\mathbf{B}^T\mathbf{P} + \mathbf{Q} = 0. \quad (78)$$

Da equação (78) é calculada a matriz \mathbf{P} . Uma vez encontrada a matriz \mathbf{P} , a função de controle ótimo é obtida através da equação:

$$\mathbf{u}_c = -\mathbf{R}^{-1}\mathbf{B}^T\mathbf{P}\mathbf{x}. \quad (79)$$

A estabilidade assintótica do sistema (76) é assegurada através da condição suficiente para o mínimo dada pela positividade das matrizes \mathbf{Q} e \mathbf{R} , ou seja:

$$\begin{bmatrix} \frac{\partial^2 H}{\partial^2 \mathbf{x}} & \frac{\partial^2 H}{\partial \mathbf{x} \partial \mathbf{u}_c} \\ \frac{\partial^2 H}{\partial \mathbf{x} \partial \mathbf{u}_c} & \frac{\partial^2 H}{\partial^2 \mathbf{u}_c} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{Q} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{R} \end{bmatrix} > \mathbf{0}, \quad (80)$$

onde H é o Hamiltoniano do problema de controle ótimo, funcional (67) e restrições (66). A saber, o Hamiltoniano é dado por:

$$H(\mathbf{x}(t), \mathbf{u}_c(t), \lambda(t)) = \frac{1}{2}(\mathbf{x}(t)^T\mathbf{Q}(t)\mathbf{x}(t) + \mathbf{u}_c(t)^T\mathbf{R}(t)\mathbf{u}_c(t)) + \lambda(t)^T(\mathbf{A}(t)\mathbf{x}(t) + \mathbf{B}(t)\mathbf{u}_c(t)), \quad (81)$$

e $\lambda(t)$ é um vetor de co-estado.

A condição suficiente para que o valor de J seja finito é a controlabilidade completa para matrizes \mathbf{A} e \mathbf{B} . Isto é a matriz de controlabilidade

$$\begin{bmatrix} \mathbf{B} & \mathbf{A}\mathbf{B} & \dots & \mathbf{A}^{n-1}\mathbf{B} \end{bmatrix}, \quad (82)$$

não pode ser singular, ou seja, ela deve conter n colunas linearmente independentes, precisa ter posto completo,

$$\text{posto} \begin{bmatrix} \mathbf{B} & \mathbf{A}\mathbf{B} & \dots & \mathbf{A}^{n-1}\mathbf{B} \end{bmatrix} = n. \quad (83)$$

3.2 Aplicação de controle com base na representação da ação das bombas eletrogênicas

A estratégia de controle adotada é o controle ótimo linear realimentado, onde a realimentação consiste na ação das bombas eletrogênicas contidas nas membranas celulares, estas bombas são complexos proteicos que regulam a passagem de prótons H^+ através da membrana que é o transporte ativo, com consumo de energia em forma de ATPases, quando elas estão ativas a repolarização ocorre de forma mais rápida, caracterizando um potencial de ação, e quando estão desativadas a repolarização é mais lenta, caracterizando um potencial de variação. O modelo matemático, obtido em (51) e (65), incluindo a ação do controle é dado por:

$$\begin{cases} \frac{dV_1}{dt} = \frac{1}{C_a R_A} \left[\varepsilon_a + \varepsilon_a \frac{R_l}{R_k} - \varepsilon_l + \varepsilon_k \frac{R_l}{R_k} - V_1 \left(1 + \frac{C_a}{C_l} + \frac{R_l}{R_k} \right) - V_2 \left(\frac{R_l}{R_k} - \frac{C_k}{C_l} \right) \right], \\ \frac{dV_2}{dt} = \frac{1}{C_k R_B} \left[\varepsilon_a \frac{R_l}{R_a} + \varepsilon_l + \varepsilon_k \frac{R_l}{R_a} + \varepsilon_k - V_1 \left(\frac{R_l}{R_a} - \frac{C_a}{C_l} \right) - V_2 \left(1 + \frac{R_l}{R_a} + \frac{C_k}{C_l} \right) \right] + u_c, \end{cases} \quad (84)$$

onde u_c é uma função de controle que leva o sistema de um estado inicial

$$\begin{aligned} V_1(0) &= v_{10}, \\ V_2(0) &= v_{20}, \end{aligned} \quad (85)$$

ao estado final:

$$\begin{aligned} V_1(\infty) &= 0, \\ V_2(\infty) &= 0, \end{aligned} \quad (86)$$

e que minimizam o funcional

$$J = \int_0^{\infty} (\mathbf{V}^T \mathbf{Q} \mathbf{V} + u_c^T \mathbf{R} u_c) dt. \quad (87)$$

A função de controle é acrescentada apenas na segunda equação de (84), já que o potencial V_2 apresenta uma despolarização lenta, como pode ser observado nas trajetórias temporais apresentadas na Figura 22 e na Figura 23. O potencial V_3 também tem uma despolarização lenta, uma vez que é dado pela diferença entre V_1 e V_2 , e devido a dependência de V_2 , também sofre a ação do controle.

O sistema de equações diferenciais (84), escrito na forma de espaço de estado, é da seguinte forma:

$$\dot{\mathbf{V}} = \mathbf{A} \mathbf{V} + \mathbf{B} u_c + \mathbf{C}, \quad (88)$$

onde

$$\mathbf{A} = \begin{bmatrix} \frac{-1}{C_a R_A} \left(1 + \frac{C_a}{C_l} + \frac{R_l}{R_k} \right) & \frac{-1}{C_a R_A} \left(\frac{R_l}{R_k} - \frac{C_k}{C_l} \right) \\ \frac{-1}{C_k R_B} \left(\frac{R_l}{R_a} - \frac{C_a}{C_l} \right) & \frac{-1}{C_k R_B} \left(1 + \frac{R_l}{R_a} + \frac{C_k}{C_l} \right) \end{bmatrix}, \quad (89)$$

$$\mathbf{B} = \begin{bmatrix} 0 \\ 1 \end{bmatrix}, \dot{\mathbf{V}} = \begin{bmatrix} \dot{V}_1 \\ \dot{V}_2 \end{bmatrix}, \mathbf{V} = \begin{bmatrix} V_1 \\ V_2 \end{bmatrix}, \quad (90)$$

e

$$\mathbf{C} = \begin{bmatrix} \frac{1}{C_a R_A} \left(\varepsilon_a + \varepsilon_a \frac{R_l}{R_a} - \varepsilon_l + \varepsilon_k \frac{R_l}{R_k} \right) \\ \frac{1}{C_k R_B} \left(\varepsilon_a \frac{R_l}{R_a} + \varepsilon_l + \varepsilon_k \frac{R_l}{R_a} + \varepsilon_k \right) \end{bmatrix}. \quad (91)$$

Substituindo os valores das constantes já apresentadas na seção anterior, obtém-se a matriz de estado

$$\mathbf{A} = \begin{bmatrix} -35,09 & -8,37 \\ -0,21 & -0,46 \end{bmatrix}. \quad (92)$$

A condição de controlabilidade completa de estado do sistema é garantida da matriz de controlabilidade

$$\mathbf{M} = [\mathbf{B} | \mathbf{AB}], \quad (93)$$

que tem $\text{posto}(\mathbf{M}) = 2$ e satisfaz a condição de controlabilidade.

As matrizes \mathbf{Q} e \mathbf{R} interferem diretamente no tempo de estabilização do sistema e os seus valores são escolhidos empiricamente para as três diferentes funções de eletroestimulação (43) - (45).

Para eletroestimulação por função pulso retangular (43),

$$\mathbf{Q} = \begin{bmatrix} 100 & 0 \\ 0 & 100 \end{bmatrix}, \quad \mathbf{R} = [1], \quad (94)$$

a partir das matrizes \mathbf{Q} e \mathbf{R} escolhidas, obtém-se

$$\mathbf{P} = \begin{bmatrix} 1,42 & -0,30 \\ -0,30 & 9,80 \end{bmatrix}. \quad (95)$$

Portanto, a função de controle tem a seguinte forma:

$$u_c(t) = 0,30V_1(t) - 9,80V_2(t). \quad (96)$$

A função de controle $u_c(t)$, representa a alteração nas capacitâncias (que pode ser no meio dielétrico) e resistências dos canais de íons, causadas pela ação das bombas de H^+ .

Para a obtenção das soluções de (84), foi usado o *software* MATLAB, empregando o método de Runge-Kutta de quarta ordem, o potencial V_3 é obtido da equação (51), e os valores das constantes utilizadas são os mesmos apresentados para o modelo sem a aplicação de controle. As trajetórias temporais do sistema controlado eletroestimulado por função pulso retangular são apresentadas na Figura 29.

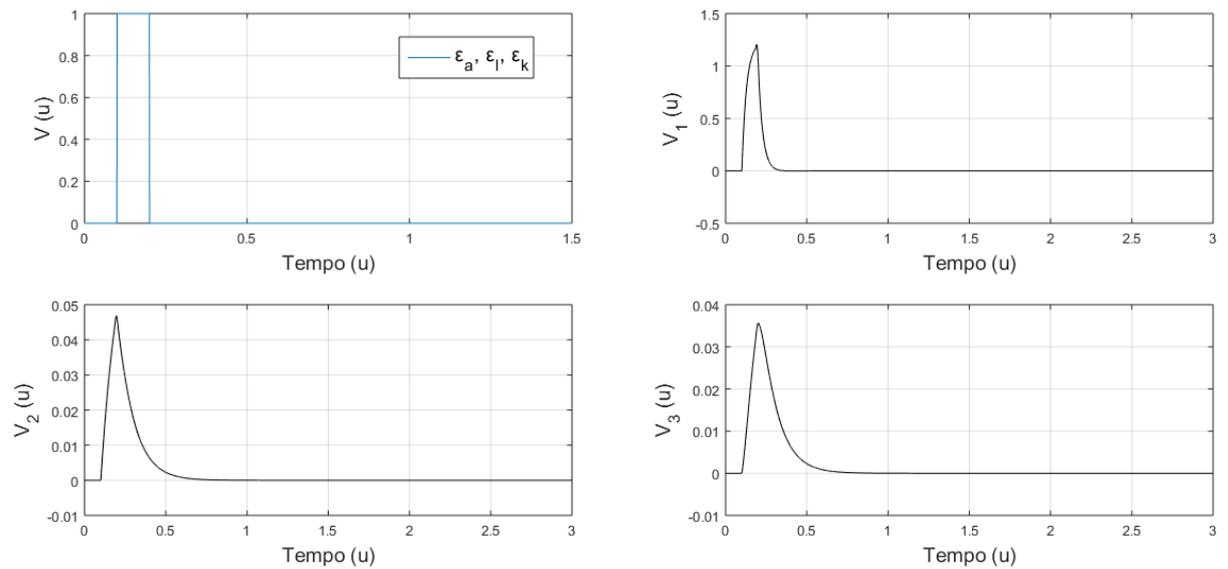


Figura 29: Trajetórias temporais V_n do sistema com aplicação de controle e eletroestimulado por funções pulso retangular com amplitude 1 e duração 0,01.

A função de controle (96) é apresentada na Figura 30:

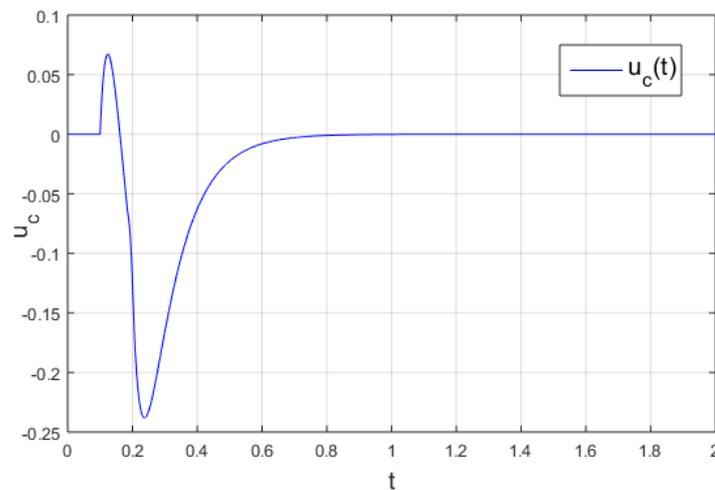


Figura 30: Trajetória temporal da função de controle (u_c) para eletroestimulação por função pulso retangular.

A Figura 29 mostra que a aplicação de controle fez os potenciais V_2 e V_3 decaírem para próximo a zero em torno de dez vezes mais rápido que o modelo sem controle eletroestimulado por função pulso retangular (Figura 22). Esta mudança de comportamento mostra que a aplicação de controle neste modelo é uma boa representação da ação das bombas eletrogênicas no processo de repolarização da membrana.

Para eletroestimulação do sistema de equações (84) por função pulso triangular (44), as matrizes \mathbf{Q} e \mathbf{R} utilizadas são

$$\mathbf{Q} = \begin{bmatrix} 50 & 0 \\ 0 & 50 \end{bmatrix}, \quad \mathbf{R} = [1], \quad (97)$$

a partir destas matrizes, obtém-se a matriz

$$\mathbf{P} = \begin{bmatrix} 0,71 & -0,17 \\ -0,17 & 6,82 \end{bmatrix}. \quad (98)$$

Portanto, a função de controle é da forma:

$$u_c(t) = 0,17V_1(t) - 6,82V_2(t). \quad (99)$$

As trajetórias temporais do sistema controlado eletroestimulado por função pulso triangular, são apresentadas na Figura 31.

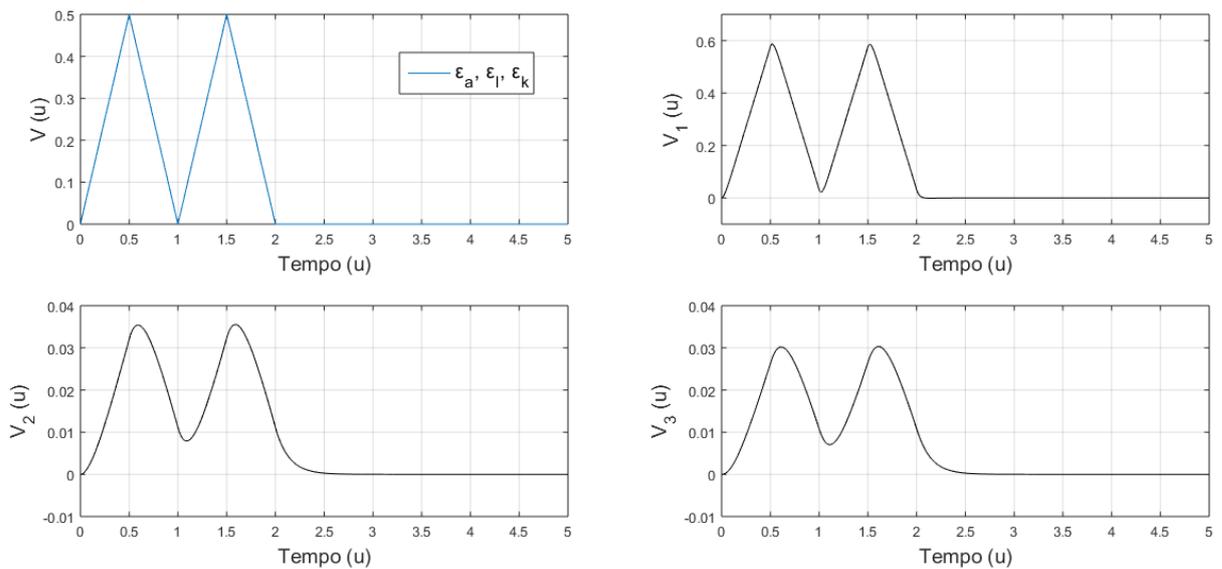


Figura 31: Trajetórias temporais V_n do sistema com aplicação de controle e eletroestimulado por funções pulso triangular com amplitude 0,5 e duração 1.

A função de controle (99) é apresentada na Figura 32:

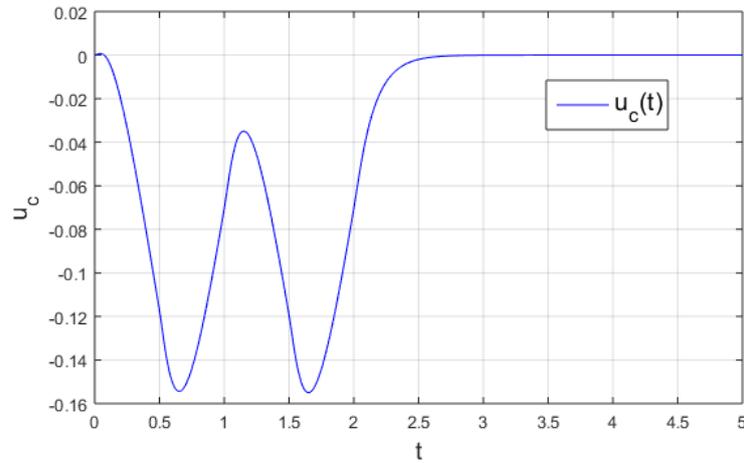


Figura 32: Trajetória temporal da função de controle (u_c) para eletroestimulação por função pulso triangular.

A Figura 31 mostra os potenciais V_2 e V_3 decaem para próximo de zero em torno do tempo três, sendo quatro vezes mais rápido do que o sistema sem a aplicação de controle (Figura 25). Esta alteração das trajetórias com a aplicação de controle, mostra que assim como a eletroestimulação por função pulso retangular, é uma boa representação das bombas eletrogênicas.

Para aplicação de controle no sistema de equações (84), escrito na forma (88) e eletroestimulado por funções seno ($\varepsilon_n = \text{sen}(2\pi t)$), as matrizes \mathbf{Q} e \mathbf{R} utilizadas são

$$\mathbf{Q} = \begin{bmatrix} 30 & 0 \\ 0 & 30 \end{bmatrix}, \quad \mathbf{R} = [1], \quad (100)$$

a partir destas matrizes, tem-se a matriz

$$\mathbf{P} = \begin{bmatrix} 0,48 & -0,11 \\ -0,11 & 5,20 \end{bmatrix}. \quad (101)$$

Portanto, a função de controle é da forma:

$$u_c(t) = 0,11V_1(t) - 5,20V_2(t). \quad (102)$$

As trajetórias temporais do sistema de equações diferenciais (84) eletroestimulado por funções seno, são apresentadas na Figura 33.

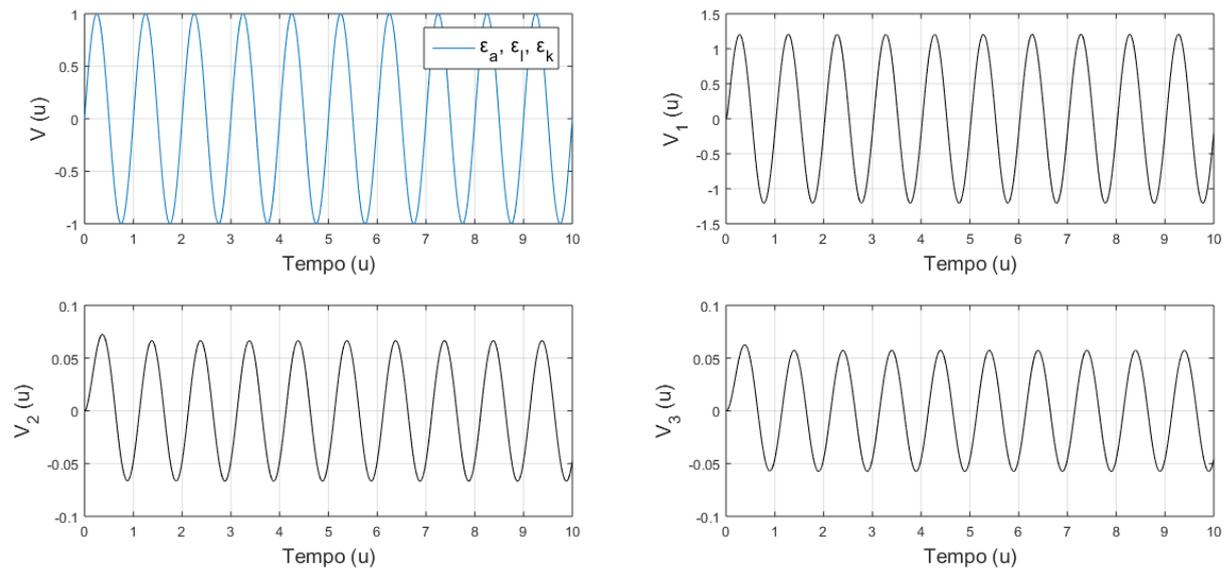


Figura 33: Trajetórias temporais V_n do sistema com aplicação de controle e eletroestimulado por funções seno ($\varepsilon_n = \text{sen}(2\pi t)$).

A função de controle (102) é apresentada na Figura 34:

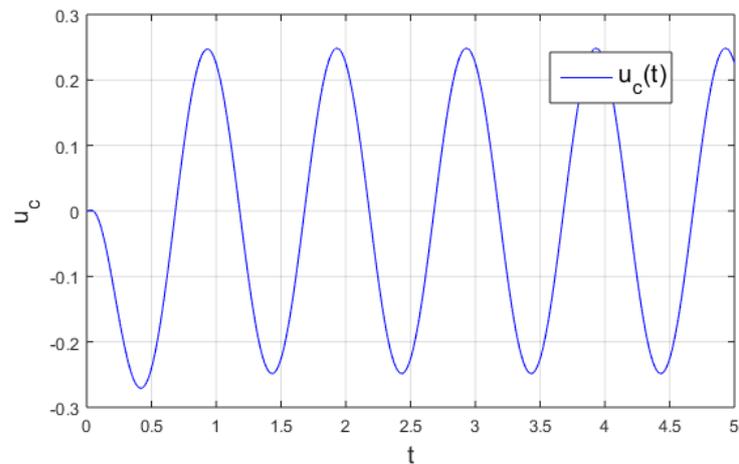


Figura 34: Trajetória temporal da função de controle (u_c) para eletroestimulação por função seno.

A aplicação de controle no sistema de equações (84) eletroestimulado por função seno, mostrou uma diminuição da amplitude dos potenciais V_2 e V_3 e uma mudança no comportamento, que passou de uma oscilação decrescente (Figura 24) para uma oscilação em torno do zero.

4 CONSIDERAÇÕES FINAIS E PERSPECTIVAS FUTURAS

Neste trabalho, foram estudados alguns modelos de circuitos elétricos equivalentes para sinalização elétrica em plantas existentes na literatura, foi proposta uma alteração nos valores das capacitâncias do modelo de (VOLKOV; SHTESSEL, 2016), a fim de o aproximá-lo um pouco mais do caso real, e foi proposto um novo modelo de circuito elétrico equivalente para sinais elétricos entre os lados interno e externo de uma célula vegetal.

Os resultados apresentados na alteração do modelo matemático de circuito elétrico equivalente de (VOLKOV; SHTESSEL, 2016), não apresentaram grandes diferenças em termos qualitativos, quando comparados às simulações do modelo original. Os comportamentos dos potenciais V_2 , V_3 e V_4 apresentaram pequenas alterações nas suas trajetórias temporais devido à descarga mais lenta das cargas dos capacitores, fazendo os resultados dos potenciais apresentarem uma pequena diferença dos dados experimentais. Já o potencial V_1 manteve a característica do modelo original, e apresentou um comportamento similar aos das funções de eletroestimulação. Esta alteração dos valores das capacitâncias, de constantes para uma variação de acordo com o potencial, tinha como objetivo aproximar o modelo equivalente do caso real, e através dos resultados numéricos obtidos foi notado que a forma de descarga do capacitor não causou grandes mudanças nas trajetórias temporais dos potenciais, levando em conta aspectos qualitativos.

O modelo proposto apresentou resultados dentro do que era esperado para o tipo de modelo estudado, que foi os circuitos elétricos equivalentes, em que uma das suas características é que se você o estimular com um pulso é esperado que a resposta também seja um pulso. A partir das funções de eletroestimulação utilizadas, as trajetórias temporais apresentaram comportamentos similares, em termos qualitativos, aos de potenciais de ação e variação, apresentados em modelos de geração e propagação de sinais elétricos em plantas.

A adição de ruído branco nas funções de eletroestimulação no modelo proposto, tinha como objetivo verificar se os capacitores funcionariam como filtros limpando os ruídos dos sinais. Através das simulações numéricas mostrou-se que os três capacitores

res presentes no circuito elétrico equivalente eliminaram a maioria dos sinais ruidosos de entrada, e assim as trajetórias temporais dos potenciais elétricos não apresentaram grandes diferenças, quando comparadas as que não tinham ruído branco acrescentado as funções de eletroestimulação.

A aplicação de controle, mostrou-se uma boa estratégia para representar a ação regulatória das bombas eletrogênicas, ela se mostrou eficaz no controle dos sinais elétricos, uma vez que reduziu significativamente o tempo gasto para o equilíbrio elétrico da célula ser atingido. Essa alteração no comportamento fez com que as trajetórias temporais similares a potenciais de variação passassem a ter comportamentos similares ao de potenciais de ação, caracterizando assim a ação das bombas eletrogênicas presentes nas células.

De forma geral, a principal contribuição deste trabalho foi propor um modelo de circuito elétrico equivalente para sinalização elétrica entre os meios interno e externo de uma célula, e aplicar a teoria de controle ótimo linear para representar a ação das bombas eletrogênicas presentes nas células vegetais.

Como perspectivas para trabalhos futuros, pretende-se: realizar um estudo experimental para verificar se o que foi feito neste trabalho é consistente com o que ocorre na célula da planta, e propor uma alteração nos resistores do modelo proposto para relações não lineares, o que entraria no estudo da dinâmica não linear dos potenciais de ação, por exemplo o que foi feito no trabalho de (LIU et al., 2016).

REFERÊNCIAS

AWAN, H.; ADVE, R. S.; WALLBRIDGE, N.; PLUMMER, C.; ECKFROD, A. W. **Communication and Information Theory of Single Action Potential Signals in Plants**. [S.l.]: IEEE TRANSACTIONS ON NANOBIOSCIENCE, 2019. v. 18, 61-73p.

BELLMAN, R. **Dynamic Programming**. New Jersey: Princeton, 1957. 365p.

CHEN, Y.; ZHAO, D.; WANG, Z.; WANG, Z.; TANG, G.; HUANG, L. **Plant Electrical Signal Classification Based on Waveform Similarity**. [S.l.]: Algorithms, 2016.

CHOI, W.; HILLEARY, R.; SWANSON, S. J.; KIM, S.; GILROY, S. **Rapid, Long-Distance Electrical and Calcium Signaling in Plants**. [S.l.]: Annu Rev Plan Biol 2016, 2016. 67, 287-307p.

DURAN, J. E. R. **Biofísica Conceitos e Aplicações**. São Paulo: Person, 2011. 2º ed., 408p.

HALLIDAY, D.; RESNICK, R.; WALKER, J. **Fundamentos de física, volume 3- eletromagnetismo**. Rio de Janeiro: LTC, 2009. 8º ed., 408p.

HEDRICH, R.; SALVADOR-RECATALÀ, V.; DREYER, I. **Electrical Wiring and Long-Distance Plant Communication**. [S.l.]: Trends in Plant Science, 2016. 21, 376-387p.

HODGKIN, A. L.; RUSHTON, W. A. H. **The Electrical Constants of a Crustacean Nerve Fibre**. [S.l.]: Proc. R. Soc. Lond, 1946. 444-479p.

LIU, C.; YANG, C.; YEN, S.; LU, M.; JHONE, Y.; LU, C.; HO, M. **The Effect of Plant Capacitance Perturbation on Chua's Circuit**. [S.l.]: IEEE International Conference on Advanced Materials for Science and Engineering, 2016. 238-240p.

NAIDU, S.; NAIDU, D. S. **Optimal Control Systems**. New York: CRC Press LCC, 2003. 460p.

NOVIKOVA, E. M.; VODENEEV, E. A.; SUKHOV, V. **Mathematical Model of Action Potential in Higher Plants with Account for the Involvement of Vacuole in the**

Electrical Signal Generation. [S.I.]: Biologicheskie Membrany, 2017. v. 34, No. 2, 109–125p.

OGATA, K. **Engenharia de controle moderno.** São Paulo: Pearson Prentice Hall, 2010. 5^o ed., 822p.

SUKHOV, V.; NERUSH, V.; ORLOVA, L.; VODENEEV, V. **Simulation of action potential propagation in plants.** [S.I.]: Springer, 2011. v. 291, 47-55p.

SUKHOVA, E.; AKINCHITS, E.; SUKHOV, V. **Mathematical Models of Electrical Activity in Plants.** [S.I.]: Springer, 2017. v. 250, 407–423p.

TOLEDO, G. R. A.; PARISE, A. G.; SIMMI, F. Z.; COSTA, A. V. L.; SENKO, L. G. S.; DEBONO, M. W.; SOUZA, G. M. **Plant electrome the electrical dimension of plant life.** [S.I.]: Theoretical and Experimental Plant Physiology, 2019. v.31, 21-46p.

VOLKOV, A. G.; FOSTER, J. C.; MARKIN, V. S. **Signal transduction in Mimosa pudica biologically closed electrical circuits.** [S.I.]: Plant, Cell and Environment, 2010. 33, 816–827p.

VOLKOV, A. G.; SHTESSEL, Y. B. **Propagation of electrotonic potentials in plants Experimental study and mathematical modeling.** [S.I.]: AIMS Biophysics, 2016. 358-379p.

VOLKOV, A. G.; TUCKET, C.; REEDUS, J.; VOLKOVA, M. I.; MARKIN, V. S.; CHUA, L. **Memristors in plants.** [S.I.]: Plant Signaling Behavior, 2014. v. 9, e28152-1-e28152-8p.