



**Eduardo Henrique Filizzola Colombo**

**Formação de padrões espaciais  
na dinâmica de populações**

**Dissertação de Mestrado**

Dissertação apresentada como requisito parcial para obtenção do grau de Mestre pelo Programa de Pós-graduação em Física do Departamento de Física da PUC–Rio

Orientador: Profa. Celia Beatriz Anteneodo de Porto

Rio de Janeiro  
Fevereiro de 2014



**Eduardo Henrique Filizzola Colombo**

**Formação de padrões espaciais  
na dinâmica de populações**

Dissertação apresentada como requisito parcial para obtenção do grau de Mestre pelo Programa de Pós-graduação em Física do Departamento de Física do Centro Técnico Científico da PUC-Rio. Aprovada pela comissão examinadora abaixo assinada.

**Profa. Celia Beatriz Anteneodo de Porto**

Orientadora  
Departamento de Física — PUC-Rio

**Prof. Roberto André Kraenkel**

Instituto de Física Teórica — UNESP

**Prof. Welles Antonio Martinez Morgado**

Departamento de Física — PUC-Rio

**Prof. José Eugenio Leal**

Coordenador Setorial do Centro Técnico Científico PUC-Rio

Rio de Janeiro, 21 de Fevereiro de 2014

Todos os direitos reservados. Proibida a reprodução total ou parcial do trabalho sem autorização da universidade, do autor e do orientador.

### **Eduardo Henrique Filizzola Colombo**

Bacharel em Física pela PUC-Rio, onde se dedicou a estudar temas como sistemas granulares, redes complexas e processos estocásticos. Durante o mestrado se dedicou a estudar o comportamento coletivo de organismos vivos por meio de modelos teóricos.

#### Ficha Catalográfica

Colombo, Eduardo H.

Formação de padrões espaciais na dinâmica de populações / Eduardo Henrique Filizzola Colombo; orientador: Celia Beatriz Anteneodo de Porto. — Rio de Janeiro : PUC–Rio, Departamento de Física, 2014.

v., 83 f: il. ; 29,7 cm

1. Dissertação (Mestrado em Física) - Pontifícia Universidade Católica do Rio de Janeiro, Departamento de Física.

Inclui referências bibliográficas.

1. Física – Tese. 2. Formação de padrões. 3. Dinâmica de populações. 4. Auto-organização. 5. Difusão não linear. 6. Processo estocástico. I. Anteneodo, Celia. II. Pontifícia Universidade Católica do Rio de Janeiro. Departamento de Física. III. Título.

CDD: 510

## Agradecimentos

Aos meus pais, Oscar Colombo e Perla Filizzola, pelo apoio e orientação nesta etapa da minha formação acadêmica.

A minha orientadora Celia Anteneodo, pelos inúmeros ensinamentos durante esses anos e por ter me apresentado aos assuntos que hoje são do meu maior interesse.

A minha namorada Elisa Kuschmir, que esteve ao meu lado me dando apoio e inspiração. Aos amigos Carlos Olivares, João Medeiros, Marlon Ramos, Lucianno Defaveri, Nuno Crokidakis e Leandro da Silva, pelas conversas e sugestões.

Aos professores do departamento de Física da PUC-Rio, em especial, os professores Welles Morgado, Geraldo Sigaud e Rodrigo Prioli, pelas aulas desde a minha graduação.

Por fim, agradeço à CAPES e à FAPERJ pelo financiamento da minha pesquisa.



## Resumo

Colombo, Eduardo H.; Anteneodo, Celia. **Formação de padrões espaciais na dinâmica de populações**. Rio de Janeiro, 2014. 83p. Dissertação de Mestrado — Departamento de Física, Pontifícia Universidade Católica do Rio de Janeiro.

Motivado pela riqueza de fenômenos produzidos pelos seres vivos, este trabalho busca estudar a formação de padrões espaciais de populações biológicas. De um ponto de vista mesoscópico, definimos os processos básicos que podem ocorrer na dinâmica, construindo uma equação diferencial parcial para a evolução da distribuição da população. Essa equação incorpora duas generalizações de um modelo pre-existente para a dinâmica de um espécie, que leva em conta interações de longo alcance (não locais). A primeira generalização consiste em considerar que a difusão é não linear, isto é, é afetada pela densidade local de tal modo que o coeficiente de difusão segue uma lei de potência. Por outro lado, visto a alta complexidade envolvida na natureza dos parâmetros do modelo, introduzimos como segunda generalização parâmetros que flutuam no tempo. Idealizamos estas flutuações como um ruído descorrelacionado temporalmente e que obedece uma distribuição gaussiana (ruído branco). Para estudar o modelo resultante, utilizamos uma abordagem analítica e numérica. As ferramentas analíticas se baseiam na linearização da equação de evolução e portanto são aproximadas. Todavia, complementadas com resultados numéricos, conseguimos extrair conclusões relevantes. A não localidade das interações induz a formação de padrões. O alcance dessas interações é o que determina o modo dominante presente nos padrões. Assim, para valores dos parâmetros acima de um limiar crítico, emergem padrões. Analiticamente, mostramos que, mesmo abaixo desse limiar, as flutuações nos parâmetros podem induzir a aparição de ordem espacial. Os efeitos da difusão não-linear são captados superficialmente pela análise linear. Numericamente, mostraremos que sua presença modifica a forma dos padrões. Observamos, especialmente, a existência de uma transição quando alternamos entre o caso em que a difusão é facilitada por altas densidades e o caso oposto. Para o primeiro caso, verificamos que os padrões se tornam fragmentados, ou seja, a população é agora composta de sub-grupos desconectados.

## Palavras-chave

Formação de padrões ; Dinâmica de populações ; Auto-organização ; Difusão não linear ; Processo estocástico.

## Abstract

Colombo, Eduardo H.; Anteneodo, Celia (advisor). **Spatial pattern formation in population dynamics**. Rio de Janeiro, 2014. 83p. Dissertação de Mestrado — Departamento de Física, Pontifícia Universidade Católica do Rio de Janeiro.

Motivated by the richness of phenomena produced by living beings, this work aims to study the formation of spatial patterns in biological populations. From the mesoscopic point of view, we define the basic processes that may occur in the dynamics, building a partial differential equation for the evolution of the population distribution. This equation incorporates two generalizations of a pre-existing model for the dynamics of one species, which takes into account long-range (nonlocal) interactions. The first generalization is to consider that diffusion is nonlinear, i.e., it is affected by the local density such that the diffusion coefficient follows a power law. On the other hand, because of the high complexity involved in the nature of model parameters, we introduced as a second generalization time-fluctuating parameters. We idealize these fluctuations as Gaussian temporally uncorrelated (white) noises. To study the resulting model, we use an analytical and numerical approach. Analytical tools are based on the linearization of the evolution equation and are therefore approximate. However, as evidenced by numerical results, we draw important conclusions. The nonlocal feature of the interaction is the main mechanism which induces pattern formation. We show that the extent of these interactions is what characterizes the dominant mode. Thus, for parameter values above a critical threshold patterns emerge. Analytically, we also show that even below this threshold, fluctuations in the parameters can induce the appearance of spatial order. The effects of nonlinear diffusion are only superficially captured by the linear analysis. Numerically, we show that their presence modifies the patterns shape. We mainly observed the existence of a qualitative difference between the cases when diffusion is facilitated or not by high densities. In the first case, we note that the patterns become fragmented, that is, population becomes composed of disconnected clusters.

## Keywords

Pattern formation ; Population dynamics ; Self-organization ; Nonlinear diffusion ; Stochastic process.

# Sumário

1	Introdução	8
2	Dinâmica de populações	14
2.1	Processos elementares	15
2.2	Generalização dos processos elementares	19
3	Formação de padrões	27
3.1	Métodos analíticos	27
3.2	Métodos numéricos	37
4	Resultados para o caso determinístico	40
4.1	Efeitos do acoplamento espacial na formação de padrões	40
4.2	Efeitos da difusão não linear e da não localidade	48
4.3	Comentários finais	58
5	Resultados para o caso estocástico	60
5.1	Impacto do ruído na taxa de crescimento	61
5.2	Comentários finais	69
6	Considerações finais e perspectivas	71
	Referências Bibliográficas	73
A	Aplicações do teorema Novikov-Furutsu	80
A.1	Termos de primeira ordem	81
A.2	Termos de segunda ordem	82

# 1

## Introdução

Na física muitos fenômenos naturais já foram estudados por meio de descrições matemáticas, fornecendo uma abordagem precisa sobre o comportamento dos sistemas. Desde de o início do século passado, muitos modelos foram criados para descrição do comportamento coletivo de seres vivos. Neste contexto, a riqueza de fenômenos que pode ser observada em fungos, bactérias, insetos, vegetações, pássaros, peixes e em seres humanos [1–9], motiva este trabalho a investigar alguns aspectos da auto-organização desses organismos.

Na dinâmica de populações, a auto-organização aparece na formação de padrões espaço-temporais na distribuição dos indivíduos. Nosso principal objetivo é entender quais mecanismos induzem a formação de padrões, assim como a estrutura dessa organização.

Abordaremos este problema de um ponto de vista macroscópico, fazendo propostas sobre as leis que regem a evolução da distribuição da população. Para sistemas simples, é possível estabelecer uma conexão entre a funcionalidade individual (microscópica) com os observáveis macroscópicos. Somente em organismos extremamente simples, como bactérias, uma conexão completa pode ser estabelecida [10]. Entretanto, com o objetivo de atingir sistemas mais complexos, é necessário definir a evolução pelas próprias variáveis macroscópicas: como se cada escala exibisse suas próprias leis [11]. Assim, as regras de evolução estarão fundadas nos inúmeros graus de liberdade que o sistema venha a apresentar mas contabilizados em termos efetivos. Em particular, a grandeza de interesse é a densidade de indivíduos no espaço (demografia), a qual também é o principal dado experimental. Neste sentido, toda a dinâmica será estabelecida pela distribuição da população, definindo os processos fundamentais da dinâmica de populações: taxas de reprodução, competição e o fluxo dos indivíduos [12–15].

Como proposto na literatura, a descrição para este problema pode ser feita partindo de equações diferenciais parciais para a evolução da distribuição de densidade dos indivíduos [1, 2]. Dentre os modelos anteriormente propostos,

a equação Fisher-KPP<sup>1</sup>, ou simplesmente equação de Fisher, engloba as características fundamentais da dinâmica e por isso, se tornou um modelo paradigmático na dinâmica de populações. Neste trabalho, apresentaremos algumas propostas de generalização da equação Fisher-KPP embasadas em estudos anteriores [16–18], assim como novas contribuições, a respeito da difusão [19] e do comportamento aleatório dos parâmetros da dinâmica. Além disso, o estudo da não localidade apresentado nas referências [16–18] é revisitado e aprofundado.

Antes de seguir, precisamos fazer algumas considerações gerais sobre o contexto estudado. Muitos dos termos e conceitos utilizados pertencem à interface entre a Física e a Biologia. Por isso, é saudável definir como se entende este estudo de um modo interdisciplinar.

Como nosso objetivo é estudar a auto-organização desses indivíduos, se faz necessário definir o que exatamente *auto-organização* significa. Começando por um contra-exemplo: num grupo de empregados que executam tarefas sob o controle de uma hierarquia superior (o chefe), a presença de um controle externo ao sistema (os empregados) é o que determina os procedimentos e as tarefas que serão executadas [20, 21]. Por isso, esta situação não pode ser considerada como um caso de auto-organização, já que a evolução do sistema segue uma *receita* externa, e portanto, não é estabelecida pelo próprio sistema [21]. Entretanto pode existir ordem, mas não auto-organização.

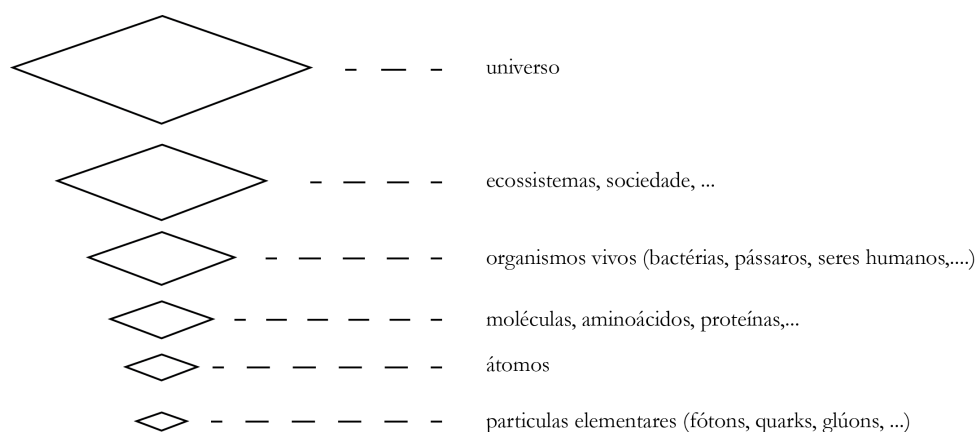


Figura 1.1: Esquema das diferentes escalas de observação.

<sup>1</sup>Atribuída a R. Fisher e aos matemáticos A. Kolmogorov, I. Petrovskii e N. Piskunov. Foi originalmente introduzida por Fisher para descrever a propagação de um gene vantajoso na população.

O conceito de auto-organização é certamente amplo. Todavia pode-se estabelecer um consenso para a sua definição [20]: “Auto-organização é um processo no qual padrões em nível global emergem unicamente pelas inúmeras interações nos níveis inferiores.”<sup>2</sup>. Neste sentido, podemos citar tanto a estrutura sofisticada de um formigueiro, como a cultura, ou ainda o cérebro, como alguns dos diversos exemplos de sistemas onde a auto-organização está presente. Os níveis aos que Camazine *et al.* se referem estão ilustrados na figura 1.1.

Como dito anteriormente, na dinâmica de populações, a auto-organização aparece na formação de padrões espaço-temporais. Talvez um dos casos mais completos seja a dinâmica das cidades. Nas cidades, existe um duelo constante entre o comportamento autônomo da população e a ordem estabelecida pelo estado, por meio de projetos urbanos e segurança pública, por exemplo. Entretanto, o que diferencia este caso do contra-exemplo empresarial proposto por Haken [21] é que os indivíduos que tomam a decisão pelo estado pertencem à cidade e são alvos de suas decisões. Por isso, é natural concluir que a observação de moradias (como casas e apartamentos), espaçadas entre si com distâncias típicas e inseridas numa malha de rodovias extremamente ordenada é produto da auto-organização existente entre os homens. Além dessa estrutura espacial de edificações, que de fato mostra complexidade como um fractal [22], a cidade apresenta um fluxo bem organizado no deslocamento dos indivíduos, entre os locais de trabalho e moradia por exemplo. Apesar do meio ter forte influência sobre os padrões temporais (como o dia e a noite), aspectos culturais e sociais modelam a distribuição espacial. Neste sentido, vale citar o estudo recente feito por Barthélemy e Louf que mostra como o tráfego de veículos promove a criação de múltiplos centros na cidade [23].

De modo geral, a formação de padrões está presente em vários fenômenos naturais fora do equilíbrio [24] e constitui uma enorme área que engloba desde a formação das células de convecção Rayleigh-Bénard ao padrão preto e branco nas zebras. A descrição macroscópica nestes casos permite que as técnicas sejam compartilhadas e que os modelos se relacionem. De fato, a dinâmica de populações lida com sistemas essencialmente abertos e fora do equilíbrio. Sistemas biológicos estão intrinsecamente fora do equilíbrio já que o acoplamento com o meio é fundamental para a sua existência (figura 1.2). Estar fora do equilíbrio quebra a simetria do fluxo de probabilidades entre os estados do sistema [25]. Tal fator possibilita que a distribuição de indivíduos

<sup>2</sup>Tradução livre do trecho original: “Self-organization is a process in which pattern at the global level of a system emerges solely from numerous interactions among the lower-level components of the system.”

do sistema apresente uma estrutura espaço-temporal [26, 27].

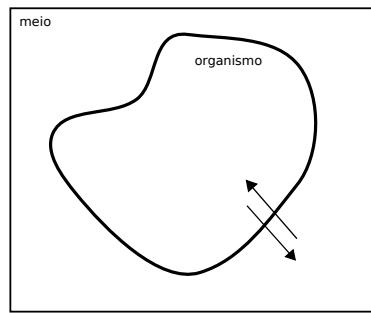


Figura 1.2: Esquema do acoplamento do organismo com o meio.

Estas ideias fornecem uma noção geral sobre o contexto em que este trabalho está inserido. Nos próximos capítulos abordaremos estas questões de forma concreta. Começaremos, no capítulo 2, mostrando como as características fundamentais da população estabelecem a equação de evolução para a dinâmica da população, introduzindo o processo de crescimento (diferença entre a natalidade e mortalidade), a competição e por fim, a difusão, chegando à equação Fisher-KPP. Em seguida, apresentaremos três generalizações para esta equação que incluem: a difusão não linear, interações de longo alcance (caso determinístico) e flutuações dos parâmetros de controle (caso estocástico). Estas generalizações, acompanhadas de uma abordagem adequada (seção 3), serão estudadas em detalhe nos capítulos 4 e 5.

No capítulo 3, apresentaremos a metodologia para investigar a formação de padrões, tanto para o caso em que as regras da dinâmica são determinísticas (seção 3.1), quanto para o caso em que as regras são estocásticas (seção 3.1.2). Apresentaremos duas formas de abordar o problema. Com métodos analíticos, poderemos entender as relações entre as interações e a formação de padrões. Como a equação da qual partiremos é fortemente não linear, nossos resultados analíticos se baseiam na linearização da equação de evolução ao redor de um estado homogêneo. Isto nos levará à análise linear de estabilidade que permitirá identificar a emergência de estruturas com uma escala espacial característica. Entretanto, como as informações obtidas analiticamente se limitam ao início da dinâmica, para conectarmos o comportamento inicial com o estado assintótico atingido pelo sistema, apresentamos também métodos numéricos que fornecem informação sobre toda a evolução. Assim, conhecendo a abordagem apropriada para investigar a formação de padrões, apresentamos os resultados nos capítulos 4 e 5.

No capítulo 4, partindo do caso geral em que as interações são de longo alcance, mostraremos de uma forma geral como o acoplamento modifica

a condição de estabilidade. Posteriormente, considerando o limite de curto alcance das interações, concluiremos que a função de influência, que define o acoplamento, deve ser larga o suficiente para que possam surgir padrões. Além disso, a simetria da função de influência é estudada. Mostraremos que a anisotropia (assimetria) das interações levará à propagação dos padrões. Para investigar os efeitos da difusão não linear que vão além da condição de estabilidade e também para confirmar as previsões teóricas, um estudo detalhado é apresentado. Isto é feito na seção 4.2, onde confirmamos também que a análise linear prediz com sucesso os pontos críticos e o modo dominante no estado estacionário. Particularmente, mostraremos que a difusão não linear interfere drasticamente na forma dos padrões, podendo até desconectá-los, fragmentando a população.

No capítulo 5 focaremos o caso estocástico, considerando que a taxa de crescimento possui flutuações aleatórias. Isto é, pela complexidade existente nas interações entre os organismos e o meio, os parâmetros que quantificam essas condições exibem flutuações em diversas escalas no tempo e no espaço. Modelaremos essas flutuações na forma idealizada de um ruído gaussiano branco, isto é, descorrelacionado tanto no espaço quanto no tempo. Nossos resultados mostraram que o ruído modifica as condições de estabilidade e podem revelar coerência mesmo quando a solução homogênea e estável. Além disso, apresentamos uma discussão sobre a natureza do ruído dentro do dilema Itô e Stratonovich. Primeiro, mostraremos o estudo do impacto do ruído nos casos em que padrões são induzidos pelas regras determinísticas (seção 5.1.2), e depois, mostraremos o impacto nos casos em que padrões não são formados pelas regras determinísticas (seção 5.1.2). Para este último caso, mostraremos que estas diferentes interpretações do termo estocástico modificam as previsões analíticas, assim como o comportamento qualitativo da distribuição. Em ambos os casos, veremos que mesmo abaixo do ponto crítico para a formação de padrões um tipo de coerência é estabelecida na população. Para o caso Stratonovich, observamos uma persistência dos padrões no tempo, enquanto no caso de Itô eles são fracamente correlacionados.

Por último, no capítulo 6 apresentaremos as considerações finais, sintetizando o que foi apresentado, assim como as perspectivas para trabalhos futuros. Em resumo, os resultados mostram as condições para a formação de padrões em um modelo efetivo de uma espécie. Além disso, nestas condições, mostramos o efeito de variações do termo difusivo e a presença de ruído nos parâmetros de controle. Isto cumpre o objetivo de entender a formação de padrões, assim como os efeitos de processos paralelos que interferem tanto na



condições para emergência, quanto na forma e comportamento dessas estruturas no estado assintótico.

## 2

### Dinâmica de populações

A formulação matemática para descrever o comportamento de populações biológicas teve início nos trabalhos de Malthus, Verhulst, Lotka, Volterra e Fisher [12–14, 28, 15]. Hoje, inúmeros modelos existem para a descrição da evolução do tamanho da população (número de indivíduos), ou ainda para a distribuição espacial da população [1, 2]. Aqui, nos restringiremos a uma classe de modelos originalmente aplicado a bactérias, mas que encontra aplicações em outros casos. Consideremos que a dinâmica é *markoviana*, de tal modo que o estado presente do sistema determina completamente o estado seguinte, ou seja, o sistema não possui memória, o que é razoável no caso de organismos simples. Caracterizando o estado do sistema pela distribuição  $U$  acompanhada do conjunto  $M$  dos parâmetros de controle, as operações que levam  $U(X, t) \longrightarrow U(X, t + \Delta t)$  só dependem de  $U(X, t)$  e  $M$ . Explicitamente, podemos dizer que

$$U(X, t + \Delta t) = U(X, t) + \mathcal{L}(U(X, t); M)dt. \quad (2-1)$$

Consideramos também que a população é um sistema autônomo, de tal forma que  $\mathcal{L}$  não possui nenhuma dependência explícita com o tempo. Biologicamente, estamos assumindo a hipótese de que as interações, o comportamento e a fisiologia dos indivíduos não mudam com o tempo. Esta hipótese pode ser razoável em muitos casos já que as alterações na constituição e comportamento do organismo ocorrem em escalas de tempo maiores que o tempo de observação.

Note que na Eq. (2-1) a variável de estado pode ser um vetor, contendo as densidades de uma coleção de populações,  $U(X, t) = \{u_1(X, t), \dots, u_n(X, t)\}$ . Em geral,  $X \in \mathbb{R}^2$ , descrevendo organismos que vivem sobre uma superfície, para outros casos como o de insetos [5, 1] faz sentido considerar um espaço tridimensional.

Rearranjando Eq. (2-1) e fazendo o limite contínuo ( $\Delta t \rightarrow 0$ ) obtemos

$$\partial_t U = \mathcal{L}(U; M), \quad (2-2)$$

onde  $\partial_t$  indica a derivada parcial em relação ao tempo e convenientemente suprimimos  $(X, t)$ .

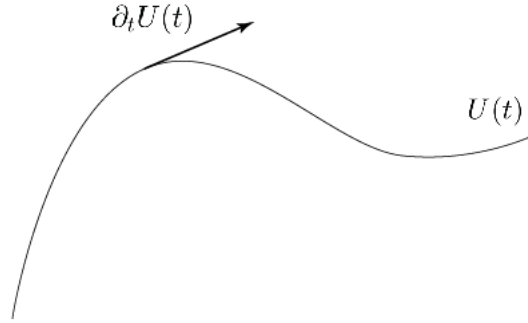


Figura 2.1: Ilustração da trajetória no espaço de fase.

A distribuição  $U$  percorre uma trajetória no espaço de fase (figura 2.1), partindo de uma condição inicial  $U(t = 0)$  e seguindo para um estado estacionário, se este existir. A seguir, introduziremos os processos elementares que compõem a dinâmica e definem a evolução da população.

## 2.1

### Processos elementares

Nesta seção serão apresentados alguns princípios da dinâmica que embasam o que chamaremos de processos elementares. Primeiro, na seção 2.1 apresentaremos a dinâmica para a evolução do tamanho da população, desconsiderando a informação espacial [12–14, 28, 15]. Em seguida, propondo a difusão como acoplamento espacial, consideramos um modelo espacialmente estendido. Especificamente, estes passos nos levarão à equação de Fisher-KPP.

Para começarmos a definir uma forma funcional para a taxa de variação da população  $\mathcal{L}$ , partimos dos fundamentos que compõem a dinâmica. Para isso, deve estar claro que sistemas biológicos possuem características únicas que normalmente não são encontradas em outros sistemas. Talvez, a mais importante delas seja a autopoiese [29]: os organismos vivos tem a capacidade de produzirem a si mesmos. Assim, como um primeiro passo, considere o processo de reprodução.

Podemos pensar a reprodução de um organismo por dois caminhos. Primeiro, o nascimento de um novo indivíduo pode vir da divisão de um indivíduo pai, isto é  $A \rightarrow A + A$ , como ocorre na divisão celular e em bactérias

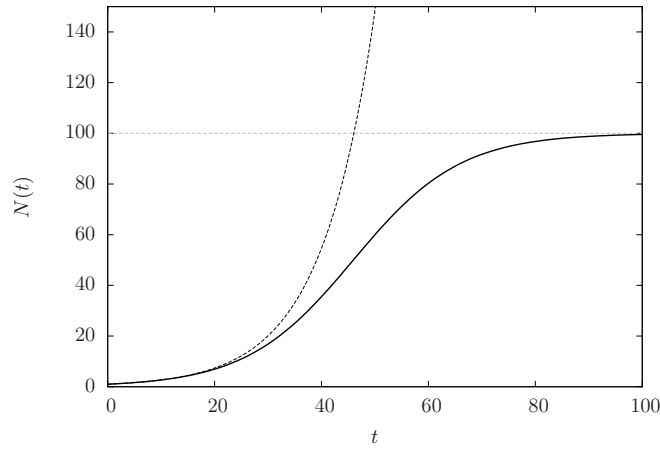


Figura 2.2: Evolução do tamanho da população supondo  $r$  constante (linha preta tracejada) e para o modelo de Verhulst.

por exemplo. Segundo, em populações sexuadas, a reprodução ocorre em pares  $A + A' \rightarrow A + A' + A''$ . Estas são as únicas maneiras de adicionar um indivíduo à população. De uma forma geral podemos dizer que cada um destes processos ocorre com uma taxa  $r(N)$ . De toda forma, a população cresce mais quanto maior ela for. Neste sentido, podemos dizer que a variação de crescimento do número de indivíduos é dado por

$$\dot{N} = r(N)N. \quad (2-3)$$

Se a taxa de nascimentos independe do tamanho da população, esta é chamada de parâmetro de Malthus [12]. Malthus foi um dos pioneiros no desenvolvimento de uma teoria para a evolução de populações e é conhecido pela lei do crescimento exponencial dentre outras diversas contribuições sobre os princípios das populações [12]. Com a contribuição de Verhulst [13], o trabalho de Malthus é estendido. Verhulst admite que o crescimento exponencial sem limites é inviável, notando que o suporte do meio com recursos é finito. A hipótese desta capacidade finita de suporte modifica a Eq. (2-3), impondo um limite ao crescimento da população, portanto,

$$r(N) = r_0 \left( 1 - \frac{N}{K} \right). \quad (2-4)$$

Então, entende-se que existe divisão de recursos entre a população. Conforme a população cresce, menos se tem para cada indivíduo, o que por sua vez reduz a taxa de nascimentos. Esta resposta ao suporte do meio conduz assintoticamente o tamanho da população a um valor finito  $K$  (figura 2.2).

De forma geral, entende-se que a contenção do crescimento populacional é

resultado do tamanho da população ser substancialmente grande e comparável com a capacidade de suporte do meio. Esta limitação indiretamente constrói competição por recursos entre os indivíduos o que leva a uma redução da taxa relativa de crescimento da população.

A solução para a Eq. (2-4) pode ser encontrada analiticamente sem muita dificuldade,

$$N(t) = \frac{KN_0 e^{rt}}{K + N_0(e^{rt} - 1)}, \quad (2-5)$$

sendo  $N(t = 0) = N_0$ . Esta relação tem sido aplicada em diversos casos e é certamente um dos resultados mais conhecidos na dinâmica de populações.

Estendendo o estudo da evolução de uma única população, Lotka [14, 30] e Volterra [28] propuseram os talvez primeiros modelos de interação entre espécies e proveem uma descrição mais completa de um ecossistema, acoplando em cadeia modelos na forma da Eq. (2-4).

Hoje, podemos apresentar as equações de Lotka-Volterra num contexto mais geral do que foi proposto originalmente (duas espécies). Considere  $n$  espécies. A população de cada espécie  $i$  contém  $u_i$  indivíduos que interagem de acordo com certa hierarquia na cadeia alimentar. A base da cadeia contém aquela espécie, a exemplo das plantas, que consome exclusivamente o que o meio provê. A primeira camada é acoplada com a cadeia acima, obedecendo uma relação presa-predador, colocando uma como o recurso da outra. Assim, embasado pelo modelo de Verhulst, escrevemos as equações para a interação entre as espécies do sistema

$$\begin{aligned} \dot{u}_1 &= a_1 u_1 - b_1 u_1 u_2, \\ &\vdots \\ \dot{u}_i &= a_i u_{i-1} u_i - b_i u_i u_{i+1}, \\ &\vdots \\ \dot{u}_n &= a_n u_{n-1} u_n - b_n u_n. \end{aligned}$$

Os parâmetros  $a_i$  e  $b_i$ , considerados constantes, regulam a transferência energética que ocorre no momento em que uma presa é servida de alimento para o predador. Como para todo  $1 < i < n$  as espécies são predadores e presas simultaneamente,  $b_i$  representa a taxa em que  $i$  é servida de presa para  $i + 1$  e  $a_i$  representa o retorno energético da predação que  $i$  faz sobre  $i - 1$ . Dessa forma, as mortes provocadas pela espécie  $i$  em  $i - 1$  são convertidas em um aumento no crescimento de  $i$ . Para o interior da cadeia simplificamos o modelo

por conveniência, desconsiderando tanto a competição interna quanto a mortalidade por outras causas (por envelhecimento, acidentes, entres outros), como se estes processos ocorressem em taxas menores que a predação. Entretanto, pode-se incluir estes fatores incorporando termos do tipo  $u_i^2$  e  $-u_i$  nas taxas de crescimento. Com exceção da espécie no topo da cadeia, todas as outras tem sua população bem controlada pelas taxas de predação e estas taxas são consideradas maiores que as taxas por morte natural.

Por último, note que as equações de Lotka-Volterra podem ser escritas na forma

$$\dot{U} = \mathbf{T}(U)U, \quad (2-6)$$

onde  $U = (u_1, \dots, u_n)$  e  $\mathbf{T}$  é matriz  $n \times n$  cujos elementos dependem dos valores de  $u_1 \dots u_n$ , o que deixa claro a não linearidade das equações e a necessidade de técnicas para entender questões essenciais dessa dinâmica, principalmente sobre a sobrevivência das espécies, a existência de pontos de equilíbrio e ciclos limites.

Até o momento, descrevemos a população exclusivamente pelo número de indivíduos, ignorando a distribuição espacial. Já discutimos a reprodução, a competição e finalmente, agora, introduziremos a difusão dos indivíduos considerando um sistema espacialmente estendido.

Um bom caminho para introduzir a difusão é definir o fluxo como

$$J = -D\nabla u, \quad (2-7)$$

onde  $D$  é constante. Assim, dizemos que os indivíduos seguem contra o gradiente de concentração. Este comportamento é observado em inúmeros processos de difusão na física e pode ser relacionado com o comportamento microscópico, de um conjunto de caminhantes aleatórios [31]. Entretanto, a mobilidade de organismos vivos normalmente está ligada a processos sofisticados, já que os indivíduos possuem a capacidade de locomoção própria [20, 9]. A decisão de como se mover e para onde se mover é estabelecida pela forma e fisiologia do organismo e embasada nas informações sensoriais obtidas. Principalmente por estes fatores, a dinâmica de organismos vivos é movida por forças que diferem fundamentalmente das de um caminhante aleatório. Em bactérias por exemplo, o comportamento microscópico “corre-e-vira” (do inglês *run-and-tumble*) define um coeficiente de difusão que depende da densidade [32, 33].

Impondo conservação do número de indivíduos, a taxa de variação provocada pelo fluxo dado por (2-7) é dada por  $-\nabla \cdot J$ . Neste sentido, sobrepondo esta contribuição com a regra de crescimento definida pelo modelo de Verhuslt (2-4), obtemos

$$\frac{\partial u(X, t)}{\partial t} = D \nabla^2 u(X, t) + au(X, t) - bu(X, t)^2, \quad (2-8)$$

onde  $a = r_0$  e  $b = r_0/K$ .

A Eq. (2-8) é conhecida como equação de Fisher-KPP, onde  $D$ ,  $a$  e  $b$  são constantes positivas [34, 35, 15]. Apesar da equação Fisher-KPP ter sido criada para o estudo de propagação de genes, hoje, esta é considerada um modelo paradigmático para a dinâmica de populações [1, 2].

Note que a Eq. (2-8) simplesmente acopla por meio do laplaciano uma cadeia contínua de sistemas, cujo crescimento é dado pela expressão logística.

Em uma dimensão, podemos mostrar, para o caso em que  $a = b = D = 1$  (ou sobre uma transformação de escala apropriada), a Eq. (2-8) admite uma solução de onda propagante [34, 35], tal que  $u(x, t) = v(x - ct)$  onde  $c$  é a velocidade de propagação da onda. Para um valor especial  $c = \pm 5/\sqrt{6}$ , podemos encontrar uma solução fechada [35]

$$v(z) = \left(1 + c \exp\left(\pm z/\sqrt{6}\right)\right)^{-2}, \quad (2-9)$$

onde  $z \equiv x - ct$ .

Dentro do contexto biológico, soluções desse tipo modelariam a frente de crescimento de uma colônia de bactérias [36, 37, 4]. A forma final da Eq. (2-8) sintetiza a contribuição dos processos de reprodução, competição e difusão. Enquanto a taxa de reprodução induz um crescimento exponencial, a competição age como um termo regulatório, dominante em altas densidades e a difusão introduz o fluxo dos indivíduos, modelando-os como caminhantes aleatórios.

Na próxima seção, faremos algumas propostas de generalizar os termos da Eq. 2-8, os quais, futuramente serão estudados no contexto da auto-organização.

## 2.2

### Generalização dos processos elementares

Pelo que foi apresentado, a Eq. (2-8) se baseia em hipóteses bem simples sobre a dinâmica. Mesmo assim, esta forma pode ser aplicada em casos reais [36, 37]. Entretanto, é fácil pensar em situações em que a Eq. (2-8) falha em capturar importantes propriedades de sistemas reais. Aqui, faremos propostas com o objetivo de incluir: a difusão não linear, a não localidade, e flutuações nos parâmetros de controle que podem estar presentes em sistemas naturais [1, 2].

### 2.2.1 Difusão

Primeiro, considere a difusão como processo isolado. Para isso, partimos da equação de continuidade

$$\partial_t u(X, t) + \nabla \cdot J = 0. \quad (2-10)$$

A Eq. (2-10) impõe conservação de matéria (de elementos) nas trocas entre os volumes infinitesimais que formam o espaço.  $J$  é um campo vetorial, representando o fluxo em cada ponto. Usando o teorema de Gauss (ou teorema do divergente), identifica-se que o divergente de  $J$  mede o fluxo de matéria que sai do volume infinitesimal  $v$ . Por definição,

$$\nabla \cdot J = \lim_{v \rightarrow 0} \frac{\oint_S J \cdot dA}{v}. \quad (2-11)$$

Assim, lemos a equação de continuidade como um balanço entre a variação local e o fluxo para o exterior. Entretanto, uma definição do comportamento do fluxo ainda está faltando. É preciso definir como a população permeia o espaço. A difusão é um processo de homogenização que se observa também no princípio químico do equilíbrio de concentrações no meio, como o fluxo por osmose. Os elementos seguem para onde a densidade é menor, saindo de regiões saturadas para regiões de baixa densidade, e eventualmente, o equilíbrio se estabelece quando todo o sistema tem uma concentração constante. Matematicamente, estamos dizendo que o fluxo segue contra o gradiente de concentração

$$J = -D \nabla u, \quad (2-12)$$

o que é conhecida como Lei de Fick, quando o coeficiente de difusão  $D$  é constante.

No contexto biológico, descrever o deslocamento espacial como um processo difusivo tem suas limitações, já que, por exemplo, os elementos são autônomos [1, 9]. Um passo adiante em tentar generalizar o termo difusivo dado pela Eq. (2-12), está em admitir que a densidade interfere na mobilidade. Isto é, o coeficiente de difusão depende do estado do sistema

$$J = -D(u) \nabla u. \quad (2-13)$$

Neste momento, gostaria de chamar atenção para dois tipos de comportamento: quando a alta densidade prejudica e quando intensifica a difusão. Ambos destes casos podem ser contemplados por um coeficiente de difusão não linear na forma de uma lei de potência, podendo ser proporcional ou inversamente proporcional à densidade alterando um parâmetro (o expoente). É fácil



imaginar casos em que a densidade compromete a mobilidade dos indivíduos, como pode ser visto em multidões em processo de evacuação [9]. Entretanto, de outra forma, a densidade pode ter um papel contra-intuitivo e intensificar a difusão dos indivíduos. Na Física, isto pode ser observado na passagem de gases em meios porosos, em plasmas, dentre outros casos [38]. Biologicamente, esta característica pode estar ligada a uma diversidade de fenômenos físico-químicos e comportamentais dos indivíduos [33]. Podemos interpretar esta situação como uma maior migração para áreas de baixa densidade, pelos malefícios trazidos em se viver em regiões de alta densidade. De fato, para cidades foi mostrado, pelos trabalhos do grupo de Geoffrey West [39], que muitos dados coletados para cidades escalam com o número de habitantes. Dentre todos os fatores, dados que representam condições ruins aos indivíduos, como a criminalidade [40], podem se enquadrar no papel de intensificadores da busca de regiões menos populadas na forma de uma lei de potência.

Relembremos a relação Einstein–Smoluchowski [31] para o movimento browniano [41] que conecta o coeficiente de difusão com a temperatura por  $D \propto T$ . Neste sentido, se a alta densidade intensifica a dissipação de energia, como em um sistemas de grãos com colisões inelásticas, regiões de alta densidade se tornam mais frias e tendem a absorver mais e mais indivíduos [42]. Opostamente, se as colisões forem elásticas, como em gases, o aumento da densidade aumentaria a pressão e consecutivamente a difusão.

Substituindo (2-13) em (2-10) obtemos uma forma generalizada para o processo de difusão,

$$\partial_t u(X, t) = \nabla \cdot (D(u) \nabla u) \quad (2-14)$$

que no caso particular em que  $D$  é constante,

$$\partial_t u(X, t) = D \nabla^2 u. \quad (2-15)$$

Certamente, inúmeras formas para o coeficiente de difusão  $D(u)$  foram propostas para modelar sistemas biológicos [1, 2]. Pelos argumentos colocados e inspirado pela equação de meios porosos (EMP) [38], que carrega um certo expoente  $\nu$  fenomenológico, podemos contemplar o estudo dos dois comportamentos citados,

$$\partial_t u = \Delta_\nu u \equiv \nabla^2 u^\nu, \quad (2-16)$$

Expandindo o termo do lado direito da Eq. (2-16), pode-se ver que  $D(u) = \nu u^{\nu-1}$ , mas mais importante,  $D(u) \propto u^{\nu-1}$ . Mostraremos especificamente a influência dessa forma em um modelo de formação de padrões [17] o que deixará claro as duas fases existentes quando  $\nu > 1$  e  $\nu < 1$  (cf. capítulo 4). Formas

fechadas para a solução da Eq. (2-16) existem. Vale notar o desenvolvimento feito por Tsallis e Buckman [43] para um caso ainda mais geral. Os autores também mostram que a Eq. (2-16) apresenta solução física somente se  $\nu > -1$ , no sentido em que as soluções sejam normalizáveis. Ainda mais, as soluções para a Eq. 2-16, sob a condição inicial  $u(x, 0) = \delta(x)$ , são q-gaussianas<sup>1</sup>, onde  $q = 2 - \nu$  (figura 2.2.1).

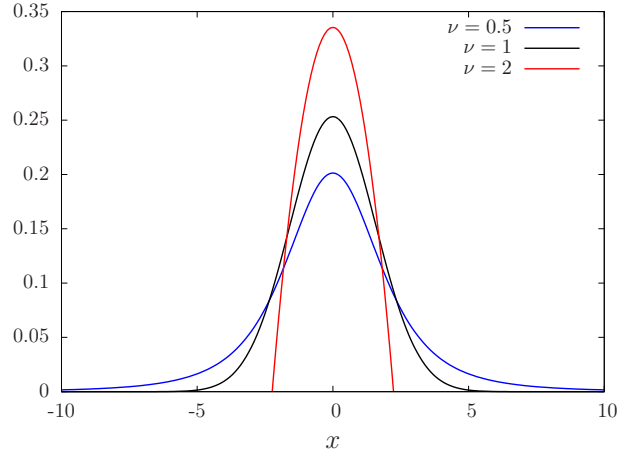


Figura 2.3: Soluções para Eq. (2-16): caudas longas ( $q = 2$ ), gaussiana ( $q = 1$ ), suporte compacto ( $q = 0.5$ ).

Em termos físicos, a principal diferença ocorre no limite em que a densidade tende a zero. Para  $\nu > 1$  ( $q < 1$ ) o coeficiente de difusão vai a zero quando  $u \rightarrow 0$  e a distribuição permanece bem definida, neste caso em específico, a solução apresenta suporte compacto. Ao contrário, quando  $\nu < 1$  ( $q > 1$ ) existe um escape acelerado em baixas densidades, já que o coeficiente de difusão diverge no limite de baixa densidade. Na formação de padrões, a influência desses comportamentos tem consequências drásticas para a população [19], que serão estudadas em detalhe na seção 4.2.

### 2.2.2

#### Interações de longo alcance

Nesta seção discutiremos a generalização do acoplamento espacial. A difusão acopla os elementos de volume utilizando o operador laplaciano, o que ocorre quase localmente, como ilustrado na Fig, 2.4. Pretendemos estender isso na medida em que o acoplamento espacial pode ser de longo alcance, consequência de interações não locais. As interações não locais podem ter diversas origens dependendo do caso estudado. Em bactérias por exemplo,

<sup>1</sup>  $f_q(x) = \frac{\sqrt{\beta}}{C_q} (1 - (1 - q)\beta x^2)^{1-q}$ , onde  $C_q/\sqrt{\beta}$  é a constante de normalização.

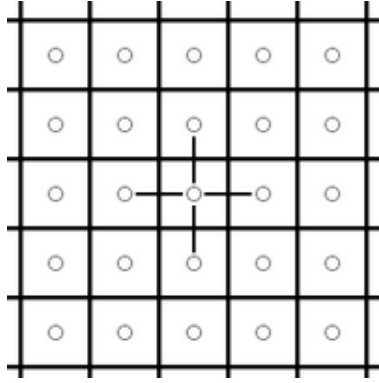


Figura 2.4: Na forma discreta vemos que o laplaciano acoplada os primeiros vizinhos no espaço.

a liberação de toxinas pode afetar não localmente os indivíduos. De outra forma, podemos imaginar que as interações de longo alcance sejam provocadas pela competição não local por recursos. Em particular, no caso de vegetações, fenômenos interessantes aparecem quando existe escassez de água, como nas regiões semi-áridas no Chile [6] e em Israel [44]. Nesses casos, a distribuição da vegetação tem que ser ótima, de forma que cada planta receba, pelo menos, o mínimo para sobreviver. Para isso, o sistema se auto-organiza. Quando a planta percebe a escassez de água, suas raízes crescem muito além da região que é ocupada na superfície [6], induzindo uma competição não local por água [42].

Estas motivações exigem a extensão do acoplamento espacial. Para esses casos, quando focamos um ponto no espaço, vemos que ele é afetado por uma grande região no espaço. Isto é ilustrado na figura 2.5.

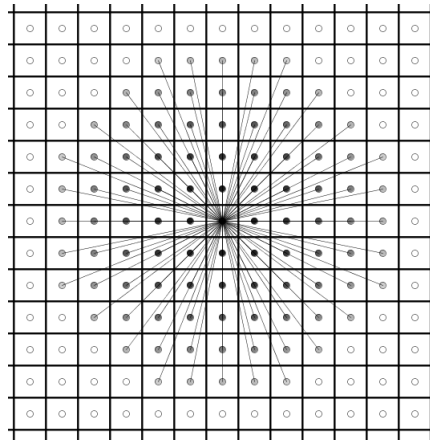


Figura 2.5: Exemplo de uma forma para o acoplamento não local.

Para os casos mencionados acima, o termo que antes considerava a disputa local por recursos  $-bu^2$  na Eq. (2-8), agora deve contabilizar a interação

da densidade  $u(X, t)$  com os demais inseridos na vizinhança de influência. Explicitamente entendemos que

$$-bu \times u \rightarrow -bu \times \int_{-\infty}^{\infty} f(x - x')u(x', t)dx', \quad (2-17)$$

onde  $f$  define a vizinhança e a influência de cada ponto  $x'$  em função da distância  $x - x'$ . Alguns exemplos de formas para a função de influência que tem sido usados são: a função de Heaviside e gaussiana.

Se pensarmos, também, que a presença de indivíduos ao redor interfere na reprodução dos indivíduos, intensificando ou prejudicando, o mesmo pode ser feito para o termo  $au(X, t)$ . No sentido em que,

$$au \rightarrow a \int_{-\infty}^{\infty} g(x - x')u(x', t)dx'. \quad (2-18)$$

Esta modificação inclui a característica de que é possível ocorrer uma variação da densidade em pontos no espaço distantes e desconectados da população. Em particular, no caso de proliferação de plantas, agentes como o vento e pássaros interferem na difusão de sementes (a espécie em potencial), aumentando consideravelmente a distância de transporte<sup>2</sup>.

Estender o alcance das interações torna possível compreender uma classe interessante de modelos. Como veremos, considerar termos não locais pode induzir a formação de padrões na população (cf. seção 4.1).

### 2.2.3

#### Flutuações nos parâmetros de controle

Ao observar o comportamento das condições do meio, pela medida de fatores como temperatura, vento, umidade, nutrientes, dentre outros, a primeira coisa que se nota é que elas não são constantes. Isto ocorre pelos argumentos que seguem. Primeiro, vale mais uma vez reforçar a alta complexidade que um meio real apresenta. De forma que os efeitos que estamos interessados em introduzir vão além dos causados pelas meras variações climáticas nas estações do ano, por exemplo. Como ilustrado pela figura 2.6, estamos interessados nas flutuações do ecossistema em escalas de tempo menores.

A respeito das condições atmosféricas (temperatura, ventos, etc), podemos relembrar que caos está presente em certos regimes das equações de Navier-Stokes que modelam a dinâmica de fluídos. Isto contribui para a imprevisibilidade das medidas citadas. Ainda mais, se pensamos no fator de suporte do meio com recursos, isto é, o valor da capacidade de suporte na Eq. (2-4),

<sup>2</sup>E.H. Colombo e C. Anteneodo, trabalho em desenvolvimento sobre o efeito da difusão não linear e transporte de longo alcance na formação de padrões em vegetações.

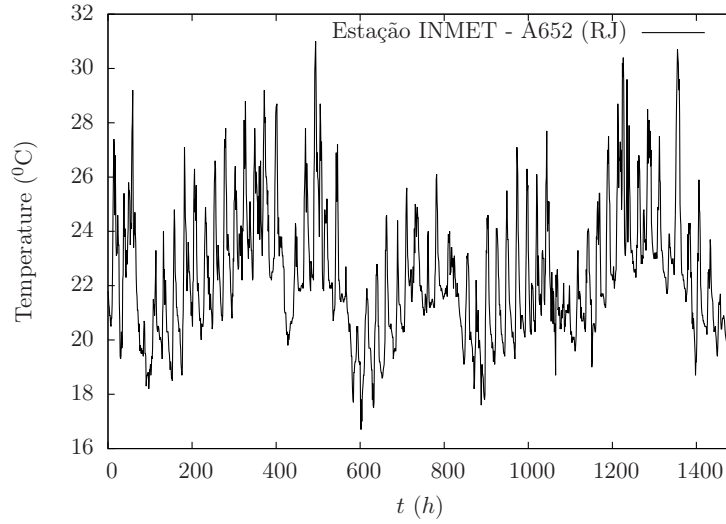


Figura 2.6: O gráfico mostra a temperatura em função do tempo (em horas) para a estação metrológica do Instituto Nacional de Meteorologia para o período de setembro a novembro de 2013.

encontraremos uma combinação de inúmeros processos que induzem flutuações em diversas escalas de tempo.

Flutuações também podem estar ligadas à própria dinâmica do meio, como as condições climáticas (origem externa), mas, também ligadas ao acoplamento entre o meio e a espécie (origem interna). Uma analogia que pode ajudar a compreender a origem interna das flutuações é pensar na experiência de um pescador. Mesmo que o número de peixes dentro do lago seja constante, o pescador passa por dias bons e ruins na pescaria. Assim, como o pescador, a nossa percepção (descrição) não inclui a dinâmica dos peixes individualmente. Como consequência, nós vemos o sucesso da pescaria como uma questão de probabilidades. Se as condições são mantidas, esperamos que ao longo de tempo o número de peixes pescados flutue de modo imprevisível ao redor de uma certa média. Neste contexto, incluímos a heterogeneidade das interações e o sucesso dos processos feitos pelos indivíduos.

Entendendo a origem das flutuações e sua presença indiscutível nos sistemas complexos, podemos pensar que as flutuações podem interferir na dinâmica do sistema. Neste sentido, é razoável admitir que os parâmetros do meio são processos estocásticos

$$a \rightarrow a + \eta(X, t), \quad (2-19)$$

onde  $a$  é agora um valor médio e  $\eta(X, t)$  é um processo estocástico com média nula,  $\langle \eta(X, t) \rangle = 0$ . Assumiremos que  $\eta$  é um processo estocástico estacionário, de forma que suas propriedades estatísticas sejam conservadas du-

rante a evolução, de modo que  $u(X, t)$  atinja, também, um estado estacionário. Podemos seguir fazendo mais algumas suposições sobre o processo  $\eta$ .

Idealizaremos as flutuações nos parâmetros de controle como um ruído gaussiano branco, ou seja,  $\langle \eta(X, t) \eta(X, t') \rangle = \delta(x - x') \delta(t - t')$ . Isto preserva a dinâmica como markoviana e permite um tratamento analítico. Entretanto, deve estar claro, que esta idealização ignora uma característica importante das flutuações observadas em sistemas reais. Principalmente, quando essas flutuações têm origem externa, ou seja, pela dinâmica do meio, é conhecida a presença de correlação temporal e espacial nas medidas [45].

### 3

## Formação de padrões

Neste capítulo, apresentaremos a metodologia para abordar a formação de padrões. Apresentamos uma abordagem analítica e numérica para esta questão no caso determinístico e no caso estocástico. Nas seções seguintes será mostrado como detectar a formação de padrões na distribuição de indivíduos para um dado  $\mathcal{L}$ . Primeiro, na seção 3.1.1 estudaremos de um ponto de vista determinístico o caso em que os parâmetros de controle são constantes no tempo. Posteriormente, na seção 3.1.2 estudaremos como flutuações nos parâmetros modificam a previsão determinística.

### 3.1

#### Métodos analíticos

Dentro do contexto da formação de padrões, e ainda mais em modelos para sistemas biológicos, esperamos que as equações que regem a dinâmica do sistema carreguem termos não lineares. Isto, muitas vezes, impossibilita obter uma solução analítica. Assim, os métodos apresentados aqui partem da linearização da equação de evolução. Esta aproximação permitirá obter conclusões sobre o comportamento do sistema do início da dinâmica. Especificamente, partindo de um estado estacionário homogêneo, procuramos entender como pequenas perturbações evoluem. E eventualmente, tentaremos estabelecer uma conexão entre a dinâmica inicial com o estado estacionário atingido pelo sistema.

#### 3.1.1

##### Caso determinístico

Estruturas de organização são identificadas por uma assinatura específica. Esta organização que procuramos está intimamente ligada à repetição, como se a população estivesse alojada em regiões formando uma estrutura periódica. Se isto ocorresse, a transformada de Fourier da distribuição informaria a presença de comprimentos de onda característicos no espaçamento dos indivíduos. Ao contrário, a distribuição trivial (indiferente, homogênea)

da ocupação do espaço não apresenta periodicidade e simboliza a desordem. Vale relembrar mais uma vez, que essas estruturas não são construídas por um fator de controle externo ou por meio de uma intervenção, mas sim, pelo próprio sistema que se auto-organiza [20, 26].

Primeiro, considere as soluções estacionárias e homogêneas para Eq. (2-2) que podem ser obtidas facilmente,

$$\mathcal{L}(H; M) = 0. \quad (3-1)$$

Podem existir diversos estados  $H_1, H_2, \dots$  constantes em todo espaço, tal que Eq. (3-1) seja satisfeita. Ao mesmo tempo, na prática, entende-se que o sistema somente permanecerá num dado estado, se for estável sob pequenas perturbações. Para os casos em que os sistemas são zerodimensionais, as perturbações ocorrem ao redor de um estado pontual. Entretanto, aqui, gostaríamos de considerar perturbações em todo o espaço. Uma maneira de abordar este problema é considerar que estas perturbações podem ser decompostas em uma série de Fourier e analisar independentemente cada modo  $K$ . De tal forma que podemos responder se quando o sistema é perturbado com certo modo a amplitude desta perturbação cresce ou diminui. Dessa forma, faremos uma análise linear da estabilidade [24].

Matematicamente, descrevemos este cenário considerando que  $U(X, t) = H + \mathcal{E}_K(X, t)$ . Assim, da Eq. (2-2),

$$\partial_t \mathcal{E}_K(X, t) = \mathcal{L}(H + \mathcal{E}_K(X, t)). \quad (3-2)$$

Como o operador  $\mathcal{L}$  pode ser consideravelmente complicado, a linearização torna possível entender a evolução de qualquer perturbação no estado estacionário  $H$ , se  $\mathcal{E}_K(X, 0)$  for suficientemente pequeno. Isto fica claro expandindo  $\mathcal{L}$  próximo de  $H$ . Nesta vizinhança, até segunda ordem,

$$\mathcal{L}(H + \mathcal{E}_K) \approx \mathcal{L}(H) + \mathbf{A}_{\mathcal{L}}^{(1)} \mathcal{E}_K + \frac{1}{2} \mathcal{E}_K^T \mathbf{A}_{\mathcal{L}}^{(2)} \mathcal{E}_K, \quad (3-3)$$

sendo  $\mathbf{A}_{\mathcal{L}}^{(1)} \equiv \mathbf{A}_{\mathcal{L}}^{(1)}(H)$  a matriz jacobiana que constrói o termo linear e  $\mathbf{A}_{\mathcal{L}}^{(2)} \equiv \mathbf{A}_{\mathcal{L}}^{(2)}(H)$  um tensor de posto três que tem como caso particular a matriz hessiana, quando  $n = 1$ .

Explicitamente seus elementos podem ser escritos como,

$$\begin{aligned} \{\mathbf{A}_{\mathcal{L}}^{(1)}\}_{ij} &= \partial_{u_j} f_i|_H, \\ \{\mathbf{A}_{\mathcal{L}}^{(2)}\}_{ijk} &= \partial_{u_i} \partial_{u_j} f_k|_H. \end{aligned}$$

Assim, note que Eq. (3-3) é simplesmente a expansão de Taylor de cada



componente de  $\mathcal{L}$  escrita de forma compacta. Quando  $|\mathcal{E}_K/u_i| \approx 0$  podemos desconsiderar o terceiro termo do lado direito, que carrega o acoplamento entre as componentes de  $\mathcal{E}_K$ .

Lembrando que  $\mathcal{L}(H) = 0$  por definição, Eq. (2-2) se simplifica e toma a forma linear,

$$(\mathbf{1}\partial_t - \mathbf{A}_{\mathcal{L}}^{(1)})\mathcal{E}_K = 0. \quad (3-4)$$

Seguimos definindo uma forma específica para a perturbação, considerando que

$$\mathcal{E}_K(X, t) = \begin{pmatrix} \varepsilon_0 \exp(iK \cdot X + \lambda_0(K)t) \\ \vdots \\ \varepsilon_n \exp(iK \cdot X + \lambda_n(K)t) \end{pmatrix}, \quad (3-5)$$

onde introduzimos a taxa de crescimento  $\lambda(K)$  para os modos de cada espécie interagente. Isto define a estabilidade, no sentido em que se  $\lambda(K) > 0$  ( $\lambda(K) < 0$ ), a perturbação cresce (decresce) no tempo.

A forma dada pela Eq. (3-5) possibilita estabelecer relações diretas entre as operações sobre a perturbação e as respectivas contribuições na análise de estabilidade linear. Primeiro, note que a derivada temporal aparece relacionada aos autovalores de  $\mathbf{A}_{\mathcal{L}}^{(1)}$  e que

$$\partial_t \mathcal{E}_K = \lambda(K) \mathcal{E}_K, \quad (3-6)$$

e portanto,

$$\mathbf{A}_{\mathcal{L}}^{(1)} \mathcal{E}_K = \lambda(K) \mathcal{E}_K, \quad (3-7)$$

Segundo, note que por estarmos no espaço de Fourier, aplicações do operador derivada espacial na perturbação criam a relação

$$(\partial_x)^n \mathcal{E}_K = (iK)^n \mathcal{E}_K. \quad (3-8)$$

Finalmente, resolvendo o problema de autovalores dado pela Eq. (3-7), resolvemos

$$\det(\mathbf{1}\lambda(K) - \mathbf{A}_{\mathcal{L}}^{(1)}) = 0. \quad (3-9)$$

Desta forma, os zeros do polinômio característico na Eq. (3-9) são os autovalores de  $\mathbf{A}_{\mathcal{L}}^{(1)}$  [46] e retornam as taxas de crescimento para cada  $K$ .

Matematicamente, concluímos que dentro da vizinhança do estado homogêneo, as taxas para o crescimento dos modos são dada pelos autovalores de matriz jacobiana  $\mathbf{A}_{\mathcal{L}}^{(1)}$ . Em geral, deve existir pelo menos um autovalor positivo, que obedeça certas características adicionais, para possibilitar a formação de padrões [24]. Este é o tipo de procedimento que existe na análise da *instabilidade de Turing* [47]. Turing, que fez o primeiro texto destinado à morfogênese, mostrava, por este procedimento, como a diferença entre os coeficientes difusão

de duas substâncias químicas constroem padrões no espaço.

Para cada modo, temos uma taxa de crescimento que pode vir a depender de  $K$ . Como antecipado, a relação (3-8) fornece uma possibilidade de como essas dependências podem aparecer. Neste momento, mesmo sem definir as interações, podemos investigar qualitativamente as formas de  $\lambda(K)$  que indicam a emergência de estruturas periódicas na população. Considerando a análise de um único autovalor, na figura 3.2 estão sendo mostrados alguns exemplos de resultados para  $\lambda(K)$  que aparecem em problemas de formação de padrões [24].

Neste ponto, ao tentar utilizar a análise de estabilidade para identificar a formação de padrões, entramos no problema de conectar a informação da dinâmica para tempo curto com o estado final do sistema. Isto aparece a medida que a informação que procuramos não é a estabilidade em si, mas sim o estado final que ela pode induzir. Especificamente, estamos interessados nas conexões entre a taxa inicial de crescimento dos modos  $\lambda(K)$ , que sabemos como obter analiticamente, com a transformada de Fourier do estado final  $\tilde{U}(K)$ , que só pode ser obtida numericamente. Ao ignorar os termos de ordem superior em (3-3), fica limitada a aplicação de  $\lambda(K)$  para pequenas amplitudes. Este fato, desconecta as informações do início e fim da evolução do sistema (figura 3.1).



Figura 3.1: Esquema ilustrando a conexão entre a análise linear (tempo curto) e o estado estacionário ( $t \rightarrow \infty$ ).

Mesmo que o desenvolvimento analítico linear só permita conhecer o sistema durante seus primeiros instantes, não se pode ignorar que isto constrói uma expectativa sobre o futuro. Esta expectativa pode, então, ser comparada com resultados da integração numérica, onde pode-se em boa aproximação conhecer o estado final do sistema. Vale notar, que mesmo que a integração numérica forneça a principal informação para o problema  $\tilde{U}(K)$ , não é ela que relaciona as interações com a formação de padrões. Heuristicamente, podemos chegar a algumas conclusões sobre como conectar ambas informações.

Depois de um longo tempo procuramos um estado final em que a transformada de Fourier possui um modo dominante, o que explicitamente evidencia a presença de escalas características. Como os termos não lineares estão sendo ignorados na Eq. (3-3), tem que se ter em mente que os modos que crescem  $\lambda(K) > 0$  são amortecidos e suas amplitudes se estacionam em algum valor. Primeiro, note que o crescimento em respeito a  $K = 0$  está relacionado ao crescimento da população em todo o espaço de forma homogênea e não com o aparecimento de formas estruturadas. Segundo, inicialmente, se a análise linear indicar que existe um intervalo bem definido em que os modos crescem e se ainda existir um modo destacado (que cresce mais que os outros), entende-se que esta instabilidade aponta a emergência de um modo característico  $K^*$ . Neste cenário, um passo importante é considerar que  $K^*$  é forte candidato para ser a posição do máximo global de  $\tilde{U}(K)$ . Este tipo de situação é ilustrada pela relação de dispersão na figura 3.2(a). As figuras 3.2(b) e (c), ilustram alguns contra exemplo em que padrões não aparecem.

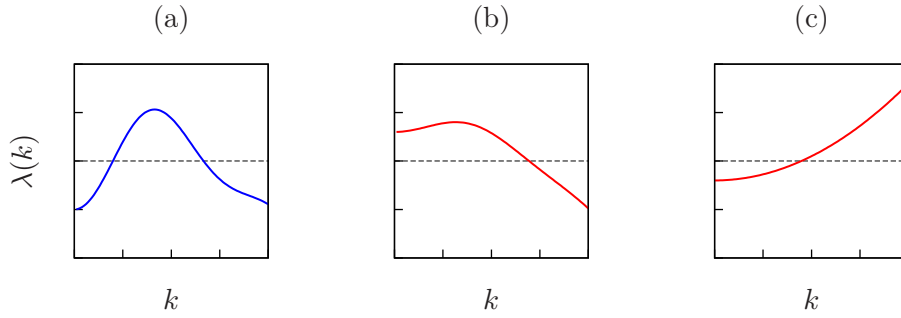


Figura 3.2: Possíveis resultados para  $\lambda(K)$ . A linha horizontal pontilhada indica  $\lambda(K) = 0$ . Em azul a forma que indica a formação de padrões. Em vermelho dois casos que não geram padrões: (a) por causa de uma instabilidade do modo  $k = 0$ , que indica o crescimento homogêneo da população e (b) pela ausência de uma escala espacial característica.

Este raciocínio se torna interessante na medida em que os inúmeros problemas estudados obedecem bem a este tipo de previsão [24]. Mas precisamente, no capítulo 4, mostraremos que  $\lambda(K)$  é suficiente para prever os pontos críticos para aparição de padrões e para caracterizar o modo dominante no estado estacionário. Portanto, com o objetivo de extrair o máximo de informação da análise linear, considera-se razoável verificar a hipótese de que

$$K^* \approx \arg \max_K \tilde{U}_s(K). \quad (3-10)$$

### 3.1.2

#### Caso estocástico

Agora, gostaria de focar o efeito do meio sobre a dinâmica do sistema. Uma das primeiras observações apontadas aqui, é que o sistema biológico é intrinsecamente acoplado ao meio. Esta entidade, que chamamos de meio, simboliza a combinação da participação de elementos externos: outros organismos, água, temperatura, etc. No caso da equação de Fisher-KPP, os parâmetros do meio estão quantificados por parâmetros constantes, isto é o conjunto  $\{a, b, D\}$  (cf. Eq. 2-8, pg. 19). Por simplificar o efeito do meio somente por um valor médio, modelos para a dinâmica de populações podem estar perdendo fenômenos de sistemas realísticos. Pelas transições de fase termodinâmicas, fica claro que a participação do ruído (temperatura) pode modificar drasticamente o comportamento do sistema. Em particular, modelos para sistemas biológicos e sociais tem mostrado o efeito de flutuações na dinâmica pelas *transições induzidas por ruído* [48, 9, 45].

Para introduzir a nossa discussão, retomemos o modelo de Verhulst, sob a forma

$$\dot{N} = aN - N^2. \quad (3-11)$$

Suponha que a taxa de crescimento,  $a$ , é uma variável estocástica. Explicitamente, a equação (3-11) é modificada fazendo a substituição

$$a \rightarrow a + \sigma\eta(t). \quad (3-12)$$

Uma suposição muito comum, que possibilita resultados analíticos, é considerar que  $\eta$  evolui como um processo de Wiener [49], tendo as propriedades estatísticas de um *ruído branco*. Isto é,  $\langle \eta(t)\eta(t') \rangle = \delta(t - t')$ .

A Eq. (3-11) se torna

$$\dot{N} = aN - N^2 + \sigma\eta N. \quad (3-13)$$

Este tipo de abordagem de Langevin, necessita de uma interpretação para a integral estocástica quando o ruído é multiplicativo. Neste ponto, entramos no que é conhecido na literatura como dilema entre as interpretações de Itô e Stratonovich [50].

Vamos começar localizando esta discussão no contexto da dinâmica de populações. Imagine, por exemplo, o caso em que a temperatura aumenta o crescimento de bactérias [51]. Mesmo que a temperatura que se reflete na população flutue de forma complicada, indo a altos e baixos valores de forma incerta, esperamos que sua dinâmica carregue certa inercia (memória), por depender de processos físicos como o transporte de calor. Por motivos como

este, na dinâmica de populações, as condições ambientais se aproximam de ruídos coloridos, ou seja, quando  $\langle \eta(t)\eta(t') \rangle \neq \delta(t - t')$ . Para estes casos, a discussão Itô-Stratonovich não aparece [52], mas resultados analíticos são mais difíceis.

A equação abaixo sintetiza a aplicação de cada interpretação na integral do termo multiplicativo em um intervalo de tempo  $\Delta t$  pequeno,

$$\int_t^{t+dt} \eta(t')g(N(t'))dt' = g[(1 - \alpha)N(t) + \alpha N(t + dt)](\eta(t + dt) - \eta(t)), \quad (3-14)$$

onde se  $\alpha = 0$  obtemos a integral de Itô e se  $\alpha = 1/2$  obtemos a interpretação de Stratonovich. Podemos pensar que a interpretação de Itô, de maneira rigorosa, considera que o sistema não consegue antecipar o comportamento do meio [53]. Entretanto como lembrado antes, ruídos em sistemas reais possuem correlação temporal, mesmo que pequena. Se fizermos a suposição que o ruído é correlacionado, mas o seu tempo de correlação tende a zero, chegamos à interpretação de Stratonovich: isto é exatamente o que o teorema Wong-Zakai mostra [54]. No sentido em que, a interpretação de Stratonovich pode servir para aproximar o ruído idealizado das correlações presentes nos ruídos reais. Todavia, se o ruído é interno ao sistema, ou ainda, consequência de que a descrição teórica é uma aproximação contínua para um sistema discreto [53], a interpretação de Itô é mais adequada.

O que torna esta questão tão dramática, é o fato de que as duas interpretações levam a resultados diferentes. Para a versão estocástica do modelo de Verhuslt (3-13), a distribuição de probabilidade pode ser obtida para ambas interpretações

$$P(N) = Ax^{\frac{2a}{\sigma^2} - \alpha'} e^{\frac{-2x^2}{\sigma^2}}, \quad (3-15)$$

onde  $\alpha' = 2(1 - \alpha)$  e  $A$  é uma constante de normalização. Assim, pode-se determinar como o valor típico  $N^*$  (máximo da distribuição) se modifica com a presença do ruído. Como mostrado na Ref. [48] temos que

$$N^* = a - \alpha' \frac{\sigma^2}{2}. \quad (3-16)$$

Isto indica que  $N^*$  diminui conforme a amplitude do ruído aumenta. Este fato mostra o papel destrutivo do ruído. Note que as diferentes interpretações fornecem diferentes efeitos em respeito ao valores críticos para  $\sigma$  para termos  $N^* > 0$ .

Como conhecemos toda a distribuição para o problema, um outro resultado interessante pode ser obtido para o valor médio de  $N$ . Para a interpretação de Stratonovich  $\langle N \rangle$  não é alterado pela intensidade do ruído. Para Itô, entre-

tanto, temos que

$$\langle N \rangle = a - \frac{\sigma^2}{2}. \quad (3-17)$$

Estes resultados mostram um simples efeito que o ruído pode ter sobre o estado final do sistema. Entretanto, aqui, precisamos de uma teoria apropriada para sistemas espacialmente estendidos. Em particular, estamos interessados nas possíveis modificações da correlação espacial da população. Garcia-Ojalvo e Sancho podem ser citados pelas suas contribuições ao estudo da ordem espaço-temporal induzida por ruído [55–57, 52]. Em particular, na Ref. [55], os autores mostram que isto pode acontecer quando existe a presença de ruído aditivo na equação Swift–Hohenberg [58].

Logo, a seguir, apresentaremos as ferramentas que permitem entender o papel do ruído na formação de padrões. Os resultados que seguem analisam uma única espécie. Todavia, fica claro que quando combinado com os resultados para o caso determinístico (cf. seção 3.1) pode ser aplicado para estudar o caso de muitas espécies. Para simplificar a notação, também restringiremos a análise para o caso unidimensional.

### Aproximação linear

Primeiro, considere escrever a equação geral (2-2) separando a parte determinística e a parte estocástica, de forma que temos

$$\partial_t u(x, t) = \mathcal{L}(u; M) = f(u) + \sigma_\eta g(u) \eta(x, t) + \sigma_\xi \xi(x, t), \quad (3-18)$$

o que engloba tanto os casos em que o ruído é multiplicativo, quanto os casos em que o ruído é aditivo, sendo  $\sigma_\eta$  e  $\sigma_\xi$  as intensidades dos ruídos.

Como um primeiro passo para entender a formação de padrões no contexto estocástico, considere olhar a equação para média, isto é,

$$\partial_t \langle u(x, t) \rangle = \langle f(u) \rangle + \sigma_\eta \langle g(u) \eta(x, t) \rangle + \sigma_\xi \langle \xi(x, t) \rangle. \quad (3-19)$$

Agora, definindo as propriedades estatísticas do ruído, as médias podem ser calculadas. O ruído é considerado branco e gaussiano com média nula, portanto  $\langle \eta(x, t) \rangle = 0$  e  $\langle \eta(x, t) \eta(x', t') \rangle = \delta(x - x') \delta(t - t')$ . Por consequência, o termo aditivo é zero por definição, mas os termos multiplicativos necessitam de uma interpretação estocástica [50]. Se interpretamos o ruído no sentido de Itô, imediatamente obtemos que o termo multiplicativo desaparece. Entretanto, se consideramos que o ruído possui correlação temporal arbitrariamente pequena, mas não estritamente zero [54], isto é, seguindo a interpretação de Stratonovich, os termos multiplicativos precisam ser tratados.

Uma maneira conveniente de calcular esta média é usar o teorema de

Furutsu-Novikov [59]. O cálculo detalhado da aplicação deste procedimento é detalhado no apêndice A onde obtemos que

$$\langle g(u)\eta(x, t) \rangle = \frac{1}{2\Delta x} \sigma_\eta^2 \langle g'(u)g(u) \rangle, \quad (3-20)$$

sendo  $\Delta x$  responsável por estabelecer a correspondência entre o cálculo numérico e o resultado analítico.

Em posse destes resultados, podemos simplificar a Eq. (3-18), obtendo que

$$\partial_t \langle u(x, t) \rangle = \langle f(u) \rangle + \frac{1}{2\Delta x} \sigma_\eta^2 \langle g'(u)g(u) \rangle. \quad (3-21)$$

Linearizando a Eq. (3-21) ao redor do estado estacionário  $u_0$ , dizendo que  $u = u_0 + \varepsilon$ , obtemos em primeira ordem que

$$\partial_t \langle \varepsilon \rangle = \left[ f'(u_0) + \frac{1}{2\Delta x} \sigma_\eta^2 \bar{g}'(u_0) \right] \langle \varepsilon \rangle, \quad (3-22)$$

onde  $\bar{g}(u) = g'(u)g(u)$ .

Este resultado mostra diretamente que a presença do ruído, assim como a sua dependência com a densidade  $g$ , influenciam a dinâmica inicial. Em particular, vemos que o ruído translada a taxa de crescimento, que eventualmente pode induzir a instabilidade dos modos levando à formação de padrões.

### Função de Estrutura

Um passo importante na compreensão da formação de padrões vai ser dado agora. Pelos argumentos que seguem, veremos que simplesmente investigar a relação de dispersão dada pela equação (3-22) não informa a estrutura de organização, mas sim, somente a condição de estabilidade. Em particular, mostraremos que a *função de estrutura* é uma boa medida para detectar coerência espacial quando a Eq. (3-22) ainda acusa a estabilidade da solução homogênea. Assim, primeiro considere a definição da função de estrutura:

$$S(k, t) \equiv \langle \tilde{u}(k, t) \tilde{u}(-k, t) \rangle = \langle \tilde{u} \tilde{u}^\dagger \rangle, \quad (3-23)$$

onde  $^\dagger$  indica o respectivo complexo conjugado.

De fato, observe que  $S$  é justamente a transformada de Fourier da autocorrelação espacial  $R(x) = \int_{-\infty}^{\infty} u(x') u(x' + x, t) dx'$ . De modo que

$$S(k, t) = \langle \tilde{R} \rangle = \left\langle \int_{-\infty}^{\infty} u(x', t) \int_{-\infty}^{\infty} u(x + x') \exp(-ikx) dx dx' \right\rangle \quad (3-24)$$

$$= \left\langle \tilde{u} \int_{-\infty}^{\infty} u(x', t) \exp(ikx') dx \right\rangle \quad (3-25)$$

$$= \langle \tilde{u} \tilde{u}^\dagger \rangle, \quad (3-26)$$

que coincide com o espectro de potência médio.

Podemos obter a evolução para  $S$  [55, 57, 45] para o início da dinâmica, começando pela evolução do produto  $\tilde{\varepsilon}(k, t)\tilde{\varepsilon}(k', t)$ ,

$$\partial_t\{\tilde{\varepsilon}\tilde{\varepsilon}'\} = \tilde{\varepsilon}\partial_t\tilde{\varepsilon}' + \tilde{\varepsilon}'\partial_t\tilde{\varepsilon}, \quad (3-27)$$

onde para simplificar a notação  $\tilde{\varepsilon}$  e  $\tilde{\varepsilon}'$  indicam a forma transformada da perturbação no espaço de Fourier em função de  $k$  e  $k'$ , respectivamente.

Agora, primeiro, linearizamos a Eq. (3-18) obtendo

$$\partial_t\varepsilon = f'(u_0)\varepsilon + \sigma_\eta g'(u_0)\varepsilon\eta + \sigma_\eta g(u_0)\eta + \sigma_\xi\xi, \quad (3-28)$$

onde  $f'(u_0)$  e  $g'(u_0)$  representam as derivadas em relação a  $u$  para as funções  $f$  e  $g$ , respectivamente.

Note que pelo desenvolvimento feito na seção 3.1, identificamos que a contribuição linear determinística corresponde à relação de dispersão,

$$f'(u_0) = \lambda(k). \quad (3-29)$$

Dado que existe uma correspondência entre as duas interpretações, nos limitaremos a analisar a interpretação de Stratonovich. Aplicando a transformada de Fourier, multiplicando ambos os lados por  $\tilde{\varepsilon}'$  e aplicando a média temos que

$$\frac{1}{2}\partial_t\langle\tilde{\varepsilon}\tilde{\varepsilon}'\rangle = \lambda(k)\langle\tilde{\varepsilon}\tilde{\varepsilon}'\rangle + \sigma_\eta g'(u_0)\langle\tilde{\varepsilon}'\tilde{\varepsilon}\eta\rangle + \sigma_\eta g(u_0)\langle\tilde{\varepsilon}'\eta\rangle + \sigma_\xi\langle\tilde{\varepsilon}'\xi\rangle. \quad (3-30)$$

Os termos do lado direito da equação podem ser calculados seguindo o teorema de Novikov. Estes cálculos são apresentados no apêndice A. Logo, se  $\tilde{\varepsilon}' = \tilde{\varepsilon}(-k)$ , as respostas obtidas para cada contribuição multiplicativa são

$$\langle\tilde{\varepsilon}'\tilde{\varepsilon}\eta\rangle = \frac{1}{2\Delta x}\sigma_\eta[g(u_0)S(k)], \quad (3-31)$$

$$\langle\tilde{\varepsilon}(k, t)\tilde{\eta}(k', t)\rangle = \frac{1}{2}\sigma_\eta g(u_0), \quad (3-32)$$

$$\langle\tilde{\varepsilon}(k, t)\tilde{\xi}(k', t)\rangle = \frac{1}{2}\sigma_\xi. \quad (3-33)$$

Substituindo estes resultados na Eq. (3-30) obtemos,

$$\frac{1}{2}\partial_t S(k) = \left[ \lambda(k) + \frac{1}{2\Delta x}\sigma_\eta g(u_0) \right] S(k) + \frac{1}{2}\sigma_\eta g(u_0) + \frac{1}{2}\sigma_\xi. \quad (3-34)$$

Agora, identificamos que

$$\Lambda_{1/2}(k) \equiv \lambda(k) + \frac{1}{2\Delta x}\sigma_\eta^2 g^2(u_0), \quad (3-35)$$

como uma versão estocástica para relação de dispersão, representando a taxa de crescimento (exponencial) dos modos.



Um passo interessante é assumir que o sistema atingiu o estado estacionário (em termos estatísticos), isto é  $\partial_t S = 0$ . Assim, temos que

$$\Lambda_{1/2}(k)S(k, t) + \frac{1}{2}[\sigma_\eta^2 g^2(u_0) + \sigma_\xi^2] = 0.$$

Rearranjando a equação chegamos à função de estrutura estacionária,

$$S(k) = \frac{1}{2} \frac{\sigma_\eta^2 g(u_0) + \sigma_\xi^2}{-\Lambda_{1/2}(k)}. \quad (3-36)$$

Este é o principal resultado desta seção e que será aplicado no capítulo 5.

Para finalizar, considere algumas observações. Note que a dependência em  $k$  está na parte determinística. Isto é, o ruído não molda a relação de dispersão. Todavia, a Eq. (3-36) indica que ele pode revelar coerência espacial quando os parâmetros estão abaixo do limiar crítico. Note também, que este desenvolvimento pressupõe a estabilidade da solução homogênea  $-\Lambda_{1/2} > 0$ , certificando que  $S$  é positiva, como deve ser.

### 3.2

#### Métodos numéricos

Os métodos numéricos trazem a possibilidade de conhecer toda a evolução do sistema. Assim, podemos verificar as previsões analíticas, e ainda identificar comportamentos novos, não previstos pela análise linear.

A integração numérica necessita da discretização do espaço e do tempo. Para isso, considere que

$$x = i\Delta x, \quad (3-37)$$

$$t = \tau\Delta t, \quad (3-38)$$

onde  $i$  e  $\tau$  são inteiros. Por questões práticas precisamos  $\Delta x, \Delta t > 0$ , para termos um número finito de iterações. Entretanto,  $\Delta x$  e  $\Delta t$  devem ser pequenos o suficiente para aproximar a integração numérica da formulação diferencial.

Em primeira ordem em  $\Delta t$ , em geral, temos

$$u_i(\tau + 1) = u(X, \tau) + \mathcal{L}(u_i(\tau); M)\Delta t, \quad (3-39)$$

onde as derivadas espaciais em  $\mathcal{L}$  são interpretadas de acordo com o esquema central, isto é,

$$\partial_x u \approx \frac{u_{i+1/2} - u_{i-1/2}}{\Delta x}, \quad (3-40)$$

de tal forma, que a derivada espacial de segunda ordem é escrita como

$$\partial_{xx}u = \frac{u_{i+1} + u_{i-1} - 2u_i}{(\Delta x)^2}. \quad (3-41)$$

Derivadas de ordem superior podem ser obtidas aplicando sucessivamente as versões discretizadas acima. Em particular, para as derivadas de ordem par, temos que,

$$(\partial_x)^{2m}u = \frac{1}{(\Delta x)^{2m}} \sum_{i=0}^{2m} (-1)^i \binom{2m}{i} u \left( x + \left( \frac{m}{2} - i \right) \Delta x \right). \quad (3-42)$$

Já as integrais são interpretadas como somas de Riemann, e as funções podem ser calculadas facilmente.

Conhecendo essas informações básicas, que aparecem naturalmente por causa da discretização do espaço e do tempo, vamos apresentar os métodos numéricos que serão usados nos capítulos 4 e 5. A seguir, apresentaremos em detalhe os procedimentos usados para a integração das equações de evolução, tanto no caso determinístico quanto no caso estocástico.

### 3.2.1

#### Caso determinístico

Para o caso determinístico, o algoritmo adequado para integração é bem direto. Especificamente, basta aplicar a transformação dada por Eq. (3-39) para cada  $i$ , de forma que toda a distribuição tenha se transformado.

Entretanto, vale notar que algoritmos de ordem superior em  $\Delta t$  também poderiam ser usados [60]. O procedimento que segue a equação (3-39) é conhecido como método de Euler. O método de Heun, conhecido também como método de Euler modificado, descreve a evolução da equação (3-39) em segunda ordem em  $\Delta t$  [52, 60, 49]. Para os casos tratados aqui, consideramos que a segunda ordem é mais do que o suficiente.

O método de Heun precisa de dois estágios para melhor estimar o valor retornado por  $\mathcal{L}$ . Explicitamente,

$$\tilde{u}_i(\tau + 1) = u_i(\tau) + \mathcal{L}(u_i(\tau); M)\Delta t, \quad (3-43)$$

$$u_i(\tau + 1) = u_i(\tau) + \alpha[\mathcal{L}(u_i(\tau); M) + \mathcal{L}(\tilde{u}_i(\tau + 1); M)]\Delta t. \quad (3-44)$$

Com este método pode-se escolher um  $\Delta t$  maior que quando a equação (3-39) é usada. Isto diminui o custo computacional.

Por último, para termos uma ideia dos valores que devemos atribuir a  $\Delta t$  e  $\Delta x$  podemos tomar como referência a equação de difusão  $\partial_t u = D\partial_{xx}u$ . Para este caso, utilizando o algoritmo de Euler (Eq. 3-39), é conhecido [60] que

$$\frac{2D\Delta t}{(\Delta x)^2} < 1. \quad (3-45)$$

Se esta condição é obedecida, a solução da versão discretizada converge para a fornecida pela equação diferencial.

### 3.2.2

#### Caso estocástico

Para a versão estocástica, os algoritmos apresentados para o caso determinístico podem ser estendidos para englobar a integração estocástica.

Separando  $\mathcal{L}$  nas suas partes determinística e estocástica,

$$\mathcal{L}(u) = f(u) + g(u)\eta + \xi, \quad (3-46)$$

seguimos as equações (3-14) e (3-18). Nas linhas do método de Heun, podemos integrar a parte estocástica englobando tanto a interpretação de Itô quanto Stratonovich ( $\alpha = 0$  para Itô e  $\alpha = 1/2$  para Stratonovich), como discutido na seção 3.1.2. Explicitamente temos

$$\tilde{u}_i(\tau + 1) = u_i(\tau) + f(u)\Delta t + g(u)\mathcal{X} + \mathcal{Y}, \quad (3-47)$$

$$\begin{aligned} u_i(\tau + 1) &= u_i(\tau) + \alpha[f(u) + f(\tilde{u})]\Delta t, \\ &+ [(1 - \alpha)g(u) + \alpha g(\tilde{u})]\mathcal{X} + \mathcal{Y}, \end{aligned} \quad (3-48)$$

onde  $\mathcal{X}$  e  $\mathcal{Y}$  representam a forma adequada dos ruídos  $\eta$  e  $\xi$ , respectivamente. Especificamente,  $\mathcal{X}$  e  $\mathcal{Y}$  são incrementos de Wiener que são também ruídos brancos, entretanto, com um fator de correção, isto é,

$$\mathcal{X} = \sqrt{\frac{\Delta t}{\Delta x}}\eta, \quad (3-49)$$

e,

$$\mathcal{Y} = \sqrt{\frac{\Delta t}{\Delta x}}\xi. \quad (3-50)$$

Os métodos numéricos, além de terem sua importância prática, eles clarificam alguns pontos. Primeiro, note que, para o ruído aditivo, as interpretações de Itô e Stratonovich são equivalentes. Segundo, veja que para Itô o método numérico não utiliza a estimativa futura, assumindo que o ruído é genuinamente branco, e portanto, não antecipativo. Para o caso Stratonovich, o ruído possui uma correlação finita, o que é incluído fazendo a média entre  $\tilde{u}$  e  $u$ . Por último, note que para termos consistência entre as etapas, o número sorteado para (3-47) deve ser o mesmo para (3-48).

## 4

### Resultados para o caso determinístico

Com o objetivo de investigar em detalhe como a auto-organização espacial ocorre na distribuição dos indivíduos, considere restringir os métodos apresentados na seção 3.1 para uma única espécie. Entretanto, vale lembrar, que os parâmetros de controle podem considerar a participação de agentes externos e o meio. Por exemplo, no estudo de formação de padrões em vegetações, uma única equação efetiva pode ser usada, incluindo efetivamente os efeitos da dinâmica da água e da interação com outras espécies [6]. Neste sentido, investigaremos de forma geral a classe de modelos contemplados pelas generalizações propostas na seção 2.2. Em particular, nesta seção estudaremos os efeitos de interações de longo alcance na equação de Fisher-KPP, assim como, a participação difusão não linear na formação de padrões.

Antes de começar, considere particularizar o desenvolvimento apresentado na seção 3.1 para o caso unidimensional,

$$\partial_t u(x, t) = \mathcal{L}(u; M), \quad (4-1)$$

que na forma linearizada, assumindo  $u = u_0 + \varepsilon(x, t)$ , sendo

$$\varepsilon \equiv \varepsilon_k(x, t) = \varepsilon_0 \exp(ikx + \lambda(k)t), \quad (4-2)$$

chegamos em

$$\partial_t \varepsilon(x, t) = \lambda(k) \varepsilon. \quad (4-3)$$

#### 4.1

##### Efeitos do acoplamento espacial na formação de padrões

Como antecipado na seção 3.1, especialmente pela Eq. (3-8), enxergamos que o acoplamento espacial molda a relação de dispersão. Partiremos do caso geral em que esse acoplamento é arbitrário e eventualmente chegaremos à difusão como um caso limite, onde o alcance das interações é arbitrariamente pequeno. Admitindo que as interações são de longo alcance, faremos uma discussão mais aprofundada, mostrando seus efeitos na relação de dispersão. Em particular, incluiremos a presença de não localidade no coeficiente de difusão e nas taxas de reprodução e competição da população. Neste cenário,

apresentaremos, também, uma discussão sobre as consequências de assimetrias nas interações (anisotropia).

Antes de começar nossa discussão, observe primeiro como a difusão contribui na relação de dispersão  $\lambda(k)$ . Para um caso geral, isto é, com coeficiente de difusão qualquer, temos a seguinte equação

$$\partial_t u = \partial_x (D(u) \partial_x u) + \dots, \quad (4-4)$$

que quando linearizada assume a seguinte forma,

$$\partial_t \varepsilon = -D(u_0) k^2 \varepsilon + \dots. \quad (4-5)$$

Em geral, vemos que a difusão contribui com um termo negativo proporcional a  $-k^2$ . Assim, fica claro que a difusão em si age contra a emergência de padrões, reduzindo as taxas de crescimento, como era de se esperar pelo seu papel homogenizador. Mas ao mesmo tempo, é pela presença de derivadas espaciais que vemos a possibilidade de criar dependências em  $k$  na relação de dispersão.

Para ter ideia de um caso concreto, considere um exemplo clássico da formação de padrões: a equação de Swift-Hohenberg, que descreve a formação das células de convecção [61].

Sem entrar em muitos detalhes, esta equação, em particular, contém um termo  $-(\nabla^2 + 1)^2$ , que claramente dá origem a um polinômio em  $k$  do tipo  $-k^4 + 2k^2$ . Tal propriedade torna possível a construção de máximos para  $k \neq 0$ , e pode ser vista como um modelo mínimo para a formação de padrões. Ambos os termos são fundamentais: enquanto a difusão assegura o amortecimento de altos valores de  $k$  o termo de segunda ordem permite um intervalo em que  $\lambda(K) > 0$ . Entretanto, o que pode ficar vago é o significado do termo que carrega  $(\nabla^2)^2$ . Esperamos esclarecer esta e outras questões a partir da não localidade das interações.

#### 4.1.1

##### Interação de longo alcance

Recentemente, foi mostrado como interações não locais podem induzir a formação de padrões em um modelo de dinâmica de populações [62, 17, 18, 16]. Fuentes e colaboradores mostraram que interações competitivas não locais na equação de Fisher podem induzir a formação de padrões espaciais estacionários na distribuição de indivíduos [17]. Posteriormente, foi também proposto considerar que a taxa de reprodução é não local. Nesta sessão,

pretendemos obter resultados importantes sobre como a característica não local das interações afeta a instabilidade da solução homogênea. Neste momento, estudaremos uma versão completamente não local da equação de Fisher-KPP,

$$\partial_t u = \partial_x (D[u] \partial_x u) + aG[u] - buF[u]. \quad (4-6)$$

Especificamente, definiremos cada termo não local  $W[u]$  pela operação de convolução sobre a distribuição de indivíduos, isto é,

$$W[u] = w * u = \int_{\Omega} w(x - x') u(x', t) dx', \quad (4-7)$$

onde a função de influência  $w$  é normalizada e determina o peso da interação em função da distância. Assim, tanto o coeficiente de difusão, quanto as taxas de crescimento e competição são não locais.

Para a analisar a estabilidade dos modos, primeiramente linearizamos Eq. (4-6), considerando que  $u = u_0 + \varepsilon$ . Cada funcional assume a forma  $W[u_0 + \varepsilon] = u_0 + W[\varepsilon]$  e a Eq. (4-6) torna-se

$$\partial_t \varepsilon = Du_0 \partial_{xx} \varepsilon + a\varepsilon + aG[\varepsilon] - bu_0^2 F[\varepsilon]. \quad (4-8)$$

Observando que a solução homogênea é  $u_0 = a/b$  temos

$$\partial_t \varepsilon = Du_0 \partial_{xx} \varepsilon - a(\varepsilon - G[\varepsilon] + F[\varepsilon]). \quad (4-9)$$

Explicitamente, substituindo  $\varepsilon$  com a forma dada pela Eq. 4-2 e dividindo ambos os lados por  $\varepsilon$ , chegamos em

$$\lambda(k) = -Du_0 k^2 - a \left( 1 - \frac{1}{\varepsilon} G[\varepsilon] + \frac{1}{\varepsilon} F[\varepsilon] \right). \quad (4-10)$$

Note, que abrindo os termos que carregam os funcionais,

$$\frac{1}{\varepsilon} W[\varepsilon] = \int_{\Omega} w(x - x') \exp(ik(x' - x)) dx', \quad (4-11)$$

identificamos a forma da transformada de Fourier. Assim, assumindo que  $w$  é par, isto é  $w(x) = w(-x)$ , uma simples transformação de coordenadas nos leva à forma final

$$\lambda(k) = -Du_0 k^2 - a \left( 1 - \tilde{g}(k) + \tilde{f}(k) \right). \quad (4-12)$$

Mesmo que a consideração não local no coeficiente de difusão tenha desaparecido durante a linearização, as transformadas das funções de influência para a taxa de crescimento e competição aparecem explicitamente na relação de dispersão. Como um caso particular, admitindo que as taxas de crescimento são locais ( $g(x - x') = \delta(x - x')$ ) chegamos à proposta feita na Ref. [17],

$$\partial_t u(x, t) = D \partial_{xx} u + au - bu \int_{\Omega} f(x - x') u(x') dx'. \quad (4-13)$$

Tal equação corresponde à relação de dispersão

$$\lambda(k) = -Dk^2 - a\tilde{f}(k). \quad (4-14)$$

Uma forma simples que podemos pensar para a interação de longo alcance é considerá-la homogênea em certa vizinhança. Para isso, dizemos que  $f(x - x') = \frac{1}{2w}\Theta(w - |x - x'|)$ , onde  $\Theta$  é a função de Heaviside e  $2w$  o tamanho da vizinhança. Assim, (4-14) se torna,

$$\lambda(k) = -Dk^2 - a\frac{\sin(kw)}{kw}, \quad (4-15)$$

que para certos valores dos parâmetros  $D$  e  $a$  permite obter as condições em que padrões emergem (figura 4.1).

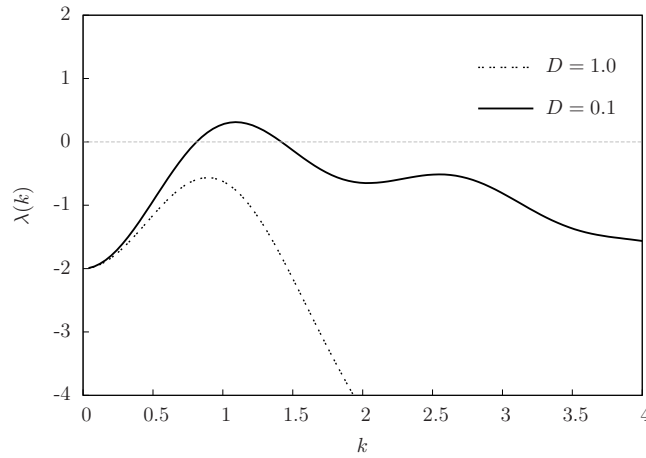


Figura 4.1: Relações de dispersão para  $D = 1.0$  (sem padrões) e  $D = 0.1$  (com padrões), considerando  $a = 2$ ,  $b = 1$ ,  $w = 4$ .

### Limite de curto alcance

Em resumo, de uma forma geral, vimos como a não localidade pode interferir na relação de dispersão por meio da função de influência. Observe que se  $w \rightarrow 0$ ,  $\tilde{f}$  pode ser aproximada pelos primeiros termos da sua expansão de Taylor, de forma que contribua com um polinômio em  $k$ .

Para clarificar este raciocínio, considere explicitamente a expansão em série de Taylor de  $\tilde{f}$

$$\tilde{f}(k) = \sum_{m=0}^{\infty} \frac{1}{m!} \left. \frac{d^m \tilde{f}(k)}{dk^m} \right|_{k=0} k^m. \quad (4-16)$$

Observando que  $\left. \frac{d^m}{dk^m} \tilde{f}(k) \right|_{k=0} = (-i)^m \langle x^m \rangle$ , obtemos

$$\tilde{f}(k) = \sum_m \frac{(-i)^m}{m!} \langle x^m \rangle k^m, \quad (4-17)$$

onde  $\langle x^m \rangle$  são os momentos de  $f$ , que determinam os coeficientes da série.

Para entender melhor como cada forma funcional de  $f$  influencia a transformada de Fourier, na tabela 4.1 são mostradas algumas formas com seus respectivos momentos. Na maioria dos casos, vemos que os momentos

$f(x)$	$\langle x^m \rangle$
$\frac{1}{2\pi} \exp(-x^2/2\sigma)$	$\sigma^m (m-1)!!$
$\lambda^x \frac{\exp(-\lambda)}{x!}$	$\sum_j^m \lambda^j \binom{m}{j}$
$\frac{1}{2w} \Theta(w -  x )$	$\frac{w^m}{m+1}$

Tabela 4.1: Formas da função  $f$  com a respectiva forma analítica para os momentos.

são proporcionais a potências de certo parâmetro. Notando que, no caso da gaussiana, Poisson e Heaviside, podemos pensar em truncar a série (4-17), se  $\sigma, \lambda, w < 1$ , já que os termos de ordem superior se tornam desprezíveis. Note, que estes parâmetros são exatamente os que definem o tamanho da vizinhança considerada por  $f$ .

Explicitamente, expandindo a integral na Eq. (4-13), definindo  $y = x - x'$  [1] e considerando que  $f$  é par, temos

$$\begin{aligned} \int_{\Omega} f(y) u(x-y) dx &= \int_{\Omega} f(y) \left( u(x) - y \partial_x u + \frac{y^2}{2} \partial_{xx} u + \dots \right) dy, \\ &= \langle x^0 \rangle u(x) + \frac{\langle x^2 \rangle}{2!} \partial_{xx} u(x) + \frac{\langle x^4 \rangle}{4!} \partial_{xxxx} u(x) + \dots, \end{aligned}$$

onde os momentos ímpares somem, devido à paridade. Observando que  $\langle x^0 \rangle = 1$ , já que  $f$  é normalizada, e substituindo esta expansão em (4-13) obtemos que

$$\partial_t u(x, t) \approx au - bu^2 + \left( D - bu \frac{\langle x^2 \rangle}{2!} \right) \partial_{xx} u - bu \frac{\langle x^4 \rangle}{4!} \partial_{xxxx} u(x). \quad (4-18)$$

Finalmente, na análise linear, esta expansão se reflete em

$$\partial_t \varepsilon \approx \left\{ -a - \left[ D - a \frac{\langle x^2 \rangle}{2!} + a \frac{\langle x^4 \rangle}{4!} k^2 \right] k^2 \right\} \varepsilon. \quad (4-19)$$

Tal que, dentro desta aproximação, a relação de dispersão é dada por

$$\lambda(k) = -a \left( 1 - \left[ \frac{D}{a} - \frac{1}{2!} \langle x^2 \rangle + \frac{1}{4!} \langle x^4 \rangle k^2 \right] \right) k^2. \quad (4-20)$$



No limite em que  $D/a \ll 1$  o máximo da relação de dispersão é dado por  $k^* = \sqrt{6} \sqrt{\frac{\langle x^2 \rangle}{\langle x^4 \rangle}}$ . Dessa forma, para que  $\lambda(k^*) > 0$  devemos ter que a curtose deve satisfazer

$$\frac{\langle x^4 \rangle}{\langle x^2 \rangle^2} < \frac{3}{2}. \quad (4-21)$$

Este resultado estabelece uma condição mínima para que padrões apareçam. De tal forma, que além da não localidade, é necessário que os momentos de segunda e quarta ordem obedeçam a inequação (4-21). De fato, está é a condição que é satisfeita pela equação Swift-Hohenberg, mencionada anteriormente na introdução desta seção.

Por último, considere um comentário sobre os termos que carregam  $(\partial_x)^{2m}$ . Quando  $m = 1$  obtemos o termo relativo à difusão usual que já foi discutido anteriormente. Primeiro, note que pelo tratamento em diferenças finitas, quanto maior a ordem da derivada maior é a necessidade de conhecer a vizinhança próxima. Explicitamente, para o cálculo de  $(\partial_x)^{2m} f(x)|_{x_0}$  é necessário conhecer os valores que a função assume no intervalo  $[x_0 - m\Delta x, x_0 + m\Delta x]$ . Para observar como derivadas de ordem alta acoplam os elementos de volume, considere resgatar a discretização do operador derivada, cf. Eq. (3-42),

$$(\partial_x)^{2m} u = \frac{1}{(\Delta x)^{2m}} \sum_{i=0}^{2m} (-1)^i \binom{2m}{i} u \left( x + \left( \frac{m}{2} - i \right) \Delta x \right). \quad (4-22)$$

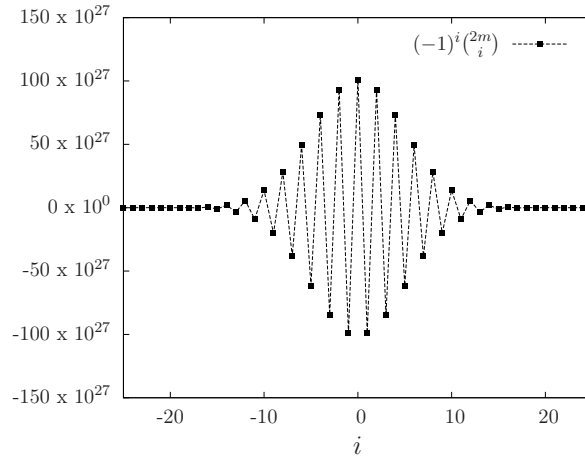


Figura 4.2: Valores do coeficiente  $(-1)^i \binom{2m}{i}$  em de  $i$  para  $n = 100$ .

A figura 4.2 estabelece os fluxos entre elementos de volume. Cada coeficiente mostra como cada  $x' = x + (n/2 - i)$  contribui para a variação da densidade em  $x$ . Assim, se o coeficiente é positivo, entendemos que ocorre fluxo de  $x \rightarrow x'$ , caso o coeficiente seja negativo, entendemos o oposto,  $x' \rightarrow x$ . Em particular, para o caso em que  $x = x'$ , o coeficiente pode assumir

tanto valores positivos quanto negativos. Quando o coeficiente é negativo, a população em  $x$  é distribuída para os demais  $x'$ . Todavia, como ilustrado na figura 4.2, o coeficiente em  $x = x'$  pode ser positivo, agindo como um termo de crescimento local.

Entretanto, vale notar que termos com  $m > 1$  podem aparecer com regras locais. Em um estudo realizado por Bevilacqua et al. [63], casos em que existe retenção nos fluxos entre os volumes infinitesimais, isto é, uma fração da densidade local fica retida durante a difusão, a equação mestra pode ser escrita fazendo uso de derivadas de ordem superior. Para o caso em que existe esta retenção no processo de difusão usual ( $m = 1$ ), um termo  $m = 2$  aparece na equação para a evolução da distribuição. Neste sentido, chama-se a atenção que não necessariamente termos de ordem superior são efeitos da extensão da vizinhança.

### Efeito da assimetria na função de influência $f$

Na seção anterior foi a suposição que a função de influência é par, indicando isotropia nas interações. Entretanto, podemos nos questionar e imaginar casos em que isso não é válido.

Principalmente, devido à existência de orientação nos organismos pela estrutura de percepção, pode ocorrer que as interações sejam também direcionadas. Para entender tal propriedade, vamos supor que  $f$  é assimétrica na Eq. (4-13). Assim, entende-se por (4-16) e (4-17) que termos de potência ímpar vão existir, o que em relação à aplicação do operador diferencial retornaria termos de *arrasto*.

Mantendo a simplicidade no modelo, considere que

$$f(x, x') = \begin{cases} A_-, & \text{se } x' - x < 0 \text{ e } |x' - x| \leq w, \\ A_+, & \text{se } x' - x > 0 \text{ e } |x' - x| < w, \end{cases} \quad (4-23)$$

onde, para manter a normalização, devemos ter  $(A_- + A_+)w = 1$ , assim considere definir que

$$A_- = \frac{1 - \gamma}{2w} \quad (4-24)$$

$$A_+ = \frac{1 + \gamma}{2w}, \quad (4-25)$$

onde  $\gamma \in [0, 1]$  e quando  $\gamma = 0$  retomamos o caso simétrico.

Esta função de influência aparece na relação de dispersão pela sua

transformada de Fourier,

$$\begin{aligned}
 \tilde{f}(k) &= -\frac{i}{k} [A_- \exp(ikw) - A_+ \exp(-ikw)] , \\
 &= -\frac{i}{2wk} \{[\exp(ikw) - \exp(-ikw)] - \gamma[\exp(ikw) + \exp(-ikw)]\} , \\
 &= \frac{-i}{wk} \{\gamma \cos(wk) + i \sin(wk)\} , \\
 &= \frac{\sin(wk)}{wk} - i\gamma \frac{\cos(wk)}{wk} .
 \end{aligned}$$

Considerando esta contribuição na (4-14), obtemos que

$$\lambda(k) = \bar{\lambda}(k) + ic_k , \quad (4-26)$$

sendo a parte real  $\bar{\lambda}$  o mesmo obtido em (4-14) e a parte imaginária,

$$c_k = -\gamma \frac{\cos(wk)}{wk} , \quad (4-27)$$

que define a velocidade de propagação da solução dependente do modo. Isto indica que cada modo inicialmente possui uma velocidade de propagação. Quando  $\gamma = -1, 1$  obtemos o caso particular de Auger et al. [64]. Como  $\bar{\lambda}$  é o mesmo obtido em (4-14), a condição de instabilidade não muda e o que se observa é uma propagação da solução obtida quando  $\gamma = 0$ .

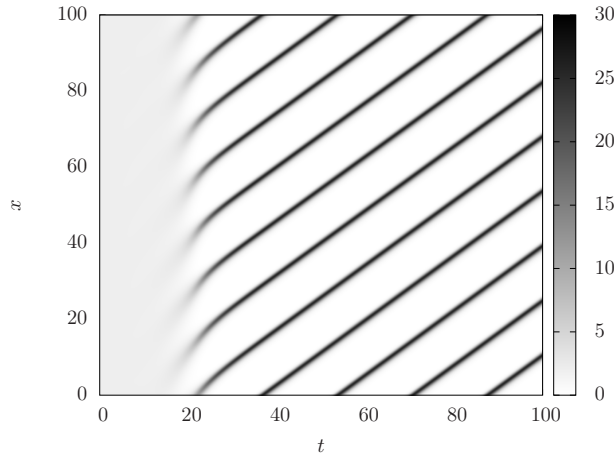


Figura 4.3: Evolução temporal da distribuição para os parâmetros  $a = 2$ ,  $b = 1$ ,  $D = 0.1$ ,  $w = 10$  com  $\gamma = 1$  e condições periódicas de contorno.

Esta fenômeno é mostrado na figura 4.3 diretamente integrando a equação de evolução (4-13) com a definição da função de influência dada pela Eq. (4-25). Todavia, deve se entender que a Eq. (4-27) não fornece a velocidade em si dos padrões no estado estacionário, mas sim a velocidade inicial. De fato, pela figura 4.3 pode se ver que inicialmente ( $t \simeq 20$ ) os padrões propagam mais

rápido e logo são freados e assumem velocidade constante. Ainda mais, deve se notar que a velocidade dos padrões é dada pela velocidade de grupo  $v_g = dc_k/dk$  do modo característico  $k^*$ . Assim, a análise linear acerta razoavelmente a velocidade inicial (previsão analítica  $v_g \simeq 2.2$ , resultado numérico  $v_g \simeq 2$ ). A velocidade assintótica, entretanto, deve ser obtida por outros caminhos que não fazem parte do escopo deste estudo [64].

## 4.2

### Efeitos da difusão não linear e da não localidade

Motivado pela observação de que a difusão não linear é um fator realístico na dinâmica de populações biológicas, a partir de agora investigaremos as implicações dessa consideração em um modelo paradigmático [17] para a evolução de uma única espécie  $u(x, t)$  (cf. Eq. 4-13, pg. 42). O modelo inclui o crescimento e competição utilizando o termo logístico, e a dispersão dos indivíduos é modelada como a difusão usual. Ainda mais, como mencionado, o modelo inclui uma taxa não local para a competição, o que induz padrões na população. Generalizaremos o coeficiente de difusão pela forma não linear  $D\delta_{xx}u^\nu$  (com  $D, \nu > 0$ ), contemplando os casos em que o coeficiente de difusão cresce ( $\nu > 1$ ) ou decresce ( $\nu < 1$ ) com a densidade, implicando em subdifusão e superdifusão, respectivamente. Por cálculos numéricos e considerações analíticas, mostraremos como esta não linearidade altera o diagrama de fase. O tipo de difusão modifica o ponto crítico para a emergência de padrões e influencia fortemente sua forma. Para o caso subdifusivo, a população pode ainda se fragmentar em grupos menores desconectados. Pela análise linear de estabilidade mostraremos que é possível detectar o modo principal presente nos padrões e os valores críticos dos parâmetros para sua emergência (cf. Eq. 3-10, pg. 31).

Partindo da proposta original de Fuentes e seus colaboradores, introduziremos a generalização do termo difusivo (2-16),

$$\partial_t u(x, t) = D\partial_{xx}u^\nu(x, t) + au(x, t) - bF[u], \quad (4-28)$$

onde  $F$  é novamente definido como

$$F[u] = \int_{-\infty}^{\infty} f(x - x')u(x', t)dx'. \quad (4-29)$$

Como a escolha de diferentes formas para  $f$  não implica em diferenças substanciais dos resultados [17], manteremos a hipótese de que  $f$  é constante quando  $x - w \leq x' \leq x + w$ , isto é  $f(x - x') = \frac{1}{2w}\Theta(w - |x - x'|)$ .

A integração numérica da Eq. (4-28) é feita seguindo o método de

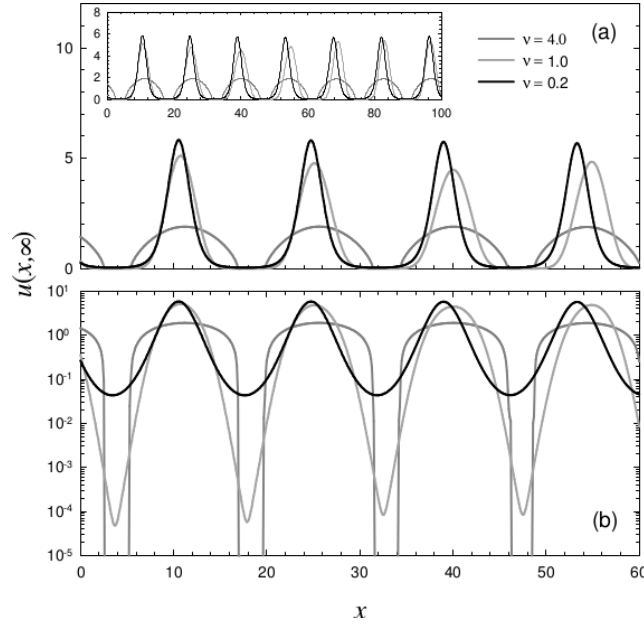


Figura 4.4: Padrões no estado estacionário obtidos pela integração numérica da Eq. (4-28), com  $a = b = 1$ ,  $L = 100$ ,  $D = 0.1$ ,  $w = 10$  e diferentes valores de  $\nu$  indicados na figura. Para (a) os resultados são apresentados em escala linear e em (b) em escala logarítmica. Na figura inserida em (a) mostramos os padrões para todo o domínio. Os perfis correspondem a  $t = 200$ , entretanto, se mantém praticamente inalterados depois de  $t \simeq 100$ .

Euler (cf. seção 3.2.1), com  $\Delta t \leq 10^{-3}$  e  $\Delta x \leq 0.1$ . Consideramos condições periódicas de contorno, no domínio de tamanho  $L = 100$ . Como condição inicial, consideramos pequenas perturbações aleatórias ao redor do estado homogêneo  $u_0 = a/b$ .

Padrões típicos, robustos em relação à mudanças na condição inicial, são mostrados na figura 4.4. Note que, enquanto o número de picos não é afetado pela mudança de  $\nu$ , a forma dos padrões torna-se substancialmente diferente. Ao aumentar  $\nu$ , a largura (inverso da concavidade) dos picos aumenta e a densidade nos vales diminui, de modo que para  $\nu > 1$  regiões desconectadas podem surgir.

A figura 4.5 mostra a evolução temporal para  $\nu = 4$ , começando com pequenos valores aleatórios da densidade  $u(x, 0)$ . Inicialmente, a densidade aumenta rapidamente para todos os  $x$ , até chegar ao nível correspondente à solução homogênea,  $u_0 = a/b$  ( $t < 10$ ), enquanto que os padrões se desenvolvem. Entre picos sucessivos, a densidade tende a zero (exponencialmente rápido com o tempo). Esta fragmentação, ou processo de aglomeração, produz grupos populacionais isolados (aglomerados). Portanto, fluxos entre estes

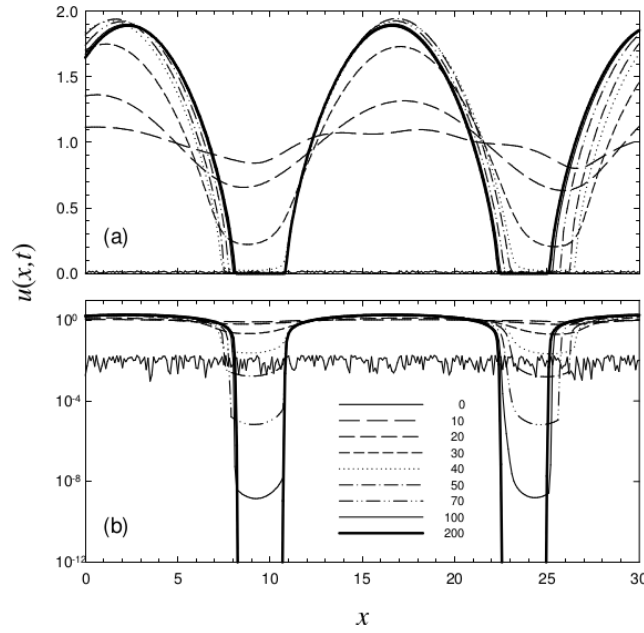


Figura 4.5: Evolução temporal da distribuição obtida pela integração numérica da Eq. (4-28) com  $a = b = 1$ ,  $L = 100$ ,  $D = 0.1$ ,  $w = 10$  e  $\nu = 4$ , representada em diferentes tempos  $t$ , indicados na figura. Em (a) mostramos em escala linear e, em (b), em escala logarítmica.

subgrupos são eliminados no limite assintótico. Este fenômeno é crucial em relação a propagação de informação dentro da população.

### Análise de estabilidade e estudo numérico

Para determinar as condições de estabilidade seguindo o procedimento padrão (cf. seção 3.1), consideramos uma pequena perturbação ao redor do estado homogêneo  $u_0 = a/b$ , da forma

$$u(x, t) = u_0 + \varepsilon_0 \exp(ikx + \lambda(k)t). \quad (4-30)$$

Substituindo a Eq. (4-30) em (4-28) obtemos a relação de dispersão

$$\lambda'(k) = -\beta(wk)^2 - \frac{\sin(kw)}{kw}, \quad \text{com} \quad \beta \equiv \frac{\nu D u_0^{\nu-1}}{a w^2}, \quad (4-31)$$

onde simplesmente  $\lambda'(k) = \lambda(k)/a$ . Este resultado é a generalização da Eq. (4-14), exceto pelo fato de que, agora, a difusão é não linear.

Na figura 4.2 mostramos a relação de dispersão para um caso típico em que  $\lambda(k) > 0$  que gera padrões como mostrado na figura 4.4.

Como discutido na seção 3.1, o valor máximo  $k^*$  na relação de dispersão, pode ter um papel crucial na determinação do estado estacionário. Este modo irá excitar outros pelo acoplamento não linear, entretanto  $k^*$  se manterá bem

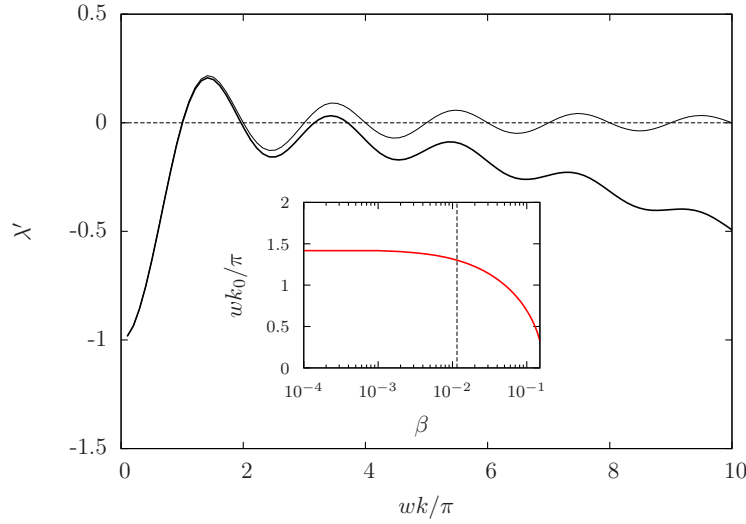


Figura 4.6: Relação de dispersão  $\lambda(k)/a$  em função do modo  $k$  reescalado, com  $\beta = 5 \times 10^{-4}$ . A linha pontilhada corresponde ao termo  $-\sin(wk)/wk$  e a tracejada o nível zero para referência. Dentro, inserimos a posição para o máximo global  $k_0$  em função de  $\beta$ . A linha vertical pontilhada indica o limiar de instabilidade.

definido e seus harmônicos iram moldar os padrões. A substituição da expansão de Fourier  $u(x, t) = \sum_{-\infty}^{\infty} c_k(t) \exp(ikx)$  na Eq. (4-28), quando  $\nu = 1$ , nos leva à seguinte equação de evolução para os coeficiente  $c_k$ :

$$\frac{dc_k}{dt} = -Dk^2 c_k + ac_k - b \sum_m c_m c_{k-m}^{\dagger} \frac{\sin(mw)}{mw}. \quad (4-32)$$

Essas equações são fortemente acopladas por meio do último termo não linear. Se  $\nu \neq 1$ , haverá ainda uma não linearidade adicional no primeiro termo do lado direito, de qualquer maneira, vamos considerar o caso em que o primeiro termo é muito pequeno, permitindo a existência de modos instáveis. A amplitude do modo correspondente ao estado uniforme,  $c_0$ , cresce com uma taxa  $a$  até a estabilização, como observado em simulações numéricas, por exemplo na figura 4.5 o nível  $u_0 = a/b = 1$  é atingido em tempos de ordem de  $1/a$ . O modo com maior taxa inicial (positiva) se desenvolve rapidamente e se mantém dominante em escalas de tempo intermediárias. Observe na figura 4.5 um perfil senoidal quase perfeito, no tempo  $t \simeq 20$ . Se um único modo contribui à soma da equação (4-32), este cresce com a taxa dada pela Eq. (4-31) até a estabilização, enquanto os modos restantes serão amortecidos. Na verdade, um conjunto de harmônicos não amortecidos, característicos de cada valor de  $\nu$ , também persiste e molda a distribuição final. Um espectro de Fourier típico para os padrões de longo prazo são mostrados na Figura 4.7. Apesar de não termos uma prova matemática rigorosa para fazer esta

conexão (cf. figura 3.1), veremos que os resultados numéricos indicam que o modo inicialmente dominante, persiste, definindo a periodicidade típica dos padrões estacionários.

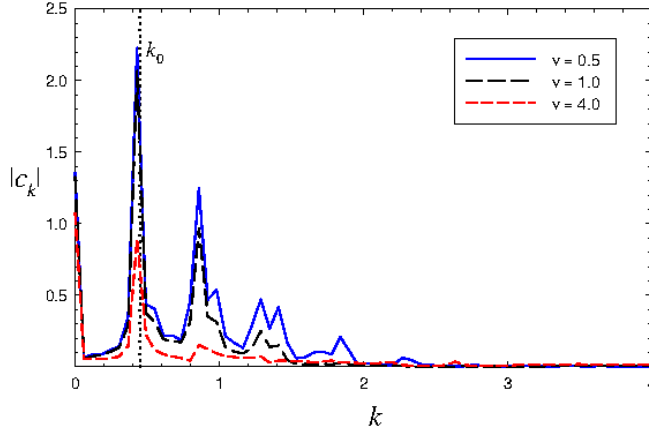


Figura 4.7: Espectro de Fourier para os padrões no estado estacionário mostrados na figura 4.4.

$\lambda'$  possui infinitos máximos localizados em  $k_n$ ,  $n = 0, 1, \dots$ . Já que o máximo global é o primeiro, logo  $k^* = k_0$  (figura 4.2). Mostramos no gráfico inserido na figura 4.2,  $k_0$  (obtido numericamente) em função de  $\beta$ . Para  $\beta$  suficientemente pequeno,  $\lambda'$  é dominada pelo último termo na Eq. (4-31), assim,  $k_0 = \theta_0/w$  com  $\theta_0 \approx 1.43\pi$ . A figura 4.7 mostra que o valor do modo dominante no estado estacionário é compatível com a previsão pela análise linear.

Para o modo de maior crescimento, considerando a aproximação  $k_0 \simeq 1.43\pi/w$ , temos a condição de instabilidade

$$\beta \equiv \frac{\nu D u_0^{\nu-1}}{a w^2} < \theta_0^{-3} \simeq (1.43\pi)^{-3}. \quad (4-33)$$

Isto é equivalente a impor que o primeiro máximo seja positivo. Observe que na figura 4.2  $k_0 \simeq 1.43\pi/w$  se mantem uma boa aproximação para toda a região de instabilidade. Além deste ponto, o máximo se torna negativo, e a solução homogênea recupera sua estabilidade para todo  $k$ .

Como esperado intuitivamente, com base no papel homogenizador que a difusão tem, a desigualdade na equação (4-33), indica que a constante de difusão não pode exceder um valor limite para a perturbação afastar-se do estado homogêneo. De acordo com a equação (4-33), tomando o limite  $D \rightarrow 0$ , padrões são também observados. Assim, a difusão não é um ingrediente



necessário para o aparecimento de padrões, mas tem um papel na forma dos padrões. Na figura 4.8(a) mostramos os perfis de densidade que emergem para diferentes valores de  $D$ , para o caso  $\nu = 1$ . Para  $D = 0$  padrões são pouco suaves, devido à falta do efeito de suavização que a difusão tem. Entretanto, um comprimento de onda  $\ell$  está bem definido. Além disso, entre picos consecutivos, a densidade tende para zero, como no caso subdifusivo da figura 4.5. A largura de cada pico,  $2x_0$ , também está definida. Na ausência de difusão, o estado de

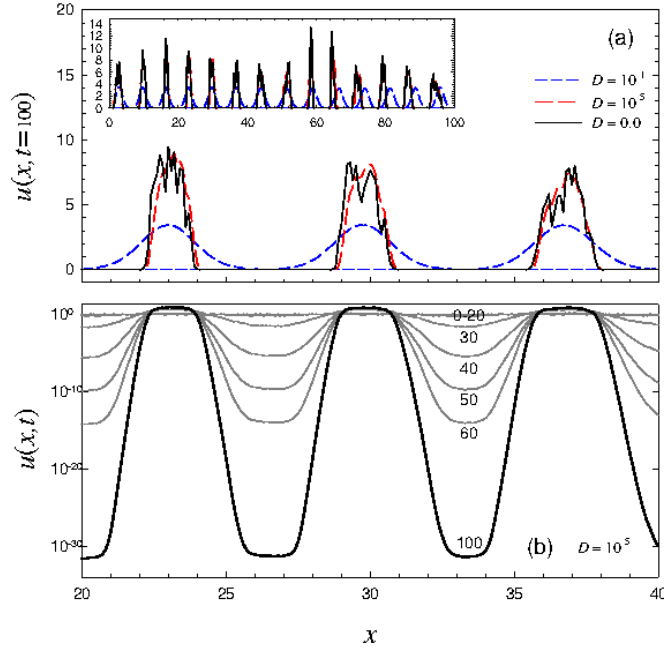


Figura 4.8: (a) Padrões no estado estacionário obtidos pela integração numérica da Eq. (4-28), com  $a = b = 1$ ,  $\nu = 1$ ,  $w = 5$ ,  $L = 100$ , e diferentes valores de  $D$  indicados na figura. Inserido no canto superior esquerdo, mostramos todo o domínio. Em (b) mostramos a evolução para  $D = 10^{-5}$  na escala logarítmica.

equilíbrio deve verificar  $u(x)[a - bF(x)] = 0$ , assim, ou  $u(x)$  se torna nulo, ou sua integral dentro do intervalo de  $(x - w, x + w)$  deve adotar um valor constante  $a/b$ . O primeiro caso exige que a solução nula se torne estável em algumas regiões. Este último caso, exige que cada aglomerado não sinta os seus vizinhos e que qualquer ponto do aglomerado seja influenciado por todo ele. Isso significa que  $2x_0 \leq w \leq \ell - 2x_0$ , que é verificada em experimentos numéricos.

Para  $D = 10^{-5}$ , os padrões ainda são ruidosos em  $t = 100$ , mas é esperado que sejam suavizados em tempos bem maiores. Neste caso, a densidade entre

picos vai para zero exponencialmente com o tempo, como pode ser visto na figura 4.8(b). Neste caso, a aglomeração da população ocorre para  $D \lesssim 10^{-3}$ , enquanto que para valores maiores de  $D$  não só os picos, mas também os vales, estabilizam em um valor finito do tempo. Portanto, a aglomeração ocorre para  $D$  abaixo do valor limiar. Vale notar a semelhança dos perfis ruidosos com os observados em experimentos com bactérias [37].

Se  $D \neq 0$ , a Eq. (4-33) prevê a existência de um valor mínimo do alcance da interação  $w$  necessário para a formação de padrões, com todos os outros parâmetros mantidos fixos. Este valor crítico depende do tipo de difusão através dos fatores de  $\nu$  e  $u_0^{\nu-1}$ . Observe que para  $\nu \neq 1$ , existe também influência do valor de  $u_0$ , que está ausente no caso usual ( $\nu = 1$ ).

De acordo com a hipótese de que  $k_0$  é o número de onda característico do padrão estacionário, e tendo em conta que as condições de contorno são periódicas, então, um número inteiro de comprimentos de onda deve ser acomodado no tamanho do sistema de  $L$ . O número de máximos na distribuição  $m$  é dado (em média) por

$$m = \frac{k_0 L}{2\pi} = \frac{\theta_0}{2\pi} \frac{L}{w} \simeq 0.715 \frac{L}{w}. \quad (4-34)$$

Mesmo para os casos em que Eq. (4-34) fornece um número inteiro, é esperado que este valor represente o número médio de máximos. Na prática, dependendo das condições iniciais, os picos crescem e se acomodam, definindo um valor arredondado de  $m$ . Por exemplo, da figura 4.4, ao invés de sete, oito picos são observados em algumas realizações ( $m \simeq 7.15$ ).

Essas observações podem ser verificadas pela integração numérica da equação (4-28). Na figura 4.9, mostramos o número de máximos  $m$  em função de  $w$  calculado numericamente, seguido da previsão teórica dada pela Eq. (4-34). Uma excelente concordância é observada, indicando que em boa aproximação o modo dominante só depende da razão  $L/w$ , ignorando os outros parâmetros. Entretanto, estes parâmetros determinam a emergência de padrões por meio do valor crítico de  $\beta$ , dado pela Eq. (4-33), e pode ainda influenciar a forma dos padrões. Em particular,  $m$  não depende de  $\nu$ , como pode ser visto no caso da figura 4.4. A definição de  $m$  persiste mesmo no limite em que  $D \rightarrow 0$ . Apesar das outras consequências que este caso limite traz, pode-se concluir que a difusão não é necessária para a formação de padrões, e também não influencia o comprimento de onda característico dos padrões.

Perceba também, que a condição (4-33) indica que, mesmo que aproximadamente o número de máximos esperados não depende de  $\nu$ , existe um limiar crítico  $\nu_c$  para que padrões apareçam. Isto é ilustrado pela figura 4.10 para o caso em que  $a = b = 1$ , para o qual  $\nu_c = w^2/(D\theta_0^3)$ .

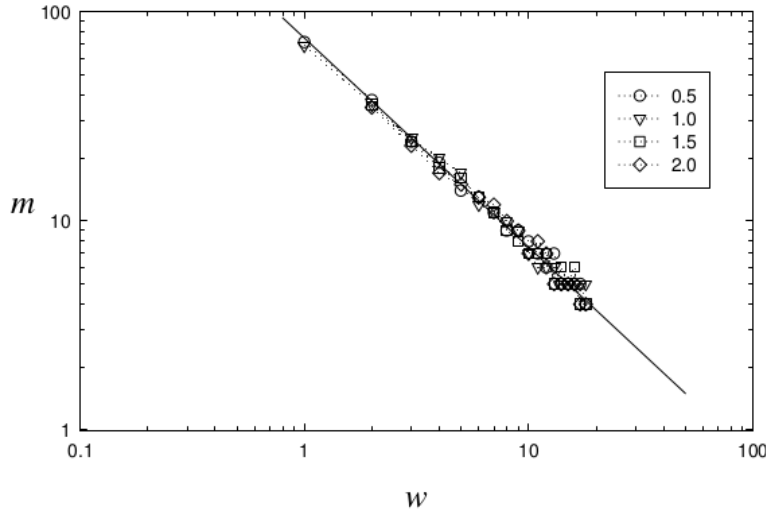


Figura 4.9: Número de máximos  $m$  em função de  $w$ , para  $a = b = 1$ ,  $L = 100$ , e  $D = 0.01$ , e diferentes valores de  $\nu$  indicados na figura. A linha preta corresponde à previsão teórica dada pela Eq. (4-34) e os símbolos são os resultados numéricos.

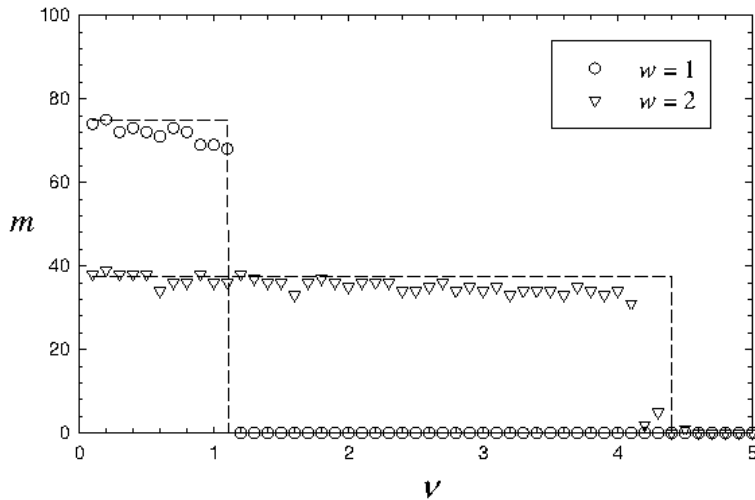


Figura 4.10: Número de máximos  $m$  em função de  $\nu$  para dois valores de  $w$  indicados na figura. Os parâmetros usados são  $a = b = 1$ ,  $L = 100$ , e  $D = 0.01$ . As linhas pontilhadas correspondem à previsão teórica dada pela Eq. (4-33) em conjunto com a condição (4-33), definindo o valor crítico  $\nu_c$ , tal que quando ultrapassado não emergem padrões ( $m = 0$  nestes casos).

Quando a difusão é anômala,  $u_0$  é determinante para a formação de padrões. Especificamente, mostramos como o diagrama de fases (homogêneo-padrões) é alterado por  $u_0$  para diferentes valores de  $\nu$  na figura 4.11. A área sombreada representa a região em que padrões não emergem quando  $u_0 = 1$ . Para outros valores de  $u_0$ , somente mostramos as fronteiras das regiões. Para  $u_0 \geq 1$ , a curva crítica cresce monotonicamente com  $\nu$ . Portanto, quanto menor  $\nu$ , menor precisa ser o alcance das interações  $w$  para produzir padrões, mantendo os outros parâmetros fixos. Entretanto o comportamento monotônico é quebrado quando  $u_0 < 1$ . Assim, para baixos valores de  $w$ , existe um limiar crítico superior. Em contraste, para baixo valores de  $w$ , padrões aparecem para qualquer valor de  $\nu$ .

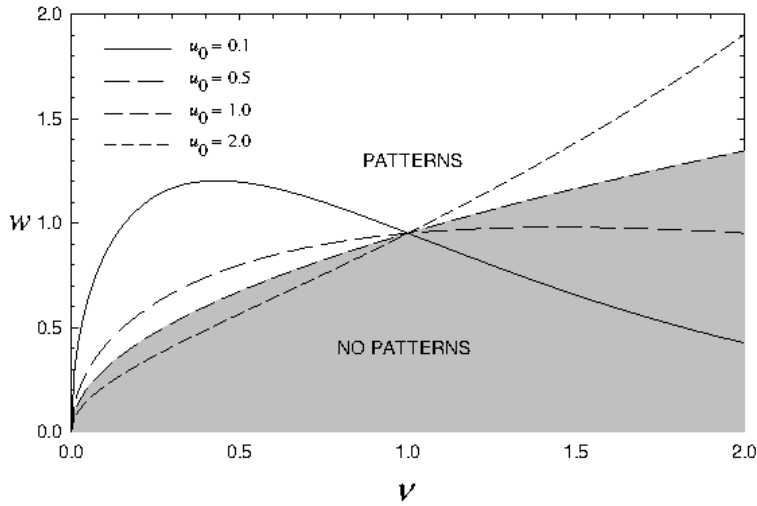


Figura 4.11: Diagrama de fase da formação de padrões no plano  $\nu-w$ , seguindo a Eq. (4-33). A área sombreada indica a região em que padrões não emergem, para o caso  $u_0$ . As demais linhas indicam a fronteira crítica do diagrama para outros valores de  $u_0 = a/b$ . Padrões aparecem para  $w > w_c$ . Os demais parâmetro utilizados são:  $L = 100$ ,  $D = 0.01$  e  $a = 1$ .

### Características dos padrões

Mesmo que o modo característico não dependa de  $\nu$ , sua amplitude depende. Isto é mostrado na figura 4.12, onde a amplitude  $\Delta u = u_{max} - u_{min}$  é obtida numericamente e representada em função de  $w$  e  $\nu$ .

No limite em que  $w \rightarrow 0$ , recuperamos o caso local  $f(x - x') = \delta(x - x')$ , no qual não surgem padrões, confirmado pelos resultados numéricos. De acordo

com a Eq. (4-33), existe um valor crítico  $w_c$ , em que a amplitude se torna nula. Note a transição abrupta perto do valor crítico. Este limiar não foi detectado pelos trabalhos anteriores ( $\nu = 1$ ) possivelmente por causa dos valores dos parâmetros escolhidos. Em particular, na Ref. 4-13,  $w_c/L$  seria da ordem de  $10^{-3}$ . O valor crítico  $w_c$  decresce com  $\nu$ , indicando que uma interação mais curta é exigida quando a difusão passa de subdifusão para superdifusão. Assim, curiosamente, a superdifusão favorece a formação de padrões e a amplitude é maior. Para  $w = L/2$ , o termo não local se torna  $F[u] = F(t)$ , que por sua vez obedece a equação  $dF/dt = (a - bF)F$ . Logo, no limite em que  $t \rightarrow \infty$ ,  $F \rightarrow u_0$ , implicando que o estado homogêneo é atingido nesse caso extremo.

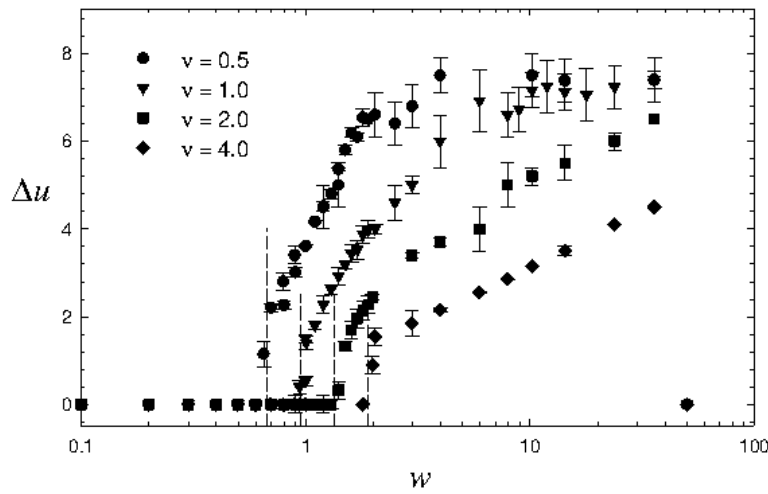


Figura 4.12: Amplitude dos padrões  $\Delta u \equiv u_{max} - u_{min}$  em função do alcance das interações  $w$ , para  $a = b = 1$ ,  $L = 100$ ,  $D = 0.01$ , e para diferentes valores de  $\nu$  indicados na figura. As linhas verticais pontilhadas são guias para os olhos, para indicar os pontos críticos previstos pela Eq. (4-33).

Além disto, a não linearidade na difusão afeta fortemente a forma dos padrões. Como mostrado na figura 4.4, subdifusão ( $\nu > 1$ ) induz a fragmentação da população. Isto, poderia ser antecipado conhecendo as soluções típicas para este regime não linear (cf. figura 2.2.1, pg. 22). Para o caso oposto  $\nu < 1$  (superdifusão), os efeitos não são tão drásticos no que diz respeito a forma dos padrões, para valores moderados do coeficiente de difusão. A região entre os picos se torna mais populada quanto menor for o valor de  $\nu$ . A fragmentação também aparece quando  $D$  é suficientemente pequeno (como discutido em relação a figura 4.8).

Vale notar que a distância entre os picos (comprimento de onda característico),  $\ell = L/m \simeq 1.4w$ , é maior que a interação de longo alcance; entretanto, se a largura do pico  $2x_0(w)$  é grande o suficiente, pode haver influência entre estes subgrupos da população. Quando estes estão desconectados,  $2x_0 < \ell - w \simeq 0.4w$  significa que nenhuma interação direta ocorre. Caso contrário, eles interagem, mesmo que desconectados.

### 4.3

#### Comentários finais

De um modo geral, os resultados apresentados mostram as condições necessárias que as regras de interação devem satisfazer para que padrões apareçam na distribuição estacionária. Principalmente, vimos a importância das interações não locais, isto é, a necessidade de que o acoplamento seja largo o suficiente (cf. Eq. 4-20). Além disso, vimos que a assimetria da função de influência induz a propagação dos padrões, que assumem uma velocidade constante. Posteriormente, apresentamos um estudo detalhado com resultados numéricos, validando e estendendo os que foram obtidos analiticamente. Revisamos o tópico da não localidade e discutimos principalmente as consequências da difusão não linear.

A difusão não linear é esperada na dispersão de populações biológicas ao invés da difusão normal. Assim, é motivada a introdução de um coeficiente de difusão que depende da densidade, como primeiramente sugerido na seção 2.2, e retomado pela Eq. (4-28). Mostramos como a formação de padrões é alterada na presença da difusão anômala. Ainda mais, para todos os casos, o modo que inicialmente cresce mais rápido se mantém dominante no estado estacionário. Esta confirmação permite obter previsões teóricas para determinar tanto o modo dominante, quanto os pontos críticos.

Fica claro que a difusão não é um ingrediente necessário para a formação de padrões, nem para a determinação do modo característico, o qual somente depende do alcance das interações  $w$ . Além disto, a difusão impõe um limiar crítico dos parâmetros do modelo para a formação de padrões. O tipo de difusão se reflete na forma dos padrões, mesmo que o modo característico não seja afetado. Uma mudança qualitativa importante na forma dos padrões ocorre principalmente quando  $\nu > 1$ , em que a população se torna fragmentada. Este efeito também é observado para valores extremamente pequenos de  $D$ . A ocorrência da fragmentação da população pode ter importantes consequências [65] na disseminação de doenças e outros processos desencadeados pelo contato direto entre os indivíduos, já que subgrupos são criados, definindo

uma estrutura de metapopulação [66]. Superdifusão ( $\nu < 1$ ) facilita a formação de padrões, que pode ocorrer mesmo para um pequeno valor da largura  $w$  das interações e implica em maiores amplitudes, comparada à difusão normal.

Além da motivação inicial de introduzir a difusão não linear na equação de Fisher não local, descobrimos alguns aspectos que são aplicados também ao caso da difusão normal. A identificação do modo principal presente no estado estacionário permite fazer previsões analíticas, as quais podem ser estendidas para englobar outras variações do modelo.

## 5

### Resultados para o caso estocástico

A descrição matemática da distribuição espacial de populações biológicas pode ser obtida em um nível mesoscópico e fenomenológico onde o sistema e o ambiente tem suas propriedades quantificadas através de alguns parâmetros de controle. A evolução da distribuição da população é governada principalmente por processos como a reprodução [12], competição (interespecífica ou intra-específica), que são geralmente levadas em consideração mediante expressões logísticas [13], juntamente com a dispersão espacial, modelada pela difusão (normal ou anômala). Assim, as características da população e do acoplamento com o meio ambiente são quantificados por um conjunto de parâmetros de controle, tais como a taxa de crescimento, o fator de suporte e o coeficiente de difusão, que assumem valores típicos constantes. Tais modelos simples permitem prever o relaxamento para um estado de equilíbrio, resultante da interação entre o crescimento populacional e a competição por recursos induzida pelo fator de suporte finito do ambiente. No entanto, a evolução de longo prazo das populações biológicas pode apresentar padrões espaço-temporais, uma assinatura de auto-organização. A auto-organização pode surgir devido às interações não locais ou outros processos que introduzem uma escala espacial [16–18, 1] e pode ser desencadeada por diferentes fenômenos que levam o sistema para longe do equilíbrio, seguindo para uma organização espaço-temporal. O ambiente certamente interfere na maioria desses processos. Por exemplo, a temperatura influencia diretamente a reprodução de algumas espécies [51]. A competição também é regulada pelo ambiente devido ao fato dos recursos serem limitados [13] e a dispersão espacial pode ser afetada por oscilações sazonais, por exemplo. Agora, devido à complexidade inerente, cada parâmetro é dependente de uma complexa teia de diversos processos, englobando diferentes escalas, tanto no espaço e no tempo. Portanto, seria mais realista modelar o seu comportamento complicado por meio de uma variável estocástica. É nosso objetivo investigar o impacto de tais flutuações. A fim de fazer isso, vamos considerar um cenário com uma única espécie em uma dimensão, considerando a generalização da equação de Fisher-KPP,



$$\partial_t u(x, t) = au - buF[u] + D\nabla^2 u, \quad (5-1)$$

já discutida anteriormente, para o caso que os parâmetros de controle são constantes.

## 5.1

### Impacto do ruído na taxa de crescimento

Na equação (5-1), o meio participa definindo todo o conjunto de parâmetros  $\{a, b, D\}$ . A inclusão de pequenas flutuações (ou ruído), ao redor dos correspondentes valores médios, permite englobar a variabilidade espaço-temporal de um sistema complexo. Como um primeiro passo, investigamos o efeito de flutuações na taxa de crescimento, fazendo a transformação  $a \rightarrow a + \sigma_\eta$ , sendo  $\eta$  um ruído gaussiano, com  $\langle \eta(x, t) \rangle = 0$  e  $\langle \eta(x, t)\eta(x', t') \rangle = \delta(x - x')\delta(t - t')$ . Além disto, daremos mais um passo, incluindo um ruído aditivo com as mesmas propriedades na Eq. (5-1). Este termo tem o objetivo de considerar saltos aleatórios nas densidades locais, que podem ter origem no acoplamento da população com o meio externo, por fluxos para dentro e fora da população, efeitos aleatórios do meio e em geral pela incerteza presente na densidade, causada pelos processos ou pelo caráter discreto do sistema, aqui considerado contínuo.

Assim, nosso objeto de estudo é a equação de evolução que pode ser apresentada na seguinte forma:

$$\begin{aligned} \frac{\partial u(x, t)}{\partial t} = & \sigma_\xi \xi(x, t) + (a + \sigma_\eta \eta(x, t))u(x, t) + \\ & -bu(x, t)F[u] + D\frac{\partial^2}{\partial x^2}u(x, t). \end{aligned} \quad (5-2)$$

Ao longo deste trabalho, por uma questão de simplicidade, vamos manter a consideração de que a função de influência é definida pela função de Heaviside,  $f(x - x') = \frac{1}{2w}\Theta(w - |x - x'|)$ , onde  $w$  é uma constante positiva, definindo o alcance das interações. Além disso, como na Eq. (5-1) o termo do ruído é multiplicativo, deve-se declarar uma prescrição para a integral estocástica (Itô ou Stratonovich) [50]. Dentro do cenário atual, existem casos em que a de Itô é a interpretação mais adequada, por exemplo: i) quando o ambiente é sentido de forma não antecipativa pelos indivíduos [67] ii) quando o modelo contínuo é de fato uma aproximação para uma população discreta [53], ou iii) quando as flutuações se originam a partir de fontes internas. Por outro lado, se as flutuações são externas, a descrição Stratonovich é mais adequada. Eventualmente, entende-se que a correspondência entre as duas

descrições se resume em modificar o termo determinista [50]. Como a escolha da interpretação depende das condições específicas do caso em que o modelo é empregado, vamos analisar ambas propostas.

### 5.1.1

#### Análise de estabilidade

No caso determinístico (cf. Eq. (4-13), pg. 42), pode-se obter a condição de estabilidade para a emergência de estruturas periódicas, seguindo o procedimento padrão de linearizar a equação principal ao redor do estado homogêneo  $u_0 = a/b$ , assumindo que  $u(x, t) = u_0 + \varepsilon(x, t)$ , onde  $\varepsilon = \varepsilon_0 \exp[ikx + \lambda(k)t]$ . Este procedimento nos leva à relação de dispersão

$$\lambda(k) = -a\tilde{f}(k) - Dk^2, \quad (5-3)$$

já obtida anteriormente.

A Eq. (5-3) fornece a informação para o início da dinâmica. Como mostrado anteriormente (cf. 4-33, pg. 52), fornece a condição de estabilidade dos modos. Padrões são formados quando o coeficiente de difusão está abaixo de um valor crítico. Na figura 5.1 mostramos a relação de dispersão para dois valores do coeficiente de difusão  $D$ . Note que para ambos os casos  $\lambda(k) < 0$ , mas para pequenos valores de  $D$ , alguns modos tem taxa de crescimento positiva.

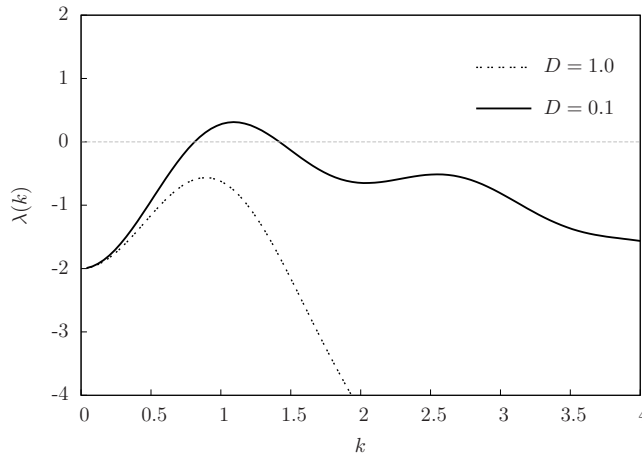


Figura 5.1: Relação de dispersão dada pela Eq. (5-3) para  $a = 2$ ,  $b = 1$ ,  $w = 4$  e dois valores do coeficiente de difusão  $D$  indicados na figura.

Agora, vamos focar a versão estocástica. Linearizando Eq. (5-1) ao redor de  $u_0 = a/b$  obtemos, no limite de pequenas perturbações, o seguinte resultado:

$$\partial_t \varepsilon = -bu_0 F[\varepsilon] + D\partial_{xx}\varepsilon + \sigma_\eta \varepsilon \eta(x, t) + \sigma_\eta u_0 \eta(x, t) + \sigma_\xi \xi(x, t). \quad (5-4)$$

Como discutido na seção 3.1.2, uma maneira conveniente de detectar a formação de padrões é usar a função de estrutura. Seguindo a metodologia apresentada, chegamos à função de estrutura estacionária para este caso em particular

$$S(k) = \frac{1}{2} \left( \frac{1}{1 - \sigma_\eta^2 \gamma / 2} \right) \frac{\sigma_\eta^2 u_0^2 + \sigma_\xi^2}{-\Lambda_{1/2}(k)}, \quad (5-5)$$

onde pela Eq. (3-36) aplicamos que  $g(\varepsilon) = \varepsilon$ , e

$$\Lambda_{1/2}(k) = \lambda(k) + \frac{1}{2\Delta x} \sigma_\eta. \quad (5-6)$$

Como já pontuado anteriormente (cf. seção 3.1.2), esta análise só faz sentido no caso em que interpretamos o ruído como Stratonovich. Entretanto, a função de estrutura para Itô pode ser obtida fazendo a correspondência apropriada entre as interpretações.

Esta análise sugere que a instabilidade em potencial que existe pela presença de não localidade nas interações, isto é, estando abaixo do limiar crítico, o ruído pode revelar uma escala espacial característica.

A discussão do papel do ruído na formação de padrões coloca em questão a competição entre as contribuições determinísticas e estocásticas da dinâmica. Assim, numericamente investigaremos dois cenários interessantes: o papel do ruído quando existe a formação de padrões no caso determinístico e quando não existe.

### 5.1.2

#### Estudo numérico

Os resultados analíticos apresentados acima permitem prever a estabilidade linear do estado homogêneo na presença de ruído nas regras da dinâmica. Entretanto, para ir além da aproximação de pequenas flutuações e obter informação sobre a dinâmica longe do equilíbrio, precisamos integrar numericamente a equação (5-1). Para isso, seguimos o procedimento apresentado na seção 3.2 para o caso estocástico, assumindo  $\Delta x = 10^{-1}$  e  $\Delta t < 10^{-3}$ . Os resultados numéricos que seguem mostram o impacto do ruído  $\eta$  na dinâmica, considerando  $\sigma_\xi = 0$ . O estudo para o ruído aditivo  $\xi$  fica então reduzido ao resultado analítico dado pela equação (5-5).

Para os resultados que seguem quantificamos a coerência espacial, em um certo tempo  $t$ , pela função de estrutura, que é resultado de uma média de *ensemble*. Na realidade, como verificamos a ergodicidade do sistema, as médias de *ensemble* foram substituídas por médias temporais. A partir da função de estrutura, pode-se extrair o modo dominante  $k^*$  e sua amplitude

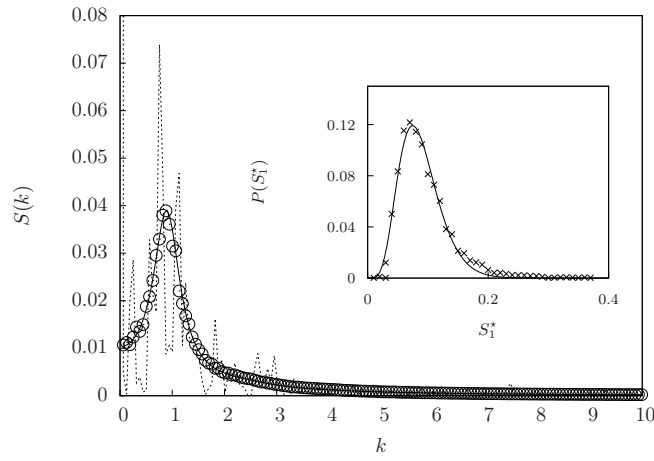


Figura 5.2: Função de estrutura no estado estacionário  $S(k)$ , para  $a = 2$ ,  $b = 1$ ,  $w = 4$ ,  $D = 1$ ,  $\sigma_\xi = 0$  e  $\sigma_\eta = 0.1$ , obtida numericamente (símbolos) e a previsão teórica dada pela Eq. (5-5) (linha cheia). Para comparação, também mostramos o espectro para uma única realização (linha pontilhada). No gráfico inserido, mostramos a distribuição de probabilidade para os valores de  $S_1^*$ : obtida numericamente (símbolos) e a distribuição gamma como guia para os olhos (linha cheia).

correspondente  $S^* \equiv S(k^*)$ . Depois do transiente, a estacionariedade da função de estrutura é atingida. O modo característico estacionário é bem previsto pela Eq. (5-5). Pode-se ver que a amplitude estacionária  $S^*$  cresce com a intensidade dos ruídos  $\sigma_\eta$  e  $\sigma_\xi$ . Além disso, note que  $k^*$  é definido pela componente determinística somente, portanto, pela relação de dispersão (5.1). Através de simulações numéricas, pode-se observar que o modo dominante  $k^*$  adota um valor típico em toda a faixa de intensidade do ruído, mostrando que o ruído não correlacionado introduzido na dinâmica aparece de uma forma organizada.

Na Figura 5.2 mostramos uma comparação entre o resultado numérico para a função de estrutura estacionária e a previsão da teoria linear para o caso Stratonovich. Observe a boa concordância entre a função de estrutura numérica e a previsão teórica dada pela equação (5-5), no entanto, também nota-se a sua grande dispersão, ilustrada por meio de uma realização individual (linha tracejada) e também pela distribuição dos valores de  $S_1^* = S_1(k^*)$ , onde  $S_1(k)$  é a função de estrutura de uma única realização. Para Itô, o cenário é qualitativamente semelhante.

### Quando existem padrões no caso determinístico

Primeiro, selecionamos os valores dos parâmetros de tal forma que apareçam padrões na ausência do ruído. Assim, consideramos em particular

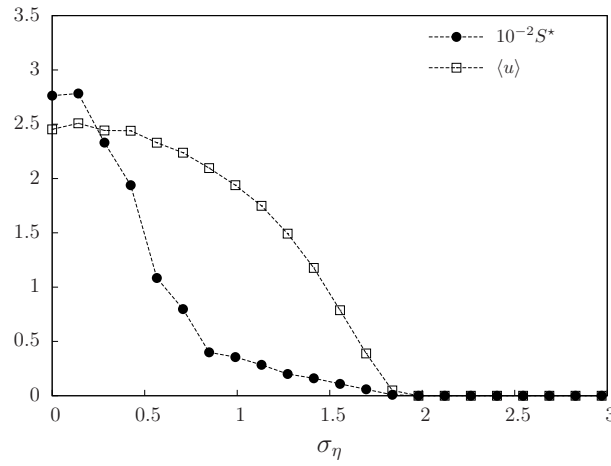


Figura 5.3: Análise da coerência espacial (sob a interpretação de Itô) para  $a = 2$ ,  $b = 1$ ,  $w = 4$  e  $D = 0.1$ . Os valores estacionários da intensidade do modo dominante  $S^*$  e a média espacial da densidade da população,  $\langle u \rangle$ , em função da intensidade do ruído  $\sigma_\eta$ .

o caso ilustrado na figura 5.1 (linha cheia). Seguimos fazendo a análise da coerência espacial para os valores estacionários de  $S^*$ , para diferentes valores da intensidade do ruído. Estudaremos a equação estocástica (5-2) do ponto de vista de Itô e Stratonovich.

Começamos pelo caso de Itô. Na figura 5.3, representamos o valor estacionário para média espacial da densidade  $\langle u \rangle$ , junto com  $S^*$ . Os resultados mostram que o ruído participa destrutivamente no nível da coerência espacial até  $\sigma_\eta \simeq 1$ . No entanto, para valores mais altos da intensidade do ruído, a redução de  $S^*$  ocorre pela redução concomitante do tamanho médio da população. De fato, para o conjunto de parâmetros escolhidos, existe um valor crítico  $\sigma_\eta^c \approx 1.8$  que representa o limiar para extinção da população. Isto é, para valores da intensidade maiores que esse, a população é extinta. Por meio de mecanismos determinísticos o sistema iria para um estado estacionário que é representado por uma distribuição com padrões bem definida, no entanto, a presença do ruído nas forças da dinâmica, mesmo em baixa intensidade, deterioram a ordem espacial.

Para o caso de Stratonovich, observamos um comportamento diferente, como mostrado na figura 5.4. Aumentar a intensidade do ruído induz crescimento tanto no tamanho médio da população quando no nível da coerência espacial, no sentido em que a razão  $S^*/\langle u \rangle$  cresce também. Entretanto, como pode ser visto na figura inserida, enquanto a amplitude dos padrões cresce com o aumento da intensidade do ruído, a forma dos padrões se torna mais irregular, indicando que outros modos estão crescendo junto com o dominante,

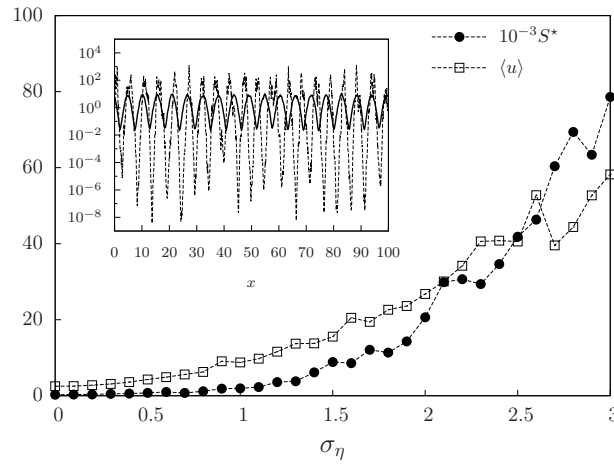


Figura 5.4: Análise da coerência espacial para  $a = 2$ ,  $b = 1$ ,  $w = 4$  e  $D = 0.1$  (sob a interpretação de Stratonovich). A intensidade do modo dominante foi escalada por um fator  $10^{-3}$  somente para usar o mesmo eixo. Mostramos também, internamente, os padrões típicos para baixa (linha cheia) e alta (linha pontilhada) intensidade do ruído, explicitamente,  $\sigma_\eta = 0.1$  e  $\sigma_\eta = 1.9$ .

como predito pela Eq. (3-22).

Pode-se obter a versão Itô a partir de uma equação diferencial estocástica na forma de Stratonovich pela inclusão de um termo de arrasto efetivo. Para nossa Eq. (5-2), isto implica em  $a \rightarrow a + \frac{\sigma_\eta^2}{2\Delta x}$ . Por causa deste termo positivo adicional, está mudança significa em aumentar a taxa de crescimento  $a$ . Esta situação levaria ao aumento do tamanho da população e intensificar os padrões, o que de fato é observado na figura 5.4, indicando que o papel destrutivo observado no caso de Itô (figura 5.3) não é suficiente para deteriorar o efeito construtivo deste termo adicional efetivo.

### Quando não existem padrões no caso determinístico

Nesta seção vamos nos concentrar no nosso caso de interesse principal, isto é, quando a solução homogênea é estável, apesar da presença de não localidade. Gostaríamos de ver se a introdução do ruído na dinâmica pode induzir coerência na distribuição da população.

Primeiro, vamos analisar o caso de Itô. Na figura 5.5, observamos como a intensidade do modo dominante  $S^*$  se altera em função da intensidade do ruído  $\sigma_\eta$ . Nossos resultados apontam que quando a intensidade do ruído é suficientemente pequena ( $\sigma_\eta < 1.0$ ), o comportamento  $S^* \propto \sigma_\eta^2$  é obedecido. Entretanto, com o aumento da intensidade, além do regime linear, notamos que ocorre uma quebra no comportamento monotônico de  $S^*$  com um pico que caracteriza um valor ótimo da intensidade do ruído  $\sigma_\eta^o = 2.0$ . Acima deste valor, o

ruído começa a participar destrutivamente na coerência da distribuição. Como uma consequência o modo dominante se torna menos intenso até ser completamente destruído. Na verdade, isto ocorre pela diminuição concomitante e eventualmente a extinção da população, como mostrado pelo quociente  $S^*/\langle u \rangle$  também representado na figura 5.5.

Como esperado, o ruído na taxa de reprodução afeta o número de indivíduos da população. De fato, existe um valor crítico  $\sigma_\eta^c \approx 3$  que representa o limiar para extinção. Em outras palavras, isto implica numa translação do valor crítico para a taxa de crescimento que agora compete com o ruído [68].

Este efeito é fortemente não linear com a intensidade do ruído. Vale notar que, na aproximação local e de campo médio, descrita pela equação  $\frac{du}{dt} = (a - bu)u + \sigma_\eta \eta u$ , pode-se mostrar que a média de *ensemble* do valor estacionário é dada por  $\bar{u} = \frac{a}{b} - \sigma_\eta^2/2$ , indicando a presença do ponto crítico. Cabe mencionar que a dependência da média com o ruído na figura 5.5 é também parabólica.

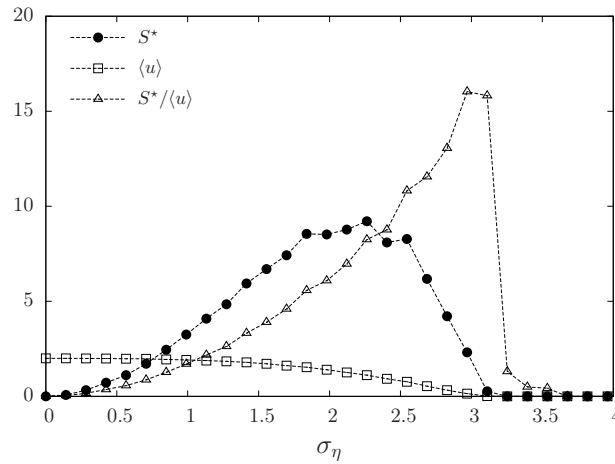


Figura 5.5: Análise da coerência espacial para  $a = 2$ ,  $b = 1$ ,  $w = 4$  e  $D = 1.0$  (sob a interpretação de Itô). Os símbolos correspondem aos resultados numéricos. O quociente  $S^*/\langle u \rangle$  é mostrado também. As linhas pontilhadas são somente guias para os olhos.

Por outro lado, mesmo que o ruído não modifique a relação de dispersão, ele força uma antecipação da instabilidade dos modos, que pode ser ilustrada pelas irregulares explosões de coerência na figura 5.6.

Agora, seguimos fazendo a mesma análise para o caso de Stratonovich. A figura 5.7 mostra a análise da coerência espacial, enquanto a evolução temporal é mostrada na figura 5.8. No quadro interno desta última figura mostramos a predição teórica dada pela Eq. (5-5), que só é válida até  $\sigma_\eta \simeq 0.33$ , momento em

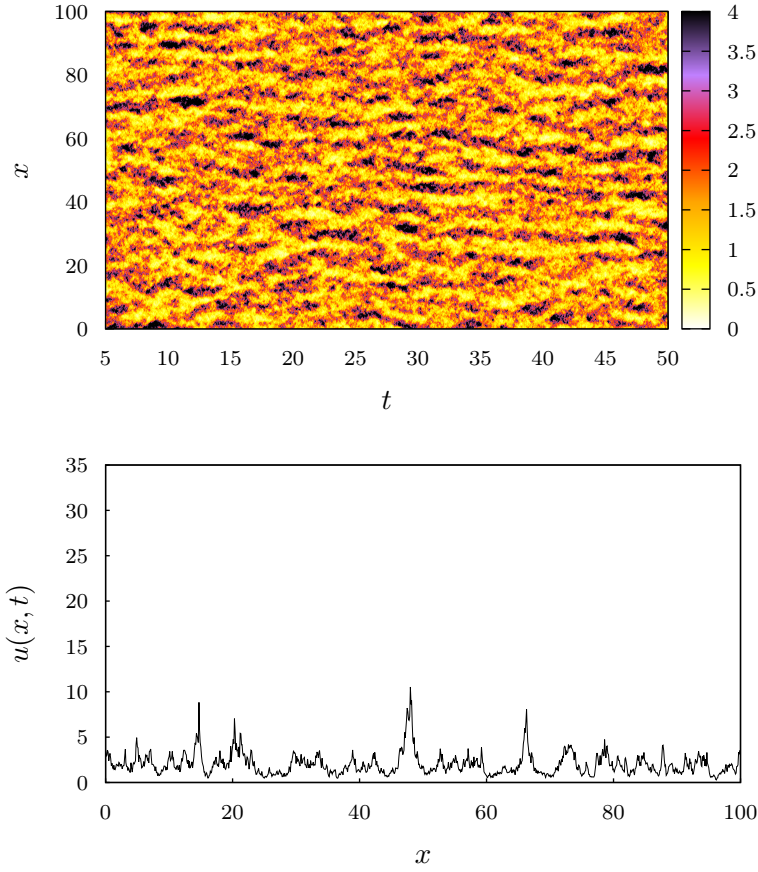


Figura 5.6: Evolução temporal da densidade  $u(x, t)$  no mapa de cores (acima), para  $a = 2$ ,  $b = 1$ ,  $w = 4$ ,  $D = 1$  e  $\sigma_\eta = 1.0$  (sob a interpretação de Stratonovich). Na figura abaixo mostramos o perfil correspondente a um corte no mapa de cores em  $t = 50$ .

que a função de estrutura teórica se torna divergente, no entanto sua obtenção numérica é possível.

A respeito do termo de arrasto efetivo, o ruído levaria essencialmente a uma taxa maior de crescimento, por consequência, ao crescimento do tamanho da população. Ainda mais, o termo efeito adicional tem o efeito de transladar o ponto crítico na relação de dispersão podendo cruzar o limiar entre a estabilidade e a instabilidade dos modos. Quando isso ocorre, diferente do caso de Itô, aqui ocorre uma persistência dos padrões no espaço de posição (figura 5.8). Os perfis resultantes são similares aos dos casos em que ocorrem padrões no limite determinístico.

Mesmo que em ambos os casos (Itô e Stratonovich) temos  $S^* > 0$ , indicando a presença de coerência, neste último,  $\Lambda_{1/2}(k^*) > 0$  enquanto no caso de Itô  $\Lambda_0(k^*) = \lambda(k^*) < 0$ . Isto é, algum tipo de coerência é sempre revelado pelo ruído, para o caso de Stratonovich existe uma persistência dos



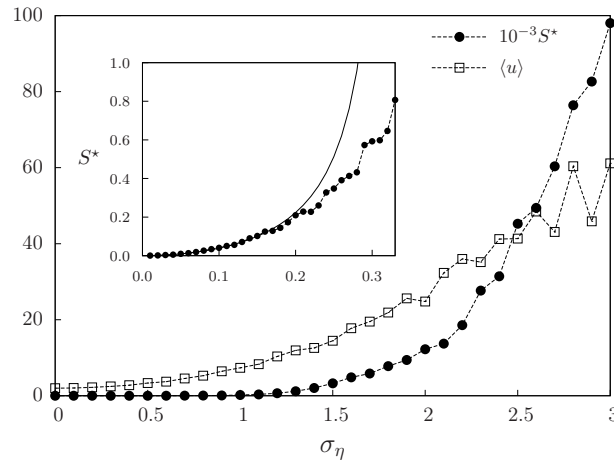


Figura 5.7: Análise da coerência espacial para  $a = 2$ ,  $b = 1$ ,  $w = 4$  e  $D = 1.0$  (sob a interpretação de Stratonovich). Os símbolos correspondem aos resultados numéricos. No quadro interno mostramos a predição teórica (linhas cheia) dada pela Eq. (5-5) que diverge na vizinhança do ponto crítico ( $\sigma_\eta \simeq 0.34$ ).

padrões, enquanto para o caso de Itô os padrões são fracamente correlacionados no tempo. Além disso, a comparação entre os perfis mostrado nas figuras 5.6 e 5.8, revela uma maior regularidade e picos mais pronunciados no caso de Stratonovich.

## 5.2

### Comentários finais

No problema descrito por uma versão generalizada da equação Fisher-KPP, incorporamos o fator realístico da presença de ruído no parâmetro de controle que define a taxa de crescimento. Assim, focamos o impacto dessas flutuações na estabilidade dos estados assintóticos.

A não localidade é o principal mecanismo responsável pela formação de padrões, produzindo uma escala espacial característica. Se o estado homogêneo é instável, o ruído introduz coerência, desestabilizando o estado homogêneo e fazendo emergir um modo dominante, que está escondido no limite da ausência do ruído.

De fato, para o caso de Stratonovich, de acordo com a análise via aproximação linear, para valores moderados da intensidade, a coerência resulta de uma contribuição positiva do ruído na condição de estabilidade  $\Lambda_{1/2}(k) > 0$ , ou na construção de uma função de estrutura. A principal diferença entre interpretações aparece na persistência espacial dos padrões para o caso Stratonovich, o que foi observado numericamente.

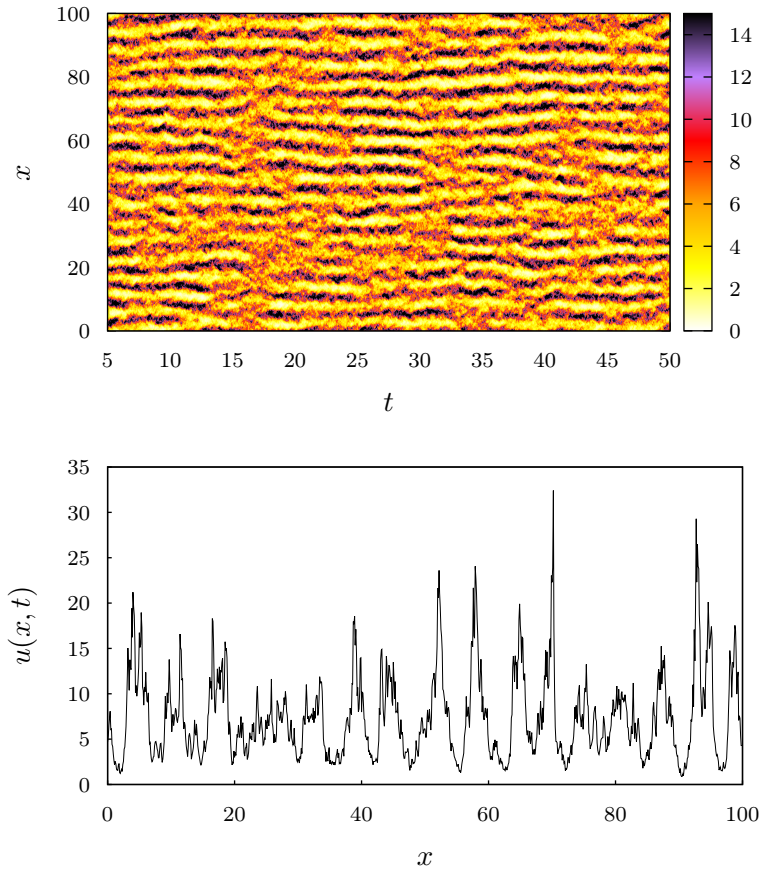


Figura 5.8: Evolução temporal da densidade  $u(x, t)$  no mapa de cores (acima), para  $a = 2$ ,  $b = 1$ ,  $w = 4$ ,  $D = 1$  e  $\sigma_\eta = 1.0$  (sob a interpretação de Itô). Na figura abaixo mostramos o perfil correspondente a um corte no mapa de cores em  $t = 50$ .

Um passo para estender este estudo é considerar flutuação nos outros parâmetros do sistema. Em particular, adicionando o ruído em  $b$  nos levaria a um termo multiplicativo não local. Uma outra extensão realística é considerar que o ruído possui uma escala espaço-temporal característica finita, isto é, ruído colorido, o qual, a propósito, elimina o dilema Itô contra Stratonovich.

## 6

### Considerações finais e perspectivas

Primeiro, apresentamos três generalizações que englobam alguns efeitos realísticos esperados na dinâmica de populações. Em particular, consideramos a difusão não linear, interações de longo alcance e flutuações nos parâmetros de controle partindo da equação de Fisher-KPP. Posteriormente, estas generalizações foram estudadas por métodos analíticos e numéricos. Em termos gerais, ao longo do trabalho vimos que a formação de padrões está intimamente ligada ao acoplamento espacial. O acoplamento de longo alcance, criado por interações não locais, é o principal mecanismo para a formação de padrões. Dentro deste cenário, exploramos os efeitos da difusão não linear e do ruído na formação de padrões induzida pela não localidade. Mostramos que a difusão tem grande importância em moldar os padrões. Em particular, quando o coeficiente de difusão é proporcional a densidade, observamos que isso induz a fragmentação da população. Este fenômeno tem consequências drásticas para a população [65], interferindo fortemente na propagação de informação. Além disso, mostramos que a relação de dispersão, obtida pela linearização da equação de evolução, é suficiente para prever os valores críticos dos parâmetros. Mostramos também que a relação de dispersão fornece a informação sobre o modo característico do estado assintótico.

Posteriormente, discutindo o papel do ruído, mostramos seu efeito tanto no caso em que os padrões são formados pelas regras determinísticas, quanto no caso em que estas regras implicam a estabilidade do estado homogêneo. Nestes casos, vemos que o ruído pode ter um papel destrutivo ou construtivo para a população, tanto a respeito da organização quanto do tamanho da população. Discutimos também a influência da natureza do ruído, alternando entre as interpretações de Itô e Stratonovich. Quando padrões são gerados pelas regras determinísticas, a interpretação de Itô estabelece uma intensidade crítica do ruído que extingue a população, entretanto quando o ruído segue a interpretação de Stratonovich, a população cresce. Com relação à coerência, para Itô novamente vemos o papel destrutivo pela deterioração dos padrões, enquanto para Stratonovich os padrões se tornam mais intensos, no entanto

mais irregulares. Para o caso em que as regras determinísticas não são suficientes para definir uma escala espacial característica na distribuição, vemos que o ruído tem a capacidade de revelar a instabilidade em potencial construída pelas interações não locais, mas, que está suprimida. Neste caso, os padrões resultantes tem características qualitativamente diferentes para cada interpretação. Enquanto que para o caso de Itô os padrões são fracamente correlacionados temporalmente, os padrões para o caso de Stratonovich tem uma estrutura persistente.

Os resultados apresentados tem o objetivo de compreender os princípios da formação de padrões, assim como, o efeito de diversos fatores realísticos nesse processo. Inúmeras contribuições ainda podem ser feitas neste sentido, tanto para estender a aplicabilidade dos modelos, ou ainda para compreender questões fundamentais da dinâmica.

As perspectivas do trabalho se dividem em dois caminhos. Um primeiro caminho é aprofundar as questões apresentadas. Por exemplo, a investigação da presença de regras estocásticas na dinâmica precisa ainda ser estendida não só no sentido de incluir as flutuações nos demais parâmetros de controle, como também sobre a natureza do ruído. Ainda mais, ao adicionar os ruídos na dinâmica, pode ser estudada a correlação entre eles, assim como generalizações das correlações individuais. Neste sentido, muitos cenários podem ser estudados, simplesmente por ter incluído as regras estocásticas.

Neste trabalho, não discutimos a relação do estudo teórico apresentado com observações experimentais. Entretanto, é claro que estabelecer esta relação é um passo importante para encontrar aplicações práticas dos resultados obtidos, e também, instigar o desenvolvimento teórico. Isto exige um esforço para integrar os campos que desenvolvem modelos, normalmente Física e Matemática, com os que diretamente lidam com os sistemas, no caso em questão, Biologia ou ainda Sociologia e Antropologia. Um caso interessante que pode ser estudo com dados acessíveis é a distribuição da população em cidades. Como mencionado durante o texto, recentemente este assunto vem chamando a atenção de físicos para descrever a dinâmica das cidades, alguns exemplos são as referências [39, 22, 23]. Neste tópico, técnicas diferentes podem ser necessárias, motivadas pelo interesse de incluir a topologia, por meio de uma rede, ou ainda construir simulações computacionais.

Por fim, certamente, a investigação do comportamento coletivo de seres vivos será objeto de estudo de trabalhos futuros.

## Referências Bibliográficas

- [1] MURRAY, J. D. **Mathematical Biology: I. An Introduction**. Interdisciplinary Applied Mathematics. Springer, 2002.
- [2] MURRAY, J. D. **Mathematical Biology II: Spatial Models and Biomedical Applications**. Springer, 2003.
- [3] ALIM, K.; AMSELEM, G.; PEAUDECERF, F.; BRENNER, M. P. ; PRINGLE, A. **Proceedings of the National Academy of Sciences**. Random network peristalsis in physarum polycephalum organizes fluid flows across an individual, journal, v.110, n.33, p. 13306–13311, 2013.
- [4] RUDGE, T. J.; FEDERICI, F.; STEINER, P. J.; KAN, A. ; HASELOFF, J. **ACS Synthetic Biology**. Cell polarity-driven instability generates self-organized, fractal patterning of cell layers, journal, v.0, n.0, p. null, 0.
- [5] COSTANTINO, R. F.; DESHARNAIS, R. A.; CUSHING, J. M. ; DENNIS, B. **Science**. Chaotic dynamics in an insect population, journal, v.275, n.5298, p. 389–391, 1997.
- [6] FERNANDEZ-OTO, C.; CLERC, M. G.; ESCAFF, D. ; TLIDI, M. **Phys. Rev. Lett.** Strong nonlocal coupling stabilizes localized structures: An analysis based on front dynamics, journal, v.110, p. 174101, 2013.
- [7] TONER, J.; TU, Y. **Phys. Rev. Lett.** Long-range order in a two-dimensional dynamical XY model: How birds fly together, journal, v.75, p. 4326–4329, 1995.
- [8] WARD, A. J. W.; SUMPTER, D. J. T.; COUZIN, I. D.; HART, P. J. B. ; KRAUSE, J. **Proceedings of the National Academy of Sciences**. Quorum decision-making facilitates information transfer in fish shoals, journal, v.105, n.19, p. 6948–6953, 2008.
- [9] CASTELLANO, C.; FORTUNATO, S. ; LORETO, V. **Rev. Mod. Phys.** Statistical physics of social dynamics, journal, v.81, p. 591–646, 2009.

- [10] KARR, J. R.; SANGHVI, J. C.; MACKLIN, D. N.; GUTSCHOW, M. V.; JACOBS, J. M.; JR., B. B.; ASSAD-GARCIA, N.; GLASS, J. I. ; COVERT, M. W. **Cell**. A whole-cell computational model predicts phenotype from genotype, journal, v.150, n.2, p. 389 – 401, 2012.
- [11] ANDERSON, P. W. **Science**. More is different, journal, v.177, n.4047, p. 393–396, 1972.
- [12] MALTHUS, T. R. **An Essay on the Principle of Population**. Número v. 1 em History of economics series. J. Murray, 1826.
- [13] VERHULST, P. F. **Correspondance mathématique et physique**. Notice sur la loi que la population poursuit dans son accroissement, journal, v.10, p. 113–121, 1838.
- [14] LOTKA, A. J. **The Journal of Physical Chemistry**. Contribution to the Theory of Periodic Reactions, journal, v.14, n.3, p. 271–274, jan 1909.
- [15] FISHER, R. A.; OTHERS. **Annals of Eugenics**. The Wave of Advance of Advantageous Genes., journal, v.7, p. 355–369, 1937.
- [16] DA CUNHA, J. A. R.; PENNA, A. L. A. ; OLIVEIRA, F. A. **Physical Review E**. Pattern formation and coexistence domains for a nonlocal population dynamics, journal, v.83, n.1, p. 15201, 2011.
- [17] FUENTES, M. A.; KUPERMAN, M. N. ; KENKRE, V. M. **Physical Review Letters**. Nonlocal Interaction Effects on Pattern Formation in Population Dynamics, journal, v.91, n.15, p. 158104, 2003.
- [18] FUENTES, M. A.; KUPERMAN, M. N. ; KENKRE, V. M. **The Journal of Physical Chemistry B**. Analytical Considerations in the Study of Spatial Patterns Arising from Nonlocal Interaction Effects, journal, v.108, n.29, p. 10505–10508, 2004.
- [19] COLOMBO, E. H.; ANTENEODO, C. **Physical Review E**. Nonlinear diffusion effects on biological population spatial patterns, journal, v.86, n.3, p. 036215, Set. 2012.
- [20] CAMAZINE, S. **Self-organization in biological systems**. Princeton University Press, 2003.
- [21] HAKEN, H. **Synergetics: Introduction and Advanced Topics**. Springer-Verlag, Berlin, 2004.

- [22] ENCARNÇÃO, S., GAUDIANO, M., SANTOS, F. C., TENEDÓRIO, J. A. E PACHECO, J. M. **Sci. Rep.** Fractal cartography of urban areas, journal, v.2, 2012.
- [23] LOUF, R.; BARTHELEMY, M. **Phys. Rev. Lett.** Modeling the polycentric transition of cities, journal, v.111, p. 198702, 2013.
- [24] CROSS, M.; HOHENBERG, P. **Reviews of Modern Physics.** Pattern formation outside of equilibrium, journal, v.65, n.3, p. 851–1112, 1993.
- [25] CROOKS, G. E. **Physical Review E.** Entropy production fluctuation theorem and the nonequilibrium work relation for free energy differences, journal, v.60, n.3, p. 2721–2726, 1999.
- [26] HAKEN. **Information and Self-Organization: A Macroscopic Approach to Complex Systems.** Springer complexity. Springer-Verlag Berlin, 2006.
- [27] NICOLIS, G.; PRIGOGINE, I. **Self-organization in nonequilibrium systems: from dissipative structures to order through fluctuations.** A Wiley-Interscience Publication. Wiley, 1977.
- [28] VOLTERRA, V. **Memorie della Classe di Scienze Fisiche, Matematiche e Naturali.** Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi, journal, v.2, n.3, p. 31–113, 1927.
- [29] MATURANA, H. R.; VARELA, F. J. **Autopoiesis and Cognition: The Realization of the Living.** Boston Studies in the Philosophy of Science. D. Reidel Publishing Company, 1980.
- [30] LOTKA, A. J. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America.** Analytical Note on Certain Rhythmic Relations in Organic Systems, journal, v.6, n.7, p. 410–415, 1920.
- [31] EINSTEIN, A. **Annalen der Physik.** Über die von der molekularkinetischen Theorie der Wärme geforderte Bewegung von in ruhenden Flüssigkeiten suspendierten Teilchen, journal, v.17, n.8, p. 549–560, 1905.
- [32] CATES, M. E.; TAILLEUR, J. **Europhysics Letters.** When are active brownian particles and run-and-tumble particles equivalent? consequences for motility-induced phase separation, journal, v.101, n.2, p. 20010, 2013.

- [33] CATES, M. E.; MARENDUZZO, D.; PAGONABARRAGA, I. ; TAILLEUR, J. **Proceedings of the National Academy of Sciences**. Arrested phase separation in reproducing bacteria creates a generic route to pattern formation, journal, v.107, n.26, p. 11715–11720, 2010.
- [34] KOLMOGOROV, A. N.; PETROVSKII, I. G. ; PISKUNOV, N. S. **Bjul. Moskovskogo Gos. Univ.** A study of the equation of diffusion with increase in the quantity of matter, and its application to a biological problem, journal, v.1, n.7, p. 1–26, 1937.
- [35] ABLOWITZ, M. J.; ZEPPELELLA, A. **Bulletin of Mathematical Biology**. Explicit solutions of Fisher's equation for a special wave speed, journal, v.41, n.6, p. 835–840, 1979.
- [36] KENKRE, V.; KUPERMAN, M. **Physical Review E**. Applicability of the Fisher equation to bacterial population dynamics, journal, v.67, n.5, p. 051921, 2003.
- [37] PERRY, N. **Journal of the Royal Society Interface**. Experimental validation of a critical domain size in reaction-diffusion systems with *Escherichia coli* populations., journal, v.2, n.4, p. 379–87, 2005.
- [38] MUSKAT, M. **The Flow of Homogeneous Fluids Through Porous Media**. International Human Resources Development, 1982, 763p.
- [39] BETTENCOURT, L. M. A.; LOBO, J.; HELBING, D.; KÜHNERT, C. ; WEST, G. B. **Proceedings of the National Academy of Sciences**. Growth, innovation, scaling, and the pace of life in cities, journal, v.104, n.17, p. 7301–7306, 2007.
- [40] ALVES, L. G.; RIBEIRO, H. V. ; MENDES, R. S. **Physica A: Statistical Mechanics and its Applications**. Scaling laws in the dynamics of crime growth rate, journal, v.392, n.11, p. 2672 – 2679, 2013.
- [41] BROWN, R. **Phil. Mag.** A brief account of microscopical observations made in the months of June, July and August, 1827, on the particles contained in the pollen of plants; and on the general existence of active molecules in organic and inorganic bodies, journal, v.4, p. 161–173, 1828.
- [42] KUDROLLI, A.; WOLPERT, M. ; GOLLUB, J. P. **Phys. Rev. Lett.** Cluster formation due to collisions in granular material, journal, v.78, p. 1383–1386, feb 1997.



- [43] TSALLIS, C.; BUKMAN, D. J. **Physical Review E**. Anomalous diffusion in the presence of external forces: Exact time-dependent solutions and their thermostistical basis, journal, v.54, n.3, p. R2197–R2200, 1996.
- [44] VON HARDENBERG, J.; MERON, E.; SHACHAK, M. ; ZARMI, Y. **Physical Review Letters**. Diversity of Vegetation Patterns and Desertification, journal, v.87, n.19, p. 198101, oct 2001.
- [45] RIDOLFI, L.; D'ODORICO, P. ; LAIO, F. **Noise-induced phenomena in the environmental sciences**. Cambridge University Press, 2011.
- [46] LIMA, E. L. **Álgebra Linear**. IMPA, 2009.
- [47] TURING, A. M. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences**. The Chemical Basis of Morphogenesis, journal, v.237, n.641, p. 37–72, 1952.
- [48] HORSTHEMKE, W.; LEFEVER, R. **Noise-Induced Transitions: Theory and Applications in Physics, Chemistry, and Biology**. Springer complexity. Springer-Verlag Berlin and Heidelberg GmbH & Company KG, 1984.
- [49] KLOEDEN, P.; PLATEN, E. **Numerical Solution of Stochastic Differential Equations**. Applications of mathematics : stochastic modelling and applied probability. Springer, 1992.
- [50] KAMPEN, N. **Journal of Statistical Physics**. Itô versus stratonovich, journal, v.24, n.1, p. 175–187, 1981.
- [51] RATKOWSKY, D. A.; OLLEY, J.; MCMEEKIN, T. A. ; BALL, A. J. **Bacteriol.** Relationship between temperature and growth rate of bacterial cultures., journal, v.149, n.1, p. 1–5, 1982.
- [52] SAGUÉS, F.; SANCHO, J. ; GARCÍA-OJALVO, J. **Reviews of Modern Physics**. Spatiotemporal order out of noise, journal, v.79, n.3, p. 829–882, 2007.
- [53] LANDE, R. **American Naturalist**. Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes, journal, p. 911–927, 1993.
- [54] WONG, E.; ZAKAI, M. **Zeitschrift für Wahrscheinlichkeitstheorie und Verwandte Gebiete**. Riemann-stieltjes approximations of stochastic integrals, journal, v.12, n.2, p. 87–97, 1969.

- [55] GARCÍA-OJALVO, J.; HERNÁNDEZ-MACHADO, A. ; SANCHO, J. M. **Phys. Rev. Lett.** Effects of external noise on the swift-hohenberg equation, journal, v.71, p. 1542–1545, 1993.
- [56] CARRILLO, O.; SANTOS, M. A.; GARCÍA-OJALVO, J. ; SANCHO, J. M. **EPL (Europhysics Letters)**. Spatial coherence resonance near pattern-forming instabilities, journal, v.65, n.4, p. 452, 2004.
- [57] IBAÑES, M.; GARCÍA-OJALVO, J.; TORAL, R. ; SANCHO, J. M. **Linear instability mechanisms of noise-induced phase transitions**. In: Freund, J. A.; Pöschel, T., editors, **STOCHASTIC PROCESSES IN PHYSICS, CHEMISTRY, AND BIOLOGY**, volume 557 de **Lecture Notes in Physics**, p. 247–256. Springer Berlin Heidelberg, 2000.
- [58] SWIFT, J.; HOHENBERG, P. C. **Physical Review A**. Hydrodynamic fluctuations at the convective instability, journal, v.15, n.1, p. 319–328, 1977.
- [59] NOVIKOV, E. A. **JETP**. Functionals and the random-force method in turbulence theory, journal, v.20, n.5, p. 1290, 1965.
- [60] PRESS, W. **Numerical Recipes in C: The Art of Scientific Computing**. Número 1. 4 em Numerical recipes in C : the art of scientific computing. Cambridge University Press, 1992.
- [61] MAROTO, J. A.; PÉREZ-MUÑUZURI, V. ; ROMERO-CANO, M. S. **European Journal of Physics**. Introductory analysis of Bénard–Marangoni convection, journal, v.28, n.2, p. 311, 2007.
- [62] BRIGATTI, E.; NÚÑEZ LÓPEZ, M. ; OLIVA, M. **The European Physical Journal B**. Analysis of a spatial lotka-volterra model with a finite range predator-prey interaction, journal, v.81, n.3, p. 321–326, 2011.
- [63] BEVILACQUA, L.; GALEÃO, A. C. N. R. ; COSTA, F. P. **On the significance of higher order differential terms in diffusion processes**, 2011.
- [64] GENIEYS, S.; VOLPERT, V. ; AUGER, P. **Mathematical Modelling of Natural Phenomena**. Pattern and Waves for a Model in Population Dynamics with Nonlocal Consumption of Resources, journal, v.1, n.01, p. 63–80, 2006.
- [65] KAREIVA, P. **Nature**. Habitat fragmentation and the stability of predator–prey interactions, journal, v.326, n.6111, p. 388–390, 1987.

- [66] LEVINS, R. **Bulletin of the ESA**. Some Demographic and Genetic Consequences of Environmental Heterogeneity for Biological Control, journal, v.15, n.3, p. 237–240, 1969.
- [67] TURELLI, M. **Theoretical Population Biology**. Random environments and stochastic calculus, journal, v.12, n.2, p. 140 – 178, 1977.
- [68] HORSTHEMKE, W.; LEFEVER, R. **Noise-Induced Transitions: Theory and Applications in Physics, Chemistry, and Biology**. Springer complexity. Physica-Verlag, 2006.
- [69] GREINER, W.; REINHARDT, J. **Field Quantization**:. Springer, 1996.

## A

### Aplicações do teorema Novikov-Furutsu

O teorema de Novikov-Furutsu é externamente conveniente para tratar a média de ruídos multiplicativos. Para o estudo apresentado aqui, sintetizaremos as contas para o caso em que o ruído é gaussiano e branco. Em geral, este teorema só necessita que o ruído seja gaussiano, o que o torna útil mesmo nos casos em que existem correlações temporais no ruído.

Com o objetivo de manter certa generalização nas contas que seguem, reconsidere a equação

$$\partial_t \langle u(x, t) \rangle = \langle f(u) \rangle + \sigma_\eta \langle g(u) \eta(x, t) \rangle + \sigma_\xi \langle \xi(x, t) \rangle. \quad (\text{A-1})$$

O teorema Novijov-Furutsu nos diz que

$$\langle g[u(x, t)] \eta(x', t') \rangle = \int_{-\infty}^{+\infty} dt' \int_{-\infty}^{+\infty} dx'' \langle \eta(x', t) \eta(x'', t') \rangle \left\langle \frac{\delta g[u(x, t)]}{\delta \eta(x'', t')} \right\rangle. \quad (\text{A-2})$$

Primeiro note que

$$\frac{\delta g[u(x, t)]}{\delta \eta(x'', t')} = g'(u) \frac{\delta u(x, t)}{\delta \eta(x'', t')} \quad (\text{A-3})$$

pela regra da cadeia aplicada a derivadas funcionais [69], onde  $g'$  indica a derivada de  $g$  em relação a  $u$ .

Segundo, note que

$$u(x, t) = \int_{-\infty}^{\infty} \partial_\tau u(x, \tau) \Theta(t - \tau) d\tau, \quad (\text{A-4})$$

onde a função  $\Theta$  de Heaviside foi usada para definir o limite de integração  $[0, t]$ . Logo,

$$\frac{\delta u(x, t)}{\delta \eta(x'', t')} = \sigma_\eta g[u(x, \tau)] \Theta(t - \tau) \delta(x - x'') \delta(\tau - t'), \quad (\text{A-5})$$

$$= \sigma_\eta g[u(x, t')] \Theta(t - t') \delta(x - x''). \quad (\text{A-6})$$

Dessa forma o teorema de Novikov se torna

$$\begin{aligned} \langle g(u(x, t))\eta(x', t') \rangle &= \sigma_\eta \int_{-\infty}^{+\infty} dt' \int_{-\infty}^{+\infty} dx'' \delta(x' - x'') \delta(t - t') \times \\ &\times \langle g'[u(x, t)]g[u(x, t')] \rangle \Theta(t - t') \delta(x - x''). \end{aligned} \quad (\text{A-7})$$

Integrando em  $x''$  temos

$$\langle g[u(x, t)]\eta(x, t') \rangle = \frac{\sigma_\eta}{\Delta x} \int_{-\infty}^{+\infty} dt' \delta(t - t') \langle g'[u(x, t)]g[u(x, t')] \rangle \Theta(t - t'), \quad (\text{A-8})$$

onde aparece o valor explícito da correlação espacial quando  $x = x'$ , i.e.  $\frac{1}{\Delta x}$ . De fato, analiticamente este valor diverge, já que foi suposto uma delta como função de correlação. Todavia, ao tentar comparar este resultado com o seu correspondente numérico, se entende que a correlação é limitada pelo espaçamento da rede. Assim, na literatura [52], este valor é definido como  $1/\Delta x$ .

Finalmente, integrando em  $t'$  obtemos que

$$\langle g[u(x, t)]\eta(x, t) \rangle = \frac{1}{2\Delta x} \sigma_\eta \langle g'[u(x, t)]g[u(x, t)] \rangle, \quad (\text{A-9})$$

onde  $\Theta(0) = 1/2$ .

Este resultado pode ser usado para determinar a média do ruído multiplicativo em muitos casos. A seguir, apresentamos explicitamente os cálculos para a média dos termos com ruído multiplicativo.

## A.1

### Termos de primeira ordem

$$\langle \tilde{\varepsilon}(k, t) \tilde{\eta}(k', t') \rangle = \int_{-\infty}^{+\infty} dt' \int_{-\infty}^{+\infty} dk'' \delta(t - t') \delta(k' + k'') \left\langle \frac{\delta \tilde{\varepsilon}(k, t)}{\delta \tilde{\eta}(k'', t')} \right\rangle. \quad (\text{A-10})$$

O termo da derivada funcional é direto,

$$\left\langle \frac{\delta \tilde{\varepsilon}(k, t)}{\delta \tilde{\eta}(k'', t')} \right\rangle = \sigma_\eta g(u_0) \delta(k - k'') \Theta(t - t'). \quad (\text{A-11})$$

Logo,

$$\langle \tilde{\varepsilon}(k, t) \tilde{\eta}(k', t) \rangle = \frac{1}{2} \sigma_\eta g(u_0) \delta(k + k'). \quad (\text{A-12})$$

Integrando em  $k'$ , obtemos que

$$\langle \tilde{\varepsilon}(k, t) \tilde{\eta}(-k, t) \rangle = \frac{1}{2} \sigma_\eta g(u_0). \quad (\text{A-13})$$

## A.2

### Termos de segunda ordem

$$\langle \tilde{\varepsilon}' \tilde{\varepsilon} \tilde{\eta} \rangle = \int_{-\infty}^{\infty} \int_{-\infty}^{\infty} \langle \eta(x, t) \varepsilon(x, t) \varepsilon(x', t) \rangle e^{-i(kx + k'x')} dx dx'. \quad (\text{A-14})$$

No espaço de posição, usando o teorema de Novikov, obtemos

$$\langle \varepsilon(x, t) \varepsilon(x', t) \eta(x, t) \rangle = \int_{-\infty}^{+\infty} dt' \int_{-\infty}^{+\infty} dx'' \delta(t - t') \delta(x' - x'') \left\langle \frac{\delta(\varepsilon(x, t) \varepsilon(x', t))}{\delta \eta(x'', t')} \right\rangle, \quad (\text{A-15})$$

Relembrando que a evolução temporal de  $\varepsilon(x, t)$  é definido pela Eq. (3-30) é fácil identificar que

$$\left\langle \frac{\delta(\varepsilon \varepsilon')}{\delta \eta(x'', t')} \right\rangle = \sigma_{\eta} \langle \varepsilon \varepsilon' \rangle (g(u_0) \delta(x'' - x) + g'(u_0) \delta(x'' - x')) \Theta(t - t'), \quad (\text{A-16})$$

onde novamente  $\varepsilon' = \varepsilon(x', t)$ . Logo,

$$\langle \varepsilon \varepsilon' \eta \rangle = \frac{1}{2} \sigma_{\eta} \left( \frac{1}{\Delta x} g(u_0) + g'(u_0) \delta(x - x') \right) \langle \varepsilon \varepsilon' \rangle \quad (\text{A-17})$$

Neste momento, cuidadosamente, mantemos a constante  $C_{\eta}(0) = 1/\Delta x$  como o limite quando o comprimento de correlação tende a zero [57], com o objetivo de comparar com resultados numéricos. Agora, para voltar ao espaço de Fourier, transformamos o resultado da Eq. (A-17),

$$\langle \tilde{\varepsilon}' \tilde{\varepsilon} \tilde{\eta} \rangle = \frac{1}{2} \int_{-\infty}^{\infty} \int_{-\infty}^{\infty} \sigma_{\eta} (g(u_0) C_{\eta}(0) + g'(u_0) \delta(x - x')) \langle \varepsilon \varepsilon' \rangle e^{-i(kx + k'x')} dx dx'. \quad (\text{A-18})$$

Resolvendo as integrais, obtemos

$$\langle \tilde{\varepsilon}' \tilde{\varepsilon} \tilde{\eta} \rangle = \frac{1}{2\Delta x} \sigma_{\eta} g(u_0) \langle \tilde{\varepsilon} \tilde{\varepsilon}' \rangle + \sigma_{\eta} g'(u_0) \int_{-\infty}^{\infty} \int_{-\infty}^{\infty} \delta(x - x') \langle \varepsilon \varepsilon' \rangle e^{-i(kx + k'x')} dx dx'. \quad (\text{A-19})$$

Usando a definição da delta pela transformada de Fourier, temos que

$$\begin{aligned} \langle \tilde{\varepsilon}' \tilde{\varepsilon} \tilde{\eta} \rangle &= \frac{1}{2} \sigma_{\eta} g(u_0) C_{\eta}(0) \langle \varepsilon \varepsilon' \rangle + \\ &+ \frac{1}{2} \sigma_{\eta} g'(u_0) \int_{-\infty}^{\infty} \left\{ \int_{-\infty}^{\infty} \int_{-\infty}^{\infty} \langle \varepsilon \varepsilon' \rangle e^{-i[(k+k'')x + (k' - k'')x']} dx dx' \right\} dk''. \end{aligned} \quad (\text{A-20})$$

Integrando o termo entre chaves,

$$\langle \tilde{\varepsilon}' \tilde{\varepsilon} \tilde{\eta} \rangle = \frac{1}{2\Delta x} \sigma_{\eta} g(u_0) \langle \varepsilon \varepsilon' \rangle + \frac{1}{2} \sigma_{\eta} g'(u_0) \int_{-\infty}^{\infty} \langle \tilde{\varepsilon}(k + k'') \tilde{\varepsilon}(k' - k'') \rangle dk'', \quad (\text{A-21})$$

e substituindo  $k' \rightarrow k' + k''$ , obtemos que

$$\langle \tilde{\varepsilon}' \tilde{\varepsilon} \eta \rangle = \frac{1}{2} \sigma_\eta \left[ \frac{g(u_0)}{\Delta x} \langle \tilde{\varepsilon} \tilde{\varepsilon}' \rangle + g'(u_0) S(k') \right]. \quad (\text{A-22})$$

Finalmente, integrando em  $k'$  e notando que  $\int_{-\infty}^{\infty} \langle \tilde{\varepsilon} \tilde{\varepsilon}' \rangle dk' = S$ , já que o ruído é não correlacionado, obtemos

$$\langle \tilde{\varepsilon}' \tilde{\varepsilon} \eta \rangle = \frac{1}{2} \sigma_\eta \left[ \frac{g(u_0)}{\Delta x} S + g'(u_0) G(0) \right], \quad (\text{A-23})$$

onde  $G(0) = \int_{-\infty}^{\infty} S(k) dk$ . Este resultado implicaria que a solução a evolução temporal da função de estrutura na Eq. (3-30) é implícita. Mesmo que este problema possa ser contornado [57], entende-se que o termo que carrega a norma do espectro é não-linear e deve ser desconsiderado na análise linear [45]. Ainda mais, a contribuição que este termo carrega pode ser desconsiderada para pequenas amplitudes do ruído, justamente o regime em que a análise feita na seção 3.1.2 é válida. Dessa forma, é coerente dizer simplesmente que

$$\langle \tilde{\varepsilon}' \tilde{\varepsilon} \eta \rangle = \frac{1}{2 \Delta x} \sigma_\eta g(u_0) S, \quad (\text{A-24})$$