

# Evolução dos processos físicos nos modelos de dinâmica de populações

Evolution of physical processes in models of population dynamics

Jefferson A. R. da Cunha\*<sup>1</sup>, Ladir Cândido<sup>1</sup>, Fernando A. Oliveira<sup>3</sup>, André L. A. Penna<sup>2,3</sup>

<sup>1</sup>Instituto de Física, Universidade Federal de Goiás, Campus Samambaia, Jataí, GO, Brasil

<sup>2</sup>Instituto de Física, Universidade de Brasília, Brasília, DF, Brasil

<sup>3</sup>International Center for Condensed Matter Physics, Brasília, DF, Brasil

Recebido em 03 de Novembro, 2016. Revisado em 21 de Dezembro, 2016. Aceito em 11 de Janeiro, 2017.

Neste texto apresentamos e discutimos um breve panorama cronológico para a dinâmica de populações, observando o ponto de vista dos autores, bem como a evolução dos principais modelos matemáticos e sua importância histórica. Com foco na previsão temporal e espacial da variação do número de indivíduos de uma população, analisamos como modelar matematicamente os processos físicos como crescimento, interação, difusão e fluxo de um coletivo de indivíduos. Partimos do bem conhecido modelo de Fibonacci e discutimos como modelos que o sucederam, a saber, o modelo Malthusiano, Lotka-Volterra e Fisher-Kolmogorov, foram capazes de ampliar o entendimento do comportamento de uma população. Apresentamos, nesta linha temporal sinuosa, como as interações entre uma mesma espécie e entre espécies podem ser explicadas e modeladas. Mostramos como funciona o processo de extinção de uma espécie predadora, o fenômeno de difusão de um coletivo devido as mais diversas exigências espaciais, as migrações e invasões de territórios por meio de uma dinâmica convectiva nos modelos de dinâmica de uma população e também como a não-localidade nas interações e no crescimento ampliam enormemente nosso entendimento sobre os padrões na natureza.

**Palavras-chave:** Difusão, Interações, Dinâmica de populações, Formação de padrão.

In this paper we present and discuss a brief overview chronological for the population dynamics, observing the point of view of the authors, as well as the evolution of the main mathematical models and its historical importance. Focusing on temporal and spatial prediction of the variation in the number of individuals in a population, we analyze how to mathematically model the physical processes such as growth, interaction, dissemination and flow of a collective of individuals. We start from the well-known model of Fibonacci and discussed how models who succeeded him, namely the Malthusian model, Lotka-Volterra and Fisher-Kolmogorov were able to expand the understanding of the behavior of a population. Here, in this winding timeline as the interactions between species and between species can be explained and modeled. We show how the process of extinguishing a predatory species works, the diffusion phenomenon of a collective because the most diverse space requirements, migration and invasions of territories by means of convective momentum in dynamic models of a population as well as non-locality in interactions and growth greatly expand our understanding of the patterns in nature.

**Keywords:** Diffusion, interactions, population dynamics, pattern formation.

## 1. Introdução

Dinâmica de populações é um tema muito estudado em várias áreas científicas. Este assunto tem interesse tanto para as ciências exatas e biológicas,

quanto para as ciências sociais. Do ponto de vista da ocupação geográfica humana, a dinâmica de uma população pode ser compreendida como o estudo demográfico e estatístico da população humana e suas mudanças em uma região. Em estudos ecológicos, o termo dinâmica de populações costuma estar relacionado ao estudo de populações microscópicas ou

\*Endereço de correspondência: [jeffadriany@gmail.com](mailto:jeffadriany@gmail.com).

macroscópicas, animais ou vegetais, visando compreender suas interações, crescimento e evolução espacial e temporal. Este tema também é intensamente estudado observando a dinâmica de populações no contexto da modelagem matemática em sistemas biológicos. Nesta perspectiva, preocupa-se em compreender a variação das populações de seres vivos de determinada espécie e o estudo das interações entre espécies, visando a procura por um modelo matemático apropriado e eficiente para cada sistema e fenômeno estudado.

É usual definir uma população como sendo um grupo de indivíduos de uma determinada espécie. Estas populações podem ser compostas por bactérias, vírus, vegetais ou animais. Para os estudos que serão apresentados posteriormente, sempre trataremos matematicamente estas populações isoladas e com interações bem definidas. Estas aproximações são razoáveis, pois na natureza, determinadas populações se desenvolvem completamente isoladas e também podem ser isoladas por meio de barreiras artificiais impostas por um pesquisador, que pode, por exemplo, estudar apenas um grupo de pulgão de uma determinada folha de couve, ou sapos de um determinado vale. Em Física, dinâmica representa o estudo da relação entre as forças que atuam sobre corpos e a variação do estado de movimento destes corpos, produzido por estas forças. De forma análoga, dinâmica de populações é o estudo da variação no tempo do número ou densidade de uma determinada população, quando submetida a uma ação. Estas ações, podem ser no sentido de aumentar ou diminuir esta população, ou mesmo uma ação reguladora que tente manter o tamanho da população constante.

Neste trabalho, apresentamos uma análise dos modelos de dinâmica de populações, do ponto de vista do estudo do número de indivíduos de uma população ao longo do tempo. Partimos do folclórico modelo de Fibonacci, passando por Malthus, Lotka-Volterra e Fisher-Kolmogorov e mostramos como estes modelos podem ser usados para descrever a evolução temporal das populações, a competição reguladora intraespecífica, relação presa-predador, fenômenos de difusão e migração de espécies e também o fenômeno da auto-organização e formação de padrão observado também em sistemas químicos, físicos e sociais.

## 2. Leonardo de Pisa e a contagem dos coelhos

Historicamente, o estudo da dinâmica de populações foi fundamentado de forma esparsa e episódica em diversos trabalhos a partir do século XIII [1]. Em nossa opção cronológica, dada a quantidade de possibilidades de se abordar este tema, o estudo de uma população, com foco na previsão do número de indivíduos com base em um grupo inicial, teve seu surgimento com Leonardo de Pisa (1170-1250), também conhecido como Fibonacci. O pai de Leonardo era Guglielmo dei Bonacci e o termo Fibonacci seria como “filho de Bonacci”. No ano de 1202 em sua obra, “Livro dos Ábacos”, Fibonacci propõe o famoso problema da reprodução dos coelhos que pode ser introduzida como: qual o número de coelhos produzidos em um ano, a partir de um único casal? Para solucionar o problema Fibonacci introduz as seguintes condições:

- Considere um casal de coelhos inicialmente não fértil;
- Cada casal fica fértil depois de um mês;
- Cada casal de coelhos férteis gera um novo casal depois de um mês;
- Nenhum coelho morre durante o ano.

Apesar desse algoritmo ser artificial, ele pode ser facilmente desenvolvido, fornecendo uma sequência do número de casais que é chamada de sequência de Fibonacci:

$$1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34, 55, 89, 144, 233, \dots \quad (1)$$

Assim tem-se observado que essa sequência apresenta um interessante comportamento matemático que é encontrado em outros fenômenos da natureza.

Além de resolver o problema de encontrar o número de indivíduos de uma população no tempo, dado um

**Tabela 1:** Modelo de Fibonacci. N e F representam os coelhos não férteis e férteis respectivamente.

Mês	Número de Casais
1	N=1
2	F=1
3	FN=2
4	FFN=3
5	FFFNN=5
6	FFFFN=8
7	FFFFFFFFNN=13
8	FFFFFFFFFFFFN=21

conjunto inicial, esta sequência também é um exemplo marcante da relação da matemática e a natureza, ou mesmo como os modelos matemáticos podem descrever o comportamento de sistemas da natureza. Para uma breve descrição destas relações, devemos analisar melhor a sequência de Fibonacci. Em 1611 Johannes Kepler, o autor das leis das órbitas celestes, descobriu que se tomarmos um termo da sequência de Fibonacci e o dividirmos pelo seu antecessor encontramos o número  $\phi$  que é um valor constante e irracional. Para um termo  $n$  no infinito este valor é dado por

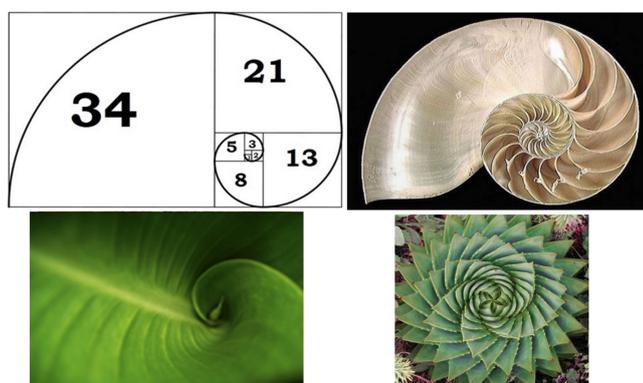
$$\phi = \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{F(n+1)}{F(n)} = 1,618033989... \quad (2)$$

Este número recebe vários nomes na literatura: número de ouro, proporção áurea, divina proporção, entre outros. Podemos encontrar o número  $\phi$  de forma variada na natureza.

Alguns biólogos sabem que a divisão do número de abelhas fêmeas pelo número de abelhas macho em uma colmeia será igual ao número  $\Phi = 1,6180...$

Nas folhas de girassol, o fator de aumento do diâmetro de suas espirais é igual a  $\Phi = 1,6180...$

Também a espiral da folha de uma bromélia ou da concha do Nautilus marinho podem ser desenhadas considerando o aumento do raio destas espirais constituídos pelos lados de quadrados proporcionais aos termos da sequência de Fibonacci. Como ilustrado na figura 1, consideramos o primeiro noventa graus da espiral feita com um raio proporcional ao lado de um quadrado de lado 1, depois mais noventa graus com um raio proporcional ao lado de um quadrado de raio 2, depois 3, 5, 8,... Com isso conseguimos



**Figura 1:** Ilustração da ocorrência da espiral de Fibonacci na natureza. Adaptado de: <http://www.hypeness.com.br/2014/02/a-proporcao-aurea-esta-em-tudo-na-natureza-na-vida-e-em-voce/>

uma espiral bem próxima de várias espirais observadas em plantas e animais na natureza.

No corpo humano podemos encontrar o número de ouro em várias razões: distância dos ombros até a ponta dos dedos pela distância do início do cotovelo até os dedos, altura do corpo pela distância do umbigo ao chão.

Observando que estas razões criam estéticas agradáveis aos olhos humanos, Leonardo Da Vinci utilizou deste recurso para criar o Homem Vitruviano e a Mona Lisa, que podem ser consideradas expressões máximas de beleza e estética humana.

A distribuição de folhas em uma árvore também obedece a distribuição de Fibonacci que permite otimizar a captação de luz solar e chuva. Com estas informações podemos criar uma estrutura metálica no formato de uma árvore, mas no lugar de suas folhas colocamos placas fotovoltaicas para captar a luz solar e converter em eletricidade. Certamente esta estrutura terá uma eficiência superior ao das captações convencionais que utilizam placas planas.

### 3. Modelo Malthusiano

No estudo de dinâmica de populações, normalmente estamos interessados em encontrar como o número ou densidade de indivíduos, de uma determinada população, evolui ao longo do tempo. Considere  $u(t)$  a densidade populacional, número de indivíduos por área, de uma dada espécie no tempo  $t$ . Um modelo geral, que nos dá a taxa com que esta densidade populacional evolui no tempo pode ser escrito como:

$$\frac{du(t)}{dt} = \text{NASCIMENTOS} - \text{MORTES} + \text{MIGRAÇÕES} - \text{EMIGRAÇÕES}. \quad (3)$$

Na equação (3), os termos a direita podem ser inseridos de acordo com a situação de interesse. O termo NASCIMENTOS, pode ser proporcional à população e às taxas de MORTES podem ser proporcionais ao negativo do produto do número de indivíduos da população. Podemos também não ter taxas de MIGRAÇÕES ou EMIGRAÇÕES, como ocorre com a grande maioria dos modelos.

A situação mais simples que podemos ter para este problema de taxa é conhecido como modelo malthusiano, em homenagem ao economista inglês Thomas Malthus. O comportamento de crescimento exponencial de uma população foi primeiramente apresentada por Malthus no ano de 1798 em um livro

intitulado *Primeiro Ensaio* [2]. Para modelar matematicamente o modelo malthusiano não levamos em conta o termo de migração e consideramos que o número de nascimentos e mortes, são proporcionais a densidade ou número  $u(t)$  de indivíduos.

$$\frac{du(t)}{dt} = au(t) - bu(t). \quad (4)$$

Nesta equação  $a$  e  $b$  são constantes positivas, que representam as taxas de nascimentos e mortes respectivamente. Solucionando a equação acima teremos

$$u(t) = u_0 e^{(a-b)t}. \quad (5)$$

com  $u_0$  sendo a quantidade inicial de indivíduos. Na equação(5), vemos que se  $a > b$  a população cresce indefinidamente e se  $a < b$  a população caminhará para a extinção. Como podemos notar, este modelo se mostra irreal para tempos muito longos, pois existem outros fatores além das taxas de crescimentos e mortes que determinam como será a variação do número de determinada espécie para um dado grupo inicial. Para tempos curtos o modelo Malthusiano mostra um bom ajuste e uma boa predição futura, com valores estatísticos reais em diversos trabalhos da literatura especializada [1–4]. Malthus sofreu várias críticas não apenas dos cientistas como dos políticos, mas particularmente dos socialistas. Entretanto, embora seu modelo seja limitado, ele foi o primeiro a apontar para um crescimento exponencial da população humana, que vem acontecendo desde a revolução industrial até o final do século XX.

#### 4. Modelo Logístico

Em 1838, o matemático Pierre François Verhulst propôs que um processo auto-limitante deve operar restringindo o crescimento de uma população, quando esta se torna demasiadamente grande [2]. A equação de taxa de crescimento proposto por Verhulst é escrita como

$$\frac{du(t)}{dt} = au(t) \left(1 - \frac{u(t)}{k}\right). \quad (6)$$

Nesta equação  $a$  e  $k$  são constantes relacionadas aos processos de crescimento e de suporte do meio. Este processo limitante foi batizado por Verhulst como “Crescimento Logístico”(pois a sua solução é uma função logística) e é encontrado em vários outros

modelos dinâmicos mais sofisticados. Nesta modelagem, se compararmos com o modelo de Malthus, podemos identificar a taxa de crescimento como

$$r \left(1 - \frac{u(t)}{k}\right) \quad (7)$$

ou seja, uma taxa de crescimento dependente de  $u(t)$ . A constante  $k$  é chamada de capacidade de desenvolvimento do sistema, que é relacionado ao tamanho do sistema e à quantidade de suprimento sustentável disponível. Os estados estacionários de equilíbrio são encontrados fazendo  $du(t)/dt = 0$  e são  $u(t) = 0$  e  $u(t) = k$ . A equação logística de Verhulst pode ser integrada exatamente utilizando o método da separação de variáveis e frações parciais como segue:

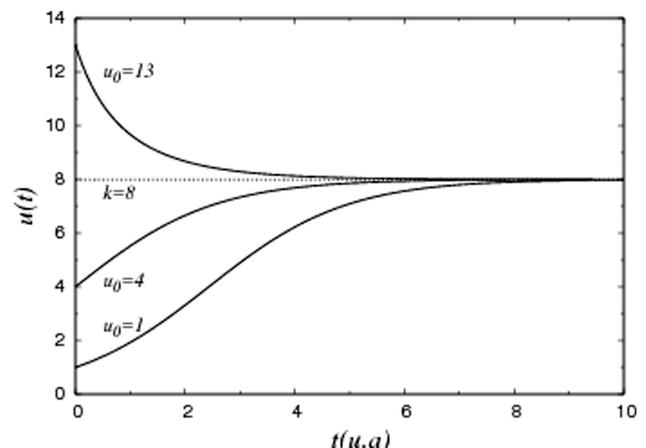
$$\int r dt = \int \frac{du}{u \left(1 - \frac{u(t)}{k}\right)} = \quad (8)$$

$$= \int \frac{du}{u} + \int \frac{du}{k - u} \ln \left(\frac{u}{k - u}\right) + cte. \quad (9)$$

Resolvendo para  $u(t)$  teremos

$$u(t) = \frac{u_0 k}{u_0 + (k - u_0) \exp(-rt)}. \quad (10)$$

No modelo logístico de Verhulst, como ilustrado na figura 2, notamos que a capacidade de desenvolvimento do sistema,  $k$ , é o valor limite para o crescimento da população, o que indica uma situação mais realista. Esse modelo se mostra mais apropriado pois uma determinada população não pode crescer mais do que as condições físicas e de suprimento que um determinado meio permite.



**Figura 2:** Solução geral da equação de Verhulst, para  $r = 0.8$ ,  $k = 8.0$  e vários valores do número inicial de indivíduos de uma determinada população.

A equação (6) também pode ser reescrita na forma:

$$\frac{du(t)}{dt} = ru(t) - \frac{r}{k} [u(t) \cdot u(t)] \quad (11)$$

Neste novo formato observamos o aspecto central no modelo logístico que é a descrição das interações entre os indivíduos representada pelo produto  $u(t) \cdot u(t)$ . Este é o primeiro modelo matemático que descreve como um elemento de um sistema populacional interage com outro, e são estas interações ou competições que fazem com que uma determinada concentração de indivíduos não cresça indefinidamente. Neste formato as interações são do tipo locais pois um ocupante de um ponto no espaço interage com outro, apenas quando este está no mesmo ponto. Uma interação não-local ou de longo alcance deve ser introduzida conhecendo primeiramente a maneira como cada indivíduo interage com os demais a uma certa distância.

### 5. Modelo de Lotka-Volterra

O modelo de Lotka-Volterra tem um papel muito importante no estudo de sistemas ecológicos, pois foi o primeiro modelo proposto para tentar compreender como duas espécies estão relacionadas na dinâmica entre presas e predadores. Em 1925 o matemático italiano Vito Volterra desenvolveu o modelo presa-predador, ao tomar conhecimento dos trabalhos do jovem zoologista Umberto D’Ancona. O estudo estatístico de D’Ancona, mostrou que houve um aumento do número de predadores como tubarões e a diminuição de peixes predados pelos tubarões durante a suspensão da pesca em determinada parte do mar Adriático na Itália, devido à Primeira Guerra Mundial (1914 a 1918). No mesmo ano em que Volterra tornou-se um estudioso dos problemas da ecologia, o americano Alfred J. Lotka publica em 1924 seu livro intitulado “Elements of Physical Biology”. Neste texto, Lotka discute a mesma modelagem para estudar a interação presa-predador. Como esta lei foi proposta de forma independente por Lotka e Volterra, este conjunto de equações ficou conhecido como equações de Lotka-Volterra. Definindo  $u(t)$  como o número (ou densidade) de presas de uma determinada espécie e  $v(t)$  como o número (ou densidade) de predadores de outra espécie, essas duas quantidades se relacionam nas equações de

Lotka-Volterra como [2]:

$$\frac{du(t)}{dt} = a_u u(t) - b_u u(t)v(t) \quad (12)$$

$$\frac{dv(t)}{dt} = a_v u(t)v(t) - b_v v(t) \quad (13)$$

Neste modelo, se não existissem os predadores, a população de presas cresceria exponencialmente segundo o modelo Malthusiano, mas este crescimento é regulado pelo encontro destas com os predadores dado pelo produto do número de ambos. O número de predadores por sua vez, deveria decrescer exponencialmente em uma região sem alimentos até atingir sua extinção, mas este decréscimo é regulado pelo produto do número de presas pelo número de predadores. Estes comportamentos são regulados pelas taxas  $a_u$ ,  $b_u$ ,  $a_v$  e  $b_v$ . A constante  $a_u$  indica a taxa de crescimento das presas,  $b_u$  a taxa de predação das presas. O termo  $a_v$  se refere à taxa de crescimento, taxa de eficiência ou frequência de encontro dos predadores com suas presas e  $b_v$  é a taxa de mortes dos predadores. Podemos encontrar uma equação que relacione  $u$  e  $v$  e verificar como é o comportamento de uma espécie em função da outra, para um dado tempo  $t$ . Dividindo a equação (13) pela equação (12) teremos

$$\frac{(a_u - b_u v)}{v} dv = \frac{(-b_v + a_v u)}{u} du. \quad (14)$$

Supondo que as densidades  $u$  e  $v$  têm valores iniciais  $u_0$  e  $v_0$ , podemos integrar a equação(14) nos intervalos  $[u_0, u]$  e  $[v_0, v]$  para encontrar a relação

$$a_u \ln\left(\frac{v}{v_0}\right) - b_u(v - v_0) = -b_v \ln\left(\frac{u}{u_0}\right) + a_v(u - u_0). \quad (15)$$

A equação(15) pode ser escrita da seguinte forma

$$v^{a_u} u^{b_v} e^{-b_u v - a_v u} = v_0^{a_u} u_0^{b_v} e^{-b_u v_0 - a_v u_0}, \quad (16)$$

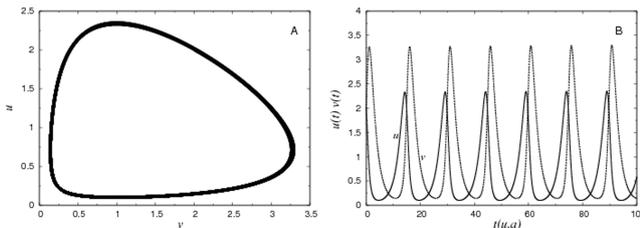
ou utilizando a forma compacta

$$f(a_u, b_u, v) f(a_v, b_v, u) = f(a_u, b_u, v_0) f(a_v, b_v, u_0), \quad (17)$$

onde

$$f(a, b, x) = x^a e^{-bx}. \quad (18)$$

Observe, equação (16), que para um dado valor de  $v$ , digamos  $v = v_1$  temos dois valores possíveis de  $u$ , o mesmo ocorre com os valores fixos de  $u$ , de modo que os pontos  $(v, u)$  tomados desta forma, geram o gráfico mostrado na figura 3 A.



**Figura 3:** Solução do modelo presa-predador. Em A o espaço de fase  $(v, u)$ . B apresenta a variação temporal da densidade de presas e predadores, com  $u_0 = 2.0$  e  $v_0 = 2.0$ . As taxas de crescimento, competição e mortes valem:  $a_u = 0.5$ ,  $a_v = 0.7$ ,  $b_u = 0.5$  e  $b_v = 0.5$ .

A equação (16) pode ser solucionada para condições iniciais  $u_0$  e  $v_0$ , juntamente com os parâmetros de interações  $b_u$  e  $a_v$ , e as taxas de crescimento e mortes  $a_u$  e  $b_v$ , dadas.

Na figura 3, mostramos o comportamento da equação (16), para alguns valores dos coeficientes e uma dada condição inicial, onde podemos observar a relação periódica entre as duas densidades de espécies.

### 5.1. Extinção de espécies

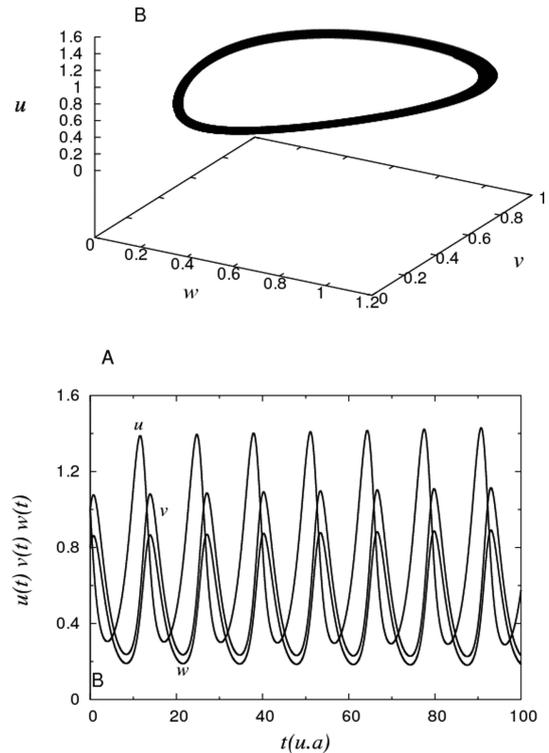
Uma aplicação muito interessante do modelo de Lotka-Volterra, pode ser feito para um sistema constituído de três espécies, sendo que duas são predadoras e uma é a presa. Matematicamente, este sistema pode ser escrito como

$$\begin{aligned} \frac{du(t)}{dt} &= u(t) \{a_u - b_u v(t) - c_u w(t)\} \\ \frac{dv(t)}{dt} &= v(t) \{a_v u(t) - b_v\} \\ \frac{dw(t)}{dt} &= w(t) \{a_w u(t) - b_w\}. \end{aligned} \quad (19)$$

Nas equações acima, vemos que a espécie  $u$  é uma presa das espécies  $v$  e  $w$ . Como as equações estão escritas, percebemos que não existe interação entre as espécies predadoras.

O sistema de equações (19) pode ser resolvido simultaneamente por um método numérico dados condições iniciais  $u_0$ ,  $v_0$  e  $w_0$  e os valores dos coeficientes destas equações, que nos indicam as taxas de crescimento, eficiência e mortes destas espécies.

Como ilustrado na figura 4, é curioso perceber que podemos manter, artificialmente, a coexistência de dois predadores em um mesmo nicho ecológico mantendo os valores de suas eficiências iguais,  $a_v = a_w = 0.7$ . Eficiências iguais, no encontro com presas, para dois predadores aparentemente diferentes

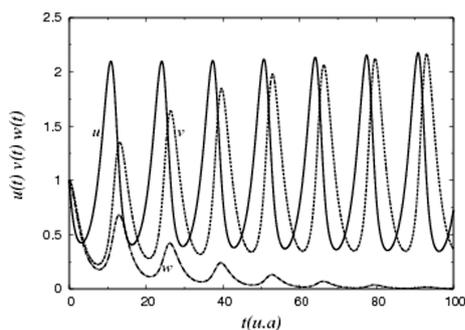


**Figura 4:** Em A as flutuações da densidades de presas e predadores no tempo. Em B o espaço de fase das densidades  $(w, v, u)$ . Estes gráficos são feitos para  $u_0 = 1.0 = v_0 = 1.0$  e  $w_0 = 0.8$ . As constantes de crescimento e competição valem:  $a_u = b_u = c_u = b_v = b_w = 0.5$ ,  $a_v = a_w = 0.7$

equivale a termos o mesmo predador. Com isso as densidades flutuam no espaço de fase retornando sempre para o valor inicial.

Na figura 5 apresentamos a solução numérica do sistema de equações (19) para outros valores das taxas de eficiência dos predadores. Neste caso observamos uma interessante situação da ecologia de populações: dois predadores não podem coexistir no mesmo nicho ecológico.

Analisando a figura 5, quando diminuimos um pouco a eficiência  $a_w$  do predador  $w$ , no encontro com a presa  $u$  comparado com  $v$ , observamos que a densidade destes predadores se anula ao longo do tempo. Para o predador  $v$  ocorre o oposto, como estes têm uma taxa de eficiência maior, com o passar do tempo os encontros entre presas e predadores elevam a densidade destes predadores. Este resultado ilustra um conhecido comportamento de espécies na Ecologia, onde dois predadores não podem ter o mesmo nicho ecológico. Se duas espécies predadoras têm as mesmas necessidades, inevitavelmente uma dessas espécies tenderá à extinção. Resultados semelhantes podem ser encontrados também em tra-



**Figura 5:** Evolução temporal do modelo Lotka-Volterra para dois predadores e uma presa. As condições iniciais são  $u_0 = v_0 = w_0 = 1.0$ . As taxas de crescimento, competição e mortes valem  $a_u = a_v = b_u = b_u = b_v = c_u = b_w = 0.5$  e  $a_w = 0, 4$ .

balhos mais específicos, onde outras leis da Ecologia são discutidas [2, 5, 6].

### 6. Equação de Fisher-Kolmogorov e a modelagem do fenômeno de difusão

Nos modelos descritos até aqui, não nos preocupamos como os indivíduos de uma dada espécie estão distribuídos no espaço. Sempre supomos que esta população está em uma determinada região do espaço interagindo com constituintes desta, ou de outras espécies. Mas sabemos que as espécies se difundem devido ao espaço ser heterogêneo. Vários fatores podem transformar uma região homogênea nas direções, em heterogênea: o clima pode dar direções preferenciais para uma espécie, o solo pode não ser adequado para a vida em determinadas regiões, a vegetação pode não propiciar a existência de uma espécie específica, a existência de um rio pode alterar e canalizar o fluxo das espécies em uma dada região, gerando inhomogeneidade espacial. Desta forma um sistema biológico nunca se encontra sempre em um determinado ponto do espaço, mas pode estar se distribuindo, ou se difundindo em determinadas direções em busca de sobrevivência ou como um comportamento inerente às espécies. Esse processo difusivo de indivíduos de uma espécie assemelha-se à difusão de partículas em um gás ou de uma determinada concentração de substância em um líquido. Para um gás, esse processo difusivo obedece à lei de Fick, que nos diz que o fluxo de matéria  $\vec{J}$  é proporcional ao gradiente da densidade desta matéria que difunde. Guardadas as devidas diferenças, podemos considerar que um sistema biológico também pode obedecer à lei de Difusão Fickiana. Por analogia,

podemos dizer que o fluxo material  $\vec{J}$ , de animais, bactérias, vírus, etc é proporcional ao gradiente da densidade material em um determinado ponto,

$$\vec{J}(\vec{r}, t) = -D\nabla u(\vec{r}, t). \tag{20}$$

Considere uma dada espécie de densidade  $u(\vec{r}, t)$  se difundindo em três dimensões. Vamos supor que estes indivíduos estão confinados em uma superfície  $S$  que encerra um volume  $V$ . Nestas condições a variação temporal da quantidade de material biológico pode ser escrito como:

$$\frac{\partial}{\partial t} \int_V u(\vec{r}, t) dv. \tag{21}$$

Esta taxa decresce com o fluxo material que sai desta superfície  $S$ :

$$- \int_S \vec{J}(\vec{r}, t) \cdot d\vec{s}. \tag{22}$$

A taxa equação (21) cresce segundo a produção de material biológico dentro do volume  $V$  e é descrita pelo termo:

$$\int_V f(u, \vec{r}, t) dv. \tag{23}$$

Na equação acima a função  $f(u, \vec{r}, t)$  é chamada de suprimento de matéria, que é a quantidade de material biológico por unidade de volume, que pode ser produzido ou destruído no volume  $V$ , devido ao crescimento e mortes dos indivíduos.

A equação geral de conservação de matéria biológica, pode ser escrita como o fluxo material que atravessa uma superfície  $S$  somado à matéria que é produzida neste volume:

$$\frac{\partial}{\partial t} \int_V u(\vec{r}, t) dv = - \int_S \vec{J}(\vec{r}, t) \cdot d\vec{s} + \int_V f(u, \vec{r}, t) dv. \tag{24}$$

Utilizando o teorema da divergência, podemos escrever

$$\int_S \vec{J}(\vec{r}, t) \cdot d\vec{s} = \int_V \nabla \cdot \vec{J}(\vec{r}, t) dv. \tag{25}$$

Com o teorema da divergência a equação(24) pode ser escrita como

$$\int_V \left\{ \frac{\partial u(\vec{r}, t)}{\partial t} + \nabla \cdot \vec{J}(\vec{r}, t) - f(u, \vec{r}, t) \right\} dv = 0. \tag{26}$$

Como o volume  $V$  é arbitrário, teremos

$$\frac{\partial u(\vec{r}, t)}{\partial t} + \nabla \cdot \vec{J}(\vec{r}, t) - f(u, \vec{r}, t) = 0. \tag{27}$$

Utilizando a lei de Fick encontramos

$$\frac{\partial u(\vec{r}, t)}{\partial t} - \nabla \cdot \{ \nabla [Du(\vec{r}, t)] \} - f(u, \vec{r}, t) = 0. \quad (28)$$

Considerando que a constante de difusão não tenha uma dependência espacial, chegamos na equação

$$\frac{\partial u(\vec{r}, t)}{\partial t} = f(u, \vec{r}, t) + D\nabla^2 u(\vec{r}, t). \quad (29)$$

Os processos de mortes e nascimentos  $f(u, \vec{r}, t)$  podem ser dados por interações e crescimento em um contexto malthusiano:

$$f(u, \vec{r}, t) = au(\vec{r}, t). \quad (30)$$

Podemos ter apenas interações destrutivas:

$$f(u, \vec{r}, t) = -bu^2(\vec{r}, t). \quad (31)$$

As interações também, podem ser escritas em um contexto logístico:

$$f(u, \vec{r}, t) = au(\vec{r}, t) \left\{ 1 - \frac{bu(\vec{r}, t)}{a} \right\}. \quad (32)$$

Utilizando a forma logística para o suprimento de matéria  $f(u, \vec{r}, t)$ , encontramos a famosa equação de Fisher-Kolmogorov [2, 7, 8]

$$\frac{\partial u(\vec{r}, t)}{\partial t} = au(\vec{r}, t) - bu^2(\vec{r}, t) + D\nabla^2 u(\vec{r}, t). \quad (33)$$

Nesta formulação a constante  $a$  é chamada de taxa de crescimento e  $b$  a taxa de interação. Em comparação com o modelo logístico de Verhulst a capacidade de suporte do sistema é dada por  $a/b$  e a taxa de crescimento logística é dada por

$$a \left\{ 1 - \frac{u(\vec{r}, t)}{a/b} \right\}. \quad (34)$$

A equação de Fisher-Kolmogorov é a equação mais simples que descreve um processo de difusão, crescimento e auto-interação de uma espécie. Esta equação faz parte de um conjunto de equações muito conhecidas na química, chamadas equações de reação-difusão. Fisher sugeriu esta equação como um modelo determinístico para descrever como um gene favorecido se difunde em uma população [7]. De forma independente, em 1937 Kolmogorov estudou esta equação matematicamente com foco nos casos em que  $f(u, \vec{r}, t)$  tem raízes  $u = 0$  e  $u = 1$  [9,10], lembrando que os estudos de Fisher são de 1936. Esta equação também é muito útil na descrição de vários outros fenômenos, como propagação de chamas [11], descrição de fluxos de nêutrons em reatores nucleares, dinâmica de defeitos em cristais líquidos [12], ou mesmo o estudo do efeito do transporte com memória em sistemas difusivos [13].

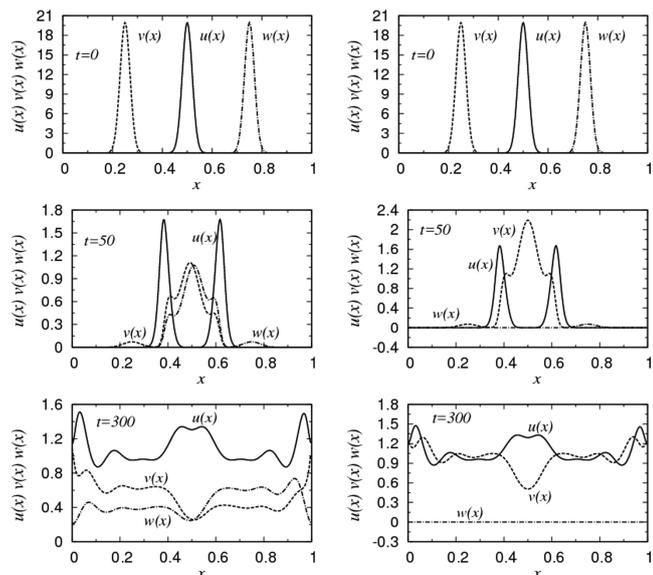
## 7. Difusão de espécies no modelo presa-predador

Uma sofisticação a mais pode ser introduzida ao modelo de Lotka-Volterra, quando consideramos que cada densidade de população pode se difundir no meio, durante o tempo de observação. Este termo é naturalmente justificado, devido à propriedade de se difundir ou se dispersar de uma determinada espécie, seja em um nível macroscópico ou microscópico. Este fenômeno físico, presente nas populações, é responsável por distribuir indivíduos em determinadas regiões à medida em que estas ficam com pontos de saturação, o que é bem realista do ponto de vista da dinâmica de populações. Introduzindo esta dinâmica ao sistema de uma presa e dois predadores e considerando uma situação unidimensional, o sistema de equações de Lotka-Volterra pode ser escrito como:

$$\begin{aligned} \frac{\partial u(x, t)}{\partial t} &= D \frac{\partial^2 u(x, t)}{\partial x^2} + \\ &+ u(x, t) \{ a_u - b_u v(x, t) - c_u w(x, t) \} \\ \frac{\partial v(x, t)}{\partial t} &= D \frac{\partial^2 v(x, t)}{\partial x^2} + v(x, t) \{ a_v u(x, t) - b_v \} \\ \frac{\partial w(x, t)}{\partial t} &= D \frac{\partial^2 w(x, t)}{\partial x^2} \\ &+ w(x, t) \{ a_w u(x, t) - b_w \} \end{aligned} \quad (35)$$

Neste conjunto de equações, as constantes  $D$  representa a difusão das densidades populacionais  $u(x, t)$ ,  $v(x, t)$  e  $w(x, t)$ , respectivamente. As constantes  $a_u$ ,  $a_v$  e  $a_w$  são taxas de crescimento ou eficiência da presa e dos predadores e os parâmetros  $b_u$ ,  $b_v$ ,  $b_w$  e  $c_u$  são as taxas de competição entre uma mesma espécie e entre espécies.

Na figura 6 temos a evolução do conjunto de equações de três espécies com termo de difusão. Notamos como três distribuições de espécies se difundem no espaço e interagem. Nos três painéis da esquerda iniciamos com distribuições gaussianas simetricamente localizadas no espaço, no tempo  $t = 0$ . Evoluímos estas equações, considerando todos os coeficientes iguais, ou seja, consideramos as eficiências dos predadores iguais e as taxas de crescimento e mortes iguais. Vemos que nesta estreita faixa de valores conseguimos a coexistência das três espécies em um harmonioso equilíbrio. À medida que o tempo passa, paines da esquerda com  $t = 50$  e  $t = 300$ , as presas tendem a se distribuir procurando regiões de baixa densidade de predadores e a distribuição de predadores cresce em regiões com maior



**Figura 6:** Presa-predador no modelo Fisher-Kolmogorov para dois predadores e uma presa, considerando mobilidades iguais,  $D = 1 \times 10^{-4}$ . Do lado esquerdo a evolução temporal para  $a_u = b_u = c_u = a_v = b_v = a_w = b_w = 0.1$ . No lado direito a evolução para  $a_u = b_u = c_u = a_v = b_v = a_w = b_w = 0.1$  e  $a_w = 0.07$ . As distribuições iniciais  $u(x)$ ,  $v(x)$  e  $w(x)$  são gaussianas.

concentração de presas. Nos painéis da direita, realizamos a mesma evolução, mas agora considerando a eficiência do predador  $w(x)$  inferior à do predador  $v(x)$ ,  $a_w = 0.07$  e  $a_v = 0.1$ . Nesta condição, teremos a eliminação do predador  $w(x)$  tendo sua densidade final anulada.

### 8. Fluxo e migração de espécies na dinâmica de populações

Existem comportamentos difusivos em populações que podem vir acompanhados de uma dinâmica de fluxo, i.e, o fluxo associado às migrações de um grupo de indivíduos se deslocando de uma região para outra buscando melhores condições para sobrevivência. Levando-se em conta que a variação espaço-temporal da densidade populacional  $\frac{\partial u(\vec{r},t)}{\partial t}$  pode ter uma componente de fluxo com velocidade  $v$ , a equação de Fisher-Kolmogorov pode ser escrita como:

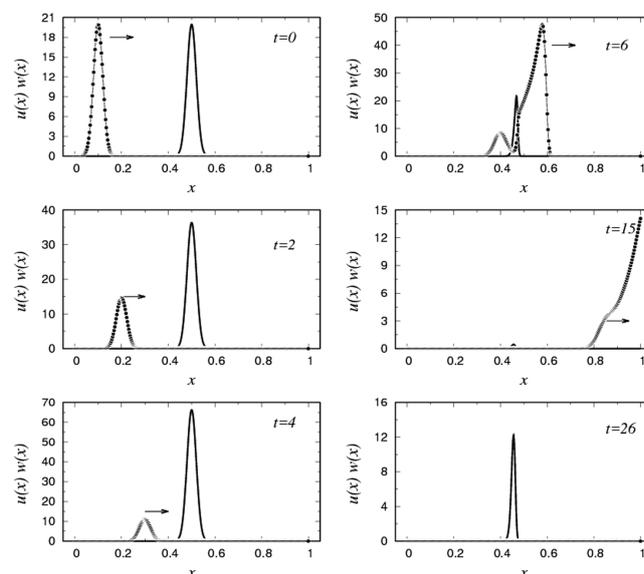
$$\frac{\partial u(\vec{r}, t)}{\partial t} = -v \frac{\partial u(\vec{r}, t)}{\partial r} + D \nabla^2 u(\vec{r}, t) + au(\vec{r}, t) - bu^2(\vec{r}, t). \quad (36)$$

Nesta formulação, equação (36), a equação de Fisher-Kolmogorov recebe o nome de Fisher-

Kolmogorov Convectiva. Esta equação pode modelar vários processos de migração de populações e fluxo material de bactérias. Podemos simular, por exemplo em um sistema unidimensional, como uma densidade populacional de predadores  $w(x, t)$ , migrando de um ponto para outro do espaço, com velocidade  $v$ , interage com uma densidade de presas  $u(x, t)$  estática. Nesta dinâmica teremos a invasão do espaço destas presas pelos predadores, em um determinado tempo de simulação e a evasão deste grupo no final. Considerando uma taxa de difusão baixa, comparado ao fluxo dos constituintes, as equações que descrevem este processo são escritas como:

$$\begin{aligned} \frac{\partial w(x, t)}{\partial t} &= -v \frac{\partial w(x, t)}{\partial x} + a_w w(x, t) u(x, t) \\ &\quad - b_w w(x, t), \\ \frac{\partial u(x, t)}{\partial t} &= a_u u(x, t) - b_u u(x, t) w(x, t). \end{aligned} \quad (37)$$

Na simulação ilustrada pela figura 7, vemos que os predadores  $w$  migram da esquerda para a direita com uma velocidade  $v = 0.05$ . Observe que devido a competição intraespecífica sua densidade diminui gradativamente, do painel  $t = 0$ ,  $t = 2$  e  $t = 4$ . Em  $t = 6$  os predadores encontram a colônia de presas  $u$ , que é seu suprimento, e começam a crescer



**Figura 7:** Presa-predador no modelo Fisher-Kolmogorov Convectiva para uma presa estática e um predador que se move em sua direção. Os termos de crescimento são:  $a_u = 0.3$  e  $a_w = 0.5$ , as constantes de competição valem:  $b_u = 0.5$  e  $b_w = 0.1$  e a velocidade do fluxo convectivo  $w$  é  $v = 0.05$ .

exponencialmente, tendo este crescimento interrompido após sair da região das presas em  $t = 15$  e  $t = 26$ . Observando a evolução temporal das presas, painel  $t = 0$ ,  $t = 2$  e  $t = 4$ , estas tem sua densidade crescente ao longo do tempo até que seu espaço é invadido pelos predadores, painel  $t = 6$ , quando sua densidade decresce drasticamente até o tempo  $t = 15$ . Após a passagem dos predadores,  $t = 15$  e  $t = 26$ , as presas conseguem novamente estabelecer um ritmo de crescimento que será indefinitivo caso não tenham seu território invadido por outra colônia de predadores.

## 9. Extensão do modelo de interação de Verhust: não-localidade nas interações e o surgimento dos padrões

No âmbito da discussão sobre as possibilidades de aplicação da equação de Fisher-Kolmogorov, é interessante destacar a modelagem do fenômeno auto-organização e formação de padrão. Este comportamento da natureza se caracteriza pelo surgimento de estruturas regulares espaciais e temporais que se formam por meio da auto-organização de constituintes de um sistema [14]. A auto-organização e formação de padrão pode ser observado em inúmeros sistemas: físicos, químicos, biológicos e sociais [14–24]. Também pode ser estudado em diversas perspectivas: experimentais, numéricas, analíticas e por simulações e em vários níveis de aprofundamento [25–31]. Na perspectiva da Equação de Fisher-Kolmogorov normal em uma dimensão,

$$\frac{\partial u(x, t)}{\partial t} = D \frac{\partial^2 u(x, t)}{\partial x^2} + au(x, t) - bu^2(x, t), \quad (38)$$

o ponto central da modelagem do fenômeno padrão é escrever as interações em um formato não-local [31],

$$\begin{aligned} -bu(x, t) &\times u(x, t) \longrightarrow -bu(x, t) \\ &\times \int_L f_\beta(x - x')u(x', t)dx'. \end{aligned} \quad (39)$$

A não-localidade nas interações, equação (39), significa irmos além na descrição das interações propostas por Verhust. Nesta formulação não-local os constituintes de um coletivo interagem com os demais indivíduos não apenas quando estão no mesmo ponto,  $x$ , do espaço,  $u(x, t) \times u(x, t)$ , mas interagem também com seus vizinhos a uma distância  $\beta$  pesadas pela função de distribuição  $f(x - x')$ . Do ponto

de vista de um elemento da população, quando um segundo indivíduo entrar no raio de interação  $\beta$  este já o perceberá e, dependendo da escolha do peso  $f$ , esta interação será intensa ou não. Esta é uma descrição equivalente ao que ocorre nas interações de longo alcance de elétrons, bactérias, peixes, pássaros e outros animais na natureza distribuídas coletivamente, que apresentam forte necessidade em ficar equidistantes dos demais vizinhos formando estruturas regulares no espaço-tempo, as conhecidas figuras de padrão [31].

A equação de Fisher-Kolmogorov para interações não-locais é escrita como:

$$\begin{aligned} \frac{\partial u(x, t)}{\partial t} &= D \frac{\partial^2 u(x, t)}{\partial x^2} + au(x, t) + \\ &- bu(x, t) \int_L f_\beta(x - x')u(x', t)dx'. \end{aligned} \quad (40)$$

Mesmo sendo um modelo extremamente sofisticado, equação (40), e que amplia enormemente as possibilidades de descrição das interações e a compreensão do mecanismo de formação dos padrões [25–31], a seguir mostramos que com o uso de uma matemática adequada é possível subir mais um degrau nesta escalada da evolução dos modelos de dinâmica de populações e ampliar um pouco mais o entendimento sobre este tema.

Como proposto em [29], considere a seguinte equação:

$$\begin{aligned} \frac{\partial u(x, t)}{\partial t} &= a \int_L g_\alpha(x - x')u(x', t)dx' + \\ &- bu(x, t) \int_L f_\beta(x - x')u(x', t)dx'. \end{aligned} \quad (41)$$

Nesta expressão é realizando uma aplicação da não-localidade também no termo de crescimento:

$$au(x, t) \longrightarrow a \int_L g_\alpha(x - x')u(x', t)dx'. \quad (42)$$

Com isso a população crescerá não mais com a contribuição de  $u(x, t)$  apenas no ponto  $x$ , mas também devido a distribuição desta função em um alcance  $\alpha$  pesada pela função de distribuição  $g(x - x')$ . Esta proposta, equação (41), é uma generalização da equação (40) e como tal é capaz de resgatar a formulação anterior, equação (40) e também a equação de Fisher-Kolmogorov normal equação (38).

A equação logística de Verhust pode ser obtida considerando  $f_\beta(x - x') = g_\alpha(x - x') = \delta(x - x')$  na equação (41),

$$\frac{\partial u(x, t)}{\partial t} = au(x, t) - bu^2(x, t). \quad (43)$$

Para uma distribuição  $g_\alpha(x - x')$  com um alcance  $\alpha$  finito, realizando a seguinte mudança de variável  $y = x - x'$  e expandindo  $u(x - y, t)$  em uma série de Taylos em torno de  $y = 0$ , teremos

$$a \int_L g_\alpha(x - x')u(x', t)dx' = \sum_{m=0}^{\infty} \frac{\overline{ay^{2m}}}{(2m)!} \frac{\partial^{2m}}{\partial x^{2m}} u(x, t), \tag{44}$$

sendo os momentos  $\overline{y^k}$  escritos como

$$\overline{y^k} = \int y^k g_\alpha(y)dy. \tag{45}$$

Fazendo  $f_\beta(y) = \delta(y)$  e mantendo os dois primeiros termos na equação (44) encontramos a equação de Fisher-Komogorov normal:

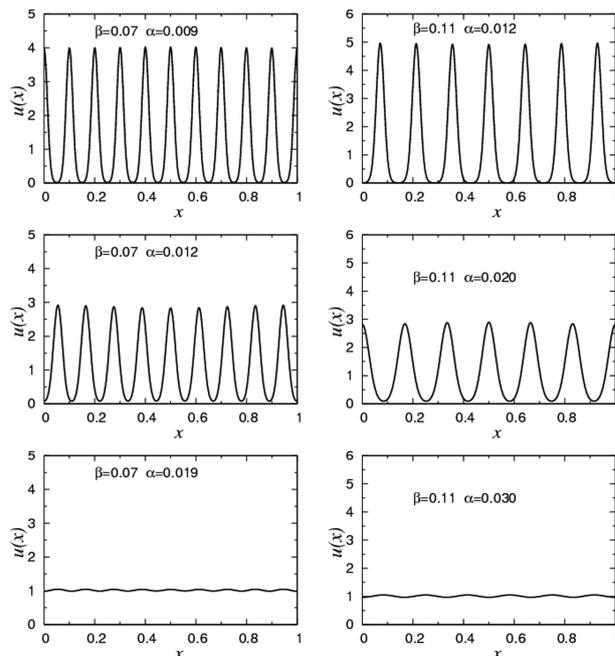
$$\frac{\partial u(x, t)}{\partial t} = D \frac{\partial^2 u(x, t)}{\partial x^2} + au(x, t) - bu^2(x, t). \tag{46}$$

Agora a constante  $D$  obedece a relação:

$$D = \frac{\overline{y^2}}{2} a. \tag{47}$$

É importante observar, equação (47), que por meio da não-localidade no crescimento a difusão  $D$  no sistema pode ser conectada a taxa de crescimento  $a$ . Este resultado é extremamente importante e não pode ser observado em nenhum outro modelo. Mostra que populações com elevada taxa de crescimento tem uma grande difusão no espaço. Podemos citar como exemplo os ratos e pequenos roedores, tem elevados  $D$  e  $a$ , em comparação com animais maiores como elefantes, pequenos valores de  $D$  e  $a$ . Espécies com elevado  $a$  criam uma certa onda de pressão no espaço que é proporcional ao gradiente de concentração  $D \frac{\partial}{\partial x} u(x, t)$ , gerando uma alta difusividade destes indivíduos no meio. Existe uma analogia interessante deste resultado com a difusão normal quando relacionamos a difusão  $D$  com temperatura  $T$  do meio por:  $D \propto T$ . A temperatura tem um papel semelhante a taxa de crescimento: quanto maior a temperatura do meio maior a difusão no sistema. A intensidade das interações,  $b$ , pode ser análogo a viscosidade de um meio: atua para manter as estruturas de padrão ao longo do tempo, sendo a viscosidade inversamente proporcional a difusão.

Para ilustrar o comportamento das soluções da equação (41), na figura 8 mostramos os estados estacionários destas soluções para tempo grande e analisamos como é a dinâmica das interações e crescimento nos padrões observados nesta equação.



**Figura 8:** Estados estacionários,  $u(x)$ , solucionando numericamente a equação (41) para alguns valores de  $\beta$  e  $\alpha$  considerando  $g_\alpha$  e  $f_\beta$  funções constantes. As taxas de crescimento e competição valem  $a = b = 1$ .

Nesta figura observamos o mesmo comportamento para dois valores de  $\beta$  distintos. As estruturas de padrões se formam e esvanecem a medida que a mobilidade aumenta, pois esta pressiona a população para uma difusividade maior no meio.

### 10. Conclusão

No presente texto discutimos os principais modelos utilizados na literatura para descrever a dinâmica de uma população. Desenhamos uma trajetória no tempo tentando conectar as contribuições dos fenômenos físicos e aspectos matemáticos, segundo o ponto de vista de nossa investigação, na abordagem do problema da variação espaço-temporal do número de constituintes de uma população. Partindo do simples modelos de Fibonacci discutimos como esta, a princípio artificial modelagem, pode conter uma infinidade de relações com a natureza. Avançamos um pouco e investigamos como os procesos de crescimento exponenciais podem ser descritos no modelo Malthusiano e posteriormente, segundo a abordem de Lotka e Volterra, como estes devem ser regulados devido a incessante luta entre indivíduos que chamamos de competição. Analisamos que a modelagem de Lotka-Volterra, mesmo sendo precursor no entendimento deste mecanismo e existindo

outras possibilidades, descreve vários comportamentos como a regulação do tamanho de uma colônia e a extinção de uma presa não adaptada ao seu nicho. Mostramos os passos de como chegar ao famoso modelo de Fisher-Kolmogorov que contém em sua essência a possibilidade de explicar qual é o mecanismo responsável pela difusão de uma espécie no espaço. Resolvemos um sistema de equações de presa e predador com difusão, na perspectiva de Fisher-Kolmogorov, e pudemos compreender que a difusão faz com que as presas busquem regiões com baixa densidade de predadores. Os predadores, com alta mobilidade, tendem a ir para regiões com maior concentração de presas e, ao contrário, os predadores com baixa mobilidade ou baixa eficiência, tendem a extinção em um determinado tempo de observação pois não conseguem atingir as regiões onde estão as presas. Também realizamos uma modificação na equação de Fisher-Kolmogorov trocando a dinâmica difusiva por uma convectiva, tentando entender como se comporta uma colônia em um fluxo migratório. Estudamos, matematicamente, como é a invasão de predadores em um local onde existe uma distribuição gaussiana de presas. Verificamos que os predadores tendem a extinção antes de chegar ao local das presas e crescem exponencialmente quando alcançam este espaço. Para as presas ocorrem o contrário com sua distribuição, sendo quase extintas com a passagem do fluxo de predadores e retornando a crescer após a passagem dos mesmos. Nosso último degrau nesta escalada infinita foi apresentar a generalização da Fisher-Kolmogorov incluindo termos não-locais na interação e crescimento. Discutimos como esse último estudo nos possibilita obter uma relação entre a difusão e taxa de crescimento,  $D \propto a$ , em uma população, em analogia com a difusão e temperatura,  $D \propto T$ , em sistemas físicos.

## Referências

- [1] N. Britton, *Essential Mathematical Biology* (Springer-Verlag, Berlin, 2002).
- [2] J.D. Murray, *Mathematical Biology I: An Introduction* (Springer-Verlag, Berlin, 2002).
- [3] B.D. Seti, M. de Fátima, B. Betencourt, N.T. Oro, R.M.L. Kripka and V. J. L. Muhl., *Teor. Evid. Econ. Passo Fundo* **7**, 137 (1999).
- [4] E.P. Odum, *Systems Ecology. An introduction* (Jon Wiley and Sons, New York, 1983).
- [5] S. Petrovskii, A. Morozov and B.-L. Li, *Math. Biol.* **67**, 637 (2005).
- [6] A. Morozov, S. Petrovskii and B.-L. Li, *J. Theor. Biol.* **238**, 18 (2006).
- [7] R.A. Fisher, *Ann. Eugen.* **7**, 355 (1936).
- [8] M.E. Solomon, *Dinâmica de Populações* (E.P.U Editora Pedagógica e Univesitária Ltda, São Paulo, 1976).
- [9] C. Borzi, H.L. Frisch, R. Gianotti and J.K. Percus, *J. Phys. A* **23**, 4823 (1990).
- [10] A. Kolmogorov, I. Petrovskii and N. Piskunov, *Moscow Unio. Bull. Math.* **1**, 1 (1937).
- [11] W. van Saarloos, *Phys. Rev. A* **37**, 211 (1988).
- [12] J. Canosa, *J. Math. Phys.* **10**, 1862 (1969).
- [13] G. Abramson, A.R. Bishop and V.M. Kenkre, *Phys. Rev. E* **64**, 066615 (2001).
- [14] M.C. Cross and P.C. Hohenberg, *Rev. Mod. Phys.* **65**, 851 (1993).
- [15] P. Berge and M. Dubois, *Phys. Rev. Lett.* **32**, 1041 (1974).
- [16] D. Binks and W. van de Water, *Phys. Rev. Lett.* **78**, 4043 (1997).
- [17] M.G. Clerc, D. Escaff and V.M. Kenkre, *Phys. Rev. E* **72**, 056217 (2005).
- [18] B. Legawiec and A.L. Kawczynski, *J. Phys. Chem. A* **101**, 8063 (1997).
- [19] P.C. Fife, *J. Chem. Phys.* **64**, 554 (1976).
- [20] T. Leppanen, M. Karttunen, R.A. Barrio and K. Kaski, *Braz. J. Phys.* **34**, 368 (2004).
- [21] S. Genieys, V. Volpert and P. Auger, *Mathematical Modelling of Natural Phenomena* **1**, 65 (2006).
- [22] K.A. Dahmen, D.R. Nelson and N.M. Shnerb, *Journal of Mathematical Biology* **41**, 1 (2000).
- [23] T. Leppanen, M. Karttunen, K. Kaski, R. Barrio and L. Zhang, *Phys. D* **168**, 35 (2002).
- [24] R. Hoyle, *Pattern Formation an Introduction to Methods* (Cambridge University Press, New York, 2006).
- [25] M.A. Fuentes, M.N. Kuperman and V.M. Kenkre, *J. Phys. Chem. B* **108**, 10505 (2004).
- [26] V.M. Kenkre and M.N. Kuperman, *Phys. Rev. E* **67**, 051921 (2003).
- [27] J.A.R. da Cunha, G.R. Resende, A.L.A. Penna, R. Morgado and F.A. Oliveira, *Act. Phys. Pol. B* **40**, 1473 (2009).
- [28] J.A.R. Cunha, A.L.A. Penna, M.H. Vainstein, R. Morgado and F.A. Oliveira, *Phys. Lett. A* **373**, 661 (2009).
- [29] J.A.R. Cunha, A.L.A. Penna and F.A. Oliveira, *Phys. Rev. E* **83**, 015201 (2011).
- [30] J.A.R. Cunha, A.L.A. Penna and F.A. Oliveira, *Acta Physica Polonica B* **43**, 909 (2012).
- [31] J.A.R. Cunha, L. Cândido, A.L.A. Penna and F.A. Oliveira, *Revista Brasileira de Ensino de Física* **38**, e2310 (2016).