



Gabriel Gomides Piva

**Padrões espaciais em extensões não locais da
equação de FKPP: dependência da densidade e
heterogeneidade**

Tese de Doutorado

Tese apresentada como requisito parcial para obtenção do grau de Doutor em Física pelo Programa de Pós-graduação em Física, do Departamento de Física da PUC-Rio .

Orientadora: Prof^ª. Celia Beatriz Anteneodo de Porto

Rio de Janeiro
novembro de 2022



Gabriel Gomides Piva

**Padrões espaciais em extensões não locais da
equação de FKPP: dependência da densidade e
heterogeneidade**

Tese apresentada como requisito parcial para obtenção do grau de Doutor em Física pelo Programa de Pós-graduação em Física da PUC-Rio . Aprovada pela Comissão Examinadora abaixo:

Prof^a. Celia Beatriz Anteneodo de Porto

Orientadora
Departamento de Física – PUC-Rio

Prof. Alexandre Souto Martinez

USP

Prof. Daniel Adrian Stariolo

UFF

Prof. Fernando Albuquerque de Oliveira

Unb

Dr.^a Vivian de Araujo Dornelas Nunes

Instituto de Física Teórica - UNESP

Rio de Janeiro, 18 de novembro de 2022

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

Gabriel Gomides Piva

Bacharel em Física pela Universidade Federal Fluminense no ano de 2016 e mestre em Física pela Universidade Federal de Lavras no ano de 2018. Atua na área de pesquisa de sistemas complexos com tópicos relacionados a sistemas biológicos e auto-organização em uma dinâmica populacional.

Ficha Catalográfica

Piva, Gabriel Gomides

Padrões espaciais em extensões não locais da equação de FKPP: dependência da densidade e heterogeneidade / Gabriel Gomides Piva; orientadora: Celia Beatriz Anteneodo de Porto. – 2022.

100 f: il. ; 30 cm

Tese (doutorado) - Pontifícia Universidade Católica do Rio de Janeiro, Departamento de Física, 2022.

Inclui bibliografia

1. Física – Teses. 2. Dinâmica de populações biológicas. 3. Formação de padrões. 4. Auto-organização. 5. Equação de FKPP. 6. Não localidade. 7. Difusividade heterogênea. I. Anteneodo, Celia. II. Pontifícia Universidade Católica do Rio de Janeiro. Departamento de Física. III. Título.

CDD: 530

Dedico este trabalho aos meus pais e minha irmã pelo apoio.

Agradecimentos

À minha orientadora Professora Celia Anteneodo pelos ensinamentos e motivação que foram cruciais na realização deste trabalho.

A todos os professores e funcionários do Departamento de Física pelos ensinamentos e pela ajuda.

Ao Eduardo Henrique Colombo pelas dicas e discussões importantes para o desenvolvimento do trabalho.

À minha amiga Michele pelas conversas nas horas vagas que me estimularam a desenvolver melhor o meu pensamento.

Aos meus pais, pela educação, atenção e carinho de todas as horas.

Aos meus colegas da PUC-Rio.

À CAPES e ao CNPq pelos auxílios concedidos, sem os quais este trabalho não poderia ter sido realizado.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

Resumo

Piva, Gabriel Gomides; Anteneodo, Celia (Orientadora). **Padrões espaciais em extensões não locais da equação de FKPP: dependência da densidade e heterogeneidade**. Rio de Janeiro, 2022. 100p. Tese de Doutorado – Departamento de Física, Pontifícia Universidade Católica do Rio de Janeiro.

Uma propriedade notável dos sistemas biológicos é a formação de estruturas espaciais. Estas podem surgir por auto-organização, como consequência das próprias interações entre os indivíduos. Para estudar estas estruturas e como elas emergem, têm sido muito úteis modelos simples para a dinâmica da densidade espacial de uma população, que levam em conta apenas certos processos elementares (como reprodução, competição e dispersão). Em particular, a equação de FKPP (Fisher-Kolmogorov- Petrovski-Piskunov), que inclui simplesmente o crescimento logístico mais a difusão normal, é um modelo clássico para a dinâmica de uma população de uma única espécie. Dentro do quadro minimalista da equação de FKPP e suas variantes, a competição à distância (ou, não local) é a principal responsável por produzir oscilações espaciais na densidade da população.

Entretanto, a não localidade pode ocorrer também nos demais processos. Assim, um primeiro objetivo desta tese é investigar como as diferentes escalas espaciais presentes podem interferir entre si, afetando a formação de padrões. Para isso, consideramos uma generalização da equação de FKPP em que todos os termos são não locais, em um ambiente homogêneo com condições de contorno periódicas. Enquanto a competição é o principal processo por trás da formação de padrões, mostramos que os outros dois podem agir de forma construtiva ou destrutiva. Por exemplo, a difusão, que comumente homogeniza, pode favorecer a formação de padrões dependendo do formato e alcance das funções de influência de cada processo.

Em um segundo estudo, motivado por resultados experimentais, procuramos entender como a variabilidade da difusividade pode impactar a organização espacial da população dentro e fora de um refúgio (região de alta qualidade imersa em um ambiente hostil). Para tanto, consideramos uma outra generalização da equação de FKPP, com não localidade apenas no processo de competição intra-espécie, e modificada para levar em conta a presença do

refúgio. Além da dependência espacial da taxa de crescimento, que é a principal característica distintiva de um refúgio em um ambiente hostil, também consideramos o fato de que a mobilidade pode ser heterogênea no espaço ou depender da densidade populacional. Focamos em dois casos em que a difusividade responde à densidade de indivíduos, diminuindo ou aumentando com a densidade populacional. Para comparação, também abordamos a difusividade dependente do espaço, com valores diferentes dentro e fora do refúgio. Observamos que o limiar da formação de padrões, no espaço de parâmetros, é bastante robusto diante destas heterogeneidades. Por outro lado, a dependência com a densidade pode produzir uma realimentação que está ausente em meios homogêneos, e que afeta a forma dos padrões.

Em todos os casos, os resultados foram obtidos mediante a integração numérica das equações integro-diferenciais e realizando considerações analíticas.

Palavras-chave

Dinâmica de populações biológicas; Formação de padrões; Auto-organização; Equação de FKPP; Não localidade; Difusividade heterogênea.

Abstract

Piva, Gabriel Gomides; Anteneodo, Celia (Advisor). **Spatial patterns in nonlocal extensions of the FKPP equation: density dependence and heterogeneity**. Rio de Janeiro, 2022. 100p. Tese de Doutorado – Departamento de Física, Pontifícia Universidade Católica do Rio de Janeiro.

A remarkable property of biological systems is the formation of spatial structures. These can arise by self-organization, as a consequence of the interactions between individuals. To study these structures and how they emerge, simple models for the dynamics of the spatial density of a population, which take into account only certain elementary processes (such as reproduction, competition and dispersion) have been very useful. In particular, the FKPP (Fisher-Kolmogorov-Petrovski-Piskunov) equation, which simply includes logistic growth plus normal diffusion, is a classic model for the dynamics of a population of a single species. Within the minimalist framework of the FKPP equation and its variants, distance (or, non-local) competition is primarily responsible for producing spatial oscillations in population density.

However, non-locality can also be present in other processes. Then, a first objective of this thesis is to investigate how the different spatial scales which are present in each process can interfere between them, affecting the formation of patterns in a homogeneous environment with periodic boundary conditions. For this purpose, we consider a generalization of the FKPP equation in which all terms are nonlocal. While competition is the main process behind pattern formation, we show that the other two can act constructively or destructively. For example, diffusion, which commonly homogenizes, can favor the formation of patterns depending on the format and range of the influence functions of each process.

In a second study, motivated by experimental results, we seek to understand how the variability of the diffusivity can impact the spatial organization of the population inside and outside a refuge (a high-quality region immersed in a hostile environment). Therefore, we consider another generalization of the FKPP equation, with non-locality only in the intra-species competition process, modified to take into account the presence of the refuge. In addition to the spatial dependence of the growth rate, which is the main distinguishing feature of a refuge in a hostile environment, we also consider the fact that mobility

can be spatially heterogeneous or depend on population density. We focus on two cases in which diffusivity responds to the density of individuals, decreasing or increasing with population density. For comparison, we also address space-dependent diffusivity, with different values inside and outside the refuge. We observed that the threshold of pattern formation in parameter space is quite robust under the presence of these heterogeneities. On the other hand, density dependence can produce a feedback that is absent in homogeneous media, and that affects the shape of the patterns.

In all cases, the results were obtained by numerical simulations of the integro-differential equations and by analytical considerations.

Keywords

Population dynamics; Pattern formation; Self-organization; FKPP equation; Nonlocality; Heterogeneous diffusion.

Sumário

1	Introdução	16
1.1	Não localidade	18
1.2	Formação de padrões	20
1.3	Heterogeneidades espaciais e dependência da densidade	25
1.4	Metodologia numérica	28
1.5	O que será apresentado	28
2	Interferência na formação de padrões	29
2.1	Modelo	29
2.2	Análise de estabilidade linear	30
2.2.1	Contribuição dos diferentes termos de $\lambda(k)$	31
2.3	Resultados	35
2.3.1	Interferência no espaço de Fourier	35
2.3.2	Impacto de não linearidades na interferência	42
2.4	Comentários finais	48
3	Formação de padrões em um refúgio	50
3.1	Modelo	51
3.1.1	Difusividade dependente do estado	52
3.1.2	Difusividade dependente do espaço	52
3.2	Considerações adicionais	53
3.3	Resultados	53
3.3.1	Análise de estabilidade linear	54
3.3.2	Difusividade dependente do estado	55
3.3.3	Difusividade com dependência espacial	67
3.4	Comentários finais	73
4	Conclusões e perspectivas	74
A	Resultados complementares para a dinâmica não local	77
A.1	Resultados para as funções de influência exponenciais	77
A.2	Interferência para o caso \mathcal{D} triangular	78
B	Indução de padrões por heterogeneidade $r(x)$	84
C	Tamanho crítico do refúgio para sobrevivência	89
D	Difusividade em lei de potência	92
E	Referências bibliográficas	94

Lista de figuras

Figura 1.1	Exemplos de estruturas espaciais em populações biológicas. (a) Labirintos de <i>P.vaginatatum</i> (figura extraída da Ref. [1]) e (b) morros de termitas (figura extraída da Ref. [2]).	16
Figura 1.2	Representação pictórica da interação não local entre várias árvores que competem por uma mesma fonte de água.	18
Figura 1.3	Funções de influência típicas $f_\ell(y)$, com escala de interação ℓ .	19
Figura 1.4	Transformadas de Fourier das funções de influência mostradas na Fig. 1.3, sendo $\ell = 1$.	21
Figura 1.5	Taxa de crescimento modal $\lambda(k)$ correspondente às funções de influência mostradas na Fig. 1.3, sendo $\ell = 1$, para $D = 0$ (linhas cheias) e $D = 0.01$ (tracejadas).	21
Figura 1.6	Funções de influência para diferentes parâmetros q mostrados na legenda, com as formas triangular ($q = 0$) e subtriangulares ($q < 0$) e suas respectivas transformadas de Fourier.	23
Figura 1.7	Comparação entre as funções de influência representadas em (a) e dadas por $f_\ell(x) = \exp(-x^{10})/N$ (linha clara) e $f_\ell = [\exp(-x^{10}) - \exp(-x^4)]/N$ (linha escura) onde N é um coeficiente de normalização. Em (b) são mostradas as suas respectivas transformadas de Fourier.	24
Figura 1.8	Representação pictórica da taxa de reprodução com dependência espacial, dada pela Eq. 1-17 extraída da Ref. [3] e adaptada.	26
Figura 2.1	Análise de interferência de acordo com a Eq. (1-12) para \mathcal{D} retangular, \mathcal{C} exponencial, com (a) $d = 0.2$, (b) $d = 2.0$. Os parâmetros fixos são $c = 18$, $D = 0.2$, $C = G = 1$.	32
Figura 2.2	Análise de interferência de acordo com a Eq. (1-12) para \mathcal{C} retangular e \mathcal{D} exponencial, para (a) $d = 0.3$ e (b) $d = 8$. Em ambos os casos, o crescimento é local $\tilde{\mathcal{G}}(k) \rightarrow 1$. Os parâmetros fixos são $c = 18$ e $D = 0.2$.	34
Figura 2.3	Análise de interferência de acordo com a Eq. (1-12) para \mathcal{D} e \mathcal{C} retangulares, enquanto o crescimento é local $\tilde{\mathcal{G}}(k) \rightarrow 1$. Os parâmetros são $d = 0.5$ (a), $d = 2$ (b), $c = 8$ fixo e $D = 0.2$.	36
Figura 2.4	(a) Taxa de crescimento $\lambda(k)$ do modo k e (b) perfil de densidade $u(x)$ no estado estacionário, para diferentes valores de d indicados na legenda (quanto mais escuro, maior), com $c = 18$ (as funções de influência da difusão e competição são retangulares, enquanto o crescimento é local, ou seja, $g \rightarrow 0$), com coeficientes $D = 0, 2$ e $G = 1$. Os perfis são resultado de simulações para uma caixa de tamanho $L = 100$ com condições de contorno periódicas, em $t = 100$.	37
Figura 2.5	Gráfico de calor da taxa máxima de crescimento $\lambda(k^*)$, para as funções de influência retangulares da competição e difusão, enquanto o crescimento é local ($g \rightarrow 0$), com $G = 1$, $D = 0.2$. As linhas retas correspondem aos máximos locais (sólidas) e mínimos (tracejadas), previstas a partir dos extremos da função sinc conforme explicado no texto. Os símbolos \times correspondem aos casos mostrados na Fig. 2.4.	39

Figura 2.6 Gráficos de calor da taxa máxima de crescimento dos modos $\lambda(k^*)$ em diferentes planos do espaço das três escalas das funções de influência (retangulares), nos planos (a) $d - c$, em $g = 1$, (b) $g - d$, em $c = 14$ (c) $g - c$, em $d = 1$. Os coeficientes de crescimento e difusão são $G = 1$ e $D = 0.2$, respectivamente. 40

Figura 2.7 Análise de interferência para diferentes escalas g indicadas na legenda, com a escala fixa $c = 10$ (para funções de interação retangulares de crescimento e competição), $D = 0$ e $G = 1$. $\lambda = \lambda_g + \lambda_c$ (linhas sólidas) e componentes λ_g (linhas tracejadas) e λ_c (linha pontilhada) vs. k . As regiões sombreadas destacam a faixa de variação dos componentes λ_g e λ_c . 41

Figura 2.8 Análise de interferência para \mathcal{C} e \mathcal{D} retangulares com (a) $g = 10$ (b) $g = 18.5$, e $c = 10$, com coeficiente $G = 1$, e difusão desprezível com $D = 0$. Note que máximo absoluto de $\lambda(k)$, muda do negativo (a) para o positivo (b) quando a escala g varia, devido aos possíveis papéis destrutivos e construtivos, respectivamente. Além do mais, $u_0 = 1$, e os expoentes são $\alpha = 0.25$ e $\beta = \gamma = 1.5$. 43

Figura 2.9 (a) Taxa de crescimento $\lambda(k)$ e (b) perfil estacionário de densidade $u(x)$, para diferentes valores de g indicados na legenda (maiores para as cores mais escuras). Os outros parâmetros são $c = 10$, $d = 2$ (todas as funções de influência são retangulares), com coeficientes $G = 1$ e $D = 0.2$. Os perfis são os resultados das simulações para uma caixa de tamanho $L = 100$ com condições periódicas de contorno, em $t = 200$. Expoentes: $\alpha = 0.25$, $\nu = 1$ e $\beta = \gamma = 1.5$. Ademais, $u_0 = 1$, e os expoentes são $\nu = 1$, $\alpha = 0.25$ e $\beta = \gamma = 1.5$. 45

Figura 2.10 Gráficos de calor da taxa máxima de crescimento dos modos $\lambda(k^*)$ para funções de influência retangulares nos planos (a) $d - c$, com $g = 18.5$, (b) $d - g$, com $c = 10$, (c) $c - g$, com $d = 2$. Os coeficientes são $D = 0.2$ e $G = 1$, $u_0 = 1$, e os expoentes são $\nu = 1$, $\alpha = 0.25$, $\beta = \gamma = 1.5$. Os símbolos \times em (c) correspondem aos casos da Fig. 2.9. 46

Figura 2.11 Comprimento de onda dominante $2\pi/k^*$ dos padrões. (a) Caso não linear: correspondentes aos cortes na Fig. 2.10(c) para diversos valores de c indicados na legenda. (b) Caso linear: correspondentes aos cortes da Fig. 2.6(c) para os mesmos valores de c . As linhas tracejadas correspondem à predição no limite local. Enquanto que no caso linear (b) o comprimento de onda depende essencialmente apenas de c , no caso não linear (a) pode variar significativamente com outras escalas. 47

Figura 3.1 Perfil de densidade de bactérias sob um refúgio em ambiente sujeito a luz UV, figuras extraídas do artigo [4]. 50

Figura 3.2 Evolução no tempo da densidade populacional (a), o coeficiente de difusão dependente da densidade $D_1(u)$ (b), e fluxo $J = -D_1(u)\partial_x u$ (c), para valores de t indicado na legenda, fixando $\sigma = 0.3$, $d = 1$, $r_{in} = 1$, para $r_{out} = -0.02$. 56

Figura 3.3 Perfis estacionários de densidade populacional (a), coeficiente de difusão $D_1(u)$ (b), para diferentes taxas de crescimento fora do refúgio, r_{out} com os valores fixos de $\sigma = 0.3$ e $d = 1$. 58

Figura 3.4 População total fixando $\sigma = 0.3$, $d = 1$, $r_{in} = 1$, para diferentes valores de r_{out} . Mostramos as populações totais (integrais de $u(x)$) para os intervalos $(-100, -98) \cup (-10, 1)$. U_{in} e U_{out} representam, respectivamente a população total dentro do refúgio e fora do refúgio. 59

Figura 3.5 Perfis estacionários u , e correspondente $D_1(u) = d \exp(-u/\sigma)$, (a)-(b) com diferentes valores de σ indicados na legenda, mantendo $d = 1$ e $r_{out} = -0.02$. 60

Figura 3.6 Perfis estacionários u , e correspondentes $D_1(u) = d \exp(-u/\sigma)$ (a)-(b), para diferentes valores de d , configurando $\sigma = 0.3$. Parâmetros fixos $r_{in} = 1$, $r_{out} = -0.02$, $L = 10$ e $w = 1$. 61

Figura 3.7 Diagramas de fases no plano $\sigma - d$ de $D_1(u)$. As regiões I-III correspondem às descritas em Sec. 3.3.1. Os gráficos de calor representam as partes reais k_R (a) e imaginárias k_I (b) da raiz relevante de $\lambda(k)$. Os símbolos correspondem aos resultados da integração numérica da Eq.-(3-1): os picos são observados (preenchidos), ou não (occos), para os círculos cruzados não é atingido um estado estacionário. As linhas tracejadas e sólidas correspondem à previsão dada pelas Eqs. (3-7) e (3-8), que caracterizam onde as partes imaginária e real desaparecem respectivamente. Parâmetros fixos $r_{in} = 1$, $r_{out} = -0.02$, $L = 10$ e $w = 1$. 62

Figura 3.8 Detalhe da evolução temporal de $u(x)$ e $D_1(u)$ para $\sigma = 0.2$ e $d = 1.6$ (correspondendo ao símbolo com \times) na Fig 3.7, e $r_{in} = 1$, $r_{out} = -0.02$. 63

Figura 3.9 Perfis estacionários de u , $D(u)$ e fluxo J , gerados por $D(u) = D_2(u) = d[1 - \exp(-u/\sigma)]$, para diferentes valores do parâmetro de decaimento σ , com $d = 0.03$ fixo, $r_{in} = 1$, $r_{out} = -0.02$, $w = 1$ e $L = 10$. 65

Figura 3.10 Diagrama de fases no plano $\sigma - d$ de $D_2(u)$, como na Fig. 3.7. Os padrões são formados exceto na região branca em (a). Parâmetros fixos $r_{in} = 1$, $r_{out} = -0.02$, $L = 10$, e $w = 1$. 66

Figura 3.11 a) Perfis estacionários de $u(x)$, $D(x)$ e J , sob difusividade dependente do espaço na Eq. (3-4), para um refúgio de tamanho $L = 10$, com diferentes valores da largura da interface s indicados na legenda, para $D_{in} = 0.01$ em (a)-(c) e para $D_{in} = 0.02$ em (d)-(f). Os parâmetros fixos são $D_{out} = 1$, $r_{in} = 1$, $r_{out} = -0.02$ e $w = 1$. 68

Figura 3.12 Perfis estacionários da densidade populacional, para os parâmetros $L = 10$, $s = 0.2$, $w = 1$ e, variando o parâmetro indicado na legenda de cada painel para $D_{in} = 0.01$, $r_{out} = -0.02$, 69

Figura 3.13 Perfis estacionários da densidade populacional, para os parâmetros $L = 10$, $s = 0.2$, $w = 1$ e, variando o parâmetro indicado na legenda de cada painel, para $r_{in} = 1$, $r_{out} = -0.02$, $D_{out} = 1$. 69

Figura 3.14 Perfis estacionários da densidade populacional, para os parâmetros $L = 10$, $s = 0.2$, $w = 1$ e, variando o parâmetro indicado na legenda de cada painel, para $r_{in} = 1$, $D_{in} = 0.01$, $D_{out} = 1$ 70

Figura 3.15 Perfis estacionários da densidade populacional, para os parâmetros $L = 10$, $s = 0.2$, $w = 1$ e, variando o parâmetro indicado na legenda de cada painel, para $r_{out} = -0.02$, $D_{in} = 0.01$, $D_{out} = 1$. 71

Figura 3.16 Diagramas de fase no plano $D_{in} - r_{in}$ para um perfil binário. Gráfico de cores e regiões como na Fig. 3.7. Padrões são formados, exceto na região branca em (a). Parâmetros corrigidos $D_{out} = 1$, $r_{out} = -0.02$, $L = 10$ e $w = 1$. 72

Figura A.1 Perfis de densidade em diferentes escalas d indicadas na figura, para \mathcal{D} retangular, \mathcal{C} exponencial e $\tilde{\mathcal{G}} \rightarrow 1$. Os perfis foram obtidos para $c = 18$ e correspondem com a análise de interação das componentes mostrada na Fig. 2.1. 77

Figura A.2 Perfis de densidade em diferentes escalas d indicadas na legenda, sendo \mathcal{D} exponencial, \mathcal{C} retangular e $\tilde{\mathcal{G}} \rightarrow 1$. Os perfis foram obtidos para $c = 18$ e correspondem com a análise de interação das componentes mostrada na Fig. 2.2. 78

Figura A.3 Análise de interferência de acordo com a Eq. (1-12) para \mathcal{D} triangular e \mathcal{C} retangular, enquanto o crescimento é local $\tilde{\mathcal{G}}(k) \rightarrow 1$. Os parâmetros são $d = 5$ (a), $d = 8$ (b), $c = 8$ fixo e $D = 0.2$. 79

Figura A.4 Gráfico de calor no plano $d - c$ para \mathcal{D} triangular, \mathcal{C} retangular e $\tilde{\mathcal{G}} \rightarrow 1$. O coeficiente de difusão é $D = 0.2$. As linhas retas correspondem aos máximos locais (sólidas) e mínimos (tracejadas), previstas a partir dos extremos da função sinc^2 . 80

Figura A.5 Perfis de densidade populacional de acordo com os pontos do mapa de calor mostrados na Fig. A.4 para diferentes escalas d mostradas nas legendas, lembrando que $c = 18$ e $D \simeq 0.2$ 81

Figura A.6 Análise de interferência para o caso não linear com \mathcal{D} triangular, \mathcal{C} retangular enquanto que o crescimento é local $\tilde{\mathcal{G}} \rightarrow 1$. Os parâmetros são $\alpha = 0.46$, $\beta = 2$, $\gamma = 2$ e $D = 2$ para $c = 8$ fixo e $d = 2$ (a), $d = 8$ 82

Figura A.7 Gráfico de calor no plano $d - c$, para \mathcal{D} triangular, \mathcal{C} retangular e $\tilde{\mathcal{G}} \rightarrow 1$. O coeficiente de difusão é $D = 2$ e os expoentes são $\alpha = 0.46$, $\beta = \gamma = 2$. 83

Figura B.1 Derivada da função $\text{sinc}(kw)$ (linha sólida) e suas aproximações em série de Taylor até a 10ª (linha tracejada rosa) e 11ª ordem (linha tracejada vermelha) para o cálculo de k^* . 86

Figura B.2 (a) Perfis de densidade populacional e (b) perfis de difusividade com dependência espacial, correspondentes aos pontos mostrados nos diagramas da Fig. 3.16, e valores fixos de $D_{out} = 1$ e $r_{out} = 1$. 88

Figura C.1 Valor crítico do parâmetro d para perfis de baixas densidades. Note que o resultado numérico corresponde ao previsto pela teoria dada pela Eq. (C-9). No painel (a), $d_c \simeq 4.5$ para $L_c = 5$ e em (b) $d_c \simeq 11.4$ para $L_c = 8$. Os parâmetros fixos são $r_{in} = 1$, $r_{out} = -6$, e $\sigma = 1$. 91

Figura D.1 Densidade populacional no estado estacionário e difusividade gerada por $D(u) = D_3(u) = d(u/u_0)^\nu$, para diferentes expoentes ν com $d = 0.01$ fixo, $r_{in} = 1$, $r_{out} = -0.02$, $w = 1$ e $L = 10$. Para $\nu = -1.5$, a difusividade fora do refúgio é $D(u) \simeq 10$ (não mostrado). 93

*Science is a differential equation. Religion is
a boundary condition.*

Alan Turing, *Epigram to Robin Gandy (1954)*; reprinted in Andrew Hodges,
Alan Turing: the Enigma (Vintage edition 1992), p. 513.

1

Introdução

Uma propriedade interessante dos conjuntos de seres vivos é a organização espacial da população de uma dada espécie formando padrões que não são completamente regulares, mas certamente não são formados ao acaso. Por exemplo, no contexto de vegetações, são vistos os círculos de fadas localizados no deserto da Namíbia [5], savanas com ninhos de termitas organizados espacialmente [2] e arbustos com estruturas que lembram as manchas de tigres [6]. Alguns exemplos são mostrados na Fig. 1.1. Além dos exemplos citadas, que ocorrem em grandes escalas, também podem ser observadas estruturas espaciais no laboratório, como em colônias de bactérias [4, 7].

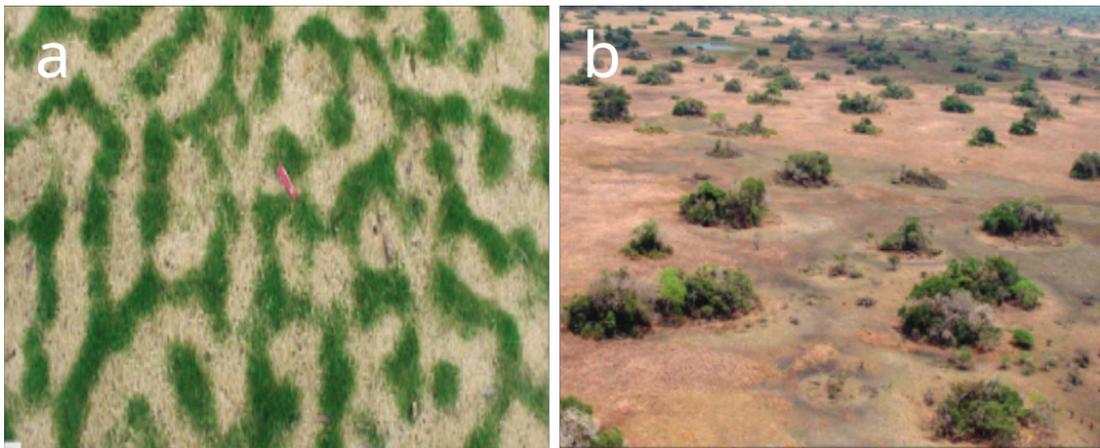


Figura 1.1: Exemplos de estruturas espaciais em populações biológicas. (a) Labirintos de *P.vaginatatum* (figura extraída da Ref. [1]) e (b) morros de termitas (figura extraída da Ref. [2]).

Essa organização espacial muitas vezes tem um papel. Com efeito, a organização espacial é conhecida por ter várias consequências ecológicas importantes como favorecer a biodiversidade [8], melhorar a robustez ou resiliência dos ecossistemas [2, 9], e permitir a coexistência de espécies [10, 11]. As estruturas espaciais podem ser induzidas por vínculos externos [12] ou por condições de contorno [13], mas o mais interessante é que elas podem surgir espontaneamente por auto-organização, ou seja, governadas pelas interações entre os indivíduos [14, 15].

Para entender como surge esse fenômeno, tem sido útil considerar modelos simples para a dinâmica da densidade populacional $u(x, t)$ de uma única espécie, levando em conta apenas os processos mais elementares, como reprodução, competição e dispersão. A dinâmica de população de espécie única em uma dimensão pode ser descrita por uma equação do tipo [16]

$$\partial_t u(x, t) = \mathcal{L}u(x, t) = \sum_i \mathcal{L}_i u(x, t), \quad (1-1)$$

onde \mathcal{L} é um operador que agindo sobre u permite representar um conjunto de processos básicos, cada um dos quais pode ser descrito mediante um operador \mathcal{L}_i . O mais comum neste contexto é dado pela função logística,

$$\mathcal{L}_g u(x, t) \equiv G u(x, t) - C [u(x, t)]^2, \quad (1-2)$$

que fornece o crescimento populacional, onde o primeiro termo representa o aumento da população regulado por uma taxa per capita $G > 0$ e o segundo termo o freia, devido à competição por recursos intra-espécie sendo C uma constante positiva. O crescimento e a competição podem ser considerados separadamente.

O trabalho de Fisher [17], que foca em modelar a replicação de genes mutantes, com densidade $u(x, t)$, é baseado no modelo de Verhulst (crescimento logístico), incluindo a movimentação aleatória, modelada através de um termo de difusão normal, ou seja, além de \mathcal{L}_g , contempla um outro termo com operador diferencial

$$\mathcal{L}_d u(x, t) \equiv D \partial_{xx} u(x, t), \quad (1-3)$$

sendo a constante de difusão $D > 0$.

O modelo de Fisher, inclusive numa versão mais geral, foi estudado por Kolmogorov et al. [18], ficando conhecido como equação de Fisher-Kolmogorov-Petrovski-Piskunov (FKPP), que pode ser expressa como

$$\partial_t u(x, t) = D \partial_{xx} u(x, t) + G u - C u^2. \quad (1-4)$$

Esta equação se tornou um modelo clássico para a dinâmica de populações de uma única espécie.

1.1 Não localidade

As origens da formação de padrões em populações biológicas têm sido tipicamente ligadas a mecanismos de realimentação dependentes de escala relacionados aos processos elementares [19, 20]. Tais mecanismos podem ser estendidos espacialmente, não dependendo somente dos observáveis em cada ponto mas numa vizinhança, devido à interação com outros indivíduos ou substâncias que atuam como mediadores, estendendo seus efeitos pelo espaço. Como exemplo ilustrativo, a competição de plantas por água pode ser considerada um processo não local devido à estrutura espacial das raízes ou à dinâmica difusiva da água [21, 22], como ilustrado pictoricamente na Fig. 1.2. Outro exemplo de mediador, além da água, é o vento que propicia o espalhamento de sementes [6, 20].

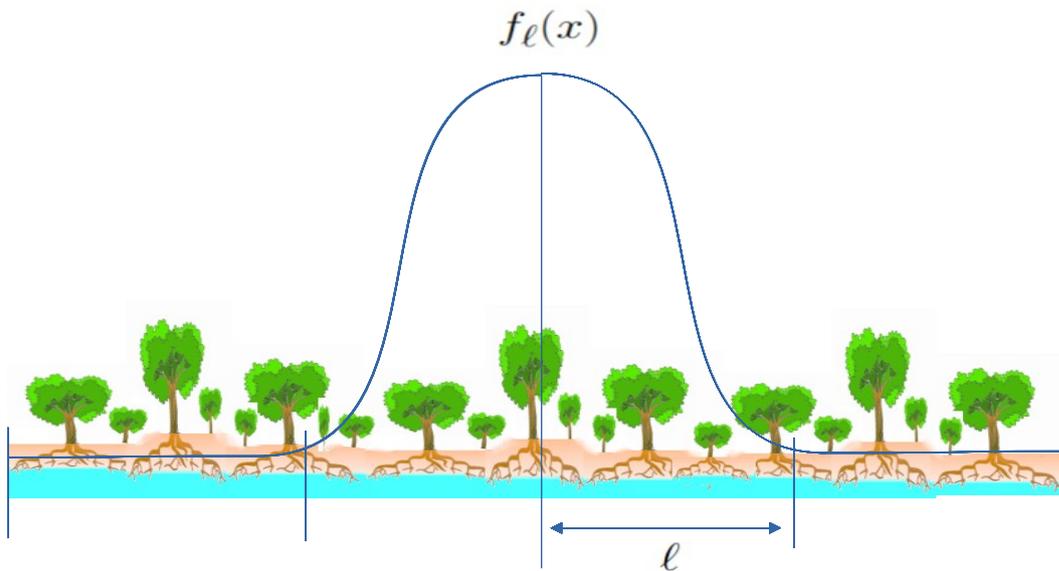


Figura 1.2: Representação pictórica da interação não local entre várias árvores que competem por uma mesma fonte de água.

A não localidade é tipicamente representada matematicamente pela operação de convolução

$$f_\ell \star u(x) = \int_{-\infty}^{\infty} f_\ell(x - x')u(x', t)dx', \quad (1-5)$$

entre uma função de influência $f_\ell(x)$ e a densidade u . Assim cada termo na Eq. (1-1) pode conter a substituição

$$u \rightarrow f_\ell \star u, \quad (1-6)$$

tornando a equação de evolução da densidade populacional uma equação integro-diferencial.

Cada função de influência tem uma forma particular (normalizada), com uma escala de comprimento característica ℓ como parâmetro principal, correspondendo a um raio de ação efetivo. Para simplificar, restringiremos nosso estudo a funções de influência simétricas. Na Fig. 1.3, mostramos funções de influência representativas deste tipo, $f_\ell(y)$, caracterizadas por uma escala de comprimento ℓ .

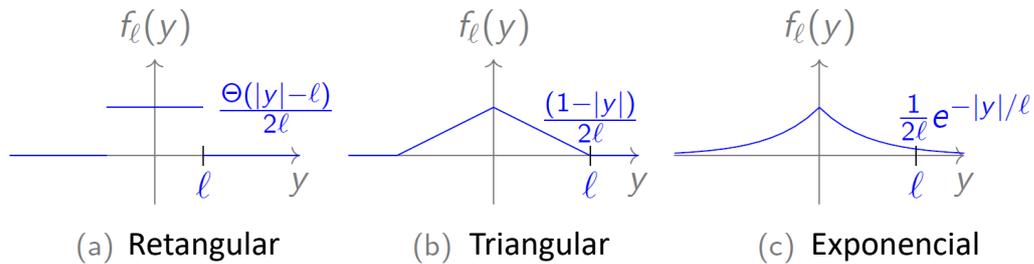


Figura 1.3: Funções de influência típicas $f_\ell(y)$, com escala de interação ℓ .

Cada processo não local pode estar associado a uma forma específica da função de influência, \mathcal{D} , \mathcal{G} , \mathcal{C} , que correspondem à difusão, ao crescimento e à competição, respectivamente, com as respectivas escalas $\ell = d$, g e c , que para simplificar a notação serão omitidas como subíndices das respectivas funções de influência. Em todos os casos, as funções f são normalizadas e, quando $\ell \rightarrow 0$, $f(x)$ tende a uma delta de Dirac $\delta(x)$. Modelos não locais têm sido aplicados em diferentes contextos e, particularmente, descrevem razoavelmente, por exemplo, os padrões de vegetação observados em regiões semiáridas [20, 6, 23].

1.2

Formação de padrões

A não localidade introduz escalas características que podem governar a formação de padrões na distribuição de uma população [24]. Em particular, a não localidade na competição pode produzir oscilações espaciais cujo comprimento de onda característico é governado pelo alcance das interações competitivas intra-espécie [25, 26, 27].

Como exemplo, consideremos a seguinte forma particular não local da equação de FKPP (1-4)

$$\partial_t u = D\partial_{xx}u + u - u\mathcal{C} \star u. \quad (1-7)$$

Esta equação possui uma uma solução estacionária homogênea não trivial $u = u_0 = 1$. Para investigar a estabilidade das soluções não homogêneas, consideramos uma pequena perturbação em torno do estado homogêneo do tipo

$$u(x, t) = u_0 + \epsilon(x, t), \quad (1-8)$$

onde $|\epsilon(x, t)| \ll u_0$. Substituindo a Eq. (1-8) na Eq. (1-7), desprezando termos de ordem superior em ϵ , obtemos

$$\partial_t \epsilon(x, t) = D\partial_{xx}\epsilon(x, t) - [\mathcal{C} \star \epsilon](x, t), \quad (1-9)$$

e finalmente aplicando a transformada de Fourier, obtemos

$$\partial_t \tilde{\epsilon}(k, t) = \underbrace{[-Dk^2 - \tilde{\mathcal{C}}(k)]}_{\lambda(k)} \tilde{\epsilon}(k, t), \quad (1-10)$$

onde

$$\tilde{f}(k) = \int_{-\infty}^{\infty} f(x) \exp(-ikx) dx \quad (1-11)$$

é a transformada de Fourier de uma dada função $f(x)$. Para o caso local, $f(x)$ é a delta de Dirac e, portanto, $\tilde{f}(k) = 1$.

O termo entre colchetes na Eq. (1-10), fornece a relação de dispersão, ou expressão para a taxa de crescimento do modo k ,

$$\lambda(k) = -Dk^2 - \tilde{\mathcal{C}}(k). \quad (1-12)$$

Portanto é relevante conhecer a transformada de Fourier da função de influência para saber se o estado homogêneo é estável ($\lambda(k) < 0$, para todo k) ou se uma perturbação com número de onda k pode crescer.

As transformadas de Fourier das funções mostradas na Fig. 1.3 são representadas na Fig. 1.4 e as respectivas taxas de crescimento modal $\lambda(k)$ na Fig. 1.5, para $D = 0$ (que é o caso mais favorável para formar padrões e que corresponde a uma simples troca de sinal do \tilde{f} , linhas contínuas) e um caso com $D > 0$ para comparação (linhas tracejadas).

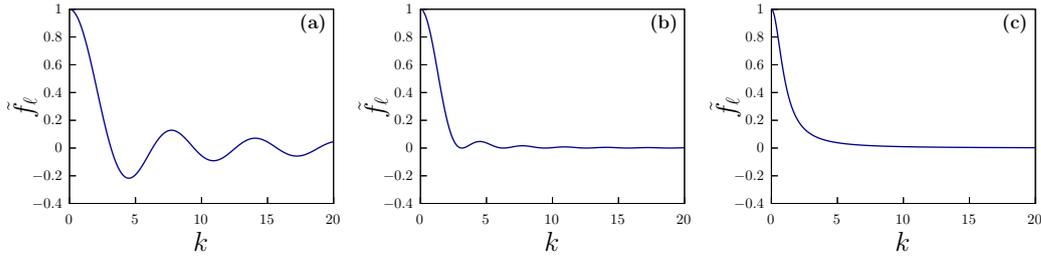


Figura 1.4: Transformadas de Fourier das funções de influência mostradas na Fig. 1.3, sendo $\ell = 1$.

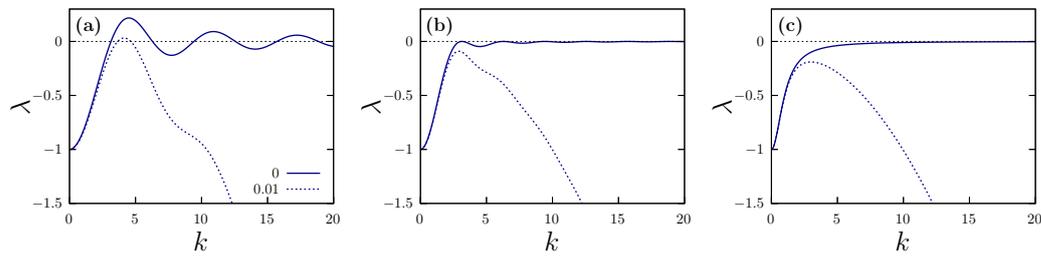


Figura 1.5: Taxa de crescimento modal $\lambda(k)$ correspondente às funções de influência mostradas na Fig. 1.3, sendo $\ell = 1$, para $D = 0$ (linhas cheias) e $D = 0.01$ (tracejadas).

Note que o caso $D = 0$ é com efeito o mais favorável para o aparecimento de um pico com $\lambda(k^*) > 0$ em $k^* > 0$. Note também que no caso triangular, apesar de apresentar oscilações na sua transformada, essas oscilações não mudam de sinal, portanto é um caso marginal dentro da família de funções que será descrita a seguir.

Para produzir a desestabilização do estado homogêneo, e consequentemente os padrões espaciais, $\lambda(k)$ deve assumir valores positivos com modo dominante k^* , onde $\lambda(k^*)$ é máximo [15]. A desestabilização produz uma oscilação espacial com comprimento característico $\Lambda = 2\pi/k^*$. Esse modo cresce mais rápido nos instantes iniciais, como previsto pela análise linear.

Note que a componente difusiva tende a estabilizar o estado homogêneo e que $\tilde{\mathcal{C}}(k)$ não pode ter comportamento monotônico, para produzir um máximo global de $\lambda(k)$ em $0 < k^* < \infty$, o que implica certo formato da função de influência tal que tenha o comportamento apropriado no espaço de Fourier.

Para a família das exponenciais esticadas,

$$\mathcal{C}(x) \sim \exp(-|x|^\alpha), \quad (1-13)$$

surtem oscilações espaciais desde que $\alpha > 2$, como foi mostrado anteriormente [10]. Como caso particular desta família, a exponencial ($\alpha = 1$, e caso (c) das figuras) tem transformada de Fourier

$$\tilde{\mathcal{C}}(k) \propto \frac{1}{1 + (kc)^2}, \quad (1-14)$$

que decai monotonicamente para $k > 0$, portanto não pode provocar padrões. O mesmo comportamento apresenta o caso marginal da Gaussiana ($\alpha = 2$) cuja transformada também é Gaussiana.

Se $\mathcal{C}(x)$ pertence à família de q -exponenciais, isto é,

$$\mathcal{C}(x) \sim [1 - (1 - q)|x|/c]_+^{1/(1-q)}, \quad (1-15)$$

onde q e c controlam a forma e a escala da função de influência, respectivamente, e o subscrito “+” indica que $[z]_+ = z$, se $z > 0$, ou $[z]_+ = 0$, caso contrário. Desta família, as formas subtriangulares, ($q < 0$) são o bastante para a emergência de padrões espaciais [13]. Note no painel (b) das figuras que o caso triangular é o caso marginal dessa família de funções. As formas triangular e subtriangulares com suas respectivas transformadas de Fourier são mostradas na Fig. 1.6.

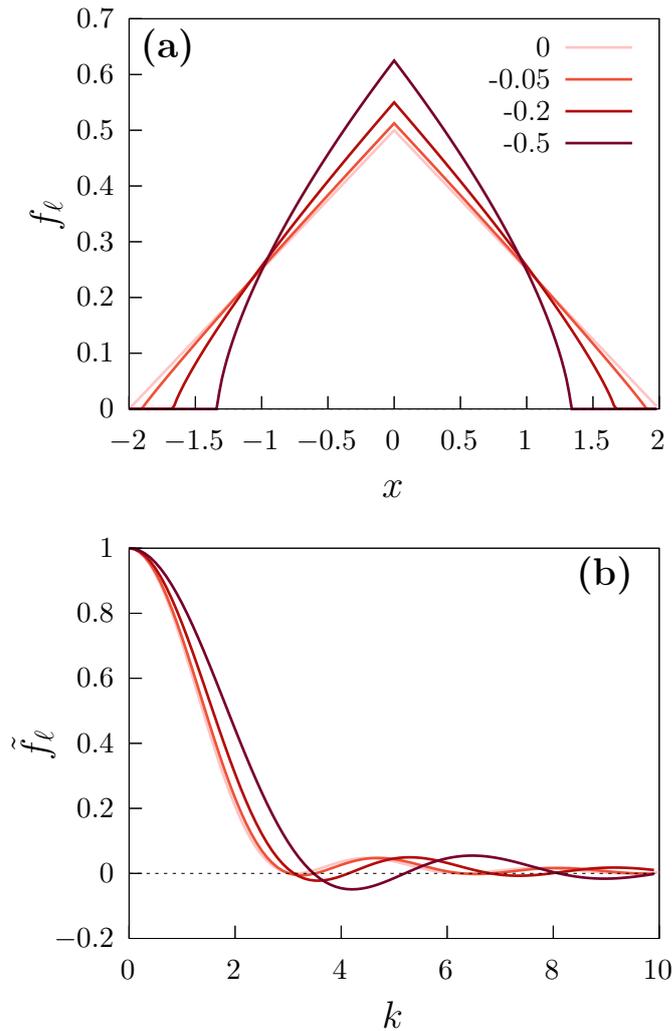


Figura 1.6: Funções de influência para diferentes parâmetros q mostrados na legenda, com as formas triangular ($q = 0$) e subtriangulares ($q < 0$) e suas respectivas transformadas de Fourier.

Neste trabalho consideramos funções de influência definidas positivas, entretanto cabe destacar que também podem ser observadas funções que mudam de sinal, como no experimento de Nakamasu *et. al* [28], em que a taxa de crescimento das células de pigmentos da pele do peixe-zebra é influenciado de forma oposta pelas células vizinhas e pelas mais distantes [29]. No contexto de vegetação, este tipo de função de influência permite modelar a facilitação a curto alcance, em que o crescimento acontece em uma escala proporcional ao tamanho das copas das árvores, e a competição a longo alcance, que ocorre de acordo com a extensão das raízes [30]. Na Fig. 1.7 comparamos as transformadas de Fourier de uma função de influência compacta (representada pela linha clara) com a de uma função de influência que muda de sinal (linha escura) e observamos que não existe um impacto significativo no caráter das oscilações no espaço de Fourier.

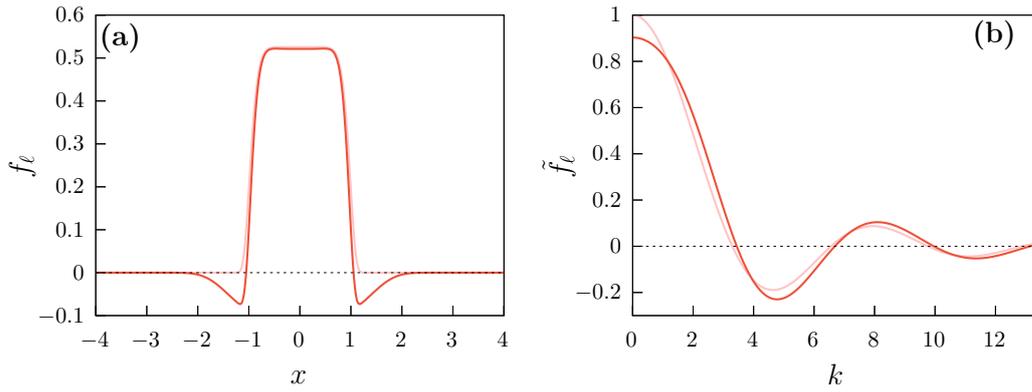


Figura 1.7: Comparação entre as funções de influência representadas em (a) e dadas por $f_\ell(x) = \exp(-x^{10})/N$ (linha clara) e $f_\ell = [\exp(-x^{10}) - \exp(-x^4)]/N$ (linha escura) onde N é um coeficiente de normalização. Em (b) são mostradas as suas respectivas transformadas de Fourier.

Em geral, no caso de uma função de interação suficientemente compacta a taxa λ não é definida positiva, o que permite que λ mude de sinal e apareçam máximos com valor positivo, fornecendo o modo k^* .

A função de influência retangular (caso (a) nas figuras) tem transformada de Fourier

$$\tilde{C}(k) \propto \text{sinc}(k c) \equiv \frac{\sin(kc)}{k c}, \quad (1-16)$$

a qual oscila com amortecimento no espaço de Fourier e pode alternadamente assumir valores positivos e negativos, dependendo da escala c . Dado que esta forma é simples e favorece a formação padrões é a que mais será utilizada como paradigma.

1.3

Heterogeneidades espaciais e dependência da densidade

Em sistemas biológicos, os fatores ambientais sofrem variações no espaço e no tempo [31, 32] que interferem naturalmente nos padrões espaciais, pois controlam as taxas dos processos biológicos [33, 34].

Taxa de crescimento não homogênea

Uma paisagem constituída por domínios caracterizados por diferentes taxas de crescimento, pode se refletir em padrões da densidade da população, como ocorre no caso da vegetação [35, 36, 37, 38]. Além disso, a heterogeneidade da taxa de crescimento pode induzir a formação de padrões [13], em condições nas quais não ocorreria em meios homogêneos. Os efeitos podem ser observados em escalas ecológicas na natureza, bem como experimentalmente em laboratório, como em experimentos com bactérias [4]. As mudanças nas condições ambientais podem ser suaves ou bruscas. Esse último tipo de mudança pode ser encontrado, por exemplo, na interface entre florestas e pastagens [32], nos limites de oásis [31], onde há um claro contraste na taxa de crescimento. Nesses casos, a taxa de crescimento G constante deve ser substituída por uma função com dependência espacial, $G \rightarrow r(x)$.

Em um cenário de refúgio, ou seja, onde existe uma região viável rodeada de uma menos favorável, como um abrigo, escudo, máscara, ilha, oásis, etc., que fornece um ambiente protegido para a sobrevivências dos indivíduos contra condições desfavoráveis, a taxa de crescimento pode ser escrita, no caso unidimensional, como [3, 13]

$$r(x) = r_{in} + (r_{out} - r_{in})\Theta(|x| - L/2), \quad (1-17)$$

onde r_{in} é a taxa de reprodução no interior do refúgio, r_{out} a taxa fora, e Θ é a função degrau de Heaviside (ver Fig. 1.8). Essas condições podem ser reproduzidas experimentalmente em laboratório [4] por meio de uma máscara que protege uma colônia de bactérias da radiação UV.

A sobrevivência num refúgio depende de seu tamanho [3, 4, 37]. É conhecido que o tamanho crítico de um refúgio, para a sobrevivência da população, depende dos coeficientes de crescimento e difusão, tanto dentro quanto fora do refúgio. Por exemplo, quando se consideram formas binárias descontínuas da taxa $r(x)$ como no caso representado pela Eq. (1-17) [39, 40, 41, 42], o tamanho crítico de sobrevivência para um coeficiente de difusão D é [37]

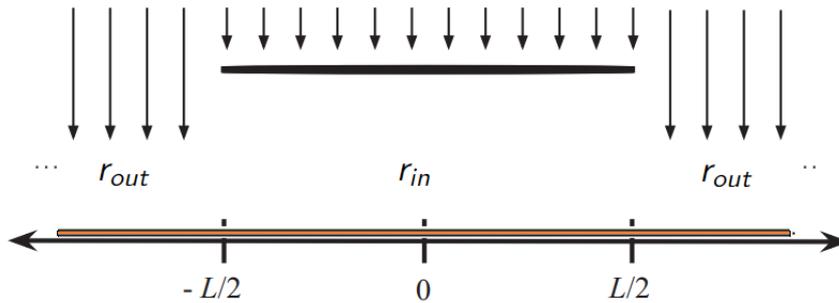


Figura 1.8: Representação pictórica da taxa de reprodução com dependência espacial, dada pela Eq. 1-17 extraída da Ref. [3] e adaptada.

$$L_c = 2\sqrt{\frac{D}{r_{in}}} \arctan\left(\sqrt{\frac{r_{out}}{r_{in}}}\right), \quad (1-18)$$

que resulta das condições de continuidade na interface quando a densidade é baixa. O tamanho do refúgio não só influencia na sobrevivência, mas pode interferir no surgimento das oscilações espaciais [13] desde que $L \gg L_c$.

A taxa de crescimento $r(u)$, além de estar associada a regiões do espaço, pode ser dependente da densidade da população. Por exemplo, relacionada ao efeito Allee [43], a taxa de reprodução per capita se anula no limite de densidade populacional baixa. Mas também há casos em que a reprodução é favorecida quando a densidade é baixa, devido às ausências das desvantagens que seriam causadas pela superpopulação [44, 45]. Considerando este exemplo, a taxa de crescimento pode ser do tipo

$$r(u) \sim u^\mu, \quad (1-19)$$

com $\mu > 0$. Para $\mu > 1$, r vai para zero à medida que a densidade tende a zero, o que significa que a população está perdendo sua capacidade de sobreviver quando menos indivíduos vivem no habitat. Por outro lado, quando $\mu < 1$, a população responde a baixas densidades aumentando sua taxa de crescimento, que funciona como um mecanismo regulador para a sobrevivência, evitando a extinção. Essa característica está presente, por exemplo, na dinâmica parasitária, onde a taxa de reprodução aumenta em baixa densidade [44]. Isso porque, quanto menor a densidade populacional, maior o tamanho do verme fêmea, produzindo mais ovos [44]. Vale lembrar que a lei de potência provoca crescimento exponencial da densidade quando $\mu = 1$, sub-exponencial ($\mu < 1$) ou divergente em tempos finitos ($\mu > 1$). Além da sobrevivência de espécies [39], a taxa de crescimento com dependência na densidade interfere na forma dos padrões podendo contribuir para a fragmentação [46].

Difusividade não homogênea

Com relação à difusividade, tipicamente se considera que a difusão é normal com coeficiente constante, no entanto, em ambientes reais, não apenas a taxa de crescimento, mas a difusividade também pode ser heterogênea. Por exemplo, em suspensões ativas onde o movimento é influenciado por gradientes de nutrientes [47], ou devido a características estruturais do meio ambiente, como o movimento de bactérias em meios porosos [48, 49]. Além disso, a difusão pode depender da densidade populacional como uma reação [50] que os indivíduos manifestam, por exemplo, em resposta à superlotação ou rarefação de uma população, favorecendo, ou não, o movimento aleatório dentre outros indivíduos [4, 7, 24, 51, 52, 53, 54, 55, 56, 57, 58, 59].

A maneira específica como os organismos respondem à concentração depende de várias condições e varia de espécie para espécie [24, 56, 57, 58]. Por exemplo, em populações de gafanhotos, o coeficiente de difusão é aumentado em altas densidades, onde os encontros entre indivíduos são mais frequentes, mas em outras espécies, isso ocorre em baixas densidades [24]. Em qualquer caso, a dependência do estado pode realimentar, mitigar ou reforçar a formação de padrões. Este cenário nos motiva a investigar o possível impacto que, principalmente, a difusividade dependente da densidade pode ter na organização espacial de uma população em um refúgio, cuja dinâmica é descrita por uma equação FKPP não local generalizada. Isso pode trazer o entendimento, por exemplo, em observações feitas em experimentos com bactérias [4], onde resultados intrigantes não podem ser explicados considerando apenas a forma simples da equação FKPP não local.

1.4

Metodologia numérica

As equações integro-diferenciais que descrevem a dinâmica populacional foram integradas usando um método de Euler padrão [60] centrado no espaço e progressivo no tempo de primeira ordem, com incrementos Δx e Δt apropriados para a estabilidade e convergência das soluções, isto é, satisfazendo a $Ddt/dx^2 < 1/2$. As condições de contorno são periódicas, em uma grade muito maior que larguras características do sistema, como o comprimento de onda dos padrões ou o tamanho do refúgio, segundo o caso. As integrais que representam a convolução foram calculadas usando o método do trapézio. Como densidade inicial, consideramos uma densidade homogênea mais pequenas flutuações aleatórias, ou seja, $u(x, t = 0) \simeq u_0 + \xi(x)$, sendo u_0 a solução homogênea na região relevante e ξ uma variável não correlacionada, uniformemente distribuída de amplitude muito menor que u_0 . Os resultados numéricos serão complementados por considerações analíticas baseadas na análise de estabilidade linear.

1.5

O que será apresentado

No segundo capítulo, veremos que, apesar da competição espacialmente estendida (não local) ser o principal componente que produz oscilações espaciais auto-organizadas, a não localidade de outros processos pode intervir construtiva ou destrutivamente, dependendo da forma das funções de influência. Em particular a difusão não linear que tipicamente tem um papel homogeneizador pode facilitar a formação de padrões quando é não local. Também veremos que quando os coeficientes que regulam os processos são não lineares, dependendo da densidade, a interferência pode ser intensificada e a não localidade do processo de reprodução é relevante.

No terceiro capítulo, com o objetivo de investigar os efeitos da difusão heterogênea na organização espacial de populações em ambientes em que existe um refúgio, focamos em duas formas funcionais da difusividade dependente do estado, ou seja, decaimento ou aumento com a densidade populacional, refletindo maior mobilidade em resposta à rarefação e superlotação, respectivamente. Para isso, as dependências exponenciais são estudadas como paradigma. Para comparação, desacoplando a difusividade da densidade populacional, também analisamos o efeito da dependência do espaço onde os coeficientes de difusão diferem no interior e no exterior do refúgio.

2

Interferência na formação de padrões

Como vimos na Introdução, os mecanismos que regulam os processos elementares podem ser estendidos espacialmente. A não localidade pode estar associada à interação entre indivíduos dentro de um certo alcance ou ao efeito de mediadores. Cada processo não local introduz suas próprias escalas espaciais, o que pode levar a fenômenos de interferência. Neste capítulo, focamos em entender como as escalas associadas a cada processo contribuem para o surgimento de oscilações espaciais com certo comprimento de onda e como as diferentes escalas interagem entre si, reforçando ou destruindo padrões espaciais.

Mostraremos, por exemplo, que a difusão e o crescimento podem favorecer ou impedir o efeito da competição não local no surgimento de estruturas espaciais da densidade populacional. Além da não localidade estudaremos o impacto da não linearidade dos processos elementares.

Para isso, usaremos como modelo inicial uma versão generalizada da equação de FKPP não local, que será descrita na próxima seção.

2.1

Modelo

Levando em conta as considerações da introdução, a competição pode ser não local substituindo

$$[u(x, t)]^2 \longrightarrow u(x, t) [\mathcal{C} \star u](x, t), \quad (2-1)$$

onde \mathcal{C} é a função de influência da competição.

Além da competição, a não localidade pode ser associada ao processo de reprodução [61], de mesmo modo que no caso anterior

$$u(x, t) \longrightarrow [\mathcal{G} \star u](x, t), \quad (2-2)$$

onde \mathcal{G} é a função de influência do crescimento.

Por último, também o Laplaciano, que governa o processo difusivo, pode ser generalizado, por exemplo segundo [5, 62, 63, 64, 65]

$$\nabla^2 u(x, t) \longrightarrow ([\mathcal{D} \star u](x, t) - u(x, t)), \quad (2-3)$$

onde \mathcal{D} é a função de acoplamento espacial da dispersão. A integração sobre x' na expressão da convolução leva em conta o deslocamento de indivíduos de um ponto x para outro ponto x' . Um exemplo de difusão não local é a dispersão

de uma semente pelo vento [6]. A generalização feita se torna mais clara se expandirmos a convolução em série de Taylor

$$\begin{aligned} \mathcal{D} \star u &= \int_{-\infty}^{\infty} \mathcal{D}(x-x')u(x',t)dx' \\ &= \int \mathcal{D}(y)[u(x,t) - y\partial_x u(x,t) + \frac{y^2}{2}\partial_{xx}u(x,t) + \dots]dy \\ &= u(x,t) + \frac{\mu_2}{2}\partial_{xx}u(x,t) + \dots, \end{aligned} \quad (2-4)$$

onde μ_2 é o segundo momento da função de influência \mathcal{D} , levando em conta que esta é normalizada, simétrica e positiva definida. Isolando o termo da derivada segunda, chegamos em primeira aproximação à expressão (2-3). Finalmente, reunindo todos os termos não locais, obtemos a seguinte generalização não local da equação de FKPP [66]

$$\partial_t u(x,t) = D([\mathcal{D} \star u] - u(x,t)) + G[\mathcal{G} \star u](x,t) - Cu(x,t)[\mathcal{C} \star u](x,t), \quad (2-5)$$

onde os coeficientes D , G e C são constantes positivas. Cabe mencionar que uma generalização com não localidade na competição e no crescimento já foi considerada antes na literatura [61], mas sendo local na dispersão, o que impede ver alguns efeitos que apresentaremos. No limite de dispersão de curto alcance e interações locais ($\mathcal{D}, \mathcal{G}, \mathcal{C} \rightarrow \delta(x)$), recuperamos o clássico FKPP.

2.2 Análise de estabilidade linear

A equação de FKPP (2-5) possui uma solução estacionária homogênea $u = u_0 = G/C$, que é estável, enquanto que a solução nula é instável. Para investigar a estabilidade da solução não homogênea, consideramos uma pequena perturbação $\epsilon(x,t)$ em torno do estado homogêneo e seguimos o procedimento mostrado na Introdução para um caso particular, obtendo

$$\partial_t \epsilon(x,t) = D([\mathcal{D} \star \epsilon](x,t) - 1) + G(-\epsilon + [\mathcal{G} \star \epsilon](x,t) - [\mathcal{C} \star \epsilon](x,t)), \quad (2-6)$$

onde usamos $C = G$, e portanto $u_0 = 1$.

Aplicando a transformada de Fourier, obtemos

$$\partial_t \tilde{\epsilon}(k,t) = \underbrace{[D(\tilde{\mathcal{D}}(k) - 1) + G(\tilde{\mathcal{G}}(k) - 1 - \tilde{\mathcal{C}}(k))]}_{\lambda(k)} \tilde{\epsilon}(k,t), \quad (2-7)$$

lembrando que $\tilde{f}(k) = \int_{-\infty}^{\infty} f(x) \exp(-ikx) dx$ é a transformada de Fourier de uma dada função de influência $f(x)$, e para o caso local, $f(x)$ é a delta de Dirac e $\tilde{f}(k) = 1$.

O termo entre colchetes fornece a expressão para a taxa de crescimento do modo k

$$\lambda(k) = \underbrace{D(\tilde{D}(k) - 1)}_{\lambda_d} + \underbrace{G\tilde{G}(k)}_{\lambda_g} + \underbrace{-G(1 + \tilde{C}(k))}_{\lambda_c}. \quad (2-8)$$

Os termos λ_d , λ_g e λ_c correspondem à difusão, reprodução e competição, respectivamente.

Para produzir a desestabilização do estado homogêneo, e conseqüentemente os padrões espaciais, $\lambda(k)$ deve assumir valores positivos com modo dominante k^* onde $\lambda(k^*)$ é máximo [15]. A desestabilização produz uma oscilação espacial com comprimento característico $\Lambda = 2\pi/k^*$. Esse modo cresce mais rápido nos instantes iniciais, como previsto pela análise linear, e observamos que também domina para longos tempos.

A componente λ_c tem sinal negativo, o que pode contribuir com um máximo fora da origem e portanto é a principal responsável pela formação de padrões. Entretanto para isso, como vimos na Introdução, $\lambda_c(k)$ não pode ter comportamento monotônico, o que implica certo formato da função de influência tal que tenha o comportamento apropriado no espaço de Fourier, como vimos na Seção 1.1 da Introdução.

Supondo que apenas a competição é não local na Eq. (2-5), é conhecido que estruturas periódicas podem surgir se a função de influência \mathcal{C} é suficientemente compacta.

Na próxima seção mostraremos a contribuição de cada processo na formação de padrões.

2.2.1

Contribuição dos diferentes termos de $\lambda(k)$

Utilizaremos diferentes formatos para as funções de influência, com alcances $\ell = d, g$ e c para os processos de difusão, reprodução e competição, respectivamente.

Começemos a nossa análise considerando a interação entre as escalas de competição e difusão. Para o processo de crescimento, vamos assumir $g \rightarrow 0$, resultando na forma local desse processo, para evitar qualquer efeito adicional (então $\tilde{G} = 1$). Combinaremos as funções de influência retangulares e exponenciais.

Primeiro, consideremos que a competição \mathcal{C} é exponencial enquanto a função de difusão \mathcal{D} é retangular. Em cada painel da Fig. 2.1 é escolhido um valor diferente da escala da difusão: $d = 0.2$ em (a) e $d = 2$ em (b). Plotamos a resultante λ (linha sólida) e as componentes λ_d e $\lambda_c + \lambda_g$, sendo ($\lambda_c + \lambda_g = \lambda_c + G = -G\tilde{\mathcal{C}}$ no caso da figura).

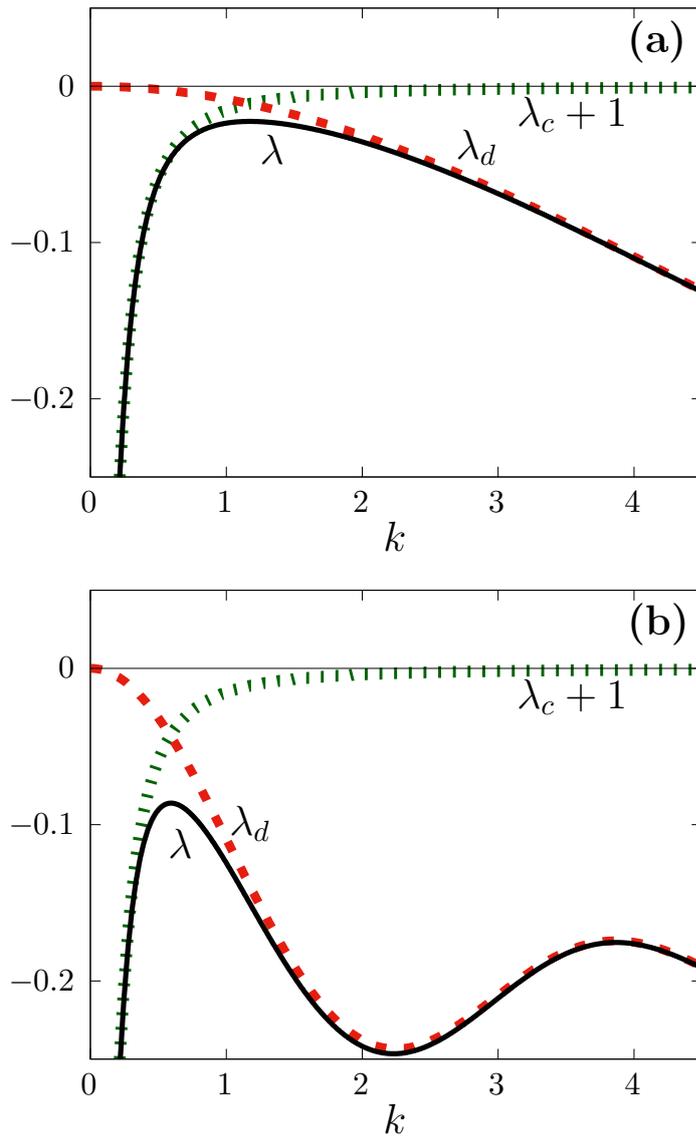


Figura 2.1: Análise de interferência de acordo com a Eq. (1-12) para \mathcal{D} retangular, \mathcal{C} exponencial, com (a) $d = 0.2$, (b) $d = 2.0$. Os parâmetros fixos são $c = 18$, $D = 0.2$, $C = G = 1$.

Note que ambas contribuições são negativas, não permitindo o aparecimento de um modo dominante efetivo. Como a transformada de Fourier da função exponencial é uma função Lorentziana, $\tilde{C}(k) = 1/(1 + k^2c^2)$, é monotônica e $\lambda_c + \lambda_g = -G\tilde{C}$ tem contribuição negativa. A função retangular é localizada mas aparece na difusão que é sempre negativa. Portanto, resulta λ negativa para todo k , apesar de apresentar um máximo. O aumento da escala de influência da difusão, d , desloca o máximo de λ e o torna ainda mais negativo. Portanto, o estado homogêneo é sempre estável, para qualquer escala c e não emergem padrões espaciais.

Na Fig. 2.2, o formato de cada função de influência é trocado, sendo agora a não localidade da competição dada pela forma retangular (mais compacta que a exponencial). Consideramos duas escalas da difusão $d = 0.3$ (a) e $d = 8$ (b).

Neste caso, é o processo de competição o que tem associada uma função de influência compacta, o que pode permitir o aparecimento de um modo dominante, devido ao caráter oscilatório da sua transformada de Fourier. Em ambos painéis observamos um comportamento sempre destrutivo da componente de difusão, maior quanto maior d , como é esperado, dado que a difusão tende a homogeneizar a distribuição de indivíduos, e mais ainda quanto maior a não localidade. Para d suficientemente pequeno, pode surgir um pico positivo e portanto um modo dominante.

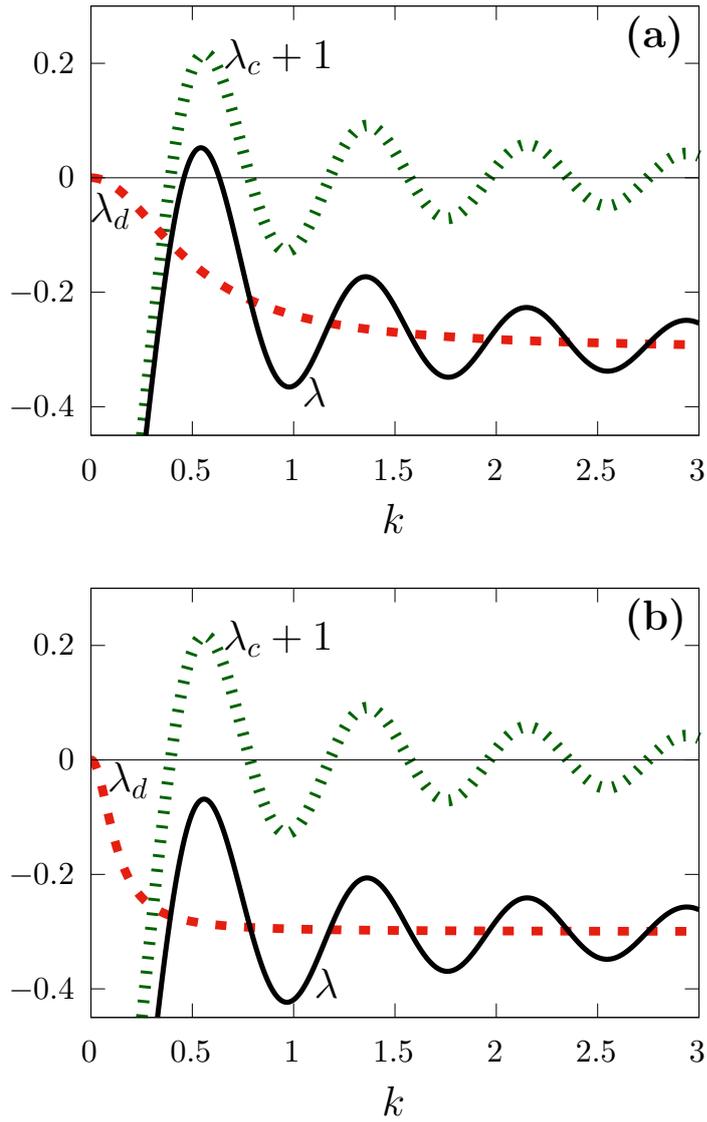


Figura 2.2: Análise de interferência de acordo com a Eq. (1-12) para \mathcal{C} retangular e \mathcal{D} exponencial, para (a) $d = 0.3$ e (b) $d = 8$. Em ambos os casos, o crescimento é local $\tilde{\mathcal{G}}(k) \rightarrow 1$. Os parâmetros fixos são $c = 18$ e $D = 0.2$.

2.3

Resultados

Embora a formação de padrões seja governada pela componente λ_c , os outros termos na Eq. (2-8) podem interferir entre si e com λ_c , deformando a resultante λ , podendo favorecer ou impedir as oscilações no espaço real. Nesta seção mostrarei os nossos resultados sobre a interferência no espaço de Fourier. Estes resultados foram publicados recentemente [66].

2.3.1

Interferência no espaço de Fourier

Para a análise subsequente, iremos adotar funções de influência do tipo retangular, que é constante dentro de uma escala 2ℓ e nula se $|x - x'| > 2\ell$, cuja transformada de Fourier é $\tilde{f}(k) = \text{sinc}(k\ell)$. Como vimos, esta forma compacta favorece a formação de padrões espaciais.

Quando todas as componentes forem retangulares, a Eq. (1-12) se torna

$$\lambda(k) = D(\text{sinc}(kd) - 1) + G \text{sinc}(kg) - G(\text{sinc}(kc) + 1) . \quad (2-9)$$

Note que, diferente dos casos da seção anterior, agora todos os termos apresentam oscilações, o que pode provocar interferência.

Seguindo o mesmo esquema das Fig. 2.1 e 2.2, consideraremos componentes retangulares para a difusão e a competição, enquanto a componente de crescimento é local.

Assim, na Fig. 2.3 representamos as componentes λ_d e $\lambda_g + \lambda_c$ versus k . Note na Fig. 2.3(a), que as oscilações induzidas pela competição e pela difusão estão fora de fase em torno do extremo $k^* \simeq 0.25$, então a interferência é destrutiva abaixando o pico, e a resultante é $\lambda(k^*) < 0$.

Entretanto, a variação de d pode mudar a fase da componente difusiva favorecendo a interferência construtiva ao somar λ_d e λ_c , de modo que resulta $\lambda(k^*) > 0$, como pode ser observado na Fig. 2.3(b).

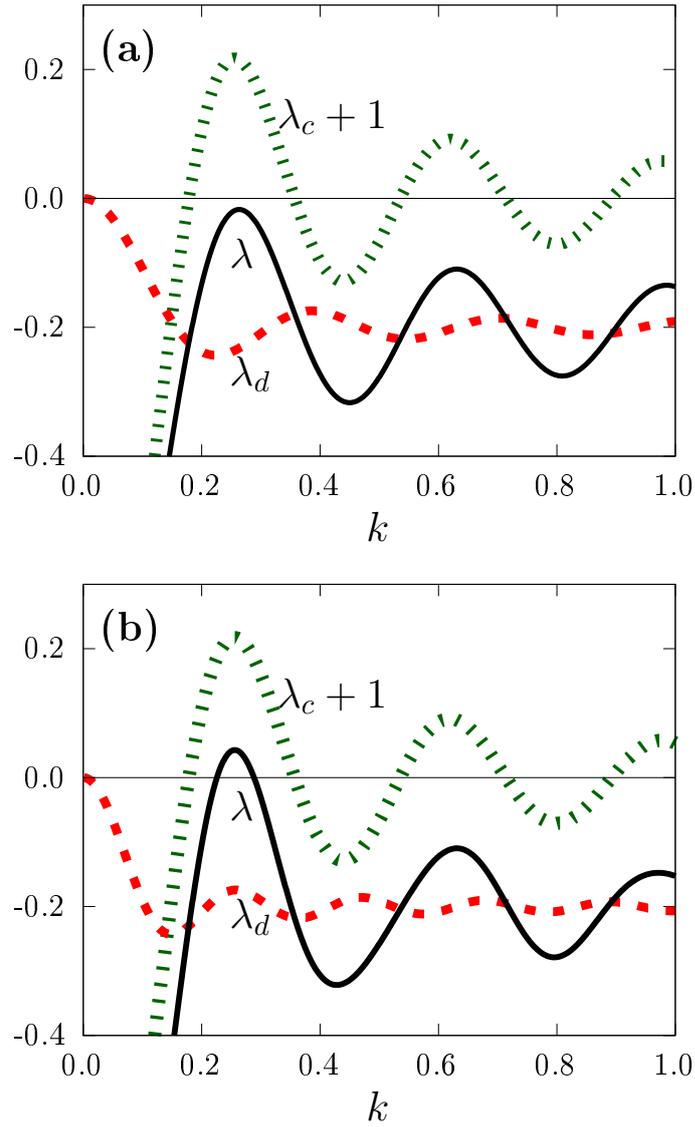


Figura 2.3: Análise de interferência de acordo com a Eq. (1-12) para \mathcal{D} e \mathcal{C} retangulares, enquanto o crescimento é local $\tilde{\mathcal{G}}(k) \rightarrow 1$. Os parâmetros são $d = 0.5$ (a), $d = 2$ (b), $c = 8$ fixo e $D = 0.2$.

Devido às oscilações produzidas no espaço de Fourier pelos diversos processos, a variação da escala d pode produzir efeitos não monotônicos na formação de padrões, ou seja, o deslocamento de fase que ocorre ao aumentar d , pode provocar alternância entre resultados construtivos e destrutivos, como é ilustrado na Fig 2.4, onde plotamos $\lambda(k)$ em (a) e $u(x)$ no estado estacionário em (b). Estes perfis foram obtidos integrando numericamente a Eq. (2-5) para um tamanho de caixa $L = 100$ com condições de contorno periódicas, com

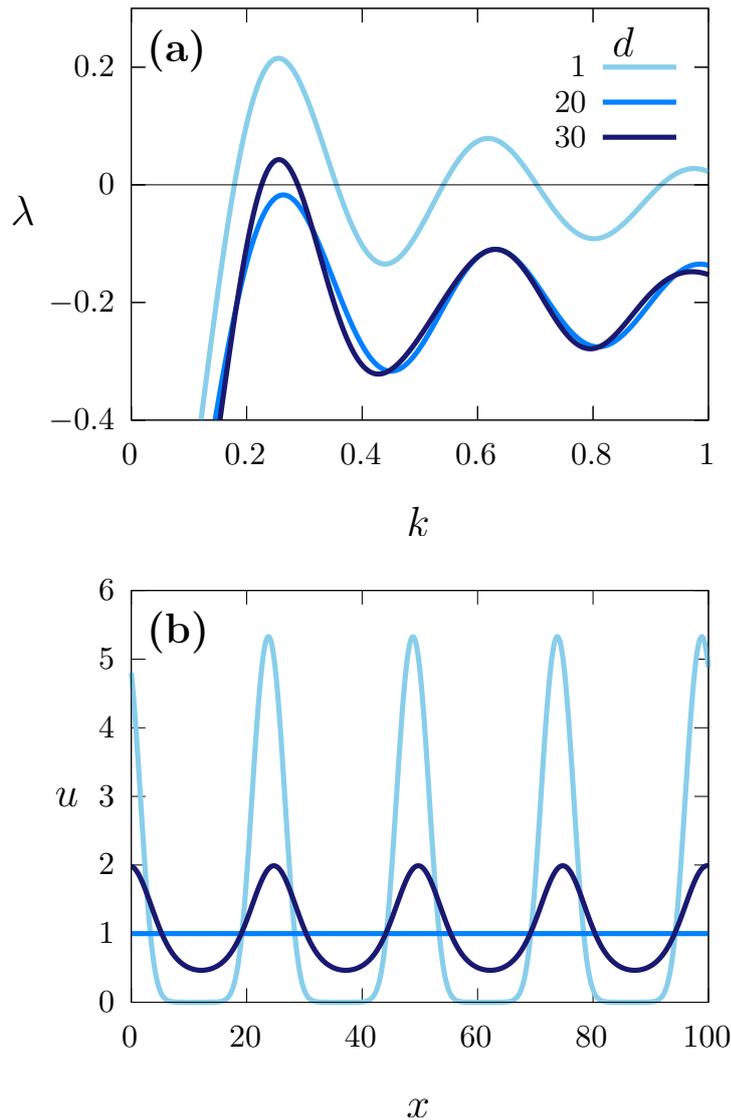


Figura 2.4: (a) Taxa de crescimento $\lambda(k)$ do modo k e (b) perfil de densidade $u(x)$ no estado estacionário, para diferentes valores de d indicados na legenda (quanto mais escuro, maior), com $c = 18$ (as funções de influência da difusão e competição são retangulares, enquanto o crescimento é local, ou seja, $g \rightarrow 0$), com coeficientes $D = 0, 2$ e $G = 1$. Os perfis são resultado de simulações para uma caixa de tamanho $L = 100$ com condições de contorno periódicas, em $t = 100$.

discretização espacial $dx = 0.1$ e passo de tempo $\delta t = 10^{-4}$. Para o intervalo de parâmetros usados (conforme especificado nas legendas das figuras), para $t > 100$, os perfis de densidade permanecem inalterados (mudança relativa menor que 10^{-6}). Nas figuras, a distribuição no estado estacionário foi extraída em $t = 400$. Na primeira seção do apêndice A podemos ver os perfis para o caso em que \mathcal{D} é exponencial.

Note que, para a escala d próxima à localidade ($d = 1$ no gráfico) a interferência é construtiva, produzindo instabilidade no espaço de Fourier e padrões bem definidos no perfil de densidade populacional mostrado na Fig. 2.4(b) (azul claro).

O aumento da escala induz à interferência destrutiva, que leva a alcançar o estado homogêneo, isto é, $\lambda(k^*) < 0$, o que ocorre para $d = 20$ no caso da figura. Entretanto aumentando um pouco mais o alcance d , o pico se desloca e a interferência pode se tornar construtiva novamente ($d = 30$), sendo capaz de promover a instabilidade do estado homogêneo, $\lambda(k^*) > 0$.

O comportamento não monotônico ao variar a escala de difusão se reflete nos perfis de densidade no estado estacionário mostrados na Fig. 2.4(b). Isto contrasta com os casos discutidos na seção 2.2.1, em que a formação de padrões se via monotonicamente prejudicada com o aumento do comprimento característico d da difusão não local.

Para poder identificar o papel das componentes na interferência que ocorre no espaço de Fourier, é importante enfatizar que a contribuição λ_c possui máximo em $k \sim 2\pi/c$, isto é o mínimo da função sinc ($k \simeq 0.255$ no caso da Fig. 2.3), Como existe uma relação entre o modo k e a escala c , esta contribuição atua nos comprimentos de onda dos padrões. Assim, λ_d é construtivo quando seu pico (relacionado com o máximo de $\text{sinc}(x)$ em $x_M/\pi = 2.46, 4.47, 6.47\dots \simeq 2n + 1/2$) coincide com o primeiro pico de λ_c com $d = x_M/(1.43\pi)c$. Por outro lado, é destrutivo quando o mínimo de $\text{sinc}(x)$, correspondente $d = x_m/(1.43\pi)c$, coincide com o primeiro mínimo da componente de competição, onde $x_m/\pi = 1.43, 3.47\dots \simeq 2n - 1/2$. Esse conjunto explica a alternância entre as regiões de instabilidade (bandas laranjas) e estabilidade (bandas lilás) no plano de escalas $d-c$ como é mostrado na Fig. 2.5(a). As linhas correspondem aos picos de $\lambda(k^*)$, obtidos pela relação $d = x_M/(1.43\pi)c$ (linhas sólidas) e vales, dados por $d = x_m/(1.43\pi)c$ (linhas tracejadas).

Para uma análise completa, investigamos a dinâmica não local na componente λ_g . No mapa de calor de $\lambda(k^*)$ mostrado na Fig. 2.6(a) notamos que a não monotonicidade é preservada quando $g > 0$, entretanto a linha reta observada na Fig. 2.5 é distorcida. A não monotonicidade desaparece quando g varia, como é mostrado nos painéis (b) e (c) evidenciando o importante papel da contribuição do crescimento na destruição da instabilidade no espaço de Fourier. Entretanto, a intensidade das regiões lilás varia, sugerindo uma estrutura escondida da escala de competição para a formação de padrões. Isso abre uma discussão sobre quais mecanismos são necessários para recuperar o caráter de não monotonicidade.

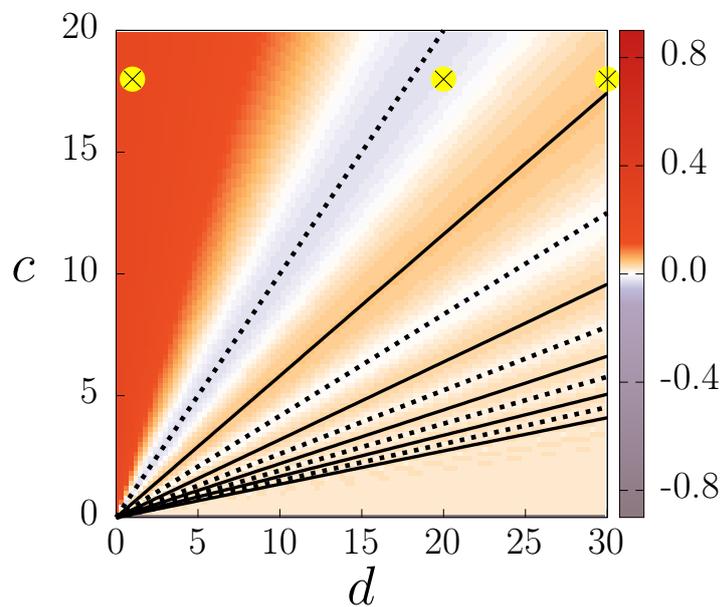


Figura 2.5: Gráfico de calor da taxa máxima de crescimento $\lambda(k^*)$, para as funções de influência retangulares da competição e difusão, enquanto o crescimento é local ($g \rightarrow 0$), com $G = 1$, $D = 0.2$. As linhas retas correspondem aos máximos locais (sólidas) e mínimos (tracejadas), previstas a partir dos extremos da função sinc conforme explicado no texto. Os símbolos \times correspondem aos casos mostrados na Fig. 2.4.

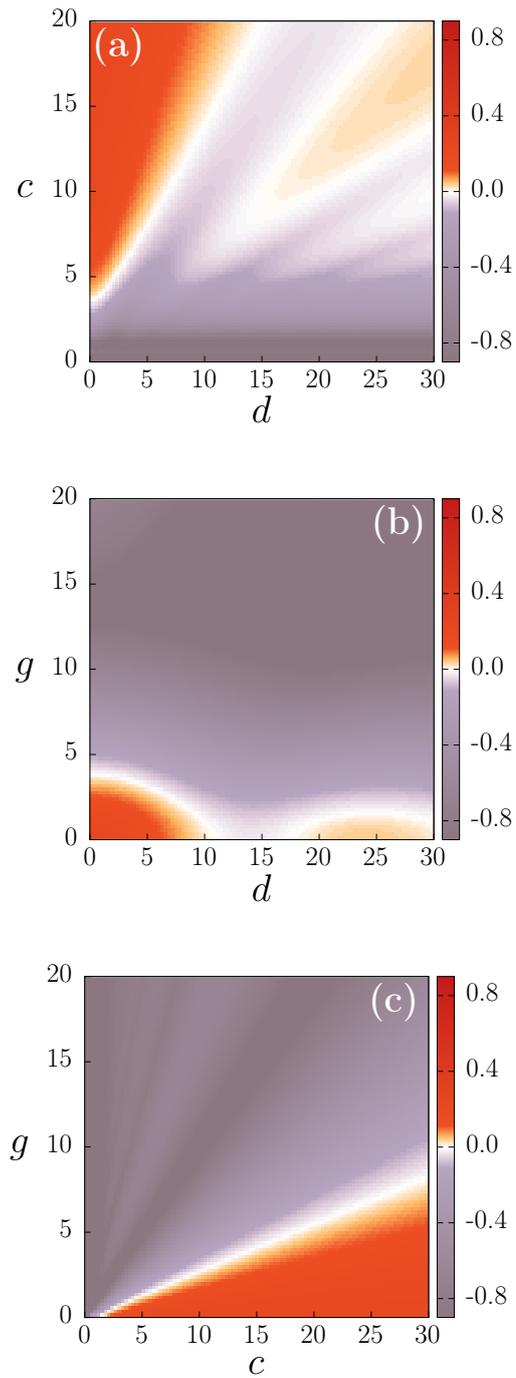


Figura 2.6: Gráficos de calor da taxa máxima de crescimento dos modos $\lambda(k^*)$ em diferentes planos do espaço das três escalas das funções de influência (retangulares), nos planos (a) $d - c$, em $g = 1$, (b) $g - d$, em $c = 14$ (c) $g - c$, em $d = 1$. Os coeficientes de crescimento e difusão são $G = 1$ e $D = 0.2$, respectivamente.

Como ilustrado na Fig. 2.6-c, a variação da escala g pode comprometer a formação de padrões e a alternância de instabilidade. De modo a verificar esses efeitos, plotamos as componentes λ_g , λ_c e sua resultante (ver Fig. 2.7). A contribuição de λ_c para o pico positivo da resultante é possível para menores escalas de crescimento, de modo que $\lambda_g \simeq 1$. Entretanto, o crescimento de g abaixa o pico para valores negativos. O fenômeno de interferência pode aparecer também para a interação entre as componentes λ_g and λ_c , entretanto não é observada alternância de regiões ao variar a escala de crescimento g .

Na Fig. 2.7, observamos que a componente de facilitação λ_g combinada com λ_c também produz um fenômeno de interferência. No entanto, o crescimento não pode produzir a alternância de faixas observada para a difusão. É por isso que esse fenômeno não foi observado na Ref. [61], onde como no caso da figura, apenas o crescimento não local e a competição não local foram considerados.

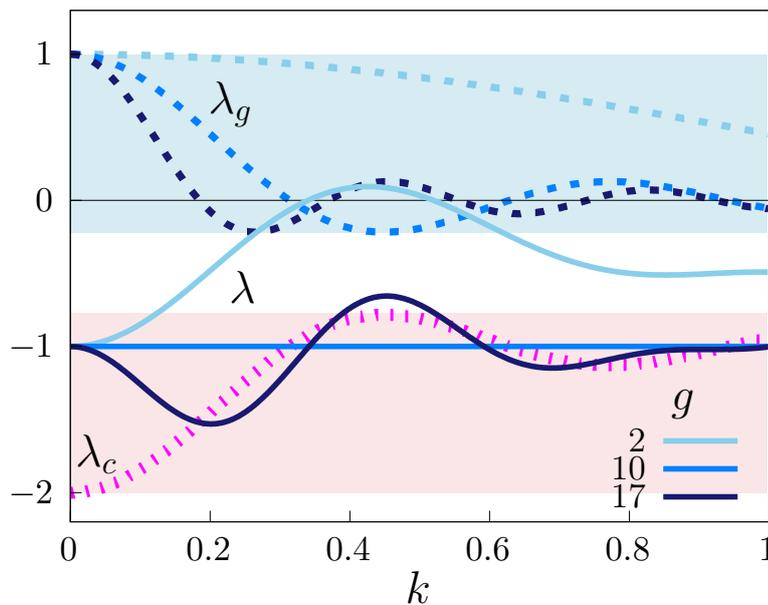


Figura 2.7: Análise de interferência para diferentes escalas g indicadas na legenda, com a escala fixa $c = 10$ (para funções de interação retangulares de crescimento e competição), $D = 0$ e $G = 1$. $\lambda = \lambda_g + \lambda_c$ (linhas sólidas) e componentes λ_g (linhas tracejadas) e λ_c (linha pontilhada) vs. k . As regiões sombreadas destacam a faixa de variação dos componentes λ_g e λ_c .

A amplitude de oscilação da componente de crescimento no intervalo $(-0.217G, G]$ realçada pela região sombreada azul mostrada na Fig. 2.7 reflete na positividade de $\lambda(k^*)$, apesar de $\lambda_g > 0$. Valores positivos de $\lambda(k^*)$ são restritos a escala de crescimento suficientemente pequena ($g \ll c$), favorecendo a interação construtiva com λ_c . Entretanto, a fase é deslocada quando g aumenta e λ é negativo, como por exemplo em $g = 17$.

2.3.2

Impacto de não linearidades na interferência

Estudamos anteriormente os efeitos de interferência causados pela interação entre as componentes de $\lambda(k)$. Enquanto a difusão apresentou um papel importante, contribuindo para produzir domínios intercalados no plano $d - c$ favoráveis e desfavoráveis à formação de padrões, os efeitos da não localidade associada à escala g permaneceram ocultos. Entretanto, pelas variações de intensidade do lilás na figura 2.6-(c) (com raios que saem da origem) é óbvio que existe um efeito de interferência na componente de crescimento, mesmo que o pico permaneça negativo. Ainda que $\lambda(k^*)$ é negativo, o efeito de não monotonicidade causado pela escala g é observado. A questão é verificar qual mecanismo é suficiente para que o processo de reprodução com escala g leve o máximo de $\lambda(k)$ para a superfície, acima do nível zero ($\lambda(k^*) > 0$). Trabalhos anteriores mostraram que isso é possível com a inclusão de um ruído [67]. Estendendo o modelo, iremos explorar a possibilidade de não linearidades serem responsáveis por fazer subir o pico submerso.

Vamos supor agora que as taxas dos processos dependem, não simplesmente da densidade, mas de uma potência dela. Em muitos problemas reais os coeficientes são, de fato, dependentes da densidade e representam mecanismos internos [45, 68, 69, 70, 71, 72] ou a heterogeneidade ambiental [73].

Levando em conta essas considerações, escrevemos a equação de evolução

$$\partial_t u = D \bar{\nabla}^2 u^\nu + G[\mathcal{G} \star u]^\gamma - C u^\alpha [\mathcal{C} \star u]^\beta, \quad (2-10)$$

onde

$$\nabla u^\nu = (\mathcal{D} \star u^\nu - u^\nu) / \nu, \quad (2-11)$$

com $\nu > -1$ é a generalização não linear do Laplaciano não local. O expoente ν controla a reação da difusão não local à densidade, isto é, $\nu < 0$ implica que a difusão decai com a densidade e $\nu > 0$ indica que cresce com u . Os expoentes α , β e γ são positivos, sendo $\gamma < \alpha + \beta$ para bloquear o crescimento ilimitado, generalizando o crescimento logístico.

O procedimento de linearização para a análise de estabilidade consiste em antes atribuir $u_0 = (C/G)^{1/(\alpha+\beta-\gamma)}$, substituir $u(x, t) = u_0 + \epsilon(x, t)$ na Eq. (2-5) e desprezar os termos de ordem superior. Assim, obtemos

$$\lambda(k) = Du_0^{\nu-1}(\mathcal{D} - 1) + G\gamma u_0^{\gamma-1}\tilde{\mathcal{G}} - Cu_0^{\alpha+\beta-1}(\beta\tilde{\mathcal{C}} + \alpha). \quad (2-12)$$

No caso não linear, diferentes valores de u_0 podem levar a resultados qualitativamente diferentes. Entretanto, para ilustrar o efeito em estudo, usamos $u_0 = 1$, obtendo

$$\lambda(k) = \underbrace{D(\tilde{\mathcal{D}} - 1)}_{\lambda_d} + \underbrace{G\gamma\tilde{\mathcal{G}}}_{\lambda_g} - \underbrace{C(\beta\tilde{\mathcal{C}} + \alpha)}_{\lambda_c}. \quad (2-13)$$

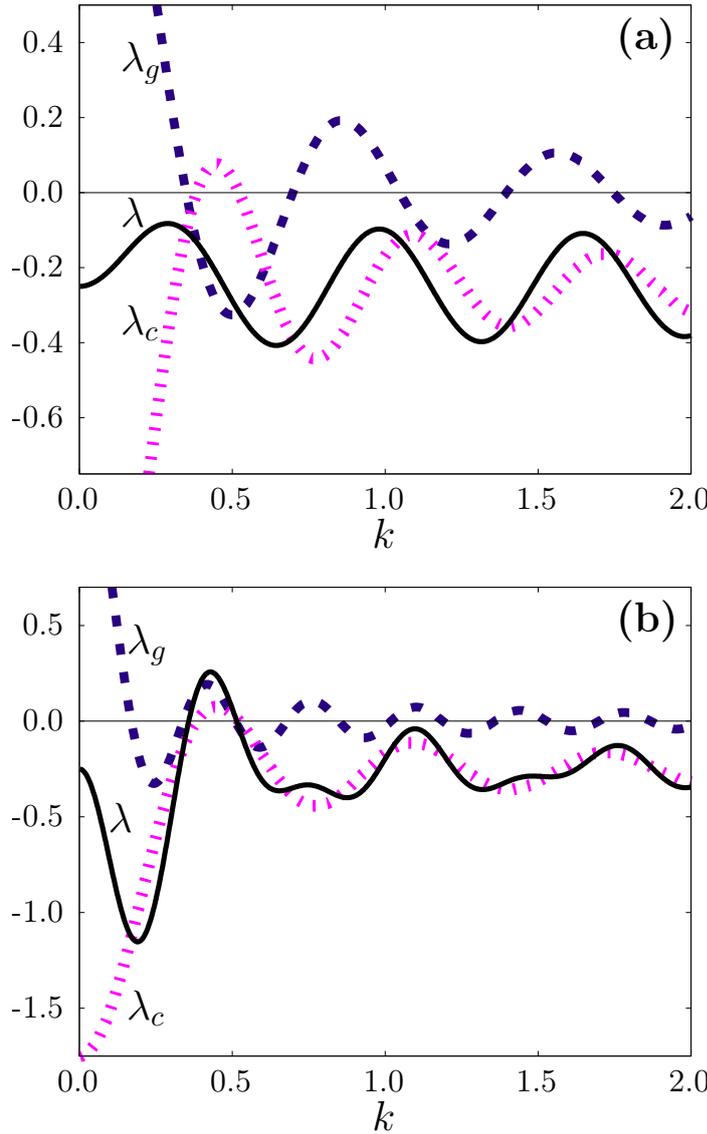


Figura 2.8: Análise de interferência para \mathcal{C} e \mathcal{D} retangulares com (a) $g = 10$ (b) $g = 18.5$, e $c = 10$, com coeficiente $G = 1$, e difusão desprezível com $D = 0$. Note que máximo absoluto de $\lambda(k)$, muda do negativo (a) para o positivo (b) quando a escala g varia, devido aos possíveis papéis destrutivos e construtivos, respectivamente. Além do mais, $u_0 = 1$, e os expoentes são $\alpha = 0.25$ e $\beta = \gamma = 1.5$.

A Eq.(2-13) mostra que os expoentes que caracterizam a não linearidade controlam o impacto das componentes λ_c e λ_g , e permitem que as oscilações da componente de crescimento λ_g interfiram diferentemente do caso linear onde o crescimento e a competição possuem a mesma intensidade G .

O papel de λ_g distinto do caso linear é mostrado na Fig. 2.8, onde o termo difusivo é desconsiderado. Na figura 2.8(a) para $g = 10$ há uma interferência destrutiva e $\lambda(k)$ é negativo, enquanto na Fig. 2.8(b), para $g = 18$, a componente de crescimento contribui construtivamente e surge um pico acima de zero.

Na Fig. 2.9, mostramos os perfis estacionários para valores crescentes do intervalo de facilitação (crescimento). Devido à presença da interferência, vemos uma alternância entre as distribuições da densidade populacional com oscilações espaciais e homogêneas no estado estacionário.

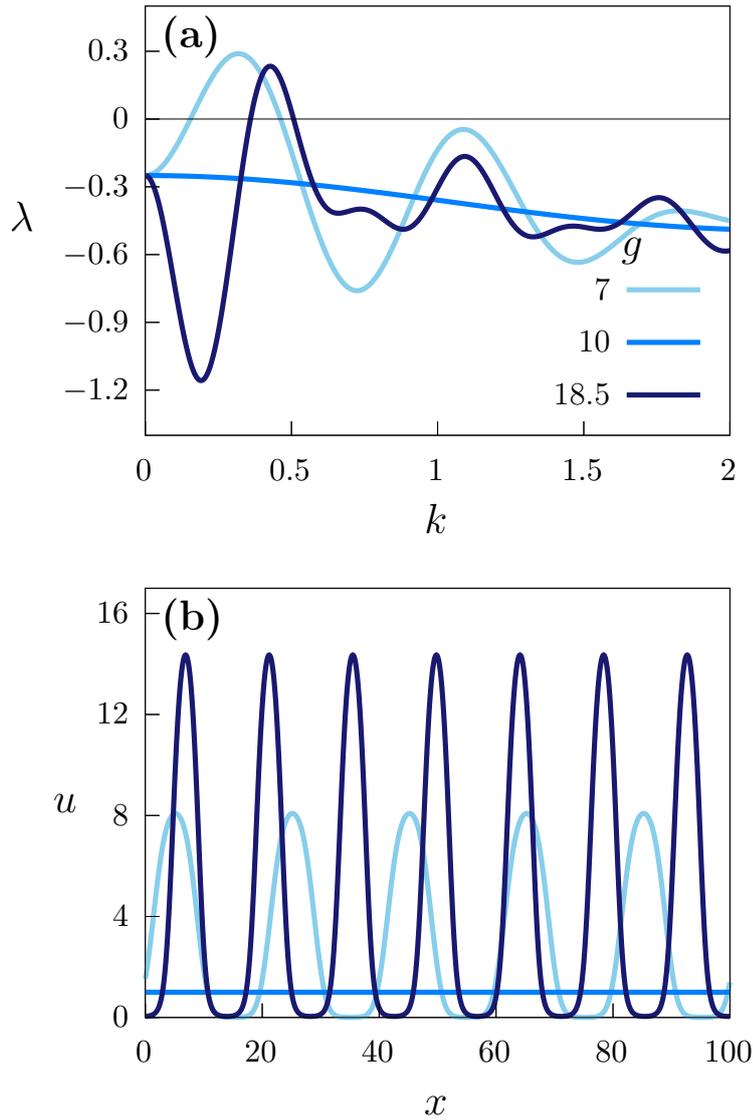


Figura 2.9: (a) Taxa de crescimento $\lambda(k)$ e (b) perfil estacionário de densidade $u(x)$, para diferentes valores de g indicados na legenda (maiores para as cores mais escuras). Os outros parâmetros são $c = 10$, $d = 2$ (todas as funções de influência são retangulares), com coeficientes $G = 1$ e $D = 0.2$. Os perfis são os resultados das simulações para uma caixa de tamanho $L = 100$ com condições periódicas de contorno, em $t = 200$. Expoentes: $\alpha = 0.25$, $\nu = 1$ e $\beta = \gamma = 1.5$. Ademais, $u_0 = 1$, e os expoentes são $\nu = 1$, $\alpha = 0.25$ e $\beta = \gamma = 1.5$.

Adicionalmente, os mapas de calor da Fig. 2.10 fornecem um retrato geral dos diagramas de fases nos planos dos parâmetros que representam o comprimento de alcance das interações.

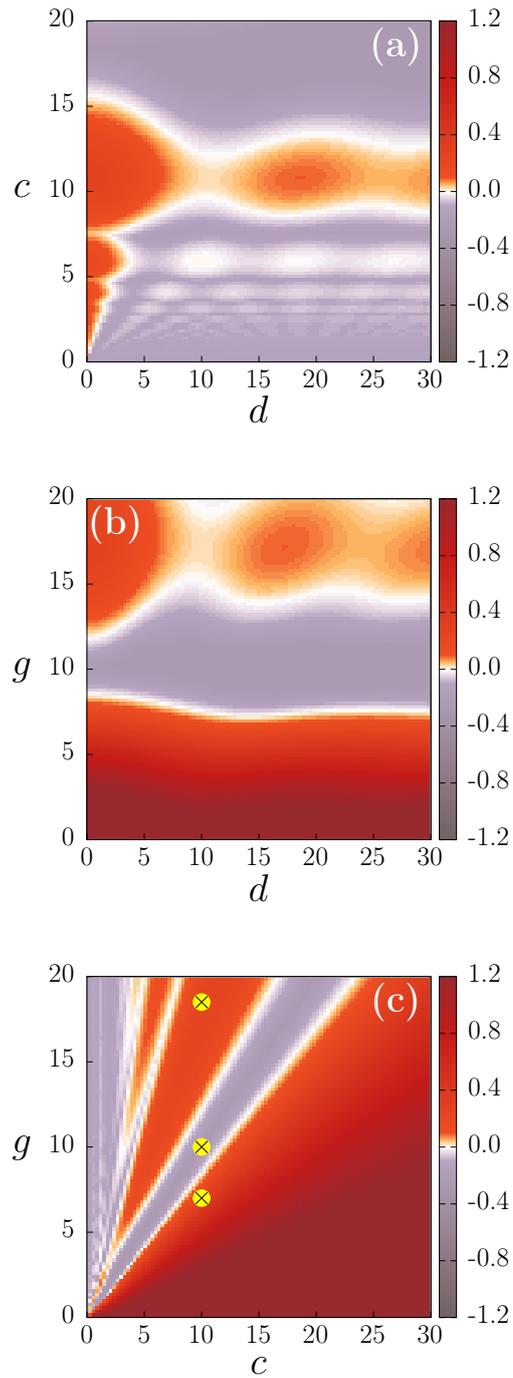


Figura 2.10: Gráficos de calor da taxa máxima de crescimento dos modos $\lambda(k^*)$ para funções de influência retangulares nos planos (a) $d - c$, com $g = 18.5$, (b) $d - g$, com $c = 10$, (c) $c - g$, com $d = 2$. Os coeficientes são $D = 0.2$ e $G = 1$, $u_0 = 1$, e os expoentes são $\nu = 1$, $\alpha = 0.25$, $\beta = \gamma = 1.5$. Os símbolos \times em (c) correspondem aos casos da Fig. 2.9.

Outro efeito decorrente da não linearidade apresentada nesta seção é que o comprimento de onda dos padrões resultantes pode variar significativamente com escalas diferentes daquela determinada pela função de influência da competição. Isso é ilustrado na Fig. 2.11, onde comparamos os efeitos da escala espacial de facilitação g com os do caso linear.

A Fig. 2.11(a) mostra uma variação significativa do comprimento de onda $\Lambda = 2\pi/k^*$ em função de g , para c fixo, com os mesmos valores dos parâmetros

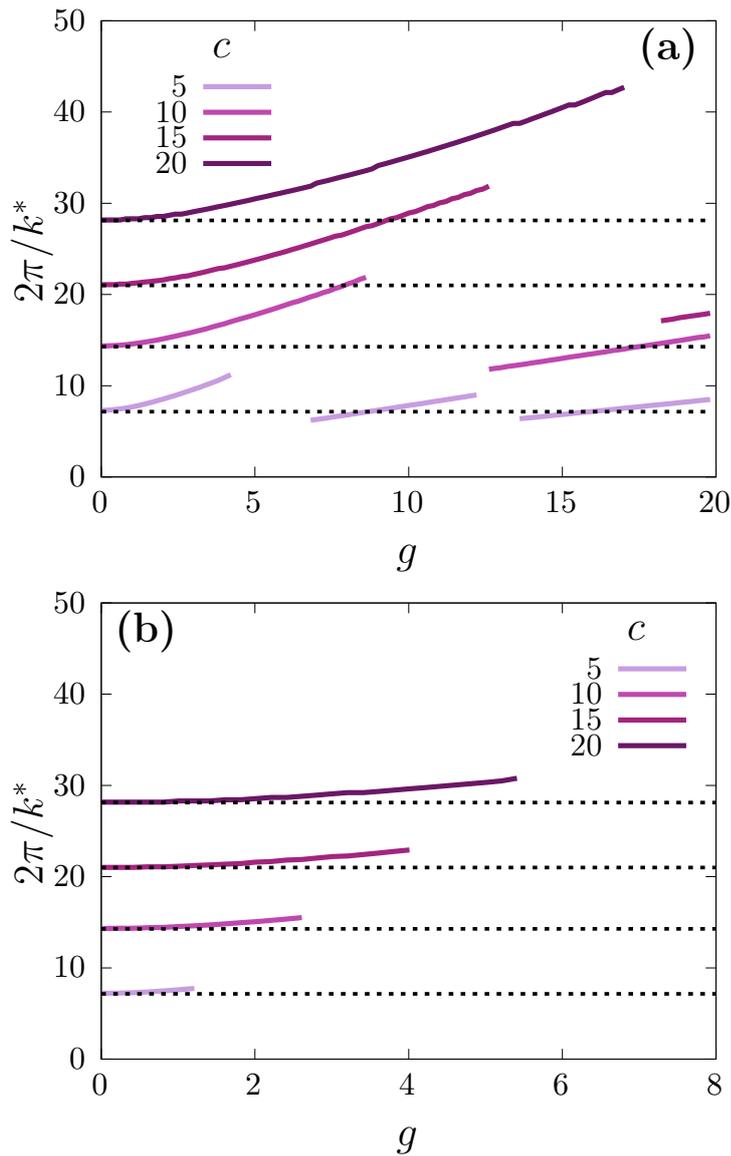


Figura 2.11: Comprimento de onda dominante $2\pi/k^*$ dos padrões. (a) Caso não linear: correspondentes aos cortes na Fig. 2.10(c) para diversos valores de c indicados na legenda. (b) Caso linear: correspondentes aos cortes da Fig. 2.6(c) para os mesmos valores de c . As linhas tracejadas correspondem à predição no limite local. Enquanto que no caso linear (b) o comprimento de onda depende essencialmente apenas de c , no caso não linear (a) pode variar significativamente com outras escalas.

usados na Fig. 2.10(c). Esses resultados estão em contraste com os produzidos pela versão linear do modelo, exemplificado na Fig. 2.11(b). No último caso, o comprimento de onda tem um pequeno desvio do valor determinado pelo primeiro pico em λ_c , que é dado por $\Lambda = c/0.715$ (linhas horizontais tracejadas). Enquanto isso, no caso não linear mostrado em Fig. 2.11(a), os desvios são significativos o que é possível devido ao papel da facilitação. As lacunas que aparecem nas curvas da figura (a) indicam as escalas g em que o perfil de densidade é homogêneo.

2.4

Comentários finais

Generalizamos a equação FKPP para dinâmica populacional, considerando que os três processos são espacialmente estendidos, de modo que a dispersão, o crescimento e a competição são governados por funções de influência com formas e alcances de ação característicos. Mostramos que se as interações forem suficientemente compactas espacialmente, podemos observar um fenômeno de interferência. Neste caso, a formação de padrões torna-se dependente da forma e alcance de todos os processos envolvidos. Adicionalmente, vimos que as não linearidades podem aumentar o impacto da interferência na formação do padrão.

Investigamos funções de influência retangulares que representam uma resposta uniforme dentro de certa vizinhança de tamanho finito. Conforme previsto pela análise de estabilidade linear, é conhecido que a competição não local desempenha um papel crucial na formação de padrões, determinando o comprimento de onda dos mesmos. Entretanto, mostramos que a difusão e o crescimento, podem interferir qualitativamente na formação dos padrões. Isso é possível para funções de influência f que exibem uma representação de Fourier com oscilações. A ocorrência e amplitude dessas oscilações está associada à compacidade de f , e seu comprimento de onda ao seu comprimento característico. A taxa de crescimento modal resultante da análise de estabilidade linear é uma superposição desses componentes oscilatórios que podem interferir construtiva ou destrutivamente, como fica evidente na Eq. (2-9). Portanto, a difusão, que comumente homogeniza a concentração, pode realmente promover ou inibir a formação de padrões, dependendo da forma e alcance de sua função de influência.

Supondo uma dependência não local, mas linear, nossos resultados indicaram que apenas a dispersão poderia afetar qualitativamente a formação de padrões através do mecanismo de interferência. No entanto, observamos que se a dinâmica da população incluísse fatores adicionais (desconsiderados em nossa

versão do modelo dado pela Eq. (2-5), então o impacto do crescimento poderia ser amplificado. Isso foi mostrado propondo uma extensão não linear mais geral, a Eq. (2-10), incluindo coeficientes dependentes da densidade. Para este caso, embora a competição ainda seja o principal fator de formação de padrões, tanto a dispersão quanto o crescimento (ou facilitação) produzem mudanças qualitativas. Além disso, as não linearidades permitem que o alcance de ação do crescimento tenha impacto nos comprimentos de onda do padrão, modificando os impostos pela competição, conforme ilustrado na Fig. 2.11.

3

Formação de padrões em um refúgio

No capítulo anterior focamos no impacto causado pela não localidade na formação de padrões, analisando os efeitos das escalas correspondentes aos diversos processos elementares. Como extensão, levamos a dinâmica não local para o caso de heterogeneidade dependente da densidade e concluímos que a não linearidade pode amplificar os efeitos de interferência construtiva das componentes no espaço de Fourier, favorecendo o surgimento dos padrões.

Apontamos na Introdução que a difusão pode ser heterogênea surgindo como uma resposta à rarefação ou superlotação, dependendo das condições ambientais ou das espécies. A motivação para este estudo surge de observações de experimentos com populações de bactérias sujeitas à luz ultravioleta (UV) com certa área protegida por uma máscara [4]. Nesses experimentos que focam a determinação do tamanho crítico da máscara, para a sobrevivência, aparecem irregularidades no perfil, com múltiplos picos, e longas caudas fora do refúgio (como ilustrado na Fig. 3.1) que não tem sido explicadas ainda, até onde sabemos. Perry, o autor desse estudo experimental, chama a atenção para a insuficiência dos modelos existentes para obter uma boa descrição das flutuações observadas na densidade. Esta questão em aberto motiva em grande parte o presente estudo.

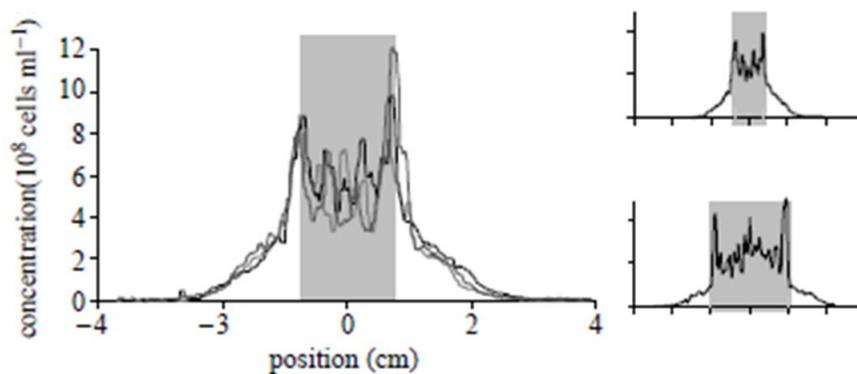


Figura 3.1: Perfil de densidade de bactérias sob um refúgio em ambiente sujeito a luz UV, figuras extraídas do artigo [4].

Consideraremos que apenas a competição é não local e os demais processos são locais, mas que o crescimento varia espacialmente, caracterizando a presença de um refúgio, e a difusividade responde à densidade populacional. Além da difusividade dependente da densidade, consideramos o caso em que a difusão varia espacialmente, isto é, depende somente das condições ambientais sem a influência da densidade populacional.

A proposta é investigar os efeitos que a difusividade espacialmente heterogênea e a difusividade dependente da densidade produzem sobre o surgimento ou formato das oscilações da densidade populacional em um cenário onde existe um refúgio. Mostraremos que a heterogeneidade da difusividade tem pouco efeito sobre as condições críticas que determinam o surgimento de oscilações espaciais sustentadas, amortecidas ou o estado estacionário homogêneo. Porém, o tipo de variabilidade da difusividade influencia a forma dos padrões espaciais.

3.1 Modelo

Seja uma população de uma única espécie vivendo em um habitat focal unidimensional de tamanho L imerso em um grande ambiente hostil. Neste cenário, a população está sujeita a uma taxa de crescimento $r_{in} > 0$ dentro do refúgio, e uma taxa $r_{out} < 0$ fora. Nestas condições, a dinâmica de FKPP com competição espacialmente estendida definida, por uma função de interação γ , é dada por

$$\partial_t u = \partial_x (D(u, x) \partial_x u) + r(x)u - u(\gamma \star u), \quad (3-1)$$

onde $r(x)$ é dada pela Eq. (1-17). O símbolo “ \star ” representa a operação de convolução que fornece a não localidade através de uma função de interação γ , que por simplicidade consideramos ser uma forma retangular normalizada de largura $2w$. Este tipo de sistema foi considerado anteriormente, para difusividade uniforme [13]. A extensão que propomos abaixo, inspirada na literatura anterior [7, 19, 74, 75, 76], assume que a difusividade pode depender da densidade e/ou da coordenada espacial diretamente, $D(u, x)$, para refletir uma reação da mobilidade à distribuição de outros indivíduos ou a um meio hostil.

3.1.1

Difusividade dependente do estado

Primeiro, investigaremos uma função decrescente da densidade populacional, dada por

$$D_1(u) = d \exp(-u/\sigma), \quad (3-2)$$

onde d e σ são parâmetros positivos, e particularmente σ controla o decaimento com a densidade, recuperando um perfil de difusividade homogêneo no limite $\sigma \rightarrow \infty$.

Esta escolha foi motivada por trabalhos anteriores que assumem que a densidade alta tem um impacto negativo na difusão [7, 74]. A forma de $D_1(u)$ reflete uma maior mobilidade frente à rarefação, com maior coeficiente de difusão quando a população é rarefeita. No caso de refúgio em ambiente hostil, significa menor difusividade no interior, onde a população é mais densa, desde que $r_{out} < r_{in}$.

Para a possibilidade oposta de resposta à superlotação, usaremos como contrapartida da Eq. (3-2),

$$D_2(u) = d[(1 - \exp(-u/\sigma))], \quad (3-3)$$

para o qual a homogeneidade é obtida no limite oposto $\sigma \rightarrow 0$.

3.1.2

Difusividade dependente do espaço

No caso da Sec. 3.1.1, a difusão heterogênea surge como resposta ao nível populacional, autogerando variação espacial da difusividade. Mas como discutimos, a mobilidade também pode ser influenciada pelas condições ambientais, independentemente do nível da população. O papel da difusão dependente do espaço no tamanho crítico do recinto já foi estudado antes em configurações simplificadas, assumindo uma mudança abrupta perto da borda do habitat [37, 77, 78]. Agora, analisaremos seu impacto na formação de padrões e mostramos os resultados na Sec. 3.3, para o caso em que $D(x)$ toma os valores D_{in} e D_{out} dentro e fora do refúgio, respectivamente, isto é

$$D(x) = D_{out} + (D_{in} - D_{out})\Theta_s[L/2 - |x|], \quad (3-4)$$

onde Θ_s é uma função degrau Heaviside suavizada dentro de uma interface de uma largura s , tal que a função de Heaviside usual é recuperada no limite $s \rightarrow 0$.

3.2

Considerações adicionais

Os resultados para os diferentes cenários descritos acima, com foco na formação de padrões e na teoria de estabilidade, serão mostrados nas próximas seções. Em todos os casos, a Eq. (3-1) foi numericamente integrada como descrito na Introdução (escolhendo tipicamente $\Delta x = 0.02$ e $\Delta t = 10^{-4}$), com condições de contorno periódicas em uma grade muito maior que a largura do refúgio.

O tamanho crítico de um refúgio para a sobrevivência da população depende dos coeficientes de crescimento e difusão, tanto dentro quanto fora do refúgio, quando se consideram formas binárias descontínuas de $r(x)$ e $D(x)$ [3, 37, 39, 40, 41, 42]. Sua expressão matemática é derivada assumindo u pequeno, portanto, resolvendo a Eq. (3-1) em cada domínio após descartar as não linearidades e acoplar as soluções através de condições de continuidade. Como a difusividade é uma função contínua em nosso caso, impomos continuidade para u e sua derivada nas interfaces. Então, o limiar crítico para a sobrevivência é

$$L_c \simeq 2\sqrt{\frac{D_0}{r_{in}}} \arctan\left(\sqrt{\frac{-r_{out}}{r_{in}}}\right), \quad (3-5)$$

onde D_0 é a difusividade na interface para baixas densidades. Observe que, para u baixo, em ambos os lados da interface temos $D_1 \simeq d(1 - u/\sigma) + O(u^2)$ e $D_2 \simeq d u/\sigma + O(u^2)$, em cada caso dependente da densidade.

Como estamos interessados em estudar os padrões espaciais que podem surgir em sistemas heterogêneos, trabalharemos com valores dos parâmetros muito além dos valores críticos de sobrevivência, ou seja, $L \gg L_c$, para garantir que a população não seja extinta.

3.3

Resultados

Nesta seção consideramos os diversos tipos de difusividade heterogênea apontados acima. Pela teoria de estabilidade linear obteremos as condições críticas para a formação de padrões, além de detectar as classes de padrões que surgem dependendo do tipo de heterogeneidade no coeficiente de difusão. Adicionalmente, comparamos os efeitos da difusividade dependente da densidade com os do caso em que a difusividade varia espacialmente. Estes resultados foram submetidos e estão em análise para a publicação [79].

3.3.1

Análise de estabilidade linear

Para pequenas perturbações em torno do estado homogêneo u_0 , podemos substituir $u(x, t) \simeq u_0 + \epsilon(x, t) = u_0 + \epsilon \exp(ikx + \lambda t)$, para $\epsilon \ll u_0$, na Eq. (3-1), obtendo a forma linearizada

$$\partial_t \epsilon = \bar{D} \partial_{xx} \epsilon - r \gamma \star \epsilon + \mathcal{O}(\epsilon^2) \simeq \lambda(k) \epsilon,$$

onde $\bar{D} = D(u_0)$ e usamos a notação simplificada $r_{in} = r$. Para a função de influência retangular $\gamma(x) = \Theta(w - |x|)/(2w)$, obtemos

$$\lambda(k) = -\bar{D} k^2 - r \operatorname{sinc}(wk), \quad (3-6)$$

que é a taxa de crescimento do modo k . Como na primeira ordem a difusividade é quase constante, vamos revisar o cenário conhecido para competição não local e difusividade uniforme, com condições de contorno periódicas, ou seja, sem refúgio ainda. Se $\lambda(k) > 0$, a perturbação cresce, com modo característico k^* que maximiza $\lambda(k)$, fornecendo um comprimento de onda característico $\Lambda^* = 2\pi/k^*$. Considerando o valor extremo da função sinc , é possível estimar a condição crítica para a formação de padrões [42, 51]

$$\bar{D} \lesssim (1.43\pi)^{-3} r w^2 \simeq 0.011 r w^2 \equiv D_{c1}, \quad (3-7)$$

para $r > 0$; caso contrário, não surgem oscilações. Esta condição é crucial para produzir padrões em um ambiente homogêneo.

Em uma paisagem com taxa de crescimento heterogênea como no caso do refúgio, o estado de densidade homogênea pode ser desestabilizado mesmo para $\lambda(k) < 0$ e os modos amortecidos são obtidos a partir das raízes complexas de $\lambda(k) = 0$ [13] (ver Apêndice B). Vamos resumir os resultados conhecidos. O modo dominante (com menor amortecimento) é dado pela raiz $k = k_R \pm i k_I$ com a menor parte imaginária (em valor absoluto). Sua parte imaginária fornece a taxa de amortecimento enquanto o comprimento de onda $\Lambda = 2\pi/|k_R|$ é associado com a parte real. Dependendo das partes real e imaginária da raiz relevante, podemos observar:

(I) Oscilações sustentadas (quando a parte imaginária é zero), que corresponde à condição (3-7).

(II) Oscilações amortecidas (quando as partes real e imaginária são não nulas).

(III) Ausência de oscilações (quando a parte real é nula).

Essas raízes podem ser obtidas numericamente, mas para a função de influência retangular escolhida γ é possível estimar analiticamente os valores

críticos. Uma estimativa matemática pode ser obtida a partir da expansão de Taylor de $\lambda(k)$ na Eq. (3-6), encontrando as raízes da série truncada de quinta ordem, o que permite obter um valor explícito da relação entre os parâmetros para a condição na qual a parte real da raiz relevante se torna não nula, produzindo $\bar{D}/(rw^2) \lesssim 1/6 + \sqrt{1/30} \simeq 0.35$, e com termos de ordem superior da expansão de Taylor, chegamos a

$$\bar{D} \lesssim 0.37rw^2 \equiv D_{c2}. \quad (3-8)$$

Esta é a condição para o aparecimento de oscilações induzidas pela heterogeneidade da taxa de crescimento.

3.3.2

Difusividade dependente do estado

Nesta seção, focamos nos coeficientes de difusividade que dependem apenas da densidade.

Reação à esparsidade: $D_1(u) = d \exp(-u/\sigma)$

Como a difusividade depende da densidade populacional, ela evolui concomitantemente com a densidade, de forma auto-consistente, dada a condição inicial. A Fig. 3.2 fornece um exemplo ilustrativo da evolução temporal do sistema em condições adversas, exceto no refúgio que abrange o intervalo $(-L/2, L/2) = (-5, 5)$, partindo de uma distribuição uniforme (ruidosa) até um perfil no estado estacionário (o que ocorre para $t \gtrsim 100$ no caso da figura).

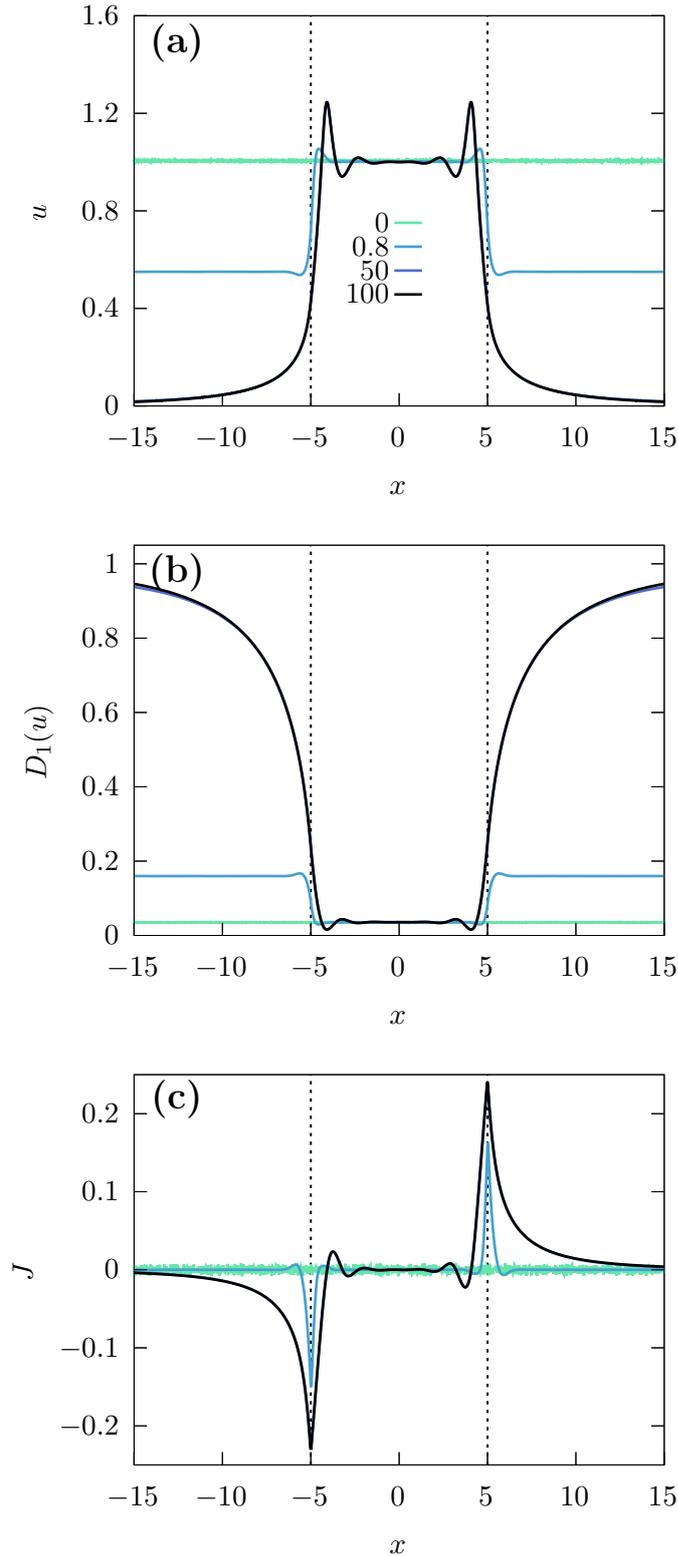


Figura 3.2: Evolução no tempo da densidade populacional (a), o coeficiente de difusão dependente da densidade $D_1(u)$ (b), e fluxo $J = -D_1(u)\partial_x u$ (c), para valores de t indicado na legenda, fixando $\sigma = 0.3$, $d = 1$, $r_{in} = 1$, para $r_{out} = -0.02$.

Inicialmente (em $t = 0$), a densidade e , portanto a difusividade, são quase constantes (com $D_{c1} < D = \exp(u_0/\sigma) \simeq 0.036 < D_{c2}$).

Em um primeiro regime ($t \lesssim 1$), o perfil de dois níveis da taxa de crescimento induz essencialmente uma densidade populacional de dois níveis, que por sua vez molda o perfil de difusividade.

Enquanto o nível médio da população dentro do refúgio aumenta ligeiramente, o perfil de difusividade segue a tendência oposta, favorecendo o surgimento de oscilações amortecidas constantes, sob as condições da Eq. (3-8), com o comprimento de onda característico previsto pela análise linear, que se aproxima de $w/0.715$.

Cada um dos dois picos de u mais próximos das interfaces dá origem a um coeficiente de difusão localmente baixo que promove o crescimento dos picos até que é atingido um estado estacionário.

Na região externa, onde a taxa de crescimento é negativa, não ocorrem oscilações. Os fluxos são máximos nas interfaces onde apontam para fora, sempre na direção de menor densidade.

Dentro do refúgio, onde há flutuações, os fluxos tendem a despovoar os picos, mas são menos intensos na vizinhança de cada pico (porque $\partial_x u$ diminui tendendo a zero no pico, e também $D(u)$ diminui, quanto mais alto o pico). Então, a dependência de $D(u)$ torna mais difícil atingir o estado estacionário do que quando $D(u)$ é constante, mas a fuga de indivíduos é compensada pelo processo de crescimento e um estado estacionário é finalmente alcançado.

Na Fig. 3.2, usamos $r_{out} = -0.02$, o que implica um ambiente fracamente hostil, enquanto na Fig. 3.3, mostramos o impacto de diferentes valores de r_{out} (valores positivos também são usados, mas sempre $r_{out} < r_{in}$) nos perfis estacionários de $u(x)$ (a) e $D_1(u)$ (b).

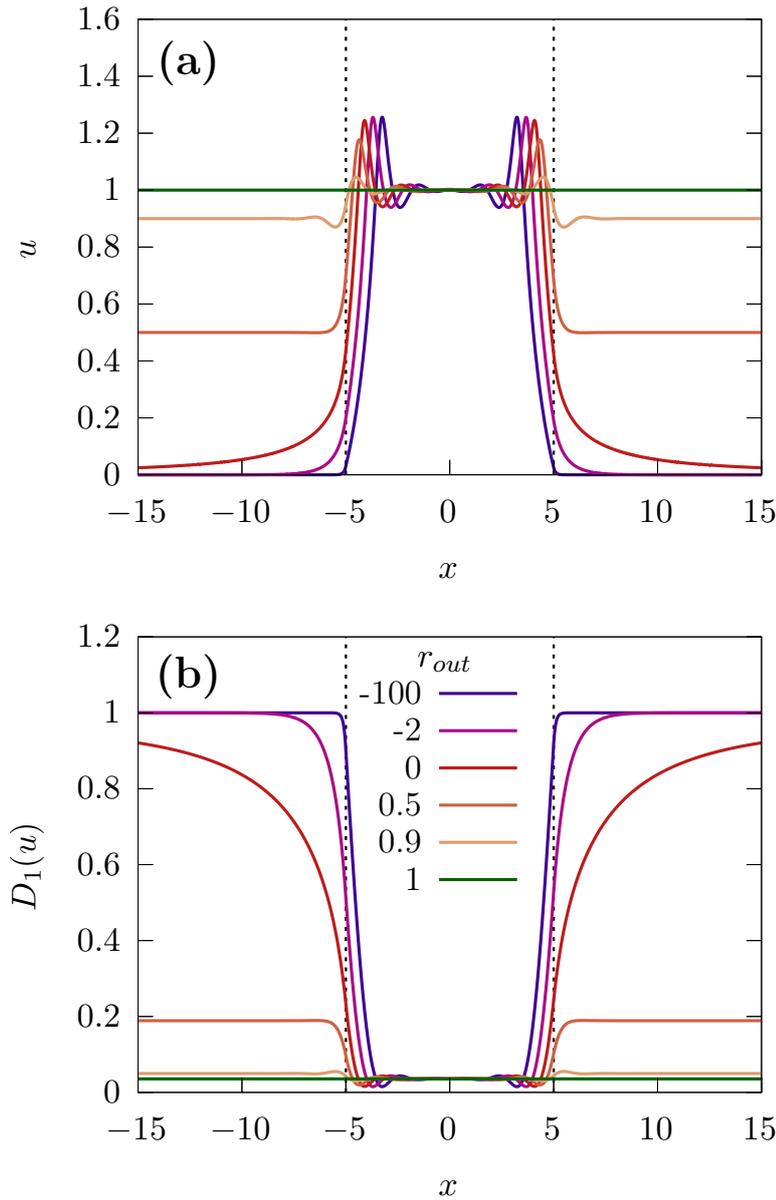


Figura 3.3: Perfis estacionários de densidade populacional (a), coeficiente de difusão $D_1(u)$ (b), para diferentes taxas de crescimento fora do refúgio, r_{out} com os valores fixos de $\sigma = 0.3$ e $d = 1$.

Quando r_{out} assume valores positivos, além de aumentar o nível da população fora do refúgio, aparecem oscilações em $r_{out} \simeq 0.9$ (assim, a condição (3-7) se mantém), mas quando r_{out} atinge r_{in} , a perda de heterogeneidade quebra novamente a formação de padrões e o estado homogêneo $u_0 = 1$ torna-se estável. Os padrões na região externa podem aparecer apenas para um nível moderado de hostilidade com r_{out} positivo. Para r_{out} negativo, quanto mais

hostil for o ambiente (ou seja, quanto mais r_{out} negativo), obviamente, menor o nível da população externa. Mas, variar r_{out} também afeta a população dentro do refúgio, devido aos fluxos difusivos. Valores mais negativos, além de reduzir a população da periferia, também diminui o nível médio da interno. Para a configuração da figura, o tamanho do habitat sustenta a sobrevivência, mesmo no limite $r_{out} \rightarrow -\infty$ (ver Fig. 3.4), embora a população externa seja extinta.

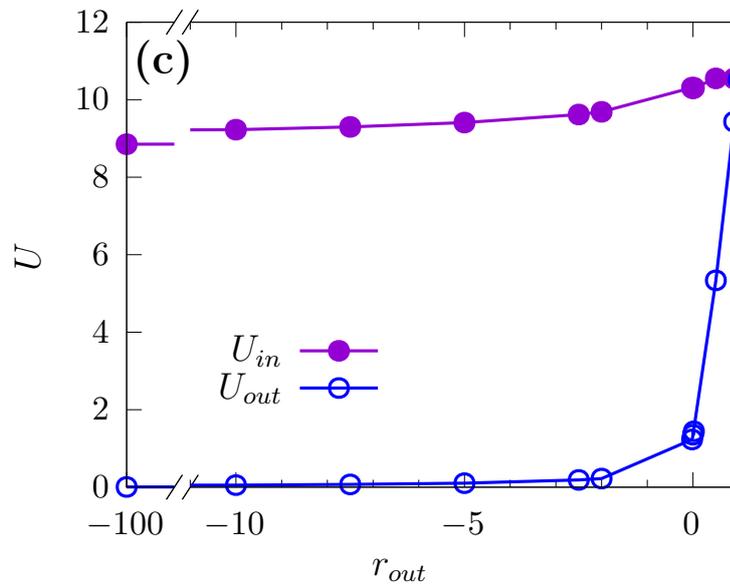


Figura 3.4: População total fixando $\sigma = 0.3$, $d = 1$, $r_{in} = 1$, para diferentes valores de r_{out} . Mostramos as populações totais (integrais de $u(x)$) para os intervalos $(-100, -98) \cup (-10, 1)$. U_{in} e U_{out} representam, respectivamente a população total dentro do refúgio e fora do refúgio.

Na Eq. (3-2), σ e d controlam quão sensível à densidade é a resposta do coeficiente de difusão: enquanto d regula o máximo de difusividade, σ determina quão rápido ele muda com a densidade.

Vamos analisar sua influência nos perfis estacionários, olhando para as Figs. 3.5 e 3.6. Temos aproximadamente $D_{in} \simeq d \exp(-u_0/\sigma)$ e $D_{out} \simeq d$, portanto, σ afeta principalmente a difusividade interna, em níveis que podem impactar na formação de padrões. Observe na Fig. 3.5 que se a difusividade diminui mais rapidamente com u (ou seja, σ maior), seu formato se torna achatado, produzindo um perfil homogêneo no limite de σ grande. Quando o nível de difusividade interna excede o valor crítico $D_{c2} \simeq 0.37$, as oscilações são prejudicadas. No caso oposto de σ pequeno, a difusividade se auto-organiza para um perfil nítido, com altos picos próximos à interface. Além disso, do

ponto de vista da manutenção do nível populacional, um σ maior, que tende a homogeneizar a difusividade, reduz a população interna, principalmente a alta aglomeração próxima à interface, mas aumenta a população externa, que apesar da taxa de crescimento negativa é alimentada por fluxos de saída.

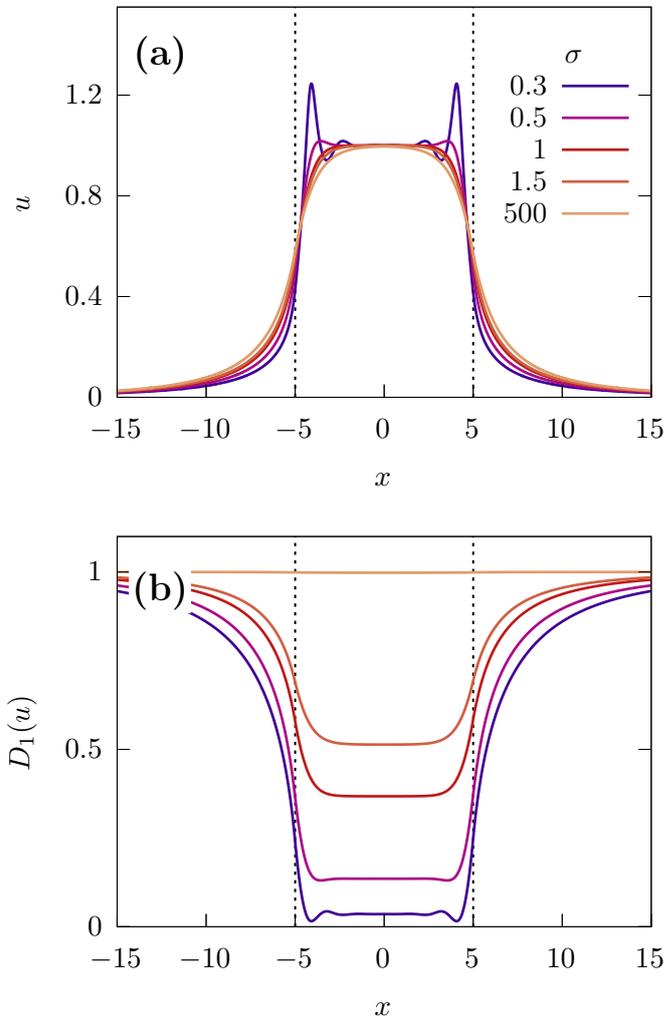


Figura 3.5: Perfis estacionários u , e correspondente $D_1(u) = d \exp(-u/\sigma)$, (a)-(b) com diferentes valores de σ indicados na legenda, mantendo $d = 1$ e $r_{out} = -0.02$.

O pré-fator d afeta tanto D_{in} quanto D_{out} (veja a Fig. 3.6), mas principalmente o último, influenciando as oscilações dentro do refúgio e o decaimento do lado de fora. Neste caso, uma variação de d tendendo a homogeneizar a difusividade, que ocorre em um nível baixo, beneficia o aumento da população interna em detrimento da externa.

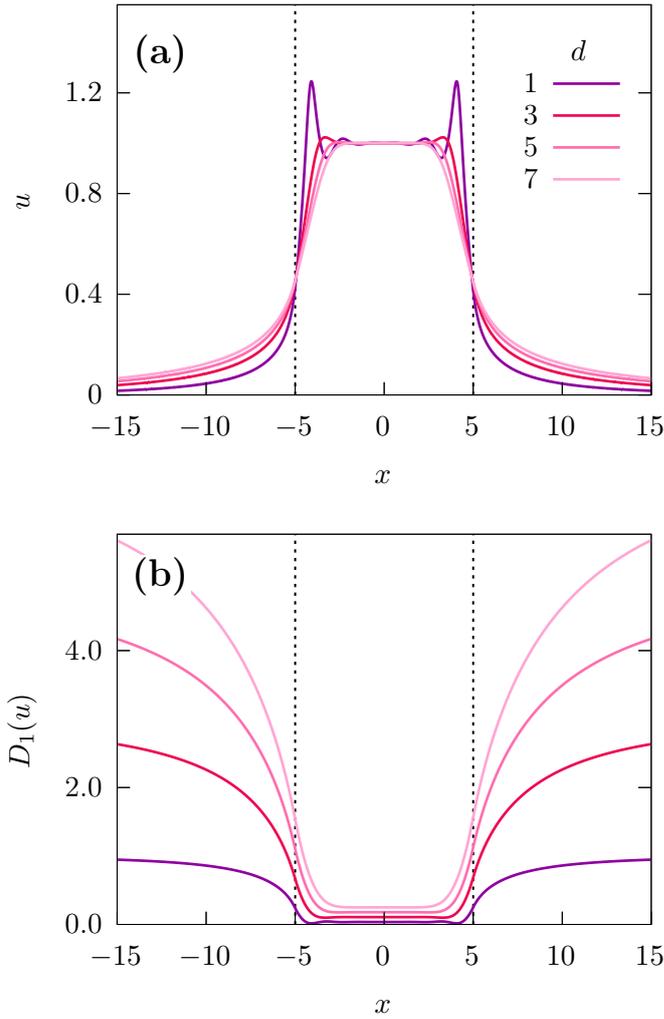


Figura 3.6: Perfis estacionários u , e correspondentes $D_1(u) = d \exp(-u/\sigma)$ (a)-(b), para diferentes valores de d , configurando $\sigma = 0.3$. Parâmetros fixos $r_{in} = 1$, $r_{out} = -0.02$, $L = 10$ e $w = 1$.

Os efeitos de ambos os parâmetros de $D_1(u)$ nas oscilações dentro do refúgio estão resumidos na Fig. 3.7, onde descrevemos os diagramas de fase no plano $\sigma - d$, identificando as diferentes estruturas que podem surgir. As linhas tracejadas e cheias correspondem às condições dadas pelas Eqs. (3-7) e (3-8), respectivamente, que delimitam as diferentes fases. Os gráficos de cores representam as partes real (a) e imaginária (b) do autovalor relevante (parte imaginária positiva mínima). Lembre-se que em (a) a região branca (parte real zero) significa que não há oscilações, em (b) a região branca (parte imaginária zero) prevê oscilações não amortecidas (caso contrário, oscilações

amortecidas com múltiplos picos emergem dentro do refúgio). Os símbolos preenchidos e abertos correspondem à classificação dos perfis estacionários obtidos pela integração numérica do FKPP Eq. (3-1), para os quais os picos são observados, ou não, respectivamente, de acordo com as regiões previstas pelas condições críticas. Além disso, verificamos que o comprimento padrão de onda está de acordo com a previsão $\Lambda = 2\pi/|k_R|$. Ou seja, apesar das flutuações da densidade, a aproximação de uma difusividade constante $D(u_0)$ na região interna dá uma previsão razoável em concordância com os resultados das simulações.

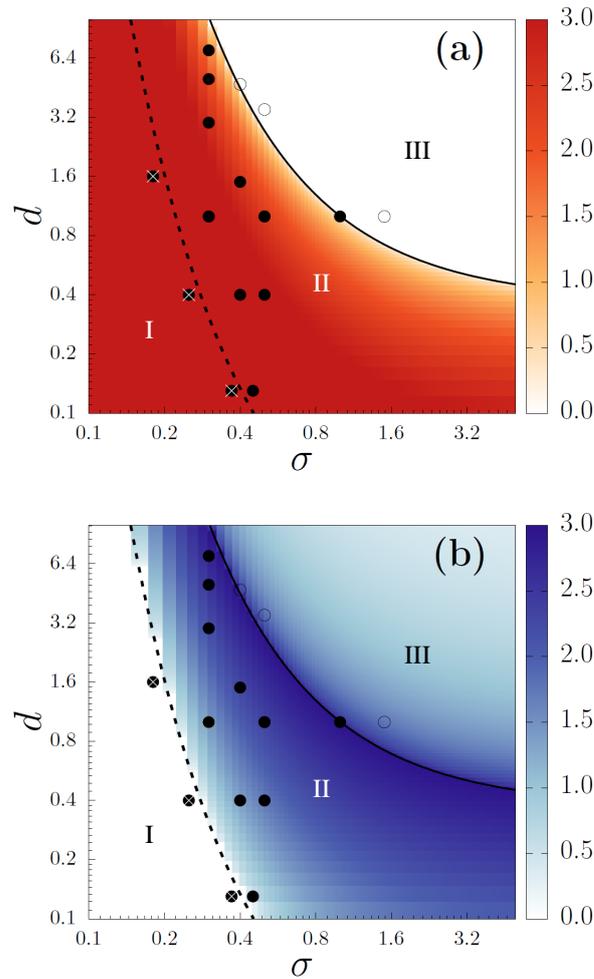


Figura 3.7: Diagramas de fases no plano $\sigma - d$ de $D_1(u)$. As regiões I-III correspondem às descritas em Sec. 3.3.1. Os gráficos de calor representam as partes reais k_R (a) e imaginárias k_I (b) da raiz relevante de $\lambda(k)$. Os símbolos correspondem aos resultados da integração numérica da Eq.-(3-1): os picos são observados (preenchidos), ou não (oculos), para os círculos cruzados não é atingido um estado estacionário. As linhas tracejadas e sólidas correspondem à previsão dada pelas Eqs. (3-7) e (3-8), que caracterizam onde as partes imaginária e real desaparecem respectivamente. Parâmetros fixos $r_{in} = 1$, $r_{out} = -0.02$, $L = 10$ e $w = 1$.

Ainda que os resultados das simulações estejam de acordo com os diagramas, na região onde a parte imaginária desaparece e são esperadas oscilações sustentadas, o que realmente acontece é que um estado estacionário não é alcançado (símbolos representados por \times). Picos altos dão origem a um coeficiente de difusão localmente baixo, então o fluxos para fora dos picos não são capazes de equilibrar o crescimento da população e este efeito é reforçado quanto maior o pico, como pode ser visto na imagem ampliada dos picos mostrada na Fig. 3.8.

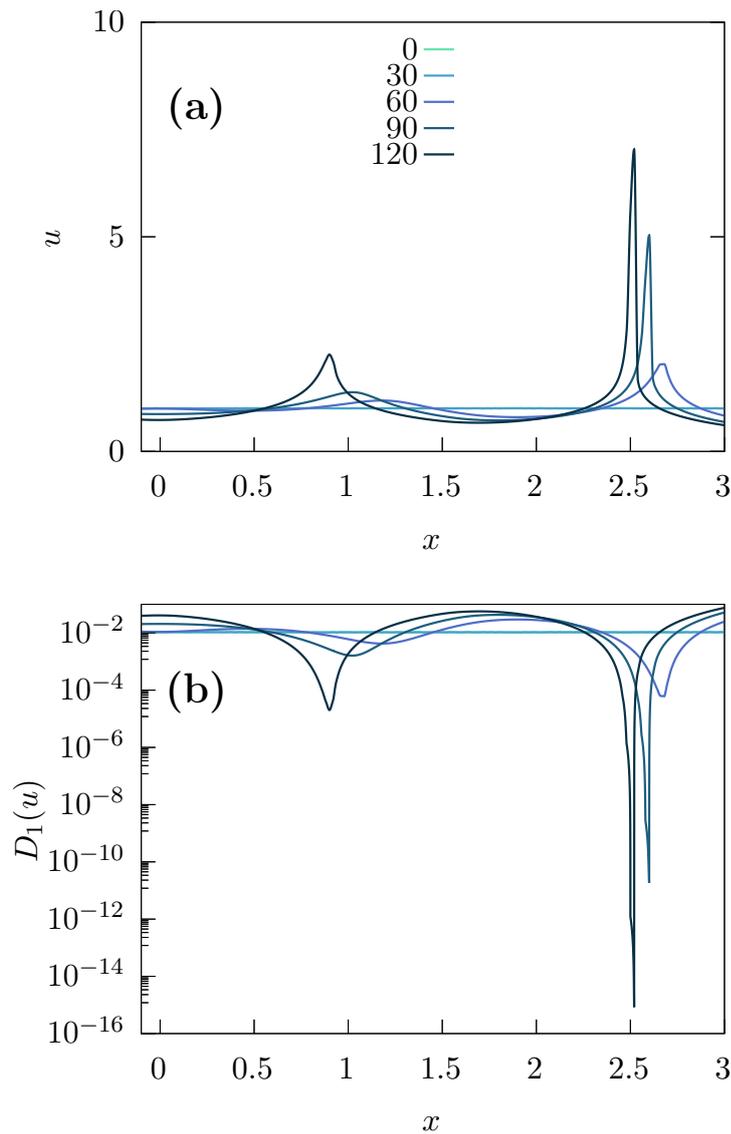


Figura 3.8: Detalhe da evolução temporal de $u(x)$ e $D_1(u)$ para $\sigma = 0.2$ e $d = 1.6$ (correspondendo ao símbolo com \times) na Fig 3.7, e $r_{in} = 1, r_{out} = -0.02$.

Reação à superlotação: $D_2(u) = d[1 - \exp(-u/\sigma)]$

Nesta seção discutimos os efeitos da difusividade $D(u) = D_2(u)$ definida na Eq. (3-3) que reflete uma maior mobilidade em reação à superlotação. Para d grande o suficiente, um alto nível de difusividade interna impediria a formação de padrões, então consideramos apenas valores baixos de d . Gráficos típicos de densidade populacional e perfis de difusividade são mostrados na Fig. (3.9).

A difusividade na região externa torna-se menor que no refúgio, mas mesmo assim não se formam oscilações, devido à taxa de crescimento negativa.

No refúgio, para σ menor, a difusividade interna é próxima de d . À medida que σ aumenta, o nível médio da população diminui, favorecendo as oscilações, que tendem a ser sustentadas quando o perfil de difusividade passa a ser delimitado por D_{c1} . Além disso, observe na Fig. 3.9, que devido à reação à superlotação, a difusividade é maior nos picos produzindo um fluxo populacional que permite atingir um estado estacionário, com oscilações quase sustentadas, diferentemente do que observamos para σ grande, no caso oposto de reação à rarefação dado por $D_1(u)$.

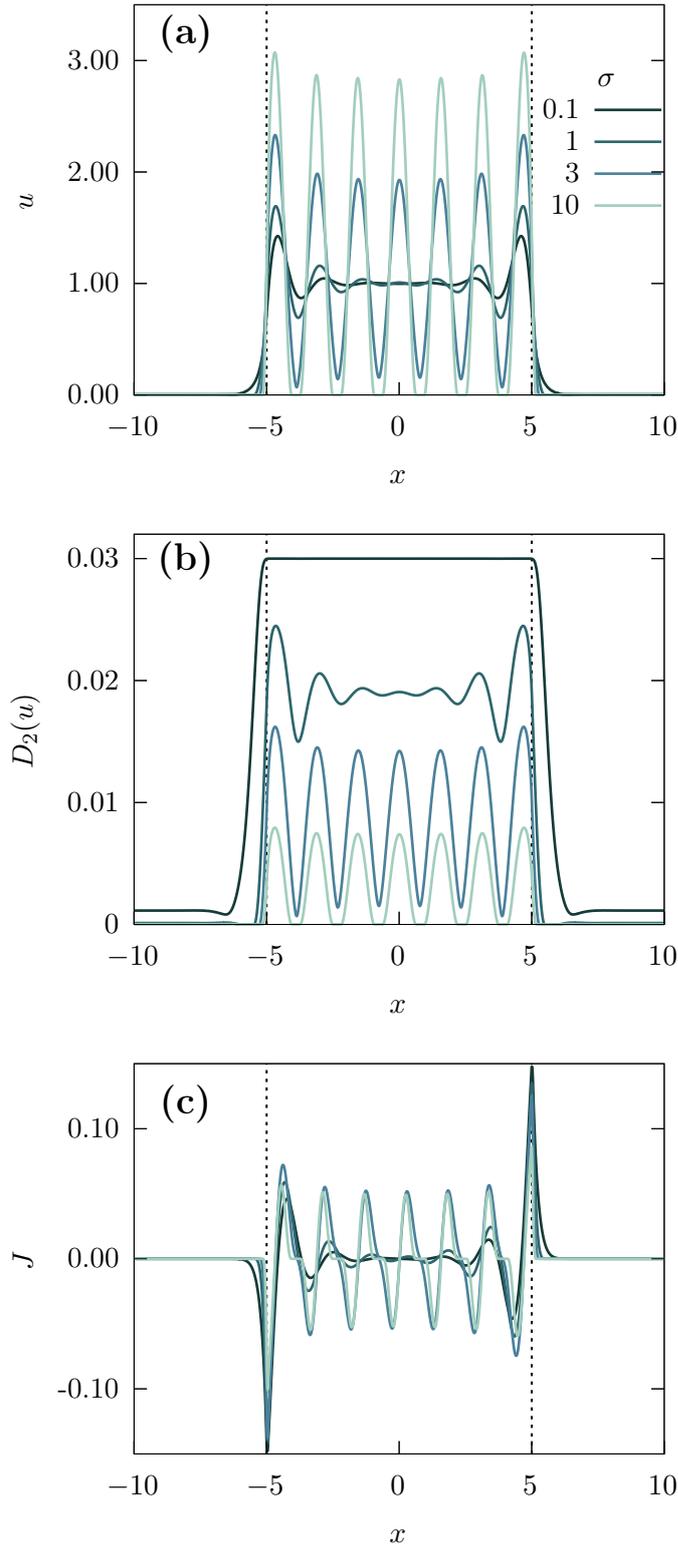


Figura 3.9: Perfis estacionários de u , $D(u)$ e fluxo J , gerados por $D(u) = D_2(u) = d[1 - \exp(-u/\sigma)]$, para diferentes valores do parâmetro de decaimento σ , com $d = 0.03$ fixo, $r_{in} = 1$, $r_{out} = -0.02$, $w = 1$ e $L = 10$.

O efeito dos parâmetros está resumido nos diagramas de fase mostrados na Fig. 3.10. Existe uma boa concordância entre a classificação dos estados estacionários (símbolos) e as regiões previstas.

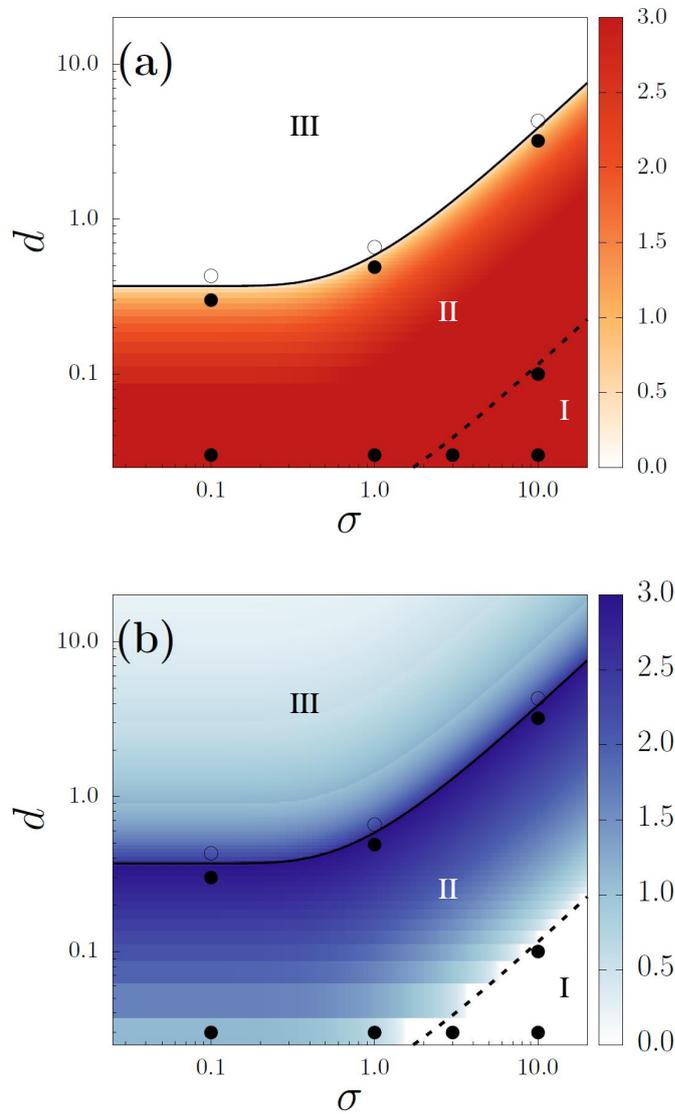


Figura 3.10: Diagrama de fases no plano $\sigma - d$ de $D_2(u)$, como na Fig. 3.7. Os padrões são formados exceto na região branca em (a). Parâmetros fixos $r_{in} = 1$, $r_{out} = -0.02$, $L = 10$, e $w = 1$.

Na região onde a parte imaginária desaparece (região branca no painel (b)), a aproximação linear prevê oscilações sustentadas. Na realidade, observa-se um pequeno amortecimento, como pode ser visto na Fig. 3.9 para o caso $\sigma = 10$ e $d = 0.03$. No entanto, a amplitude das oscilações é quase constante, exceto para o pico externo. De fato, a previsão teórica baseada na aproximação $u \sim u_0$ para a população interna não pode ser esperada no caso de amplitude das oscilações grande.

Além disso, observe que devido às oscilações não amortecidas, a densidade nos vales e, portanto, a difusividade, podem assumir valores muito pequenos para σ grande o suficiente, levando à fragmentação da população dentro do refúgio, fenômeno não observado no caso de reação à rarefação.

3.3.3 Difusividade com dependência espacial

Agora vamos desacoplar a difusividade da densidade populacional e estudar o caso em que um coeficiente de difusão distinto pode ocorrer dentro ou fora do refúgio, independentemente do nível populacional. Em vez de impor condições de continuidade [37], optamos por uma forma suavizada $\Theta_s(x)$ da função Heaviside, na Eq. (3-4), conectando os dois níveis por uma interface estreita, mas de largura finita $s \ll w$, definindo

$$\Theta_s(x) = \frac{\tanh\left(-\frac{L/2-x}{s}\right) + \tanh\left(\frac{L/2+x}{s}\right)}{2 \tanh\left(\frac{L}{2s}\right)}, \quad (3-9)$$

que tende para a função degrau de Heaviside quando $s \rightarrow 0$. Poderíamos, analogamente, suavizar o perfil da taxa de crescimento, mas como não há derivadas nesta componente, essa suavização não é relevante neste caso.

Perfis estacionários típicos de $u(x)$, da difusividade $D(x)$ definida na Eq. (3-4) e do fluxo J são mostrados na Fig. 3.11, para dois valores diferentes de D_{in} . Para $D_{in} = 0.01$ (primeira coluna), a Eq. (3-7) aproximadamente se mantém e as oscilações são sustentadas, enquanto para $D_{in} = 0.02$ (segunda coluna) as oscilações são amortecidas.

A largura da interface tem um efeito na distribuição espacial da população. Para largura decrescente s , principalmente os picos mais próximos da interface aumentam, enquanto fora do refúgio, a densidade diminui próximo à interface. Então, no limite $s \rightarrow 0$, espera-se um salto de densidade, bem como um salto na primeira derivada da densidade, tal que a corrente $J = -D(x)\partial_x u$ permaneça contínua na interface.

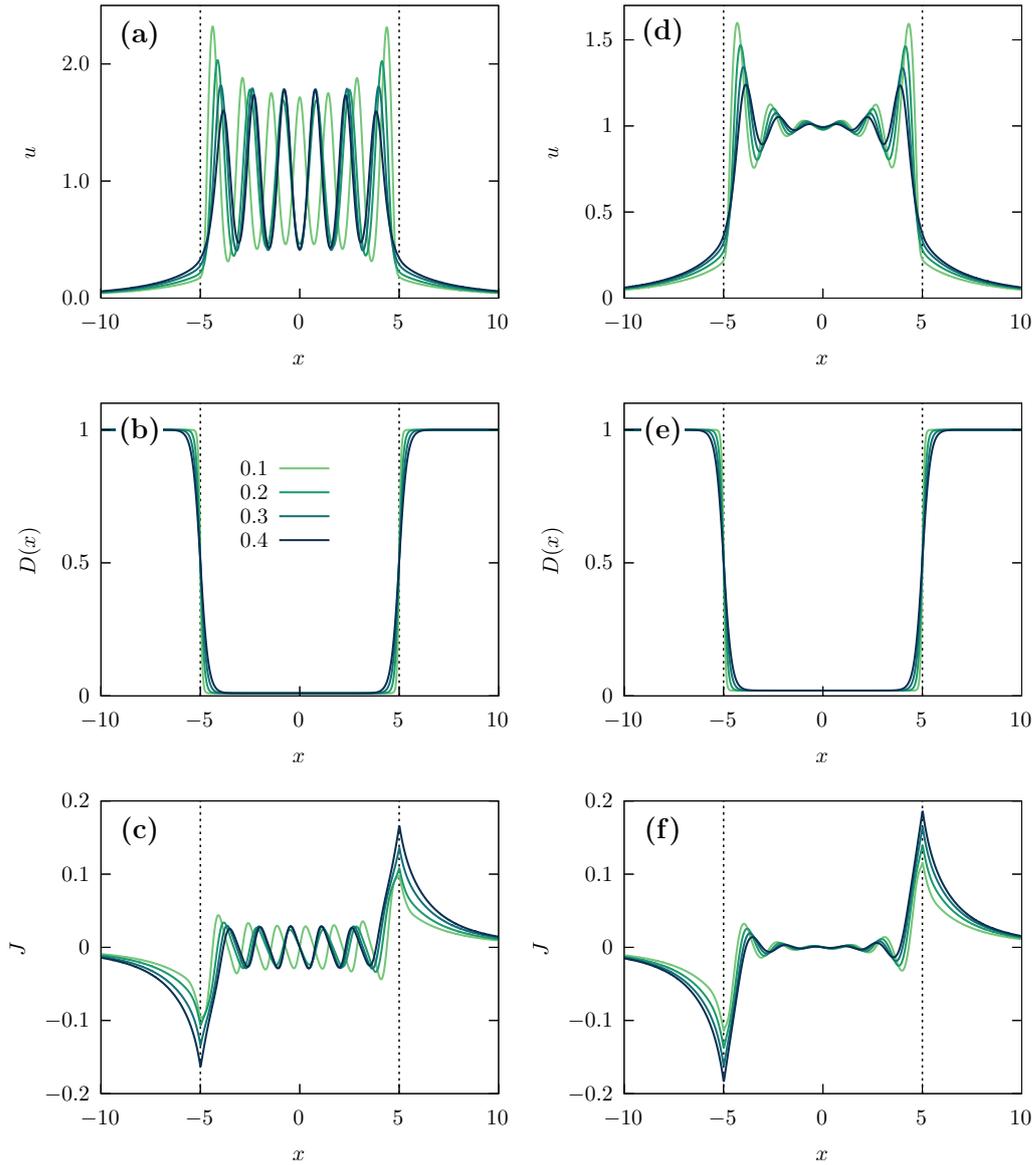


Figura 3.11: a) Perfis estacionários de $u(x)$, $D(x)$ e J , sob difusividade dependente do espaço na Eq. (3-4), para um refúgio de tamanho $L = 10$, com diferentes valores da largura da interface s indicados na legenda, para $D_{in} = 0.01$ em (a)-(c) e para $D_{in} = 0.02$ em (d)-(f). Os parâmetros fixos são $D_{out} = 1$, $r_{in} = 1$, $r_{out} = -0.02$ e $w = 1$.

Nos resultados a seguir, observamos os efeitos da variação de r_{in} , D_{in} , r_{out} e D_{out} . Na Fig 3.12, notamos o aumento expressivo da amplitude de oscilação associado ao aumento da taxa de crescimento interno r_{in} . Um efeito semelhante é produzido diminuindo D_{in} , como mostrado na Fig. 3.13.

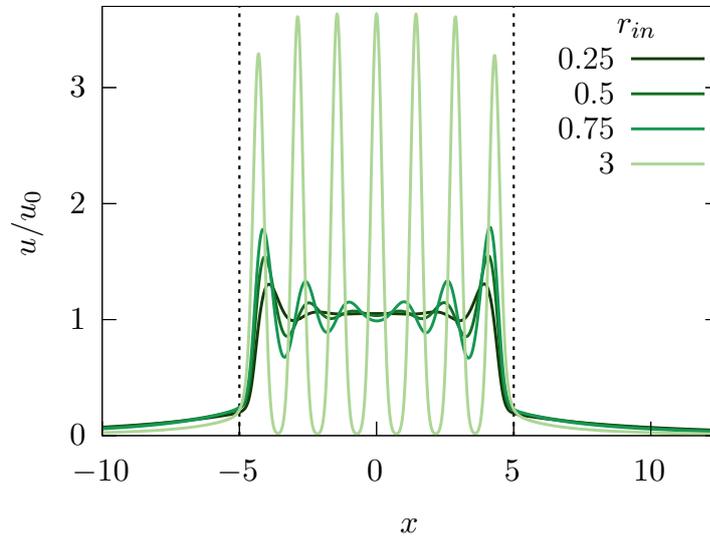


Figura 3.12: Perfis estacionários da densidade populacional, para os parâmetros $L = 10$, $s = 0.2$, $w = 1$ e, variando o parâmetro indicado na legenda de cada painel para $D_{in} = 0.01$, $r_{out} = -0.02$,

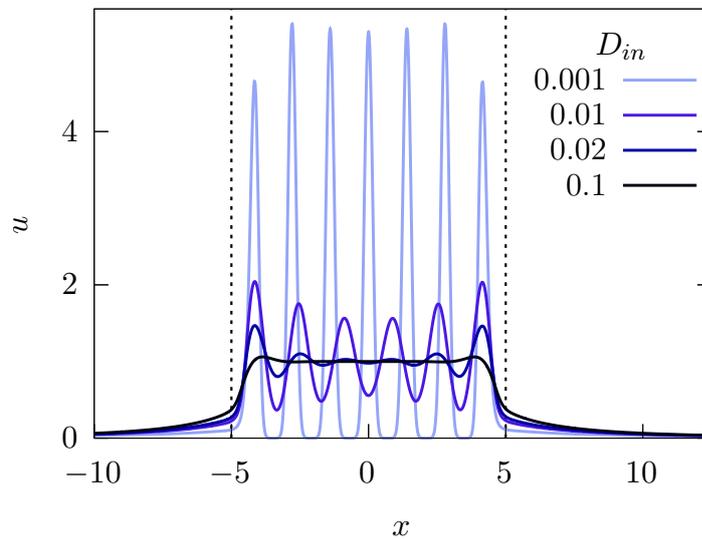


Figura 3.13: Perfis estacionários da densidade populacional, para os parâmetros $L = 10$, $s = 0.2$, $w = 1$ e, variando o parâmetro indicado na legenda de cada painel, para $r_{in} = 1$, $r_{out} = -0.02$, $D_{out} = 1$.

Além disso, notamos que os perfis podem se fragmentar dentro do refúgio, assim como no caso de reação à superlotação. Observe que a difusividade dependente do espaço de dois níveis produz distribuições da população com formas semelhantes às observadas para $D_2(u)$ na Fig. 3.9, apesar das fortes oscilações presentes neste último caso.

Observemos agora o efeito dos valores dos parâmetros fora do refúgio. O aumento de r_{out} não tem efeito sobre a população interna, como mostrado na Fig 3.14, exceto na interface, mas a população externa decai mais rapidamente a partir da interface com o aumento de $|r_{out}|$. De fato, na região externa, a densidade populacional decai quase exponencialmente a partir da interface, com uma taxa que diminui com D_{out} conforme $u(x) \sim \exp\left(-\sqrt{\frac{r_{out}}{D_{out}}}[x - L/2]\right)$. Este resultado é obtido impondo a continuidade da densidade populacional e do fluxo na interface, e aproximando $D(x) = D_{in}$ dentro do refúgio, enquanto fora $D(x) = D_{out}$ e $u(x) \sim 0$ devido às condições hostis. Além disso, sendo baixa a densidade, o termo não linear (competição não local) é desprezado.

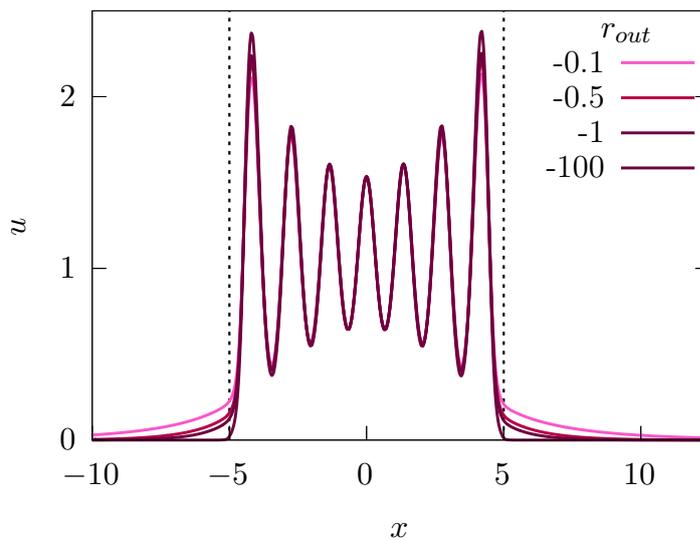


Figura 3.14: Perfis estacionários da densidade populacional, para os parâmetros $L = 10$, $s = 0.2$, $w = 1$ e, variando o parâmetro indicado na legenda de cada painel, para $r_{in} = 1$, $D_{in} = 0.01$, $D_{out} = 1$

Quando a difusividade externa é menor do que no refúgio, ou seja $D_{out} < D_{in}$, a população desaparece perto da interface. Caso contrário, quando D_{out} é maior do lado de fora, podemos observar na Fig. 3.15 que ela tem efeito não apenas no perfil externo, que decai mais lentamente da interface com D_{out} maior, mas a difusividade externa também tem impacto nos padrões internos.

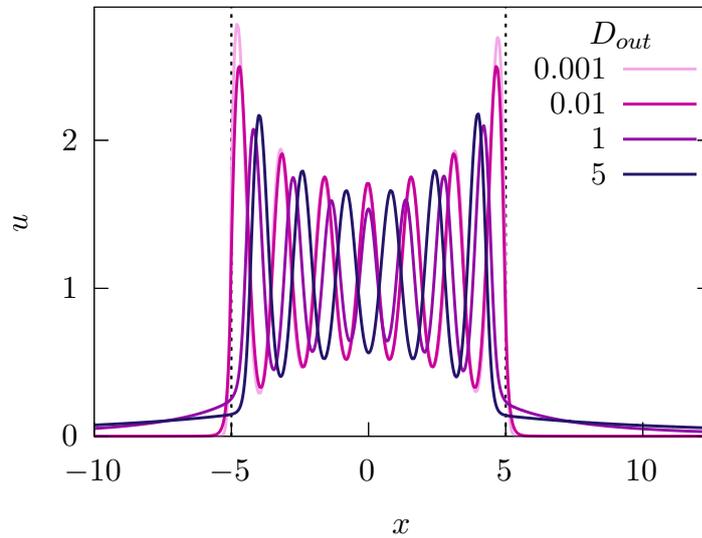


Figura 3.15: Perfis estacionários da densidade populacional, para os parâmetros $L = 10$, $s = 0.2$, $w = 1$ e, variando o parâmetro indicado na legenda de cada painel, para $r_{out} = -0.02$, $D_{in} = 0.01$, $D_{out} = 1$.

Resumimos os efeitos na formação de padrões produzidos por D_{in} , e também r_{in} , nos diagramas de fase da Fig. 3.16. A previsão da análise linear levando em consideração apenas D_{in} está de acordo com a forma das soluções obtidas numericamente. Para este perfil, na região estudada, sempre é atingido um estado estacionário, e também são observadas oscilações sustentadas próximas à fronteira esperada (linha tracejada). As comparações dos diagramas podem ser feitas com as Fig. 3.12, 3.14, 3.13 e 3.15.

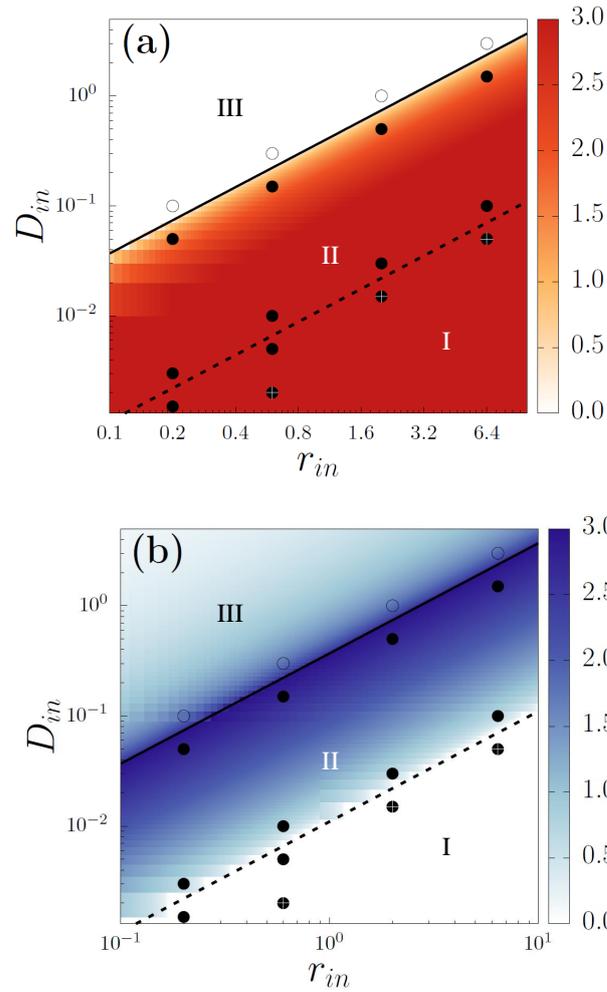


Figura 3.16: Diagramas de fase no plano $D_{in} - r_{in}$ para um perfil binário. Gráfico de cores e regiões como na Fig. 3.7. Padrões são formados, exceto na região branca em (a). Parâmetros corrigidos $D_{out} = 1$, $r_{out} = -0.02$, $L = 10$ e $w = 1$.

3.4

Comentários finais

Neste capítulo, discutimos o impacto da difusão heterogênea em um refúgio imerso em um ambiente hostil. Consideramos duas formas de difusividade dependente do estado, que imitam reações opostas à densidade, e também a difusividade dependente do espaço onde a heterogeneidade está vinculada à qualidade do ambiente, independentemente da densidade populacional.

Em todos os casos analisados, quando o nível médio de difusividade é suficientemente baixo dentro do refúgio, deixando os valores dos demais parâmetros fixos, surgem padrões internos. A população externa decai mais lentamente com níveis mais altos de difusividade externa. Os níveis de difusividade dentro e fora podem explicar perfis observados experimentalmente que apresentam caudas com alta densidade de indivíduos mesmo em condições muito adversas, como no caso de bactérias sujeitas a luz UV [4].

Independentemente dos detalhes do perfil de difusividade dentro do refúgio, mesmo apresentando grandes oscilações, seu nível médio permite uma boa previsão das fronteiras críticas para a formação de padrões através da análise de estabilidade linear, como observado nos diagramas de fases. Isso indica uma certa robustez do processo de formação de padrões frente a heterogeneidades no perfil de difusividade.

No entanto, o tipo de heterogeneidade tem efeitos sobre a forma dos padrões. No caso de reação de superlotação, é possível ter picos mais uniformes e pode ocorrer fragmentação, semelhante ao que ocorre com o perfil de 2 níveis. No caso de reação de escassez, os picos aumentam quanto mais próximo da interface e um estado estacionário pode ser inatingível devido à condensação progressiva nos picos. Essas características não são capturadas pela análise linear.

4

Conclusões e perspectivas

O foco desta tese foi estudar os efeitos da não localidade e da heterogeneidade de diversos processos elementares na formação de padrões espaciais. Com esse propósito, consideramos versões modificadas da equação de FKPP.

No capítulo 2, observamos que, apesar de que para a formação de padrões, é crucial que \mathcal{C} (da competição) possa assumir valores negativos (para produzir um pico positivo em $\lambda(k)$), os demais processos sendo não locais podem interferir (destrutiva ou construtivamente) inclusive a difusão. Este fenômeno de interferência no espaço de Fourier, depende do quanto as interações não locais são espacialmente compactas.

Os resultados apresentados no capítulo 2 foram obtidos utilizando interações uniformes, representadas pela função retangular, com largura variável. Esta forma foi escolhida devido ao seu formato mínimo e representação analítica fechada no espaço de Fourier, permitindo a obtenção de resultados analíticos. Nossas conclusões, no entanto, permanecem válidas para outras funções de influência, desde que suas transformadas de Fourier apresentem oscilações que mudem de sinal.

O impacto combinado dos diversos processos dependentes de escala está no cerne da teoria da formação de padrões [15, 19]. Recentemente, a ideia de que a forma funcional e alcance das interações têm um papel crítico na organização espacial dos organismos tem sido destacada [13, 80]. Neste capítulo sobre não localidade de todos os processos, conectamos esses dois resultados fundamentais, explorando as consequências que o formato das interações tem na forma como os efeitos dos diferentes processos se sobrepõem e controlam a formação de padrões. Nossos resultados mostram a existência de uma interferência escala-dependente que pode ocorrer quando as funções de influência, que representam o modo de ação espacialmente estendido de cada processo, são suficientemente compactas.

Uma continuação natural desta parte do trabalho de tese é procurar detectar o fenômeno de interferência em situações do mundo real. As aplicações em dinâmica de vegetação são promissoras devido ao seu valor ecológico e um sólido suporte de literatura. Para isso, uma modificação adequada da Eq. (2-5) é necessária, incorporando a especificidade dos processos envolvidos, relacionados à competição de recursos e ao crescimento e disseminação da biomassa sob e acima do solo. Potenciais cenários interessantes devem envolver interações restritas a um determinado comprimento espacial, tendo o caráter

compacto que discutimos ao longo do artigo. Por exemplo, nos casos em que a interação planta-planta é fortemente mediada pela dinâmica da água, a porosidade do solo pode induzir um núcleo côncavo que confina a influência das plantas à distância [81]. Como outro exemplo, resultados recentes sobre competição subterrânea mostram que a propagação de raízes é bastante territorial, restringindo a proximidade das plantas de maneira acentuada [82]. A interação acima do solo também pode ser bem delimitada, como no caso da competição das copas das árvores pela luz solar. Além disso, a dispersão de sementes também pode estar associada a uma função de influência compacta. Este é o caso quando a dispersão de sementes depende principalmente da gravidade (caindo perto de plantas e árvores) [63] ou quando a dispersão é não linear [83]. Este caminho de pesquisa aplicada também exige uma extensão para o cenário 2D onde os padrões podem apresentar diferentes topologias, como lacunas periódicas, listras, labirintos e manchas [21, 23, 84, 85, 86].

No Capítulo 3, investigamos as estruturas espaciais associadas às variações da difusividade com a densidade populacional e também da difusividade depende do espaço, onde a heterogeneidade é vinculada às condições do ambiente independente da população. Este estudo foi motivado por resultados experimentais em populações de bactérias sujeitas a um meio hostil (luz UV) exceto sob uma máscara [4], cujo perfil de densidade ainda permanece não explicado.

Assim, o cenário escolhido para este estudo foi o de um refúgio de tamanho finito imerso em um ambiente hostil. Os resultados mostram que, para todos os casos, os padrões surgem para baixos níveis médios de difusividade no interior do refúgio. Já a difusividade no ambiente hostil interfere nos decaimentos da população externa.

Por um lado, mostramos que o processo da formação de padrões é robusto em relação às variações no perfil de difusividade, porém o tipo de heterogeneidade tem efeitos nas formas de oscilação espacial. Para todos os casos, encontramos três tipos de perfis: oscilações sustentadas ou amortecidas e perfis homogêneos. Fornecemos as previsões teóricas destes perfis por meio da teoria de estabilidade linear baseada nos modos de oscilação do espaço de Fourier nos planos dos parâmetros da difusividade, e apresentam boa concordância com os resultados da integração numérica da equação modificada de FKPP. Porém a heterogeneidade da difusividade tem impacto nas formas dos padrões, não prevista pela análise linear.

Por outro lado, com relação à motivação empírica inicial, nossos resultados numéricos e considerações teóricas, explorando como a mobilidade dependente da densidade afeta a formação de padrões, revelam importantes assi-

naturas macroscópicas que podem fornecer o entendimento sobre mecanismos ocultos. Esse conhecimento pode então ser usado para refinar modelos matemáticos. Dentro do contexto particular da equação FKPP, em tentativas anteriores de explicar o comportamento de populações de bactérias em um ambiente sujeito à luz UV com refúgio [4], Perry chama a atenção para a insuficiência do Fisher modelo (local) para obter uma previsão de flutuações observadas em perfis empíricos. No entanto, a mobilidade medida empiricamente é muito alta para permitir a desestabilização do estado homogêneo, porém foi medida em baixa densidade bacteriana. Uma possibilidade é que a mobilidade seja influenciada pela reação à aglomeração, com baixa mobilidade em regiões lotadas e alta em caso contrário, ou mobilidade distinta quando submetida a condições hostis, o que poderia produzir as caudas observadas da distribuição fora do refúgio. De fato, alguns dos perfis obtidos neste trabalho lembram aqueles observados nos experimentos de Perry, mas é necessário um estudo mais aprofundado nessa direção, e este trabalho pode representar um ponto de partida.

Ainda que a análise linear seja robusta para prever a maioria dos resultados numéricos, ela pode não ser suficiente para prever se a dinâmica alcança um estado estacionário em algumas situações, como observamos no capítulo 3 no caso em que a difusividade decai com a densidade. Assim, uma análise não linear, por exemplo, via funções de Lyapunov, pode ser mais refinada.

A

Resultados complementares para a dinâmica não local

A.1

Resultados para as funções de influência exponenciais

Na subseção 2.2.1, mostramos que para \mathcal{C} exponencial é impossível produzir desestabilização caso \mathcal{D} seja retangular, e, em quaisquer escalas c , d , a solução no estado estacionário é sempre homogênea. A Fig. A.1 mostra os perfis, obtidos pela integração numérica da Eq. (2-5), que correspondem com a análise de interação das componentes ilustrada na Fig. 2.1

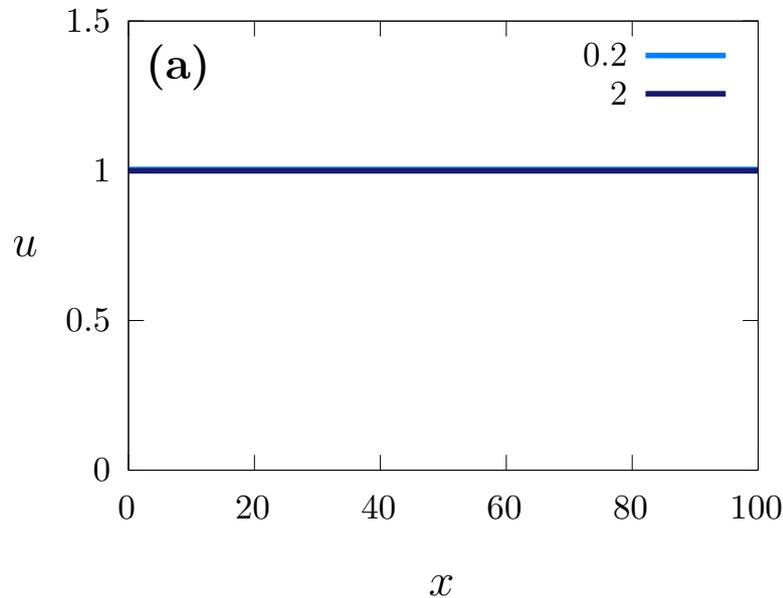


Figura A.1: Perfis de densidade em diferentes escalas d indicadas na figura, para \mathcal{D} retangular, \mathcal{C} exponencial e $\tilde{\mathcal{G}} \rightarrow 1$. Os perfis foram obtidos para $c = 18$ e correspondem com a análise de interação das componentes mostrada na Fig. 2.1.

Por outro lado, quando \mathcal{C} é retangular e \mathcal{D} é exponencial, os padrões surgem para valores de d suficientemente pequenos (e.g., $d = 0.3$), mas não para grandes valores de d (e.g., $d = 8$), e observamos um comportamento sempre destrutivo de λ_d . Os perfis de densidade são mostrados na Fig. A.2 e correspondem com a análise de interação ilustrada na Fig. 2.2.

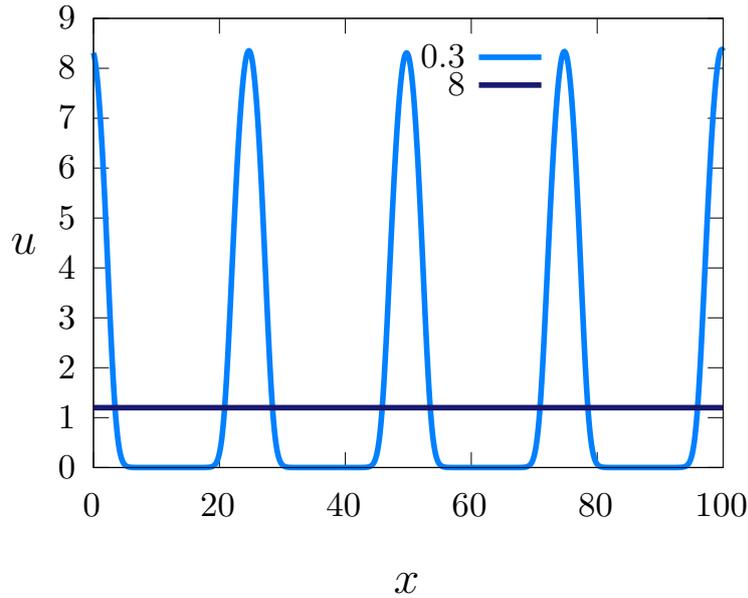


Figura A.2: Perfis de densidade em diferentes escalas d indicadas na legenda, sendo \mathcal{D} exponencial, \mathcal{C} retangular e $\tilde{\mathcal{G}} \rightarrow 1$. Os perfis foram obtidos para $c = 18$ e correspondem com a análise de interação das componentes mostrada na Fig. 2.2.

A.2

Interferência para o caso \mathcal{D} triangular

A seguir iremos mostrar o efeito da função de influência triangular \mathcal{D} , considerando que \mathcal{C} seja retangular e crescimento local para verificar o contraste dos efeitos observados no capítulo 2. Como $\tilde{\mathcal{D}} = \sin^2(kd)/(kd)^2$ também oscila no espaço de Fourier λ_d pode produzir os efeitos de interferência contribuindo para $\lambda(k^*) > 0$ assim como observado quando \mathcal{D} é retangular. Porém, como a amplitude de oscilação é menor, o efeito de interferência é mais fraco. Escolhemos $D \sim 0.2$ para produzir uma alternância dos domínios, como observado anteriormente para \mathcal{D} é retangular.

A interferência construtiva causada pela componente de difusão pode acontecer com a variação da escala d , como é mostrado na Fig. A.3. Vale ressaltar que, como \mathcal{C} é retangular, a contribuição λ_c continua a mesma para comprimento de onda dos padrões e o tipo de interferência obedece à mesma relação entre as escalas c e d vistas anteriormente, como mostrado na Fig. A.4, ou seja, interferências construtivas ocorrem para $d = x_M/(1.43\pi)c$ (linhas cheias) e destrutivas para $d = x_m/(1.43\pi)$ (linhas tracejadas), onde x_M e x_m são os pontos de máximo e de vale da componente λ_d , respectivamente. Entretanto os pontos de máximos e mínimos mudam. Neste caso, a componente λ_d possui uma contribuição $\text{sinc}^2(x)$ com máximos dados pelos pontos $x_M/\pi = (1.43, 2.46, 3.47, 4.47, \dots) \simeq 2n + (-1)^n/2$ e mínimos dados pelos pontos $x_m/\pi =$

$(1, 2, 3 \dots n)$ com $n = 1, 2, 3 \dots$

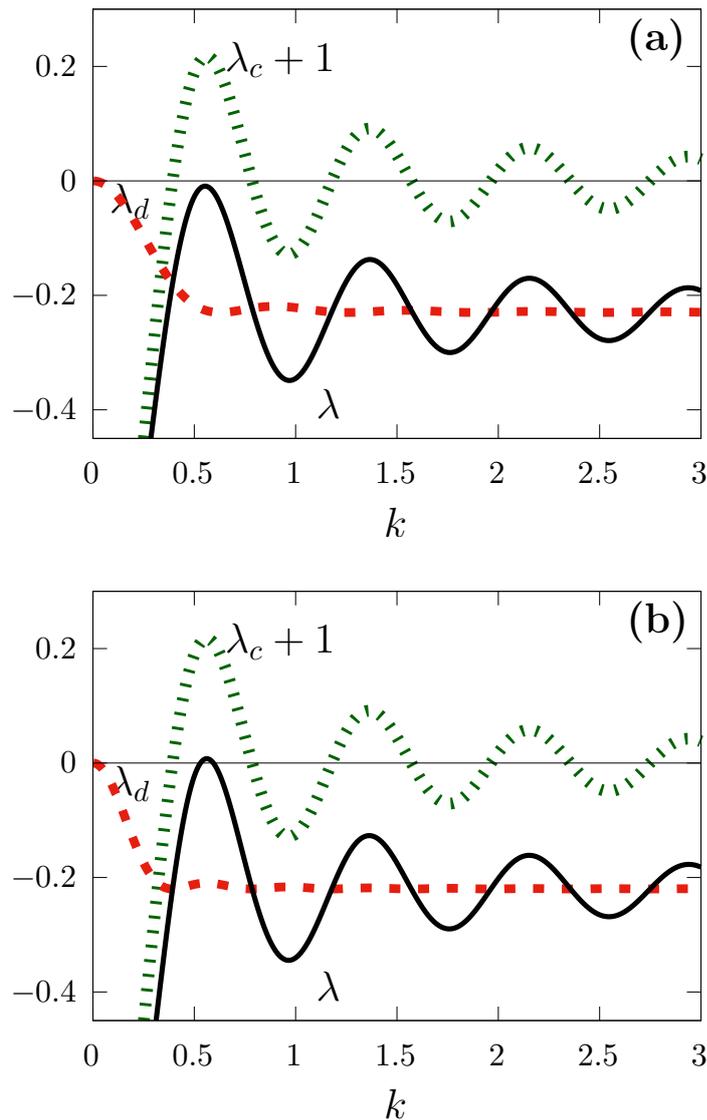


Figura A.3: Análise de interferência de acordo com a Eq. (1-12) para \mathcal{D} triangular e \mathcal{C} retangular, enquanto o crescimento é local $\tilde{\mathcal{G}}(k) \rightarrow 1$. Os parâmetros são $d = 5$ (a), $d = 8$ (b), $c = 8$ fixo e $D = 0.2$.

Apesar da alternância entre as faixas com interferências construtivas e destrutivas ao variar a escala d vistas no mapa de calor A.4, podemos observar estruturas espaciais em regiões mais claras do lilás, como mostrado na Fig. A.5, pois $\lambda(k^*)$ é muito próximo de zero, ou seja, a taxa de crescimento dos modos é insuficiente para reduzir o efeito de estabilização no estado estacionário. Porém, mesmo na região onde $\lambda(k^*)$ é positivo mas muito próximo de zero, a desestabilização perde efeito com o aumento de d , entretanto, ainda se observam pequenas oscilações de acordo com o painel (b). Aumentando d mais um pouco, as amplitudes são reduzidas, mas depois aumentam na região de escala coincidente com $\lambda(k^*) > 0$, porém próximo de zero.

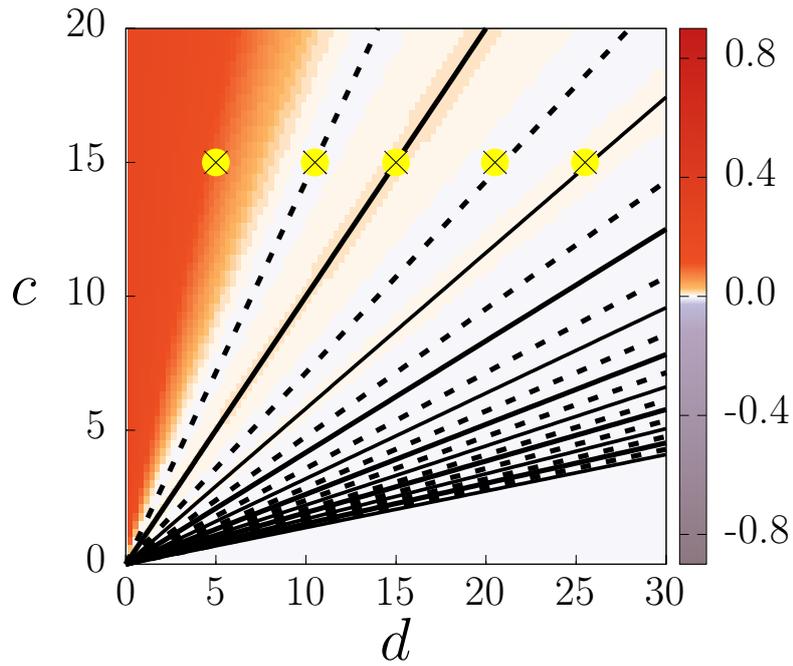
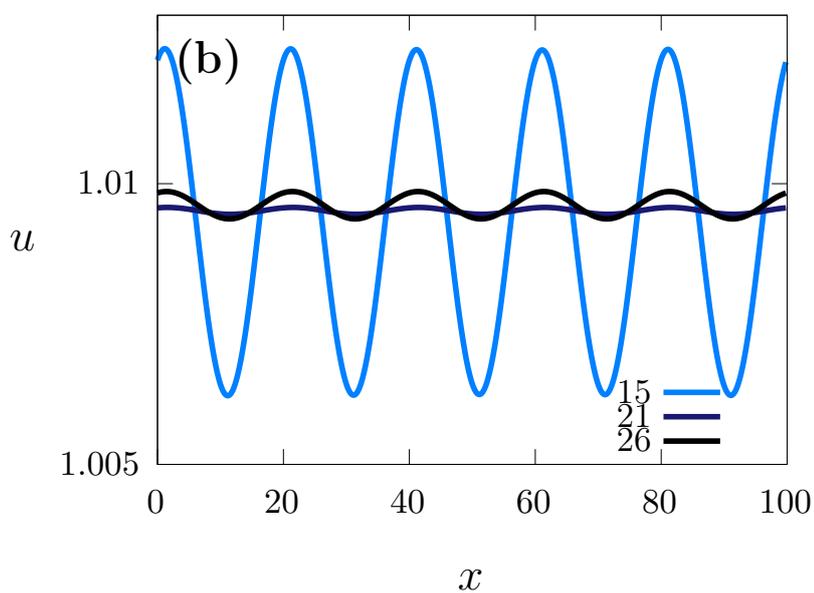
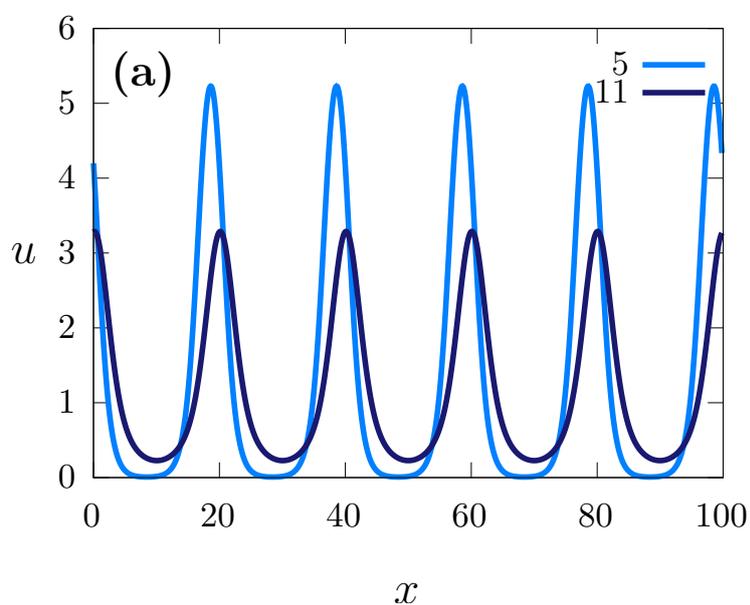


Figura A.4: Gráfico de calor no plano $d - c$ para \mathcal{D} triangular, \mathcal{C} retangular e $\tilde{\mathcal{G}} \rightarrow 1$. O coeficiente de difusão é $D = 0.2$. As linhas retas correspondem aos máximos locais (sólidas) e mínimos (tracejadas), previstas a partir dos extremos da função sinc^2 .

A não linearidade pode levantar os picos e abaixar os vales, tornando o efeito das interferências mais visível para \mathcal{D} triangular. Neste caso escolhemos $D = 2$ e os expoentes $\alpha = 0.46$, $\beta = \gamma = 2$ (ver Fig. A.6). O pico positivo é maior comparado com o caso linear e pelo mapa de calor da Fig. A.6 observamos mais regiões onde $\lambda(k^*) \geq 0$. Entretanto, o efeito de interferência ainda é fraco em relação a \mathcal{D} retangular no caso não linear.



PUC-Rio - Certificação Digital Nº 1821007/CA

Figura A.5: Perfis de densidade populacional de acordo com os pontos do mapa de calor mostrados na Fig. A.4 para diferentes escalas d mostradas nas legendas, lembrando que $c = 18$ e $D \simeq 0.2$

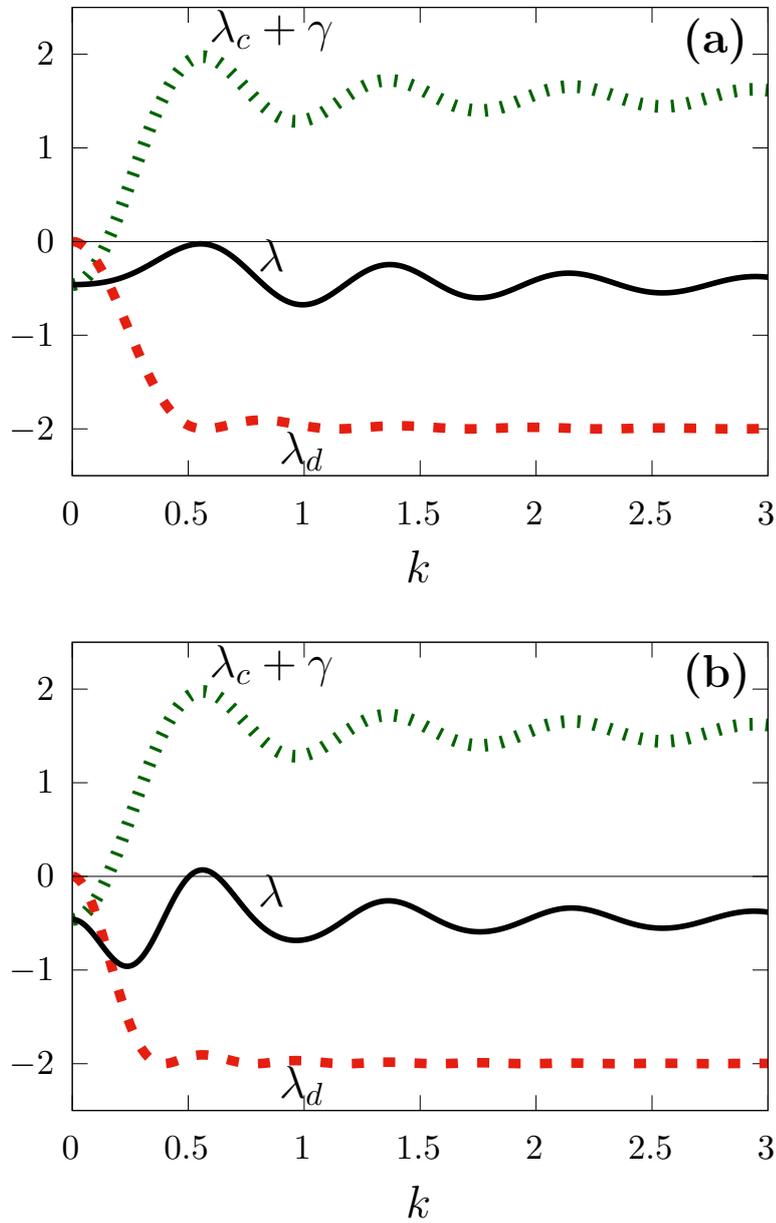


Figura A.6: Análise de interferência para o caso não linear com \mathcal{D} triangular, \mathcal{C} retangular enquanto que o crescimento é local $\tilde{\mathcal{G}} \rightarrow 1$. Os parâmetros são $\alpha = 0.46$, $\beta = 2$, $\gamma = 2$ e $D = 2$ para $c = 8$ fixo e $d = 2$ (a), $d = 8$

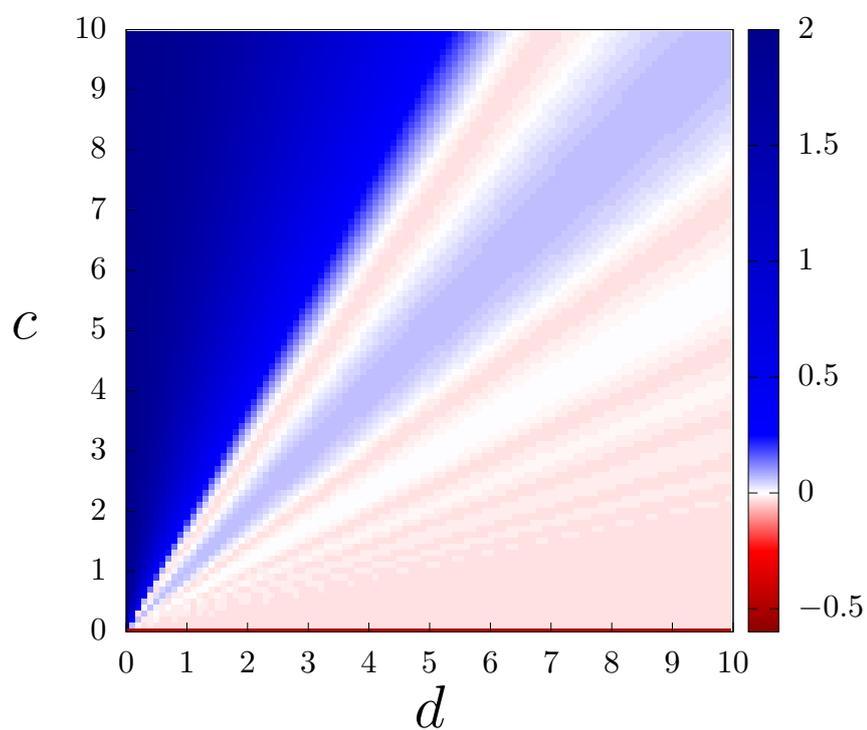


Figura A.7: Gráfico de calor no plano $d - c$, para \mathcal{D} triangular, \mathcal{C} retangular e $\tilde{\mathcal{G}} \rightarrow 1$. O coeficiente de difusão é $D = 2$ e os expoentes são $\alpha = 0.46$, $\beta = \gamma = 2$.

B

Indução de padrões por heterogeneidade $r(x)$

Neste apêndice apresentaremos a predição teórica que determina as condições críticas para a aparição de diferentes estruturas espaciais e os seus tipos, descritos no capítulo 3.

Algumas das demonstrações foram desenvolvidas nas Refs. [13, 51], usando a teoria de estabilidade linear, aqui revisaremos os resultados, e efetuaremos cálculos específicos para nossos casos de interesse.

O termo responsável pela mudança na taxa de crescimento $r(x)$ fornecido pela Eq. (1-17) é dado por

$$\psi(x) = (r_{in} - r_{out})\Theta(L/2 - |x|). \quad (\text{B-1})$$

Uma solução aproximada da Eq. (3-1) pode ser obtida no limite de heterogeneidade fraca para o crescimento, ou seja, $\psi(x)/r_{in} \ll 1$. Considerando pequenas perturbações em torno do estado homogêneo $u_0 = r_{in}$ podemos substituir $u(x, t) \simeq u_0\epsilon(x, t) = u_0 + \epsilon \exp(ikx + \lambda t)$ na Eq. (3-1) para $\epsilon \ll u_0$, obtendo a forma linearizada

$$\partial_t \epsilon = \bar{D} \partial_{xx} \epsilon - u_0 \gamma \star \epsilon + r_{in} \psi(x) \epsilon, \quad (\text{B-2})$$

onde \bar{D} é o nível médio da difusividade dentro do refúgio. No estado estacionário, a transformada de Fourier fornece

$$0 = \lambda(k) \tilde{\epsilon} + u_0 \tilde{\psi}(k) \tilde{\epsilon}, \quad (\text{B-3})$$

onde

$$\lambda(k) = -\bar{D}k^2 - r_{in} \tilde{\gamma}, \quad (\text{B-4})$$

e a transformada inversa da Eq. (B-3) resulta na expressão

$$\epsilon(x) = \mathcal{F}^{-1} \left\{ \frac{u_0 \tilde{\psi}(k)}{-\lambda(k)} \right\} = \frac{1}{2\pi} \int_{-\infty}^{\infty} dk \frac{u_0 \tilde{\psi}(k)}{-\lambda(k)} e^{ikx}. \quad (\text{B-5})$$

A integração para calcular a transformada inversa em (B-5) pode ser feita pelo método de resíduos. Portanto é relevante obter os polos do integrando. Se a transformada de Fourier do termo de heterogeneidade $\tilde{\psi}(k)$ não introduz polos relevantes, então interessa determinar as raízes complexas de $\lambda(k)$. Por exemplo, no nosso caso de interesse que é o refúgio, temos

$$\tilde{\psi}(k) = 2(r_{in} - r_{out}) \sin(kL/2)/(kL/2) \sim 1/k, \quad (\text{B-6})$$

e como o fator $1/k$ fornece um polo de ordem um trivial, $k = 0$, que contribuirá com um termo constante, então apenas os polos do integrando dados pelos

zeros de $\lambda(k)$ importam. Assim, vamos calcular os zeros complexos de $\lambda(k)$, $k_j^* = k_{j,R}^* \pm ik_{j,I}^*$ onde $k_{j,R}^*$ e $k_{j,I}^*$ são respectivamente as partes real e imaginária da j -ésima raiz k_j^* .

Lembremos que a integral em (B-5) pode ser calculada por resíduos como

$$\frac{1}{2\pi} \int_{-\infty}^{\infty} dk \frac{u_0 \tilde{\psi}(k)}{-\lambda(k)} e^{ikx} = iu_0 \sum_j \text{Res}_{k \rightarrow k_j^*} \frac{\tilde{\psi}(k)}{-\lambda(k)} e^{ikx}, \quad (\text{B-7})$$

onde a soma é sobre os zeros com $k_I^* > 0$, quando supomos uma interface localizada em $x = 0$ e o refúgio à direita da interface.

Logo, aparecerão em cada termo fatores do tipo $\exp(ik_j^*x)$, sendo $k_{I,j}^* > 0$. Se a parte imaginária de k_j^* for não nula, então surgem exponenciais reais da forma $\exp(-k_{I,j}^*x)$, indicando amortecimento. Os termos com maior parte imaginária decaem mais rápido, portanto o que persiste mais longe da interface é o que corresponde a o zero de menor parte imaginaria positiva, o qual denotamos por k_I . A respectiva parte real desse zero, que denotamos k_R , fornece o número de onda das oscilações.

Portanto, o modo dominante procurado é dado por $k_j^* = k_R + ik_I$ e a integração analítica fornece uma distribuição de população do tipo $e^{-k_I x} \cos(k_R x)$, para o interior de uma interface localizada em $x = 0$ (e similarmente para a outra interface no caso de um refúgio). Daí surgem os três tipos de oscilações nos perfis, mencionados na Seção 3.3.1, e que definem as seguintes regiões dos diagramas de fase:

(I) Oscilações sustentadas (de amplitude uniforme) quando $k_R \neq 0$ e $k_I = 0$.

(II) Oscilações amortecidas (atenuadas espacialmente) quando $k_R \neq 0$ e $k_I > 0$.

(III) Ausência de oscilações quando $k_R = 0$ e $k_I > 0$.

Para determinar as fronteiras críticas, basta impor as condições

$$k_I = 0 \quad \text{para a fronteira entre (I) e (II),} \quad (\text{B-8})$$

$$k_R = 0 \quad \text{para a fronteira entre (II) e (III).} \quad (\text{B-9})$$

Assim, podemos determinar, por exemplo, as difusividades críticas para os tipos de oscilação da densidade populacional, dependendo da taxa de crescimento r_{in} e da escala de interação da competição w .

Fronteira entre as regiões (I) e (II)

A região (I), em que as oscilações são sustentadas, é caracterizada por $k_I = 0$, portanto raízes reais. Basta que $\lambda(k^*) > 0$, para ter raízes reais. O modo dominante k^* é o valor em que a taxa de crescimento dos modos é máxima. A forma $\lambda(k) = -\bar{D}k^2 - r_{in}\tilde{\gamma}$, implica que as oscilações sustentadas surgem no limite de difusividade baixa, que é o caso mais favorável. Supondo $\bar{D} \simeq 0$, o modo k^* pode ser obtido pela condição de extremo do termo de competição dado por $-r_{in}\tilde{\gamma} = -r_{in}\text{sinc}(kw)$, dado que foi considerada a forma retangular da função d influência. Ou seja

$$r_{in} \frac{d \text{sinc}(kw)}{dk} \equiv r_{in} \left[\frac{\cos(kw)}{kw} - \frac{\sin(kw)}{k^2 w^2} \right] = 0. \quad (\text{B-10})$$

Para achar o extremo k^* , podemos expandir a Eq. (B-10) em série de Taylor, até a ordem que permita atingir a precisão desejada. Até a ordem 11 em k , temos

$$kw \left(\frac{1}{2!} - \frac{1}{3!} \right) - k^3 w^3 \left(\frac{1}{4!} - \frac{1}{5!} \right) + k^5 w^5 \left(\frac{1}{6!} - \frac{1}{7!} \right) \dots - k^{11} w^{11} \left(\frac{1}{12!} - \frac{1}{13!} \right) = 0. \quad (\text{B-11})$$

A forma exata da derivada na Eq. (B-10) e duas aproximações em série são apresentadas na Fig. B.1. Observe que o primeiro zero da aproximação de ordem 11, que é representada pela linha tracejada vermelha no gráfico da

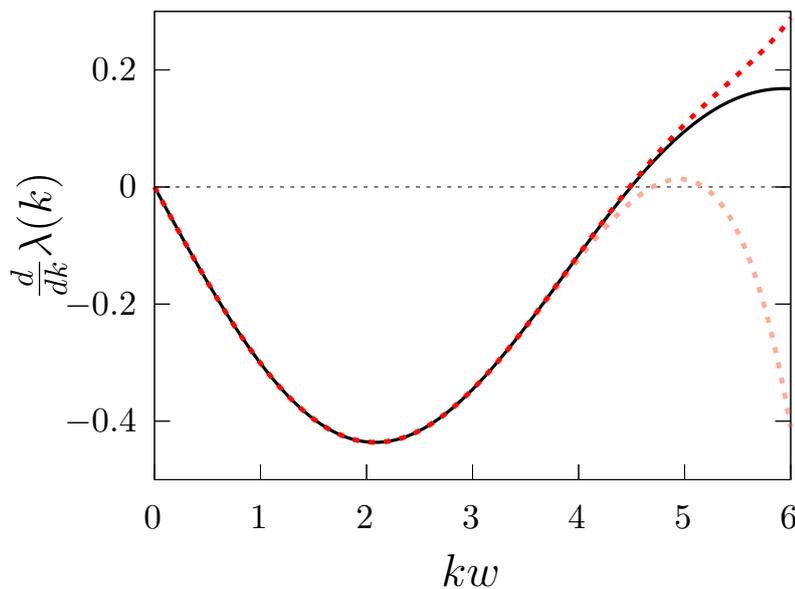


Figura B.1: Derivada da função $\text{sinc}(kw)$ (linha sólida) e suas aproximações em série de Taylor até a 10ª (linha tracejada rosa) e 11ª ordem (linha tracejada vermelha) para o cálculo de k^* .

Fig. B.1, coincide em boa aproximação com a raiz da derivada exata de $\lambda(k)$ (linha contínua preta). Na aproximação de ordem 10 (linha tracejada rosa) as raízes não são coincidentes. Portanto a aproximação dada pela Eq. B-11 fornece o modo onde $\lambda(k)$ é máximo quando $D = 0$. A única raiz real e positiva encontrada é $k^* = \sqrt{20.1}/w \simeq 1.43\pi/w$.

O valor estimado $k^* = 1.43\pi/w$ pode ser substituído na Eq. (B-4) e para $\lambda(k^*) = 0$ obtemos o valor crítico D_{c1} dado na Eq. (3.3.1).

A partir da condição $\lambda(k^*) > 0$, obtemos

$$\bar{D} \lesssim -r_{in}\text{sinc}(k^*w)/k^{*2} \simeq (1.43\pi)^{-3}r_{in}w^2. \quad (\text{B-12})$$

Para valores de \bar{D} maiores que o limiar dado pela Eq. (B-12) as oscilações se tornam amortecidas, entrando na região (II).

Fronteira entre as regiões (II) e (III)

Na região (II) em que as oscilações são amortecidas, a parte imaginária é não nula e os modos k podem ser obtidos calculando as raízes de $\lambda(k)$, ou seja

$$-\bar{D}k^2 - r_{in}\text{sinc}(kw) = 0. \quad (\text{B-13})$$

Uma estimativa das raízes da Eq. (B-13) pode ser fornecida pela série de Taylor do segundo termo truncada na quinta ordem de k , ou seja

$$\bar{D}k^2 \simeq -r_{in} \left(1 - \frac{w^2k^2}{6} + \frac{w^4k^4}{120} \right) + \mathcal{O}(k^5). \quad (\text{B-14})$$

Resolvendo para k , obtemos as raízes válidas

$$\begin{aligned} k_1 &= \sqrt{2} \sqrt{-\frac{30\bar{D}}{r_{in}w^4} + \frac{5}{w^2} + \frac{\sqrt{5}\sqrt{180\bar{D}^2 - 60\bar{D}r_{in}w^2 - r_{in}^2w^4}}{r_{in}w^4}}, \\ k_2 &= \sqrt{2} \sqrt{-\frac{30\bar{D}}{r_{in}w^4} + \frac{5}{w^2} - \frac{\sqrt{5}\sqrt{180\bar{D}^2 - 60\bar{D}r_{in}w^2 - r_{in}^2w^4}}{r_{in}w^4}}. \end{aligned} \quad (\text{B-15})$$

No limite onde as oscilações desaparecem, a parte real é nula, mas a parte imaginária é o menor $Im[k_j^*]$. Logo, a condição que deve ser satisfeita pela Eq. (B-15) é

$$180\bar{D}^2 - 60\bar{D}r_{in}w^2 - r_{in}^2w^4 = 0, \quad (\text{B-16})$$

para garantir a raiz imaginária. Para a igualdade temos o caso crítico que fornece a fronteira. Assim, obtemos a região (II) é limitada por $\bar{D}/(rw^2) \lesssim 1/6 + \sqrt{1/30} \simeq 0.35$. Para uma difusividade acima deste limiar, os padrões

esaciais desaparecem (entrando na região (III)). Seguindo o mesmo procedimento para expansão em ordem superior, obtemos a Eq. (3-8).

Esses resultados permitem uma boa previsão quando compararmos as simulações mostradas na Fig. B.2 com os diagramas da Fig. 3.16.

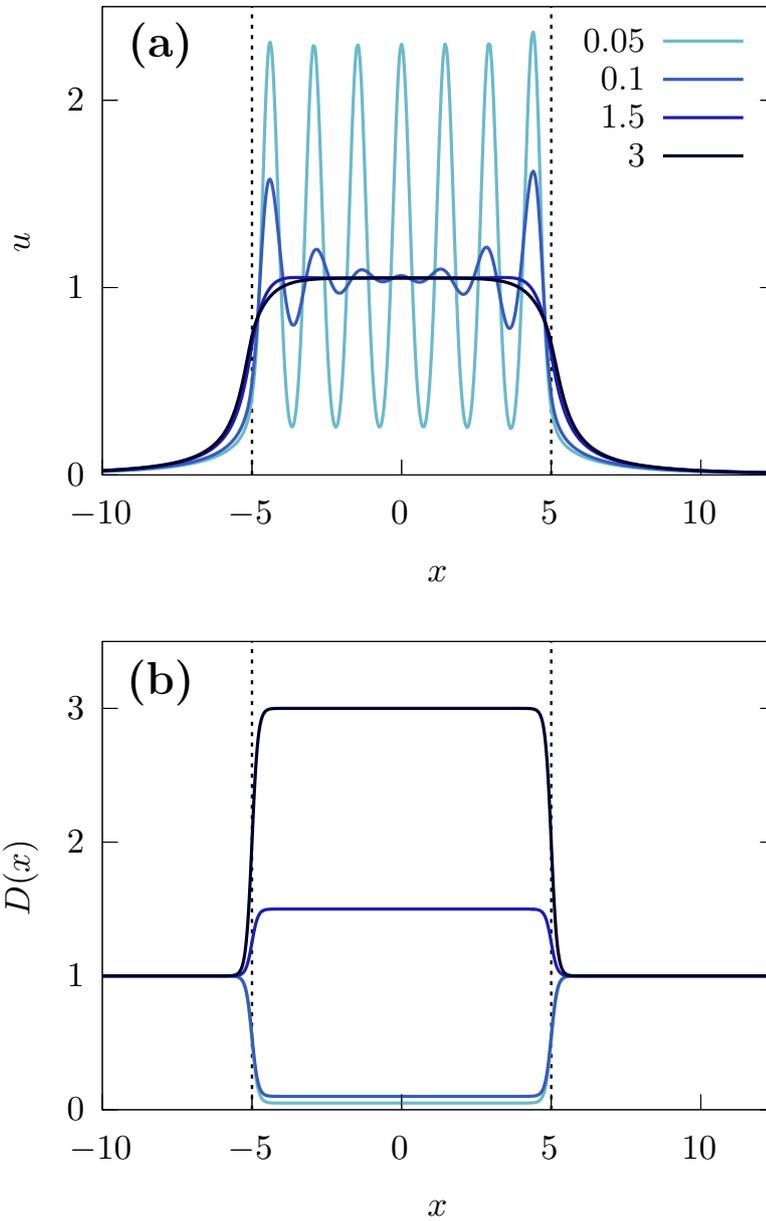


Figura B.2: (a) Perfis de densidade populacional e (b) perfis de difusividade com dependência espacial, correspondentes aos pontos mostrados nos diagramas da Fig. 3.16, e valores fixos de $D_{out} = 1$ e $r_{out} = 1$.

C

Tamanho crítico do refúgio para sobrevivência

Reservamos este apêndice para demonstrar o tamanho crítico em um refúgio para o caso de difusividade dependente da densidade. No limite de baixa densidade, o termo não linear da Eq. (3-1) é desconsiderado, de modo que podemos resolver as equações no estado estacionário

$$\frac{d}{\sigma} e^{-u_i/\sigma} (\partial_x u_i)^2 + d e^{-u_i/\sigma} \partial_{xx} u_i = -r_i u_i, \quad (\text{C-1})$$

onde o índice $i = \{in, out\}$ indica a densidade e taxa de crescimento dentro ou fora do refúgio, respectivamente. Como $u \sim 0$, podemos desprezar os termos de ordens superiores e o primeiro termo da Eq. (C-1) é desconsiderado. Expandindo a exponencial em série de Taylor, obtemos

$$\begin{aligned} d(1 - u_i/\sigma) \partial_{xx} u_i &= -r_i u_i, \\ \therefore d \partial_{xx} u_i &\approx -r_i u_i. \end{aligned} \quad (\text{C-2})$$

A solução geral da Eq. (C-2) é

$$u_i = A \exp\left(-\sqrt{-\frac{r_i}{d}} x\right) + B \exp\left(\sqrt{-\frac{r_i}{d}} x\right). \quad (\text{C-3})$$

No interior do refúgio, r_{in} é positivo. Portanto, a solução particular da Eq. C-3 é dada por

$$u_i = C \cos\left(\sqrt{\frac{r_i}{d}} x\right) + D \sin\left(\sqrt{\frac{r_i}{d}} x\right). \quad (\text{C-4})$$

A baixas densidades $u_i \neq 0$ no centro do refúgio ($x = 0$) enquanto que $u_i = 0$ na interface ($x = \pm L/2$), assim descartamos o segundo termo da Eq. (C-4) e obtemos

$$u_{in} = C \cos\left(\sqrt{\frac{r_i}{d}} x\right). \quad (\text{C-5})$$

Por outro lado, $r_{out} < 0$ e a solução da densidade de população fora do refúgio é uma queda exponencial de modo que

$$u_{out} = A \exp\left(-\sqrt{\frac{r_{out}}{d}} x\right). \quad (\text{C-6})$$

Para garantir a continuidade das soluções na interface as condições

$$u_{in}(x)|_{x=\pm L/2} = u_{out}(x)|_{x=\pm L/2}, \quad (C-7)$$

$$\partial_x u_{in}(x)|_{x=\pm L/2} = \partial_x u_{out}(x)|_{x=\pm L/2}, \quad (C-8)$$

devem ser satisfeitas. Assim, o tamanho crítico do refúgio para este caso é

$$L_c = 2\sqrt{\frac{d}{r_{in}}} \arctan\left(\sqrt{\frac{-r_{out}}{r_{in}}}\right). \quad (C-9)$$

Mantendo o mesmo tamanho do refúgio, existe um limiar de difusividade regulado pelo parâmetro d para a sobrevivência da população. A predição teórica dada pela Eq. (C-9) e os resultados mostrados na Fig. C.1 estão de acordo. Plotamos os gráficos para dois tamanhos de refúgio diferentes e constatamos que a população sobrevive em refúgios maiores mesmo com uma difusividade mais alta como vemos no painel (b).

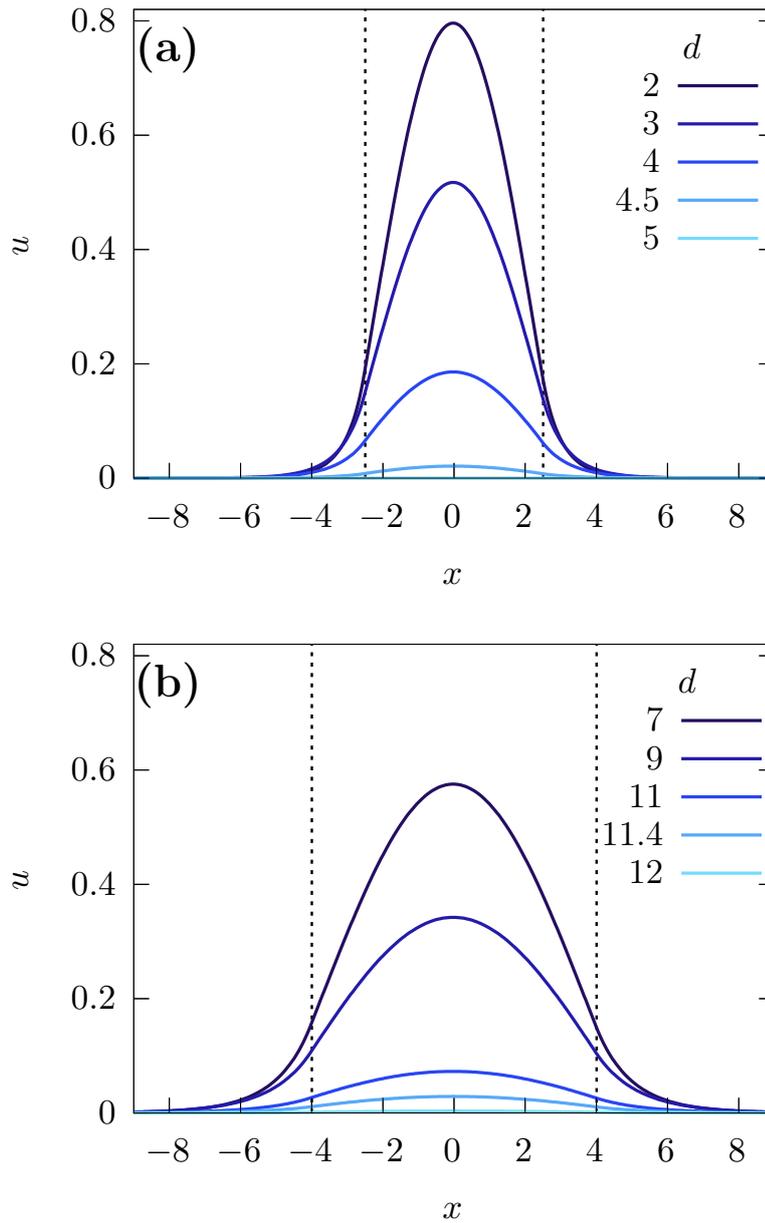


Figura C.1: Valor crítico do parâmetro d para perfis de baixas densidades. Note que o resultado numérico corresponde ao previsto pela teoria dada pela Eq. (C-9). No painel (a), $d_c \simeq 4.5$ para $L_c = 5$ e em (b) $d_c \simeq 11.4$ para $L_c = 8$. Os parâmetros fixos são $r_{in} = 1$, $r_{out} = -6$, e $\sigma = 1$.

Seguindo o mesmo raciocínio, é possível obter uma expressão similar para o caso de superlotação. O tamanho crítico para difusividade dependente da densidade pode ser generalizada pela expressão (3-5).

D

Difusividade em lei de potência

Neste apêndice mostrarei resultados complementares aos apresentados no capítulo 3. Apesar do paradigma ser o mesmo, os resultados aqui apresentados revelam comportamentos diferentes e por este motivo não foram incluídos como uma seção do capítulo 3.

Supomos que o coeficiente de difusão varia como uma lei de potência da densidade, ou seja

$$D_3(u) = d(u/u_0)^\nu, \quad (\text{D-1})$$

onde $\nu > -1$ pode ser negativo ou positivo, permitindo produzir reações à rarefação ou à superlotação, respectivamente. O objetivo deste apêndice é reforçar a ideia de que o tipo de heterogeneidade não interfere nas condições críticas para a desestabilização, mas neste caso é ainda mais evidente que a forma dos padrões muda.

Este tipo de perfil de difusividade já foi considerado para habitats infinitos [51, 46] e em relação ao tamanho crítico para sobrevivência [39]. O efeito de ν é mostrado na Fig. D.1, manifestando tendências semelhantes às observadas para os perfis exponenciais. Observe que para $\nu < 0$ surgem picos altos e estreitos, enquanto oscilações e fragmentação mais regulares surgem se $\nu > 0$. Novamente neste caso, essas nuances não são capturadas pela análise linear. De fato, Eq. (3-6) se torna $\lambda(k) = -\bar{d}k^2 - r\frac{\sin wk}{wk}$, significando que a análise linear ignora o expoente ν que controla a dependência da densidade.

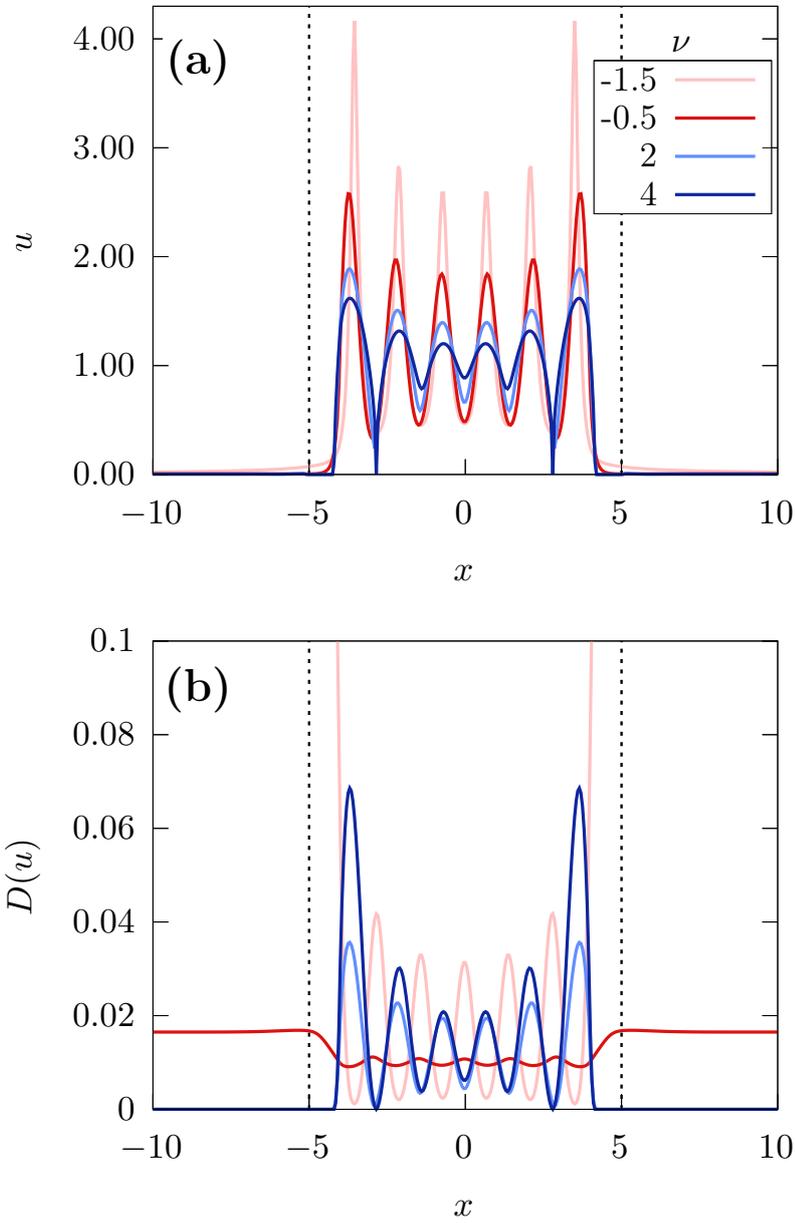


Figura D.1: Densidade populacional no estado estacionário e difusividade gerada por $D(u) = D_3(u) = d(u/u_0)^\nu$, para diferentes expoentes ν com $d = 0.01$ fixo, $r_{in} = 1$, $r_{out} = -0.02$, $w = 1$ e $L = 10$. Para $\nu = -1.5$, a difusividade fora do refúgio é $D(u) \simeq 10$ (não mostrado).

E

Referências bibliográficas

- [1] MERON, E. et al. **Vegetation patterns along a rainfall gradient.** *Chaos, Solitons & Fractals*, 19(2):367–376, 2004.
- [2] BONACHELA, J. et al. **Termite mounds can increase the robustness of dryland ecosystems to climatic change.** *Science*, 347(6222):651–655, 2015.
- [3] COLOMBO, E. H.; ANTENEODO, C. **Population dynamics in an intermittent refuge.** *Phys. Rev. E*, 94(4):042413, 2016.
- [4] PERRY, N. **Experimental validation of a critical domain size in reaction–diffusion systems with Escherichia coli populations.** *Journal of The Royal Society Interface*, 2(4):379–387, 2005.
- [5] TLIDI, M.; LEFEVER, R.; VLADMIROV, A. **On Vegetation Clustering, Localized Bare Soil Spots and Fairy Circles**, pages 1–22. Springer, Berlin, Heidelberg, 2008.
- [6] LEFEVER, R.; LEJEUNE, O. **On the origin of tiger bush.** *Bulletin of Mathematical Biology*, 59(2):263–294, 1997.
- [7] CATES, M. E. et al. **Arrested phase separation in reproducing bacteria creates a generic route to pattern formation.** *PNAS*, 107(26):11715–11720, 2010.
- [8] TILMAN, D.; KAREIVA, P. **Spatial ecology: the role of space in population dynamics and interspecific interactions.** Princeton University Press, 1997.
- [9] ZHAO, L. et al. **Fairy circles reveal the resilience of self-organized salt marshes.** *Science Advances*, 7(6), 2021.
- [10] HEINSALU, E.; HERNÁNDEZ-GARCIA, E.; LÓPEZ, C. **Clustering Determines Who Survives for Competing Brownian and Lévy Walkers.** *Phys. Rev. Lett.*, 110:258101, 2013.
- [11] MACIEL, G.A.; MARTINEZ-GARCIA, R. **Enhanced species coexistence in Lotka-Volterra competition models due to nonlocal interactions.** *Journal of Theoretical Biology*, 530:110872, 2021.
- [12] HANSKI, I. **Metapopulation ecology.** Oxford University Press, 1999.

- [13] DORNELAS, V. et al. **Landscape-induced spatial oscillations in population dynamics.** *Scientific Reports*, 11(1):1–11, 2021.
- [14] CAMAZINE, S. et al. **Self-organization in biological systems.** Princeton University Press, 2020.
- [15] CROSS, M. C.; HOHENBERG, P. C. **Pattern formation outside of equilibrium.** *Reviews of Modern Physics*, 65(3):851, 1993.
- [16] MURRAY, J. D. **Biomathematics, vol. 19.** *Mathematical biology, 2nd ed.* Springer, New York, NY, 1993.
- [17] FISHER, R. A. **The wave of advance of advantageous genes.** *Annals of Eugenics*, 7(4):355–369, 1937.
- [18] KOLMOGOROV, A. N.; PETROVSKII, I. G.; PISKUNOV, N. S. **A study of the equation of diffusion with increase in the quantity of matter, and its application to a biological problem.** *Bjul. Moskovskogo Gos. Univ*, 1(7):1–26, 1937.
- [19] RIETKERK, M.; VAN DE KOPPEL, J. **Regular pattern formation in real ecosystems.** *Trends in Ecology & Evolution*, 23(3):169–175, 2008.
- [20] BORGOGNO, F. et al. **Mathematical models of vegetation pattern formation in ecohydrology.** *Reviews of Geophysics*, 47(1), 2009.
- [21] ESCAFF, D. et al. **Localized vegetation patterns, fairy circles, and localized patches in arid landscapes.** *Phys. Rev. E*, 91:022924, 2015.
- [22] FERNANDEZ-OTO, C.; TZUK, O.; MERON, E. **Front instabilities can reverse desertification.** *Phys. Rev. Lett.*, 122(4):048101, 2019.
- [23] FERNANDEZ-OTO, C. et al. **Strong nonlocal coupling stabilizes localized structures: an analysis based on front dynamics.** *Phys. Rev. Lett.*, 110(17):174101, 2013.
- [24] MURRAY, J. D. **Mathematical Biology: I. An Introduction.** Interdisciplinary Applied Mathematics. Springer, 2002.
- [25] FUENTES, M. A.; KUPERMAN, M. N.; KENKRE, V. M. **Nonlocal interaction effects on pattern formation in population dynamics.** *Phys. Rev. Lett.*, 91(15):158104, 2003.
- [26] FUENTES, M. A.; KUPERMAN, M. N.; KENKRE, V. M. **Analytical considerations in the study of spatial patterns arising from**

- nonlocal interaction effects.** *The Journal of Physical Chemistry B*, 108(29):10505–10508, 2004.
- [27] HERNÁNDEZ-GARCÍA, E.; LÓPEZ, C. **Clustering, advection, and patterns in a model of population dynamics with neighborhood-dependent rates.** *Phys. Rev. E*, 70(1):016216, 2004.
- [28] NAKAMASU, A. et al. **Interactions between zebrafish pigment cells responsible for the generation of Turing patterns.** *PNAS*, 106(21):8429–8434, 2009.
- [29] NINOMIYA, H.; TANAKA, Y.; YAMAMOTO, H. **Reaction, diffusion and non-local interaction.** *Journal of Mathematical Biology*, 75(5):1203–1233, 2017.
- [30] MARTÍNEZ-GARCÍA, R. et al. **Minimal mechanisms for vegetation patterns in semiarid regions.** *Phil. R. Soc. A*, 372(2027):20140068, 2014.
- [31] BERTI, S. et al. **Extinction dynamics of a discrete population in an oasis.** *Phys. Rev. E*, 92(1):012722, 2015.
- [32] TURNER, M. et al. **Landscape ecology in theory and practice**, volume 401. Springer, 2001.
- [33] SMITH, J. et al. **Animal signals.** Oxford University Press, 2003.
- [34] CORLEY, L. D. et al. **Influence of colostrum on transepithelial movement of *Escherichia coli* 055.** *Journal of Dairy Science*, 60(9):1416–1421, 1977.
- [35] TARNITA, C. et al. **A theoretical foundation for multi-scale regular vegetation patterns.** *Nature*, 541(7637):398–401, 2017.
- [36] PIMM, S. L.; JENKINS, C. N. **Connecting Habitats to Prevent Species Extinctions Conservation biologists are creating links between forest fragments where the most animals with small ranges live.** *American Scientist*, 107(3):162–169, 2019.
- [37] MACIEL, G. A.; LUTSCHER, F. **How individual movement response to habitat edges affects population persistence and spatial spread.** *The American Naturalist*, 182(1):42–52, 2013.
- [38] WINTLE, B. et al. **Global synthesis of conservation studies reveals the importance of small habitat patches for biodiversity.** *PNAS*, 116(3):909–914, 2019.

- [39] COLOMBO, E. H. AND ANTENEODO, C. **Nonlinear population dynamics in a bounded habitat.** *Journal of Theoretical Biology*, 446:11–18, 2018.
- [40] LUDWIG, D.; ARONSON, D. G.; WEINBERGER, H. F. **Spatial patterning of the spruce budworm.** *Journal of Mathematical Biology*, 8(3):217–258, 1979.
- [41] SKELLAM, J. G. **Random dispersal in theoretical populations.** *Bulletin of Mathematical Biology*, 53(1-2):135–165, 1991.
- [42] KENKRE, V. M.; KUPERMAN, M. N. **Applicability of the Fisher equation to bacterial population dynamics.** *Phys. Rev. E*, 67(5):051921, 2003.
- [43] COURCHAMP, F.; CLUTTON-BROCK, T.; GRENFELL, B. **Inverse density dependence and the Allee effect.** *Trends in Ecology & Evolution*, 14(10):405–410, 1999.
- [44] WALKER, M. et al. **Density-dependent effects on the weight of female *Ascaris lumbricoides* infections of humans and its impact on patterns of egg production.** *Parasites & Vectors*, 2(1):1–18, 2009.
- [45] COLOMBO, E. H.; ANTENEODO, C. **Nonlinear population dynamics in a bounded habitat.** *Journal of Theoretical Biology*, 446:11–18, 2018.
- [46] DORNELAS, V.; COLOMBO, E. H.; ANTENEODO, C. **Single-species fragmentation: The role of density-dependent feedback.** *Phys. Rev. E*, 99(6):062225, 2019.
- [47] DILUZIO, W. et al. ***Escherichia coli* swim on the right-hand side.** *Nature*, 435(7046):1271–1274, 2005.
- [48] SOSA-HERNÁNDEZ, J. E.; SANTILLÁN, M.; SANTANA-SOLANO, J. **Motility of *Escherichia coli* in a quasi-two-dimensional porous medium.** *Phys. Rev. E*, 95(3):032404, 2017.
- [49] MUSKAT, M. **The flow of homogeneous fluids through porous media: Analogies with other physical problems.** McGraw-Hill Book Company, Inc., 1937.
- [50] ARLT, J. et al. **Dynamics-dependent density distribution in active suspensions.** *Nature Communications*, 10(1):1–7, 2019.

- [51] COLOMBO, E. H.; ANTENEODO, C. **Nonlinear diffusion effects on biological population spatial patterns.** *Phys. Rev. E*, 86(3):036215, 2012.
- [52] KENKRE, V. M.; KUMAR, N. **Nonlinearity in bacterial population dynamics: Proposal for experiments for the observation of abrupt transitions in patches.** *PNAS*, 105(48):18752–18757, 2008.
- [53] LENZI, E. K.; ANTENEODO, C.; BORLAND, L. **Escape time in anomalous diffusive media.** *Physical Review E*, 63(5):051109, 2001.
- [54] ANTENEODO, C. **Non-extensive random walks.** *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications*, 358(2-4):289–298, 2005.
- [55] ANTENEODO, C. **Brownian motors in nonlinear diffusive media.** *Phys. Rev. E.*, 76(2):021102, 2007.
- [56] NEWMAN, W. I. **Some exact solutions to a non-linear diffusion problem in population genetics and combustion.** *Journal of Theoretical Biology*, 85(2):325–334, 1980.
- [57] GURTIN, M. E.; MACCAMY, R. C. **On the diffusion of biological populations.** *Mathematical Biosciences*, 33(1-2):35–49, 1977.
- [58] KAREIVA, P. M. **Local movement in herbivorous insects: applying a passive diffusion model to mark-recapture field experiments.** *Oecologia*, 57(3):322–327, 1983.
- [59] BIRZU, G. et al. **Genetic drift in range expansions is very sensitive to density feedback in dispersal and growth.** *arXiv preprint arXiv:1903.11627*, 2019.
- [60] TEUKOLSKY, S. et al. **Numerical recipes in C.** *SMR*, 693(1):59–70, 1992.
- [61] DA CUNHA, J. A. R.; PENNA, A. L. A.; OLIVEIRA, F. A. **Pattern formation and coexistence domains for a nonlocal population dynamics.** *Phys. Rev. E*, 83(1):015201, 2011.
- [62] ANDREU-VAILLO, F. et al. **Nonlocal Diffusion Problems.** Number 165. American Mathematical Society, 2010.
- [63] TURCHIN, P. **Quantitative Analysis of Movement: Measuring and Modeling Population Redistribution in Animals and Plants.** Sinauer Associates, 1998.

- [64] BATES, P. W. **On some nonlocal evolution equations arising in materials science.** *Nonlinear Dynamics and Evolution Equations*, 48:13–52, 2006.
- [65] KANG, H.; RUAN, S.; YU, X. **Age-structured population dynamics with nonlocal diffusion.** *Journal of Dynamics and Differential Equations*, 2020.
- [66] PIVA, G. G.; COLOMBO, E. H.; ANTENEODO, C. **Interplay between scales in the nonlocal FKPP equation.** *Chaos, Solitons & Fractals*, 153:111609, 2021.
- [67] DA SILVA, L. A.; COLOMBO, E. H.; ANTENEODO, C. **Effect of environment fluctuations on pattern formation of single species.** *Phys. Rev. E*, 90(1):012813, 2014.
- [68] MARTINEZ, A. S.; GONZÁLEZ, R. S.; TERÇARIOL, C. A. S. **Continuous growth models in terms of generalized logarithm and exponential functions.** *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications*, 387(23):5679–5687, 2008.
- [69] MARTINEZ, A. S.; GONZÁLEZ, R. S.; ESPÍNDOLA, A. L. **Generalized exponential function and discrete growth models.** *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications*, 388(14):2922–2930, 2009.
- [70] CABELLA, B. C. T.; MARTINEZ, A. S.; RIBEIRO, F. **Data collapse, scaling functions, and analytical solutions of generalized growth models.** *Phys. Rev. E*, 83(6):061902, 2011.
- [71] DOS SANTOS, L. S.; CABELLA, B. C. T.; MARTINEZ, A. S. **Generalized Allee effect model.** *Theory in Biosciences*, 133(2):117–124, 2014.
- [72] DOS SANTOS, R. V.; RIBEIRO, F. L.; MARTINEZ, A. S. **Models for Allee effect based on physical principles.** *Journal of Theoretical Biology*, 385:143–152, 2015.
- [73] KATH, W. L. **Waiting and propagating fronts in nonlinear diffusion.** *Physica D: Nonlinear Phenomena*, 12(1-3):375–381, 1984.
- [74] TAILLEUR, J.; CATES, M. E. **Statistical mechanics of interacting run-and-tumble bacteria.** *Physical Rev. Lett.*, 100(21):218103, 2008.
- [75] VON HARDENBERG, J. et al. **Diversity of vegetation patterns and desertification.** *Phys. Rev. Lett.*, 87(19):198101, 2001.

- [76] RIETKERK, M. et al. **Self-organization of vegetation in arid ecosystems.** *The American Naturalist*, 160(4):524–530, 2002.
- [77] CANTRELL, R. S.; COSNER, C. **Diffusion models for population dynamics incorporating individual behavior at boundaries: applications to refuge design.** *Theoretical Population Biology*, 55(2):189–207, 1999.
- [78] DOS SANTOS, M. A. F. et al. **Critical patch size reduction by heterogeneous diffusion.** *Phys. Rev. E*, 102(4):042139, 2020.
- [79] PIVA, G. G.; ANTENEODO, C. **A single-species population in a refuge subject to heterogeneous diffusion.** *Submitted arXiv preprint arXiv:2210.11638*, 2022.
- [80] PIGOLOTTI, S.; LÓPEZ, C.; HERNÁNDEZ-GARCÍA, E. **Species Clustering in Competitive Lotka-Volterra Models.** *Phys. Rev. Lett.*, 98:258101, 2007.
- [81] PELETIER, L. A. **The porous media equation.** *Applications of Nonlinear Analysis in the Physical sciences*, 6:229–241, 1981.
- [82] CABAL C. et al. **The exploitative segregation of plant roots.** *Science*, 370(6521):1197–1199, 2020.
- [83] DRAZER, G.; WIO, H. S.; TSALLIS, C. **Anomalous diffusion with absorption: Exact time-dependent solutions.** *Phys. Rev. E*, 61(2):1417, 2000.
- [84] CISTERNAS, J. et al. **Gapped vegetation patterns: Crown/root allometry and snaking bifurcation.** *Chaos, Solitons & Fractals*, 133:109617, 2020.
- [85] MESSAOUDI, M. et al. **Patchy landscapes in arid environments: Nonlinear analysis of the interaction-redistribution model.** *Chaos: An Interdisciplinary Journal of Nonlinear Science*, 30(9):093136, 2020.
- [86] LEFEVER R. ; TURNER J. **A quantitative theory of vegetation patterns based on plant structure and the non-local FKPP equation.** *Comptes Rendus Mécanique*, 340(11):818–828, 2012.