

# Propagação de Ondas Cálcio em Ovos do Peixe Medaka

Francisco Peixoto Gigante<sup>1</sup>, Rosa García Márquez<sup>1</sup>, Jeanne Barros<sup>2</sup>,  
Jorge Correa de Araujo<sup>2</sup>

## Resumo

Existem fenômenos em Biologia onde o ponto de partida é a formação de uma onda. No presente trabalho são analisadas qualitativamente as propagações de ondas de cálcio na superfície dos ovos do peixe Medaka, logo após o ato de fecundação, usando o modelo matemático de reação-difusão proposto por Murray (1989). Essas ondas percorrem a superfície do ovo em forma aproximadamente anelar emanada a partir do ponto de entrada do espermatozóide. Como resultado dessa análise foi obtida uma solução heteroclínica, associada ao estado de máxima energia potencial. Também foi verificado o estudo qualitativo através de soluções numéricas e a equivalência destes resultados com os obtidos da análise das soluções do tipo onda viajante.

## 1. Introdução

Existem fenômenos em Biologia onde o ponto de partida é a formação de uma onda. Por exemplo, uma onda de propagação de uma epidemia no campo da dinâmica de populações, propagação de ondas biológicas na superfície de ovos de vertebrados, aplicações em genética etc. Fenômenos deste tipo envolvem o processo de reação-difusão, ou seja, transporte de matéria.

Há um grande número de fenômenos da biologia em que o elemento-chave ou precursor a um processo de desenvolvimento é o surgimento de uma onda viajante, a qual pode ser uma concentração química,

---

<sup>□</sup> **Palavras-chave:** Ondas viajantes, Medaka, heteroclínica

<sup>1</sup> IME-UERJ, [francisco1989gigante@gmail.com](mailto:francisco1989gigante@gmail.com), [jeanne@ime.uerj](mailto:jeanne@ime.uerj)

<sup>2</sup> DMAT/FFP-UERJ, [jcaraujo@iprj.uerj.br](mailto:jcaraujo@iprj.uerj.br), [rosagm@uerj.br](mailto:rosagm@uerj.br);

uma deformação mecânica, um sinal elétrico ou de outra espécie. Nosso estudo tem como tema central a propagação de ondas químico-mecânicas, as que se propagam sobre a superfície de ovos de alguns vertebrados, considerando que o pequeno peixe medaka ("oryzias latipes") é um organismo modelo comum, uma espécie simples, afídromo, resistente e de vida curta que é reprodutivamente prolífico e fácil de ser estudado nos laboratórios, por isso, comumente usado em pesquisas biológicas. Quase todos os aspectos do ciclo de vida do peixe foram analisados repetidamente por biólogos de laboratório e por diversos cientistas.

No presente trabalho tratamos da propagação de ondas de cálcio na superfície dos ovos do peixe Medaka, as quais percorrem a superfície do ovo, emanada do ponto de entrada do espermatozóide, no ato da fecundação. Foi determinada a equação da solução heteroclínica associada à máxima energia potencial que ocorre na linha equatorial.

## 2. Descrição e Classificação Científica do Peixe Medaka

*Descrição:* O peixe Medaka é um peixe pequeno e comprido (4 cm), sua coloração pode ser cinzenta-prateada, amarela ou branca. Na natureza, vivem em temperatura ambiente entre 18 e 24°C. São onívoros e a sua dieta pode ser constituída por flocos, zooplâncton, granulado, dáfias e náuplios de artémia. Seus hábitos são diurnos e vivem, em média, 3 anos.

*Dimorfismo Sexual:* As fêmeas são geralmente mais “cheias” do que os machos e estes têm as barbatanas dorsal, peitoral e anal mais desenvolvidas. Outro sinal é a presença de uma abertura separando os raios da barbatana dorsal, na sua zona inferior, nos machos.

*Reprodução:* São ovíparos de fertilização externa. Durante o processo, a fêmea mantém entre 10 a 15 ovos fixados em cacho entre o abdômen e a barbatana anal, os ovos ficam pendurados e ligados entre si por um pequeno filamento opaco. Nesse momento, o macho os fertiliza. Posteriormente, os ovos são depositados em plantas de folhas. Uma fêmea pode produzir ovos todos os dias durante um período de várias semanas. Os ovos têm um tamanho (diâmetro) entre 1 e 1,5 mm, são transparentes e demoram entre 1 e 3 semanas para eclodir, dependendo de vários fatores como as características da água, temperatura ambiente e luminosidade.



**Figura 1:** Medakas num aquário. Um exemplar de macho (acima) e um de fêmea (abaixo). Extraído de <http://www.biol.s.u-tokyo.ac.jp>

## 3. Modelos Matemáticos

Um primeiro modelo matemático proposto para o estudo de propagação de ondas biológicas envolvendo o processo de difusão foi dado pela segunda lei de Fick:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}, \quad (1)$$

onde  $u(x,t)$  é a função de concentração do material,  $t$  é o tempo em segundos,  $D$  é o coeficiente de difusão e  $x$  a variável espacial.

Esse modelo não representa muito bem a realidade pois envolve somente o processo de difusão,

que pode ser muito lento. Esses fenômenos são melhores representados pelo modelo de reação-difusão que relaciona bem esses dois processos. A eq. (2) é chamada de Equação de Fisher-Kolmogorov:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = f(u) + D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}, \quad (2)$$

onde  $f(u)$  acrescentado na equação representa a cinética. A função  $f(u)$  também pode representar a fonte de matéria, os processos de nascimento, morte, competição etc. A equação de Fisher-Kolmogorov é a mais simples equação aplicável em problemas de reação-difusão (uma análise mais detalhada desta equação em Murray [2], Murilo *et al.* [8]) e nos dá uma base para analisar a equação de reação-difusão do Medaka.

Gilkey (1978) [4] observou por resultados de análises laboratoriais que, sobre a superfície dos ovos do peixe Medaka se propagam ondas químico-mecânicas de  $\text{Ca}^{++}$  que são analisadas nesse trabalho através da equação Medaka do ponto de vista qualitativo. Essas ondas, que emanam do ponto de entrada do espermatozóiado no pólo do ovo (Fig. 2a), percorrem-no como um anel em propagação, desaparecendo no ponto antípoda alguns minutos mais tarde.

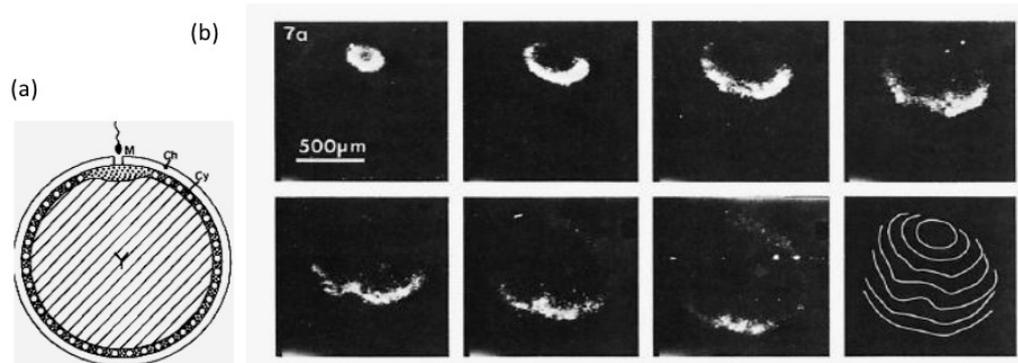


Figura 2: (a) Entrada do espermatozóiado no pólo do ovo. (b) Propagação de ondas viajantes durante a fertilização. Extraído de [4].

Esse processo é como um pequeno tsunami, começando no alto do hemisfério superior da casca do ovo, acelerando e diminuindo em fases até atingir o hemisfério inferior, devido à variação de cálcio na superfície do ovo. Nessa ação, são produzidas linhas que representam as ondas de frente. A Fig. 2b mostra a propagação de ondas de  $\text{Ca}^{++}$  durante a fertilização.

#### 4. Análise Qualitativa da Equação Medaka

Nesta seção, realizaremos uma análise das soluções triviais da equação Medaka (proposta por Murray [2]). Determinando inicialmente as soluções estacionárias homogêneas, uniformes e constantes.

##### 4.1. Equação Reação-Difusão

No caso da propagação de ondas sobre os ovos do Medaka, a equação de reação-difusão torna-se:

$$\frac{\partial u(\theta, t)}{\partial t} = f(u) + D \left(\frac{1}{R}\right)^2 \left[ \frac{\partial^2 u}{\partial \theta^2} + \cot \theta \frac{\partial u}{\partial \theta} \right]; \quad (3)$$

$$f(u) = A(u - u_1)(u_2 - u)(u - u_3)$$

onde:

- $R$  é o raio do ovo, consideramos  $R \approx 0,5 \text{ mm}$
- $\theta$  é o ângulo polar medido a partir do ponto de entrada do esperma, com variação no intervalo  $]0, \pi[$ , constitui a variável espacial
- $A$  é uma constante positiva
- $u_i, i=1,2,3$ , são as soluções estacionárias (constantes)
- $D$  é o coeficiente de difusão, com  $D \approx 10^{-8} \text{ mm}^2/\text{s}$
- $u(\theta, t)$  é a função de concentração de cálcio, consideramos a concentração normalizada, i.e  $u \in [0, 1]$
- $t$  é a variável temporal dada em segundos.

##### 4.2. Soluções Estacionárias

Iniciamos determinando as soluções estacionárias triviais.

a) *Soluções Estacionárias Homogêneas e Uniformes* (soluções de equilíbrio constantes)

$$f(u) = 0 \leftrightarrow u = u_1, \quad u = u_2, \quad u = u_3. \quad (4)$$

b) *Solução Estacionária Homogênea* (para um  $\theta$  fixo, a equação (1) se torna uma equação diferencial ordinária não linear)

$$\frac{\partial u(\cdot, t)}{\partial t} = \frac{du}{dt} = f(u) = A(u - u_1)(u_2 - u)(u - u_3), \quad u = u(t). \quad (5)$$

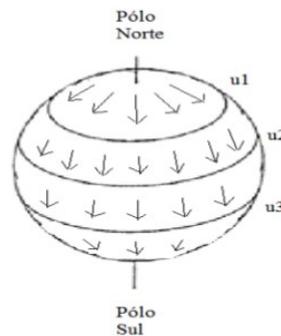
c) *Solução Estacionária Uniforme* (para um  $t$  fixo, corresponde à solução da seguinte equação diferencial ordinária não linear)

$$f(u) + D \left(\frac{1}{R}\right)^2 \frac{d^2 u}{d\theta^2} + D \left(\frac{1}{R}\right)^2 \cot \theta \frac{du}{d\theta} = 0, \quad u = u(\theta, \cdot). \quad (6)$$

### 4.3. Análise das Soluções Estacionárias Homogêneas e Uniformes

Os íons de cálcio  $\text{Ca}^{++}$  propagam-se na superfície do ovo em forma de anéis e, simultaneamente, ocorrem pequenas absorções de cálcio para o interior do ovo, onde outras reações químico-biológicas se processam em compartimentos internos ligados à membrana.

Os íons de cálcio são cineticamente excitáveis, de modo que se expandem na superfície a partir do polo norte e tendem para um estado estacionário  $u_1$ . A partir daí, expandem-se novamente e tendem para outro estado estacionário  $u_2$  e assim sucessivamente. Esse processo denomina-se cálcio-ativa-cálcio e caracteriza bem um processo de reação difusão. O modelo que analisaremos é uma aproximação para três estados estacionários,  $u_1, u_2, u_3$ . Nas próximas seções veremos que a concentração do cálcio é maior em torno de alguns desses estados estacionários.



**Figura 4:** Modelo de propagação de ondas de cálcio na superfície do ovo. Temos três estados estacionários,  $u_1, u_2$  e  $u_3$ . As flechas indicam o sentido da propagação.

### 4.4. Análise da Solução Estacionária Homogênea

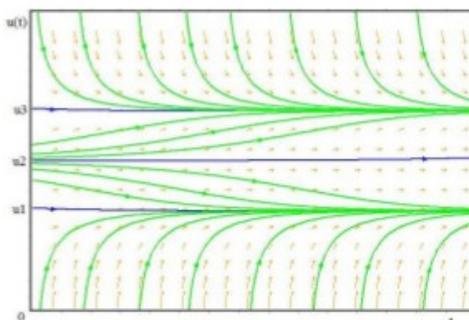
Determinamos e analisamos as soluções da eq. (5):

- Se  $0 < u < u_1$ , então  $u'(t) > 0$  a solução é crescente.
- Se  $u_1 < u < u_2$ , então  $u'(t) < 0$  a solução é decrescente.
- Se  $u_2 < u < u_3$ , então  $u'(t) > 0$  a solução é crescente.
- Se  $u_3 < u$ , então  $u'(t) < 0$  a solução é decrescente.

Resolvendo a eq.(5) através do método de separação de variáveis temos a família de soluções:

$$\frac{\ln(u - u_2)}{A(u_1 - u_2)(u_2 - u_3)} - \frac{\ln(u - u_3)}{A(u_1 - u_3)(u_2 - u_3)} - \frac{\ln(u - u_1)}{A(u_1 - u_2)(u_1 - u_3)} = t + k$$

Na Fig. 5 podem ser vistas algumas soluções da família de soluções com o comportamento descrito conforme a variação de  $u$  em relação ao tempo.



**Figura 5:** Família de soluções da eq.  $u' = A(u - u_1)(u_2 - u)(u - u_3)$ . observamos que  $u_1$  e  $u_3$  são soluções assintoticamente estáveis, enquanto  $u_2$  é instável. Isto mostra que em torno de  $u_1$  e  $u_3$  há uma maior concentração de cálcio.

A constante positiva  $A$  não interfere no comportamento qualitativo, portanto sem perda de generalidade vamos supor que  $A = 1$ .

#### 4.5. Análise da Solução Estacionária Uniforme

Analizamos as soluções da eq. (6). Como se trata de uma equação diferencial de 2ª ordem, fazemos uma redução de ordem, desmembrando-a num sistema de equações diferenciais de primeira ordem.

Definimos  $u(\theta) = u$  e  $u'(\theta) = w$ . Consequentemente,  $u' = w$  e  $u''(\theta) = w'$ . Substituindo na eq. (6), temos:

$$f(u) + D \left(\frac{1}{R}\right)^2 w' + D \left(\frac{1}{R}\right)^2 \cot \theta \cdot w = 0,$$

que é uma equação diferencial não linear de 1ª ordem. Usando o fato de que  $u' = w$  e isolando  $w'$  nessa última equação, obtemos o sistema:

$$\begin{cases} u' = w \\ w' = -\cot \theta w - \frac{R^2}{D} f(u); \quad \theta \in ]0, \pi[. \end{cases} \quad (7)$$

O sistema acima é um sistema de equações diferenciais não-linear de 1ª ordem. É também um sistema não autônomo, pois a variável independente  $\theta$  está explicitada na segunda equação do sistema (7). Portanto analisamos dividimos nossa análise em dois casos: o sistema hamiltoniano, se  $\theta = \frac{\pi}{2}$  e o sistema não-Hamiltoniano se  $\theta \neq \frac{\pi}{2}$ .

##### 4.5.1. Sistema Hamiltoniano

Ao fixar o ângulo  $\theta = \frac{\pi}{2}$ , temos  $\cot \theta = 0$ , anulando a parcela  $-\cot \theta \cdot w$  da segunda equação do sistema (7), obtemos:

$$\begin{cases} u' = w \\ w' = -\frac{R^2}{D} f(u) \end{cases} \quad (8)$$

Observamos que os pontos críticos tanto do sistema (8) como do sistema (7) são  $(u_1, 0)$ ,  $(u_2, 0)$  e  $(u_3, 0)$ . A seguir fazemos um estudo qualitativo do sistema simplificado e dos pontos críticos.

Como  $f(u) = (u - u_1)(u_2 - u)(u - u_3)$ , então  $-f(u) = (u - u_1)(u - u_2)(u - u_3)$ ,

definindo  $B = \frac{R^2}{D}$ , temos:

$$\begin{cases} u' = w \\ w' = Bf(u) \end{cases} \quad (9)$$

Eliminando a variável espacial no sistema dado pela eq. (9), temos

$$\frac{du}{dw} = \frac{w}{Bf(u)}$$

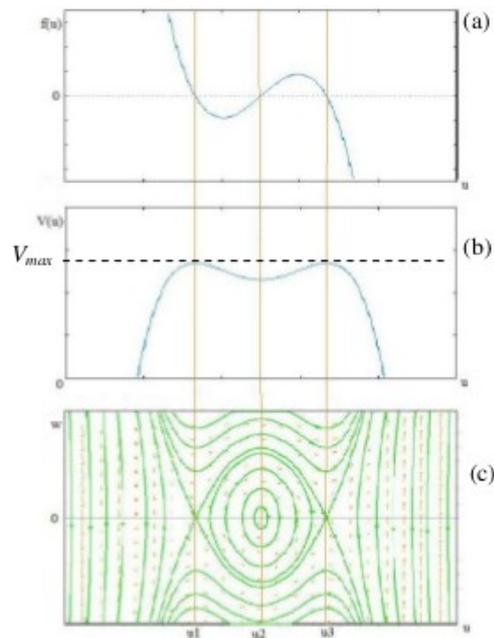
Separando variáveis e integrando ambos os lados desta última equação, obtém-se:

$$B \int f(u) du + E = \frac{w^2}{2}, \text{ onde } E \text{ é uma constante.}$$

Logo podemos escrever:

$$E = E(u, w) = \frac{w^2}{2} + V(u), \text{ onde } V(u) = -B \int f(u) du.$$

Como a propagação de ondas é um processo biomecânico e o sistema (9) é Hamiltoniano, então  $V(u)$  representa a energia potencial,  $\frac{w^2}{2}$  representa a energia cinética e a constante  $E(u, w)$  representa a energia total.



**Figura 6:** (a) Gráfico da função  $f(u)$ , que é a derivada da função potencial. (b) Gráfico da função potencial  $V(u)$ ; (c) Órbitas no plano de fase sistema (9). A órbita heteroclínica corresponde ao valor máximo da função potencial, isto é  $V_{max} = E(u_1, 0) = E(u_3, 0)$ .

A seguir, analisamos as órbitas do sistema nas proximidades dos três pontos críticos. Para isso, utilizaremos sistemas lineares cujo comportamento das órbitas próximas aos pontos  $(u_1, 0)$ ,  $(u_2, 0)$  e  $(u_3, 0)$  são semelhantes ao do sistema (9) nos mesmos pontos.

(i) Para realizar o estudo qualitativo das soluções em torno do ponto  $(u_1, 0)$ , linearizamos o sistema (9) em torno desse ponto, considerando o desenvolvimento de Taylor até a primeira ordem (em torno deste ponto), tem-se:

$$(u', w') = F(u, w) \approx F(u_1, 0) + F_u(u, 0)(u - u_1) + F_w(u, 0)(w - 0).$$

Fazendo a mudança de variável  $u - u_1 = v_1$  e  $w = v_2$  e reescrevendo o sistema (9) linearizado, obtemos:

$$\begin{pmatrix} v_1' \\ v_2' \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ u_2 u_1^2 B & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} v_1 \\ v_2 \end{pmatrix}$$

Determinando os autovalores da matriz deste último sistema, temos:

cujo polinômio característico é  $p(\lambda) = \lambda^2 + T\lambda - u_2u_1^2B$  e seus autovalores são

$$\lambda = \frac{-T \pm \sqrt{T^2 + 4u_2u_1^2B}}{2}.$$

Como no primeiro caso (i) temos um autovalor real positivo e outro negativo, para todo  $T$  real, e o ponto  $(u_3, 0)$  também é sempre um ponto de sela.

(iii) Finalmente, estudando o ponto  $(u_2, 0)$  temos o sistema linear

$$\begin{pmatrix} v_1' \\ v_2' \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ -u_2^2u_1^2B & -T \end{pmatrix} \begin{pmatrix} v_1 \\ v_2 \end{pmatrix}$$

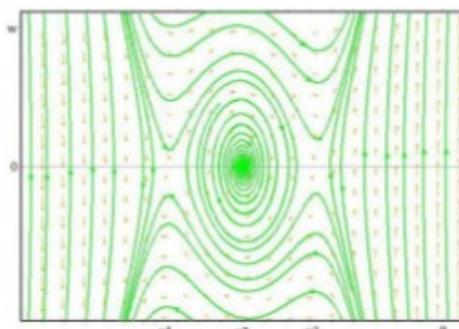
o polinômio característico associado é  $p(\lambda) = \lambda^2 + T\lambda + u_2^2u_1^2B$  e seus autovalores são

$$\lambda = \frac{-T \pm \sqrt{T^2 - 4u_2^2u_1^2B}}{2}, \quad (10)$$

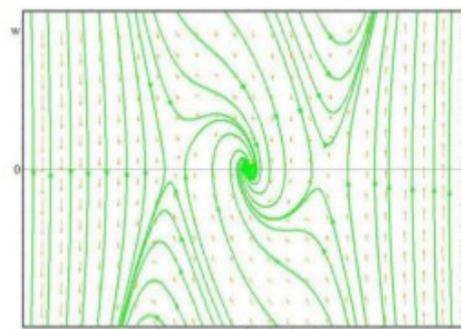
dependendo do discriminante, temos várias circunstâncias

- Se  $T = 0$ , o ponto  $(u_2, 0)$  é um centro, esse caso corresponde ao ângulo  $\theta = \frac{\pi}{2}$ , ilustrado na Fig. 6c
- Se  $0 < T < 2u_1u_2\sqrt{B}$ , o equilíbrio  $(u_2, 0)$  é um espiral estável, pois os autovalores são complexos com parte real positiva, veja a Fig. 7.
- Se  $T = 2u_1u_2\sqrt{B}$ , os autovalores são iguais e negativos, portanto o equilíbrio  $(u_2, 0)$  é um nó impróprio estável, conforme mostra a Fig. 8.
- Se  $T > 2u_1u_2\sqrt{B}$ , os autovalores são diferentes e negativos, portanto temos um nó estável, veja a Fig. 9.
- Se  $-2u_1u_2\sqrt{B} < T < 0$ , os autovalores são complexos com parte real positiva, nesse caso temos uma espiral instável, Fig. 10.
- Se  $T = -2u_1u_2\sqrt{B}$ , temos um nó impróprio instável, pois os dois autovalores iguais e positivos, veja a Fig. 11.
- Se  $T < -2u_1u_2\sqrt{B}$ , temos um nó instável, pois os dois autovalores são positivos, veja a Fig. 12.

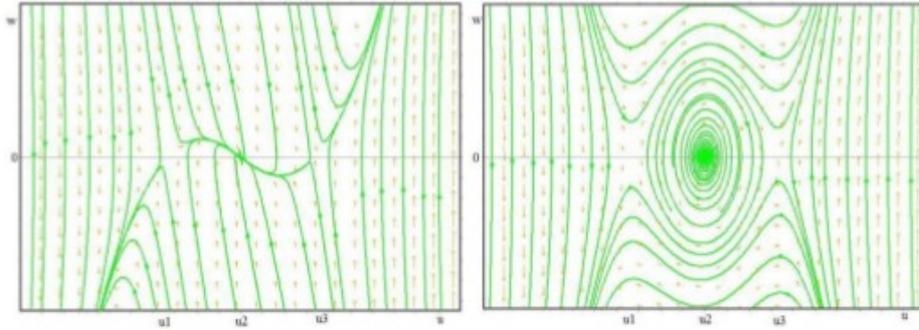
Através das simulações realizadas (Figs. 7-12), constatamos essa mudança de comportamento das órbitas em torno do ponto  $(u_2, 0)$ . Já os pontos de sela não se modificam.



**Figura 7:** Órbitas do sistema para  $0 < T < 2u_1u_2\sqrt{B}$ . Observamos que os pontos  $(u_1, 0)$  e  $(u_3, 0)$  são pontos de sela e o ponto  $(u_2, 0)$  é uma espiral estável.

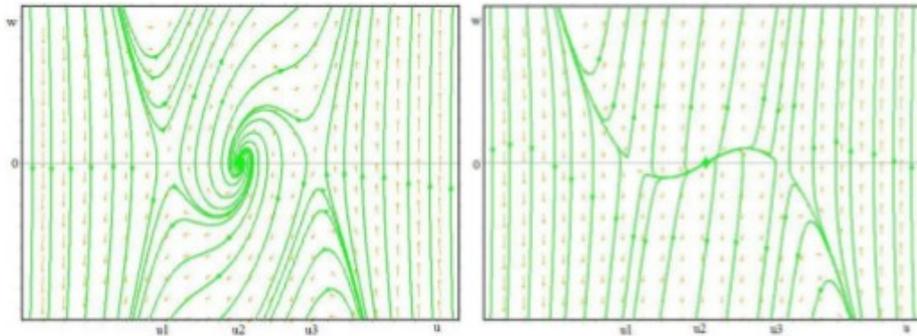


**Figura 8:** Órbitas do sistema para  $T = 2u_1u_2\sqrt{B}$ . Observamos que os pontos  $(u_1, 0)$  e  $(u_3, 0)$  são pontos de sela e o ponto  $(u_2, 0)$  é um nó impróprio estável.



**Figura 9:** Órbitas do sistema para  $T > 2u_1u_2\sqrt{B}$ . Observamos que os pontos  $(u_1, 0)$  e  $(u_3, 0)$  são pontos de sela e ponto  $(u_2, 0)$  é um nó estável.

**Figura 10:** Órbitas do sistema para  $-2u_1u_2\sqrt{B} < T < 0$ . Observamos que os pontos  $(u_1, 0)$  e  $(u_3, 0)$  são pontos de sela e ponto  $(u_2, 0)$  é um espiral instável.



**Figura 11:** Órbitas do sistema para  $T = -2u_1u_2\sqrt{B}$ . Observamos que os pontos  $(u_1, 0)$  e  $(u_3, 0)$  são pontos de sela e ponto  $(u_2, 0)$  é um nó impróprio instável.

**Figura 12:** Órbitas do sistema para  $T < -2u_1u_2\sqrt{B}$ . Observamos que os pontos  $(u_1, 0)$  e  $(u_3, 0)$  são pontos de sela e ponto  $(u_2, 0)$  é um nó instável.

## 5. Análise de soluções do tipo onda viajante

Nesta seção são analisadas as soluções do tipo onda viajante, ou seja, uma onda que se propaga com velocidade constante e sem mudar de forma. Matematicamente, esse conceito é posto da seguinte forma: se  $u(\theta, t)$  é uma solução do tipo onda viajante da eq. (3), então ela é da forma

$$u(\theta, t) = U(R\theta - ct) = U(z),$$

onde

- $z := R\theta - ct$
- $c$  é a velocidade constante da onda
- $R$  é o raio do ovo
- $\theta$  e  $t$  são as variáveis espacial e temporal, respectivamente.

Dessa forma, a função  $u$  torna-se a função  $U$ , que é de uma variável. Fazendo a substituição de variável na eq. (1) e utilizando a regra da cadeia, ela se reduz a uma equação diferencial ordinária não linear de segunda ordem:

$$\frac{\partial}{\partial t} u(\theta, t) = \frac{d}{dt} U(R\theta - ct) = -c \frac{dU}{dz} \quad (11)$$

$$\frac{\partial}{\partial \theta} u(\theta, t) = \frac{d}{d\theta} U(R\theta - ct) = R \frac{dU}{dz} \quad (12)$$

$$\frac{\partial^2}{\partial \theta^2} u(\theta, t) = \frac{d^2}{d\theta^2} U(R\theta - ct) = R^2 \frac{d^2 U}{dz^2} \quad (13)$$

Substituindo as eq.(11-13) na eq. (3), obtemos

$$DU'' + \left(\frac{D}{R} \cot \theta + c\right) U' + f(U) = 0, \quad U = U(z) \quad (14)$$

A solução do tipo onda viajante de (3) se propaga com velocidade constante. Reduzindo a ordem da equação (14), obtemos o sistema de equações diferenciais lineares:

$$\begin{cases} U' = W \\ W' = -\tau W - \frac{f(U)}{D} \end{cases} \quad (15)$$

onde  $\tau = \left(\frac{c}{D} + \frac{T}{R}\right)$  e  $T = \cot \theta$ . Os pontos críticos do sistema (15) são  $(u_1, 0)$ ,  $(u_2, 0)$  e  $(u_3, 0)$ . Realizamos uma análise em torno de cada um desses pontos de equilíbrio.

(i) Estudo qualitativo em torno do ponto  $(u_1, 0)$

Utilizando um sistema linear para determinar as órbitas do sistema (15) em torno do ponto  $(u_1, 0)$ , obtemos os autovalores

$$\lambda = \frac{-\tau \pm \sqrt{\tau^2 + 2u_1^2/D}}{2}$$

como os autovalores são reais e com diferentes sinais, o ponto de equilíbrio  $(u_1, 0)$  é um ponto de sela, para qualquer valor de  $\tau$ .

(ii) Estudo qualitativo em torno do ponto  $(u_3, 0)$

Para o ponto  $(u_3, 0)$  os autovalores também são da forma  $\lambda = \frac{-\tau \pm \sqrt{\tau^2 + 2u_1^2/D}}{2}$

O que significa que os autovalores novamente são reais e com diferentes sinais o ponto  $(u_3, 0)$  também é ponto de sela independente de  $\tau$ .

(iii) Estudo qualitativo em torno do ponto  $(u_2, 0)$

Para  $(u_2, 0)$  os autovalores são dados por

$$\lambda = \frac{-\tau \pm \sqrt{\tau^2 - u_1^2/D}}{2} \quad (16)$$

Nesse caso temos uma mudança de comportamento nas trajetórias. O ponto  $(u_2, 0)$  será:

- centro, se  $\tau = 0$ , então  $c = -D \frac{T}{R}$ ,
- espiral estável, se  $0 < \tau < \frac{u_1 \sqrt{D}}{D}$ , então  $-D \frac{T}{R} < c < -D \frac{T}{R} + u_1 \sqrt{D}$ ,
- nó impróprio estável, se  $\tau = \frac{u_1 \sqrt{D}}{D}$ , então  $c = -D \frac{T}{R} + u_1 \sqrt{D}$ , este valor corresponde à velocidade mínima de propagação das ondas viajantes,
- nó estável, se  $\tau > \frac{u_1 \sqrt{D}}{D}$ , então  $c > -D \frac{T}{R} + u_1 \sqrt{D}$ ,
- espiral instável, se  $-\frac{u_1 \sqrt{D}}{D} < \tau < 0$ , então  $-D \frac{T}{R} - u_1 \sqrt{D} < c < -D \frac{T}{R}$ ,
- nó impróprio instável, se  $\tau = -\frac{u_1 \sqrt{D}}{D}$ , então  $c = -D \frac{T}{R} - u_1 \sqrt{D}$ ,
- nó instável, se  $\tau < -\frac{u_1 \sqrt{D}}{D}$ , então  $c < -D \frac{T}{R} - u_1 \sqrt{D}$ .

Observe que os resultados obtidos através da análise qualitativa, são equivalentes aos obtidos através das ondas viajantes, como era de se esperar.

### 6. Conclusões Finais

Quando  $\theta = \frac{\pi}{2}$ , exatamente na linha equatorial, foi determinada a equação da solução heteroclínica associada à máxima energia potencial (Fig. 6).

Foi observada (Figs. 7-12) uma relação *similar* a uma anti-simetria, para  $\theta \neq \frac{\pi}{2}$ , coerente com a análise qualitativa para a propagação de ondas de cálcio na superfície do ovo.

Determinamos a velocidade mínima de propagação das ondas viajantes,  $c_{min} = -\frac{D}{R} \cot\theta + u_1 \sqrt{D}$ .

Futuramente buscaremos a solução numérica via elementos finitos.

### Referências Bibliográficas

- [1] Boyce, W. E., DiPrima, R. C. (2001). *Equações Diferenciais Elementares e Problemas de Valores de Contorno*. LTC Editora
- [2] Canosa, J. (1973). *On a Nonlinear Diffusion Equation Describing Population Growth*, IBM J. Res. Develop. pg.307-313.
- [3] Gilkey, J. Jaffe L., Ridgway, E. and Reynolds, G. (1976). "A Free Calcium Wave Traverses the Activating Egg of the Medaka, *Oryzias latipes*" J. C. The Journal of Cell Biology, vol 76, pg. 448-466.
- [4] Murray, J.D. (1989). *Mathematical Biology*, Second Edition. Ed. Springer. New York, NY, USA.
- [5] Murilo, Alex. *A equação de reação difusão de Fisher-Kolmogorov*. Trabalho Final de Curso apresentado à Coordenação do Curso de Licenciatura Plena em Matemática da Universidade do Estado do Rio de Janeiro. 06/2011.

