

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL  
INSTITUTO DE FÍSICA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM FÍSICA

# Intransitividade e Coexistência em Jogos de Dominância Cíclica

Alessandra Friedrich Lütz

*Dissertação realizada sob a orientação do Prof. Dr. Jeferson J. Arenzon e apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Física, do Instituto de Física, da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como um dos pré-requisitos para a obtenção do título de Mestre em Física.*

Porto Alegre

2015

Aos meus avós, Íris e Cenno.

# Agradecimentos

- A Deus.
- Ao meu orientador, Jeferson Arenzon, pelos esclarecimentos, discussões, dedicação, paciência e amizade.
- Aos meus pais, Eduardo e Graça, pelos conselhos, inspiração e por todo o apoio que eles me deram ao longo dos anos.
- Às minhas irmãs, Aline e Liana, pelo apoio, companheirismo e discussões filosóficas.
- Às minhas tias, Rose e Rosane, pelo apoio e pelos conselhos (além das piadinhas).
- Aos meus avós, Aurora e Harley, pelo apoio e carinho.
- Aos meus amigos, colegas e professores espalhados pelo instituto de física da UFRGS.

# Resumo

A intransitividade é uma propriedade dos grafos conectados e orientados que representam interações entre espécies. Essa propriedade está associada à persistência da coexistência mesmo na presença de competição, sendo o jogo Pedra-Papel-Tesoura o exemplo padrão. Neste trabalho, consideramos uma generalização com quatro espécies, que é o número mínimo necessário para que haja outras interações além do ciclo único (um predador, uma presa). Além disso, introduzimos sítios vazios dinâmicos ao sistema, os quais afetam o nível de intransitividade nas interações. Verificamos então que, ao contrário do que o campo médio prevê, na rede quadrada o modelo apresenta duas transições, cujas localizações dependem das probabilidades de predação e reprodução. A primeira transição ocorre entre um estado absorvente, com apenas uma espécie, para um estado em que todas as espécies coexistem. A transição seguinte ocorre quando uma das quatro estratégias é extinta. Essa dependência com as probabilidades de predação e reprodução demonstra que a estrutura do grafo de interação sozinha não é suficiente para prever os resultados finais em modelos desse tipo. Adicionalmente, probabilidades diferentes de predação permitem ajustar o nível de transitividade do sistema, indicando que é necessária uma quantidade mínima de intransitividade para que a coexistência entre todas as espécies persista.

# Abstract

Intransitivity is a property of connected, oriented graphs representing species interactions that may drive their coexistence even in the presence of competition, the standard example being the three species Rock-Paper-Scissors game. We consider here a generalization with four species, the minimum number of species allowing other interaction beyond the single loop (one predator, one prey). We also consider dynamic empty sites, which affect the amount of intransitivity in the system. We show that contrary to the mean field prediction, in the square lattice the model presents two transitions as the parameters setting the predation and reproduction rates change, from an absorbing state with one species only, to a coexistent state first, and then to a state in which one species gets extinct. Such a dependence on the predation and reproduction rates shows that the interaction graph structure alone is not enough to predict the outcome of such models. In addition, different predation rates permit to tune the level of transitiveness, indicating that for the coexistence of all species to persist, there must be a minimum amount of intransitivity.

# Sumário

Resumo . . . . .	4
Abstract . . . . .	5
1. Introdução . . . . .	7
2. Modelos de Interação Cíclica . . . . .	12
3. Campo Médio . . . . .	23
3.1 Modelo . . . . .	27
3.1.1 $\nu = 1$ . . . . .	28
3.1.2 $\nu < 1$ . . . . .	31
4. Simulações . . . . .	37
Conclusões . . . . .	50

## Capítulo 1

# Introdução

Nossa interação com o meio ambiente muitas vezes é responsável pela extinção de espécies inteiras. De modo geral, isso se deve à interferência com mecanismos de manutenção da biodiversidade. É possível, também, que as extinções sejam intrínsecas ao sistema (efeitos de tamanho finito, por exemplo), ou ainda, sejam impelidas por outros fatores, como condições ambientais desfavoráveis. Assim, é fundamental compreender de que maneira esses sistemas se comportam, a fim de reconhecer como, e em que situações, é possível minimizar as interferências prejudiciais sobre os mecanismos de manutenção da biodiversidade.

A competição cíclica, que ocorre quando há circuitos fechados (*loops*<sup>1</sup>) na rede trófica, é talvez um dos mecanismos menos óbvios associados à preservação da biodiversidade. Isso porque a competição em si é muitas vezes a grande responsável pelas extinções. Exemplos de sistemas com competição cíclica são encontrados em populações de lagartos [1], bactérias [2–5], recifes de corais [6], gramíneas [7–9], etc. No caso dos lagartos *Uta Stansburiana*, por exemplo, três tipos de estratégias reprodutivas são observados entre os machos, dependendo do seu fenótipo. Os machos de papo laranja são os mais agressivos e dominam grandes territórios, acasalando-se com várias fêmeas. Os machos de papo amarelo, por sua vez, são menores e pouco agressivos. Por serem parecidos com as fêmeas, esses lagartos se infiltram facilmente nos territórios de outros machos (laranjas) a fim de acasalar. Assim, sua frequência

---

<sup>1</sup> Subentende-se, aqui, que os ciclos são orientados.

na população aumenta, enquanto que a dos machos de papo laranja diminui. Há, ainda, os lagartos de papo azul que, por serem menos agressivos que os machos de papo laranja, mantêm apenas uma fêmea e competem com os lagartos de papo amarelo, impedindo-os de se acasalar. Quando confrontados por machos de papo laranja, porém, os lagartos azuis geralmente perdem na disputa por fêmeas, e a população volta a ser dominada por machos de papo laranja, fechando o ciclo. Assim, nenhuma das três estratégias é globalmente dominante, de modo que o sistema apresenta o que chamamos de dominância cíclica.



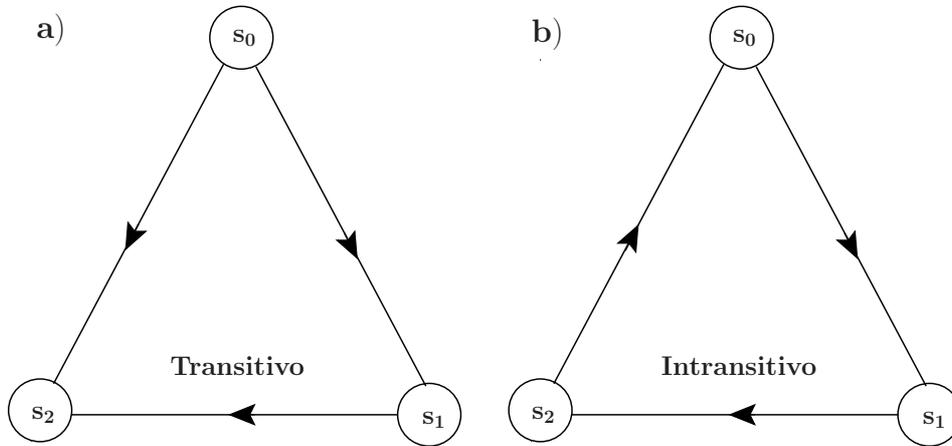
**Fig. 1.1:** *Competição cíclica entre os lagartos *Uta Stansburiana* [1]. Os machos apresentam três tipos de fenótipo, cada um associado a uma estratégia reprodutiva diferente. A população de lagartos de papo laranja (Rock) é dominada pela população de machos de papo amarelo (Paper), que por sua vez é dominada pela população de lagartos de papo azul (Scissors). Fechando o ciclo, a população de lagartos azuis é dominada pela população laranja.*

É importante notar que há uma diferença fundamental entre a competição cíclica e outros tipos de competição: a transitividade do sistema. Na Teoria dos Conjuntos, uma relação  $\mathbf{R}$  é transitiva se, para quaisquer elementos  $s_0$ ,  $s_1$  e  $s_2$  de um conjunto  $S$ , toda a vez que  $s_0$  está relacionado a  $s_1$  por  $R$ , e  $s_1$  a  $s_2$  pela mesma relação, o

mesmo ocorre para  $s_0$  e  $s_2$ :

$$\forall s_0, s_1, s_2 \in S : (s_0 \mathbf{R} s_1 \wedge s_1 \mathbf{R} s_2) \implies s_0 \mathbf{R} s_2. \quad (1.1)$$

No nosso caso,  $\mathbf{R}$  é um processo de predação e  $S$  o conjunto de espécies (ou estratégias evolutivas) do sistema considerado. Por exemplo, a expressão  $s_0 \mathbf{R} s_1$  significa que  $s_0$  é predador de  $s_1$ . No caso do jogo Pedra-Papel-Tesoura (PPT), que é o modelo básico de competição cíclica, a proposição da eq. (1.1) é falsa<sup>2</sup>. Esse sistema é, portanto, classificado como intransitivo. As figuras 1.2a e 1.2b contrapõem, respectivamente, os casos transitivo e intransitivo. As flechas, nos grafos, indicam quem vence (sentido predador-presa). No primeiro caso, fig. 1.2a, a estratégia  $s_0$  é globalmente dominante ( $s_0$  tem 2 presas,  $s_1$  possui uma presa e um predador e  $s_2$ , dois predadores). Já no segundo caso, fig. 1.2b, a dominância é cíclica, cada espécie possui um predador e uma presa. Para um conjunto completamente cíclico (*loop*



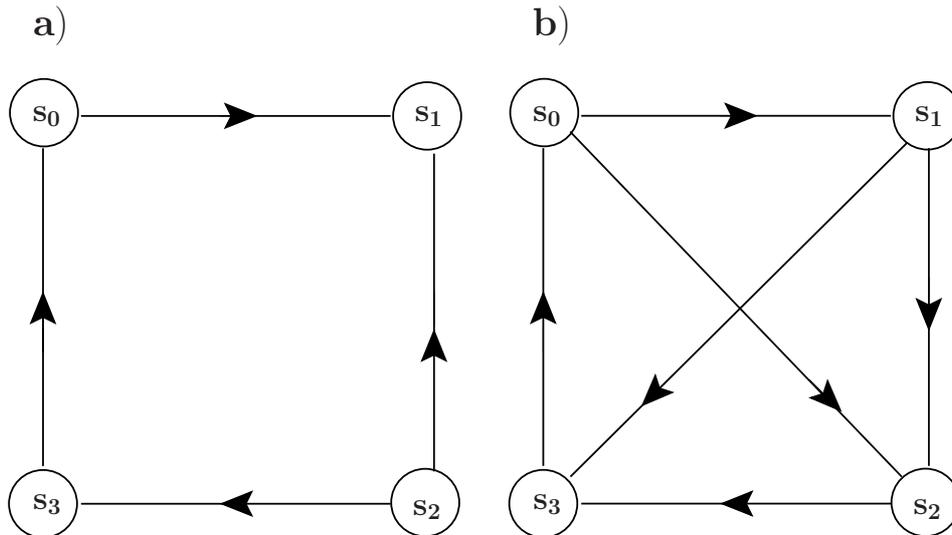
**Fig. 1.2:** Grafos representando possíveis interações competitivas em um sistema com três estratégias. A figura a corresponde ao caso transitivo, em que  $s_0$  possui apenas presas, sendo a estratégia globalmente mais forte, e  $s_2$  possui apenas predadores, sendo a estratégia globalmente mais fraca. O caso intransitivo é ilustrado na figura b, em que não há uma estratégia globalmente superior. Note que o sentido da flecha entre  $s_0$  e  $s_2$  muda de uma figura para a outra.

<sup>2</sup> Embora a *pedra* seja “predadora” da *tesoura*, e a *tesoura* seja “predadora” do *papel*, a *pedra* não é “predadora” do *papel*.

orientado) com  $n$  espécies,  $S = \{s_0, s_1, \dots, s_{n-1}\}$ , podemos escrever

$$s_0 \mathbf{R} s_1 \wedge \dots \wedge s_{n-1} \mathbf{R} s_0.$$

Um exemplo, com  $n = 4$ , é ilustrado pela figura 1.3a. Nesse caso, porém, nem



**Fig. 1.3:** Grafos representando possíveis interações competitivas em um sistema com quatro estratégias. A figura a é um exemplo de sistema cíclico. No entanto, nem todas as estratégias interagem. A figura b representa uma possibilidade para o sistema completo, isso é, com todas as interações possíveis.

todos os pares de elementos do sistema possuem uma relação de predação. Quando todos os pares interagem, a eq. (1.1) não necessariamente é válida para todos os subconjuntos do sistema. Na figura 1.3b, por exemplo, os subconjuntos  $s_0s_1s_2$  e  $s_1s_2s_3$  são transitivos, de modo que a eq. (1.1) é válida nesses casos. Os demais subconjuntos de três elementos,  $s_0s_1s_3$  e  $s_0s_2s_3$ , são cíclicos e, portanto, intransitivos. Assim, esse sistema é um caso misto entre os sistemas transitivo e intransitivo cíclico.

Em um sistema transitivo, as espécies se distribuem hierarquicamente. Por outro lado, para um sistema intransitivo cíclico, não há uma espécie globalmente dominante, de modo que a intransitividade competitiva favorece a “equivalência ecológica”, sendo um importante mecanismo na atenuação do “princípio da exclusão

competitiva” [10]. Modelos com intransitividade, portanto, são bastante interessantes na investigação dos mecanismos responsáveis por manter a biodiversidade em sistemas competitivos. Para sistemas com transitividade intermediária, no entanto, não é evidente qual será o mecanismo dominante. É possível prolongar a coexistência por tempo considerável, mesmo quando o sistema é parcialmente transitivo? Nesse contexto, convém utilizar algum parâmetro capaz de ajustar o nível de transitividade do sistema, e que permita investigar a correlação entre a coexistência e a intransitividade competitiva. Nos modelos considerados aqui, são as probabilidades de invasão (predação) que desempenham esse papel. É importante notar, também, que redes tróficas reais são grandes e complexas, de modo que inicialmente é mais proveitoso estudar os efeitos das estruturas mínimas que as compõem. Indo além do ciclo mínimo de três espécies, os casos mostrados na fig. 1.3 são a próxima estrutura em complexidade. Com quatro espécies, além de termos vários subciclos que permitem variar o quão transitivo o sistema é, no caso da figura 1.3b, a simetria no número de predadores e presas é quebrada, ou seja, algumas espécies passam a ter mais presas do que outras.

O objetivo desse trabalho é investigar a relação entre a intransitividade competitiva e a coexistência de um sistema com transitividade mista, e está organizado da seguinte maneira. O próximo capítulo é uma revisão de alguns resultados relevantes para interações cíclicas, e é onde também descrevemos o modelo aqui estudado. Em seguida, capítulo 3, alguns conceitos sobre sistemas dinâmicos são brevemente discutidos. Esses conceitos são então utilizados na descrição de campo médio do modelo, onde se assume que todos os indivíduos interagem. No capítulo 4, investiga-se, por meio de simulações numéricas, uma versão espacial do modelo. As correlações espaciais são levadas em conta considerando-se que os indivíduos estão localizados nos sítios de uma rede quadrada e podem interagir apenas com seus primeiros vizinhos. Por fim, no capítulo 4, os resultados são discutidos e as principais conclusões são apresentadas.

## Capítulo 2

# Modelos de Interação Cíclica

Uma população com  $S$  espécies (ou  $S$  estratégias evolutivas) pode apresentar competição cíclica quando a respectiva rede trófica contém circuitos fechados. Exemplos de populações com essas características incluem lagartos [1], bactérias [2–5], recifes de corais [6] e gramíneas [7–9]. O caso mais simples, e também o mais bem estudado, corresponde ao jogo Pedra-Papel-Tesoura, com  $S = 3$ , em que cada estratégia domina a seguinte, de maneira cíclica [11, 12]. Essa rede de interações, ou cadeia alimentar, pode ser representada por um grafo com três vértices, fechado e orientado, fig. 1.2*b*. Como, nesse caso, as estratégias têm mesmo número de presas e predadores, além de apresentarem dominância cíclica, o sistema é não transitivo (ou intransitivo cíclico).

Em geral, os modelos do tipo Pedra-Papel-Tesoura podem ser divididos em duas classes [13]. A primeira delas inclui sistemas que se assemelham ao modelo predador-presa clássico [14], Lotka-Volterra, em que a predação e a reprodução são combinadas em um único processo [13]. Nesse caso, as interações, que podem ser escritas na forma deste conjunto de reações químicas



envolvem a seleção do par interagente, comparação das estratégias e substituição da

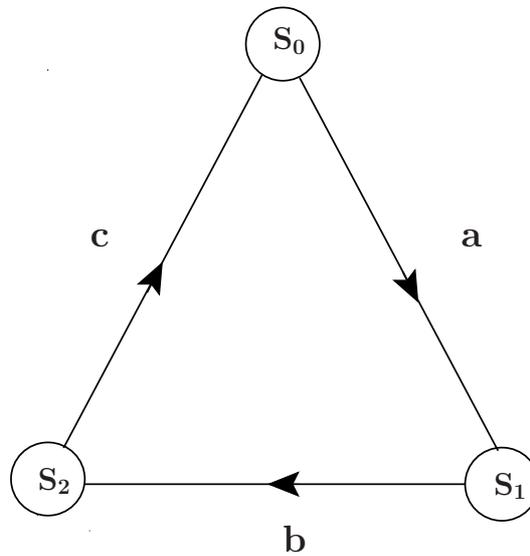
mais fraca pela mais forte. Na segunda classe de modelos, May-Leonard, a predação e a reprodução são processos separados [13]. A predação consiste na eliminação da presa pelo predador e liberação do espaço que ela ocupava. Caso o par selecionado inclua um espaço vazio, o indivíduo pode recolonizar esse espaço deixando um descendente:

$$\text{Predação: } \begin{cases} S_0 S_1 \rightarrow S_0 \emptyset, \\ S_1 S_2 \rightarrow S_1 \emptyset, \\ S_2 S_0 \rightarrow S_2 \emptyset, \end{cases} \quad \text{Reprodução: } \begin{cases} S_0 \emptyset \rightarrow S_0 S_0, \\ S_1 \emptyset \rightarrow S_1 S_1, \\ S_2 \emptyset \rightarrow S_2 S_2. \end{cases} \quad (2.2)$$

Para qualquer um dos casos, é possível estudar o modelo em uma rede com estrutura espacial ou através de uma aproximação de campo médio [15]. As simulações em rede envolvem definir uma vizinhança para cada sítio e sortear pares de vizinhos para interagir. As interações entre eles obedecem uma das equações acima, (2.1) ou (2.2), dependendo da abordagem escolhida. No caso do campo médio, as correlações espaciais, que são consequência da estrutura de vizinhos da rede, são desconsideradas. O sistema pode então ser analisado através de um conjunto de equações que depende apenas das densidades das estratégias e dos parâmetros considerados nas interações (probabilidades de invasão, por exemplo), ou ainda, através de uma rede em que a vizinhança de um sítio inclua todos os outros. De modo geral, podemos representar um sistema cíclico com três estratégias através do grafo, figura 2.1, em que os parâmetros  $a$ ,  $b$  e  $c$  são as probabilidades de predação. Nesse caso, para um modelo do tipo Lotka-Volterra, as equações de campo médio são dadas por

$$\begin{aligned} \dot{\rho}_0 &= \rho_0 (a\rho_1 - c\rho_2), \\ \dot{\rho}_1 &= \rho_1 (b\rho_2 - a\rho_0), \\ \dot{\rho}_2 &= \rho_2 (c\rho_0 - b\rho_1), \end{aligned} \quad (2.3)$$

onde  $\rho_i$  é a densidade da estratégia  $S_i$ . Essas equações podem apresentar pontos



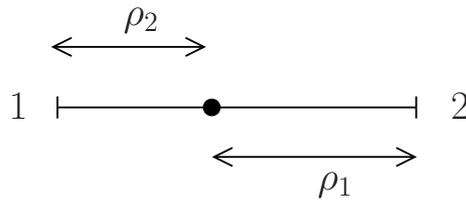
**Fig. 2.1:** Grafo de interação para um modelo do tipo PPT, genérico. As flechas e os parâmetros  $a$ ,  $b$  e  $c$  indicam, respectivamente, o sentido das invasões e as probabilidades com que elas acontecem.

fixos (ou de equilíbrio),  $\mathbf{p}^* = (\rho_0^*, \rho_1^*, \rho_2^*)$ , para os quais  $\dot{\rho}_i = 0$ ,  $\forall i$ . A estabilidade desses pontos é definida pelo comportamento do sistema ao redor<sup>1</sup> de  $\mathbf{p}^*$ . Nesse caso, é conveniente representar as densidades através de um simplex, que permite que qualquer sistema cujas coordenadas estejam vinculadas pela soma,

$$\rho_1 + \rho_2 + \cdots + \rho_n = 1,$$

seja representado em um espaço com  $n - 1$  coordenadas, já que  $\rho_n = 1 - (\rho_1 + \rho_2 + \cdots + \rho_{n-1})$ . No caso bidimensional, por exemplo, o simplex é uma linha (1-simplex), e as coordenadas são dadas pelas distâncias entre um ponto e as extremidades dessa linha, figura 2.2. Analogamente, quando há três coordenadas (por exemplo, no caso do PPT as variáveis são  $\rho_1$ ,  $\rho_2$  e  $\rho_3$ , vinculadas por  $\rho_1 + \rho_2 + \rho_3 = 1$ ), o simplex é um triângulo equilátero (2-simplex) e as coordenadas de um dado ponto são dadas pelas distâncias entre esse ponto e os vértices do triângulo. É conveniente, portanto, observar as trajetórias geradas ao longo do tempo em um 2-simplex, que

<sup>1</sup> O capítulo 3 discute mais detalhadamente os métodos de análise das equações de campo médio.



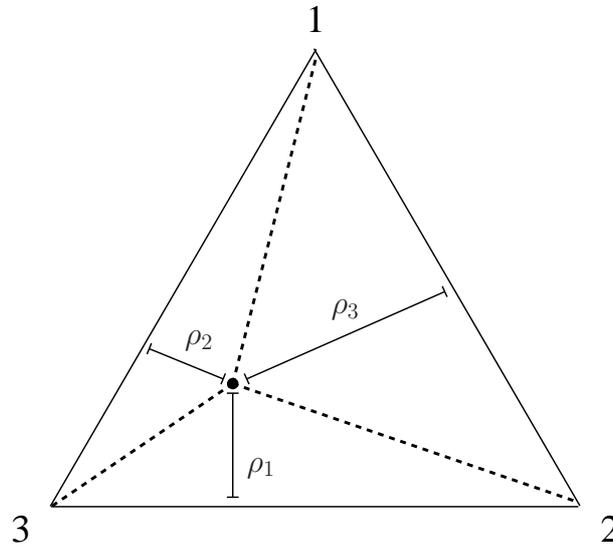
**Fig. 2.2:** *1-simplex. Qualquer ponto, dentro do simplex, o divide em 2 distâncias vinculadas pela soma,  $\rho_1 + \rho_2 = L$ , onde  $L = 1$  é o comprimento total. Assim, existe uma correspondência biunívoca entre o conjunto de pontos do simplex e o conjunto de todos os estados possíveis de um sistema cujas coordenadas estão vinculadas pela soma.*

correspondem às variações temporais nas densidades, a fim de analisar a estabilidade dos pontos fixos. Quando essas trajetórias se aproximam de  $\mathbf{p}^*$ , esse estado é estável, figura 2.4a, e instável quando elas se afastam, figura 2.4c. Se, por outro lado, a evolução das densidades gera órbitas concêntricas, ao redor de  $\mathbf{p}^*$ , esse ponto é neutramente estável, figura 2.4b. No caso do Pedra-Papel-Tesoura original ( $a = b = c$ ), há três estados absorventes homogêneos, em que apenas uma espécie sobrevive (vértices do 2-simplex), e um estado simétrico, em que  $\rho_i = 1/3 \forall i$  (centro do 2-simplex). Os pontos homogêneos são assintoticamente instáveis, enquanto o caso simétrico é neutramente estável, de modo que as densidades oscilam em torno desse ponto [15]. Quando as probabilidades de predação diferem, o ponto em que as três espécies coexistem passa a depender de  $a$ ,  $b$  e  $c$  [15]:

$$\mathbf{p}^* = \left( \frac{b}{W}, \frac{c}{W}, \frac{a}{W} \right), \quad (2.4)$$

onde  $W = a + b + c$ . É interessante notar que em (2.4) a densidade da espécie  $i$  não é diretamente ligada à probabilidade com que esta captura suas presas, mas sim com à probabilidade com que seus predadores são atacados. Assim, por exemplo, se  $b$  cresce,  $S_1$  se torna mais eficiente ao capturar  $S_2$  e a presa deste,  $S_0$  prospera.

No caso dos modelos do tipo May-Leonard, as equações de campo médio podem variar bastante, dependendo como os processos de seleção, predação e reprodução

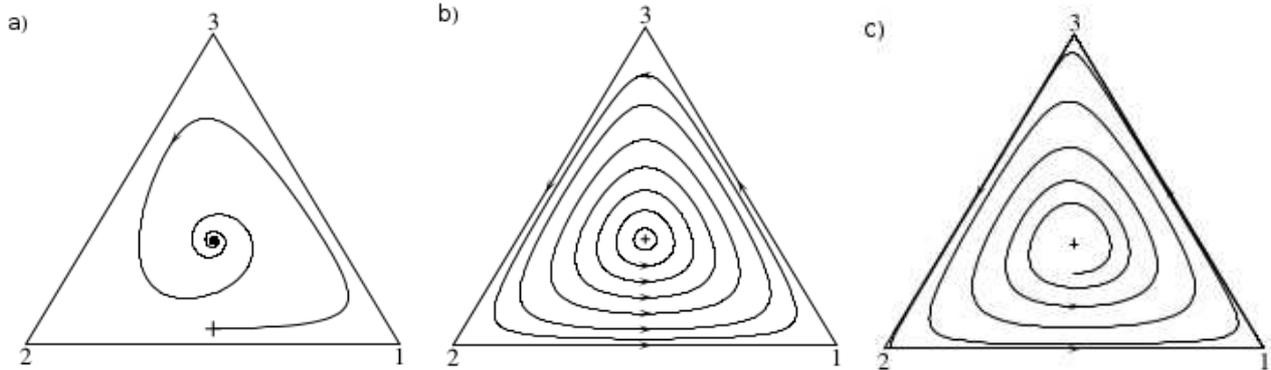


**Fig. 2.3:** *2-simplex. Qualquer ponto, dentro do simplex, o divide em três triângulos menores, cujas alturas estão vinculadas pela soma,  $\rho_1 + \rho_2 + \rho_3 = h$ , sendo  $h = 1$  a altura do simplex. Assim, há uma correspondência biunívoca entre o conjunto de todos os pontos do simplex e o conjunto de estados possíveis de um sistema com três variáveis vinculadas pela soma.*

são implementados. Em [13], por exemplo, além da taxa de reprodução, o sistema apresenta duas taxas de predação,  $\sigma$  e  $\nu$ . A primeira delas,  $\sigma$ , está associada às interações do tipo May-Leonard: as estratégias são comparadas e a mais fraca é substituída, com probabilidade  $\sigma$ , por um espaço vazio. A taxa  $\nu$ , por outro lado, introduz interações do tipo Lotka-Volterra, uma vez que a estratégia mais fraca é substituída por descendente da mais forte, com probabilidade  $\nu$ . As equações, nesse caso, são dadas por:

$$\begin{aligned}\dot{\rho}_0 &= \rho_0 [\mu\rho_v - \sigma\rho_2 + \nu(\rho_1 - \rho_2)], \\ \dot{\rho}_1 &= \rho_1 [\mu\rho_v - \sigma\rho_0 + \nu(\rho_2 - \rho_0)], \\ \dot{\rho}_2 &= \rho_2 [\mu\rho_v - \sigma\rho_1 + \nu(\rho_0 - \rho_1)],\end{aligned}\tag{2.5}$$

onde  $\rho_v = 1 - \rho_0 + \rho_1 + \rho_2$  é a densidade de sítios vazios. Nesse caso, porém, não há qualquer bacia de atração que abranja todo o espaço de fases, de modo que nenhum dos pontos fixos é estável (ver capítulo 3). Porém, dependendo das condições iniciais,



**Fig. 2.4:** Trajetórias em um 2-simplex, para modelos com três estratégias. Nos três casos, o ponto fixo encontra-se no centro do triângulo,  $\rho_i = 1/3$ ,  $\forall i$ . Em (a), a trajetória culmina no ponto fixo, que é estável. No caso da figura (b), a variação temporal das densidades gera órbitas fechadas em torno de  $\mathbf{p}^*$  (cada uma associada a uma condição inicial diferente), de modo que esse ponto é neutramente estável. No último caso, figura (c), o ponto fixo é instável, e a trajetória se aproxima das bordas do simplex (heteroclínica), afastando-se cada vez mais de  $\mathbf{p}^*$ . Figura retirada da Ref. [15].

o sistema pode cair em um dos pontos de equilíbrio, incluindo o caso em que as três estratégias coexistem, com  $\rho_i = \mu/(3\mu + \sigma)$ ,  $\forall i$ .

Uma generalização direta do PPT [16–20] consiste em considerar  $\mathcal{S} > 3$  competidores, cujas interações também possam ser representadas por um circuito fechado e orientado,  $0 \rightarrow 1 \rightarrow \dots \rightarrow \mathcal{S} - 1 \rightarrow 0$ . Para o caso específico em que  $\mathcal{S} = 4$  [18–25], que é a quantidade mínima de estratégias necessárias para que haja pares neutros (pares de estratégias que não interagem entre si), é possível que se formem alianças [21, 22], as quais consistem na formação de aglomerados de estratégias aliadas que ajudam a impedir invasões por predadores. No caso da figura 1.3a, por exemplo, as estratégias  $S_0$  e  $S_2$  são neutras entre si, podendo formar uma aliança, assim como  $S_1$  e  $S_3$ . Nesse caso, quando o grafo de interações contém mais de um ciclo, pode haver ainda a formação de alianças defensivas entre estratégias não neutras (alianças cíclicas) [15, 21–23, 25–37]. Já foram consideradas, também, redes tróficas aleatórias e não-regulares [38–40]. É importante notar, porém, que modelos como esses, com interações competitivas e cadeias alimentares simplificadas, não têm

a pretensão de fazer predições quantitativas, mas sim, desvendar comportamentos universais que resultam da competição em si. Além disso, as interações em modelos como esse são efetivas, no sentido de que tanto o mecanismo competitivo (disputa por espaço, recursos, parceiros sexuais, etc.), quanto o fato dessas interações não serem do tipo “tudo ou nada” (dependem de tamanho, idade, distância e outras eventualidades), são substituídos por uma interação probabilística simples entre as espécies, a qual é uma média dessas características. Note que essas interações podem depender do espaço, do tempo, serem características das duas espécies envolvidas, etc., o que introduz heterogeneidades no sistema [18–20, 27, 41–46]. Estas últimas, por sua vez, são responsáveis pela formação de alianças hierárquicas, que consistem em um tipo de relação entre algumas das espécies que dificulta o crescimento populacional de outras. Além disso, essas heterogeneidades também são responsáveis pelas diferenças nos níveis de intransitividade dos sistemas. Em casos desse tipo, o sistema pode apresentar comportamentos anômalos, como a “sobrevivência do mais fraco”, observado para  $\mathcal{S} = 3$  [41, 47], e a sua generalização para  $\mathcal{S} > 3$  [19, 20], em que uma espécie pode apresentar crescimento populacional após ter sua capacidade de invasão diminuída. Para sistemas reais, cujas redes tróficas são bem mais complexas, as variações nas probabilidades de invasão podem gerar comportamentos ainda mais intrincados, dificultando bastante a sua previsão.

Quando o alcance das interações é limitado, o sistema pode apresentar correlações espaciais. Se, por outro lado, as interações não estão espacialmente vinculadas (sistema completamente misturado <sup>2</sup>), uma simples aproximação de campo médio deve ser capaz de produzir resultados razoáveis, para sistemas suficientemente grandes. No entanto, para sistemas finitos, as flutuações estocásticas [48] são mais acentuadas e acabam por levar o sistema a um estado absorvente, em que uma ou mais espécies desaparecem, diminuindo a diversidade.

A intransitividade é considerada um mecanismo importante na preservação da

---

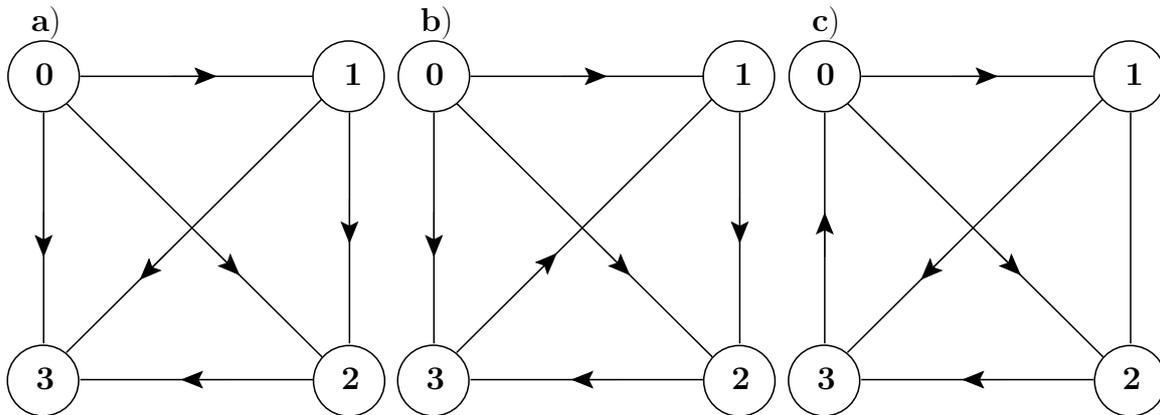
<sup>2</sup> Quando as correlações espaciais de um sistema são desprezíveis, ele é chamado de *sistema completamente misturado*.

diversidade em ambientes competitivos [10, 49]. Assim, os efeitos do ajuste na transitividade do sistema, através de alterações nas probabilidades de invasão, levantam uma série de questões importantes, no que diz respeito a coexistência entre diferentes populações de seres vivos. Por exemplo, assim que o sistema deixa de ser completamente intransitivo<sup>3</sup>, se observa uma diminuição repentina na diversidade de estratégias presentes? A estrutura do grafo de interações é suficiente para prever a diversidade final? Como o sistema é afetado por mudanças nos parâmetros de interação de uma rede trófica complexa? Quais as diferenças, nos efeitos sobre a diversidade, entre considerar a reprodução e a predação como processos independentes ou vinculados (predação seguida de reprodução)?

A fim de responder a essas questões, consideramos inicialmente um circuito fechado com quatro espécies ( $\mathcal{S} = 4$ ), as quais competem com probabilidade de invasão 1. A invasão consiste na substituição da presa por um descendente do predador. Nesse caso, todas as quatro espécies possuem o mesmo número de predadores e presas, desempenhando papéis similares na dinâmica. Essa simetria, porém, é quebrada quando o grafo se torna completamente conectado, com duas interações diagonais adicionais. Nesse caso, há três possíveis escolhas para o número de presas de cada espécie, dependendo da orientação das flexas no grafo:  $(3, 2, 1, 0)$ ,  $(3, 1, 1, 1)$  e  $(2, 2, 1, 1)$ , figuras 2.5(a), 2.5(b) e 2.5(c), respectivamente. Neste trabalho, nos concentraremos apenas na última possibilidade, que é um intermediário entre os sistemas transitivo e intransitivo, além de ser o caso com menor hierarquia entre as espécies. Adicionalmente, consideramos probabilidades de invasão diferentes de 1 para as interações diagonais, conforme mostra a figura 2.6. Embora o sistema escolhido seja o caso com menor hierarquia, ela está presente sempre que  $\chi > 0$ , já que as espécies na parte superior no grafo, 0 e 1, têm duas presas (e um predador) cada, enquanto as demais, 2 e 3, têm dois predadores (e uma presa) cada. As flechas indicam a direção e a probabilidade com que as invasões ocorrem: ao redor do ciclo

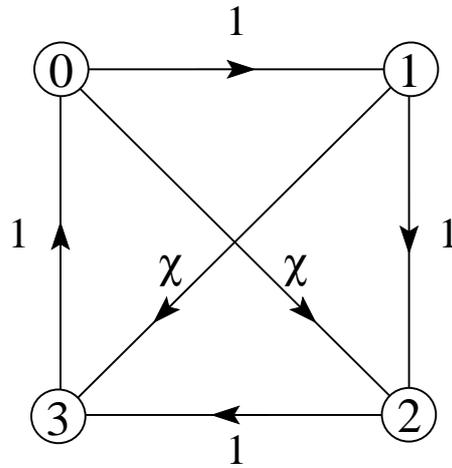
---

<sup>3</sup> O texto se refere à intransitividade cíclica, mencionada na introdução.



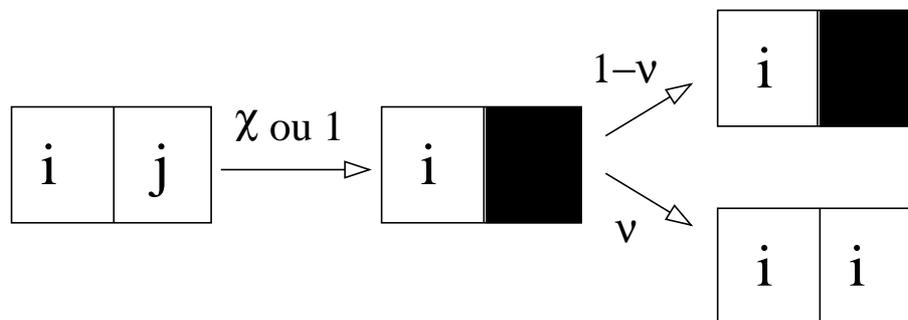
**Fig. 2.5:** Possíveis grafos de interação para um sistema com quatro estratégias. As flechas apontam no sentido predador-presa. Na figura (a), a estratégia 0 tem três presas, a 1 tem duas, a 2 tem uma e a 3 não tem qualquer presa. No caso da figura (b), a seqüência do número de presas para as estratégias é (3, 1, 1, 1), enquanto na figura c é (2, 2, 1, 1).

externo, as invasões acontecem com probabilidade 1, enquanto que nas interações diagonais essa probabilidade é  $\chi$ . É importante notar que, embora as espécies 2 e 3 tenham um número menor de presas, estas últimas sempre são eliminadas quando a interação acontece, uma vez que a probabilidade de invasão é 1. Já no caso das espécies 0 e 1, quando  $\chi < 1$  as invasões nem sempre acontecem. Para  $\chi = 1$ , recuperamos o caso considerado em [35] (ver também a referência [22]). Por fim, consideramos a introdução de espaços vazios no sistema, possibilitando a separação dos processos de predação e reprodução. A dinâmica, então consiste na comparação das estratégias de pares de indivíduos, eliminação do mais fraco com probabilidade  $\chi$  ou 1, e substituição do espaço vazio por descendente do indivíduo mais forte, com probabilidade  $\nu$ , conforme mostra a figura 2.7. Além disso, sempre que um indivíduo encontra um espaço vazio, deixa um descendente. Note que o parâmetro responsável por desvincular a predação e a reprodução,  $\nu$ , é o mesmo para todas as espécies, não adicionando assimetrias ao sistema. O atraso na reprodução, no entanto, possibilita a ocupação dos espaços vazios por indivíduos de outras espécies, que não a vencedora da disputa. Desse modo, a ciclicidade do grafo é menos refletida na dinâmica, o que



**Fig. 2.6:** Grafo de interações para um sistema com quatro estratégias. Os parâmetros  $1$  e  $\chi$  indicam a probabilidade com que um predador vence de sua presa.

contribui para a perda de intransitividade local do sistema. Esse efeito levanta mais uma questão interessante sobre como as diferentes interferências na intransitividade do sistema afetam a coexistência, uma vez que  $\chi$  altera globalmente o nível de transitividade, enquanto  $\nu$  atua localmente. Essa, e as demais questões levantadas nesta seção, serão analisadas nos próximos capítulos.



**Fig. 2.7:** Diagrama ilustrando a dinâmica do modelo estudado, quando nenhum dos sítios sorteados está vazio. Na figura, presume-se que  $i$  tenha vencido a disputa. Nesse caso, o sítio previamente ocupado por  $j$  pode permanecer vazio, com probabilidade  $1-v$ , ou ser ocupado por um descendente de  $i$ , com probabilidade  $v$ .

## Capítulo 3

# Campo Médio

A dinâmica de um sistema determinístico é descrita por um conjunto de equações diferenciais dependentes do tempo [50, 51]. Esse sistema é dito linear se as equações são combinações lineares das variáveis desconhecidas e suas derivadas temporais. A forma mais geral de uma equação diferencial linear de ordem  $n$  para uma variável  $x(t)$  [50] é

$$a_0(t) \frac{d^n x(t)}{dt^n} + a_1(t) \frac{d^{n-1} x(t)}{dt^{n-1}} + \cdots + a_{n-1}(t) \frac{dx(t)}{dt} + a_n(t) x(t) = F(t). \quad (3.1)$$

Se definimos a variável  $x(t)$  como  $x_1(t)$ , a primeira derivada como  $x_2(t)$ , a segunda como  $x_3(t)$ , e assim sucessivamente, podemos reescrever a equação (3.1) como um conjunto de  $n$  equações diferenciais de primeira ordem [50, 52],

$$\begin{aligned} \dot{x}_1(t) &\equiv x_2(t), \\ \dot{x}_2(t) &\equiv x_3(t), \\ &\vdots \\ \dot{x}_n(t) &\equiv \frac{1}{a_0} [F(t) - a_n(t)x_1(t) - a_{n-1}(t)x_2(t) - \cdots - a_1(t)x_n(t)], \end{aligned} \quad (3.2)$$

Em forma matricial:

$$\frac{d\mathbf{x}(t)}{dt} = \mathbf{A}(t)\mathbf{x}(t) + \mathbf{E}(t) = f(\mathbf{x}, t), \quad (3.3)$$

onde

$$\mathbf{x}(t) = \begin{bmatrix} x_1(t) \\ \vdots \\ x_n(t) \end{bmatrix}, \quad \mathbf{E}(t) = \begin{bmatrix} 0 \\ \vdots \\ F/a_0 \end{bmatrix}, \quad (3.4)$$

$$\mathbf{A}(t) = \begin{bmatrix} 0 & 1 & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & 0 & 1 & \cdots & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & \cdots & 1 \\ -a_n/a_0 & -a_{n-1}/a_0 & -a_{n-2}/a_0 & \cdots & -a_1/a_0 \end{bmatrix}. \quad (3.5)$$

De modo geral, esse sistema de equações pode ser resolvido por pelo menos um destes três métodos: o analítico, o numérico ou o qualitativo. O primeiro método consiste em integrar analiticamente as equações, de maneira a encontrar soluções gerais. Embora os resultados nesse caso sejam ideais, contendo o máximo de informação que se pode extrair do modelo, muitas vezes esse método não é factível. O segundo método, a integração numérica, consiste em utilizar algoritmos como Euler, Runge-Kutta, etc., para calcular os valores das variáveis  $\mathbf{x}(t)$  em diferentes intervalos de tempo, para certas condições iniciais escolhidas. A desvantagem, nesse caso, é a falta de generalidade das soluções, além da possibilidade de erros de precisão numérica. O terceiro método, por outro lado, permite analisar o comportamento qualitativo das soluções, sem ter que integrá-las analiticamente. Nesse caso, as informações obtidas referem-se apenas ao comportamento assintótico do sistema.

É possível representar visualmente os estados do sistema, ao longo do tempo, através do chamado espaço de fases. A cada uma das variáveis dependentes ( $x_1$ ,  $x_2$ , etc.) associa-se um eixo coordenado, de modo que o espaço gerado é  $n$ -dimensional. Cada ponto desse espaço contém toda a informação sobre o estado do sistema num dado instante de tempo. Portanto, para uma determinada condição inicial, a evolução do sistema é representada por uma trajetória no espaço de fases. Quando o

sistema é autônomo, ou seja, quando as equações não apresentam dependência temporal explícita, temos  $d\mathbf{x}/dt = f(\mathbf{x})$ . É possível que para alguns pontos tenhamos  $f(\mathbf{x}^*) = 0$ , de modo que o sistema permanece em  $\mathbf{x} = \mathbf{x}^*$ , caso esse seja o estado inicial. Esses estados,  $\mathbf{x}^*$ , são chamados de pontos de equilíbrio, ou pontos fixos, e são classificados de acordo com o comportamento assintótico das trajetórias ao seu redor. Caso todas as trajetórias com condições iniciais contidas dentro de uma esfera de raio  $\delta$ , centrada em  $\mathbf{x}^*$ , permaneçam dentro dessa esfera para  $t \rightarrow \infty$ , esse ponto fixo é classificado como assintoticamente estável<sup>1</sup>. Além disso, se o raio da esfera é finito, o ponto é localmente assintoticamente estável, enquanto que se esse raio é infinito, o ponto é globalmente assintoticamente estável. Um ponto assintoticamente estável é chamado de atrator, e o conjunto de condições iniciais que convergem para esse ponto constitui a bacia de atração associada. Quando as trajetórias não convergem para o ponto fixo, mas permanecem dentro de uma segunda esfera, de raio  $\epsilon$ , também centrada em  $\mathbf{x}^*$ , esse ponto é classificado como ponto neutramente estável. Caso não exista essa esfera de raio  $\epsilon$ , dentro da qual ficariam contidas as trajetórias com condições iniciais pertencentes à esfera de raio  $\delta$ , o ponto fixo é classificado como assintoticamente instável.

A estabilidade dos pontos fixos pode ser determinada através de uma análise de sinal da parte real dos autovalores,  $\Re(\lambda_i)$ , da matriz de coeficientes (para  $\mathbf{E} = 0$ ). Quando  $\Re(\lambda_i) < 0$ , para todos os autovalores, o ponto fixo é assintoticamente estável. Caso  $\Re(\lambda_i) > 0$  para pelo menos um dos autovalores, o ponto é instável. Se, por outro lado,  $\Re(\lambda_i) = 0$  para algum  $\lambda_i$ , não havendo autovalores com parte real positiva, o ponto de equilíbrio é neutramente estável. Nos primeiros dois casos, dizemos que o ponto fixo é hiperbólico.

Quando a função  $f(\mathbf{x}, t) = f(\mathbf{x})$  não é linear, podemos expandi-la em série de Taylor, em torno de cada ponto fixo, e descartar os termos não lineares. Assim, o jacobiano do sistema, calculado nesses pontos, corresponderá à matriz de coeficientes

---

<sup>1</sup> Esse, e os demais critérios de estabilidade mencionados no texto, foram definidos pelo matemático Aleksandr Lyapunov [50].

linearizada:

$$\mathbf{J} = \begin{bmatrix} \partial_{x_1} \dot{x}_1 & \partial_{x_2} \dot{x}_1 & \cdots & \partial_{x_n} \dot{x}_1 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ \partial_{x_1} \dot{x}_n & \partial_{x_2} \dot{x}_n & \cdots & \partial_{x_n} \dot{x}_n \end{bmatrix}_{(x_1^*, \dots, x_n^*)}, \quad (3.6)$$

onde  $\partial_x = \partial/\partial x$ . Para os pontos fixos hiperbólicos, vale o teorema de linearização de Hartman-Grobman, que estabelece que perto desse ponto o sistema dinâmico é qualitativamente equivalente à sua versão linearizada, perto do mesmo ponto [50, 52]. Isso significa que a estabilidade de ambos os sistemas, perto de um ponto fixo hiperbólico, é a mesma. Assim, essa estabilidade pode ser determinada pelo sinal da parte real dos autovalores da matriz jacobiana associada.

É importante notar que cada grupo de autovalores cujas partes reais têm o mesmo sinal, gera um sub-espço de dimensão igual ao número de elementos desse grupo. Os autovalores com  $\Re(\lambda_i) < 0$ , geram o chamado sub-espço estável. Para o caso em que  $\Re(\lambda_i) > 0$ , o sub-espço gerado é chamado instável, enquanto que para  $\Re(\lambda_i) = 0$ , esse sub-espço é chamado central. As soluções pertencentes aos sub-espços estável e instável possuem comportamento bem determinado, com decaimento e crescimento exponencial, respectivamente. As soluções pertencentes ao sub-espço central, por outro lado, não têm um comportamento tão bem determinado, podendo apresentar oscilações, decaimento ou crescimento exponencial, etc. Nesse caso, uma possibilidade é analisar o sistema via integração numérica.

Nas próximas seções, utilizaremos essas ferramentas para analisar a estabilidade do sistema em diferentes cenários. Na seção 3.1 introduzimos, de maneira genérica, a aproximação de campo médio do modelo discutido no final do capítulo 2. Em seguida, seção 3.1.1, estudamos o caso em que não há sítios vazios,  $\nu = 1$ . Finalmente, na seção 3.1.2, analisamos o caso em que a invasão de um sítio nem sempre é imediata,  $\nu < 1$ , podendo inclusive nunca ocorrer imediatamente ( $\nu = 0$ ).

### 3.1 Modelo

Quando as correlações espaciais são desconsideradas e a probabilidade de interação entre qualquer par de indivíduos é a mesma, independente da distância, o sistema pode ser descrito por um modelo de campo médio. Seja  $\rho_i$  a densidade da espécie  $i$  e  $\rho_v$  a densidade de sítios vazios, sendo que a condição total de ocupação da rede implica que

$$\rho_v + \sum_i \rho_i = 1. \quad (3.7)$$

As variações temporais nas densidades ocorrem unicamente devido às interações entre indivíduos de espécies diferentes, em que o mais forte elimina o mais fraco com probabilidade 1 ou  $\chi$  e deixa um descendente no lugar com probabilidade  $\nu$ , ou entre indivíduos e buracos, em que o indivíduo deixa um descendente no sítio vazio com probabilidade 1 (ver fig. 2.6). As equações de campo médio dependem apenas das frequências com que esses encontros acontecem:

$$\begin{aligned} \dot{\rho}_0 &= \rho_0 [\rho_v + \nu(\rho_1 + \chi\rho_2) - \rho_3] \\ \dot{\rho}_1 &= \rho_1 [\rho_v + \nu(\rho_2 + \chi\rho_3) - \rho_0] \\ \dot{\rho}_2 &= \rho_2 [\rho_v + \nu\rho_3 - \chi\rho_0 - \rho_1] \\ \dot{\rho}_3 &= \rho_3 [\rho_v + \nu\rho_0 - \chi\rho_1 - \rho_2] \\ \dot{\rho}_v &= - \sum_{i=0}^3 \dot{\rho}_i. \end{aligned} \quad (3.8)$$

Por exemplo, a densidade da espécie 0 aumenta quando indivíduos dessa espécie encontram um sítio vazio (o que ocorre com probabilidade  $\rho_0\rho_v$ ) ou quando, ao interagir com elementos das espécies 1 e 2, os elimina e deixa um descendente imediatamente (o que acontece, respectivamente, com probabilidades  $\nu\rho_0\rho_1$  e  $\nu\chi\rho_0\rho_2$ ). Por outro lado, quando esses indivíduos são eliminados ao interagirem com elementos da espécie 3 (cuja probabilidade de acontecer é  $\rho_0\rho_3$ ), a densidade  $\rho_0$  diminui.

Note que nesse caso o parâmetro  $\nu$  não aparece, pois a eliminação de um indivíduo da espécie 0 depende apenas da probabilidade de encontrar um predador ( $\rho_0\rho_3$ ) e ser eliminado (1, nesse caso), não importando se após a eliminação o sítio permanecerá vazio ou será ocupado por um descendente do vencedor. Analogamente, para as demais espécies, as variações temporais dependem da quantidade de presas e predadores, e da intensidade média das interações. Essas equações apresentam diversos pontos de equilíbrio, tais que  $\dot{\rho}_v = \dot{\rho}_i = 0, \forall i$ . Quando a matriz jacobiana associada a um ponto de equilíbrio não apresenta autovalores com parte real nula, esse ponto é classificado como ponto de equilíbrio hiperbólico (ou ponto fixo hiperbólico) e as soluções têm comportamento bem determinado. Assim, os métodos de análise de estabilidade para sistemas lineares podem também ser aplicados nesse caso. Quando o ponto fixo não é hiperbólico, os autovalores com parte real nula geram um sub-espço central, cujo comportamento não é bem determinado. Caso haja pelo menos um autovalor com parte real positiva, o ponto fixo será instável, independente do que acontece no sub-espço central. Quando, porém, não há autovalores com parte real positiva, o ponto pode ser assintoticamente estável, assintoticamente instável, ou neutramente estável. A fim de determinar a estabilidade de pontos fixos não hiperbólicos, nesses casos em que não há autovalores com parte real positiva, pode-se integrar numericamente o sistema de equações para os conjuntos de parâmetros relevantes.

### 3.1.1 $\nu = 1$

Quando  $\nu = 1$ , a invasão de um sítio por um predador sempre ocorrerá simultaneamente com a eliminação da presa. Assim, não surgirão quaisquer sítios vazios ao longo da evolução. Além disso, qualquer quantidade inicial de sítios disponíveis será rapidamente preenchida, de modo que  $\rho_v = 0$ , no equilíbrio.

Os pontos fixos para  $\chi = 0$  foram discutidos por diversos autores [15, 18–20,

24]. Em primeiro lugar, há quatro estados absorventes<sup>2</sup>, os quais são pontos heteroclínicos (pontos de sela) [52]. Estes pontos estão localizados nos vértices do 3-simplex, em que apenas uma espécie sobrevive:  $(1, 0, 0, 0, 0)$ ,  $(0, 1, 0, 0, 0)$ ,  $(0, 0, 1, 0, 0)$  ou  $(0, 0, 0, 1, 0)$ . Adicionalmente, devido à não interação entre as espécies 0 e 2 (ou 1 e 3), qualquer ponto da linha que conecta cada um desses pares, no simplex, é também um ponto fixo, sendo que a proporção entre as espécies de cada par permanece constante:

$$(c_0, 0, 1 - c_0, 0, 0), \quad (3.9)$$

$$(0, c_0, 0, 1 - c_0, 0), \quad (3.10)$$

onde  $0 < c_0 < 1$  é uma constante que depende das condições iniciais. Finalmente, há um ponto fixo de coexistência no interior do 3-simplex, para o qual todas as espécies têm densidades não-nulas:

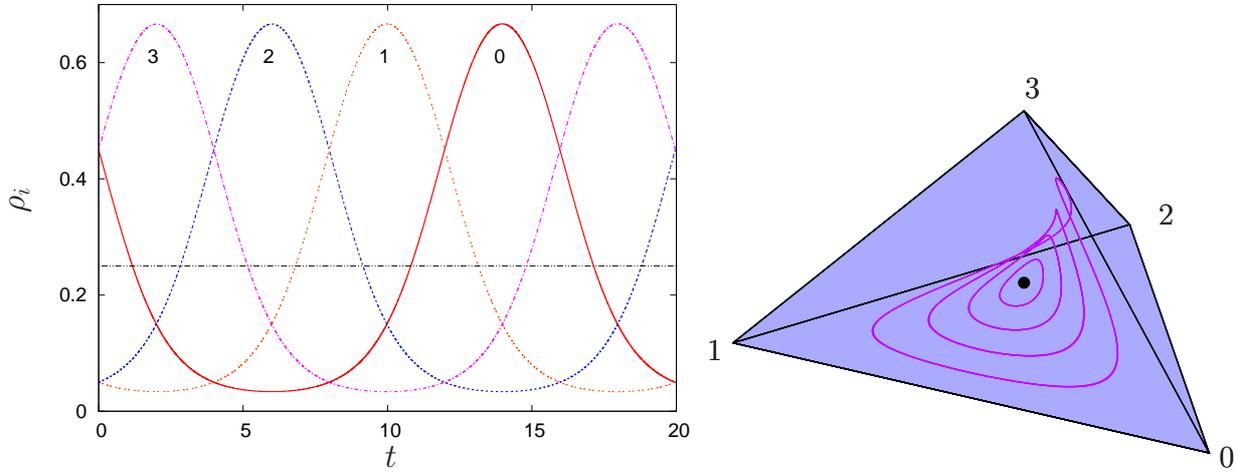
$$\left( c_0, \frac{1}{2} - c_0, c_0, \frac{1}{2} - c_0, 0 \right), \quad (3.11)$$

onde  $0 < c_0 < 1/2$  depende das condições iniciais, sendo  $(1/4, 1/4, 1/4, 1/4, 0)$  um caso particular. Esse ponto é não-hiperbólico, e portanto a análise de estabilidade do sistema, via linearização, não é aplicável nesse caso. No entanto, ao integrar numericamente as equações de campo médio, para condições iniciais próximas ao ponto fixo, observamos que as densidades oscilam em torno desse ponto (ver fig. 3.1). De fato, há duas integrais de movimento<sup>3</sup> nesse caso:  $\rho_0\rho_2$  e  $\rho_1\rho_3$ . Em contraste, para o modelo com  $\mathcal{S} = 3$ , há apenas uma:  $\rho_0\rho_1\rho_2$ .

Para  $\chi \neq 0$  [53], o estado de coexistência, eq. (3.11), não mais é solução de  $\dot{\rho}_i = 0$ ,  $\forall i$ . No entanto, há dois pontos fixos adicionais em que uma espécie (1 ou 2) desaparece e as demais formam um sistema do tipo PPT, não homogêneo, no qual

<sup>2</sup> Há, ainda, um quinto ponto fixo homogêneo,  $(0, 0, 0, 0, 1)$ . Como sítios vazios não são levados em conta na dinâmica quando  $\nu = 1$ , esse ponto não é relevante nesse caso.

<sup>3</sup> Integrais de movimento são quantidades que permanecem invariantes no tempo.



**Fig. 3.1:** O gráfico à esquerda mostra a evolução das densidade, para  $\chi = 0$  e  $\nu = 1$ , com condição inicial  $(0.45, 0.05, 0.05, 0.45)$ . Os números sob as curvas indicam as diferentes espécies. O 3-simplex, à direita, também mostra a evolução das densidades para  $\chi = 0$  e  $\nu = 1$ . Porém, nesse caso, várias condições iniciais são exploradas, cada uma representada por uma órbita fechada no sentido do grafo, ou seja, passando próxima de 3,2,1 e 0, nessa ordem. O ponto central corresponde ao ponto fixo dado pela eq. (3.11), com  $c_0 = 1/4$ .

as probabilidades de invasão diferem [35]

$$\left( \frac{1}{2 + \chi}, 0, \frac{1}{2 + \chi}, \frac{\chi}{2 + \chi}, 0 \right) \quad (3.12)$$

$$\left( \frac{\chi}{2 + \chi}, \frac{1}{2 + \chi}, 0, \frac{1}{2 + \chi}, 0 \right). \quad (3.13)$$

Note que para  $\chi = 0$ , as equações acima são casos particulares, respectivamente, das equações (3.9) e (3.10), com  $c_0 = 1/2$ . A primeira solução, em que a espécie 1 é extinta, é um ponto fixo instável, enquanto a segunda, em que a espécie 2 é extinta, é um ponto neutramente estável. Caso  $\chi$  seja muito maior do que as demais probabilidades de invasão a solução estável, eq. (3.13), tende a  $(1, 0, 0, 0, 0)$ , e a espécie 0 domina. Note que, embora seja a probabilidade de invasão da espécie 1 que aumenta, quem sobrevive é a espécie 0, predadora de 1. Esse fenômeno é conhecido como “princípio da sobrevivência do mais fraco” [41, 47]. A figura 3.2 mostra um exemplo da evolução a partir do estado inicial simétrico ( $\rho_i = 1/4, \forall i$ ),

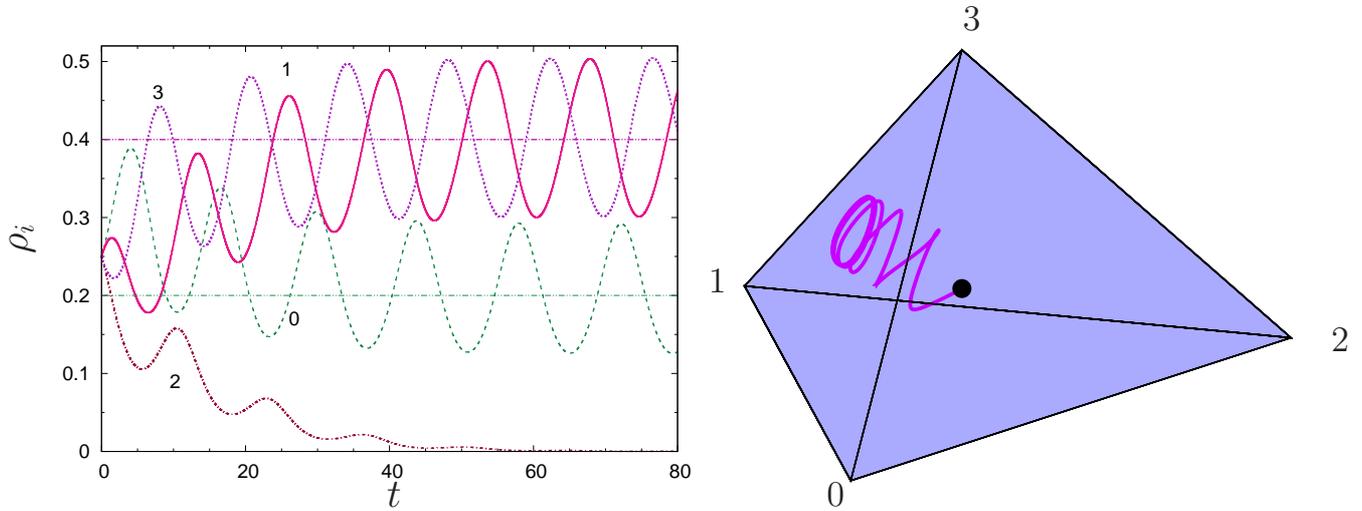
para  $\chi = 0.5$ . Nesse caso, o sistema se aproxima de uma órbita fechada que oscila em torno de  $(0.2, 0.4, 0, 0.4, 0)$ , após a extinção exponencialmente rápida da espécie 2. Quando  $\rho_2 = 0$ , a quantidade  $\rho_0^\chi \rho_1 \rho_3$  é uma integral de movimento [52, 54, 55]. Curiosamente, além da condição trivial de normalização, eq. (3.7), não há qualquer invariante de movimento envolvendo as quatro espécies para  $\chi \neq 0$ . Os pontos fixos são equivalentes às médias temporais das densidades (oscilatórias). Tanto o período das oscilações quanto o tempo necessário para que a espécie 2 seja extinta divergem quando  $\chi \rightarrow 0$ , já que nesse limite a existência das invariantes de movimento  $\rho_0 \rho_2$  e  $\rho_1 \rho_3$  impede que haja qualquer extinção. De fato, quando  $\chi = 0$ , a condição inicial homogênea passa a ser um ponto fixo com quatro espécies coexistentes. Para o caso de interações homogêneas,  $\chi = 1$ , recupera-se a solução  $\rho_i = 1/3$ ,  $\forall i \neq 2$ . Note que as densidades de cada espécie dependem das probabilidades de invasão de suas respectivas presas. Assim, quando diminui-se o valor de  $\chi$  (probabilidade de invasão da espécie 1 sobre a espécie 3), espera-se que a densidade da espécie 1 decresça. O que se observa, no entanto, é que a espécie que tem sua densidade diminuída é a espécie 0, predadora da espécie 1. Aqui, mais uma vez, o “princípio da sobrevivência do mais fraco” é verificado.

Em resumo, o sistema tende a diminuir o nível de hierarquia (devido às conexões pesadas por  $\chi$ ), através da extinção exponencialmente rápida de uma das espécies, convergindo para um sistema completamente intransitivo, com três espécies [35], conforme mostra a figura 3.3. No campo médio, mesmo um nível baixo de transitividade (medida por  $\chi$ ) destrói o estado de coexistência entre as quatro espécies, existente quando  $\chi = 0$ .

### 3.1.2 $\nu < 1$

Para  $\chi = 0$  há apenas um ponto fixo em que as quatro espécies sobrevivem, o qual depende de  $\nu$ :

$$[c_0, c_0, c_0, c_0, (1 - \nu)c_0], \quad (3.14)$$



**Fig. 3.2:** O gráfico, à esquerda, mostra a evolução das densidades para  $\nu = 1$  e  $\chi = 0.5$ , com condição inicial dada pela eq. (3.11). As linhas pontilhadas correspondem às densidades médias, e os números próximos às curvas indicam a quais espécies elas se referem. A evolução das densidades, para os mesmos parâmetros, é também representada no 3-simplex à direita. O ponto central corresponde à condição inicial. Note que o desaparecimento da espécie 2 corresponde ao confinamento da trajetória à face 013 do 3-simplex.

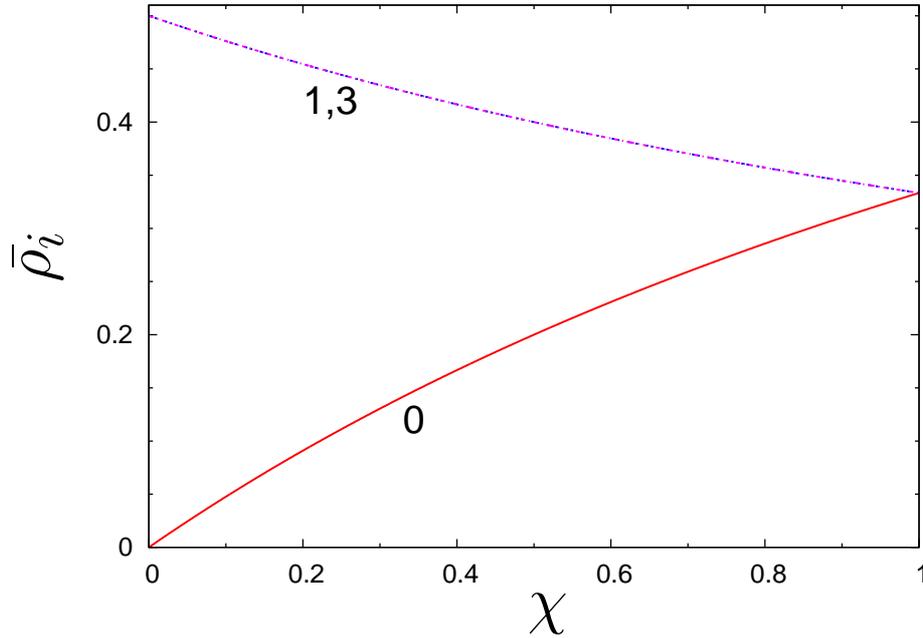
onde  $c_0 = 1/(5 - \nu)$ . Note que para  $\nu = 1$  obtemos o estado de coexistência mencionado na seção anterior,  $\rho_i = 1/4$ , enquanto que para  $\nu = 0$  temos o caso homogêneo,  $\rho_i = \rho_\nu = 1/5$ . Diferentemente do que acontece quando não há sítios vazios, esse ponto é assintoticamente instável quando  $\nu < 1$ , bem como os estados absorventes  $(1, 0, 0, 0, 0)$ ,  $(0, 1, 0, 0, 0)$ ,  $(0, 0, 1, 0, 0)$  e  $(0, 0, 0, 1, 0)$ . Há, porém, duas bacias de atração associadas, respectivamente, aos estados

$$(c_1, 0, 1 - c_1, 0, 0), \quad (3.15)$$

$$(0, c_1, 0, 1 - c_1, 0), \quad (3.16)$$

em que o par de espécies sobrevivente é neutro (as espécies não interagem entre si), sendo  $0 < c_1 < 1$  uma constante que depende das condições iniciais.

Para  $\chi \neq 0$ , os pares de espécies 0-2 e 1-3 deixam de ser neutros, de modo que os estados descritos pelas eqs. (3.15) e (3.16) não mais são pontos de equilíbrio. Além



**Fig. 3.3:** Densidades médias de equilíbrio em função de  $\chi$ , para  $\nu = 1$ . Os números próximos às curvas indicam a que espécies elas se referem. Note que  $\rho_1$  e  $\rho_3$  se sobrepõem e  $\rho_2 = 0$ .

disso, o estado de coexistência entre as quatro espécies passa a depender também do parâmetro  $\chi$ ,

$$(a_0, a_1 a_0, a_2 a_0, a_3 a_0, a_v a_0), \quad (3.17)$$

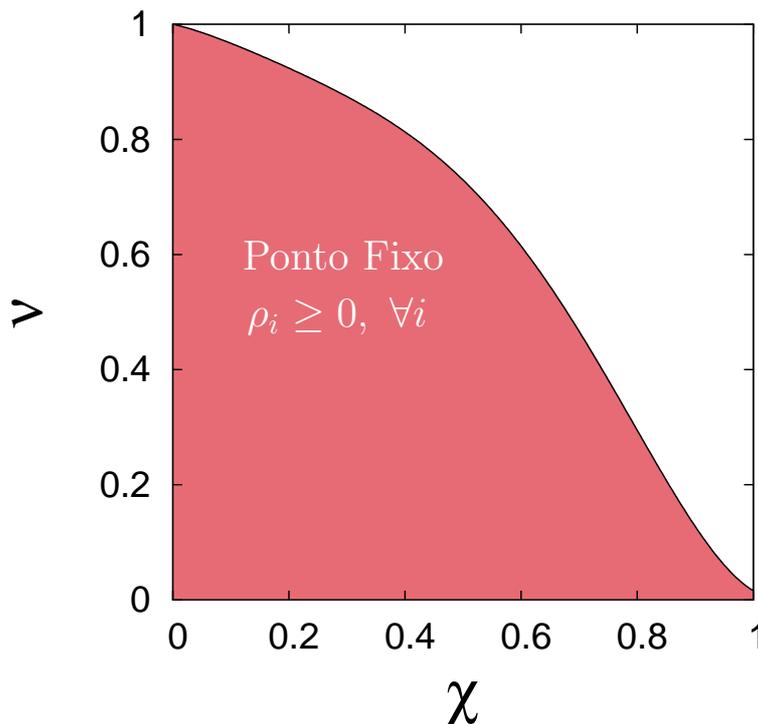
onde os termos  $a_i$  são constantes (no tempo) que dependem dos parâmetros  $\chi$  e  $\nu$ ,

$$\begin{aligned} a_3 &= \frac{A(\chi, \nu)}{B(\chi, \nu)}, \\ a_v &= \frac{1 - \nu(\chi^2 + \nu) - \chi\nu(1 - \nu)a_3}{1 + \nu(1 - \chi)}, \\ a_1 &= a_v + \nu a_3 - \chi, \\ a_2 &= a_v + \nu - \chi a_1, \\ a_0 &= \frac{1}{1 + a_1 + a_2 + a_3 + a_v}. \end{aligned}$$

As constantes  $A(\chi, \nu)$  e  $B(\chi, \nu)$ , introduzidas a fim de simplificar a notação, são:

$$\begin{aligned} A(\chi, \nu) &= [1 - \nu^2(1 - \chi^2)][1 + \nu(1 - \chi)] + \chi\nu(1 - \nu)[1 + \nu + \chi(1 - \chi)\nu], \\ B(\chi, \nu) &= [1 - \nu(\chi^2 + \nu)] [1 + \nu + \chi(1 - \chi)\nu]. \end{aligned}$$

Note que a eq. (3.14) é um caso particular da eq. (3.17). Para certos valores de  $\chi$  e  $\nu$ , algumas das coordenadas do ponto eq. (3.17) podem ser negativas. Como, porém, densidades negativas são proibidas (por definição) no sistema considerado, esse ponto não é um ponto físico, e a região em que isso ocorre é destacada no diagrama da figura 3.4. Note que a linha  $\nu = 1$ , para  $\chi > 0$ , encontra-se fora dos limites da região física desse ponto de equilíbrio. Por essa razão, o estado de coexistência entre as quatro espécies não foi considerado na seção anterior, para  $\chi > 0$ . Mesmo as



**Fig. 3.4:** Diagrama de fases que destaca a região, no espaço de parâmetros, em que a eq. (3.17) é um ponto fixo correspondendo a densidades positivas.

regiões permitidas, porém, correspondem a pontos fixos assintoticamente instáveis.

O sistema apresenta, adicionalmente, dois pontos fixos com três espécies cada, sendo os pontos eqs. (3.12) e (3.13) casos particulares destes. São eles:

$$(b_0, 0, b_2b_0, b_3b_0, b_vb_0) \quad (3.18)$$

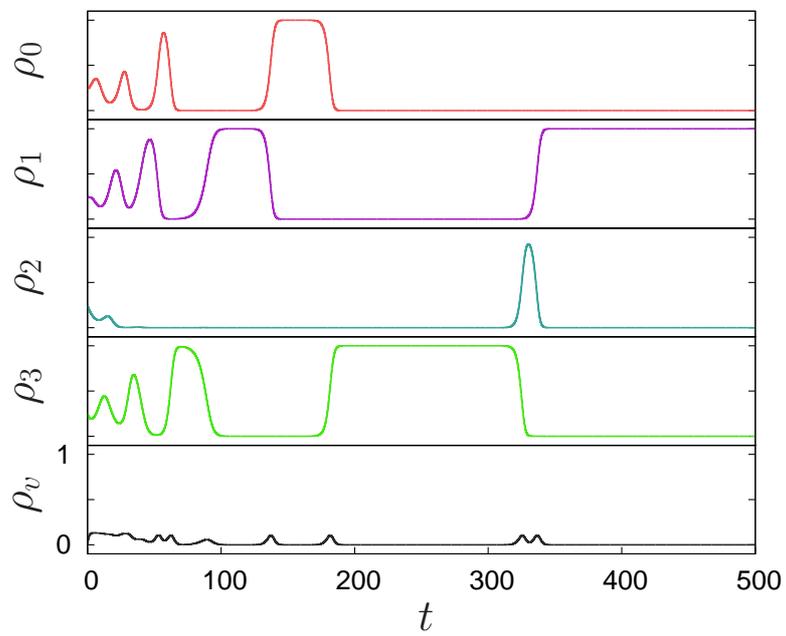
e

$$(b_0b_3, b_0, 0, b_0b_2, b_0b_v). \quad (3.19)$$

Assim como  $a_i$ , os termos  $b_i$  dependem de  $\chi$  e  $\nu$ :

$$\begin{aligned} b_2(\chi, \nu) &= \frac{\chi + \nu + \nu^2}{1 + \nu + \nu^2\chi}, \\ b_3(\chi, \nu) &= \left[ \frac{1 + \nu\chi + \nu^2}{1 + \nu + \nu^2\chi} \right] \chi, \\ b_v(\chi, \nu) &= \left[ \frac{1 - \nu^3}{1 + \nu + \nu^2\chi} \right] \chi, \\ b_0(\chi, \nu) &= \frac{1}{1 + b_2 + b_3 + b_v}. \end{aligned}$$

Ambos os pontos contêm autovalores com parte real positiva, sendo portanto instáveis. Os demais pontos fixos,  $(1, 0, 0, 0, 0)$ ,  $(0, 1, 0, 0, 0)$ ,  $(0, 0, 1, 0, 0)$  e  $(0, 0, 0, 1, 0)$ , estão associados a bacias de atração, quando  $\nu = 0$ . Para  $\nu > 0$ , no entanto, esses pontos passam a conter autovalores com parte real positiva, sendo portanto instáveis. Assim, para  $0 < \nu < 1$ , todos os pontos fixos são instáveis e o sistema contém um ciclo heteroclínico envolvendo as quatro espécies. Como agora há cinco densidades não nulas, não é viável representar o sistema através de um simplex, que seria tetradiimensional. A figura 3.5 mostra a evolução das densidades para  $\chi = 0.5$  e  $\nu = 0.5$ . Note que a densidade de sítios vazios somente é apreciável nos curtos intervalos em que há uma troca na espécie dominante.



**Fig. 3.5:** *Evolução das densidades para  $\nu = \chi = 0.5$ .*

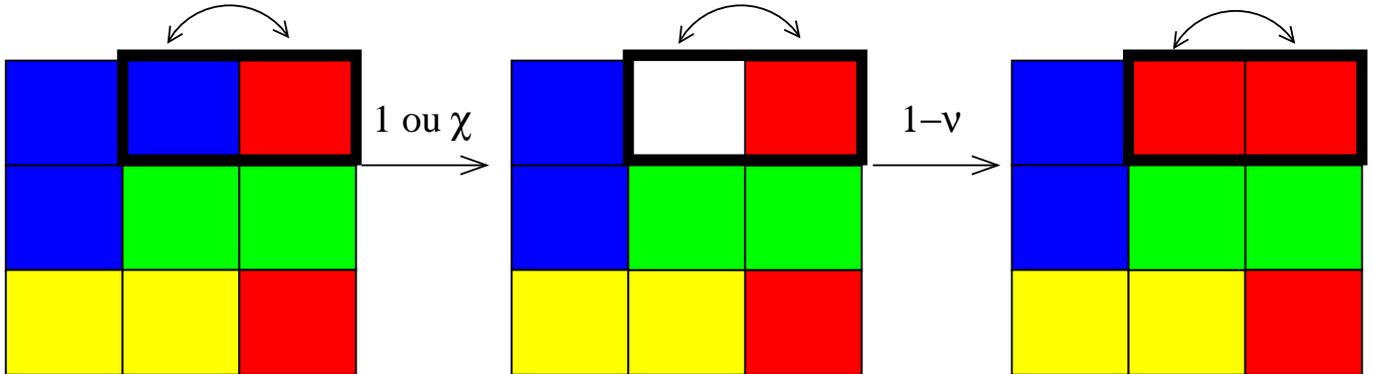
## Capítulo 4

# Simulações

A dinâmica em uma rede pode ser bastante diferente da evolução predita pelas equações de campo médio. Essa diferença se deve principalmente ao fato do alcance das interações ser muito menor do que o tamanho do sistema. Além disso, a não ser que esse último seja muito grande, haverá efeitos de tamanho finito, os quais introduzem estocasticidade à dinâmica. Esses efeitos são responsáveis, por exemplo, pelo desaparecimento das invariantes de movimento (mencionadas no capítulo anterior), e pelas flutuações nas densidades, as quais acabam por levar o sistema, através de uma série de extinções, a um estado absorvente. Para sistemas maiores, os efeitos de tamanho finito se tornam menos importantes, e desaparecem para  $L \rightarrow \infty$ , sendo  $L$  o tamanho linear da rede.

A fim de estudar o sistema com estrutura espacial, consideramos uma rede quadrada com  $N = L^2$  sítios e condições de contorno periódicas. Cada sítio é inicialmente populado por uma das quatro estratégias, sorteada com probabilidade  $1/4$ . A dinâmica, dada pelas eqs. (3.8), consiste em sortear um sítio e um de seus quatro vizinhos mais próximos, comparar as estratégias, eliminar o perdedor com probabilidade  $1 - \chi$  e popular o sítio vazio, pela estratégia vencedora, com probabilidade  $\nu$ , fig. 4.1. Caso apenas um dos dois sítios esteja inicialmente vazio, ele será automaticamente ocupado por um descendente do sítio ocupado, fig. 4.2. Esse processo é repetido  $N$  vezes, definindo uma unidade de tempo (um passo de Monte Carlo).

A figura 4.3, por exemplo, mostra a evolução das configurações dos sítios na rede,



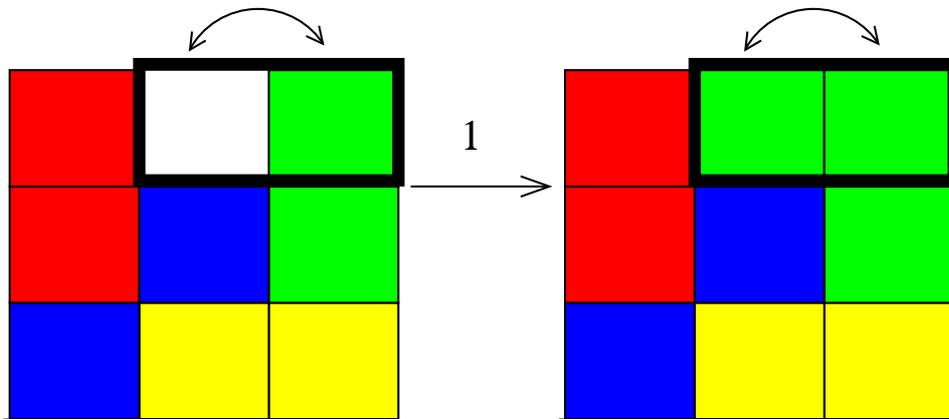
**Fig. 4.1:** Ilustração da dinâmica na rede quadrada, quando nenhum dos sítios sorteados está inicialmente vazio. Os quadrados representam os sítios, e as diferentes cores representam as espécies (branco corresponde aos sítios vazios). A dinâmica consiste no sorteio de dois sítios vizinhos (quadrados em destaque), primeira figura à esquerda, comparação das estratégias e eliminação da mais fraca com probabilidade 1 ou  $\chi$  (dependendo de quais são as espécies), figura do meio, e ocupação, com probabilidade  $\nu$ , do sítio vazio por um descendente do sítio vencedor, última figura à direita.

para um sistema de tamanho  $100 \times 100$ , com  $\chi = 0.5$  e  $\nu = 1$ . É importante notar que o tamanho dos aglomerados, assim como das subpopulações de espécies, flutua no tempo. Porém, diferentemente do que acontece com as densidades na aproximação de campo médio (fig. 3.2, por exemplo), onde as oscilações são globais e inerentes à dinâmica, as flutuações aqui são efeitos de tamanho finito. A figura 4.4 mostra as flutuações das densidades, ao longo do tempo, para o mesmo sistema da figura 4.3. Para sistemas muito grandes essas flutuações tendem a desaparecer. A figura 4.5, por exemplo, mostra o desvio padrão das densidades médias em função de  $N$ , para  $\chi = \nu = 0.5$ ,

$$\sigma_i = \sqrt{\frac{1}{n} \sum_{j=1}^n [\rho_i(t_j) - \bar{\rho}_i]^2}, \quad (4.1)$$

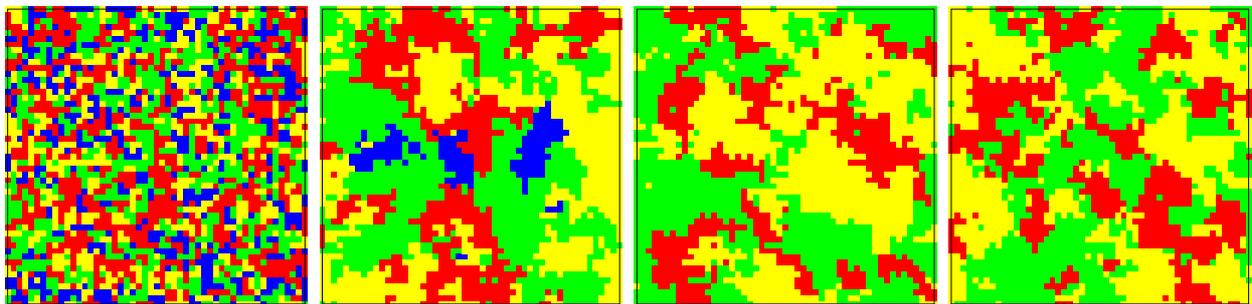
onde  $\rho_i(t_j)$  é a densidade da espécie  $i$  medida depois de  $t_j$  passos de tempo. Assim, através de um ajuste dos dados (retas na figura) verificamos que  $\sigma \sim 1/\sqrt{N}$ . Note que esse desvio padrão mede a amplitude das oscilações.

A figura 4.6 compara algumas configurações instantâneas do sistema, para di-

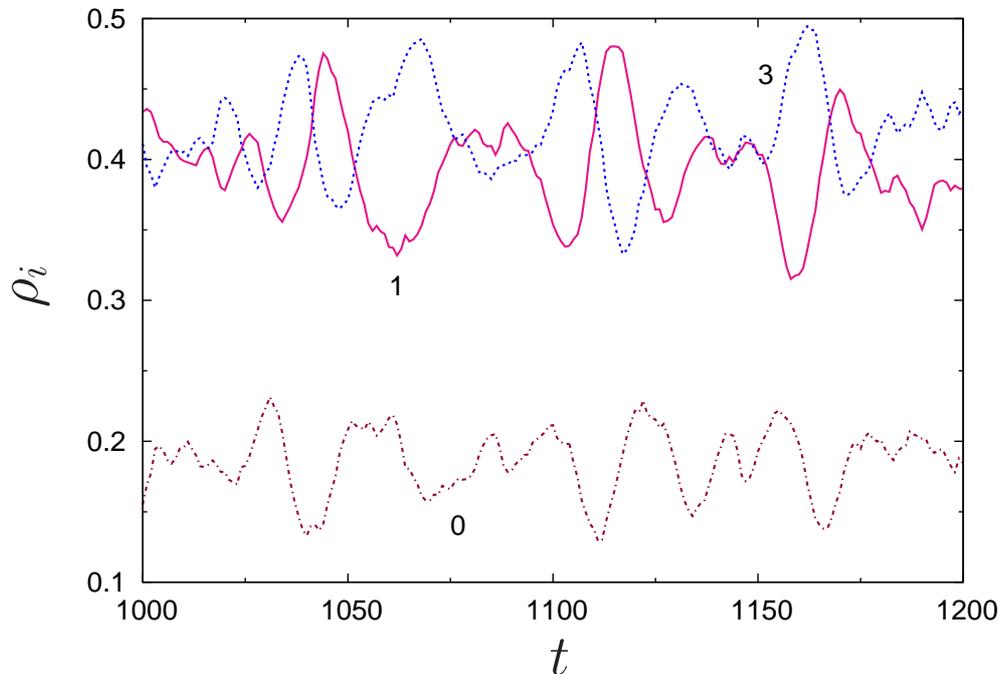


**Fig. 4.2:** Ilustração análoga à fig. 4.1 para o caso em que um dos sítios sorteados está inicialmente vazio. A dinâmica consiste no sorteio de dois sítios vizinhos, figura à esquerda, e na ocupação, com probabilidade 1, do sítio vazio por um descendente do sítio ocupado, figura à direita

ferentes valores de  $\chi$  e  $\nu$ . Quando não há sítios vazios,  $\nu = 1$ , o sistema tende a formar aglomerados de apenas uma espécie, figs. 4.6a e 4.6b. Porém a introdução de buracos na rede,  $\nu < 1$ , possibilita o surgimento de alianças entre os pares de espécies pouco interagentes (pares 02 e 13), quando  $\chi \simeq 0$ . Isso se deve ao efeito de “blindagem” exercido pelos sítios vazios, que tendem a se acumular nos contornos dos aglomerados, conforme mostra a figura 4.6c. Embora esse acúmulo de buracos nas bordas sempre aconteça, quando estes fazem parte da dinâmica, para valores



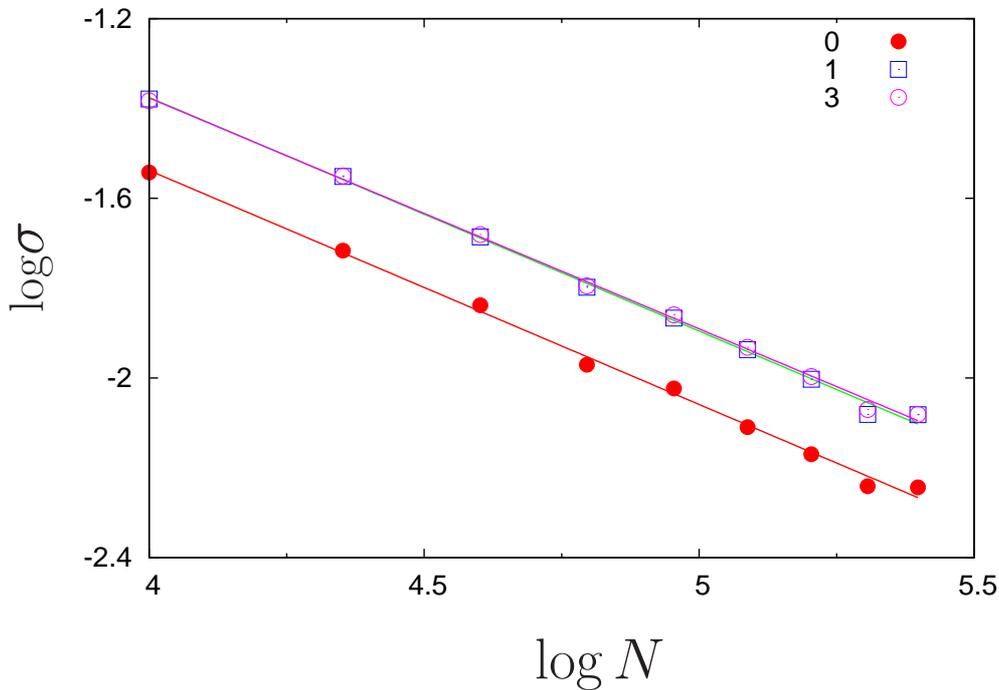
**Fig. 4.3:** Sequência temporal de configurações instantâneas de uma rede  $100 \times 100$ , com  $\chi = 0.5$  e  $\nu = 1$ . As figuras correspondem a uma seção de tamanho  $50 \times 50$  da rede, e os tempo variam de 0 a 300, com intervalos de 100 passos de monte carlo.



**Fig. 4.4:** *Oscilações das densidades das espécies no tempo, para um sistema  $100 \times 100$ , com  $\chi = 0.5$  e  $\nu = 1$ . Cada linha corresponde à densidade de uma espécie (a espécie 2 não aparece pois  $\rho_2 = 0$ ). Nesse caso, as oscilações são efeitos de tamanho finito, como mostra a figura 4.5. No entanto, embora não tenhamos feito esta análise, é possível caracterizar o espectro das flutuações para um único  $N$ , a fim de verificar se há oscilações superpostas [56].*

maiores de  $\chi$  a interação entre espécies anteriormente neutras se torna relevante e as alianças deixam de ser observadas. Nesse caso, as configurações do sistema com e sem sítos vazios, figuras 4.6d e 4.6b, respectivamente, são bastante similares.

Conquanto um sistema determinístico possa apresentar estados estáveis de coexistência, sua versão estocástica sofrerá invariavelmente a extinção de uma ou mais espécies. Isso se deve às flutuações induzidas pelo número finito de agentes interagentes, como visto na figura 4.4. Porém, para sistemas maiores, observam-se comportamentos dinâmicos bastante distintos, dependendo dos valores de  $\chi$  e  $\nu$ . A dependência do tempo característico médio de extinção,  $\tau$ , com o tamanho  $N$  do sistema, permite a classificação desses comportamentos [57–60]. A coexistência é considerada estável quando a respectiva dinâmica determinística possui um atrator



**Fig. 4.5:** Gráfico log-log do desvio das densidades em relação à média,  $\sigma$ , em função do tamanho do sistema,  $N$ , para  $\chi = \nu = 0.5$ . As retas são ajustes dos pontos com  $\sigma \sim N^{-1/2}$ .

na fase de coexistência, o que significa que as trajetórias (associadas às densidades das espécies) se afastam das bordas do simplex. Nas simulações em rede, esse comportamento está associado ao crescimento exponencial do tempo da primeira extinção com  $N$ . De maneira análoga, a coexistência instável caracteriza-se pela dependência logarítmica de  $\tau$  (para a primeira extinção) com  $N$ . No caso da dinâmica determinística associada, o sistema se aproxima de um estado absorvente (vértices ou paredes do simplex). Entre esses dois comportamentos, encontramos leis de potência, cujas correspondentes determinísticas consistem na presença de órbitas fechadas neutramente estáveis.

A fim de medir os tempos característicos médios de extinção, o sistema é iniciado e deixado a evoluir. Sempre que ocorre uma extinção, o intervalo de tempo associado é armazenado. Esse processo é repetido muitas vezes, e a partir dos dados coletados, calculam-se as probabilidades da primeira, segunda e terceira extinção,

$P_1(t)$ ,  $P_2(t)$  e  $P_3(t)$ , respectivamente. A partir destas, obtemos a probabilidade de não haver extinções<sup>1</sup>,  $P_0(t)$ , ou seja, a probabilidade da coexistência persistir. As curvas de  $P_0(t)$ , na figura 4.7, mostram que quanto maior for o sistema, maior o tempo necessário para que  $P_0(t)$  comece a decrescer.

Podemos então definir o tempo característico médio de primeira extinção,  $\tau(N)$ , como o tempo necessário para que  $P_0(t)$  decresça até a metade de seu valor inicial, ou seja,  $P_0(\tau) \equiv 1/2$ . Como nos interessa somente o escalamento de  $\tau$  com  $N$ , o resultado não varia se escolhermos outro valor como critério. Vemos então, no detalhe da figura 4.7a, que para  $\chi = 0.31$  e  $\nu = 0$ ,  $\tau(N)$  apresenta um crescimento exponencial. Além disso, mesmo para sistemas de tamanho modesto, os tempos de primeira extinção são bastante grandes. Nesse caso, eventuais extinções [61] se devem a raras flutuações, de modo que a coexistência é considerada estável [57–60]. Para valores maiores de  $\chi$ , observamos um segundo comportamento, exemplificado na figura 4.7b. Nesse caso, conforme vemos no detalhe da figura,  $\tau(N)$  apresenta um crescimento logarítmico. Além disso,  $\tau$  apresenta valores baixos mesmo para sistemas bastante grandes (uma ordem de magnitude maior do que no caso anterior). Assim, o estado de coexistência é instável, de modo que mesmo pequenas flutuações podem provocar extinções [58,59]. Note, porém, que no caso das figuras 4.7a e 4.7b,  $P_2(t)$  e  $P_3(t)$  são desprezíveis. Portanto,  $P_1(t) \simeq 1 - P_0(t)$  e o sistema não sofre mais do que uma extinção, em média. Comparando os dois comportamentos mencionados, conclui-se que deve haver um valor dinâmico crítico de  $\chi$ ,  $\chi_c(\nu)$ , que separa os diferentes andamentos de  $\tau(N)$ . A título de comparação, os detalhes das figuras 4.7a e 4.7b mostram que  $\tau(N)$  cresce com o logaritmo de  $N$  em ambos os casos, para um sistema cujas conexões entre os sítios independem das distâncias e não são fixas no tempo, o que reproduz as condições em que a aproximação de campo médio é válida. A coexistência, nesse caso, não é afetada pelo valor de  $\chi$ . A fim de estimar  $\chi_c(\nu)$ , para a rede quadrada, medimos  $\tau(N)$  para uma série de valores de  $\chi$  e  $\nu$ .

<sup>1</sup> Já que  $P_0(t) = 1 - [P_1(t) + P_2(t) + P_3(t)]$ . Note que  $P_1(t)$  é a probabilidade de haver somente uma extinção dentro do intervalo de tempo  $t$ , enquanto  $P_2(t)$  é a probabilidade de haver somente duas, e assim por diante.

Os resultados referentes aos casos extremos,  $\nu = 0$  e  $1$ , podem ser observados na figura 4.8.

O gráfico superior contém as curvas  $\tau(N)$  para  $\nu = 1$ . Nesse caso, há apenas uma transição, localizada<sup>2</sup> em  $\chi \simeq 0.355 \equiv \chi_c$ . De fato, as curvas  $\tau(\chi < \chi_c)$  e  $\tau(\chi > \chi_c)$  têm comportamentos assintóticos bastante distintos [62]. Enquanto para  $\chi < \chi_c$ , o tempo médio de extinção  $\tau$  cresce exponencialmente com  $N$ , abaixo desse valor o crescimento é logarítmico. Na região intermediária,  $\chi \simeq \chi_c$ , a dependência de  $\tau$  com  $N$  é polinomial. Para  $\chi > \chi_c$ , a espécie 2 é extinta e as demais convergem para densidades próximas às do ponto fixo eq. (3.13). De fato, nesse caso as densidades assintóticas médias, em campo médio, são bastante próximas às observadas nas simulações de rede, figura 4.9a, e as correlações espaciais não favorecem nem prejudicam a coexistência.

Quando  $\nu = 0$ , há duas fases adicionais em que o sistema cai em um estado absorvente com uma, ou duas espécies, dependendo do valor de  $\chi$ . No caso em que  $\chi = 0$ , um dos pares neutros é extinto, e o estado final corresponde a um dos pontos dados pelas eqs. 3.15 e 3.16, dependendo das condições iniciais. Ambos os pontos são atratores, em campo médio. Para valores pequenos de  $\chi$  (mas não nulos), o efeito das alianças ainda é sentido, e o sistema inicialmente cai em um estado com apenas duas espécies. Nesse caso, porém, a probabilidade de invasão entre essas espécies,  $\chi$ , não é nula. Portanto, uma das espécies invariavelmente será extinta. Para as condições iniciais utilizadas nas simulações, a espécie 1 é a remanescente. Note que o ponto  $(0, 1, 0, 0, 0)$ , assim como os casos anteriores, é um atrator, e a condição inicial  $(1/4, 1/4, 1/4, 1/4, 0)$  (utilizada nas simulações) faz parte da bacia de atração desse ponto. Portanto, em ambos os casos, fases com uma e duas espécies, as correlações espaciais não favorecem a coexistência. Para valores maiores de  $\chi$ , verificamos novamente o aparecimento das fases com três e quatro espécies, de modo que o sistema apresenta duas transições, quando  $\nu = 0$ . A primeira, entre as fases 1 e

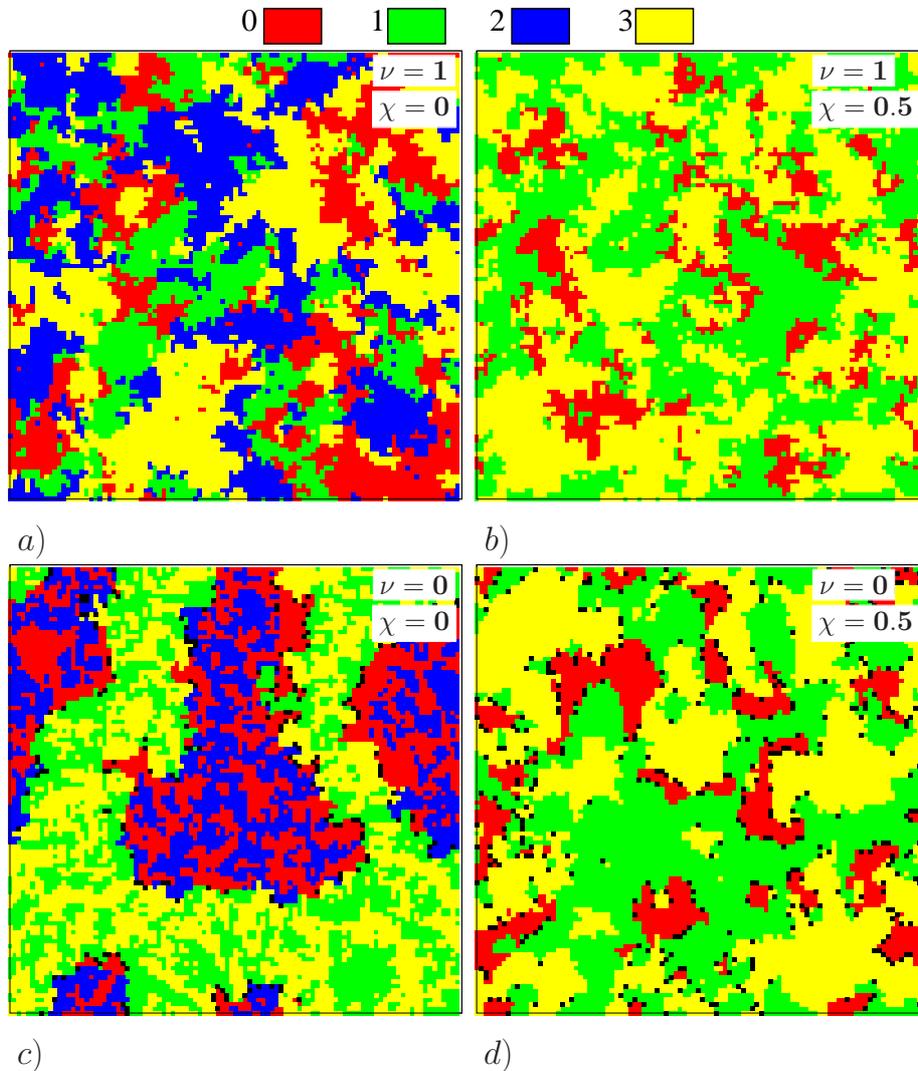
<sup>2</sup> Escolhemos o valor médio entre  $\chi = 0.35$  e  $0.36$ .

4, pode ser localizada através da figura 4.8b, onde observa-se que as curvas acima de  $\chi = 0.037$  e abaixo de  $\chi = 0.03$  apresentam comportamentos distintos. A transição, portanto ocorre em  $\chi \simeq 0.0335 \equiv \chi_{c_1}$ . Analogamente, a figura 4.8c permite estimar a localização da segunda transição, entre as fases 4 e 3, que ocorre em  $\chi \simeq 0.2 \equiv \chi_c$ . Nesses casos, as correlações espaciais favorecem consideravelmente a coexistência. Note, por exemplo, que os gráficos das densidades assintóticas médias para  $\nu = 1$ , fig. 4.9a, e  $\nu = 0$ , fig. 4.9b, são bastante similares para  $\chi > 0.037$ , embora na aproximação de campo médio essa semelhança não exista. Para valores intermediários de  $\nu$ , observamos comportamentos qualitativamente similares aos verificados nos casos extremos,  $\nu = 0$  e 1. No entanto, é possível notar que os sítios vazios têm um efeito prejudicial sobre a coexistência. A figura 4.10, por exemplo, mostra que quando  $\nu$  aumenta, e portanto também a quantidade de sítios vazios presentes na dinâmica<sup>3</sup>, a região associada à fase com quatro espécies diminui. Além disso, o sistema passa a apresentar uma fase com apenas uma espécie. Note que quando há mais sítios vazios na dinâmica, as chances de um indivíduo deixar um descendente imediatamente após eliminar sua presa são menores. Esse retardo, na reprodução, acaba permitindo que outros indivíduos, inclusive de outras espécies, usurpem o espaço livre. Assim, a sequência de espécies que morrem e nascem, em cada sítio, deixa de corresponder às relações cíclicas do modelo, fig. 2.6. Nesse contexto, o parâmetro  $\nu$  pode ser encarado como um ruído na ciclicidade local do sistema, alterando o nível de intransitividade cíclica. Portanto, ambos os parâmetros dinâmicos,  $\chi$  e  $\nu$ , funcionam como medidores (e reguladores) da intransitividade do sistema, a qual favorece a coexistência. Note, porém, que, a combinação desses parâmetros com os efeitos das correlações espaciais, pode gerar comportamentos contra-intuitivos. Esperaria-se, por exemplo, que a região com menor número de espécies, no diagrama de fases fig. 4.10, estivesse localizada no canto direito superior, já que valores maiores de  $\chi$  e  $\nu$  implicam em um nível mais baixo de intransitividade cíclica. No entanto, con-

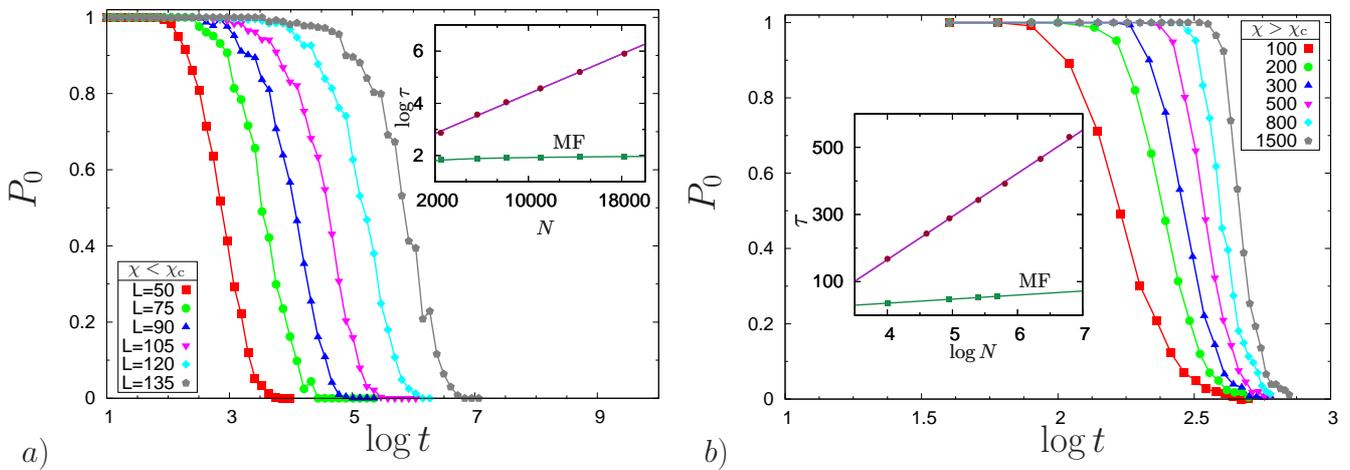
---

<sup>3</sup> O parâmetro  $\nu$ , por estar indiretamente associado ao surgimento de sítios vazios na dinâmica, determina a fração destes no sistema.

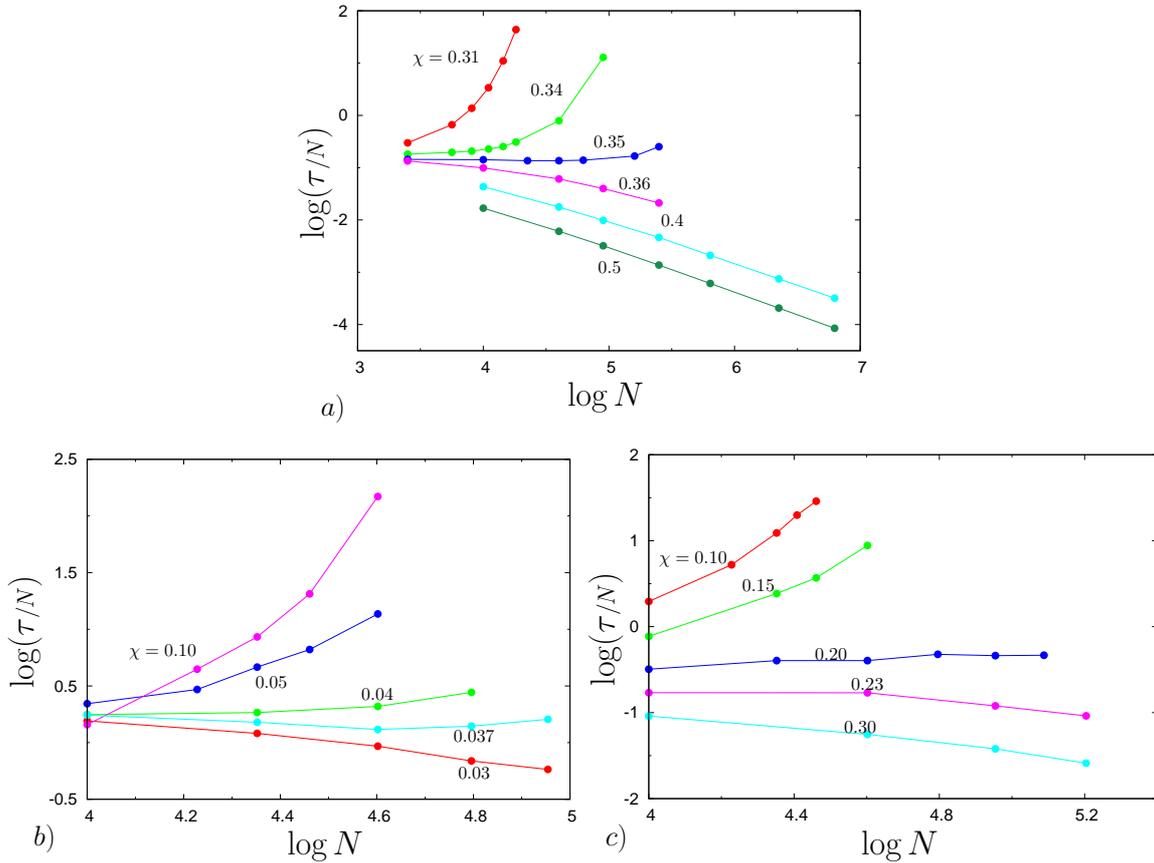
forme discutimos anteriormente, o efeito das correlações espaciais, sobre o estado de equilíbrio do sistema, é menor justamente na região de menor coexistência, fase 1. Para as demais regiões, observa-se que de fato há um decréscimo na coexistência do sistema para valores crescentes de  $\chi$  e  $\nu$ . Apesar disso, as correlações espaciais viabilizam a coexistência mesmo nesses casos.



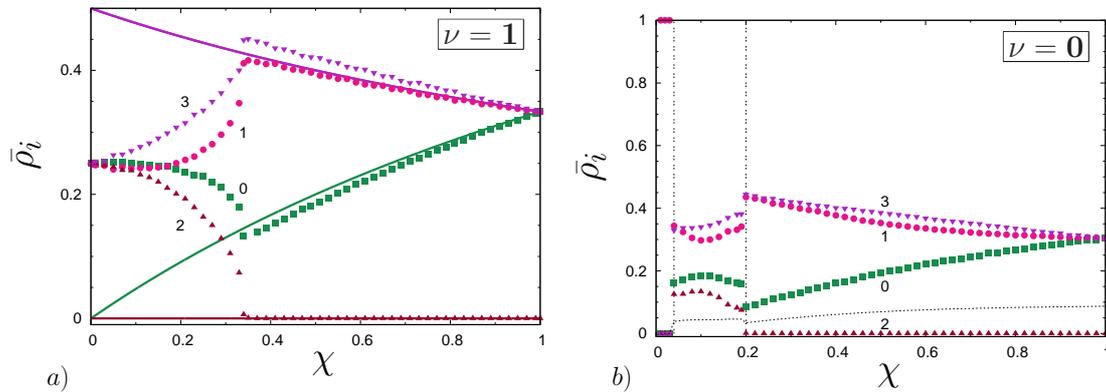
**Fig. 4.6:** Configurações instantâneas do sistema, para  $L = 100$ , depois de 1000 passos de tempo. Nas figuras (a) e (b) não há sítios vazios,  $\nu = 0$ . Nas figuras (c) e (d), por outro lado, a reprodução e a predação são processos completamente separados,  $\nu = 1$ . Na figura (c), é bastante clara a formação de alianças entre os pares neutros, “blindados” pelos sítios vazios nas bordas (pontos pretos). Para  $\chi = 0.5$ , figura (d), as alianças neutras deixam de ser observadas, nesse caso, pois nenhuma das interações é desprezível.



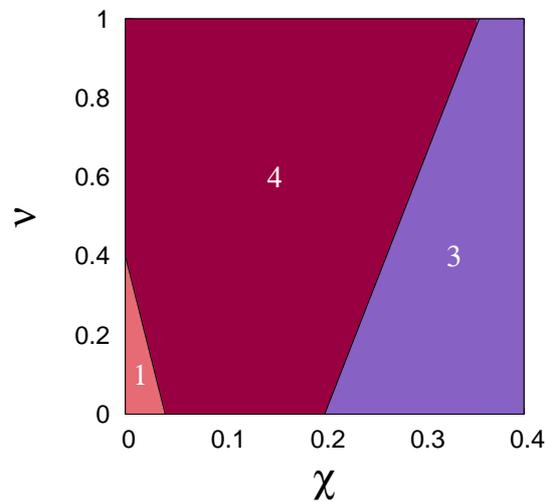
**Fig. 4.7:** Probabilidade de não haver extinção em função do tempo, quando  $\nu = 1$ , para sistemas com tamanhos entre  $L = 50$  e  $135$ , no caso da figura (a), e entre  $L = 100$  e  $1500$ , na figura (b). A figura (a) mostra que, para  $\chi = 0.31 < \chi_c$ , a distância entre as curvas aumenta exponencialmente com o tempo (detalhe da figura). No caso da figura (b), em que  $\chi = 0.5 > \chi_c$ , esse aumento é logarítmico, conforme mostra o detalhe da figura. Note a grande disparidade na escala de tempo nos dois casos. Da mesma forma, as escalas de  $N$  diferem bastante de um sistema para o outro. Os detalhes nas figuras mostram, também, que em ambos os casos,  $\tau$  cresce com o logaritmo de  $N$  para um sistema cujas conexões entre os sítios independem das distâncias e não são fixas no tempo (MF).



**Fig. 4.8:** Tempo característico médio de primeira extinção em função do tamanho do sistema, para  $\nu = 1$ , figura (a), e  $\nu = 1$ , figuras (b) e (c). Os gráficos mostram que as curvas  $\tau(N)$  apresentam comportamentos distintos, dependendo de  $\chi$ . Para alguns valores de  $\chi$ , o tempo necessário para que haja uma extinção cresce exponencialmente com  $N$ , enquanto para outros esse crescimento é logarítmico. Há ainda a região intermediária, que é a região de transição, onde o crescimento de  $\tau(N)$  é polinomial. A primeira região está associada a um estado de coexistência estável, enquanto no segundo caso haverá pelo menos uma extinção. Para  $\nu = 1$ , figura (a), a transição entre essas fases de coexistência ocorre entre  $\chi = 0.35$  e  $\chi = 0.36$ . Analogamente, para  $\nu = 0$ , há duas transições, uma entre  $\chi = 0.03$  e  $\chi = 0.037$ , figura (b), e outra em  $\chi \simeq 0.2$ . A primeira é uma transição entre as fases 1 e 4, e a segunda entre as fases 4 e 3.



**Fig. 4.9:** Densidades assintóticas médias em função de  $\chi$ . Para  $\nu = 1$ , figura (a), os resultados de campo médio, representados pelas linhas, coincidem razoavelmente com as densidades das simulações de rede, representadas pelos pontos, para  $\chi > \chi_c$ . Note, porém, que para o caso com correlações espaciais, as curvas não são monotônicas, enquanto para campo médio elas são. Para  $\nu = 0$ , figura (b), os resultados das simulações são qualitativamente similares ao caso em que não há sítios vazios, figura a, quando  $\chi > \chi_{c1}$ . Há, porém, uma fase adicional, para  $\chi \leq \chi_{c1}$ , em que o sistema cai em um estado absorvente, com  $\rho_1 = 1$ . Essa é a única fase predita pelo campo médio. Para  $\chi < \chi_c$ , as curvas na figura (a) se cruzam, o que não acontece no caso da figura (b). A linha tracejada preta, na figura (b), representa a densidade assintótica média de sítios vazios, que pouco depende de  $\chi$ .



**Fig. 4.10:** Diagrama de fases. Os números, nas três regiões do diagrama, indicam quantas espécies coexistem para os respectivos valores  $\chi$  e  $\nu$ . Note que, conforme  $\nu$  diminui, a fase 4 diminui e, para  $\nu$  próximo de 0, surge uma nova fase, em que apenas uma espécie sobrevive. Assim, o aumento de sítios vazios, na dinâmica, é prejudicial à coexistência. É interessante notar que a coexistência das quatro espécies ocorre pra valores intermediários de  $\chi$ : quando  $\chi = 0$  o sistema cai em um estado absorvente com duas espécies.

# Conclusões

Neste trabalho, estudamos um modelo competitivo para uma rede trófica com múltiplos ciclos nas interações entre as espécies. Analisamos, principalmente, os efeitos da transitividade sobre a persistência do estado de coexistência. Ao simular os processos de predação e reprodução através de um único parâmetro, a probabilidade de invasão  $\chi$  ( $\nu = 1$ ), verificamos que conforme essa probabilidade varia, é possível observar duas fases dinâmicas distintas, separadas por uma transição em  $\chi_c(\nu = 1) = 0.355$ , figura 4.8a. A primeira fase, para  $\chi < \chi_c$ , corresponde a um estado de coexistência estável, em que o tempo médio de extinção cresce exponencialmente com o tamanho do sistema. Para  $\chi > \chi_c$ , por outro lado, a espécie 2 é extinta em escalas de tempo logarítmicas e o sistema cai em uma versão heterogênea do jogo Pedra-Papel-Tesoura. É importante destacar que, embora a aproximação de campo médio forneça resultados razoáveis para  $\chi > \chi_c$ , ela não captura a transição de fase e a coexistência, evidenciando a importância das correlações espaciais na manutenção da diversidade. Além disso, essa discrepância entre as simulações de rede e o campo médio demonstra que a estrutura do grafo de interações, apenas, não fornece informação suficiente para prever o comportamento do sistema.

Para  $\chi = 0$ , o grafo de interações é um ciclo com quatro espécies, cada uma com um predador e uma presa, figura 1.3a. Quando  $\chi \neq 0$ , surgem quatro ciclos adicionais de três espécies, dois intransitivos (013 e 023) e dois transitivos (012 e 123), figura 1.3b. Como, nesse caso, o número de possíveis interações não é múltiplo do número de espécies, a quantidade de predadores e presas não é a mesma para todas as espécies. Assim, conforme mencionado no capítulo 2, há três possíveis esco-

lhas para o número de presas, dependendo da orientação das flechas. Neste trabalho, consideramos apenas o caso menos hierárquico, figura 2.5(c), que é um intermediário entre os sistemas transitivo e intransitivo. A introdução de uma probabilidade de predação  $\chi$ , para as interações cruzadas, nos permitiu explorar sistemas com diferentes níveis de intransitividade e hierarquia, quando  $\chi > 0$ , o que ainda não havia sido estudado. Note que quanto maior o valor de  $\chi$ , menor o nível de intransitividade cíclica no sistema. Esperar-se-ia, portanto, que o aumento de  $\chi$  viesse acompanhado da perda de diversidade. No entanto, para valores pequenos de  $\chi$ , vimos (capítulo 4) que na presença de correlações espaciais (ou seja, em uma rede espacial) o sistema permanece em um estado de coexistência total ao longo de tempos em escalas exponencialmente grandes. Para níveis maiores, por outro lado, uma das espécies inevitavelmente se extingue, apesar da estrutura espacial [35]. Verifica-se, portanto, que existe uma transição entre esses dois regimes, localizada em  $\chi_c$ , que não é capturada pela análise do sistema em campo médio. É importante notar que toda e qualquer extinção, nesse tipo de modelo, leva o sistema a um estado absorvente e, devido a ausência de mutações, a diversidade é sempre uma quantidade decrescente. Abaixo de  $\chi_c$ , o campo médio não descreve bem o comportamento assintótico médio da rede quadrada, seja qualitativa ou quantitativamente. Além disso, o valor de  $\chi_c$  indica que acima de um certo nível de transitividade ( $\chi > \chi_c$ ) as correlações espaciais deixam de ser importantes e o sistema é atraído para os pontos fixos do campo médio (sem oscilações nas densidades).

De modo geral, observa-se que conforme  $\chi$  varia, as correlações espaciais geram respostas não monotônicas, ao contrário do que o campo médio prevê. Para  $\chi < \chi_c$ , as espécies 2 e 3 (e, analogamente, 0 e 1) respondem de maneiras opostas: enquanto  $\bar{\rho}_3$  cresce com  $\chi$ ,  $\bar{\rho}_2$  diminui. Esse comportamento é oposto ao que se observa em campo médio. Para  $\chi > \chi_c$ , por outro lado, os resultados de ambas as abordagens coincidem razoavelmente. Note que, embora as espécies 0 e 1 se tornem mais agressivas conforme  $\chi$  aumenta (por definição), elas apresentam comportamentos

contrários. Como ambas são predadoras de 2, essa espécie tem a menor densidade (sendo extinta, em campo médio). Para  $\chi > \chi_c$ ,  $\bar{\rho}_2 = 0$  e as espécies sobreviventes formam um sistema do tipo Pedra-Papel-Tesoura heterogêneo, tanto na rede quanto em campo médio. Esse sistema obedece o princípio da “sobrevivência do mais fraco”: conforme a probabilidade de invasão  $\chi$  da espécie mais fraca (1) aumenta,  $\bar{\rho}_1$  diminui, enquanto a densidade da “presa da presa do mais fraco” [20], nesse caso  $\bar{\rho}_0$ , aumenta. Para  $\chi < \chi_c$ , as quatro espécies coexistem. Nesse caso, o princípio da “sobrevivência da presa da presa do mais fraco” [20] precisa ser modificado, já que algumas espécies possuem mais de uma presa. Embora as espécies 0 e 1 tenham um número maior de alvos, elas são menos eficientes e podem ser consideradas as mais fracas, já que a sua probabilidade total de sucesso é menor do que 1 ( $1 + \chi \leq 2$ ). As espécies 2 e 3, por outro lado, sempre vencem suas presas. No entanto, apesar de mais forte, é a presa dos mais fracos (espécie 2) que acaba sendo extinta. Assim, embora não haja uma generalização óbvia do princípio acima, é possível eliminar a ambiguidade na definição de fraco e forte se considerarmos valores diferentes para os seis parâmetros de interação, o que pode permitir que essa afirmação seja feita. É evidente, também, que para sistemas com números cada vez maiores de espécies, esses princípios de sobrevivência se tornarão cada vez mais intrincados.

É importante notar que, mesmo quando os processos de predação e reprodução podem ocorrer de maneira independente ( $\nu < 1$ ), e o sistema contém espaços vazios, o princípio estabelecido acima continua válido. De fato, para  $\chi > \chi_{c1}$ , as simulações de rede apresentam resultados qualitativamente similares para valores diferentes de  $\nu$ , o que não acontece em campo médio. Essa discrepância entre os casos com e sem estrutura espacial para  $\nu < 1$ , indica que as correlações espaciais são essenciais na manutenção da coexistência mesmo para  $\chi > \chi_c$ , o que para  $\nu = 1$  só é verdade quando  $\chi < \chi_c$ . Apesar das similaridades qualitativas, é possível observar que conforme  $\nu$  diminui, diminui também a região de coexistência. Isso por que essa probabilidade afeta localmente a transitividade do sistema. Quando  $\nu$  diminui,

aumentam as chances de uma espécie deixar um descendente em um sítio esvaziado por outra, prejudicando a ciclicidade local e, portanto, a intransitividade cíclica do sistema. No entanto, mesmo quando a intransitividade do sistema é prejudicada local e globalmente (através da diminuição de  $\nu$  e do aumento de  $\chi$ , respectivamente), o sistema ainda apresenta coexistência entre as quatro espécies, figura 4.10. Assim, embora a intransitividade seja importante na manutenção da diversidade, ela não é um fator definitivo. Note, também, que a diminuição de  $\nu$  perturba as oscilações locais, as quais estão associadas à ciclicidade nas interações.

Sabemos que a inclusão de interações de longo alcance, se em número suficiente, permite que as oscilações locais sejam sincronizadas, mesmo a grandes distâncias, originando oscilações globais [63]. Como  $\nu$  tem um efeito perturbativo sobre essas oscilações locais, é interessante estudar como o sistema se comporta quando introduzimos interações de longo alcance para  $\nu < 1$ .

De modo geral, é conveniente considerar diferentes dimensões, condições iniciais e tipos de rede (rede aleatória, pequeno mundo, etc), afim de verificar o quão robustos são os resultados. Já sabemos que o estado final (ou de equilíbrio) do sistema é consideravelmente afetado pelas correlações espaciais, e não pode ser antecipado com base na estrutura do grafo apenas. No entanto, pode ser conveniente analisar como o modelo se comporta para diferentes estruturas espaciais a fim de entender o papel das correlações espaciais na transitividade do sistema. Nesse caso, seria viável quantificar a transitividade de uma rede trófica e correlacioná-la à coexistência da respectiva população, o que ainda é uma questão em aberto ([10, 32, 33, 64–66], por exemplo).

Outras questões que ainda podem ser exploradas envolvem introduzir mobilidade, o que também pode afetar a transitividade do sistema, e incluir a possibilidade de morte espontânea ( $s_i \rightarrow \emptyset$ ), o que não acontece em nosso modelo pois consideramos, implicitamente que os processos de reprodução e predação são muito mais rápidos,  $\tau_{morte} \gg \tau_{reprod, pred}$ . Finalmente, permitir que o grafo de interações tenha pesos

genéricos deve gerar comportamentos ainda mais ricos do que os observados.

# Referências Bibliográficas

- [1] B. Sinervo, C. Lively, The rock-paper-scissors game and the evolution of alternative male strategies, *Nature* 380 (1996) 240–243.
- [2] B. Kerr, M. A. Riley, M. W. Feldman, B. J. M. Bohannan, Local dispersal promotes biodiversity in a real-life game of rock–paper–scissors, *Nature* 418 (2002) 171–174.
- [3] B. C. Kirkup, M. A. Riley, Antibiotic-mediated antagonism leads to a bacterial game of rock-paper-scissors *in vivo*, *Nature* 428 (2004) 412–414.
- [4] M. E. Hibbing, C. Fuqua, M. R. Parsek, S. B. Peterson, Bacterial competition: surviving and thriving in the microbial jungle, *Nature Reviews: Microbiology* 8 (2010) 15–25.
- [5] P. Trosvik, K. Rudi, K. O. Strætkevørn, K. S. Jakobsen, T. Næs, N. C. Stenseth, Web of ecological interactions in an experimental gut microbiota, *Environ. Microb.* 12 (2010) 2677–2687.
- [6] L. W. Buss, J. B. C. Jackson, Competitive networks: Nontransitive competitive relationships in cryptic coral reef environments, *Am. Nat.* 113 (1979) 223–234.
- [7] A. S. Watt, Pattern and process in the plant community, *J. Ecol.* 35 (1947) 1–22.
- [8] T. E. Thórhallsdóttir, The dynamics of five grasses and white clover in a simulated mosaic sward, *J. Ecol.* 78 (1990) 909–923.

- 
- [9] J. Silvertown, C. E. M. Lines, M. P. Dale, Spatial competition between grasses – rates of mutual invasion between four species and the interaction with grazing, *J. Ecol.* 82 (1994) 31–38.
- [10] R. A. Laird, B. S. Schamp, Competitive intransitivity promotes species coexistence, *Am. Nat.* 168 (2006) 182–193.
- [11] M. E. Gilpin, Limit cycles in competition communities, *Am. Nat.* 109 (1975) 51–60.
- [12] K.-I. Tainaka, Lattice model for the Lotka-Volterra system, *J. Phys. Soc. Japan* 57 (1988) 2588.
- [13] S. Rulands, A. Zielinski, E. Frey, Global attractors and extinction dynamics of cyclically competing species, *Phys. Rev. E* 87 (2013) 052710.
- [14] J. E. Satulovsky, T. Tomé, Stochastic lattice gas model for a predator-prey system, *Phys. Rev. E.* 49 (1994) 5073.
- [15] G. Szabó, G. Fath, Evolutionary games on graphs, *Phys. Rep.* 446 (2007) 97–216.
- [16] L. Frachebourg, P. L. Krapivsky, E. Ben-Naim, Spatial organization in cyclic Lotka-Volterra systems, *Phys. Rev. E* 54 (1996) 6186–6200.
- [17] L. Frachebourg, P. L. Krapivsky, Fixation in a cyclic Lotka-Volterra model, *J. Phys. A: Math. Gen.* 31 (15) (1998) L287–L293.
- [18] K. Sato, N. Yoshida, N. Konno, Parity law for population dynamics of n-species with cyclic advantage competitions, *Appl. Math. Comput.* 126 (2002) 255–270.
- [19] S. O. Case, C. H. Durney, M. Pleimling, R.K.P.Zia, Cyclic competition of four species: Mean-field theory and stochastic evolution, *EPL* 92 (2010) 58003.

- 
- [20] C. H. Durney, S. O. Case, M. Pleimling, R. K. P. Zia, Saddles, arrows, and spirals: Deterministic trajectories in cyclic competition of four species, *Phys. Rev. E* 83 (2011) 051108.
- [21] G. Szabó, G. A. Sznaider, Phase transition and selection in a four-species cyclic predator-prey model, *Phys. Rev. E* 69 (2004) 031911.
- [22] G. Szabó, Competing associations in six-species predator-prey models, *J. Phys. A: Math. Gen.* 38 (2005) 6689–6702.
- [23] G. Szabó, A. Szolnoki, Phase transitions induced by variations of invasion rates in spatial cyclic predator-prey models with four or six species, *Phys. Rev. E* 77 (2008) 011906.
- [24] A. Dobrinevski, E. Frey, Extinction in neutrally stable stochastic Lotka-Volterra models, *Phys. Rev. E* 85 (2012) 051903.
- [25] A. Roman, D. Konrad, M. Pleimling, Cyclic competition of four species: domains and interfaces, *J. Stat. Mech.* (2012) P07014.
- [26] J. Silvertown, S. Holtier, J. Johnson, M. P. Dale, Cellular automaton models of interspecific competition for space – the effect of pattern on process, *J. Ecol.* 80 (1992) 527–534.
- [27] R. Durrett, S. Levin, Spatial aspects of interspecific competition, *Theor. Pop. Biol.* 53 (1998) 30–43.
- [28] G. Szabó, T. Czárán, Defensive alliances in spatial models of cyclical population interactions, *Phys. Rev. E* 64 (2001) 042902.
- [29] G. Szabó, T. Czárán, Phase transition in a spatial Lotka-Volterra model, *Phys. Rev. E* 63 (2001) 061904.

- 
- [30] M. Perc, A. Szolnoki, Noise-guided evolution within cyclical interactions, *New Journal of Physics* 9 (8) (2007) 267.
- [31] G. Szabó, A. Szolnoki, I. Borsos, Self-organizing patterns maintained by competing associations in a six-species predator-prey model, *Phys. Rev. E* 77 (2008) 041919.
- [32] R. A. Laird, B. S. Schamp, Does local competition increase the coexistence of species in intransitive networks?, *Ecology* 89 (2008) 237–247.
- [33] R. A. Laird, B. S. Schamp, Species coexistence, intransitivity, and topological variation in competitive tournaments, *J. Theor. Biol.* 256 (2009) 90–95.
- [34] S.-G. Han, S.-C. Park, B. J. Kim, Reentrant phase transition in a predator-prey model, *Phys. Rev. E* 79 (2009) 066114.
- [35] Y. Li, L. Dong, G. Yang, The elimination of hierarchy in a completely cyclic competition system, *Physica A* 391 (2012) 125–131.
- [36] P. P. Avelino, D. Bazeia, L. Losano, J. Menezes, Von-Neumann’s and related scaling laws in rock-paper-scissors type games, *arXiv:1203.6671* (2012).
- [37] P. P. Avelino, D. Bazeia, L. Losano, J. Menezes, B. F. Oliveira, Junctions and spiral patterns in rock-paper-scissors type models, *arXiv:1205.6078* (2012).
- [38] G. Abramson, D. H. Zanette, Statistics of extinction and survival in Lotka-Volterra systems, *Phys. Rev. E* 57 (1998) 4572–4577.
- [39] J. Mathiesen, N. Mitarai, K. Sneppen, A. Trusina, Ecosystems with mutually exclusive interactions self-organize to a state of high diversity, *Phys. Rev. Lett.* 107 (2011) 188101.
- [40] G. M. Palamara, V. Zlatic, A. Scala, G. Caldarelli, Population dynamics on complex food webs, *Adv. Comp. Syst.* 14 (2011) 635–647.

- 
- [41] M. Frean, E. R. Abraham, Rock-scissors-paper and the survival of the weakest, *Proc. R. Soc. Lond. B* 268 (2001) 1323–1327.
- [42] J. C. Claussen, A. Traulsen, Cyclic dominance and biodiversity in well-mixed populations, *Phys. Rev. Lett.* 100 (2008) 058104.
- [43] N. Masuda, Oscillatory dynamics in evolutionary games are suppressed by heterogeneous adaptation rates of players, *J. Theor. Biol.* 251 (2008) 181–189.
- [44] Q. He, M. Mobilia, U. C. Täuber, Spatial rock-paper-scissors models with inhomogeneous reaction rates, *Phys. Rev. E* 82 (2010) 051909.
- [45] S. Venkat, M. Pleimling, Mobility and asymmetry effects in one-dimensional rock-paper-scissors games, *Phys. Rev. E* 81 (2010) 021917.
- [46] L.-L. Jiang, T. Zhou, M. Perc, B.-H. Wang, Effects of competition on pattern formation in the rock-paper-scissors game, *Phys. Rev. E* 84 (2011) 021912.
- [47] K. Tainaka, Paradoxical effect in a three candidate voter model, *Phys. Lett. A* 176 (1993) 303–306.
- [48] T. Tomé, M. J. de Oliveira, Role of noise in population dynamics cycles, *Phys. Rev. E*. 79 (2009) 061128.
- [49] R. A. Laird, B. S. Schamp, Competitive intransitivity, population interaction structure, and strategy coexistence networks?, *J. Theor. Biol.* 365 (2015) 149–158.
- [50] L. H. A. Monteiro, *Sistemas Dinâmicos*, editora livraria da física, 2006.
- [51] E. Ott, *Chaos in dynamical systems*, Cambridge University Press, 1993.
- [52] J. Hofbauer, K. Sigmund, *Evolutionary Games and Population Dynamics*, Cambridge University Press, Cambridge, 1998.

- 
- [53] A. F. Lütz, S. Risau-Gusman, J. J. Arenzon, Intransitivity and coexistence in four species cyclic games, *J. Theor. Biol.* 317 (2013) 286–292.
- [54] M. Ifti, B. Bergensen, Survival and extinction in cyclic and neutral three-species systems, *The European Physical Journal E* 10 (2003) 241–248.
- [55] T. Reichenbach, M. Mobilia, E. Frey, Coexistence versus extinction in the stochastic cyclic lotka-volterra model, *Phys. Rev. E* 74 (2006) 051907.
- [56] E. Arashiro, A. L. Rodrigues, M. de Oliveira, T. Tomé, Time correlation function in systems with two coexisting biological species, *Phys. Rev. E.* 77 (2008) 061909.
- [57] T. Antal, I. Scheuring, Fixation of strategies for an evolutionary game in finite populations, *Bull. Math. Biol.* 68 (2006) 1923–1944.
- [58] T. Reichenbach, M. Mobilia, E. Frey, Mobility promotes and jeopardizes biodiversity in rock-paper-scissors games, *Nature* 448 (2007) 1046–1049.
- [59] J. Cremer, T. Reichenbach, E. Frey., The edge of neutral evolution in social dilemmas, *New J. Phys.* 11 (2009) 093029.
- [60] E. Frey, Evolutionary game theory: Theoretical concepts and applications to microbial communities, *Physica A* 389 (2010) 4265–4298.
- [61] O. Ovaskainen, B. Meerson, Stochastic models of population extinction, *Trends Ecol. Evol.* 25 (2010) 643–652.
- [62] M. Schütt, J. C. Claussen, Mean extinction times in cyclic coevolutionary rock-paper-scissors dynamics, *arXiv:1003.2427* (2010).
- [63] C. Rulquin, , J. J. Arenzon, Globally synchronized oscillations in complex cyclic games, *Phys. Rev. E.* 89 (2014) 032133.

- [64] P. S. Petraitis, Competitive networks and measures of intransitivity, *Am. Nat.* 114 (1979) 921–925.
- [65] J. Rojas-Echenique, S. Allesina, Interaction rules affect species coexistence in intransitive networks, *Ecology* 92 (2011) 1174–1180.
- [66] D. Shizuka, D. B. McDonald, A social network perspective on measurements of dominance hierarchies, *Animal Behaviour* 83 (2012) 925–934.