

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

**Competição Cíclica e
Jogos Assimétricos de Predador-Presa**

Alessandra Friedrich Lütz

Tese 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 Doutor em Física.

Porto Alegre

2019

Resumo

Padrões cíclicos em populações biológicas competitivas têm ganhado destaque considerável em Teoria Evolutiva do Jogos nas últimas décadas, uma vez que eles parecem ser características importantes na manutenção da biodiversidade em sistemas com competição. Em contrapartida, uma parte considerável das populações que interagem competitivamente na natureza, não parece apresentar padrões cíclicos de comportamento, como por exemplo as interações entre predadores e presas (especialmente quando há apenas duas espécies envolvidas). Neste trabalho, investigamos e comparamos modelos em ambos os contextos. Inicialmente, revisamos uma generalização com quatro estratégias do jogo Pedra-Papel-Tesoura, analisando o papel da intransitividade na manutenção da coexistência entre as espécies, tanto em Campo Médio quanto em uma rede espacialmente estendida. Em seguida, consideramos o modelo de Lett et al. [1] em que predadores podem atacar colaborativamente presas isoladas ou agrupadas. As vantagens e desvantagens desses comportamentos dependem de uma série de condições, e a Teoria Evolutiva dos Jogos dispõe de ferramentas úteis para estudar tais sistemas, uma vez que ela se propõe a resolver problemas envolvendo conflitos de interesse tanto em sistemas sociais quanto em biologia evolutiva e ecologia. Consideramos uma versão estocástica espacial do modelo de Lett *et al.* [1] através da distribuição das populações em uma rede quadrada. Comparamos então os comportamentos evolutivos das densidades populacionais com os resultados previstos na versão do modelo em campo médio, mostrando que na presença de organização espacial surgem comportamentos mais ricos envolvendo novas transições

de fase. Mostramos também que a coexistência entre as estratégias coletiva e individual, tanto para predadores quanto presas, está presente também nas simulações em rede, sendo uma fase estável. Além disso, a persistência dessa fase se deve a um mecanismo efetivo de dominância cíclica, similar à generalização do jogo Pedra-Papel-Tesoura com quatro estratégias, revisada na primeira parte do trabalho. Esse resultado demonstra, por uma abordagem não usual, que a intransitividade é um mecanismo robusto de manutenção da diversidade.

Abstract

Cyclic patterns in competitive biological populations have been gaining popularity amongst evolutionary game theorists in the last decades, since they appeared to have an important role on biodiversity maintenance in competitive biological systems. On the other hand, a substantial part of competitive populations in nature does not seem to present any cyclic behavior, as is the case of the majority of the interactions between predators and prey (especially when there are just two species involved). Here we investigate and compare models in both contexts. First we analyze a cyclic competition model, which is a generalized version of the Rock-Paper-Scissors game with four strategies, exploring the role of intransitivity on the maintenance of the species coexistence both in a mean field approach as well as in a spatially extended network. Next we study a predator-prey model in which predators may attack isolated or grouped prey in a cooperative, collective way. Whether gregarious behavior is advantageous to each species depends on several conditions and Game Theory has some useful tools to deal with such a problem, since its main purpose lies in dealing with conflicts of interest, even in the context of Evolutionary Biology and Ecology (the Game Theory branch which covers those topics is called Evolutionary Game Theory). We here extend the Lett *et al.* [1] model to spatially distributed groups and compare the resulting behavior with their mean field predictions for the coevolving densities of predator and prey strategies. We show that the coexistence phase in which both strategies for each group are present is stable because of an effective, cyclic dominance behavior similar to a generalization of the

Rock-Paper-Scissors game with four species presented in the first part of this work, a further example of how ubiquitous this mechanism is.

Sumário

Resumo	2
Abstract	4
1 Introdução	7
1.0.1 Competição Cíclica e Intransitividade	11
1.0.2 Predador-Presa	16
1.0.3 Organização do Trabalho	19
2 Coexistência e Competição Cíclica	21
2.1 Campo Médio	25
2.1.1 $\nu = 1$	25
2.1.2 $\nu < 1$	27
2.2 Rede Quadrada	29
3 Predação Coletiva e Dominância Cíclica	39
3.1 Modelo	39
3.2 Campo Médio	43
3.3 2D	46
3.4 Resultados	48
Conclusões	60

Capítulo 1

Introdução

A Teoria dos Jogos é uma área da matemática aplicada, interdisciplinar, que se dedica à análise de situações em que dois (ou mais) indivíduos (humanos, animais, etc.) precisam tomar decisões, sendo que os resultados para cada um deles dependem das escolhas dos demais indivíduos [2]. Frequentemente as preferências desses indivíduos diferem, de modo que a Teoria dos Jogos lida principalmente com situações em que há conflitos de interesses. Tais situações são modeladas através do uso de jogos, com regras bem definidas, cujos jogadores e suas estratégias representam os indivíduos e suas escolhas.

Como uma área unificada da matemática aplicada, a Teoria dos Jogos é bastante recente, tendo sido desenvolvida principalmente a partir de um artigo publicado em 1928 por John von Neumann [2, 3] em que ele demonstra uma versão do Teorema de *Minimax* (minimização da perda máxima), referente a jogos de soma zero¹. Mais especificamente, para um jogo de soma zero com informação perfeita², sempre existe um par de estratégias em que ambos os jogadores conseguem minimizar suas perdas [2]. Nos anos que se seguiram à publicação desse artigo, o teorema ainda sofreu diversas modificações (em 1937, por von Neumann [5, 6], 1938 por Jean Ville [7]

¹Em um jogo de soma zero entre dois jogadores a soma dos ganhos e perdas é nula, o que significa que quanto maior o ganho de um, menor o do outro.

²Em Teoria dos Jogos, possuir informação perfeita significa que a cada momento os jogadores têm conhecimento de todos os eventos anteriores do jogo [4].

e 1950 por Hermann Weyl [8], entre outros [2]), tendo sido finalmente verificado experimentalmente em 1987 por Barry O’Neill [9].

Embora a formalização da Teoria do Jogos seja recente, há registros bastante antigos que sugerem o uso de algumas técnicas dessa área no passado. O Talmud, por exemplo, contém uma lei de divisão de bens, pouco intuitiva referente ao caso de um homem falido morrer devendo diferentes quantias de dinheiro para três credores. Essa lei, descrita na tabela 1.1, utilizava regras diferentes de divisão, dependendo da relação entre a quantia retida pelo Estado e os valores reivindicados por cada um dos credores. As razões por trás da diferença nas regras de divisão permane-

		Reivindicação		
		100	200	300
Estado	100	33 1/3	33 1/3	33 1/3
	200	50	75	75
	300	50	100	150

Tabela 1.1: Lei de divisão de bens do Talmud para o caso de um homem falido morrer, devendo diferentes quantias de dinheiro para três credores [10].

ceram obscuras por milênios, tendo sido elucidadas apenas mais recentemente, em 1985, no contexto da Teoria dos Jogos [10]. Tentativas mais explícitas de elaborar métodos eficientes de tomadas de decisões em jogos, porém, só aconteceram muito tempo depois. No século XVII, por exemplo, alguns matemáticos como Pascal e Fermat, tentavam solucionar problemas associados a jogos de azar. Esses esforços foram bastante importantes para a matemática aplicada, e marcaram a origem da Teoria de Probabilidades e da Teoria de Decisões, sem as quais a Teoria dos Jogos não existiria [2, 11]. No século seguinte, houve mais um avanço importante com a publicação (em uma carta) da primeira versão de uma solução do tipo *Minimax* com estratégias mistas. Essa solução, proposta em 1713 pelo matemático James Waldegrave, se referia especificamente a um jogo de cartas de dois jogadores, chamado *le Her*, popular na época [2]. Waldegrave nunca tentou generalizar seus resultados e a primeira extensão veio apenas em 1913, com o trabalho de Ernst Zermelo [2, 12]

em que ele prova que todo jogo competitivo entre pares de oponentes possui uma estratégia ótima para ambos os jogadores, dado que eles conheçam completamente as intenções e preferências de seu adversário. Apesar de sua importância para a área, alguns erros foram cometidos no trabalho, como a suposição de que o xadrez é um jogo de estratégia pura³. Esses erros foram posteriormente corrigidos nos trabalhos de von Neumann, de modo que seu artigo de 1928 é considerado o marco inicial da Teoria dos Jogos como área unificada. A partir desse artigo, inúmeros trabalhos foram desenvolvidos no sentido de aprimorar as técnicas e ferramentas matemáticas utilizadas na Teoria dos Jogos e propor novas aplicações e modelos para as técnicas desenvolvidas, assim como investigar as soluções e comportamentos dos modelos propostos. Entre eles, o livro “Theory of Games and Economic Behavior” (Teoria dos Jogos e Comportamento Econômico), publicado em 1944 por von Neumann e Morgenstern, em que eles aplicam a Teoria dos Jogos à economia, mostrando que os elementos básicos necessários em ambos os contextos podem ser descritos pelas mesmas estruturas matemáticas [13]. Seguindo essa mesma linha, quatro importantes trabalhos, tanto para a Teoria dos Jogos quanto para a Economia, foram publicados entre 1950 e 1953 por um matemático chamado John Nash [14–17]. Um dos resultados mais importantes e conhecidos de Nash foi a descoberta do chamado Equilíbrio de Nash (uma generalização das soluções de *Minimax* propostas até então), uma situação de equilíbrio em que não é possível para qualquer dos jogadores aumentar seu *payoff* apenas por uma mudança unilateral de estratégia. Nash inicialmente provou [14] que essa situação de equilíbrio sempre existe em jogos não cooperativos. Mais tarde, em 1951, mostrou [16] que é possível reduzir jogos cooperativos a uma forma não cooperativa através de um método que ficou conhecido como Programa de Nash, o qual consiste em modelar os processos pré-jogo como etapas de uma negociação em um jogo não cooperativo. Assim, qualquer jogo cooperativo pode ser analisado dentro de uma estrutura de um jogo não cooperativo. A prova da

³Um jogo de estratégias puras é um jogo em que os jogadores sempre escolhem as estratégias disponíveis com probabilidade 1 ou 0.

existência do Equilíbrio de Nash, então, passa a ser válida também para jogos cooperativos. Outros resultados importantes incluem o desenvolvimento de uma teoria axiomática para o problema da barganha⁴ [15], a prova da existência de uma solução de barganha de Nash e também a primeira aplicação do Programa de Nash no caso de um jogo no contexto do problema da barganha [17].

Com seus fundamentos já consolidados, a Teoria dos Jogos passou também a ser aplicada a outras áreas além da Economia, como por exemplo a Biologia Evolutiva. O primeiro trabalho que conectava explicitamente essas duas áreas, publicado em 1961 pelo biólogo evolucionista e geneticista Richard Lewontin [18], introduz algumas adaptações importantes de conceitos da Teoria dos Jogos para essa nova área interdisciplinar que se formava, a Teoria Evolutiva dos Jogos. A noção de estratégia, por exemplo, passou a ter um significado mais amplo, abrangendo também características físicas do indivíduo, como fenótipo ou genótipo, não envolvendo necessariamente uma escolha. Nesse contexto, Maynard Smith e George Price introduzem [19] o conceito de estratégia evolutivamente estável que, quando dominante sobre a população, não poderá ser invadida por uma outra estratégia de baixa densidade. Isto é, não é possível que surja uma outra estratégia, com *fitness*⁵ maior, que se reproduza e domine o sistema. Tais conceitos, assim como os demais aspectos da Teoria Evolutiva dos Jogos, passaram a ser mais fortemente explorados nos anos que se seguiram, gerando uma série de trabalhos emblemáticos, como um livro publicado em 1982 por Maynard Smith [20] em que ele revisa os principais avanços obtidos na área até então. Nessa mesma época, surge a primeira aplicação da Teoria Evolutiva dos Jogos ao problema da cooperação e do altruísmo, por Robert Axelrod e William Hamilton [21,22]. O foco desses trabalhos era investigar os mecanismos por trás do surgimento e da manutenção da cooperação e do altruísmo, uma vez que frequentemente esses comportamento são contra-intuitivos à primeira vista. Outra questão

⁴O Problema da Barganha consiste no estudo de como um grupo de indivíduos divide os bens e responsabilidades de cada um dentro dessa comunidade através de acordos [15].

⁵Em Teoria Evolutiva dos Jogos, *fitness* está associado à capacidade reprodutiva.

evolutiva bastante importante e desafiadora é a questão da manutenção da biodiversidade em sistemas competitivos. Em 1961, George Hutchinson discutiu [23] o problema dos sistemas que pareciam contrariar o princípio da exclusão competitiva, o qual estabelece que duas espécies competindo pelas mesmas fontes de energia, quando estas são limitadas, não podem coexistir indefinidamente: a longo prazo, mesmo uma pequena diferença entre as vantagens das espécies fará com que a mais forte acabe por dominar o sistema, provocando a extinção ou mudança de nicho da mais fraca [24]. Nos anos que se seguiram, diversos trabalhos foram publicados nesse contexto, incluindo um artigo de 1968 de Aldo Rescigno, em que ele analisa um modelo com 3 espécies que interagem competitivamente, mostrando que existem algumas situações em que elas coexistem e apresentam densidades oscilantes com dominância cíclica [25]. Seguindo essa mesma linha, Robert May e Warren Leonard analisam mais profundamente os aspectos não lineares da competição entre 3 espécies, como por exemplo a existência de situações em que o sistema não apresenta um equilíbrio assintótico e as espécies se alternam em períodos de quase extinção, com uma espécie dominando o sistema, seguido da segunda, e então da terceira, e assim sucessivamente por períodos cada vez mais longos. A dominância cíclica em sistemas com competição também foi observada em outros diversos contextos como em Jogos de Bens Públicos⁶, em que o comportamento cíclico pode ser consequência de efeitos espaciais [26, 27], e também no Dilema do Prisioneiro⁷ [28, 29], por exemplo.

⁶Jogos de Bens Públicos são jogos em que todos os jogadores podem ou não contribuir para um fundo comum do grupo. Os bens então são divididos entre os jogadores, levando-se em conta o rendimento da quantia total, e a dívida de quem contribuiu.

⁷O Dilema do Prisioneiro é um jogo utilizado para investigar problemas envolvendo cooperação e altruísmo. Cada jogador pode cooperar ou não com o outro, sendo que a cooperação mútua beneficia ambos. A cooperação unilateral, por outro lado, faz com que o cooperador receba a maior penalidade do jogo e o desertor ganhe um benefício mais vantajoso do que no caso da cooperação mútua.

1.0.1 Competição Cíclica e Intransitividade

De um ponto de vista ecológico, interações competitivas são peças importantes na formação de diversas propriedades do ecossistema, como as cadeias alimentares e os ciclos de nutrientes, podendo exibir diferentes níveis de complexidade. Os comportamentos cíclicos, por exemplo, acontecem quando as interações de competição ou predação entre diferentes seres vivos formam caminhos fechados com orientação, podendo ser representadas por grafos orientados como os das Figs. 1.1(a) e 1.2. Nesse caso, o sistema é chamado intransitivo⁸. A Fig. 1.1 ilustra essa propriedade através da comparação entre os casos transitivo e intransitivo para um sistema envolvendo três seres vivos. Note que no caso intransitivo, todas as relações competitivas são

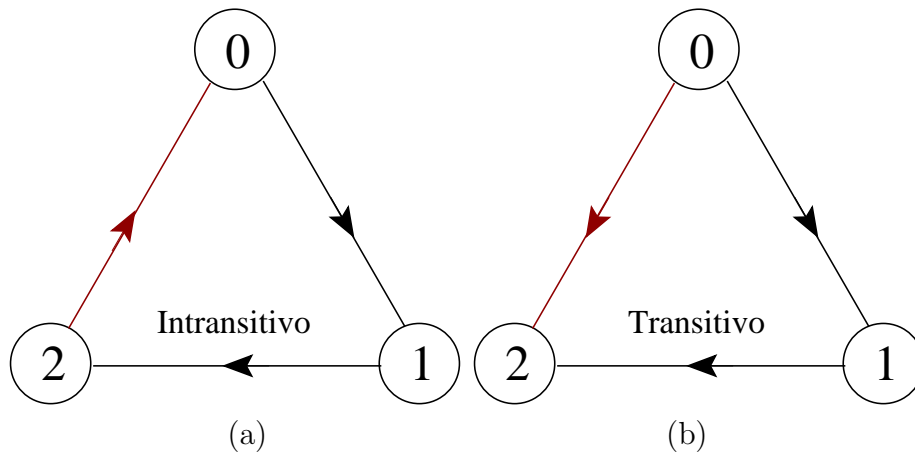


Figura 1.1: Comparação entre a estrutura de um grafo intransitivo com o caso transitivo. Os números que aparecem nos nodos indicam diferentes seres vivos e as flechas representam as relações de competição/predação entre eles. No caso transitivo, tais relações obedecem as propriedades das relações transitivas definidas em Teoria dos Conjuntos. Quando, por outro lado, o sistema é intransitivo, o fluxo total de flechas em cada nodo é sempre nulo.

equivalentes, não havendo um competidor superior. Por essa razão, a intransitividade é considerada um importante mecanismo de manutenção da biodiversidade em sistemas competitivos [30–34]. Além disso, inúmeros organismos parecem apresentar

⁸Na Teoria dos Conjuntos, uma relação R é transitiva quando $\forall a, b, c \in X : (aRb \wedge bRc) \rightarrow aRc$. Sistemas cíclicos, por não obedecerem essa propriedade, são chamados intransitivos. Note, porém, que as redes com orientação cíclica correspondem a apenas um dos tipos de redes orientadas não transitivas.

padrões cíclicos de comportamento envolvendo diferentes níveis de intransitividade⁹, como certas bactérias [35–40], recifes de corais [41], gramíneas [42–44], populações de lagartos [45], salmões [46] e roedores [47], por exemplo. A Teoria dos Jogos, por ser uma área interdisciplinar que estuda conflitos de interesses entre indivíduos, dispõe de excelentes ferramentas para estudar sistemas como esses. Ademais, diversos conceitos e técnicas da Física Estatística, geralmente utilizados para estudar sistemas fora de equilíbrio, também podem ser aplicados ao estudo das interações competitivas em populações biológicas, como por exemplo o uso de aproximações de Campo Médio, bem como de modelos espacialmente estendidos, e ainda a análise das transições de fase que surgem em sistemas desse tipo. O uso combinado dessas duas áreas vem se tornando cada vez mais popular (para algumas revisões ver [31, 48–51]).

Dentre as diferentes redes de interação com competição cíclica, o caso mais simples envolve um único ciclo com apenas três espécies ou estratégias evolutivas (que são características fenotípicas), podendo ser representado pelo grafo de interações da Fig. 1.2. Na Teoria dos Jogos, esse sistema é modelado pelo jogo Pedra-Papel-

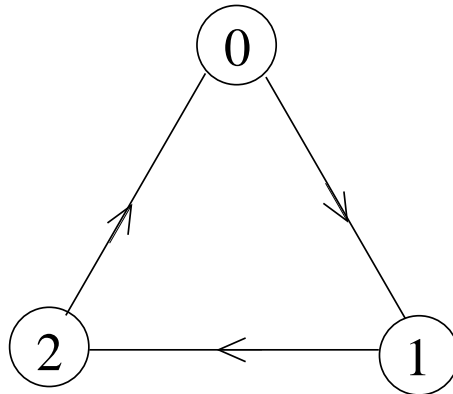


Figura 1.2: Grafo intransitivo de interações representando o modelo mais simples de competição cíclica, com três estratégias. As flechas apontam no sentido predador-presa.

Tesoura, onde as espécies ou estratégias evolutivas do sistema real são represen-

⁹Note que diferentes grafos de interação contendo padrões cíclicos podem apresentar níveis variados de intransitividade dependendo, por exemplo, da proporção de subconjuntos intransitivos em relação aos subconjuntos transitivos (ver, por exemplo, o caso da Fig. 2.1).

tadas por três estratégias dentro do jogo: pedra, papel ou tesoura. Possibilidades mais complexas podem ser consideradas através da introdução de outras estratégias. Nesse caso, o grafo de interações pode conter múltiplos subciclos, sendo que alguns destes podem não apresentar intransitividade cíclica. Estudar sistemas desse tipo é útil para entender quão robustos são os efeitos da intransitividade quando esta sofre perturbações, por exemplo.

No contexto da Teoria Evolutiva dos Jogos, sistemas com competição cíclica têm sido amplamente estudados nas últimas décadas através de diferentes abordagens, como aproximações de campo médio [31,52–57], modelos estocásticos [31,52,56–60] e simulações em redes com diferentes topologias [61–64], com [65–68] ou sem [31,57,61] sítios vazios. A Fig. 1.3, por exemplo, ilustra o caso de um sistema com três estratégias distribuídas em uma rede quadrada com interações de curto alcance quando não há sítios vazios. Outras características consideradas incluem mobili-

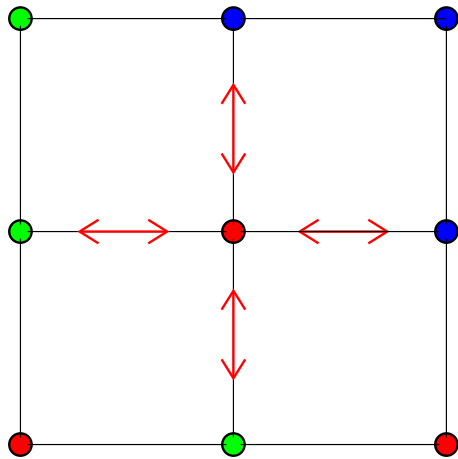


Figura 1.3: Rede quadrada para um sistemas com três estratégias. Cada sítio pode interagir apenas com os quatro vizinhos mais próximos.

dade [60, 67, 69–72] ou troca de lugar entre vizinhos [34, 67, 73], e também a capacidade de mutação [69, 73, 74], uma vez que essa habilidade já foi observada em populações que apresentam competição cíclica, como bactérias *E. Coli* [35] e também lagartos *Uta stansburiana*, cuja coloração do papo pode sofrer alterações ao longo

das gerações [75]. Os efeitos do número de estratégias (\mathcal{S}) sobre os comportamentos observados também já foram analisados em várias instâncias [56, 67, 72, 76–79]. Verificou-se, por exemplo, que quando a diversidade é muito alta, o sistema pode acabar caindo em um estado estacionário, sem alterações macroscópicas [80]. Nos modelos em que a estrutura espacial é ausente, a coexistência depende dos parâmetros de interação, das características do sistema (a presença de sítios vazios, mutações, etc) e do número \mathcal{S} de estratégias consideradas, sendo que para o Pedra-Papel-Tesoura original as 3 estratégias coexistem, embora com densidades oscilantes para a maior parte das condições iniciais [31, 52]. Quando, porém, se levam em conta efeitos estocásticos, as flutuações nas densidades podem provocar extinções, uma vez que o sistema é finito [52]. Em contrapartida, ainda no caso $\mathcal{S} = 3$, a formação de domínios em populações espacialmente estendidas parece contrabalançar os efeitos estocásticos, possibilitando a coexistência nesses casos [31]. Além disso, quando \mathcal{S} é ímpar e todas as interações interespecíficas são permitidas, a manutenção da coexistência é facilitada pela chamada lei da paridade [56, 78, 81], uma vez que cada estratégia possui o mesmo número de predadores e de presas e o sistema é intransitivo. No caso dos sistemas pares, com poucas estratégias, o desafio é maior. Uma abordagem comum quando se lida com \mathcal{S} par consiste em não conectar alguns pares de estratégias. A não interação direta entre esses pares pode ser benéfica para ambas as estratégias quando o predador de uma delas é presa da outra, e vice-versa [76]. Nesse caso, tal interação indireta é chamada de aliança defensiva neutra, e gera efeitos espaço-temporais bastante interessantes, envolvendo domínios com 2 (ou mais) estratégias [31, 66, 67, 82, 83]. É possível também que o sistema apresente subconjuntos com $\mathcal{S} \geq 3$ cuja interação cíclica previne a invasão por outras estratégias, formando as chamadas alianças defensivas cíclicas [31, 76, 82, 84, 85]. Em qualquer dos casos, \mathcal{S} par ou ímpar, a capacidade de formar domínios, possibilitada pela distribuição espacial da população e interações de curto alcance [86], pode ser um importante aliado da coexistência, apresentando diferentes padrões espaço-

temporais dependendo das características do modelo. Exemplos dos efeitos espaciais gerados por alianças neutras e defensivas podem ser vistos nas Figs. 1.4(a), (b) e (c). Em simulações envolvendo mobilidade, por exemplo, seja ela a possibilidade

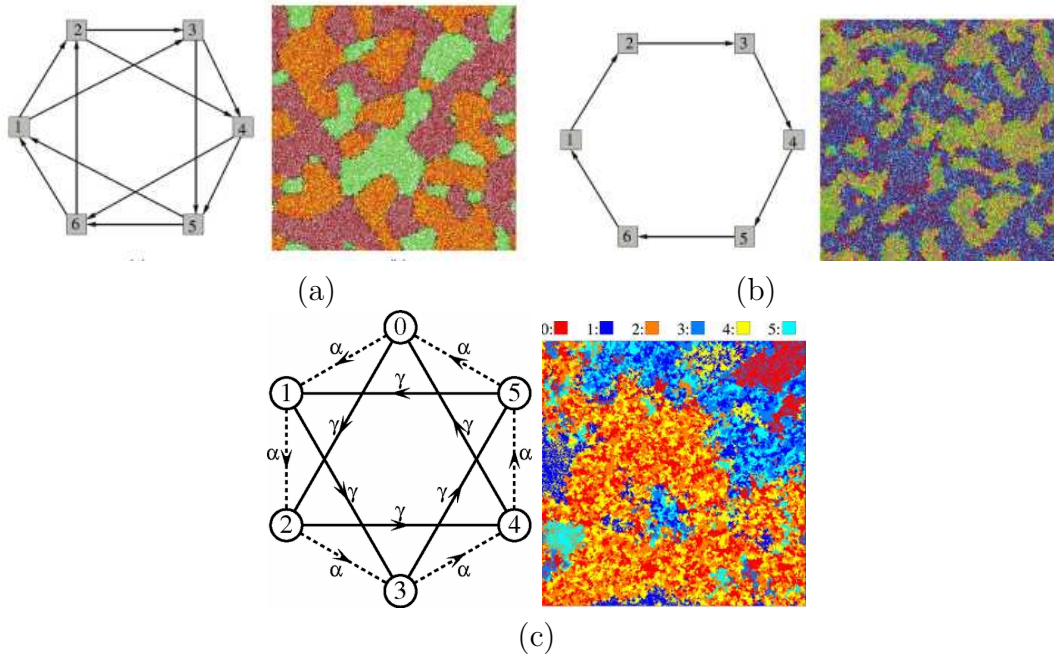


Figura 1.4: Efeitos espaciais gerados pela formação de alianças juntamente com os grafos associados a cada sistema. Nas Figs. (a) e (b) [67] é possível ver a formação de aglomerados envolvendo 2, Fig (a), ou 3 estratégias, Fig. (b). No caso da Fig. (c) [82], a diferença nas taxas de invasão nos subsistemas 0-2-4 e 1-3-5 é responsável pela formação de alianças defensivas (ou cíclicas) entre as estratégias dentro de cada trio. Assim, é possível observar a formação de 2 aglomerados, um contendo as estratégias 0, 2 e 4, e outro com 1, 3 e 5.

de migração ou apenas da troca de lugar entre vizinhos, a formação de padrões espiralados é observada [34, 60, 69, 70, 72, 73, 87].

1.0.2 Predador-Presa

Além dos sistemas intrinsecamente cíclicos, há uma grande variedade de interações interespecíficas que não exibem padrões explícitos de dominância cíclica, como é o caso de grande parte das interações do tipo predador-presa. Tais sistemas também apresentam diversidade de espécies, de modo que investigar os mecanismos por trás

da coexistência nesses casos é não apenas interessante, mas também bastante necessário para um quadro mais completo dos mecanismos de manutenção da biodiversidade. Diversas espécies de predadores e presas, por exemplo, manifestam múltiplas estratégias de predação e defesa, as quais coexistem entre os indivíduos. Predadores que escolhem atacar as suas vítimas isolada ou coletivamente são um caso particular. Quando a caça é coletiva e envolve comportamentos diferentes e complementares, essas estratégias de predação são chamadas colaborativas [88]. Exemplos de animais que caçam de maneira coletiva ou colaborativa incluem leões [89–91] (inclusive o par de leões de Tsavo, que caçavam humanos [92]), falcões [93], crocodilos [94], aranhas [95,96], formigas [97] e uma série de outras espécies [88]. Existem também diversos exemplos de colaboração interespecífica, como entre pescadores e golfinhos no sul do Brasil [98,99], humanos coletores de mel e pássaros da espécie *Indicator indicator* (*Honeyguide*, em inglês) [100,101], coiotes e texugos [102], dentre outros [103]. Uma vez que a caça coletiva pode trazer uma série de benefícios, esse tipo de comportamento tem sido amplamente discutido (para uma revisão sobre o assunto, ver [88] e referências). Dentre esses benefícios podemos citar o aumento da probabilidade de caçar presas maiores [93,97,104,105], a diminuição das chances da carcaça ser roubada por outros predadores [106,107], a localização mais rápida de alimentos [108] e utilização de táticas mais complexas de distração, rastreamento e perseguição, a possibilidade de ajudar membros menos capacitados do grupo, ou em processo de aprendizagem [105,109], etc. Por outro lado, a predação em grupo também pode causar prejuízos, tais como o aumento da competição entre os membros de um grupo durante a alimentação, concentração da busca por comida em regiões menores e conseqüente diminuição da disponibilidade de presas, etc. Estratégias coletivas também podem beneficiar presas [110]. A vigilância, por exemplo, é mais eficiente quando realizada em paralelo por diversos indivíduos, enquanto os demais dispõem de mais tempo para se alimentarem [111–113]. Além disso, a probabilidade de ser capturado é menor [114,115] e o grupo pode tirar vantagens de

táticas de distração [116], intimidação e fuga. Por outro lado, um grupo de presas é localizado mais facilmente e os recursos devem ser compartilhados entre todos os membros [117, 118]. Além desses fatores, decisões coletivas, tanto para predadores quanto para presas, podem ser aperfeiçoadas em grupos maiores [119, 120] (embora o compartilhamento de informações possa envolver custos [121], mas também benefícios [122]).

Apesar do grande número de resultados experimentais, modelos de predação coordenada têm recebido muito menos atenção [123]. Há pouco mais de uma década atrás, Lett *et al.* [1] introduziram um tal modelo, no contexto da Teoria dos Jogos, em que tanto predadores quanto presas podem assumir uma estratégia individual ou coletiva, e apenas as frações dessas estratégias evoluem (para o caso em que as densidades das presas e predadores varia, ver [124]). Note que os predadores e presas não são estratégias, mas dois tipos diferentes de jogadores, cada um com o seu próprio conjunto de estratégias. Modelos desse tipo, envolvendo múltiplos tipos de jogadores com conjuntos próprios de estratégias, são classificados como Jogos Assimétricos. Quando, por outro lado, há apenas um tipo de jogador, os jogadores são equivalentes entre si e o conjunto de estratégias disponíveis é compartilhado. Nesse caso, o jogo é simétrico e os ganhos e perdas resultantes das interações binárias entre as estratégias são reunidos em uma única matriz, chamada de matriz de *payoff*¹⁰. Assim, cada elemento dessa matriz corresponde a um ganho ou perda referente a uma dessas interações. No caso assimétrico, os ganhos e perdas são calculados a partir das interações entre os diferentes tipos de jogadores, cada um com o seu conjunto de estratégias, de modo que os resultados das interações são reunidos em matrizes diferentes de *payoff*, uma para cada tipo de jogador. Como o modelo de Lett et al. [1] envolve apenas dois tipos de jogadores, os ganhos e perdas são determinados a partir de apenas duas matrizes de *payoff*, uma para presas e outra para predadores. A fim de estabelecer os resultados de cada interação, para ambos os jogadores, o modelo

¹⁰Embora o termo *payoff* possa ser traduzido como um ganho ou perda, neste trabalho escolhemos manter o termo original, em acordo com a maior parte da literatura da área.

considera uma série de vantagens e desvantagens para cada estratégia. No caso do comportamento coletivo, se assume que a probabilidade das presas serem capturadas diminua, enquanto a competição por recursos entre elas aumenta. Para predadores, o agrupamento aumenta a probabilidade dos ataques serem bem sucedidos, embora a caça tenha que ser compartilhada entre os membros do grupo [117, 118].

Quando um sistema apresenta densidades vinculadas como no modelo de Lett *et al.* [1], é possível representar a evolução desse sistema utilizando um *simplex*, que é um triângulo equilátero generalizado para qualquer dimensão (existe uma relação biunívoca entre o conjunto de todos os pontos de um simplex com $N - 1$ dimensões e o conjunto de todos os estados possíveis de um sistema com N densidades vinculadas como no modelo de Lett *et al.*).

Embora Lett *et al.* [1] tenham estudado o problema da competição entre estratégias coletivas e individuais para predadores e presas a partir de uma abordagem de campo médio, é possível considerar uma versão complementar em que indivíduos e grupos se encontram espacialmente distribuídos. As interações locais entre eles introduzem correlações, as quais podem induzir uma organização espacial que favorece uma das estratégias em detrimento da outra. Essa abordagem, portanto, levanta uma série de novas questões. Por exemplo, formações individuais e em grupo coexistem nas populações de predadores e presas? Caso eles coexistam, este é um estado assintoticamente estável? Como a existência de um grupo local induz ou evita o comportamento coletivo em vizinhos? Os grupos se segregam, formando extensas regiões dominadas por indivíduos agrupados? Em outras palavras, quão espacialmente heterogêneo é o sistema? Em comparação com a versão espacial, as equações de Campo Médio são boas descrições tanto da dinâmica quanto dos estados assintóticos? Em que situações, se há alguma, as duas abordagens concordam? Caso todas as estratégias persistam, que mecanismo mantém a coexistência?

1.0.3 Organização do Trabalho

No próximo capítulo (2), revisaremos um modelo de competição cíclica para quatro estratégias, analisando a relação entre a intransitividade do sistema e os estados de coexistência. A seção 2.1 discute uma abordagem de campo médio para esse problema, enquanto a seção 2.2 compara essa abordagem com uma versão espacial em rede quadrada, ambas publicadas anteriormente pelo autor do presente trabalho. No capítulo 3, passamos a investigar o modelo de predação coletiva, revisando a versão introduzida por Lett *et al.* [1], seções 3.1 e 3.2, e então analisando o caso espacial, seção 3.4, comparando também com a abordagem de campo médio. Finalmente, no último capítulo, discutimos os principais resultados, as conclusões e as possibilidades de continuidade deste trabalho.

Capítulo 2

Coexistência e Competição Cíclica

Jogos cíclicos representam sistemas competitivos que podem ser caracterizados por grafos de interação contendo, tipicamente, ciclos intransitivos [63]. Diversos estudos associam a intransitividade como um dos mecanismos responsáveis pela persistência da coexistência entre espécies, ou estratégias, competitivas [30–33]. Nesse contexto, uma abordagem usual consiste em determinar o papel de algumas das características das redes de interação sobre o sistema como um todo.

O grafo de interação intransitivo mais simples contém $\mathcal{S} = 3$ estratégias que interagem entre si de acordo com as regras do jogo Pedra-Papel-Tesoura (PPT), conforme ilustrado na Fig. 1.2. Nesse caso, as interações são representadas por um único ciclo, e o sistema é completamente intransitivo. Novas possibilidades surgem quando uma estratégia é adicionada, $\mathcal{S} = 4$ [63]. Analogamente ao caso com $\mathcal{S} = 3$, é possível considerar um grafo com quatro estratégias contendo apenas um ciclo (ver Fig. 2.1a). Note, porém, que as interações nesse sistema não são exatamente equivalentes ao grafo de $\mathcal{S} = 3$, uma vez que alguns pares de estratégias não interagem entre si. Essa diferença gera algumas propriedades interessantes, não observadas para $\mathcal{S} = 3$, as quais serão discutidas mais à frente. Apesar das discrepâncias, assim como o PPT, o grafo da Fig. 2.1a é completamente cíclico, não contendo ciclos transitivos¹. Quando todas as interações possíveis estão presentes, Fig. 2.1b, o

¹Em um ciclo transitivo, as estratégias podem ser ordenadas hierarquicamente, por exemplo, B é predador de C e

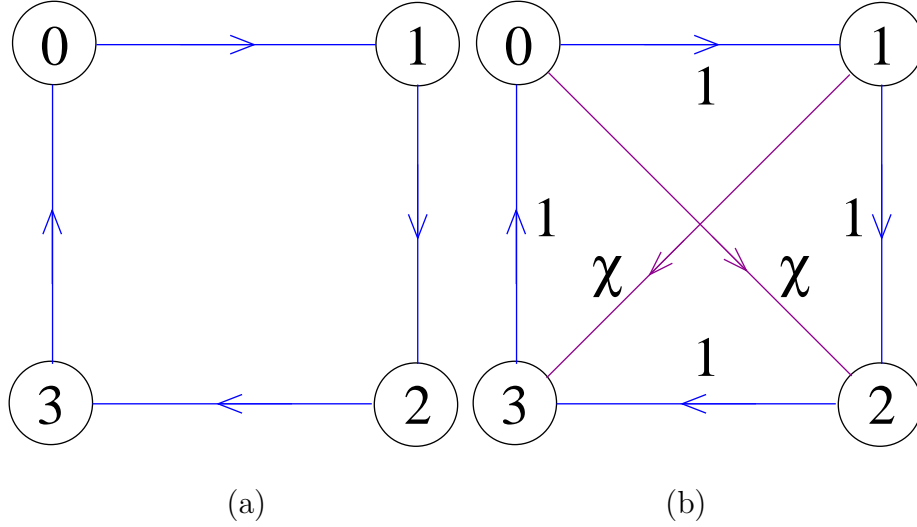


Figura 2.1: Grafos de interação para $\mathcal{S} = 4$. (a) Versão intransitiva, contendo um único ciclo. (b) Versão semi-transitiva, contendo dois ciclos intransitivos ($0 \rightarrow 1 \rightarrow 3$ e $0 \rightarrow 2 \rightarrow 3$) e dois transitivos ($0 \rightarrow 1 \rightarrow 2$ e $1 \rightarrow 2 \rightarrow 3$). As flechas apontam no sentido das invasões e as legendas, próximas das linhas, indicam a taxa com que essas invasões ocorrem.

sistema passa a apresentar subciclos adicionais, alguns dos quais transitivos. Mais especificamente, os ciclos formados pelas estratégias 0, 1 e 2 ($0 \rightarrow 1 \rightarrow 2$, que passamos a abreviar por 012), e 1, 2 e 3 (123), são transitivos, enquanto 023 e 013 são intransitivos. Note que agora o sistema é um misto entre os casos puramente transitivo e intransitivo, sendo que, para o grafo da Fig. 2.1b, a proporção entre essas duas propriedades depende da taxa com que as interações das diagonais ocorrem, $0 \leq \chi \leq 1$.

Quando o número N de indivíduos no sistema é constante, as densidades ρ_i das estratégias estão vinculadas por $\sum_i \rho_i = 1$ e é possível representar a evolução desse sistema utilizando uma estrutura geométrica chamada de *simplex*, que é um triângulo equilátero generalizado para qualquer quantidade de dimensões. Tal representação é possível pois há uma correspondência biunívoca entre o conjunto de todos os estados (ρ_0, \dots, ρ_N) possíveis e o conjunto de todos os pontos que fazem parte de

A é predador de B e C.

um simplex com $N - 1$ dimensões. No caso particular em que o modelo contém apenas duas estratégias, por exemplo, a soma das densidades é um, e a evolução do sistema pode ser representada por uma trajetória em um 1-simplex (simplex em uma dimensão), conforme a Fig. 2.2a indica. Quando há três estratégias, o simplex é um triângulo (2-simplex, Fig. 2.2b), e um tetraedro quando há quatro dessas densidades (3-simplex). Para sistemas com mais de quatro estratégias, os simplexes associados deixam de ser uma boa escolha de representação visual para a evolução das densidades, uma vez que eles são de difícil visualização.

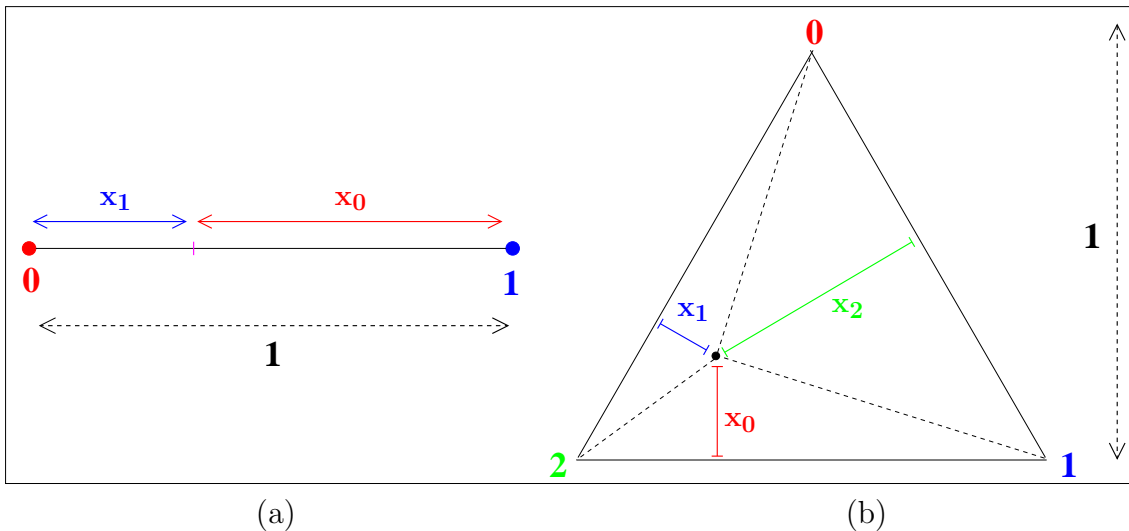
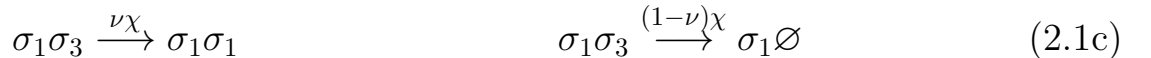
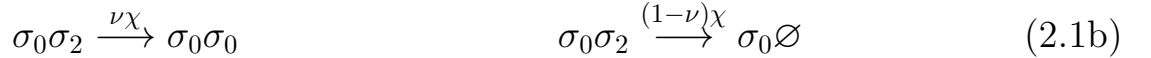
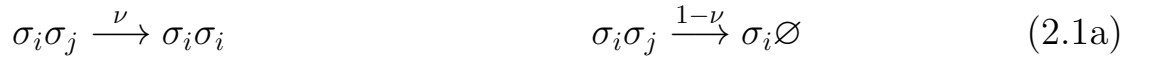


Figura 2.2: a) 1-simplex representando um sistema com duas densidades vinculadas. O traço separando em duas a linha que vai de uma extremidade à outra, corresponde a um ponto nesse sistema, $(x_0, x_1) = (x, 1 - x)$. Note que, assim como no caso das densidades, a soma das distâncias x_0 e x_1 é um. Portanto, todos os estados possíveis dos sistema estão contidos nessa linha e a evolução das densidades corresponde a uma trajetória entre os dois extremos. Quando uma das densidades é nula, o estado do sistema é representado por um ponto em uma das extremidades: em 0, quando $x_1 = 0$, e em 1, quando $x_0 = 0$. b) 2-simplex para um sistema com três densidades. Analogamente ao caso 1D, cada ponto dentro desse simplex permite subdividi-lo em três triângulos menores. A soma das alturas desses triângulos (x_0 , x_1 e x_2), assim como as densidades, é unitária (quando a altura do simplex é 1).

Usualmente, modelos de competição cíclica podem ser separados em duas classes, dependendo de certas características da dinâmica escolhida. Em um dos extremos, classificados como modelos do tipo Lotka-Volterra (LV) [125], se encontram os casos

em que a predação e a reprodução são representadas pelo mesmo processo. Assim, nas simulações em rede espacial a dinâmica consiste da comparação de estratégias, seguida de substituição da presa por um descendente do predador. No outro extremo, os modelos do tipo May-Leonard (ML) [126] consideram a reprodução e a morte como dois processos independentes, de modo que a eliminação de presas é responsável por gerar sítios vazios. Note que, no caso das simulações em rede, esses sítios vazios serão posteriormente ocupados por alguma estratégia vizinha, não necessariamente descendente do predador inicial, de modo que a intransitividade do grafo de interações será transmitida para a rede apenas pelo processo de predação, e não pela reprodução.

Nas próximas seções, revisamos o modelo de quatro estratégias representado pelo grafo da Fig. 2.1b, para um caso intermediário entre LV e ML [63, 127]. O ajuste na importância de cada uma dessas dinâmicas, para o sistema como um todo, é dado pelo parâmetro $0 \leq \nu \leq 1$. Assim, as reações possíveis são:



onde σ_i e σ_j correspondem a sítios com estratégias $i = 0, \dots, 3$ e $j = (i + 1) \bmod 4$ (ciclo externo do grafo de interações). Na presença de sítios vazios, a reprodução sempre ocorre quando há encontros de estratégias com esses sítios,



A Eq. (2.1a) se refere ao ciclo externo do grafo da Fig. 2.1b. Nesse caso, um predador σ_i elimina a sua presa σ_j com taxa 1, deixando um descendente no lugar com uma taxa ν . Analogamente, quando as estratégias 0 e 2, ou 1 e 3, interagem, Eqs. (2.1b) e (2.1c), o predador elimina a sua presa com uma taxa χ , e deixa um descendente

no lugar com uma taxa ν .

Na seção 2.1, os resultados desse modelo para uma versão determinista, de campo médio, são revisados. A seção seguinte, 2.2, revisita a versão espacial, em que agentes são distribuídos em uma rede quadrada, comparando também os resultados de ambas as abordagens e discutindo as conclusões gerais.

2.1 Campo Médio

Quando as correlações espaciais são desconsideradas, as interações não dependem da distância e o sistema é completamente misturado. A evolução das densidades ρ_i , de cada estratégia, é descrita pelo seguinte conjunto de equações:

$$\begin{aligned}
 \dot{\rho}_0 &= \rho_0 [1 - \rho + \nu(\rho_1 + \chi\rho_2) - \rho_3] \\
 \dot{\rho}_1 &= \rho_1 [1 - \rho + \nu(\rho_2 + \chi\rho_3) - \rho_0] \\
 \dot{\rho}_2 &= \rho_2 [1 - \rho + \nu\rho_3 - \chi\rho_0 - \rho_1] \\
 \dot{\rho}_3 &= \rho_3 [1 - \rho + \nu\rho_0 - \chi\rho_1 - \rho_2]
 \end{aligned} \tag{2.3}$$

onde a ocupação da rede é dada por $\rho = \rho_0 + \rho_1 + \rho_2 + \rho_3$, e a densidade de espaços vazios é $\rho_v = 1 - \rho$. Esse conjunto de equações apresenta uma série de pontos fixos, dependendo dos parâmetros do modelo, tais que $\dot{\rho}_i = 0, \forall i$. A análise de estabilidade das Eqs. (2.3) ao redor desses pontos, permite prever o comportamento assintótico do sistema.

2.1.1 $\nu = 1$

Quando não há espaços vazios ($\nu = 1$) ou conexões diagonais ($\chi = 0$, no grafo da Fig. 2.1b), as Eqs. (2.3) apresentam um conjunto de pontos fixos neutramente

estáveis² com coexistência entre as quatro estratégias,

$$(\rho_0^*, \rho_1^*, \rho_2^*, \rho_3^*, \rho_v^*) = (c_0, 1/2 - c_0, c_0, 1/2 - c_0), \quad (2.4)$$

onde ρ_i^* é a componente do ponto fixo associada à densidade ρ_i e $0 < c_0 < 1/2$ é uma constante que depende das condições iniciais. Nesse caso, para condições iniciais diferentes do conjunto de pontos da Eq. (2.4) (com $\rho_i(0) \neq 0, \forall i$), o sistema orbita em torno de algum desses pontos. Note que o conjunto de todos os valores possíveis de c_0 , $c_0 \in]0, 0.5[$, forma uma linha no 3-simplex associado (ver Fig. 2.3), de modo que cada órbita evolui em torno de um desses pontos, e a condição inicial pertence a essa órbita. Alguns exemplos são apresentados na Fig. 2.3³. As órbitas que aparecem nessa figura se referem à evolução das densidades para diferentes condições iniciais.

Quando todas as interações no grafo da Fig. 2.1b são consideradas, $\chi > 0$, o sistema se torna menos intransitivo (conforme discutido no início do capítulo) e a coexistência entre as quatro estratégias deixa de ser viável em campo médio. Nesse caso, a estratégia 2 se extingue, uma vez que ela é uma das mais fracas (com 2 predadores e 1 presa), além de ser a única estratégia predada pelas duas mais fortes (0 e 1, ambas com 2 presas e 1 predador). As densidades das demais estratégias oscilam então em torno de um ponto de coexistência entre elas,

$$\left(\frac{\chi}{2 + \chi}, \frac{1}{2 + \chi}, 0, \frac{1}{2 + \chi} \right). \quad (2.5)$$

As Figs. 2.4a e b apresentam o comportamento do sistema ao redor desse ponto, para $\chi = 0.5$ e $\nu = 1$. É possível notar que, após a extinção da estratégia 2, as densidades oscilam em torno do ponto fixo da Eq. 2.5, representado pelas linhas pontilhadas no gráfico da Fig. 2.4a. No 3-simplex associado, Fig. 2.4b, a trajetória

²Um ponto fixo pode ser assintoticamente estável ou instável, quando as densidades convergem ou se afastam desse ponto, respectivamente, a partir de um outro estado, ou neutramente estável, quando as densidades oscilam em torno do ponto fixo. [128]

³Os simplexos apresentados foram gerados a partir de um software produzido pelo autor deste trabalho.

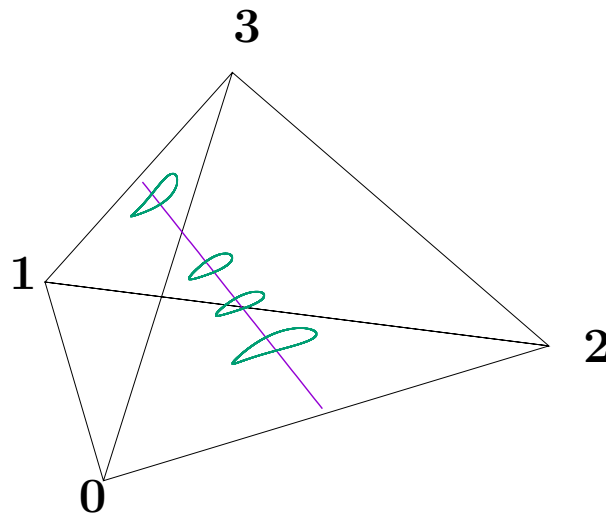


Figura 2.3: Simplex para as soluções das equações de campo médio quando $\chi = 0$ e $\nu = 1$. A linha que atravessa o simplex representa o conjunto de pontos gerados a partir da Eq. (2.4) para $0 < c_0 < 1/2$. Centradas nesses pontos existe uma infinidade de órbitas, cada uma associada a uma condição inicial. As órbitas mostradas na figura, são alguns exemplos de soluções obtidas por integração numérica considerando algumas dessas condições iniciais.

forma uma órbita na face 013.

2.1.2 $\nu < 1$

O desacoplamento dos processos de predação e reprodução e conseqüente introdução de sítios vazios ao sistema, $\nu < 1$, perturba ainda mais a intransitividade do sistema. Mesmo no caso em que o grafo de interações é intransitivo, $\chi = 0$, podemos observar extinções, uma vez que os pares não interagentes, 0 e 2 e 1 e 3, formam alianças neutras que competem entre si, resultando na extinção de um dos pares, de acordo com as condições iniciais. Além disso, para $\nu \neq 0$ o sistema não mais apresenta pontos fixos estáveis quando $\chi > 0$, apenas um ciclo heteroclínico⁴ envolvendo as quatro estratégias, conforme se vê nas Figs. 2.5a e b. A Fig. 2.5a exhibe as densidades das estratégias e sítios vazios em função do tempo. Nesse caso, as densidades das

⁴Ciclos heteroclínicos são trajetórias fechadas, no espaço de fases, que conectam dois ou mais pontos de equilíbrio, sem que o sistema venha a convergir para qualquer um deles.

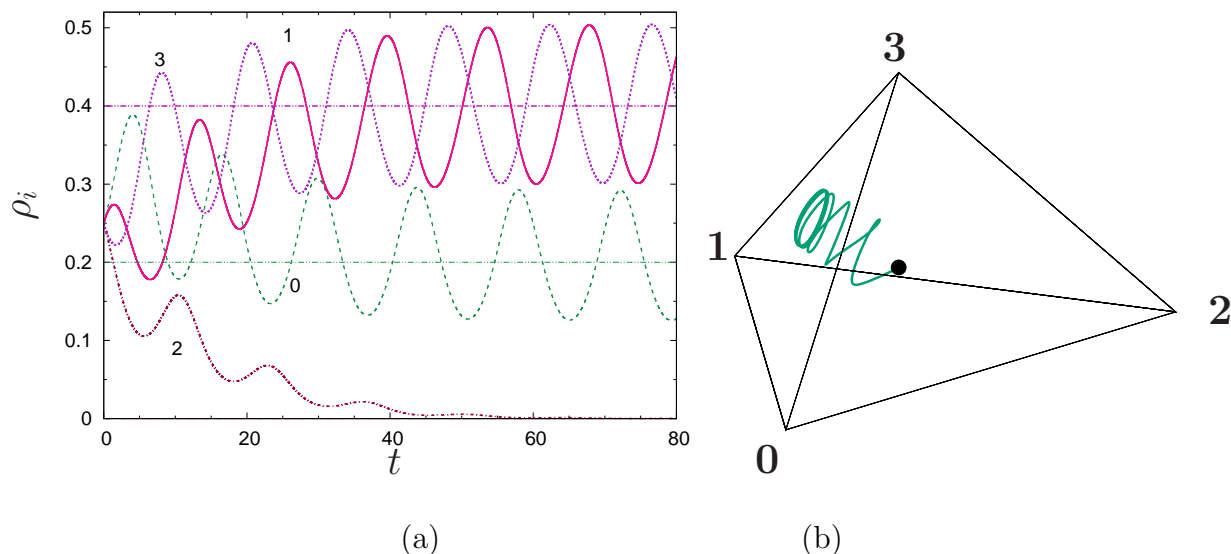


Figura 2.4: Evolução das densidades para campo médio, com $\chi = 0.5$, $\nu = 1$, e $\rho_i(0) = 0.25$, $\forall i$. (a) Gráfico das densidades em função do tempo. As linhas em $\rho = 0.2$ e 0.4 , que correspondem a um dos pontos fixos descritos pela Eq. 2.5, representam as densidades assintóticas médias da estratégia 0 e das estratégias 1 e 3, respectivamente. (b) Simplex associado. A trajetória parte do ponto central, em que as densidades são todas iguais, e acaba em uma órbita na face 013, quando a estratégia 2 é extinta.

estratégias oscilam alternadamente entre valores muito próximos de 0 e 1, enquanto a densidade de sítios vazios é praticamente nula durante toda a evolução, variando muito pouco no tempo. O sistema é, portanto, ocupado principalmente pelas quatro estratégias, de modo que $\rho_0 + \rho_1 + \rho_2 + \rho_3 \simeq 1$. As densidades dessas estratégias podem, portanto, ser aproximadamente mapeadas em um 3-simplex, como no caso em que não há sítios vazios⁵.

Quando os processos de predação e reprodução são sempre separados, $\nu = 0$, para $\chi > 0$ os estados absorventes homogêneos, $\rho_i = 1$, $\rho_j = 0$, $\forall j \neq i$, passam a apresentar bacias de atração, e as trajetórias, no simplex associado, sempre acabam em algum dos vértices, dependendo das condições iniciais.

Em resumo, ao separarmos os processos de predação e reprodução em nosso modelo de campo médio, perturbamos a intransitividade do sistema a tal ponto que

⁵Como o sistema contém cinco densidades (quatro estratégias, mais sítios vazios), o simplex associado exato tem quatro dimensões.

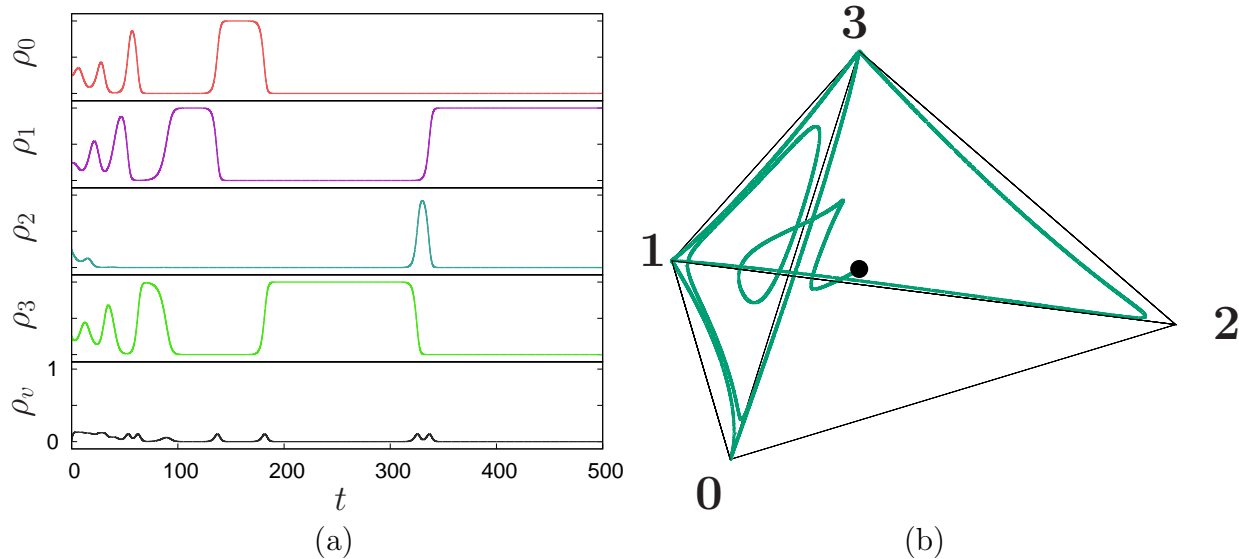


Figura 2.5: Ciclo heteroclínico, para $\chi = \nu = 0.5$. (a) Densidades em função do tempo. Note que a densidade de espaços vazios, ρ_v , é aproximadamente constante, ao longo do tempo. Além disso, devido à alta taxa de reprodução ($\nu = 0.5$), $\rho_v \simeq 0$, de modo que $\sum_i \rho_i \simeq 1$. (b) Simplex aproximado do sistema, considerando $\rho_v(t) = 0$.

as consequências para a diversidade de estratégias foram devastadoras. Os estados de coexistência (entre 3 e 4 estratégias) observados na ausência de sítios vazios ($\nu = 1$) desapareceram completamente quando passamos a considerar processos de predação e reprodução parcialmente ou completamente independentes.

2.2 Rede Quadrada

A fim de analisar a influência dos efeitos espaciais no comportamento do sistema, consideramos uma rede quadrada com $N = L \times L$ sítios. Cada sítio é populado inicialmente com um indivíduo pertencente a uma das estratégias, escolhida aleatoriamente, ou então deixado vazio, dependendo do valor de $\rho_v(0)$ e da condição inicial para as demais estratégias. As interações, que ocorrem apenas entre os quatro vizinhos mais próximos, consistem na comparação das estratégias de dois sítios vizinhos, escolhidos aleatoriamente. Se um desses sítios estiver vazio, o outro sempre

deixa um descendente no lugar. Caso ambos estejam preenchidos, o predador elimina a sua presa com probabilidade 1 ou χ , dependendo de quem são as estratégias envolvidas (ver grafo de interação da Fig. 2.1b). Uma vez que a presa é eliminada, o predador deixa um descendente no lugar com probabilidade ν . A evolução do sistema consiste em repetir esse processo N vezes, para cada passo de tempo (MCS, passo de Monte Carlo).

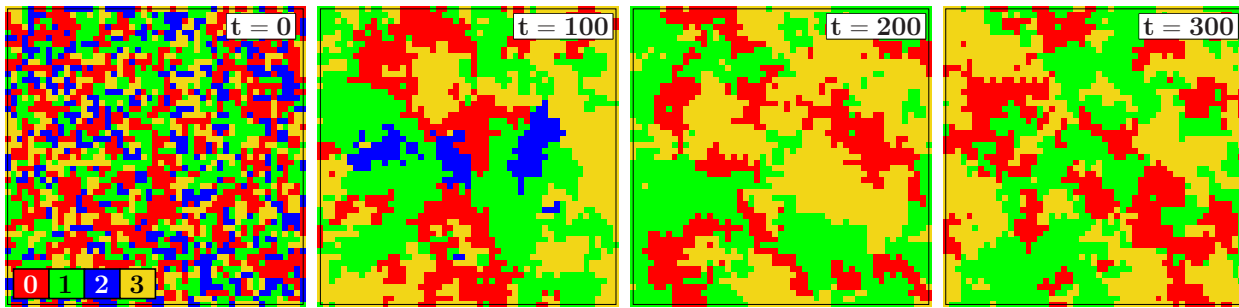


Figura 2.6: Configurações espaciais instantâneas para uma rede 100×100 e tempo de evolução $t = 0, 100, 200$ e 300 MCS, com $\chi = 0.5$ e $\nu = 1$.

A Fig. 2.6 exhibe algumas configurações espaciais do sistema, para diferentes instantes de tempo, quando $\chi = 0.5$ e $\nu = 1$ (não há sítios vazios). Note que, embora a extinção da espécie 2 seja observada também na versão espacial, esse não é o caso para as oscilações globais, observadas anteriormente na dinâmica de campo médio. No caso da rede quadrada, os tamanhos dos domínios apenas flutuam, e essas flutuações, que são geradas por efeitos de tamanho finito, tendem a diminuir para sistemas maiores. Na Fig. 2.7 é possível comparar o comportamento das configurações espaciais para diferentes valores de χ e ν . Quando não há sítios vazios, $\nu = 1$, ou conexões diagonais, $\chi = 0$ no grafo da Fig. 2.1b, o sistema se comporta de maneira similar ao PPT homogêneo [31]. Embora, diferentemente do PPT, o caso da Fig. 2.1a envolva pares de estratégias não interagentes entre si, as configurações espaciais refletem principalmente a estrutura cíclica do grafo de interação, uma vez que os processos de reprodução e morte estão acoplados. Quando, por outro lado, esses processos são independentes, $\nu = 0$, as estratégias que não interagem entre si

formam dois tipos de domínios (0 e 2, e 1 e 3, ver Fig. 2.7c), os quais competem entre si. Tais alianças neutras são claramente refletidas nas configurações espaciais. Para valores finitos de χ , independente do valor de ν , surgem as alianças defensivas 013 e 023, cuja competição resulta na extinção da estratégia 2, conforme se observa nas Figs. 2.7b e d.

Embora a versão determinística, de campo médio, possa apresentar, para $\chi > 0$, estados estáveis de coexistência (pontos fixos assintótica ou neutramente estáveis, no sentido de Lyapunov [128], contendo mais de uma estratégia), no caso da versão espacial, que envolve efeitos estocásticos e de tamanho finito, as extinções sempre acontecem, dado tempo suficiente. Apesar disso, o sistema apresenta diferentes comportamentos dinâmicos, dependendo dos valores de ν e χ , os quais se refletem na maneira como o tempo característico de extinção, τ , depende do tamanho do sistema, N [32, 60, 129, 130]. No caso determinístico, o estado de coexistência é considerado estável quando a trajetória, no simplex do sistema, se afasta das bordas. Quando o modelo é estocástico e finito, esse comportamento está associado a um crescimento exponencial de $\tau(N)$. Analogamente, a coexistência instável é associada a um crescimento, no máximo, logarítmico, enquanto na região de transição $\tau(N)$ segue uma lei de potência. No caso determinístico, esse último comportamento corresponde a órbitas fechadas, associadas a um ponto fixo neutramente estável.

A fim de determinar os tempos característicos de extinção em função de N , foram medidos os intervalos de tempo necessários para que cada extinção ocorra. A partir desses dados, considerando cerca de 100 amostras, as probabilidades de extinção $P_1(t)$, $P_2(t)$ e $P_3(t)$ (primeira, segunda e terceira extinções), foram calculadas para diferentes valores de N , χ e ν . Uma vez que, para intervalos de tempo computacionalmente viáveis, o sistema apresenta apenas uma extinção quando não há sítios vazios, nesses casos escolhemos determinar $\tau(N)$ a partir das curvas de $P_0(t)$ (onde $P_0(t)$ é a probabilidade de não ocorrer qualquer extinção até o tempo t), conforme se vê nas Figs. 2.8a e b. Definimos τ como o instante t tal que $P_0(\tau) = 0.5$. O compor-

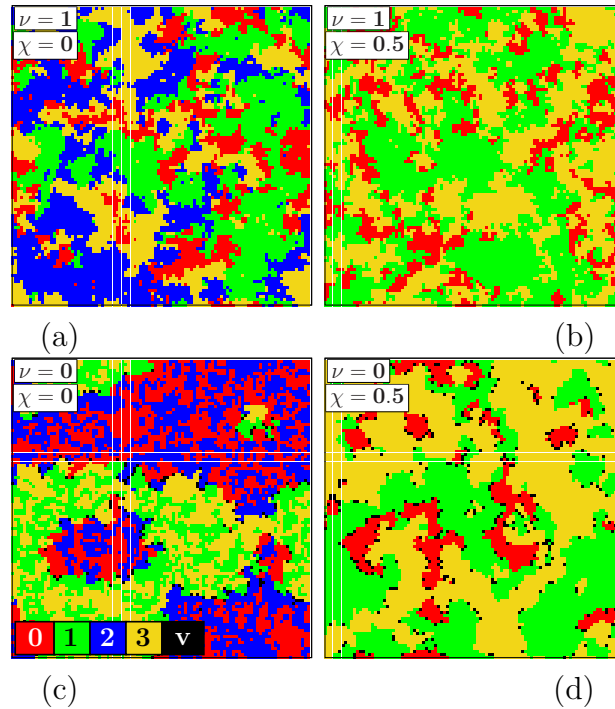


Figura 2.7: Configurações instantâneas para uma rede 100×100 , após 1000 MCS. Nos casos (a) e (b) não há sítios vazios, $\nu = 1$, enquanto que em (c) e (d), os processos de reprodução e morte são sempre separados, $\nu = 0$. Em (c), a formação de alianças entre os pares neutros é bastante evidente. Estes são “blindados” pelos sítios vazios ao longo das bordas. Quando $\chi = 0.5$, (d), os pares que eram neutros para $\chi \simeq 0$ passam a interagir com taxas não desprezíveis, e as alianças neutras desaparecem.

tamento de $\tau(N)$ pode ser determinado a partir dessas medidas. Alguns exemplos são exibidos nos detalhes das Figs. 2.8a e b, e na Fig. 2.9. Quando não há sítios vazios, $\nu = 1$, as curvas $\tau(N)$ apresentam dois tipos de comportamento bastante distintos, dependendo do valor de χ . Para $\chi = 0.31$, por exemplo, τ cresce exponencialmente com o tamanho do sistema, conforme o detalhe da Fig. 2.8a. No caso do detalhe da Fig. 2.8b, $\chi = 0.5$, $\tau(N)$ exibe um comportamento logarítmico. Outros exemplos podem ser observados na Fig. 2.9, onde é possível verificar que, para $\nu = 1$, $\tau(N)$ define duas regiões de parâmetros com comportamentos dinâmicos distintos. Para $\chi < 0.35$, o tempo característico de primeira extinção cresce exponencialmente com o tamanho do sistema, de modo que o estado de coexistência é considerado estável. Quando, por outro lado, $\chi > 0.36$, $\tau(N)$ é logarítmico, e a coexistência

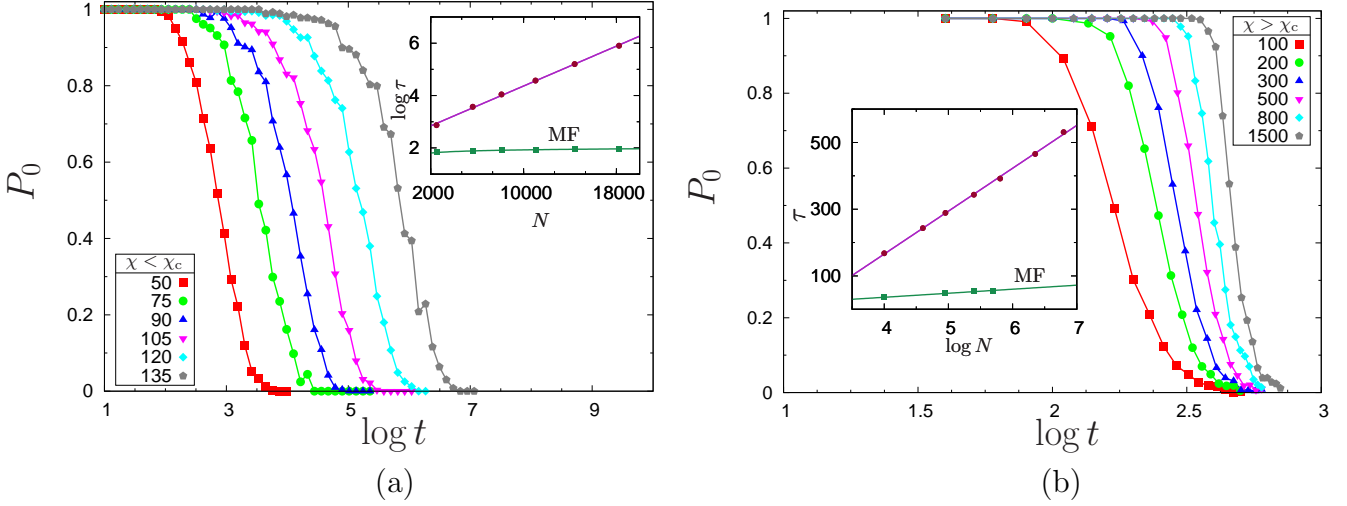


Figura 2.8: Probabilidade de não haver extinção em função do tempo, quando $\nu = 1$, para sistemas com (a) $50 \leq L \leq 135$, e (b) $100 \leq L \leq 1500$. Em (a) é possível observar que, para $\chi = 0.31 < \chi_c$, a distância entre as curvas aumenta exponencialmente (detalhe da figura). No caso (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, $\tau(N)$ cresce com o logaritmo de N quando as conexões entre os sítios independem da distância e não são fixas no tempo (MF).

deixa de ser estável, levando muito menos tempo para que o sistema evolua para um estado com no mínimo uma estratégia a menos. Na região $0.35 \leq \chi_c \leq 0.36$, ocorre a transição, onde $\tau(N)$ segue uma lei de potência. Analogamente, quando os processos de morte e reprodução são sempre separados, $\nu = 0$, o sistema passa por duas transições, uma em $0.03 \leq \chi_c^{(1)} \leq 0.037$ e outra em $\chi_c^{(2)} \simeq 0.2$. No caso da primeira transição, o sistema passa de um estado absorvente, com apenas uma estratégia, para um estado em que todas as estratégias coexistem. Note que o estado homogêneo é compatível com os resultados de campo médio. Além disso, esse estado é um efeito remanescente das alianças neutras, uma vez que para $\chi \simeq 0$ o sistema apresenta dois tipos de domínio, os quais competem entre si, provocando a extinção de um deles. O domínio sobrevivente é constituído por duas estratégias, mas como uma dessas estratégias é predadora da outra (mesmo que apenas ocasionalmente,

já que χ é pequeno), o sistema é absorvido por um estado homogêneo. A segunda transição é similar ao caso $\nu = 1$ e ocorre entre um estado de coexistência em que as quatro estratégias estão presentes, e um estado com apenas três delas.

Conhecendo a relação entre os tempos característicos de extinção e o tamanho do sistema, é possível extrapolar as densidades assintóticas médias para diferentes valores de χ e ν . As Figs. 2.10a e b exibem esses comportamentos para os casos extremos $\nu = 0$ e 1. Quando não há sítios vazios, $\nu = 1$, a versão espacial concorda razoavelmente bem com o campo médio, após a transição, $\chi > \chi_c$, embora no caso da rede as curvas não sejam monotônicas. Curiosamente, embora as simulações estocásticas apresentem resultados qualitativamente similares para $\nu = 0$ e 1, isso não acontece no caso determinístico, que apenas concorda (parcialmente) com a versão espacial, quando $\nu = 1$. De fato, a única região coincidente, na Fig. 2.10b, entre os resultados das simulações de rede e de campo médio, ocorre para $\chi < 0.037$, quando o sistema é absorvido por um estado homogêneo. Note que nenhuma das transições, em ambos os casos $\nu = 0$ e 1, está presente em campo médio.

O diagrama de fases da Fig. 2.11 resume o panorama geral dos comportamentos assintóticos de coexistência do sistema. Note que para qualquer valor de ν , a rede quadrada apresenta uma extensa região de coexistência estável entre as quatro estratégias, embora essa região diminua para valores menores de ν . Além disso, ainda para valores pequenos de ν , quando $\chi \simeq 0$, mas finito, surge uma fase absorvente homogênea. Ambos os resultados indicam que o desacoplamento dos processos de reprodução e morte prejudicam a biodiversidade desse sistema. Note que o mecanismo central de manutenção da coexistência aqui é a combinação da estrutura cíclica do grafo de interação com a estrutura espacial, que permite a formação de domínios. Quando $\chi = 0$, e não há sítios vazios, a estrutura cíclica do grafo de interações se reflete completamente nas configurações espaciais. Para, $\nu = 0$, por outro lado, os processos de reprodução e morte estão sempre desacoplados, e o indivíduo que elimina uma presa não necessariamente se beneficia, tendo a chance de

se reproduzir. Desse modo, a intransitividade do sistema é perturbada por ν . No caso em que não há interações cruzadas, $\chi = 0$, essa perturbação leva o sistema a um estado com apenas duas estratégias não interagentes, 0 e 2 ou 1 e 3. Para $\chi \simeq 0$, mas finito, as duas estratégias sobreviventes competem, mesmo que fracamente, de modo que o sistema é absorvido por um estado homogêneo. Para valores maiores de χ , as alianças neutras dão lugar às alianças defensivas 012 e 023 (ver grafo da Fig. 2.1(b)), as quais competem entre si, resultando na extinção da estratégia 2 para valores grandes de χ .

É importante destacar que em nossas simulações em rede não observamos a formação de padrões espiralados na distribuição espacial das estratégias, como usualmente é observado em modelos com dominância cíclica (ver, por exemplo, o review [33]). Isso se deve ao fato de não termos incluído qualquer tipo de mobilidade (como a possibilidade de que um indivíduo se mova para um sítio desocupado, ou ainda que ele apenas troque de lugar com outro indivíduo, por exemplo) ou reação de difusão em nosso modelo. Juntamente com as interações de competição cíclica, é justamente essa possibilidade de locomoção que permite a formação de espirais.

Em resumo, é notável que, apesar de todas as perturbações introduzidas sobre a intransitividade do sistema, ainda assim seja possível observar estados de coexistência estáveis. Esses resultados demonstram que a intransitividade é um mecanismo robusto de manutenção da biodiversidade, importante para explicar a coexistência em sistemas competitivos de maneira realista.

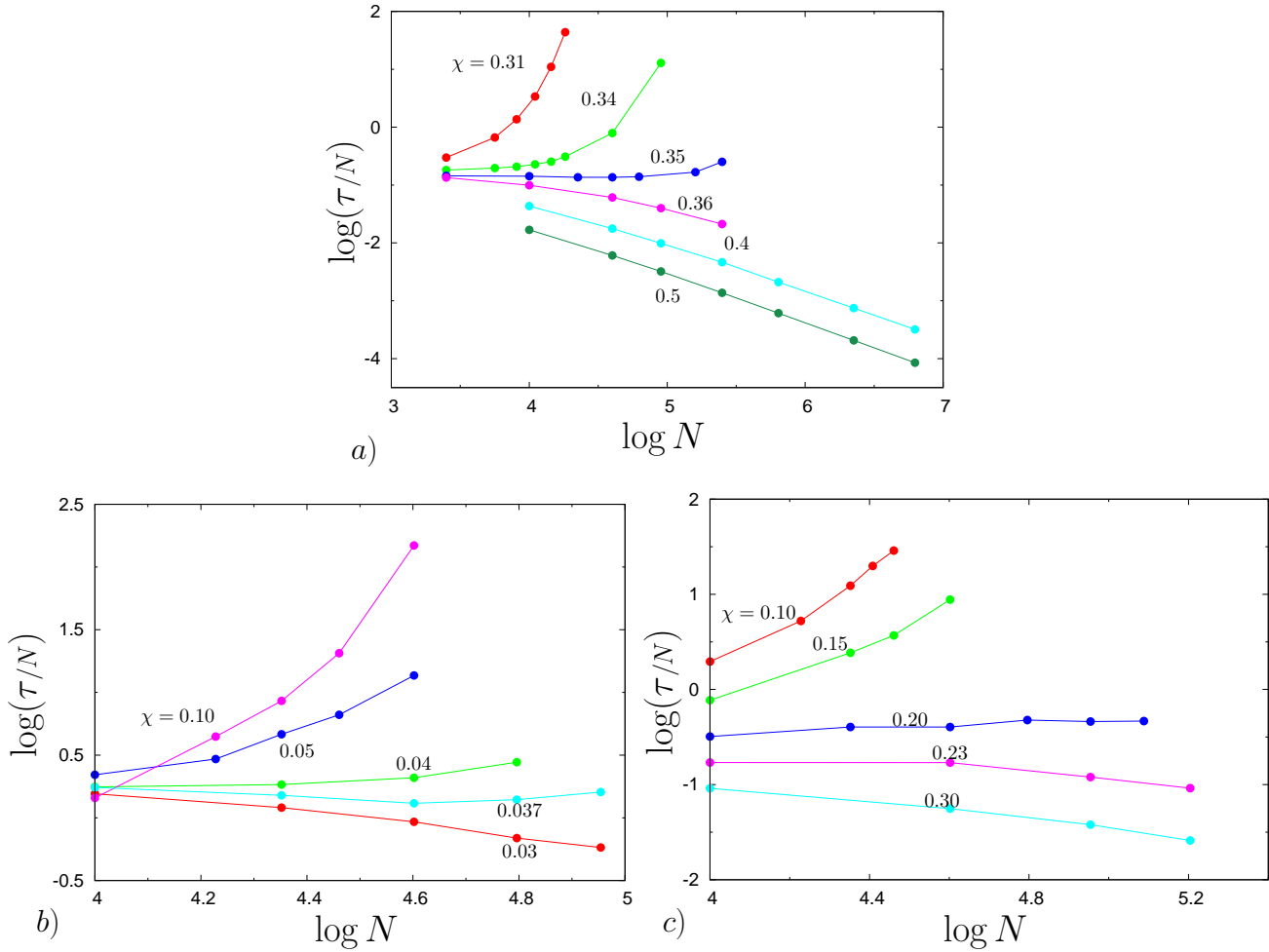


Figura 2.9: Tempo característico da primeira extinção em função do tamanho do sistema, para $\nu = 1$, (a), e $\nu = 0$, (b) e (c). Os gráficos mostram que as curvas $\tau(N)$ apresentam comportamentos distintos, dependendo de χ e ν . Para alguns valores de χ , o tempo necessário para que haja uma extinção cresce exponencialmente com N , enquanto para outros o comportamento é logarítmico. Há ainda a região intermediária, que é a região de transição, onde $\tau(N)$ segue uma lei de potência. A primeira região está associada a um estado de coexistência estável, enquanto a região de crescimento logarítmico indica uma coexistência instável. Para $\nu = 1$, Fig. (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 $\chi = 0.037$, (b), e outra em $\chi \simeq 0.2$, (c). A primeira é uma transição entre as fases 1 e 4, e a segunda entre as fases 4 e 3 (ver diagrama de fases da Fig. 2.11).

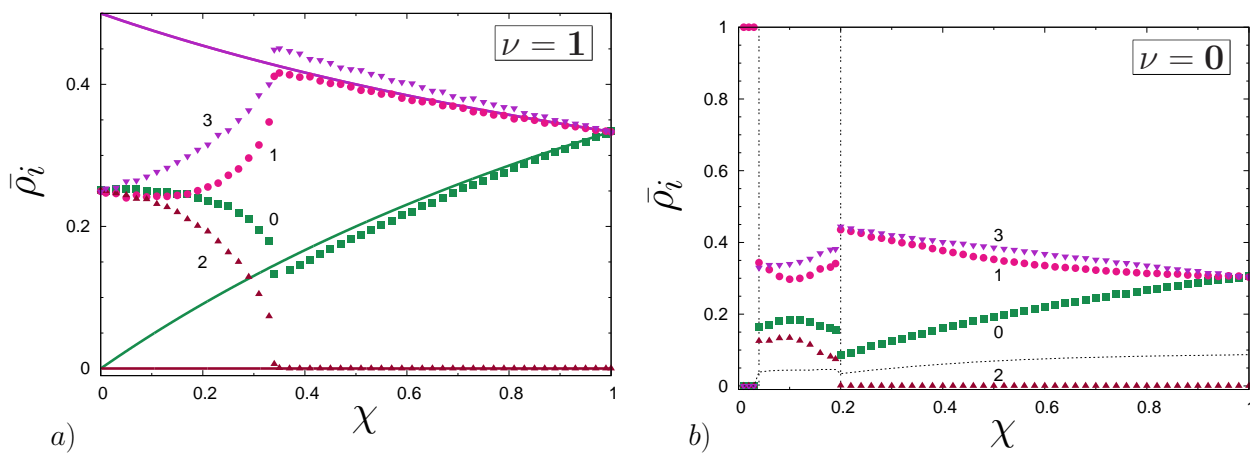


Figura 2.10: Densidades assintóticas médias em função de χ . Para $\nu = 1$, (a), a versão espacial, representada pelos pontos, concorda razoavelmente com o campo médio, representado pelas linhas sólidas (note que as linhas referentes às estratégias 1 e 3 estão sobrepostas), quando $\chi > \chi_c$. Note, porém, que diferente do campo médio, no caso da rede as curvas não são monotônicas. Para $\nu = 0$, (b), os resultados das simulações são qualitativamente similares ao caso em que não há sítios vazios, (a), quando $\chi > \chi_{c1}$ (note que as figuras estão em escalas verticais diferentes). 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, as demais diferem completamente e por isso não há linhas de campo médio na Fig. (b). Para $\chi < \chi_c$, as curvas na Fig. (a) se cruzam, o que não acontece no caso da Fig. (b). A linha tracejada preta, (b), representa a densidade assintótica média de sítios vazios, que praticamente não depende de χ .

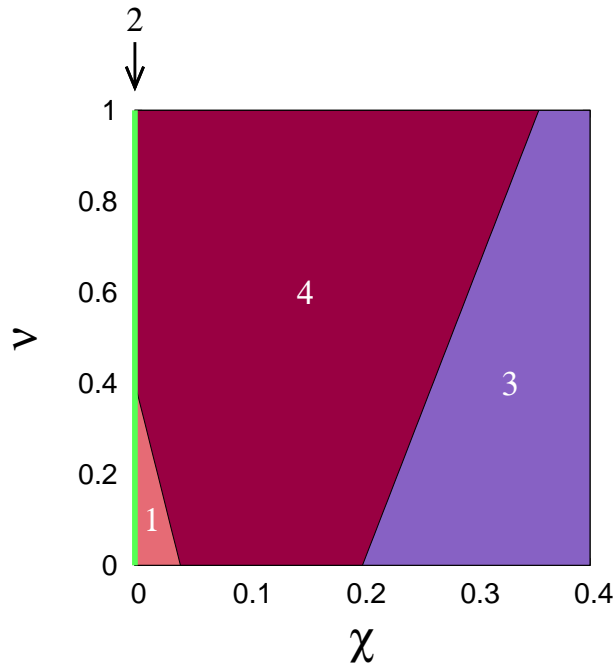


Figura 2.11: Diagrama de fases. As legendas, nas três regiões, indicam quantas espécies coexistem para os respectivos valores de χ e ν . Note que, conforme ν decresce, a largura da fase 4 diminui e, para $\nu \leq 0.4$, uma nova fase aparece, em que o sistema é absorvido por uma fase homogênea com a estratégia 0 ou a 1, dependendo de qual dos pares de alianças neutras (ou quase neutras) conseguiu dominar o sistema antes da fase homogênea. O desacoplamento dos processos de reprodução e morte, portanto, é prejudicial à coexistência nesse caso. Além disso, o estado de coexistência entre as quatro estratégias ocorre apenas para valores intermediários de χ , uma vez que para valores maiores de χ uma das estratégias é extinta e para $\chi = 0$ o sistema cai em um estado absorvente com duas espécies, quando $\nu < 1$. Esse estado é indicado pela linha vertical verde em $\chi = 0$. Note que, devido a efeitos estocásticos, o par de estratégias sobrevivente nem sempre é o mesmo, consistindo, às vezes, das estratégias 0 e 2, e outras vezes das estratégias 1 e 3 (pares de estratégias que formam alianças neutras).

Capítulo 3

Predação Coletiva e Dominância Cíclica

Predadores podem exibir uma grande variedade de estratégias predatórias, incluindo ataques coletivos, em que os indivíduos de um grupo cooperam entre si, ou isolados, em que o predador prefere agir sozinho. Analogamente, presas podem apresentar diferentes estratégias de sobrevivência, envolvendo ou não a formação de grupos. Determinar, para cada espécie, qual é a estratégia mais vantajosa requer que uma série de condições sejam analisadas e, nesse caso, a Teoria dos Jogos é uma ferramenta bastante útil. Neste capítulo discutiremos o modelo de predação coletiva introduzido por Lett *et al.* [1] e mostraremos que quando as estratégias coletivas e individuais coexistem, o mecanismo subjacente é a dominância cíclica entre quatro estratégias efetivas. Nas seções 3.1 e 3.2 revisamos, respectivamente, o modelo e a sua análise através da equação do replicador (campo médio), conforme introduzido originalmente por Lett *et al.* [1]. Na seção seguinte (3.4), analisamos os resultados obtidos através de simulações de Monte Carlo, comparando também com as previsões de campo médio.

3.1 Modelo

Em seu artigo intitulado “Continuous cycling of grouped vs. solitary strategy frequency in a predator-prey model” (Alternância cíclica contínua entre as frequências

das estratégias coletiva e solitária em modelos de predador-presa) Lett *et al.* [1] consideraram um modelo de predador-presa no contexto da Teoria dos Jogos, em que predadores e presas são representados por dois tipos diferentes de jogadores em um jogo assimétrico¹. Cada jogador pode escolher uma entre duas estratégias possíveis de sobrevivência: permanecer agrupado ou isolado. As combinações das escolhas dos jogadores ocasionam diferentes ganhos e perdas aos envolvidos, os quais são quantificados a partir dos parâmetros da tabela 3.1. O modelo considera, por simplicidade, que as densidades dos predadores e das presas são constantes ao longo da evolução do sistema, de modo que apenas as densidades de predadores cooperativos, $x(t)$, e de presas agrupadas, $y(t)$, podem variar com o tempo². As variações dessas densidades dependem da comparação dos *payoffs* de cada subpopulação com os *payoffs* médios das respectivas populações.

Para a fração x de predadores caçando coletivamente, o *payoff* é dado por [1]:

$$P_x = \frac{e\alpha pG}{n}y + \frac{pG}{n}(1 - y).$$

A primeira contribuição refere-se à interação entre esses predadores com a fração y de presas que se organizam em grupos a fim de se defenderem melhor. Essa melhora na defesa devido ao agrupamento, ocasiona uma perda de eficiência na predação por um fator $0 \leq \alpha < 1$. Apesar disso, e presas são capturadas com probabilidade p , e o ganho G , por presa, é dividido entre os n predadores do grupo. O segundo termo é o ganho devido ao ataque do grupo de predadores a uma presa isolada, cuja população tem densidade $1 - y$. Esse ganho é também dividido entre os n predadores. Quando os predadores restantes, cuja densidade é $1 - x$, caçam sozinhos, eles estão limitados a uma única presa. Além disso, por estarem sozinhos, a eficiência do ataque diminui por um fator $0 \leq \beta < 1$. Essa perda de eficiência é, no entanto, parcialmente compensada pelo fato da presa não ser compartilhada

¹Em Teoria dos Jogos, um jogo assimétrico é aquele em que há jogadores de tipos diferentes, cada um com seu conjunto próprio de estratégias e matriz de *payoff* [30]

²Para uma versão que considera também a dinâmica das populações de predadores e presas, ver Ref. [124].

Símbolo	Definição	Valor
p	probabilidade de um grupo caçar uma presa solitária	0.5
G	ganho por presa capturada por unidade de tempo	1
n	número de predadores em um grupo	3
e	número de presas capturadas por um grupo	2
α	perda de eficiência devido ao agrupamento das presas	variável
β	perda de eficiência devido ao predador estar sozinho	variável
γ	redução de recursos devido ao agrupamento das presas	1
F	ganho por presa isolada por unidade de tempo	1

Tabela 3.1: Parâmetros do modelo [1], juntamente com os valores considerados neste trabalho.

com outros predadores. Assim, o *payoff* dos predadores que caçam individualmente é dado por:

$$P_{1-x} = \alpha\beta pGy + \beta pG(1-y).$$

Essas informações podem ser resumidas na seguinte matriz de *payoff*:

$$A = \begin{pmatrix} e\alpha pG/n & pG/n \\ \alpha\beta pG & \beta pG \end{pmatrix}. \quad (3.1)$$

No caso das presas, os recursos consumidos por um indivíduo isolado geram, em média, um ganho F por unidade de tempo. O agrupamento dos indivíduos, por sua vez, envolve o compartilhamento de recursos, reduzindo os ganhos individuais por um fator $0 \leq \gamma < 1$. Além disso, a agregação de presas as torna menos propensas à predação por um fator α . Caso um grupo de presas seja atacado, e presas são capturadas. Nesse caso, o coeficiente considerado por Lett *et al.* [1] é $1 - e\alpha p$, impondo $e\alpha p \leq 1$. Quando, por outro lado, um predador caça sozinho, sua eficiência é reduzida por um fator β , de modo que a probabilidade de sobrevivência da presa é dada por um fator $1 - \beta p$, se ela estiver isolada, ou $1 - \alpha\beta p$, caso ela se encontre em um grupo. Assim, o *payoff* relativo à fração y de presas agrupadas é dado por:

$$P_y = (1 - e\alpha p)\gamma Fx + (1 - \alpha\beta p)\gamma F(1 - x).$$

No caso de uma presa isolada, podem ser feitas considerações análogas, de modo que P_{1-y} é dado por:

$$P_{1-y} = (1 - p)Fx + (1 - \beta p)F(1 - x).$$

Assim, a matriz de *payoff* associada à população de presas é dada por:

$$B = \begin{pmatrix} (1 - e\alpha p)\gamma F & (1 - \alpha\beta p)\gamma F \\ (1 - p)F & (1 - \beta p)F \end{pmatrix}. \quad (3.2)$$

3.2 Campo Médio

Quando quaisquer efeitos espaciais são desconsiderados, a dinâmica do sistema depende apenas das densidades das estratégias e dos parâmetros de interação e pode ser descrita por uma aproximação de campo médio. No caso do modelo de predação coletiva [1], a evolução depende da comparação entre o *payoff* de uma estratégia e o *payoff* médio da população associada (predadores ou presas). Se, por exemplo, o comportamento coletivo apresenta um *payoff* superior à média, a densidade correspondente aumenta, caso contrário ela diminui. Esse tipo de dinâmica é descrito pela equação do replicador [30].

É importante destacar que é a diferença entre o *payoff* P e sua média, \bar{P} , que impulsiona a evolução, tanto para x quanto para y . Mais especificamente, as equações do replicador, $\dot{x} = x(P_x - \bar{P}_x)$ e $\dot{y} = y(P_y - \bar{P}_y)$, estabelecem as taxas com que as densidades x e y evoluem no tempo e, neste contexto, adquirem o seguinte formato:

$$\begin{aligned} \frac{\dot{x}}{x} &= (1 \ 0)A \begin{pmatrix} y \\ 1 - y \end{pmatrix} - (x \ 1 - x)A \begin{pmatrix} y \\ 1 - y \end{pmatrix} \\ \frac{\dot{y}}{y} &= (1 \ 0)B \begin{pmatrix} x \\ 1 - x \end{pmatrix} - (y \ 1 - y)B \begin{pmatrix} x \\ 1 - x \end{pmatrix}. \end{aligned} \quad (3.3)$$

Essas equações descrevem um jogo assimétrico e podem ser reescritas da seguinte maneira [30]:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x(1 - x)[\alpha_{12}(1 - y) - \alpha_{21}y] \\ \dot{y} &= y(1 - y)[\beta_{12}(1 - x) - \beta_{21}x], \end{aligned} \quad (3.4)$$

onde

$$\begin{aligned}
\alpha_{12} &= -p(\beta - 1/n)G \\
\alpha_{21} &= \alpha p(\beta - e/n)G \\
\beta_{12} &= [\gamma - 1 + \beta p(1 - \alpha\gamma)]F \\
\beta_{21} &= [1 - \gamma - p(1 - e\alpha\gamma)]F.
\end{aligned} \tag{3.5}$$

A Eq. (3.4) possui cinco pontos fixos. Quatro desses pontos correspondem aos vértices do quadrado unitário, quando $x(1 - x) = y(1 - y) = 0$, e o quinto é um estado de coexistência, dado por:

$$x^* = \frac{\beta_{12}}{\beta_{12} + \beta_{21}}, \quad y^* = \frac{\alpha_{12}}{\alpha_{12} + \alpha_{21}}. \tag{3.6}$$

Conforme discutido por Lett *et al.* [1], e mais genericamente por Hofbauer e Sigmund [30], o estado assintótico do sistema é determinado unicamente pelos sinais dos termos α_{12} , α_{21} , β_{12} e β_{21} . De fato, se $\alpha_{12}\alpha_{21} < 0$ ou $\beta_{12}\beta_{21} < 0$, as densidades de predadores e presas agrupados, x e y , respectivamente, convergem monotonicamente para um estado absorvente em que ao menos uma das populações está sempre agrupada, ou seja, 01, 10 ou 11³. Se, por outro lado, $\alpha_{12}\alpha_{21} > 0$ e $\beta_{12}\beta_{21} > 0$, há duas possibilidades. A partir de uma análise de estabilidade [1, 30], verifica-se que (x^*, y^*) é um ponto de sela para $\alpha_{12}\beta_{12} > 0$. Nesse caso, o sistema convergiria para um dos vértices do quadrado unitário (o que não acontece para os valores considerados neste trabalho para os parâmetros)⁴. Caso $\alpha_{12}\beta_{12} < 0$, os autovalores associados ao Jacobiano da Eq. 3.4 são imaginários e o sistema evolui ao longo de órbitas fechadas em torno do centro (x^*, y^*) . Em outras palavras, quando essa última condição é satisfeita, de acordo com a análise de estabilidade, ambas as estratégias coexistem

³Aqui utilizamos a notação 00, 01, 10 e 11, como referência ao estado assintótico do sistema como um todo, ou seja, $x_\infty y_\infty$ com $x_\infty = x(t \rightarrow \infty)$ e $y_\infty = y(t \rightarrow \infty)$.

⁴Esse caso não é contemplado pelos parâmetros escolhidos neste trabalho, uma vez que as condições $\alpha_{12}\alpha_{21} > 0$ e $\beta_{12}\beta_{21} > 0$ só são satisfeitas quando $1/3 < \beta < 2/3$ e $\alpha > 1/2$, respectivamente, e nesses casos $\alpha_{12}\beta_{12} < 0$, de modo que (x^*, y^*) não é um ponto de sela e sim um ponto com autovalores imaginários.

indefinidamente, e as suas frações oscilam no tempo. As médias dessas densidades correspondem à Eq. (3.6).

Além de apresentar resultados gerais, Lett *et al.* [1] discutem também o caso particular em que não há redução de recursos devido ao agrupamento das presas, $\gamma = 1$. Assim, o comportamento destas é influenciado unicamente pela taxa de captura. Considerando os valores particulares listados na tabela 3.1 ($F = G = \gamma = 1$, $p = 1/2$, $n = 3$ e $e = 2$), as matrizes Eq. (3.1) e (3.2) se reduzem a:

$$A = \begin{pmatrix} \alpha/3 & 1/6 \\ \alpha\beta/2 & \beta/2 \end{pmatrix}, \quad B = \begin{pmatrix} (1 - \alpha) & (1 - \alpha\beta/2) \\ 1/2 & (1 - \beta/2) \end{pmatrix}. \quad (3.7)$$

Da mesma forma, os parâmetros α_{12} , α_{21} , β_{12} e β_{21} assumem os valores:

$$\begin{aligned} \alpha_{12} &= -(\beta - 1/3)/2 \\ \alpha_{21} &= \alpha(\beta - 2/3)/2 \\ \beta_{12} &= (1 - \alpha)/2 \\ \beta_{21} &= -(1 - 2\alpha)/2. \end{aligned} \quad (3.8)$$

Nesse caso, verifica-se que embora β_{12} seja sempre positivo, β_{21} , α_{12} e α_{21} trocam de sinal para $2\alpha = 1$, $3\beta = 1$ e $3\beta = 2$, respectivamente. Essas alterações de sinal geram diferentes comportamentos assintóticos (fases) e estabelecem a localização das linhas de transição entre tais configurações, como se vê no diagrama de fases, Fig. 3.1. Conforme esperado, as presas escolhem o agrupamento para valores pequenos de α (menores do que 0.5), independente de β , uma vez que nesse caso a vantagem de caçar um número maior de presas não compensa a dificuldade extra ($e\alpha < 1$, ver Eq. (3.1) e tabela 3.1). Analogamente, valores pequenos de β (menores do que 1/3) induzem os predadores a se comportarem coletivamente, para quaisquer valores de α , já que a desvantagem de caçar sozinho é maior do que as desvantagens da caça coletiva ($\beta < 1/n < e/n$, ver Eq. 3.1 e tabela 3.1). Notavelmente, ao invés de uma região 00, em que nenhuma espécie forma grupos, há uma região de coexistência

em que as densidades de animais agregados oscilam no tempo, ao longo de órbitas fechadas em torno do ponto (x^*, y^*) , dado pela Eq. (3.6). Esse comportamento ocorre para $2\alpha < 1$ e valores intermediários $1 < 3\beta < 2$, quando os autovalores do Jacobiano associado à Eq. (3.4) se tornam imaginários ($\alpha_{12}\beta_{12} < 0$, conforme discutido nas Refs. [30] e [1]).

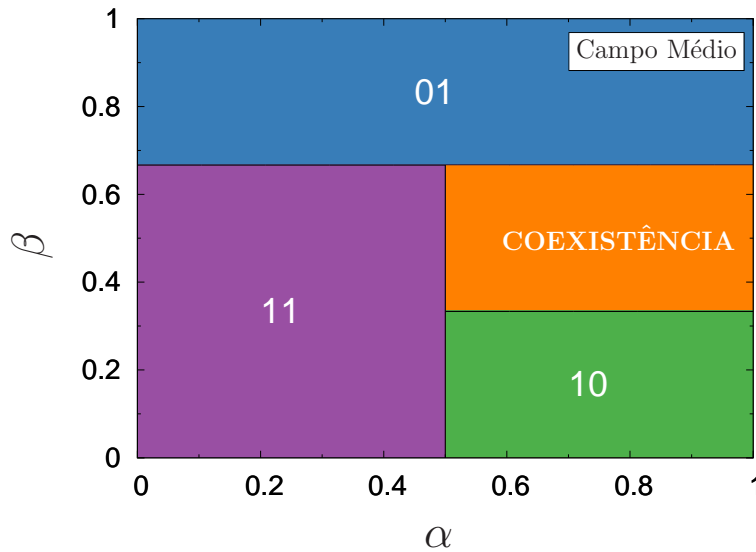


Figura 3.1: Diagrama de fases para o campo médio, obtido em [1]. As legendas 00, 01, 10 e 11 correspondem aos estados assintóticos do sistema para diferentes valores de α e β , sendo que o primeiro e o segundo índices indicam, respectivamente, as estratégias assumidas pelos predadores e presas. Na região 01, por exemplo, todos os predadores caçam solitariamente e todas as presas permanecem agrupadas. Além disso, na região de coexistência nenhuma das estratégias, tanto para predadores quanto para presas, desaparecem. A linha vertical ocorre em $\alpha = 0.5$ para $0 \leq \beta \leq 2/3$, enquanto uma das linhas horizontais aparece em $\beta = 2/3$, $\forall \alpha$, e a outra em $\beta = 1/3$ para $\alpha \geq 0.5$. Note que a fase de coexistência substitui a fase 00.

3.3 2D

A abordagem utilizada por Lett *et al.* [1] para descrever a competição entre estratégias coletivas e individuais, embora interessante, não leva em conta possíveis correlações espaciais e efeitos geométricos. Tais propriedades são usualmente introduzidas ao se considerar um modelo com agentes posicionados em uma rede

ou distribuídos em uma região contínua. Nesta seção, analisamos uma versão do primeiro caso, na qual os sítios da rede correspondem ao tamanho do território ocupado pelo menor grupo viável de predadores e presas [131]. Desse modo, essas subpopulações coexistem em cada sítio, e as suas densidades locais podem ser descritas pelas variáveis (x_i, y_i) , sendo x_i a densidade de predadores agrupados no sítio i , e y_i a densidade de presas agregadas nesse mesmo sítio, com $i = 0, 1, \dots, N$, para $N = L^2$ sítios em uma rede quadrada $L \times L$. Essas variáveis podem assumir apenas os valores 1, quando o sítio contém um grupo de presas/predadores, ou 0, quando esses indivíduos se defendem/caçam individualmente. Assim, as variáveis globais $x(t)$ e $y(t)$ correspondem às frações de sítios em que $x_i = 1$ e $y_i = 1$, respectivamente.

Diferentemente da abordagem de campo médio, em que o *payoff* resulta da interação entre todos os indivíduos do sistema, na versão espacial as interações são locais e ocorrem apenas entre sítios vizinhos mais próximos. Além disso, a auto-interação é também considerada, já que cada sítio contém uma subpopulação de predadores e presas. A cada passo da simulação, um sítio (i) e um de seus vizinhos mais próximos, j , são sorteados. Em seguida, os predadores (presas) em i interagem com as presas (predadores) em i e nos quatro sítios vizinhos mais próximos, acumulando o *payoff* $P_x^{(i)}$ ($P_y^{(i)}$). Ao mesmo tempo, ambos os grupos em j acumulam seus *payoffs*. Caso alguma das estratégias em j seja mais eficiente, esta é adotada pela respectiva subpopulação em i com uma probabilidade que depende da diferença entre os *payoffs*. Para predadores (e, analogamente, para presas), essa probabilidade é dada por:

$$\text{Prob}(x_i \leftarrow x_j) = \frac{P_x^{(j)} - P_x^{(i)}}{P_x^{\max}}, \quad (3.9)$$

onde P_x^{\max} é o máximo valor de *payoff* acumulado para os predadores, de acordo com os parâmetros escolhidos. Essa regra é interessante por corresponder à equação do replicador quando o sistema deixa de ser analisado a partir de uma abordagem microscópica, baseada em agentes, e passa a ser estudado a partir de uma abor-

dagem macroscópica, baseada nas densidades das estratégias [31]. Após N dessas interações, o tempo é incrementado em uma unidade (um passo de Monte Carlo, MCS).

Na próxima seção, os resultados da versão espacial do modelo de Lett *et al.* [1] são discutidos e, quando possível, comparados com os resultados previstos em campo médio.

3.4 Resultados

A Fig. 3.2 apresenta a evolução temporal de $x(t)$ e $y(t)$, para a condição inicial $x(0) = y(0) = 1/2$, com $\alpha = 0.2$ e $0 < \beta < 1$. Nesse caso, a maioria das presas sempre permanece agrupada para quaisquer valores de β , uma vez que $y(t) > 0.5$ (painel inferior). Equivalentemente ao que acontece em campo médio, na abordagem espacial há uma transição em $\beta = 2/3$, painel superior da Fig. 3.2, onde os predadores mudam de estratégia: para $\beta > 2/3$, a caça solitária é mais eficiente e $x_\infty = 0$. Quando, por outro lado, o custo de ter que compartilhar a presa é compensado por uma predação mais eficiente (quanto menor o valor de β mais eficiente é caçar em conjunto), temos $x_\infty = 1$, que é o que acontece para $\beta < 2/3$. É interessante notar que, para as condições iniciais escolhidas aqui, o comportamento de $x(t)$ é não-monotônico quando $(1 + 2\alpha)/3(1 + \alpha) < \beta < 2/3$: $x(t)$ inicialmente diminui, $\dot{x}(0) < 0$, atingindo um mínimo, e então passa a crescer até atingir $x_\infty = 1$. A localização desse mínimo corresponde à coordenada de tempo em que y coincide com y^* , e o envelope de todos os mínimos segue o platô que surge para $\beta > 2/3$, conforme β se aproxima de $2/3$ pela esquerda. A curva, nessa última região, apresenta dois tipos de comportamentos: inicialmente uma aproximação rápida do platô, seguido de um afastamento muito mais lento. Note que os processos de relaxação rápida ocorrem conforme as presas se organizam em grupos (quando y cresce), enquanto a relaxação lenta é uma propriedade exclusiva dos predadores. Tal propriedade se deve

à passagem da órbita perto de um ponto fixo instável, conforme pode ser analisado a partir da Eq. (3.4). Para valores de α no intervalo $(1 + 2\alpha)/(1 + \alpha) < \beta < 2/3$, quando $y < y^*$, x decresce até o ponto em que y cruza com y^* , cujo valor depende dos parâmetros α e β . Nesse ponto, o coeficiente em \dot{x} é nulo, e a curva apresenta um mínimo. Uma vez que $y > y^*$, x passa a crescer, se aproximando exponencialmente de $x_\infty = 1$. Conforme β se aproxima de $2/3$ pela esquerda, y^* se aproxima de 1 e o mínimo em $x(t)$ cruza um ponto de inflexão. De fato, para $\beta > 2/3$, após o platô, $x(t)$ diminui até atingir $x_\infty = 0$. Esse comportamento é observado tanto nas simulações quanto em campo médio.

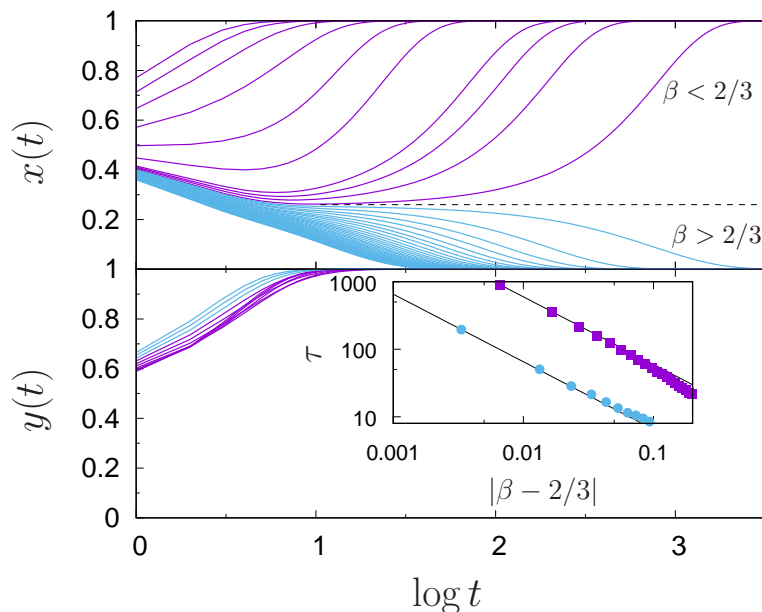


Figura 3.2: Comportamento de $x(t)$ e $y(t)$ em função do tempo, para $\alpha = 0.2$, $L = 100$ e diversos valores de β . A transição entre a predação coletiva e a individual, tanto em campo médio quanto nas simulações, ocorre em $\beta = e/n = 2/3$. Note que a maior parte das presas está sempre agregada, com $y(t)$ crescendo monotonicamente de $y(0) = 0.5$ a $y(\infty) = 1$. Os predadores, por outro lado, apresentam um comportamento mais rico (ver texto). Conforme β se aproxima de $2/3$, por ambos os lados, aparece um platô em $x \simeq 0.26$ (a linha horizontal pontilhada é apenas um guia para os olhos). Detalhe: comportamento de lei de potência para o tempo característico τ , tal que $|x - x_\infty| < 0.2$ em torno da região de transição, em $\beta = 2/3$. Conforme predito pela equação do replicador, as retas possuem expoente 1, embora apresentem coeficientes lineares que diferem por uma ordem de magnitude. A reta superior refere-se ao caso em que $\beta \rightarrow 2/3^-$, enquanto a inferior corresponde a $\beta \rightarrow 2/3^+$.

Associado a esse regime exponencial, há um tempo característico que diverge conforme o sistema se aproxima de uma transição de fase. Em campo médio, por exemplo, o valor de τ para a transição 11-01 é dado por $\tau \sim \alpha_{21}^{-1} \sim (\beta n - e)^{-1}$. No caso das simulações, conforme x se aproxima do valor limite dado por x_∞ , τ é estimado como o tempo a partir do qual $|x - x_\infty| < \epsilon$, onde $\epsilon = 0.2$ é escolhido por conveniência. O expoente medido nas simulações concorda com os resultados de campo médio, conforme pode-se ver no detalhe da Fig. 3.2.

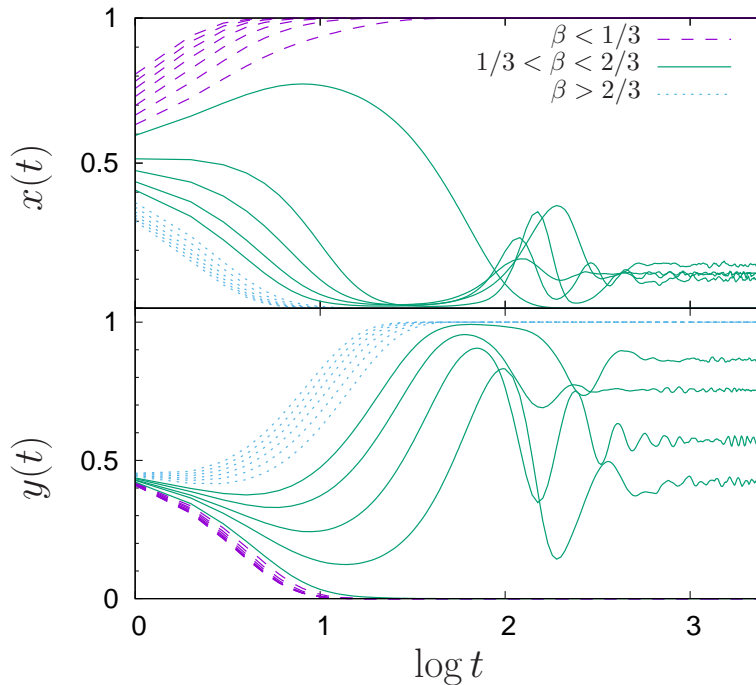


Figura 3.3: O mesmo que a Fig. 3.2, mas para $\alpha = 0.8$. Há duas transições, uma em $\beta = 1/n = 1/3$ e outra em $\beta = e/n = 2/3$. Na região intermediária, $1/3 \leq \beta \leq 2/3$, há um estado de coexistência, em que x_∞ e y_∞ atingem um platô.

Diferentemente do caso em que $\alpha = 0.2$, para $\alpha = 0.8$ há um estado de coexistência em que ambas as estratégias persistem, em concordância com a equação do replicador. Na Fig. 3.3 pode-se ver que, dependendo dos valores de α e β , há um regime inicial, transiente, em que x e y oscilam, chegando muito perto dos estados absorventes. Assim, devido aos efeitos estocásticos do sistema finito, algumas dessas oscilações acabam convergindo para um desses estados (embora o tempo necessário

para que isso aconteça possa ser exponencialmente grande, conforme será discutido mais à frente). Para as demais oscilações, a amplitude diminui e o sistema atinge um ponto fixo em que ambas as estratégias coexistem. Nesse ponto, uma questão natural refere-se à proximidade desse ponto com o que se prevê em campo médio, Eq. (3.4). Uma vez que é a região de coexistência que apresenta comportamentos novos, não triviais, vamos analisar mais detalhadamente essa região.

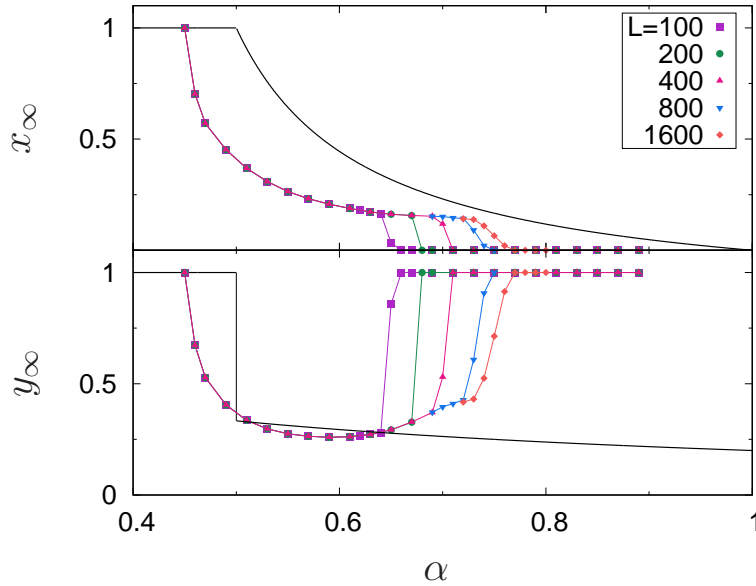


Figura 3.4: Comportamento assintótico de $x(t)$ (gráfico superior) e $y(t)$ (gráfico inferior) em função de α , para $\beta = 0.4$. As linhas sólidas correspondem aos pontos fixos, Eqs. (3.6), previstos em campo médio. Para valores grandes de α , há fortes efeitos de tamanho finito e o sistema é absorvido pelo estado 01. Ambas as transições são contínuas e ocorrem para um valor $\alpha = \alpha_c$ menor do que o que se prevê em campo médio.

O comportamento monotônico em campo médio pode ser observado nas linhas sólidas da Fig. 3.4, conforme o sistema entra na região de coexistência a partir da fase 11, para $\beta = 0.4$. Além disso, o campo médio prevê que x_∞ e y_∞ apresentem uma transição aparentemente contínua em α_c^{CM} , no caso de x_∞ , e descontínua, para y_∞ . No caso espacial, as simulações apresentam uma transição contínua em ambos os casos, mas para um valor menor de α , $\alpha_c \simeq 0.45$. Note que essa diferença não se deve a efeitos de tamanho finito, uma vez que nessa região os dados, para uma

grande variedade de valores de L , colapsam em uma única curva. Além disso, quanto maiores os tamanhos considerados, maior a região de colapso. Os resultados das simulações diferem dos de campo médio tanto qualitativa, quanto quantitativamente. No modelo espacial, mesmo para sistemas muito grandes, verifica-se que, ao invés de um decaimento monotônico, y_∞ apresenta um mínimo em $\alpha \simeq 0.59$, para $\beta = 0.4$. A existência desse mínimo é um tanto notável, uma vez que o aumento de α está associado a uma melhora na eficiência dos ataques dos grupos de predadores contra presas agregadas, de modo que se esperaria que a densidade destas últimas diminuísse para valores altos de α . Além disso, nessa fase tanto x_∞ quanto y_∞ apresentam fortes efeitos de tamanho finito. A baixo de um certo tamanho de sistema, que depende de α , x é absorvido pelo estado $x_\infty = 0$, seguido de y , que evolui para $y_\infty = 1$. A Fig. 3.5 também apresenta o comportamento de x_∞ e y_∞ ,

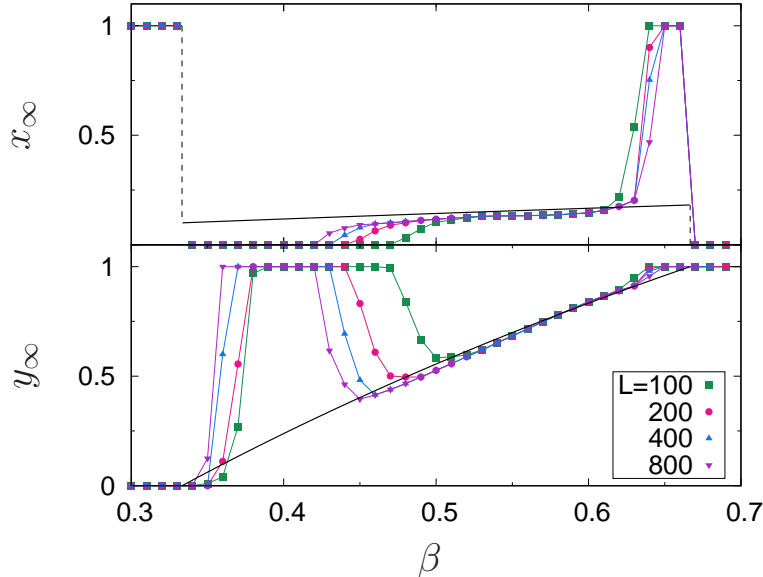


Figura 3.5: O mesmo que a Fig. 3.4, mas para $\alpha = 0.8$ e diversos valores de β . As médias são calculadas sobre 10-20 amostras, dependendo do tamanho do sistema.

mas em função de β , para $\alpha = 0.8$. No intervalo $1/3 < \beta < 2/3$, a partir da fase 10, o sistema passa pelos estados 00 e 01, antes de cruzar uma extensa região de coexistência. Note que a fase 00 não está presente em campo médio. Após cruzar

a região de coexistência, o sistema passa pelo estado 11 e finalmente retorna para 01, quando $\beta = 2/3$. Todos esses comportamentos são apresentados no diagrama de fases da Fig. 3.6, para $L = 100$. A região de coexistência, a qual é reentrante

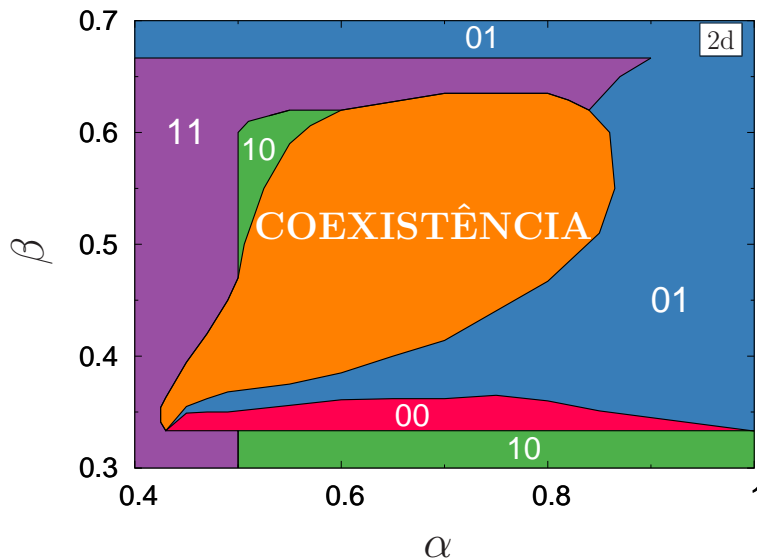


Figura 3.6: Diagrama de fases, obtido para $L = 100$, mostrando um comportamento bastante rico quando agentes são distribuídos espacialmente (comparar com a fase de coexistência pura que aparece na região com $1/2 < \alpha < 1$ e $1/3 < \beta < 2/3$, em campo médio, Fig. 3.1). Conforme L aumenta, a região de coexistência se torna maior e as fases ao redor diminuem (em particular, as regiões menores, como 10 e 00). Para $L \rightarrow \infty$, não está claro se essas regiões desaparecem completamente ou permanecem muito pequenas.

e invade também a região em que $\alpha < 1/2$, aumenta com o tamanho do sistema (como se vê nas Figs. 3.4 e 3.5). Por outro lado, conforme L aumenta, as regiões menores diminuem. Apesar disso, a convergência para o comportamento em $L \rightarrow \infty$ é bastante lenta, de modo que não está claro se as pequenas fases 00 e 10 desaparecem ou não. Uma análise mais detalhada pode ser feita (ver Refs. [60,63,129] e respectivas referências) medindo-se o tempo necessário para que a fase de coexistência seja absorvida por um dos estados homogêneos (o que sempre acontece para sistemas finitos, dada a natureza estocástica da dinâmica) e a dependência desse tempo em L . De fato, dentro da região de coexistência esse tempo característico, $\tau(L)$, aumenta muito mais rapidamente com o tamanho do sistema em comparação ao que acontece

perto das regiões de transição. Apenas nas demais regiões, porém, esse crescimento é constante. Note que esses tempos característicos de extinção são compatíveis com os resultados observados na seção 2.2. Alguns exemplos podem ser observados na Fig. 3.7. Para $\beta = 0.45$ (curva superior) o tempo necessário para que os predadores coletivos sejam extintos cresce muito mais rapidamente com tamanho do sistema do que no caso em que $\beta = 0.4$ (curva inferior, referente à região de transição no diagrama de fases, Fig. 3.6) e a coexistência entre predadores isolados e agrupados é estável. Essas diferenças no comportamento de $\tau(L)$ também são observadas no caso das presas, de modo que tanto as estratégias referentes aos predadores quanto as pertencentes às presas apresentam uma coexistência estável.

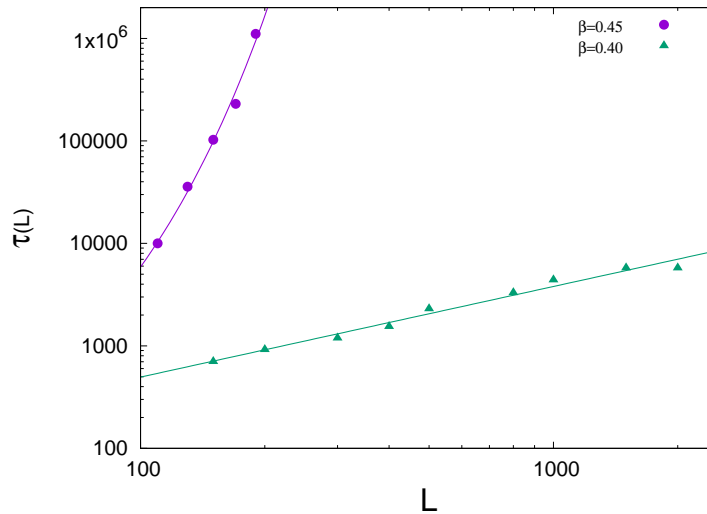


Figura 3.7: Tempo característico de extinção em função do tamanho do sistema, para os predadores agrupados, quando $\alpha = 0.8$. A curva superior, $\beta = 0.45$, é o comportamento de $\tau(L)$ dentro da região de coexistência, enquanto para $\beta = 0.4$, curva inferior, o sistema encontra-se próximo à região de transição. Comparando ambas as curvas, vemos que para $\beta = 0.45$ o crescimento de τ com L é muito mais rápido do que no caso em que $\beta = 0.4$.

Na região de coexistência, cada sítio pode apresentar uma das quatro combinações de estados, $(x_i y_i)$, possíveis: 00, 01, 10 ou 11. A representação 00 está associada ao caso em que os predadores, em um sítio i , caçam isoladamente presas não agrupadas, enquanto 11 refere-se à situação em que esses predadores caçam coletivamente

um grupo de presas. Da mesma forma, 01 representa os sítios em que os predadores atacam isoladamente um grupo de presas, enquanto na fase 10 eles atacam coletivamente uma única presa por vez. A Fig 3.8 mostra, para $\beta = 0.5$ e diferentes

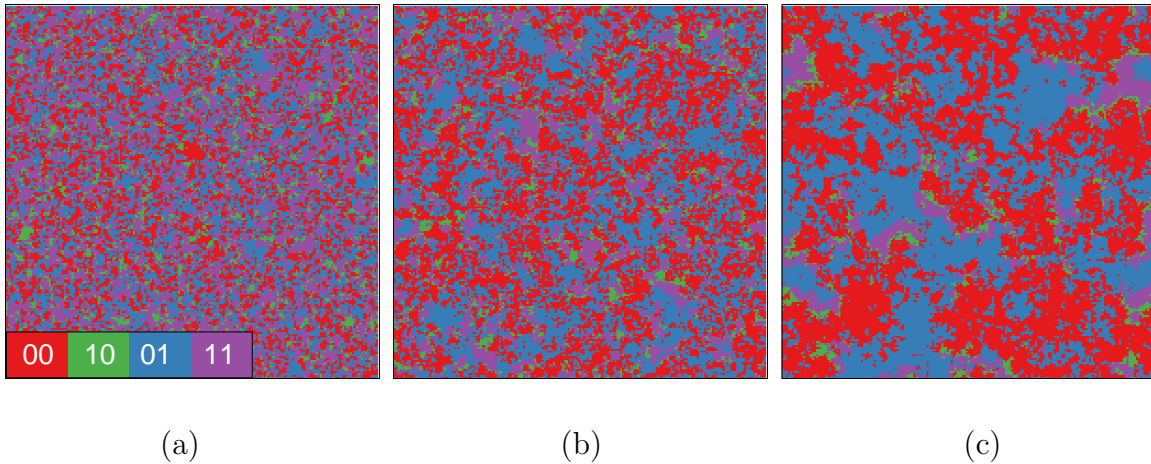


Figura 3.8: Configurações instantâneas obtidas para um sistema de tamanho $L = 200$, depois de $t = 2^{13}$ passos de Monte Carlo, usando um código de cores para as combinações das estratégias, $x_i y_i$, com $\beta = 0.5$ e $\alpha = 0.6$ (esquerda), 0.7 (centro) e 0.8 (direita), dentro da região de coexistência. Note que as estratégias se organizam em aglomerados que se entrelaçam, cujos tamanhos característicos dependem de α e β . Nesse caso, tanto os aglomerados 00 quanto 01 aumentam conforme o sistema se aproxima da borda com a fase 01.

valores de α , como essas quatro estratégias se organizam em domínios cujos tamanhos dependem tanto de α quanto de β . Enquanto a coexistência persiste, as quatro estratégias sobrevivem, se organizando espacialmente em aglomerados cujas bordas se movem e invadem ciclicamente outros aglomerados. A Fig. 3.9a destaca a direção dessas invasões para um ponto específico do diagrama de fases, $(\alpha, \beta) = (0.7, 0.4)$. O sistema é iniciado com duas estratégias (quadros superiores), uma delas concentrada em uma região circular central (uma interface plana produz resultados similares). Os quadros inferiores exibem a configuração do sistema após 40 MCS. Invertendo-se as posições das estratégias internas e externas, o mesmo ocorre para a direção das invasões, indicando que não se trata de um efeito da curvatura, mas sim uma relação de dominância. Levando em conta as seis combinações apresentadas na Fig. 3.9a, é

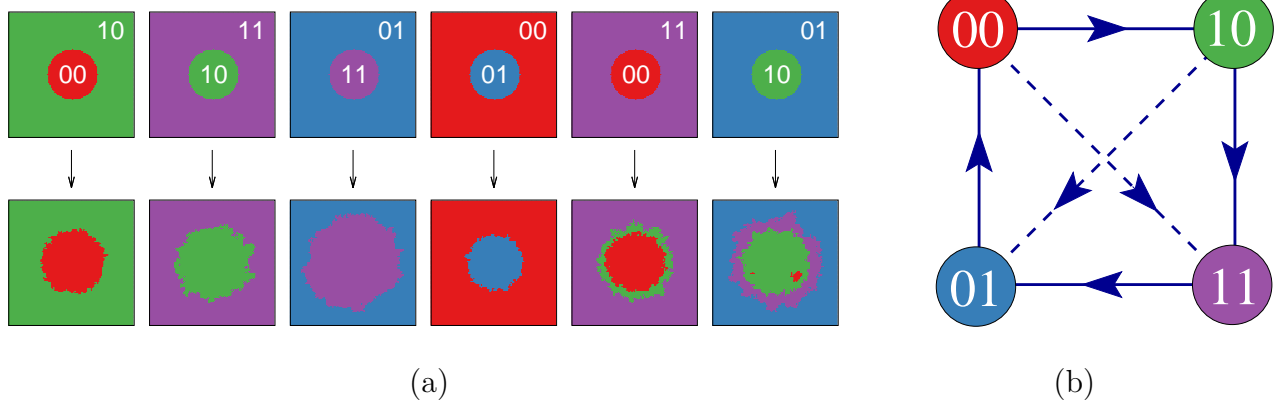


Figura 3.9: (a) Dominância de estratégias para $\beta = 0.4$ e $\alpha = 0.7$, obtida a partir de um estado inicial com duas estratégias, uma concentrada em uma região circular central (quadros superiores). Após 40 MCS é possível observar as alterações nos tamanhos dos domínios. Em alguns casos, denotados pelas linhas sólidas no grafo à direita, o aglomerado central cresce. No caso das interações das diagonais (linhas pontilhadas), a invasão ocorre em duas etapas. Na quinta coluna, por exemplo, 00 perturba as presas agrupadas do outro aglomerado, provocando a formação de um agrupamento intermediário, 10, que então é dominado por 00. Nestes casos mistos, como por exemplo na invasão de 10 sobre 01 (última coluna), além da estratégia 11, que intermedeia a invasão, há alguns grupos de 00 surgindo dentro dos domínios de 10 (na interface 01-10 todas as combinações podem ser criadas podendo, às vezes, migrar em direção ao centro do círculo). (b) Grafo de interação, mostrando a direção das invasões entre as estratégias.

possível construir um grafo de interação contendo todas as relações de dominância entre as estratégias, conforme se vê na Fig. 3.9b (a orientação das flechas pode ser diferente em outros pontos da região de coexistência, uma vez que as relações de dominância, embora sempre obedecem um padrão cíclico, não são as mesmas em toda essa região [132]). Comportamentos similares, envolvendo dominância cíclica, já foram bastante estudados para modelos de predador-presa com grafos de interação de três (Pedra-Papel-Tesoura) ou mais espécies [31, 33], contendo ciclos intransitivos. De fato, a topologia do grafo de interação na Fig. 3.9b é bastante similar ao caso abordado em [63] e discutido no capítulo 2. As invasões podem ser diretas, como acontece nas quatro primeiras colunas (ou, equivalentemente, ao longo do perímetro do grafo de interação), ou então podem envolver a criação de um domínio intermediário, como pode ser visto nas duas últimas colunas (diagonais do gráfico). No caso da quinta coluna, Fig. 3.9a, por exemplo, o domínio central 00 invade 11, primeiramente induzindo a formação de domínios 10 ao perturbar a organização das presas e então invadir esses novos domínios. Nesses casos, em que a invasão se dá por meio de um domínio intermediário (estratégias ao longo das diagonais da Fig. 3.9b, não neutras), a relação de dominância é representada por uma linha pontilhada, no grafo de interação, Fig. 3.9b. É importante enfatizar, portanto, que a dominância cíclica entre as combinações das estratégias dos predadores e das presas é o mecanismo responsável pela persistência do estado de coexistência nessa região do diagrama de fases.

As linhas sólidas do grafo de interação da Fig. 3.9b são válidas para uma ampla variedade de condições. No caso das linhas das diagonais, pontilhadas, isso não é verdade. Quando, por exemplo, estão presentes apenas sítios com 00 e 10 (primeira coluna da Fig. 3.9a), não há possibilidade de que as presas passem a se comportar coletivamente (não é possível criar sítios 11 e 01). Nesse caso, apenas predadores podem mudar de estratégia e, como o seu *payoff* vem das interações com presas isoladas, não há dependência com a geometria, seja da rede ou da configuração ini-

cial. De fato, quando os *payoffs* dos predadores de um sítio 00 e um vizinho 10 são comparados (coluna 1 da Fig 3.9a), verifica-se que, enquanto 00 recebe $5\beta/2$, 10 recebe $5/6$. Desse modo, quando $\beta < 1/3$, a estratégia 00 invade a população 10. Repetindo essa análise para as quatro primeiras colunas da Fig. 3.9a, obtemos: 10 invade 11 quando $\alpha < 1/2$, 11 invade 01 quando $\beta < 2/3$ e, finalmente, 01 invade 00 quando $\alpha < 1$. Essas são as interações representadas pelas linhas sólidas ao longo do perímetro do grafo da Fig. 3.9b. De fato, as combinações dessas flechas concordam com as regiões exibidas no diagrama de fases do campo médio, Fig. 3.1. Em particular, a região com $\alpha > 1/2$ e $1/3 < \beta < 2/3$ corresponde ao caso em que as quatro flechas estão orientadas em sentido horário, de modo que há dominância cíclica e a coexistência pode persistir. No caso das linhas diagonais, as interações são bem mais complexas, envolvendo as quatro estratégias a partir da interação de duas delas. Note que agora os *payoffs* não dependem apenas de α e β , mas também do número de vizinhos com cada estratégia. Assim, o grafo de interação varia de sítio para sítio, e se modifica ao longo do tempo, gerando o rico comportamento observado na região de coexistência do diagrama de fases, Fig. 3.6. De fato, é importante enfatizar que o grafo da Fig. 3.9b foi obtido para os valores $\beta = 0.4$ e $\alpha = 0.7$. Outros pontos, dentro da mesma região, exibem comportamentos similares, embora possam apresentar flechas invertidas e estratégias com papéis trocados, enquanto mantêm alguns ciclos intransitivos e uma coexistência estável [132]. Uma característica intrigante do diagrama de fases, Fig. 3.6, é a presença de regiões menores, ao redor da fase de coexistência, com fases que estão ausentes em campo médio. Esse comportamento pode ser melhor entendido, observando-se os padrões exibidos pelas configurações instantâneas na Fig. 3.8. Nesse caso, conforme α aumenta, para β fixo, o sistema se aproxima da fronteira entre a região de coexistência e a região 01, resultando em um aumento das densidades de 00 e 01 (lembrando que 01 invade 00, conforme se pode ver na Fig. 3.9b). Verifica-se então que, para um determinado valor de L , há um α para o qual esses domínios se tornam comparáveis a L . Tais efeitos de tamanho

finito parecem impulsionar a transição, de modo que a localização desse α apresenta uma forte dependência em L . Fenômenos análogos são observados quando o sistema se aproxima da fronteira da região de coexistência com outras fases, onde se verifica o aumento na densidade de uma dessas fases. Aqui, o ponto importante é que, conforme o sistema aumenta, aumenta também a região de coexistência, enquanto as demais fases diminuem. Se, no limite termodinâmico, essa tendência resulta ou não na completa ocupação da região em que $\alpha > 1/2$ e $1/3 < \beta <$ pela fase de coexistência, está além da nossa presente capacidade computacional.

Conclusões e Perspectivas

Neste trabalho, analisamos a competição cíclica em populações biológicas comparando duas abordagens distintas. Inicialmente introduzimos um modelo com interações intrinsecamente cíclicas, descritas por um grafo com quatro nodos (estratégias) cuja intransitividade é dependente dos parâmetros escolhidos (ver Fig. 2.1). A possibilidade de ajustar a intransitividade do sistema nos permitiu observar como a diversidade de estratégias na população é afetada por perturbações nos padrões cíclicos das interações, e assim investigar o papel dessas características na manutenção da coexistência em sistemas com competição. A segunda abordagem considerada consistiu em estudar um modelo de predador-presa, não cíclico, levando em conta comportamentos distintos de caça, para predadores, e de defesa, para presas. Nesse caso, procuramos identificar os mecanismos por trás da coexistência entre os comportamentos distintos de caça, e também de defesa, observados em algumas situações.

Além de elucidar e exemplificar situações reais mais complexas envolvendo padrões de interação cíclica, levar em conta os diferentes comportamentos de caça que surgem quando predadores tentam maximizar o seu ganho, assim como as diversas estratégias de defesa assumidas pelas presas, é fundamental para entender como pequenas comunidades de animais, espacialmente distribuídas, se organizam e às vezes são capazes de formar uma sociabilidade mais complexa [133–135]. Portanto, ao modelar esse tipo de comportamento é importante ir além de uma análise de campo médio, em que as estratégias estão completamente misturadas e o sistema é infinito.

Neste trabalho, estudamos uma versão estocástica finita [132] do modelo introduzido por Lett *et al.* [1], em que as interações de curto alcance entre predadores e presas são levadas em conta. Essa abordagem introduz correlações espaciais, as quais influenciam os comportamentos predatórios e defensivos dos predadores e presas, respectivamente. Duas estratégias, coletiva ou individual, são consideradas neste modelo, tanto para predadores durante o ataque, quanto para presas se defendendo. As vantagens e desvantagens de cada escolha são modeladas através de um conjunto de parâmetros. Destes, consideramos variações em apenas dois: como é reduzida a probabilidade p de predadores agrupados capturarem presas solitárias quando estas passam a se agrupar (αp), ou quando os predadores caçam isoladamente (βp). Ao longo deste trabalho, esse caso particular foi estudado detalhadamente no limite de uma alta viscosidade populacional, em que a dispersão das estratégias é um processo lento e limitado, uma vez que ele ocorre apenas através das regras de atualização, as quais envolvem a comparação dos *payoffs* de sítios vizinhos e cópia da estratégia mais bem sucedida.

Na versão binária estudada neste trabalho as estratégias de presas e predadores combinadas apresentam quatro estados possíveis. Em três destes estados ao menos uma das estratégias é coletiva (10,10 e 11), enquanto o estado restante, 00, apresenta apenas estratégias individuais. Os resultados obtidos a partir de extensas simulações na rede quadrada confirmam parte do diagrama de fases (Fig. 3.1). Mas mais importante do que isso, esses resultados revelam o mecanismo por trás da coexistência entre essas fases. Em particular, na fase de coexistência esse modelo é um exemplo de jogo assimétrico cujas estratégias combinadas apresentam dominância cíclica. Supondo, por exemplo, que a maior parte dos sítios esteja inicialmente populada pela combinação 10, os demais sítios formam pequenas populações das combinações restantes. Nesse caso, os sítios 00, esparsos pelo sistema, levam vantagem por não terem que compartilhar as presas capturadas, de modo que 00 invade 10. Para as presas, o agrupamento passa então a ser mais vantajoso, e 01 invade 00. Com estas

agrupadas, os predadores solitários preferem atacar coletivamente, uma vez que o número de presas capturadas (e) compensa a perda de eficiência do ataque solitário (β) e o compartilhamento da caça entre os n predadores do grupo ($e/n > \beta$). Assim, 01 é dominado por 11. Além disso, como o número de presas capturadas compensa a perda de eficiência (α) quando estas se encontram aglomeradas ($e\alpha > 1$), os predadores coletivos preferem atacar grupos de presas. Nesse caso, é mais vantajoso para as presas permanecerem isoladas e 10 invade 11. As estratégias 11, 01, 11 e 00 formam extensos domínios, cujas bordas se movem de acordo com o grafo de interação associado (Fig. 3.9b, por exemplo).

É importante destacar que, diferente do modelo discutido no capítulo 2, onde a estrutura cíclica faz parte das definições elementares, e o que está sendo investigado são os efeitos do ajuste da transitividade sobre a biodiversidade do sistema, no caso desse jogo assimétrico a intransitividade é emergente.

Além de explicar as variações nas estratégias predatórias e de defesa a partir de modelos simples de dominação cíclica, os resultados obtidos enfatizam a importância de, em sistemas finitos, investigar tanto os estados assintóticos, quanto o comportamento da dinâmica responsável por gerar esses estados. É importante notar que, para os casos abordados neste trabalho, não é possível separar a dinâmica dos fortes efeitos de tamanho finito observados nos estados assintóticos do modelo estocástico. Isso porque é a própria existência das órbitas, as quais se aproximam dos estados absorventes, que tornam o sistema propenso a ser absorvido por um destes estados durante uma flutuação. Note que esses resultados, para redes de tamanhos intermediários, são bastante relevantes, uma vez que populações reais de predadores e presas estão muito distantes do limite termodinâmico (populações infinitas). Um outro ponto pertinente é a diferença entre os resultados de campo médio e da versão espacial, demonstrando a importância de estudar um modelo, mesmo que simples, a partir de diferentes abordagens complementares. Em nossas simulações, a regra microscópica de atualização, Eq. (3.9), é aplicada a um sítio i , escolhido aleatoria-

mente (tanto x_i quanto y_i podem ou não ser atualizados). Verificamos, no entanto, que os resultados obtidos são essencialmente os mesmos quando não apenas i , mas também j (vizinho de i , escolhido aleatoriamente para a comparação de *payoffs*) pode mudar de estratégia [132]. Nesse contexto, seria interessante investigar o quão robustos são os resultados quando a Eq. (3.9) é substituída pela regra de Fermi (ver Ref. [31] para uma revisão das diversas dinâmicas possíveis).

Presas e predadores usualmente apresentam interações coordenadas envolvendo perseguição e fuga [136–141]. Tais interações os permite explorar e se beneficiar da formação de domínios. Assim, é interessante testar como as propriedades do modelo, em particular a região de coexistência, se alteram na presença de indivíduos com mobilidade [60]. Comportamentos de perseguição e fuga podem ser consideravelmente complexos, dependendo das capacidades físicas e cognitivas de cada indivíduo, e envolvem correlações espaço-temporais entre os seus deslocamentos e mudanças de velocidade [142]. Regras simples de movimento, caso não sejam aleatórias, tendem a gerar padrões repetitivos de comportamento, os quais podem ser explorados por outros indivíduos. Por outro lado, movimentos mais complexos e com maior variabilidade envolvem habilidades cognitivas mais avançadas. Assim, estudar padrões de movimento pode ajudar a determinar o quão importantes são essas habilidades cognitivas na formação de estratégias predatórias [88]. Além disso, esses padrões também são relevantes para a distribuição demográfica de predadores e presas. Isso porque, dependendo de quão aleatórios forem os movimentos [143], o embaralhamento das estratégias pode diminuir as correlações espaciais e destruir estruturas locais, alterando a organização espacial de predadores e presas [134].

Outras diversas extensões do modelo discutido no capítulo 3 são possíveis. Por simplicidade, neste trabalho assumimos que o tamanho de um grupo é constante e homogêneo ao longo da população. Essa característica pode, no entanto, ser considerada dinâmica, evoluindo juntamente com as demais associadas à coletividade. Nesse caso, é possível explorar as possibilidades que a versão espacial oferece e su-

por que o número de predadores em um grupo varia de região para região. Essas variações podem, por exemplo, estar associadas a uma distribuição desigual de recursos ou à variabilidade da espécie. Modificações como essa podem induzir um nível intermediário, ótimo, de coletividade predatória, o qual corresponde a uma estratégia mista [144–146], com ataques ora coletivos, ora solitários. Uma outra questão importante se refere ao modo como o tamanho do grupo de predadores é afetado pelo aumento das flutuações estocásticas no tamanho dos aglomerados de presas (e vive-versa). Embora o foco deste trabalho envolva apenas um caso binário e discreto, é possível considerar subsistemas (sítios, no caso da rede quadrada) com indivíduos suficientes para formar mais de um grupo, de modo que as variáveis locais (x_i e y_i) possam assumir uma série de valores permitidos, ou ainda serem contínuas. Adicionalmente, a dinâmica considerada aqui proíbe tanto o ressurgimento de estratégias extintas, quanto a vitória do jogador com o menor *payoff*. Remover essas restrições (através de uma espécie de ruído externo) pode ser uma maneira eficiente de levar em conta certos aspectos potencialmente importantes ao modelo. Nesse caso, seria interessante verificar o quão robustos são os resultados na presença desse tipo de ruído. Além disso, as interações de curto alcance não são capazes de sincronizar regiões distantes, na fase de coexistência do diagrama de fases. Em campo médio [1, 147], por outro lado, para essa mesma fase são previstas oscilações em torno de um ponto fixo neutramente estável. Portanto, introduzir uma fração de conexões de longo alcance pode permitir que essas oscilações sejam observadas também na versão espacial [64, 148]. Tanto a fração limite de conexões capaz de produzir essas oscilações, quanto a sua dependência com os parâmetros do modelo, assim como os demais pontos mencionados anteriormente, são ainda questões em aberto.

Referências Bibliográficas

- [1] C. Lett, P. Auger, J.-M. Gaillard, Continuous cycling of grouped vs. solitary strategy frequency in a predator-prey model, *Theor. Pop. Biol.* 65 (2004) 263–270.
- [2] A. Kelly, *Decision Making using Game Theory - An introduction for managers*, Cambridge University Press, 2003.
- [3] J. V. Neumann, Zur theorie der gesellschaftsspiele, *Mathematische Annalen* 100 (1928) 295–320.
- [4] J. Watson, *Strategy: An Introduction to Game Theory*, W. W. Norton & Company, 2002.
- [5] J. V. Neumann, Uber ein okonomisches gleichungssystem und eine verallgemeinerung des brouwerschen fixpunktsatzes, Menger, K. *Ergebnisse eines Mathematischen Seminars*, Vienna, 1937.
- [6] G. Morgenstern, A model of general economic equilibrium, *Review of Economic Studies* 13 (1) (1945) 1–9.
- [7] J. Ville, *Traite du Calcul des Probabilities et de ses Applications*, Vol. 4, Gauthier-Villars, Paris, 1938.
- [8] H. Weyl, *Contributions to the Theory of Games Vol.I*, *Annals of Mathematics Studies Number 24*, Vol. 1, Princeton University Press, Princeton, NJ, 1950.

- [9] B. O'Neill, Nonmetric test of the minimax theory of two-person zero-sum games, *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 84 (1987) 2106–2109.
- [10] R. J. Aumann, M. Maschler, Game theoretic analysis of a bankruptcy problem from the talmud, *J. Econ. Theory* 36 (1985) 195–213.
- [11] K. Devlin, *The Unfinished Game - Pascal, Fermat, and the Seventeenth-Century Letter that Made the World Modern*, Basic Books, A Member of the Perseus Books Group, New York, 2008.
- [12] E.W.Hobson, A. Love (Eds.), *Über eine Anwendung der Mengenlehre auf die Theorie des Schachspiel*, Vol. 2, *Proceedings of the Fifth International Congress of Mathematicians*, Cambridge, Cambridge University Press, Cambridge, 1913.
- [13] J. von Neumann, O. Morgenstern, *Theory of Games and Economic Behavior*, Princeton University Press, Princeton, NJ, 1944.
- [14] J. F. Nash, Equilibrium points in n -person games, *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 36 (1950) 48–49.
- [15] J. F. Nash, The bargaining problem, *Econometrica* 18 (1950) 155–162.
- [16] J. F. Nash, Non-cooperative games, *Ann. of Math.* 54 (1951) 286–295.
- [17] J. F. Nash, Two person cooperative games, *Econometrica* 21 (1953) 128–140.
- [18] R. Lewontin, Evolution and the theory of games, *J. Theor. Biol.* 1 (1961) 382–403.
- [19] M. Smith, G. Price, The logic of animal conflict, *Nature* 246 (1973) 15–18.
- [20] M. Smith, *Evolution and the Theory of Games*, Cambridge University Press, 1982.

- [21] R. Axelrod, W. Hamilton, The evolution of cooperation, *Science* 211 (1981) 1390–1396.
- [22] R. Axelrod, *The Evolution of Cooperation*, Basic Books, 1984.
- [23] G. E. Hutchinson, The paradox of the plankton, *Am. Nat.* XCV (882) (1961) 137–145.
- [24] G. Gause, *The Science of the Struggle for Existence: On the Foundations of Ecology*, Cambridge University Press, 1934.
- [25] A. Rescigno, The struggle for life: II. three competitors, *Bull. Math. Biophys.* 30 (1968) 291–298.
- [26] C. Hauert, S. D. Monte, J. Hofbauer, K. Sigmund, Volunteering as red queen mechanism for cooperation in public goods games, *Science* 296 (2002) 1129–1132.
- [27] G. Szabó, C. Hauert, Phase transitions and volunteering in spatial public goods games, *Phys. Rev. Lett.* 89 (2002b) 118101.
- [28] G. Szabó, C. Hauert, Evolutionary prisoner’s dilemma games with voluntary participation, *Phys. Rev. E.* 66 (2002a) 062903.
- [29] M. A. Nowak, S. Bonhoeffer, R. M. May, More spatial games, *Int. J. Bifurcat. Chaos* 4 (1994a) 33–56.
- [30] J. Hofbauer, K. Sigmund, *Evolutionary Games and Population Dynamics*, Cambridge University Press, Cambridge, 1998.
- [31] G. Szabó, G. Fath, Evolutionary games on graphs, *Phys. Rep.* 446 (2007) 97–216.
- [32] E. Frey, Evolutionary game theory: Theoretical concepts and applications to microbial communities, *Physica A* 389 (2010) 4265–4298.

- [33] A. Szolnoki, M. Mobilia, L.-L. Jiang, B. Szczesny, A. M. Rucklidge, M. Perc, Cyclic dominance in evolutionary games: a review, *J. Royal Soc. Int.* 11 (2014) 20140735.
- [34] D. Bazeia, B. F. de Oliveira, A. Szolnoki, Invasion-controlled pattern formation in a generalized multispecies predator-prey system, *Phys. Rev. E* 99 (2019) 052408.
- [35] 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.
- [36] 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.
- [37] 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.
- [38] P. Trosvik, K. Rudi, K. O. Strætkevorn, K. S. Jakobsen, T. Næs, N. C. Stenseth, Web of ecological interactions in an experimental gut microbiota, *Environ. Microb.* 12 (2010) 2677–2687.
- [39] J. R. Nahum, B. N. Harding, B. Kerr, Evolution of restraint in a structured rock-paper-scissors community, *Proc Natl. Acad. Sci.* 108 (2011) 10831–10838.
- [40] M. F. Weber, G. Poxleitner, E. Heibisch, E. Frey, M. Opitz, Chemical warfare and survival strategies in bacterial range expansions, *J. R. Soc. Interface* 11 (2014) 20140172.
- [41] L. W. Buss, J. B. C. Jackson, Competitive networks: Nontransitive competitive relationships in cryptic coral reef environments, *Am. Nat.* 113 (1979) 223–234.

- [42] A. S. Watt, Pattern and process in the plant community, *J. Ecol.* 35 (1947) 1–22.
- [43] T. E. Thórhallsdóttir, The dynamics of five grasses and white clover in a simulated mosaic sward, *J. Ecol.* 78 (1990) 909–923.
- [44] 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.
- [45] B. Sinervo, C. Lively, The rock-paper-scissors game and the evolution of alternative male strategies, *Nature* 380 (1996) 240–243.
- [46] C. Guill, B. Drossel, W. Just, E. Carmack, A three-species model explaining cyclic dominance of Pacific salmon, *J. Theor. Biol.* 276 (2011) 16–21.
- [47] O. Gilg, I. Hanski, B. Sittler, Cyclic dynamics in a simple vertebrate predator-prey community, *Science* 302 (2003) 866–868. doi:10.1126/science.1087509.
- [48] C. Hauert, G. Szabó, Game theory and physics, *Am. J. Phys.* 73 (2005) 405.
- [49] M. Perc, J. J. Jordan, D. G. Rand, Z. Wang, S. Boccaletti, A. Szolnoki, Statistical physics of human cooperation, *Phys. Rep.* 687 (2017) 1–51.
- [50] J. Miękisz, Statistical mechanics of spatial evolutionary games, *J. Phys. A: Math. Gen.* 37 (2004) 9891–9906.
- [51] C. Castellano, S. Fortunato, V. Loreto, Statistical physics of social dynamics, *Rev. Mod. Phys* 81 (2009) 591.
- [52] T. Reichenbach, M. Mobilia, E. Frey, Coexistence versus extinction in the stochastic cyclic Lotka-Volterra model, *Phys. Rev. E* 74 (2006) 051907.

- [53] 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 (2011) 58003.
- [54] 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.
- [55] M. Ifti, B. Bergersen, Survival and extinction in cyclic and neutral three-species systems, *Eur. Phys. J. E* 10 (2003) 241–248.
- [56] 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.
- [57] A. Szolnoki, M. Mobilia, L.-L. Jiang, B. Szczesny, A. M. Rucklidge, M. Perc, Cyclic dominance in evolutionary games: a review, *J. R. Soc. Interface* 11 (2014) 20140735.
- [58] M. Ifti, B. Bergersen, Survival and extinction in cyclic and neutral three-species systems, *The European Physical Journal E* 10 (2003) 241–248.
- [59] C. H. Durney, S. O. Case, , M. Pleimling, R. K. P. Zia, Stochastic evolution of four species in cyclic competition, *J. Stat. Mech.* 2012 (2012) P06014.
- [60] T. Reichenbach, M. Mobilia, E. Frey, Mobility promotes and jeopardizes biodiversity in rock-paper-scissors games, *Nature* 448 (2007) 1046–1049.
- [61] G. Szabó, A. Szolnoki, R. Izsák, Rock-scissors-paper game on regular small-world networks, *J. Phys. A: Math. Gen.* 37 (7) (2004) 2599.
- [62] A. Szolnoki, G. Szabó, Phase transitions for rock-scissors-paper game on different networks, *Phys. Rev. E* 70 (2004) 037102.

- [63] A. F. Lütz, S. Risau-Gusman, J. J. Arenzon, Intransitivity and coexistence in four species cyclic games, *J. Theor. Biol.* 317 (2013) 286–292.
- [64] C. Rulquin, , J. J. Arenzon, Globally synchronized oscillations in complex cyclic games, *Phys. Rev. E.* 89 (2014) 032133.
- [65] K. Tainaka, Stationary pattern of vortices or strings in biological systems: Lattice version of the Lotka-Volterra model, *Phys. Rev. Lett.* 63 (1989) 2688.
- [66] G. Szabó, G. A. Sznaider, Phase transition and selection in a four-species cyclic predator-prey model, *Phys. Rev. E* 69 (2004) 031911.
- [67] A. Roman, D. Dasgupta, M. Pleimling, Interplay between partnership formation and competition in generalized may-leonard games, *Phys. Rev. E* 87 (2013) 032148.
- [68] G.-Y. Zhang, Y. Chen, W.-K. Qi, S.-M. Qing, Four-state rock-paper-scissors games in constrained newman-watts networks, *Phys. Rev. E* 79 (2009) 062901.
- [69] M. Mobilia, A. M. Rucklidge, B. Szczesny, The influence of mobility rate on spiral waves in spatial rock-paper-scissors games, *Games* 7 (2016) 24.
- [70] M. Adamson, A. Morozov, Revising the role of species mobility in maintaining biodiversity in communities with cyclic competition, *Bull. Math. Biophys.* 74 (2012) 2004–2031.
- [71] S. Venkat, M. Pleimling, Mobility and asymmetry effects in one-dimensional rock-paper-scissors games, *Phys. Rev. E* 81 (2010) 021917.
- [72] 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).
- [73] B. Szczesny, M. Mobilia, A. M. Rucklidge, Characterization of spiraling patterns in spatial rock-paper-scissors games, *Phys. Rev. E* 90 (2014) 032704.

- [74] M. Mobilia, Oscillatory dynamics in rock–paper–scissors games with mutations, *J. Theor. Biol.* 264 (2010) 1–10.
- [75] B. Sinervo, D. B. Miles, A. Frankino, M. Klukowsk, D. F. DeNardo, Testosterone, endurance, and darwinian fitness: Natural and sexual selection on the physiological bases of alternative male behaviors in side-blotched lizards, *Horm. Behav.* 38 (2000) 222.
- [76] G. Szabó, Competing associations in six-species predator-prey models, *J. Phys. A: Math. Gen.* 38 (2005) 6689–6702.
- [77] 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.
- [78] Y. Li, L. Dong, G. Yang, The elimination of hierarchy in a completely cyclic competition system, *Physica A* 391 (2012) 125–131.
- [79] J. Park, Y. Do, B. Jang, Y.-C. Lai, Emergence of unusual coexistence states in cyclic game systems, *Sci. Rep.* 7 (2017) 7465.
- [80] L. Frachebourg, P. L. Krapivsky, E. Ben-Naim, Spatial organization in cyclic Lotka-Volterra systems, *Phys. Rev. E* 54 (1996) 6186–6200.
- [81] K. Kobayashi, K. Tainaka, Critical phenomena in cyclic ecosystems: Parity law and selfstructuring extinction pattern, *J. Phys. Soc. Jpn.* 66 (1997) 38.
- [82] 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.
- [83] A. Roman, D. Konrad, M. Pleimling, Cyclic competition of four species: domains and interfaces, *J. Stat. Mech.* (2012) P07014.

- [84] G. Szabó, T. Czárán, Defensive alliances in spatial models of cyclical population interactions, *Phys. Rev. E* 64 (2001) 042902.
- [85] M. Perc, A. Szolnoki, G. Szabó, Cyclical interactions with alliance-specific heterogeneous invasion rates, *Phys. Rev. E* 75 (2007) 052102.
- [86] R. A. Laird, B. S. Schamp, Does local competition increase the coexistence of species in intransitive networks?, *Ecology* 89 (2008) 237–247.
- [87] B. Szczesny, M. Mobilia, A. M. Rucklidge, When does cyclic dominance lead to stable spiral waves?, *EPL* 102 (2013) 28012.
- [88] I. Bailey, J. P. Myatt, A. M. Wilson, Group hunting within the carnivora: physiological, cognitive and environmental influences on strategy and cooperation, *Behav. Ecol. Sociobiol.* 67 (2013) 1–17.
- [89] R. G. Heinsohn, C. Packer, Complex cooperative strategies in group-territorial Africa lions, *Science* 269 (1995) 1260–1262.
- [90] S. Legge, Cooperative lions escape the prisoner’s dilemma, *Tree* 11 (1996) 2–3.
- [91] P. E. Stander, Cooperative hunting in lions: the role of the individual, *Behav. Ecol. Sociobiol.* 29 (1992) 445–454.
- [92] J. D. Yeakel, B. D. Patterson, K. Fox-Dobbs, M. M. Okumura, T. E. Cerling, J. W. Moore, P. L. Koch, N. J. Dominy, Cooperation and individuality among man-eating lions, *Proc. Nat. Acad. Sci.* 106 (2009) 19040–19043.
- [93] J. C. Bednarz, Cooperative hunting in Harris’ hawks, *Science* 239 (1988) 1525–1527.
- [94] V. Dinets, Apparent coordination and collaboration in cooperatively hunting crocodylians, *Eth. Ecol. Evol.* 27 (2015) 244.

- [95] W. Nentwig, Social spiders catch larger prey: a study of *Anelosimus eximius* (Araneae: Theridiidae), *Behav. Ecol. Sociobiol.* 17 (1985) 79–85.
- [96] G. Vakanas, B. Krafft, Coordination of behavioral sequences between individuals during prey capture in a social spider, *Anelosimus eximius*, *J. Insect Behav.* 14 (2001) 777–798.
- [97] A. Dejean, C. Leroy, B. Corbara, O. Roux, R. Céréghino, J. Orivel, R. Boulay, Arboreal ants use the “velcro principle” to capture very large prey, *PLoS ONE* 5 (2010) 1–7.
- [98] F. G. Daura-Jorge, M. Cantor, S. N. Ingram, D. Lusseau, P. C. Simões-Lopes, The structure of a bottlenose dolphin society is coupled to a unique foraging cooperation with artisanal fishermen, *Biol. Lett.* 8 (2012) 702–705.
- [99] K. Pryor, J. Lindbergh, S. Lindbergh, R. Milano, A dolphin-human fishing cooperative in Brazil, *Marine Mammal Science* 6 (1990) 77–82.
- [100] H. A. Isack, H.-U. Reyer, Honeyguides and honey gatherers: Interspecific communication in a symbiotic relationship, *Science* 243 (1989) 1343–1346.
- [101] C. N. Spottiswoode, K. S. Begg, C. M. Begg, Reciprocal signaling in honeyguide-human mutualism, *Science* 353 (2016) 387.
- [102] S. C. Minta, K. A. Minta, D. F. Lott, Hunting associations between badgers (*Taxidea taxus*) and coyotes (*Canis latrans*), *J. Mammal.* 73 (1992) 814–820.
- [103] R. Bshary, A. Hohner, K. Ait-el Djoudi, H. Fricke, Interspecific communicative and coordinated hunting between groupers and giant moray eels in the Red Sea, *PLoS Biology* 4 (2006) e431.
- [104] S. Creel, N. M. Creel, Communal hunting and pack size in african wild dogs, *Lycaon pictus*, *Anim. Behav.* 50 (1995) 1325–1339.

- [105] G. Malan, Solitary and social hunting in pale chanting goshawk (*Melierax canorus*) families: why use both strategies?, *J. Raptor Res.* 32 (1998) 195–201.
- [106] H. J. Brockmann, C. J. Barnard, Kleptoparasitism in birds, *Anim. Behav.* 27 (1979) 487–514.
- [107] J. A. Vucetich, R. O. Peterson, T. A. Waite, Raven scavenging favours group foraging in wolves, *Anim. Behav.* 67 (2004) 1117–1126.
- [108] T. Pitcher, A. Magurran, I. Winfield, Fish in larger shoals find food faster, *Behav. Ecol. Sociobiol.* 10 (1982) 149–151.
- [109] B. G. Galef Jr., L. A. Giraldeau, Social influences on foraging in vertebrates: causal mechanisms and adaptive functions, *Anim. Behav.* 61 (2001) 3–15.
- [110] J. Garay, Cooperation in defence against a predator, *J. Theor. Biol.* 257 (2009) 45–51.
- [111] G. Beauchamp, What is the magnitude of the group-size effect on vigilance?, *Behavioral Ecology* 19 (2008) 1361–1368.
- [112] O. Pays, P.-C. Renaud, P. Loisel, M. Petit, J.-F. Gerard, P. J. Jarman, Prey synchronize their vigilant behaviour with other group members, *Proc. R. Soc. Lond. B* 274 (2007) 1287–1291.
- [113] H. R. Pulliam, On the advantages of flocking, *J. Theor. Biol.* 38 (1973) 419 – 422.
- [114] W. Hamilton, Geometry for the selfish herd, *J. Theor. Biol.* 31 (1971) 295–311.
- [115] C. C. Ioannou, V. Guttal, I. D. Couzin, Predatory fish select for coordinated collective motion in virtual prey, *Science* 337 (2012) 1212–1215.

- [116] W. Cresswell, J. L. Quinn, Attack frequency, attack success and choice of prey group size for two predators with contrasting hunting strategies, *Anim. Behav.* 80 (2010) 643 – 648.
- [117] L.-A. Giraldeau, The stable group and the determinants of foraging group size, in: C. N. Slobodchikoff (Ed.), *The Ecology of Social Behavior*, Academic Press, 1988, pp. 33–53.
- [118] D. A. Ritz, Costs and benefits as a function of group size: experiments on a swarming mysid, *Paramesopodopsis rufa* fenton, in: J. K. Parrish, W. M. Hamner (Eds.), *Animal Groups in Three Dimensions*, Cambridge University Press, 1997, pp. 194–206.
- [119] L. Conradt, C. List, Group decisions in humans and animals: a survey, *Phil. Trans. R. Soc. B* 364 (2009) 719–742.
- [120] I. Couzin, Collective cognition in animal groups, *Trends Cogn. Sci.* 13 (2009) 36–43.
- [121] M. Barbier, J. R. Watson, The spatial dynamics of predators and the benefits and costs of sharing information, *PLoS Comput. Biol.* 12 (2016) e1005147.
- [122] D. J. van der Post, D. Semmann, Patch depletion, niche structuring and the evolution of co-operative foraging, *BMC Evolutionary Biology* 11 (2011) 335.
- [123] C. Packer, L. Rutan, The evolution of cooperative hunting, *Am. Nat.* 132 (1988) 159–198.
- [124] R. Mchich, P. Auger, C. Lett, Effects of aggregative and solitary individual behaviors on the dynamics of predator-prey game models, *Ecol. Model.* 197 (2006) 281.
- [125] M. E. Gilpin, Limit cycles in competition communities, *Am. Nat.* 109 (1975) 51–60.

- [126] R. M. May, W. J. Leonard, Nonlinear aspects of competition between three species, *SIAM J. Appl. Math.* 29 (1975) 243–253.
- [127] A. F. Lütz, Intransitividade e coexistência em jogos de dominância cíclica, Master’s thesis, UFRGS (2015).
- [128] L. H. A. Monteiro, *Sistemas Dinâmicos*, editora livraria da física, 2006.
- [129] T. Antal, I. Scheuring, Fixation of strategies for an evolutionary game in finite populations, *Bull. Math. Biol.* 68 (2006) 1923–1944.
- [130] J. Cremer, T. Reichenbach, E. Frey., The edge of neutral evolution in social dilemmas, *New J. Phys.* 11 (2009) 093029.
- [131] A. Cazaubiel, A. F. Lütz, J. J. Arenzon, Collective strategies and cyclic dominance in asymmetric predator-prey spatial games, *J. Theor. Biol.* 430 (2017) 45–52.
- [132] A. F. Lütz, A. Cazaubiel, J. J. Arenzon, Cyclic competition and percolation in grouping predator-prey populations, *Games* 10 (2017) 8.
- [133] J. E. Herbert-Read, P. Romanczuk, S. Krause, D. Strömbom, P. Couillaud, P. Domenici, R. H. J. M. Kurvers, S. Marras, J. F. Steffensen, A. D. M. Wilson, J. Krause, Proto-cooperation: Group hunting sailfish improve hunting success by alternating attacks on grouping prey, *Proc. R. Soc. B* 283 (2016) 20161671.
- [134] J. R. Potts, M. A. Lewis, How do animal territories form and change? Lessons from 20 years of mechanistic modelling, *Proc. R. Soc. Lond. B* 281 (2014) 20140231.
- [135] M. van Veelen, J. García, L. Avilés, It takes grouping and cooperation to get sociality, *J. Theor. Biol.* 264 (2010) 1240–1253.

- [136] L. Angelani, Collective predation and escape strategies, *Phys. Rev. Lett.* 109 (2012) 118104.
- [137] E. A. Codling, M. J. Plank, S. Benhamou, Random walk models in biology, *J. R. Soc. Interface* 5 (2008) 813–834.
- [138] L. Giuggioli, F. Bartumeus, Animal movement, search strategies and behavioural ecology: a cross-disciplinary way forward, *J. Anim. Ecol.* 79 (2010) 906–909.
- [139] P. L. Krapivsky, S. Redner, Kinetics of a diffusive capture process: Lamb besieged by a pride of lions, *J. Phys. A: Math. Gen.* 29 (1996) 5347–5357.
- [140] P. J. Nahin, *Chases and Escapes: The Mathematics of Pursuit and Evasion*, Princeton University Press, 2007.
- [141] E. P. Raposo, F. Bartumeus, M. G. E. da Luz, P. J. Ribeiro-Neto, T. A. Souza, G. M. Viswanathan, How landscape heterogeneity frames optimal diffusivity in searching processes, *PLoS Comp. Biol.* 7 (2011) e1002233.
- [142] T. Vicsek, A. Zafeiris, Collective motion, *Phys. Rep.* 517 (2012) 71–140.
- [143] M. H. Vainstein, A. T. C. Silva, J. J. Arenzon, Does mobility decrease cooperation?, *J. Theor. Biol.* 244 (2007) 722–728.
- [144] K. Bhattacharya¹, T. Vicsek, Collective foraging in heterogeneous landscapes, *J. R. Soc. Interface* 11 (2014) 20140674.
- [145] K. Bhattacharya¹, T. Vicsek, To join or not to join: collective foraging strategies, *J. Phys.: Conf. Series* 638 (2015) 012015.
- [146] S. J. Schreiber, T. P. Killingback, Spatial heterogeneity promotes coexistence of rock-paper-scissors metacommunities, *Theor. Pop. Biol.* 86 (2013) 1–11.

- [147] J. E. Satulovsky, T. Tomé, Stochastic lattice gas model for a predator-prey system, *Phys. Rev. E.* 49 (1994) 5073.
- [148] G. Abramson, M. Kuperman, Social games in a social network, *Phys. Rev. E* 63 (2001) 030901.