

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE FÍSICA
GRADUAÇÃO EM BACHARELADO EM FÍSICA

Competição e Coexistência em Populações Biológicas

Alessandra Friedrich Lütz

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao curso de Bacharelado em Física, do Instituto de Física, da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como um dos pré-requisitos para a obtenção do grau de Bacharel em Física.

Orientador: Prof. Dr. Jeferson J. Arenzon

Porto Alegre

2011

Sumário

Resumo	ii
Abstract	iii
1 Introdução	1
1.1 $n = 4$ Estratégias	4
2 Campo Médio	7
2.1 Sistema \mathcal{G}_0	9
2.2 Sistema \mathcal{G}_1	12
2.3 Sistema \mathcal{G}_2	14
3 Simulações	18
3.1 Sistema \mathcal{G}_0	19
3.2 Sistema \mathcal{G}_1	21
3.3 Sistema \mathcal{G}_2	23
4 Conclusões	27
A Análise das Estabilidades dos Pontos Fixos	29
A.1 Sistema \mathcal{G}_0	30
A.2 Sistema \mathcal{G}_1	31
A.3 Sistema \mathcal{G}_2	32

Resumo

Compreender as redes de interações entre diferentes espécies, assim como seu papel em prever o destino dessas espécies, é uma importante questão na busca por melhor entender, manejar e proteger populações. Diversos modelos simplificados, partindo de apenas $n = 2$ espécies, foram propostos e amplamente estudados nas últimas décadas. Exemplos clássicos são o sistema predador-presa de Lotka-Volterra ($n = 2$) e o sistema cíclico Pedra-Papel-Tesoura ($n = 3$). Modelos com $n \geq 4$, por outro lado, foram bem menos estudados. Neste trabalho, retomamos o modelo com $n = 4$ e o estudamos tanto através de uma aproximação de campo médio quanto com o uso de simulações, em que os indivíduos interagem em uma rede quadrada. Os sistemas com $n = 4$, estudados, podem apresentar coexistência entre 3 ou 4 espécies, dependendo dos parâmetros do grafo de interações, ou ainda cair em um estado extremo de extinção, em que apenas uma espécie sobrevive. Comparamos, também, as abordagens de campo médio e simulações de rede, a fim de entender quando as correlações espaciais são essenciais ou, por outro lado, quando a aproximação de campo médio é suficiente para entender o comportamento do sistema.

Abstract

Understanding the web of interactions between different species and its role on predicting the fate of those groups is an important issue to help understand, manage and protect populations. Several simplified models, starting from only $n = 2$ interacting species, have been introduced and extensively studied in the last decades. Classic examples are the Lotka-Volterra predator-prey ($n = 2$) and the cyclic Rock-Paper-Scissors ($n = 3$) systems. On the other hand, models with $n \geq 4$ are far less studied. In this work we revisit the $n = 4$ model and study it both within the mean field framework and through simulations, placing the individuals on a regular square lattice. Depending on the parameters of the interaction graph, the system may present coexistence between 3 or 4 species or be lead to an extreme extinction state in which only a single species remains. We compare both approaches, trying to understand when spatial correlations are essential to understand the observed behavior or, on the other hand, the mean field approximation is enough.

Capítulo 1

Introdução

As interações entre populações biológicas, por meio de seus indivíduos, estão intimamente relacionadas à biodiversidade. Embora muitas dessas interações sejam benéficas para ambas as partes (como é o caso das relações de mutualismo) há também aquelas em que o benefício de uma é prejudicial à outra (como é o caso das relações competitivas e de parasitismo [1]). O primeiro caso tende a favorecer a biodiversidade, enquanto o último é muitas vezes responsável por extinções. Apesar disso, interações competitivas e do tipo predador-presa são bem frequentes na natureza, indicando que também para esses casos devem haver mecanismos reponsáveis pela manutenção da biodiversidade.

Para sistemas de apenas duas espécies, os modelos do tipo predador-presa mais básicos são chamados de Lotka-Volterra [1] [2], e consistem na descrição da evolução desses sistemas através de um conjunto de equações diferenciais. Assim, em sua versão mais simples, considera-se que a única fonte de alimentos disponível para a espécie predadora é a população de presas, cujos recursos são ilimitados. Esse conjunto de equações, que não leva em conta a competição entre indivíduos da mesma espécie, é

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x(a - by) \\ \dot{y} &= y(-c + dx),\end{aligned}\tag{1.1}$$

A variação temporal da densidade de presas, \dot{x} , decresce linearmente com a densidade de predadores, y , cuja variação temporal cresce com x . Além disso, como os recursos para as presas são ilimitados, na ausência de predadores, x cresce a uma taxa a . Por outro lado, quando $x = 0$, y decresce a uma taxa c , pois essa espécie não possui outras fontes de alimentos. Se levarmos em conta, ainda, a competição entre indivíduos da

mesma espécie, um termo é adicionado à cada uma das equações:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x(a - by - ex) \\ \dot{y} &= y(-c + dx - fy).\end{aligned}\tag{1.2}$$

De modo geral, as equações de Lotka-Volterra têm a seguinte forma:

$$\dot{y}_i = y_i \left(r_i + \sum_{j=1}^n b_{ij} y_j \right) \quad i = 1, \dots, n\tag{1.3}$$

onde n é o número de espécies interagentes, r_i é a taxa de crescimento de y_i e b_{ij} é o parâmetro de interação entre y_i e y_j . A partir dessas equações, muitos modelos têm sido derivados, chamados de modelos do tipo Lotka-Volterra, em que são consideradas nas equações uma série de outras características dos sistemas estudados.

Além desses modelos ecológicos, a Teoria dos Jogos é uma excelente ferramenta no estudo de interações entre populações biológicas. Essa abordagem consiste basicamente em representar as escolhas dos indivíduos (ou as espécies) por estratégias e os seus ganhos ou perdas devido às interações por números, chamados *payoffs*. As interações, que consistem na comparação das estratégias dos indivíduos (jogadores ou agentes) e posterior atualização dos *payoffs*, são então chamadas de jogos. A Teoria de Jogos, desenvolvida inicialmente por John von Neumann [3] nos anos 40, foi aplicada nos anos 70 por John Maynard Smith à biologia [4], sendo então chamada de Teoria dos Jogos Evolutivos, na qual considera-se que o sucesso de cada estratégia depende não apenas das outras estratégias, mas também da frequência de cada uma delas, sendo os *payoffs* interpretados como uma medida da sua adaptação (*fitness*¹). A dinâmica desses sistemas, se as correlações espaciais entre os indivíduos são desconsideradas, pode então ser descrita pela chamada equação do Replicador [5],

$$\dot{x}_i = x_i(f_i - \phi),\tag{1.4}$$

a qual considera que a evolução da densidade x_i da espécie i é proporcional à diferença entre o seu *fitness*, f_i , e o *fitness* médio da população, ϕ . Assim, quanto maior for o valor de f_i em relação a ϕ , maior será o crescimento de x_i . Da mesma forma, quanto mais negativa for a diferença $f_i - \phi$, mais rapidamente x_i decrescerá. A determinação dos valores de *fitness* é feita através da chamada matriz de *payoffs*, \mathbf{A} . Cada elemento dessa matriz, a_{ij} , representa o *payoff* recebido por uma espécie i , ao interagir com uma espécie j . O *fitness* de i e a média sobre toda a população

¹O *fitness*, em modelos ecológicos, está associado à capacidade de reprodução de uma população: populações com maior capacidade de reprodução têm um *fitness* maior.

são então dados, respectivamente, por:

$$f_i = \sum_{j=1}^n a_{ij} x_j \quad (1.5)$$

$$\phi = \sum_{i=1}^n x_i f_i. \quad (1.6)$$

Pode-se mostrar que as equações de Lotka-Volterra e do Replicador são equivalentes, e portanto, igualmente válidas [5].

Para o caso particular em que $n = 3$, existem dois possíveis padrões de dominância, representados na figura 1.1: 1) sistemas hierárquicos, em que uma das três estratégias é predadora das demais e 2) sistemas de dominância cíclica, em que todas as estratégias possuem um único predador e uma única presa. O segundo caso, conhecido como Pedra-Papel-Tesoura (PPT), possui várias realizações em sistemas biológicos, como por exemplo entre os lagartos da espécie *Uta stansburiana* [6] e alguns tipos de bactéria [7]. Devido a isso, muitos trabalhos foram realizados a fim investigar esses sistemas. Descobriu-se, por exemplo, que as probabilidades de extinção/sobrevivência podem depender do tamanho do sistema [8], e também da mobilidade dos indivíduos [9].

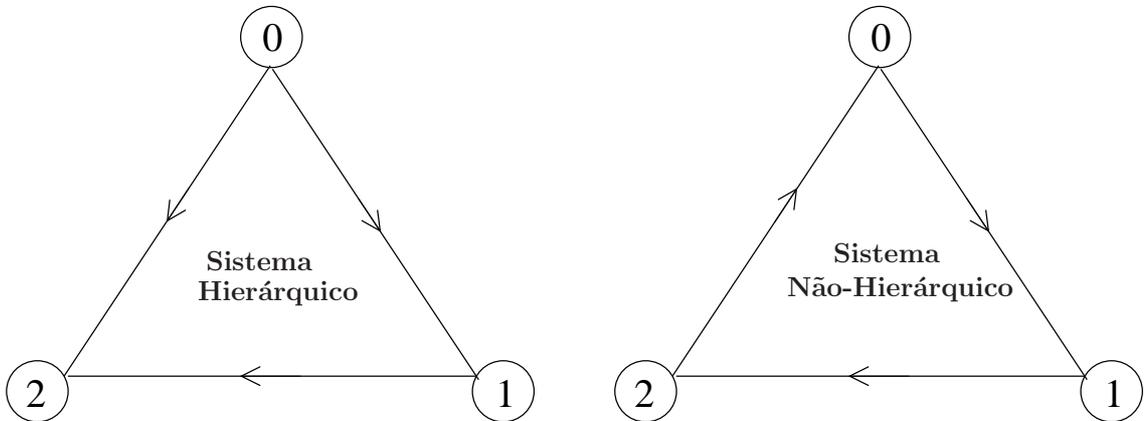


Figura 1.1: Grafos de interação para $n = 3$ espécies (ou estratégias). As flechas indicam o sentido das invasões, *i.e.*, predador-presa. A figura da esquerda representa um caso perfeitamente hierárquico, no qual a espécie 0 domina as outras duas. No caso da figura da direita não há dominação e o sistema é cíclico.

1.1 $n = 4$ Estratégias

Utilizando os padrões de interação cíclica mencionados no capítulo anterior, é possível generalizar o PPT para modelos com quatro estratégias. Para esses sistemas, uma interação consistirá na comparação das estratégias e posterior substituição da mais fraca pela mais forte, mas aqui introduzimos uma probabilidade para esta invasão, chamada de parâmetro de interação. Vamos considerar grafos completos de interação (ver figura 1.2) onde, como n é par, o número de predadores de cada estratégia é diferente do número de presas, a menos que algum parâmetro de interação seja nulo (pares neutros). Devido a essa diferença, é possível ordená-las de acordo com a proporção entre presas e predadores: quanto maior o número de presas em relação ao número de predadores, de uma espécie, mais forte ela é globalmente. Sistemas como esse, em que é possível ordenar as estratégias desde as mais fracas até as mais fortes, são chamados *transitivos*. Em tais sistemas a competição tende a eliminar a diversidade. [10] [11] [12]

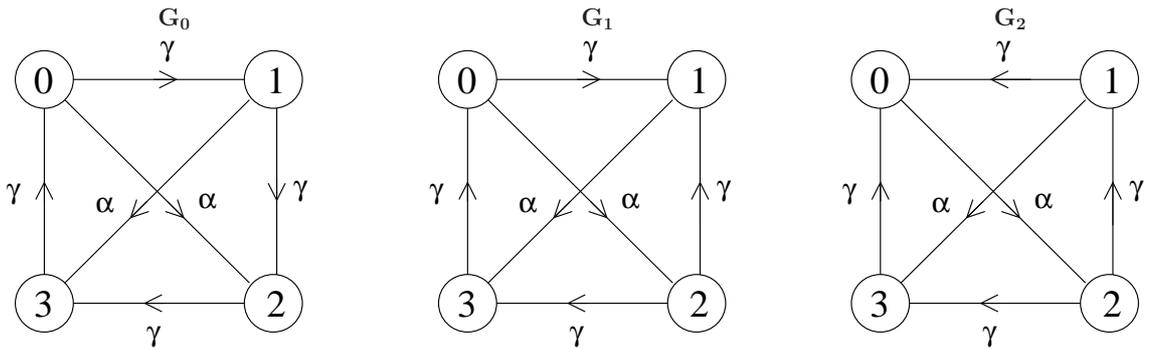


Figura 1.2: Grafos de interação para $n = 4$. Os grafos \mathbf{G}_1 e \mathbf{G}_2 foram obtidos a partir da inversão de uma e duas flechas, respectivamente.

Para o modelo de quatro estratégias há duas possíveis escolhas para o número de predadores e presas de cada espécie, quando são consideradas todas as conexões possíveis: 1) a espécie globalmente mais forte possui três presas e nenhum predador, a segunda mais forte possui duas presas e um predador, a terceira possui uma presa e dois predadores, e a última possui três predadores e nenhuma presa; 2) duas das quatro espécies possuem duas presas e um predador, enquanto as duas restantes possuem uma presa e dois predadores, cada. A primeira opção gera um sistema completamente transitivo. Para o sistema gerado pela segunda, no entanto, a transitividade é mais baixa, pois não há uma espécie globalmente mais forte, sendo a ordenação feita por pares. Optamos por estudar apenas sistemas do segundo tipo, os quais são

bastante interessantes por serem intermediários entre sistemas completamente transitivos e sistemas completamente intransitivos. Além disso, a transitividade pode ser ajustada mudando-se as probabilidades com que as espécies perdem e ganham de seus predadores e presas. Para isso, consideramos dois parâmetros de interação, α e γ , conforme pode-se ver nos grafos de interação da figura 1.2. Os dois últimos grafos, \mathbf{G}_1 e \mathbf{G}_2 , representam todos os sistemas possíveis (e não equivalentes), do segundo tipo, que podem ser obtidos a partir do primeiro grafo, através da inversão do sentido de uma ou mais flechas.

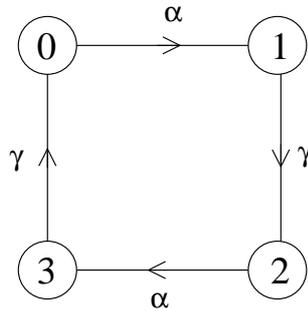


Figura 1.3: Grafo de interação em que duas conexões não cruzadas de \mathbf{G}_0 são desconsideradas.

Uma outra possibilidade consiste em desconsiderar uma ou duas das conexões no grafo \mathbf{G}_0 . Pode-se, por exemplo, eliminar uma ou duas das interações cruzadas. Modelos deste tipo são discutidos em [13,14]. Ao invés disso, porém, os grafos \mathbf{G}_1 e \mathbf{G}_2 podem ser rearranjados de modo que suas flechas tenham o mesmo sentido das flechas em \mathbf{G}_0 , e em seguida eliminar-se as conexões cruzadas. O grafo resultante possui dois parâmetros de interação, conforme pode-se ver na figura 1.3. Alguns modelos deste tipo são discutidos em [15,16]. Quando todos os parâmetros de interação são iguais [13,14], não há hierarquia entre as espécies, sendo esse sistema bastante semelhante ao PPT. A diferença, porém, é que para $n = 4$ espécies, surgem as chamadas alianças (em modelos de rede): as espécies neutras entre si (0 e 2, e 1 e 3) tendem a formar aglomerados, os quais servem de proteção contra predadores externos. Alianças como essas são também verificadas em sistemas cujo grafo apresenta dois parâmetros de interação diferentes [15], fig. 1.3. Neste caso, porém, duas das quatro espécies são extintas, dependendo da diferença entre os parâmetros de interação. Essas extinções são também previstas pelas equações de campo médio [16], para as quais é possível definir-se um parâmetro $\lambda = \alpha^2 - \gamma^2$, cujo sinal indica quais as espécies irão desaparecer: quando $\lambda < 0$ as espécies 0 e 2 são extintas, enquanto para $\lambda > 0$, 1 e 3 é que desaparecem.

Neste trabalho investigamos sistemas com quatro estratégias considerando todas as possíveis conexões nos grafos de interação. A descrição das abordagens utilizadas no estudo destes sistemas é feita nos próximos capítulos. Primeiramente abordamos o sistema a partir de uma aproximação de campo médio, análoga à equação do replicador, no capítulo 2. Em seguida, no capítulo 3, estudamos o sistema através de simulações numéricas em uma rede regular. Os principais resultados são então resumidamente discutidos no capítulo 4, onde também apresentamos nossas conclusões.

Capítulo 2

Campo Médio

O primeiro passo para estudar analiticamente esses modelos, chamado de aproximação de campo médio, consiste em desconsiderar a estrutura espacial, eliminando assim as correlações devidas às interações locais (ver capítulo 3). Ao invés disso, considera-se que cada sítio possa interagir com qualquer outro, com a mesma probabilidade, ou seja, independentemente da distância. Nesse caso, a evolução temporal das densidades globais dependerá apenas dessas densidades e dos parâmetros de interação (α e γ).

Uma vez que consideramos que a soma das densidades é constante, o único mecanismo responsável pelas variações de densidade consiste no encontro e interação entre indivíduos de espécies diferentes. Para cada um destes encontros, a densidade da espécie predadora aumenta com probabilidade α ou γ (de acordo com o grafo de interação do sistema). Este aumento ocorre às custas da diminuição da densidade da espécie adversária. Considerando então, como exemplo o caso da espécie 0 pertencente ao sistema representado pelo grafo \mathbf{G}_0 (figura 1.2), podemos escrever a variação média de sua densidade em um intervalo de tempo Δt da seguinte maneira:

$$\Delta\rho_0 = \rho_0(\gamma\rho_1 + \alpha\rho_2 - \gamma\rho_3)\Delta t.$$

Quando Δt for suficientemente pequeno, podemos escrever:

$$\frac{\partial\rho_0}{\partial t} = \rho_0(\gamma\rho_1 + \alpha\rho_2 - \gamma\rho_3).$$

Através desse procedimento obtemos também as equações para as variações temporais das demais densidades. A evolução do sistema \mathbf{G}_0 é então descrita pelo conjunto

de equações diferenciais não lineares:

$$\begin{aligned}\frac{\partial \rho_0}{\partial t} &= \rho_0(\gamma\rho_1 + \alpha\rho_2 - \gamma\rho_3) \\ \frac{\partial \rho_1}{\partial t} &= \rho_1(\gamma\rho_2 + \alpha\rho_3 - \gamma\rho_0) \\ \frac{\partial \rho_2}{\partial t} &= \rho_2(\gamma\rho_3 - \alpha\rho_0 - \gamma\rho_1) \\ \frac{\partial \rho_3}{\partial t} &= \rho_3(\gamma\rho_0 - \alpha\rho_1 - \gamma\rho_2),\end{aligned}\tag{2.1}$$

o qual pode ser escrito em forma matricial:

$$\dot{\rho}_i = \sum_{j=0}^3 I_{ij}\rho_i\rho_j.\tag{2.2}$$

Os elementos da matriz de interações \mathbf{I} , I_{ij} , correspondem à probabilidade com que a espécie i vence a espécie j em um combate. Caso I_{ij} seja negativo, o sentido da invasão é invertido. De forma análoga, a equação 2.2 é válida também para os sistemas \mathbf{G}_1 e \mathbf{G}_2 , com as matrizes de interação correspondentes.

Para obtermos o comportamento desses sistemas em função do tempo é preciso utilizar algum método de integração numérica (por exemplo, o método de Euler) a partir do conjunto de condições iniciais. A escolha do passo de tempo é feita a partir da análise de estabilidade do método. Entre as desvantagens deste método temos os erros envolvidos na discretização das equações e sua propagação, bem como uma possível dependência dos resultados das condições iniciais. Por outro lado, se o interesse é no comportamento assintótico do sistema, podemos procurar os pontos para os quais as variações temporais das densidades são nulas (pontos fixos), sem integrar numericamente as equações, e a seguir analisar sua estabilidade. Para a análise da estabilidade dos pontos de equilíbrio lineariza-se o sistema através da matriz jacobiana calculada nesses pontos. Os autovalores da matriz indicam o tipo de estabilidade, *i.e.* se ao menos um dos autovalores tem parte real positiva, o ponto de equilíbrio é instável. Caso contrário, esse ponto é estável. Além disso, se não há autovalores nulos, apenas negativos, o ponto de equilíbrio é então assintoticamente estável¹, isto é, pode ser atingido dinamicamente.

Nas próximas seções discutiremos os resultados destas abordagens para cada um dos sistemas estudados.

¹Quando ao menos um dos autovalores tem parte real nula, diz-se que o ponto de equilíbrio correspondente é um centro neutramente estável [17]. Neste trabalho, porém, optamos por utilizar um termo mais usual na literatura: ponto de equilíbrio estável. [18]

2.1 Sistema \mathbf{G}_0

O sistema \mathbf{G}_0 é descrito pela equação (2.2) com a seguinte matriz de interação:

$$\mathbf{I} = \begin{bmatrix} 0 & \gamma & \alpha & -\gamma \\ -\gamma & 0 & \gamma & \alpha \\ -\alpha & -\gamma & 0 & \gamma \\ \gamma & -\alpha & -\gamma & 0 \end{bmatrix}. \quad (2.3)$$

A análise do conjunto de equações de campo médio de \mathbf{G}_0 permite concluir que esse sistema possui sete pontos de equilíbrio². No entanto, quatro destes pontos estão associados às situações de configuração homogênea, *i.e.* o sistema contém apenas uma espécie. Como estes pontos não são assintoticamente estáveis³, eles não podem ser atingidos dinamicamente, a menos que correspondam às condições iniciais. Neste caso, porém, o sistema não evolui. Os demais pontos de equilíbrio, $\mathbf{P} = (\rho_1, \rho_2, \rho_3, \rho_4)$, são:

$$\begin{aligned} \mathbf{P}_1 &= \left(\frac{1}{2 + \chi}, 0, \frac{1}{2 + \chi}, \frac{\chi}{2 + \chi} \right) \\ \mathbf{P}_2 &= \left(\frac{\chi}{2 + \chi}, \frac{1}{2 + \chi}, 0, \frac{1}{2 + \chi} \right) \\ \mathbf{P}_3 &= \left(c_o, \frac{1}{2} - c_o, c_o, \frac{1}{2} - c_o \right)_{\chi=0}, \end{aligned}$$

onde $\chi = \alpha/\gamma$ e c_o é um parâmetro livre, limitado ao intervalo $[0, 1/2]$ (caso contrário haveria densidades negativas). Para os pontos fixos \mathbf{P}_1 e \mathbf{P}_2 o sistema recai em um ciclo de 3 espécies, correspondendo portanto ao Pedra-Papel-Tesoura. O terceiro ponto fixo, \mathbf{P}_3 , envolve a coexistência das 4 espécies, mas ocorre apenas quando $\chi = 0$, ou seja, para o caso em que não são consideradas as interações diagonais no grafo \mathbf{G}_0 (figura 1.2).

A partir das análises de estabilidade podemos obter os tipos de coexistência associados às condições iniciais e aos parâmetros α e γ , resumidos na tabela 2.1. Para $\chi = 0$, o ponto \mathbf{P}_3 é estável, mas não assintoticamente estável (ver Apêndice A), e portanto as soluções de (2.1) oscilam ao seu redor para condições iniciais diferentes desse ponto e não nulas⁴. Nos casos particulares em que $c_o = 0$ ou $c_o = 1/2$,

²Desconsideramos o caso em que $\gamma = 0$, pois nessa situação não há evolução temporal, qualquer ponto é um ponto de equilíbrio.

³Os autovalores para as configurações homogêneas são todos nulos.

⁴O valor de c_o é

$$c_o = \left[\frac{\rho_0 + (0.5 - \rho_1) + \rho_2 + (0.5 - \rho_3)}{4} \right]_{t=0}.$$

	Estável	Instável	Coexistência
$\chi = 0, c_o = 0$	$P_1, P_2 = P_3$		2
$\chi = 0, c_o = 0.5$	$P_2, P_1 = P_3$		2
$\chi = 0, 0 < c_o < 0.5$	P_1, P_2, P_3		4
$\chi \neq 0$	P_2	P_1	3

Tabela 2.1: Resumo da análise de estabilidade para \mathbf{G}_0 . Os números na última coluna se referem à quantidade de espécies sobreviventes para cada uma das situações apresentadas, considerando $\rho_i(t=0) \neq 0, \forall i$.

coexistem apenas duas espécies (0 e 2, ou 1 e 3), mas nestas situações a coexistência se deve unicamente ao fato destas espécies não interagirem ($\alpha = 0$). Estes casos, listados nas primeiras duas linhas da tabela 2.1, não são então relevantes para o nosso problema. Além disso, quando $c_o = 1/2$ ou $c_o = 0$, os pontos P_1 e P_2 , passam a coincidir com P_3 , respectivamente. Quando $\chi > 0$ o ponto P_3 deixa de ser um ponto fixo, restando apenas dois pontos de equilíbrio relevantes: P_1 e P_2 . O ponto P_1 é instável enquanto o ponto P_2 é estável, mas não assintoticamente estável.

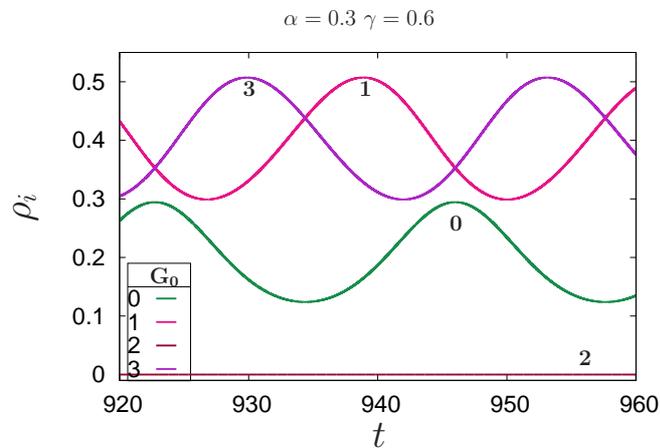


Figura 2.1: Evolução das densidades para o sistema \mathbf{G}_0 , quando $\alpha = 0.3$ e $\gamma = 0.6$. As linhas com diferentes cores representam as diversas espécies.

A fim de analisar a evolução temporal do sistema de equações de campo médio aplicamos o algoritmo de Euler com a condição inicial $\rho_i(t=0) = 1/4, \forall i$, para diferentes valores dos parâmetros de interação. A figura 2.1 mostra a evolução das

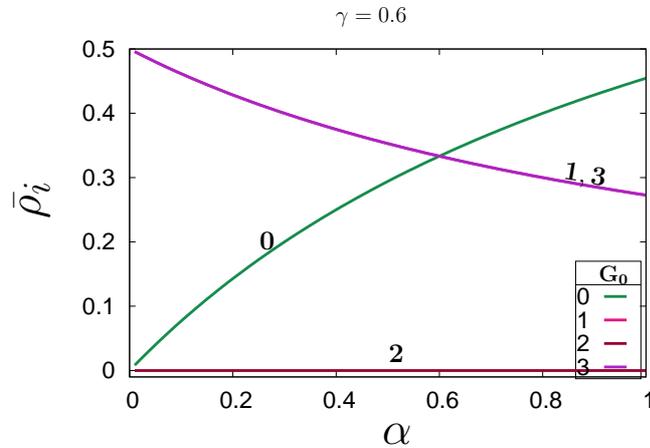


Figura 2.2: Densidades assintóticas médias em função de α , para $\gamma = 0.6$, referentes a \mathbf{G}_0 . As diferentes cores representam as diversas espécies. Note que embora as soluções de campo médio sejam oscilantes, aqui apresentamos as médias calculadas sobre um período.

densidades para um destes casos. Como as soluções são sempre oscilantes, a fim de comparar com os pontos fixos calculados acima (os quais não são assintoticamente estáveis), efetuamos a média ao longo de um período. A figura 2.2 mostra um exemplo dessas densidades assintóticas médias para diversos valores de α , mantendo γ fixo. Como esperado, essas densidades coincidem com os pontos fixos, mas no entanto, é importante destacar que o processo de extinção se torna cada vez mais lento conforme nos aproximamos de $\alpha = 0$. Nessa região é difícil identificar quais comportamentos são realmente assintóticos. Assim, a abordagem qualitativa desempenha um papel importante, estabelecendo que tipo de coexistência devemos esperar, e portanto indicando um limite inferior para o tempo de equilíbrio do sistema. A determinação das regiões de coexistência associadas aos parâmetros α e γ pode também ser feita via integração numérica, em boa concordância com a tabela 2.1.

Ao analisarmos o gráfico das densidades assintóticas médias em função de α (fig. 2.2) vemos que quando $\alpha < \gamma$ a espécie 2 é dominada pelas espécies 1 e 3 (ρ_1 e ρ_3 são maiores do que ρ_2). Esta diferença entre as densidades de 1 e 0 (ou 3 e 0, já que $\rho_1 = \rho_3$) diminui conforme $\alpha \rightarrow \gamma$, até que em $\alpha = \gamma$ todas as densidades não nulas são iguais. Para $\alpha > \gamma$, então, a diferença passa a ser negativa. Esse comportamento é melhor compreendido quando analisamos o grafo \mathbf{G}_0 (fig. 1.2) e gráficos da evolução das densidades, como o da figura 2.1. Quando $\alpha < \gamma$, a espécie 3 tem uma probabilidade de invasão maior do que seu predador, a espécie 1. Como

consequência, 3 sofre inicialmente um crescimento populacional⁵. Esse crescimento provoca o decréscimo da população de 0, e o conseqüente aumento da população de 1 (tanto devido ao tamanho da população de 3 quanto à diminuição da população predadora, 1). Em função disso as espécies 1 e 3 oscilam defasadamente, mas com uma mesma densidade média, enquanto 0 oscila em torno de um valor menor de densidade, que depende da diferença entre α e γ . Quando essa diferença é zero, ou seja, quando $\alpha = \gamma$, o sistema recai no Pedra-Papel-Tesoura original, em que não há hierarquia entre as espécies, e portanto as densidades são iguais. Para $\alpha > \gamma$ o cenário se inverte, a espécie 0 apresenta inicialmente um crescimento populacional. Esse crescimento provoca a diminuição de 1 e aumento de 3, provocando o decréscimo de 0, e assim sucessivamente. Como, porém, a invasão de 3 sobre 0 ocorre com probabilidade inferior à probabilidade de invasão de 1 sobre 3, essas duas últimas oscilam em torno de um valor inferior à densidade média de 1.

2.2 Sistema \mathbf{G}_1

Assim como para \mathbf{G}_0 , as equações de campo médio que descrevem \mathbf{G}_1 têm a forma da equação (2.2). A matriz \mathbf{I} para este sistema é:

$$\mathbf{I} = \begin{bmatrix} 0 & \gamma & \alpha & -\gamma \\ -\gamma & 0 & -\gamma & \alpha \\ -\alpha & \gamma & 0 & \gamma \\ \gamma & -\alpha & -\gamma & 0 \end{bmatrix}. \quad (2.4)$$

Analogamente à \mathbf{G}_0 , \mathbf{G}_1 possui três pontos de equilíbrio relevantes,

$$\begin{aligned} \mathbf{P}_1 &= \left(\frac{1}{2+\chi}, 0, \frac{1}{2+\chi}, \frac{\chi}{2+\chi} \right) \\ \mathbf{P}_2 &= \left(\frac{\chi}{2+\chi}, \frac{1}{2+\chi}, 0, \frac{1}{2+\chi} \right) \\ \mathbf{P}_3 &= \left(c_1, (1+\chi)c_1 - \frac{\chi}{2}, 1 - (1+\chi)c_1, \frac{\chi}{2} - c_1 \right)_{\chi=\sqrt{2}} \end{aligned}$$

onde c_1 é um parâmetro livre, definido no intervalo $[\frac{1}{2+\chi}, \frac{1}{1+\chi}]$, devido ao fato de que as densidades devem ser positivas (ou nulas). O ponto \mathbf{P}_3 existe apenas quando $\chi = \sqrt{2}$, e é um ponto estável, mas não assintoticamente estável. Portanto, assim como em \mathbf{G}_0 , as densidades oscilam ao redor de \mathbf{P}_3 para condições iniciais diferentes

⁵Já que inicialmente as densidades são todas iguais.

desse ponto e não nulas⁶. Nos outros dois pontos a estabilidade depende do valor de χ : quando $\chi = \sqrt{2}$ ambos são estáveis, mas não assintoticamente estáveis; para $\chi < \sqrt{2}$ o ponto P_1 é estável e o ponto P_2 é instável; e finalmente para $\chi > \sqrt{2}$ os pontos P_1 e P_2 invertem suas estabilidades. Um resumo da análise de estabilidade deste sistema é apresentado na tabela 2.2.

	Estável	Instável	Coexistência
$\chi = \sqrt{2}, c_1 = \frac{1}{2+\chi}$	$P_2, P_1 = P_3$		3
$\chi = \sqrt{2}, c_1 = \frac{1}{1+\chi}$	$P_1, P_2 = P_3$		3
$\chi = \sqrt{2}, \frac{1}{2+\chi} < c_1 < \frac{1}{1+\chi}$	P_1, P_2, P_3		4
$\chi < \sqrt{2}$	P_1	P_2	3
$\chi > \sqrt{2}$	P_2	P_1	3

Tabela 2.2: Resumo da análise de estabilidade para G_1 . A última coluna se refere à quantidade de espécies sobreviventes para cada uma das situações apresentadas, considerando $\rho_i(t=0) \neq 0, \forall i$.

Através do método de integração de Euler podemos calcular as densidades assintóticas médias em função de α , figura 2.4, e os valores coincidem com os pontos fixos da tabela 2.2. A evolução das densidades para dois casos é mostrada na figura 2.3. Assim como para G_0 , duas das três densidades que coexistem em G_1 têm densidade média dominante para $\alpha < \gamma$ e densidade inferior para $\gamma < \alpha < \gamma\sqrt{2}$. Diferentemente de G_0 , porém, em G_1 a espécie que desaparece depende de χ : para $\chi < \sqrt{2}$ a espécie extinta é a 1 enquanto para $\chi > \sqrt{2}$ quem desaparece é a 2. Devido a isso, quando $\alpha > \gamma\sqrt{2}$ as espécies 1 e 3 passam a oscilar em torno do mesmo valor de densidade. Mas para essa região o comportamento do sistema é análogo ao verificado para as espécies 2 e 0 quando $\alpha < \gamma$ (os dois grafos, contendo as três espécies sobreviventes, são iguais em estrutura). Esta mudança de comportamento em $\chi = \sqrt{2}$ se deve à mudança de estabilidade do sistema nesse ponto (para mais detalhes ver Apêndice A).

⁶ c_1 é dado por:

$$c_1 = \frac{1}{4} \left[\rho_0 + \left(\frac{\rho_1 + \chi/2}{\chi + 1} \right) + \left(\frac{1 - \rho_2}{\chi + 1} \right) + \left(\frac{\chi}{2} - \rho_3 \right) \right]_{t=0}$$

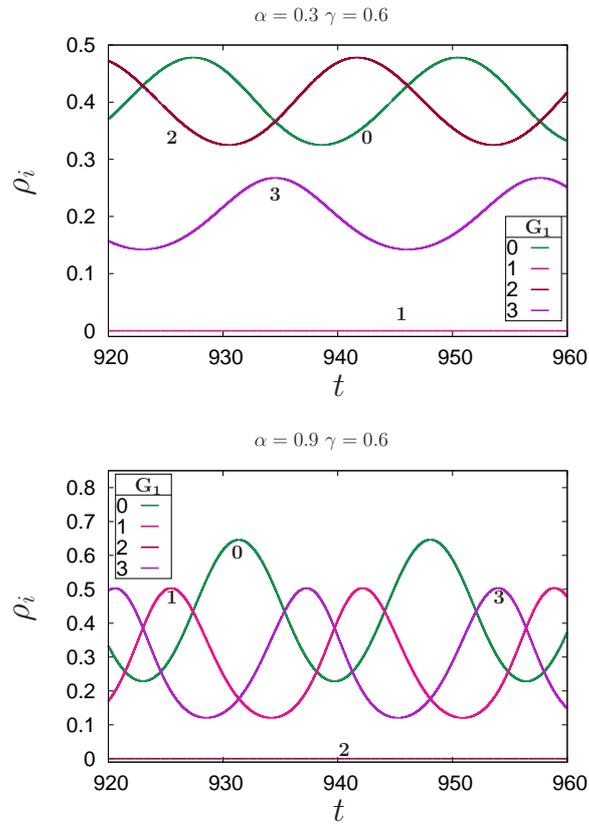


Figura 2.3: Evolução das densidades para o sistema G_1 , quando $\gamma = 0.6$, $\alpha = 0.3$ (gráfico superior) e $\alpha = 0.9$ (gráfico inferior). As linhas com diferentes cores representam as diversas espécies.

2.3 Sistema G_2

A matriz de interação neste caso é

$$I = \begin{bmatrix} 0 & -\gamma & \alpha & -\gamma \\ \gamma & 0 & -\gamma & \alpha \\ -\alpha & \gamma & 0 & \gamma \\ \gamma & -\alpha & -\gamma & 0 \end{bmatrix}. \quad (2.5)$$

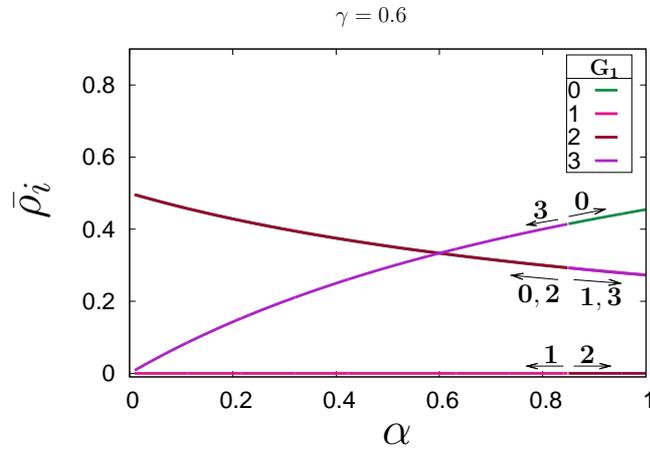


Figura 2.4: Densidades assintóticas médias em função de α , para $\gamma = 0.6$, referentes a \mathbf{G}_1 .

Diferentemente dos sistemas \mathbf{G}_0 e \mathbf{G}_1 , este sistema possui apenas dois pontos de equilíbrio relevantes:

$$\mathbf{P}_1 = \left(\frac{1}{2+\chi}, 0, \frac{1}{2+\chi}, \frac{\chi}{2+\chi} \right)$$

$$\mathbf{P}_2 = \left(\frac{1}{2+\chi}, \frac{\chi}{2+\chi}, \frac{1}{2+\chi}, 0 \right).$$

A análise da estabilidade destes pontos permite concluir que \mathbf{P}_1 é um ponto instável, enquanto \mathbf{P}_2 é estável, mas não assintoticamente estável. Portanto, as soluções para as equações de campo médio de \mathbf{G}_2 devem oscilar em torno de \mathbf{P}_2 . O gráfico da figura 2.5 mostra um destes casos.

Assim como para os sistemas \mathbf{G}_0 e \mathbf{G}_1 , os resultados numéricos para \mathbf{G}_2 , referentes às densidades assintóticas médias em função de α , coincidem com os pontos fixos da tabela 2.3 (ver figura 2.6). Para este sistema, assim como para os sistemas \mathbf{G}_0 (com exceção dos casos em que $\chi = 0$) e \mathbf{G}_1 (exceto para $\chi = \sqrt{2}$), há apenas um tipo de coexistência: a coexistência entre as espécies 0, 1 e 2 (no caso do sistema \mathbf{G}_2).

Analogamente aos outros sistemas, as densidades médias das espécies 0 e 2 são iguais e dominam sobre a densidade de 1 quando $\alpha < \gamma$. Esta diferença entre ρ_0 ($= \rho_2$) e ρ_1 , porém, diminui quando $\alpha \rightarrow \gamma$, até que em $\alpha = \gamma$ o sistema recai no Pedra-Papel-Tesoura. Para $\alpha > \gamma$ a diferença então inverte de sinal. Esse

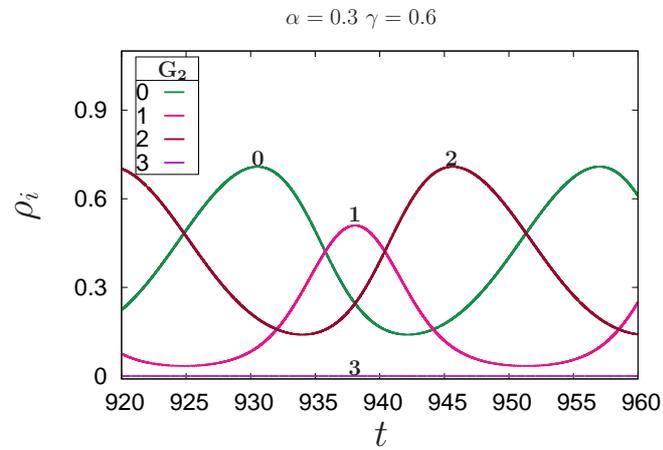


Figura 2.5: Evolução das densidades para $\alpha = 0.3$ e $\gamma = 0.6$.

comportamento pode ser entendido ao analisarmos a evolução das densidades e o grafo de interação \mathbf{G}_2 , conforme fizemos para os casos anteriores. Identificamos então o mesmo comportamento verificado nos sistemas anteriores.

Estável	Instável	Coexistência
\mathbf{P}_2	\mathbf{P}_2	3

Tabela 2.3: Resumo da análise de estabilidade para \mathbf{G}_2 . Os números na última coluna referem-se à quantidade de espécies que coexistem, considerando $\rho_i(t = 0) \neq 0, \forall i$.

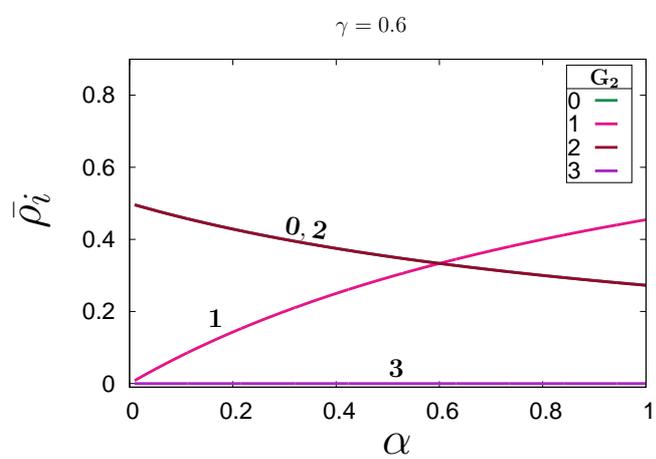


Figura 2.6: Densidades assintóticas médias em função de α , para $\gamma = 0.6$, referentes a \mathbf{G}_2 .

Capítulo 3

Simulações

No capítulo anterior obtivemos resultados para o modelo de quatro espécies quando a estrutura espacial da população não é importante, ou seja, quando as interações têm a mesma probabilidade de ocorrer independentemente da distância entre os indivíduos. Porém, os efeitos devidos a essas distâncias são relevantes em populações reais onde há uma forte correlação espacial entre os elementos de uma população. Para introduzi-los, e poder comparar com os resultados anteriores, simulamos numericamente o comportamento do sistema em uma rede quadrada de tamanho $L \times L$ em que cada sítio representa um indivíduo que pode interagir apenas com os seus quatro vizinhos mais próximos (ver figura 3.1). Além disso, para minimizar os efeitos de borda, utilizamos condições de contorno periódicas, isto é, sítios de extremidades opostas pertencem à mesma vizinhança e o sistema tem a forma de um toróide.

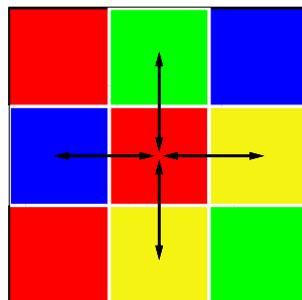


Figura 3.1: Fragmento da rede quadrada mostrando um sítio e seus quatro vizinhos mais próximos com os quais pode interagir.

A fim de garantir a ausência de correlação inicial entre as espécies, inicialmente preenchemos cada sítio da rede de forma aleatória e independente dos sítios vizi-

nhos. A evolução temporal do sistema consiste na escolha aleatória de dois sítios vizinhos e na comparação de suas estratégias. De acordo com o grafo de interação, a espécie mais fraca, dentre as duas, será substituída (invadida) pela mais forte com probabilidade γ ou α (ver as matrizes de interação, \mathbf{I}). Um passo de tempo, também chamado de passo de Monte Carlo, é definido como o tempo necessário para que L^2 pares de sítios comparem suas estratégias.

Devido à possibilidade de extinção de uma ou mais espécies durante as simulações, o modelo apresenta estados absorventes e não é ergódico. Logo, é necessário que as médias sejam realizadas sobre estados iniciais.

A fim de analisar como o comportamento do sistema varia de acordo com os parâmetros de interação, α e γ , medimos as densidades médias das estratégias, observando, em particular, quando ocorrem extinções. Para cada conjunto de parâmetros α e γ há um conjunto de probabilidades de extinção associado, o qual depende também do valor de L e do tempo, t , de evolução do sistema. Em outras palavras, um sistema de tamanho L possui uma probabilidade P_0 de que nenhuma extinção tenha ocorrido durante o intervalo de tempo $[0 : t]$, P_1 de que tenha ocorrido apenas uma, e assim por diante. A análise de como as curvas $P_i(t)$ variam conforme L aumenta, para α e γ fixos, em princípio permite a extrapolação do comportamento do sistema para o limite termodinâmico, isto é, o limite em que $L \rightarrow \infty$, como detalharemos nas próximas seções.

3.1 Sistema G_0

As interações entre sítios vizinhos envolvem uma probabilidade de substituição da espécie mais fraca (chamada também de invasão pela espécie mais forte), a qual depende do grafo de interação considerado. Para o sistema G_0 , as probabilidades de invasão são dadas pela equação 2.4.

A fim de estudar o comportamento do sistema no limite termodinâmico, é necessário medir as probabilidades de extinção associadas a vários valores de α e γ , para uma ampla gama de tamanhos L . As amostras utilizadas para as medidas das densidades médias em função de α , por exemplo, devem conter o mesmo número de estratégias. Portanto, o tempo de evolução do sistema antes que os dados possam ser coletados deve ser tal que as probabilidades de extinção associadas sejam nulas ou iguais a 1. Para a obtenção das densidades médias, assim como do diagrama de fases, escolhemos inicialmente um valor de L e um tempo de espera¹, t_e . A partir

¹Note-se que a escolha de t_e e L , aqui, não precisa ser tão rigorosa, pois serve apenas para que o comportamento do sistema possa ser esboçado. Conforme será mencionado mais à frente, os resultados obtidos com base nessa escolha são refinados a partir das probabilidades de extinção,

do número de espécies coexistentes para diferentes valores de α e γ construímos então um diagrama de fases. Esse diagrama é dividido em duas regiões: a região em que coexistem quatro espécies (região 4), e a região em que coexistem três espécies (região 3). Com base nisso, medimos as probabilidades, $P_i(t)$, associadas a diferentes valores de L , para ambas as regiões de coexistência. Essas medidas revelam que as curvas $P_0(t)$ (probabilidade de que não haja extinções) e $P_1(t)$ (probabilidade de que haja apenas uma extinção) sofrem translações, conforme aumentamos o valor de L , tanto para a região 3 quanto para a região 4. O gráfico da figura 3.2 mostra algumas dessas curvas, para a região 3. Escolhendo um ponto nessas curvas, como por exemplo $(\tau, 0.5)$, podemos analisar como as translações variam com L através da curva de τ contra L . Vemos então que para algumas regiões do diagrama de fases, as curvas τ crescem exponencialmente com L , enquanto para outras esse crescimento é logarítmico (como é o caso das curvas na figura 3.2). A obtenção de novas curvas $P_0(t)$, no entanto, provoca algumas variações nas curvas $\tau(L)$, como por exemplo o crescimento mais lento de τ com L , quando esse crescimento é logarítmico. Assim, um critério preliminar na delimitação das regiões de coexistência consiste em definir a transição da fase 3 para a 4 como a região em que τ passa a apresentar crescimento exponencial com L , pois nessa região $P_0(t)$ certamente será igual a 1 no limite em que $L \rightarrow \infty$. O diagrama de fases obtido através desse critério é mostrado na figura 3.4.

Para a medida das densidades médias em função de α , o tempo de espera, t_e , foi escolhido de acordo com o tipo de coexistência da região: para a região 3, t_e é tal que a probabilidade de que haja uma extinção é 1, enquanto para a região 4 essa probabilidade é nula. Os resultados obtidos através deste método são apresentados na figura 3.3.

A coexistência total, verificada nestes resultados, pode ser explicada ao analisarmos duas situações extremas: a situação em que não há interação entre as espécies 0 e 2 e entre as espécies 1 e 3 ($\alpha = 0$), e a situação em que $\alpha = 1$. A primeira dessas situações se refere a um sistema intransitivo, enquanto a segunda diz respeito a um sistema altamente transitivo. Sistemas intransitivos em geral mantêm a diversidade de espécies. Sistemas completamente transitivos, por outro lado, tendem a convergir para uma única espécie. Assim, para valores de α próximos de 0, a transitividade é suficientemente baixa para que a diversidade de espécies seja mantida. Conforme α aumenta, porém, o sistema se torna mais e mais transitivo, até que ocorre a primeira extinção. Apesar disso, mesmo para $\alpha = 1$, a transitividade do sistema não é alta o suficiente para que mais extinções ocorram.

$P_i(t)$.

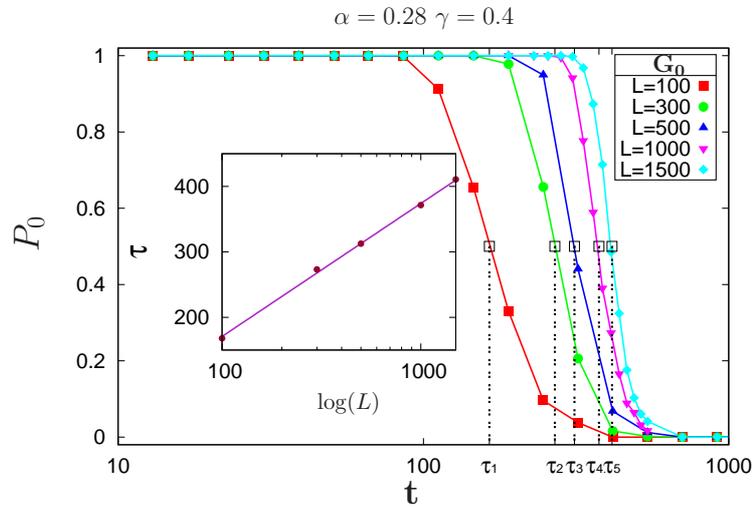


Figura 3.2: Probabilidade de não ocorrer nenhuma extinção, $P_0(t)$, em função do tempo para diversos tamanhos do sistema, quando $\alpha = 0.28$ e $\gamma = 0.4$. Para cada L , um tempo característico τ pode ser definido, por exemplo, por $P_0(\tau) = 0.5$. No detalhe mostramos o comportamento logarítmico de τ em função do tamanho L da rede obtido desta forma. As curvas de probabilidade foram obtidas a partir de aproximadamente 1000 amostras para cada valor de L .

3.2 Sistema \mathbf{G}_1

A fim de obter o diagrama de fases e as densidades médias em função de α , analisamos o comportamento das curvas de probabilidade, $P_i(t)$, para valores de α e γ escolhidos com base em um diagrama de fases preliminar. Esse diagrama foi obtido a partir da escolha não rigorosa de L e t_e , conforme mencionado na seção anterior. Os resultados preliminares revelaram duas fases para \mathbf{G}_1 : a fase 1, em que o sistema contém apenas uma espécie, e a fase 3, em que três espécies coexistem. Diferentemente das curvas $P_i(t)$ em \mathbf{G}_0 , muitas das curvas de probabilidade do sistema \mathbf{G}_1 sofrem não apenas translações, mas também mudanças de comportamento, como se pode ver na figura 3.5, em que surgem platôs. Ainda assim, duas regiões se destacam no diagrama de fases, as regiões em que as distâncias entre as curvas $P_3(t)$ crescem quando L aumenta, e as regiões em que essas distâncias diminuem. Para as regiões em que as distâncias aumentam, a probabilidade de que três espécies sejam extintas, $P_3(t)$, tende a zero quando $L \rightarrow \infty$. Para as demais regiões, os comportamentos das curvas de probabilidade não são claros a ponto de ser possível extrapolar o limite

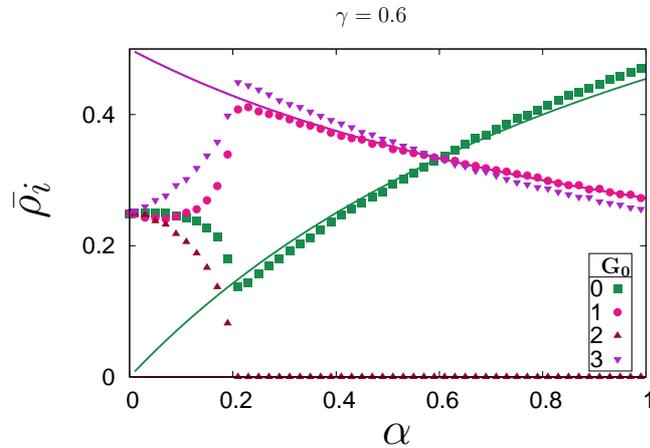


Figura 3.3: Densidades médias em função de α , para $\gamma = 0.6$. As linhas se referem aos resultados de campo médio e os símbolos aos resultados para as simulações de rede.

termodinâmico. Apesar disso, as diferenças nos comportamentos das curvas de probabilidade para diferentes valores dos parâmetros de interação, servem de critério preliminar na delimitação das diferentes fases. Embora esse critério não nos permita saber a localização exata das interfaces, ele garante a existência de regimes diferentes. O diagrama de fases obtido com base nesse critério é apresentado na figura 3.7. A partir do mesmo critério, medimos as densidades médias em função de α , de modo análogo ao mencionado na seção anterior. Esses resultados são mostrados na figura 3.6

As duas fases presentes nesse sistema podem ser explicadas através de uma abordagem análoga à utilizada na seção anterior. Analisemos o caso extremo em que $\alpha = 0$. Nessa situação, as espécies 0 e 2 e as espécies 1 e 3 formam alianças. Como 2 possui duas presas e nenhum predador, leva vantagem sobre as demais. Assim, 1 e 3 acabam por ser extintas por 2, restando apenas as espécies 0 e 2. Para valores de α próximos de zero, as alianças permanecem. Devido ao fato de que $\alpha \neq 0$, porém, depois da extinção de 1 e 3, 2 acaba também por desaparecer devido às invasões da espécie 0. Conforme α aumenta, no entanto, a estrutura do sistema G_1 se torna semelhante a G_0 (ver grafos na figura 1.2), havendo apenas uma extinção. A extinção de três das quatro espécies também ocorre quando $0 < \gamma \ll \alpha$, pois neste caso, as interações cruzadas provocam a extinção das espécies 2 e 3, e posteriormente a extinção de 1, pela espécie 0 (pois $\gamma > 0$).

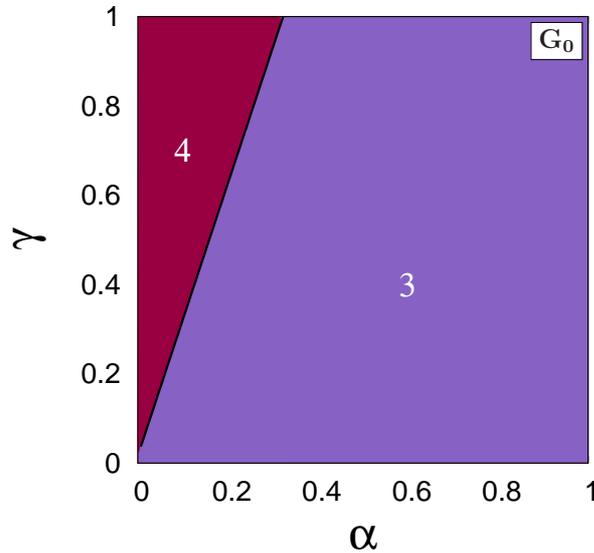


Figura 3.4: Diagrama de fases do sistema \mathbf{G}_0 obtido a partir da simulação. Os números na parte interna do diagrama indicam quantas espécies coexistem em cada região.

3.3 Sistema \mathbf{G}_2

A obtenção tanto do diagrama de fases, quanto das densidades médias em função de α , é feita de forma análoga às seções anteriores. O diagrama de fases para \mathbf{G}_2 (ver figura 3.9) é bastante similar ao diagrama de fases para \mathbf{G}_1 . Em particular, os mecanismos responsáveis pela homogeneidade nas regiões em que $\alpha \approx 0$, por exemplo, são em essência os mesmos. Para \mathbf{G}_2 , quando $\alpha = 0$, as espécies 0 e 2 e as espécies 1 e 3 formam alianças. Como a espécie 2 é a mais forte, por possuir duas presas e nenhum predador, provoca a extinção de 1 e 3. Para valores de α próximos de zero, as alianças permanecem. Mas, neste caso, 2 é presa de 0, sendo extinta depois que as espécies 1 e 3 desaparecem. A partir de um certo valor de α , dependente contudo do tamanho do sistema e de γ , as interações diagonais do grafo \mathbf{G}_2 enfraquecem as alianças. Nesse caso, o valor de γ em relação a α irá determinar o comportamento assintótico do sistema: 1) quando $\gamma \approx 0$ (mas $\neq 0$), as espécies 2 e 3 sofrem invasões com uma probabilidade bem maior do que a probabilidade com que elas invadem ($\alpha \gg \gamma$), sendo as primeiras a desaparecer, seguidas da espécie 1 (de acordo com o grafo \mathbf{G}_2); 2) conforme aumentamos o valor de γ , porém, o sistema torna-se análogo a \mathbf{G}_0 , havendo apenas uma extinção.

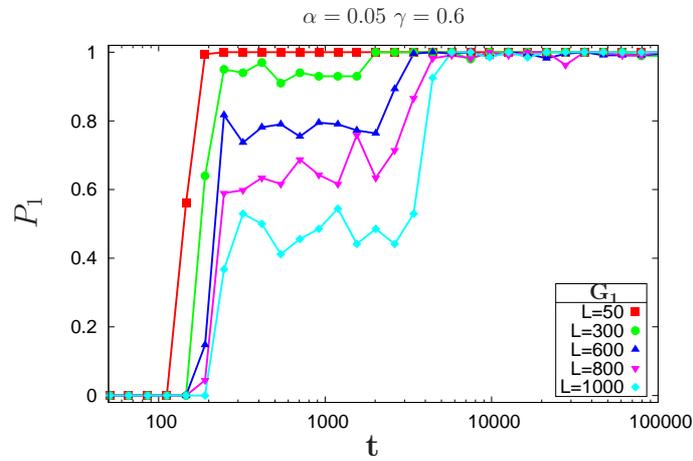


Figura 3.5: Probabilidade de ocorrência da primeira extinção em função do tempo, para \mathbf{G}_1 com $\alpha = 0.05$ e $\gamma = 0.6$. As diferentes cores estão associadas a diferentes tamanhos da rede.

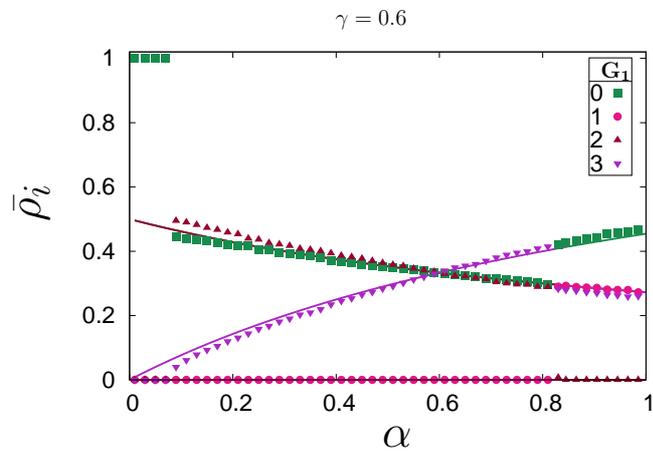


Figura 3.6: Densidades médias em função de α , para \mathbf{G}_1 , quando $\gamma = 0.6$. As linhas se referem aos resultados de campo médio e os símbolos aos resultados para as simulações de rede

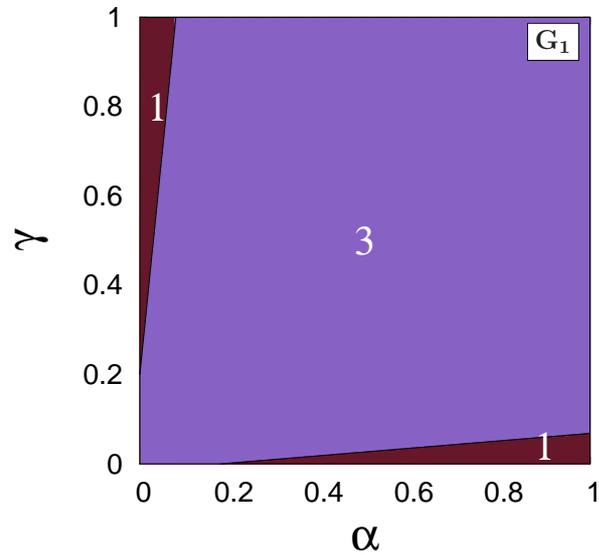


Figura 3.7: Diagrama de fases do sistema G_1 , para a simulação de rede. Os números na parte interna do diagrama indicam quantas espécies coexistem em cada região.

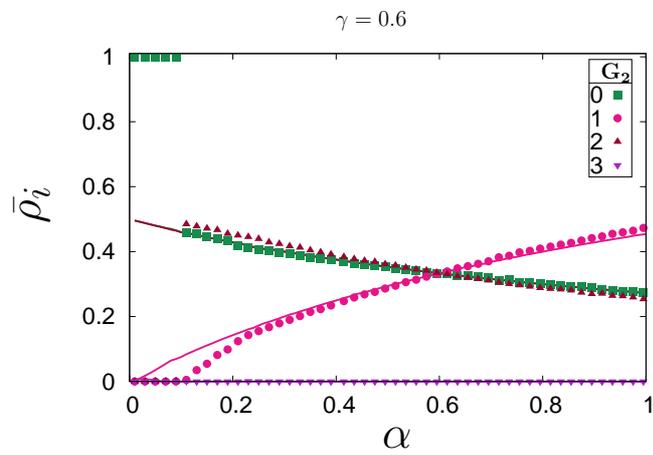


Figura 3.8: Densidades médias em função de α , para $\gamma = 0.6$ e sistema G_2 . As linhas se referem aos resultados de campo médio e os símbolos aos resultados para as simulações de rede.

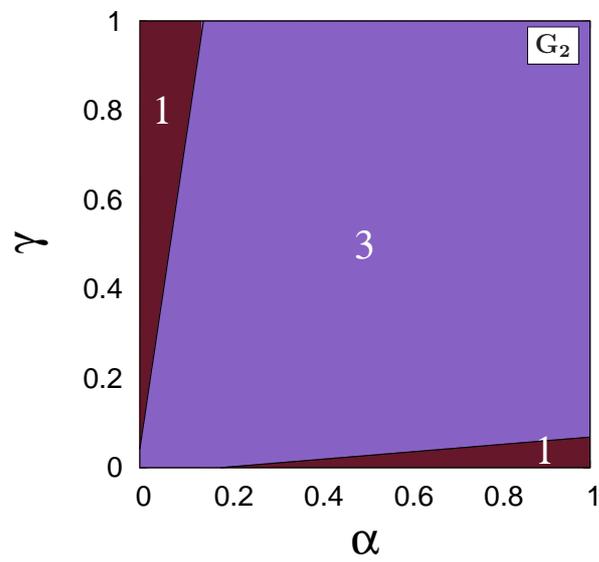


Figura 3.9: Diagrama de fases do sistema G_2 , para a simulação de rede. Os números na parte interna do diagrama indicam quantas espécies coexistem em cada região.

Capítulo 4

Conclusões

No capítulo 2 estudamos os comportamentos dos sistemas \mathbf{G}_0 , \mathbf{G}_1 e \mathbf{G}_2 através de uma aproximação de campo médio, em que as correlações espaciais são desconsideradas. A fim de entender, porém, como as distâncias entre os indivíduos influenciam esses comportamentos, simulamos cada um destes sistemas em uma rede de interações, conforme descrito no capítulo 3. Para redes de tamanho finito, no entanto, as diferenças de comportamento observadas podem estar associadas também ao tamanho da rede, e não apenas às correlações espaciais. Assim, a análise do sistema no limite termodinâmico é interessante por permitir-nos observar o comportamento puro do modelo. Apesar disso, é conveniente entender a influência do número de indivíduos sobre o sistema, pois populações biológicas têm um número finito de indivíduos. Nesse sentido, a medida das probabilidades de extinção, associadas a L e t (ver capítulo 3), é bastante útil por permitir-nos observar tanto o limite termodinâmico, para boa parte valores de α e γ^1 , como também a própria influência do número de indivíduos no comportamento do sistema.

A comparação entre as abordagens de campo médio e de simulações de rede pode então ser feita considerando-se o limite em que $L \rightarrow \infty$. Vemos, assim, que para muitos valores dos parâmetros, as correlações espaciais não têm grande influência sobre o comportamento assintótico do sistema (ver figuras 3.33.63.8). Para valores pequenos de α , no entanto, o sistema \mathbf{G}_0 apresenta comportamentos não previstos pelo campo médio. Nesses casos, as correlações espaciais garantem a coexistência entre as quatro espécies, por permitirem o surgimento de alianças. Para os sistemas \mathbf{G}_1 e \mathbf{G}_2 , no entanto, as análises da variação das probabilidades de extinção em função de L , discutidas no capítulo 3, não foram suficientes para que pudéssemos extrapolar o comportamento do sistema no limite termodinâmico. Assim, as diferenças nos resultados do campo médio e das simulações também estão associadas a efeitos

¹Com exceção dos valores de α e γ próximos das regiões de transição de fase.

de tamanho finito. Vemos, por exemplo, que o aumento do número de indivíduos, em \mathbf{G}_1 e \mathbf{G}_2 , ocasiona o decréscimo da região 1, nos respectivos diagramas de fases. Esse efeito se deve ao fato de que para valores baixos de α , as densidades das espécies 1 e 3 (em \mathbf{G}_2 e \mathbf{G}_1 , respectivamente) são próximas de zero. Assim, quanto menor a rede, maior a probabilidade de que essas espécies sejam extintas. Analogamente, as probabilidades de extinção, para \mathbf{G}_0 , decrescem conforme aumentamos o valor de L , sendo a coexistência favorecida por esse aumento.

De modo geral, concluímos que a coexistência é possível em sistemas transitivos, embora ela seja influenciada pelo tamanho da população. Além disso, o campo médio descreve bem o sistema para a maior parte dos casos, de modo que, para os modelos simples estudados neste trabalho, as correlações espaciais não têm grande influência sobre os comportamentos observados.

Apêndice A

Análise das Estabilidades dos Pontos Fixos

Para as análises das estabilidades dos pontos fixos de um sistema, é necessário calcular, nesses pontos, a matriz Jacobiana correspondente. Conforme mencionado no capítulo 2, as equações de campo médio para os sistemas \mathbf{G}_0 , \mathbf{G}_1 e \mathbf{G}_2 podem ser escritas na forma matricial:

$$\frac{\partial \rho_i}{\partial t} = \sum_{j=0}^3 I_{ij} \rho_i \rho_j.$$

A fim de deixar a notação menos carregada, podemos reescrever esta equação:

$$H_i(\rho_0, \rho_1, \rho_2, \rho_3, t) = \rho_i f_i, \quad (\text{A.1})$$

onde $H_i = \partial \rho_i / \partial t$ e $f_i = \sum_{j=0}^3 I_{ij} \rho_j$. A matriz jacobiana associada é a seguinte:

$$A = \begin{bmatrix} \partial H_0 / \partial \rho_0 & \cdots & \partial H_0 / \partial \rho_3 \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ \partial H_3 / \partial \rho_0 & \cdots & \partial H_3 / \partial \rho_3 \end{bmatrix}_{(\rho_0^*, \rho_1^*, \rho_2^*, \rho_3^*)}.$$

A partir dessa matriz, podemos obter a equação característica do sistema, cujas soluções (os autovalores) indicam a estabilidade do ponto fixo, $(\rho_0^*, \rho_1^*, \rho_2^*, \rho_3^*)$. Nas próximas seções, utilizamos essas ferramentas para as análises de estabilidade dos pontos fixos de \mathbf{G}_0 , \mathbf{G}_1 e \mathbf{G}_2 .

A.1 Sistema G_0

O sistema G_0 possui três pontos fixos relevantes, conforme mencionado no capítulo 2:

$$\begin{aligned} \mathbf{P}_1 &= \left(\frac{1}{2+\chi}, 0, \frac{1}{2+\chi}, \frac{\chi}{2+\chi} \right) \\ \mathbf{P}_2 &= \left(\frac{\chi}{2+\chi}, \frac{1}{2+\chi}, 0, \frac{1}{2+\chi} \right) \\ \mathbf{P}_3 &= \left(c_o, \frac{1}{2} - c_o, c_o, \frac{1}{2} - c_o \right)_{\chi=0}, \end{aligned}$$

Podemos então calcular as matrizes jacobianas, \mathbf{A}_1 , \mathbf{A}_2 e \mathbf{A}_3 , associadas a \mathbf{P}_1 , \mathbf{P}_2 e \mathbf{P}_3 , respectivamente:

$$\begin{aligned} \mathbf{A}_1 &= \begin{bmatrix} 0 & \gamma\rho_0^* & \alpha\rho_0^* & -\gamma\rho_0^* \\ 0 & f_1 & 0 & 0 \\ -\alpha\rho_2^* & -\gamma\rho_2^* & 0 & \gamma\rho_2^* \\ \gamma\rho_3^* & -\alpha\rho_3^* & -\gamma\rho_3^* & 0 \end{bmatrix}_{\rho^* = \left(\frac{1}{2+\chi}, 0, \frac{1}{2+\chi}, \frac{\chi}{2+\chi} \right)} \\ \mathbf{A}_2 &= \begin{bmatrix} 0 & \gamma\rho_0^* & \alpha\rho_0^* & -\gamma\rho_0^* \\ -\gamma\rho_1^* & 0 & \gamma\rho_1^* & \alpha\rho_1^* \\ 0 & 0 & \gamma f_2 & 0 \\ \gamma\rho_3^* & -\alpha\rho_3^* & -\gamma\rho_3^* & 0 \end{bmatrix}_{\rho^* = \left(\frac{\chi}{2+\chi}, \frac{1}{2+\chi}, 0, \frac{1}{2+\chi} \right)} \\ \mathbf{A}_3 &= \begin{bmatrix} 0 & \gamma\rho_0^* & \alpha\rho_0^* & -\gamma\rho_0^* \\ -\gamma\rho_1^* & 0 & \gamma\rho_1^* & \alpha\rho_1^* \\ -\alpha\rho_2^* & -\gamma\rho_2^* & 0 & \gamma\rho_2^* \\ \gamma\rho_3^* & -\alpha\rho_3^* & -\gamma\rho_3^* & 0 \end{bmatrix}_{\rho^* = (c_o, 0.5 - c_o, c_o, 0.5 - c_o)} \end{aligned}$$

Cada uma dessas matrizes possui 4 autovalores distintos, dados a seguir:

$$\begin{aligned} \mathbf{A}_1 &: \lambda_1 = 0; \lambda_2 = \gamma \left(\frac{\chi^2}{2+\chi} \right); \lambda_{3,4} = \pm \gamma \left(\frac{\chi}{2+\chi} \right) i. \\ \mathbf{A}_2 &: \lambda_1 = 0; \lambda_2 = -\gamma \left(\frac{\chi^2}{2+\chi} \right); \lambda_{3,4} = \pm \gamma \left(\frac{\chi}{2+\chi} \right) i. \\ \mathbf{A}_3 &: \lambda_{1,2} = \pm \gamma \chi (1 - c_o) i; \lambda_{3,4} = \pm \gamma \chi c_o i. \end{aligned}$$

Assim, \mathbf{P}_2 e \mathbf{P}_3 são estáveis, pois nenhum de seus autovalores possui parte real positiva, enquanto \mathbf{P}_1 é instável, já que um de seus autovalores é real e positivo.

A.2 Sistema \mathbf{G}_1

Analogamente a \mathbf{G}_0 , \mathbf{G}_1 possui três pontos fixos relevantes (quando $\alpha > 0$):

$$\begin{aligned} \mathbf{P}_1 &= \left(\frac{1}{2+\chi}, 0, \frac{1}{2+\chi}, \frac{\chi}{2+\chi} \right) \\ \mathbf{P}_2 &= \left(\frac{\chi}{2+\chi}, \frac{1}{2+\chi}, 0, \frac{1}{2+\chi} \right) \\ \mathbf{P}_3 &= \left(c_1, (1+\chi)c_1 - \frac{\chi}{2}, 1 - (1+\chi)c_1, \frac{\chi}{2} - c_1 \right)_{\chi=\sqrt{2}}. \end{aligned}$$

As matrizes associadas,

$$\mathbf{A}_1 = \begin{bmatrix} 0 & \gamma\rho_0^* & \alpha\rho_0^* & -\gamma\rho_0^* \\ 0 & f_1 & 0 & 0 \\ -\alpha\rho_2^* & \gamma\rho_2^* & 0 & \gamma\rho_2^* \\ \gamma\rho_3^* & -\alpha\rho_3^* & -\gamma\rho_3^* & 0 \end{bmatrix}_{\rho^* = \left(\frac{1}{2+\chi}, 0, \frac{1}{2+\chi}, \frac{\chi}{2+\chi} \right)},$$

$$\mathbf{A}_2 = \begin{bmatrix} 0 & \gamma\rho_0^* & \alpha\rho_0^* & -\gamma\rho_0^* \\ -\gamma\rho_1^* & 0 & -\gamma\rho_1^* & \alpha\rho_1^* \\ 0 & 0 & f_2 & 0 \\ \gamma\rho_3^* & -\alpha\rho_3^* & -\gamma\rho_3^* & 0 \end{bmatrix}_{\rho^* = \left(\frac{\chi}{2+\chi}, \frac{1}{2+\chi}, 0, \frac{1}{2+\chi} \right)}$$

e

$$\mathbf{A}_3 = \begin{bmatrix} 0 & \gamma\rho_0^* & \alpha\rho_0^* & -\gamma\rho_0^* \\ -\gamma\rho_1^* & 0 & -\gamma\rho_1^* & \alpha\rho_1^* \\ -\alpha\rho_2^* & \gamma\rho_2^* & 0 & \gamma\rho_2^* \\ \gamma\rho_3^* & -\alpha\rho_3^* & -\gamma\rho_3^* & 0 \end{bmatrix}_{\rho^* = \left(c_1, (1+\chi)c_1 - \frac{\chi}{2}, 1 - (1+\chi)c_1 \right)}$$

possuem, cada uma, quatro autovalores distintos:

$$\mathbf{A}_1 : \lambda_1 = 0; \lambda_2 = \gamma \left(\frac{\chi^2 - 2}{2 + \chi} \right); \lambda_{3,4} = \pm \left(\frac{\gamma\chi}{2 + \chi} \right) i.$$

$$\mathbf{A}_2 : \lambda_1 = 0; \lambda_2 = -\gamma \left(\frac{2 - \chi^2}{2 + \chi} \right); \lambda_{3,4} = \pm \left(\frac{\gamma\chi}{2 + \chi} \right) i.$$

$$\mathbf{A}_3 : \lambda_{1,2} = \pm \alpha c_1 \left[(1 + \chi) \left(\frac{\chi}{2} - c_1 \right) \right] i; \lambda_{3,4} = \alpha c_1 [1 - (1 + \chi)c_1] i.$$

Diferentemente de \mathbf{G}_0 , em \mathbf{G}_1 as estabilidade dos pontos \mathbf{P}_1 e \mathbf{P}_2 dependem do valor de χ : para $\chi < \sqrt{2}$, P_1 é um ponto estável, enquanto P_2 é instável; para

$\chi > \sqrt{2}$ essa situação inverte. Quando $\chi = \sqrt{2}$ todos os pontos são estáveis, mas não assintoticamente estáveis. Portanto, o estado final do sistema dependerá das condições iniciais. Para um estado inicial em que todas as espécies estão presentes, as soluções das equações de campo médio oscilam (ou coincidem exatamente, caso as condições iniciais correspondam a $\tilde{\mathbf{P}}_3$) em redor do ponto $\tilde{\mathbf{P}}_3$.

A.3 Sistema \mathbf{G}_2

A partir dos dois pontos fixos relevantes, de \mathbf{G}_2 ,

$$\begin{aligned}\mathbf{P}_1 &= \left(\frac{1}{2+\chi}, 0, \frac{1}{2+\chi}, \frac{\chi}{2+\chi} \right) \\ \mathbf{P}_2 &= \left(\frac{1}{2+\chi}, \frac{\chi}{2+\chi}, \frac{1}{2+\chi}, 0 \right).\end{aligned}$$

podemos calcular as matrizes jacobianas associadas:

$$\begin{aligned}\mathbf{A}_1 &= \begin{bmatrix} 0 & -\gamma\rho_0^* & \alpha\rho_0^* & -\gamma\rho_0^* \\ 0 & f_1 & 0 & 0 \\ -\alpha\rho_2^* & \gamma\rho_2^* & 0 & \gamma\rho_2^* \\ \gamma\rho_3^* & -\alpha\rho_3^* & -\gamma\rho_3^* & 0 \end{bmatrix}_{\rho^* = \left(\frac{1}{2+\chi}, 0, \frac{1}{2+\chi}, \frac{\chi}{2+\chi}\right)}, \\ \mathbf{A}_2 &= \begin{bmatrix} 0 & -\gamma\rho_0^* & \alpha\rho_0^* & -\gamma\rho_0^* \\ \gamma\rho_1^* & 0 & -\gamma\rho_1^* & \alpha\rho_1^* \\ -\alpha\rho_2^* & \gamma\rho_2^* & 0 & \gamma\rho_2^* \\ 0 & 0 & 0 & f_3 \end{bmatrix}_{\rho^* = \left(\frac{1}{2+\chi}, \frac{\chi}{2+\chi}, \frac{1}{2+\chi}, 0\right)}.\end{aligned}$$

Analogamente aos autovalores de \mathbf{A}_1 e \mathbf{A}_2 , em \mathbf{G}_0 , um dos autovalores da matriz \mathbf{A}_1 , em \mathbf{G}_2 , tem parte real positiva, enquanto para \mathbf{A}_2 todos os autovalores tem parte real nula ou negativa:

$$\begin{aligned}\mathbf{A}_1 &: \lambda_1 = 0; \lambda_2 = \gamma \left(\frac{\chi^2}{2+\chi} \right); \lambda_{3,4} = \pm \gamma \left(\frac{\chi}{2+\chi} \right) i. \\ \mathbf{A}_2 &: \lambda_1 = 0; \lambda_2 = -\gamma \left(\frac{\chi^2}{2+\chi} \right); \lambda_{3,4} = \pm \gamma \left(\frac{\chi}{2+\chi} \right) i.\end{aligned}\tag{A.2}$$

Portanto, \mathbf{P}_2 é um ponto estável, enquanto \mathbf{P}_1 é instável.

Referências Bibliográficas

- [1] HOFBAUER, J.; SIGMUND, K. *Evolutionary Games and Population Dynamics*. [S.l.]: CAMBRIDGE UNIVERSITY PRESS, 1998.
- [2] GOEL, N. S.; MAITRA, S. C.; MONTROLL, E. W. On the volterra and other nonlinear models of interacting populations. *Reviews of Modern Physics*, v. 43, p. 231–276, 1971.
- [3] RAPOPORT, A. *Two-Person Game Theory: The Essential Ideas*. [S.l.]: THE UNIVERSITY OF MICHIGAN PRESS, 1966.
- [4] SMITH, J. M.; PRICE, G. R. The logic of animal conflict. *Nature*, v. 246, p. 15–18, 1973.
- [5] NOWAK, M. A. *Evolutionary Dynamics: Exploring the Equations of Life*. [S.l.]: THE BELKNAP PRESS OF HARVARD UNIVERSITY PRESS, 2006.
- [6] SINERVO, B.; LIVELY, C. The rock-paper-scissors game and the evolution of alternative male strategies. *Nature*, v. 380, p. 240–243, March 1996.
- [7] KIRKUP, B. C.; RILEY, M. A. Antibiotic-mediated antagonism leads to a bacterial game of rock-paper-scissors in vivo. *Nature*, v. 428, p. 412–414, 2004.
- [8] MÜLLER, A. P. O.; GALLAS, J. A. C. How community size affects survival chances in cyclic competition games that microorganisms play. *Physical Review E*, v. 82, p. 052901, 2010.
- [9] REICHNBACH, T.; MOBILIA, M.; FREY, E. Mobility promotes and jeopardizes biodiversity in rock-paper-scissors games. *Nature*, v. 448, p. 1046–1049, 2007.
- [10] LAIRD, R. A.; SCHAMP, B. S. Competitive intransitivity promotes species coexistence. *THE AMERICAN NATURALIST*, v. 168, p. 182–193, 2006.
- [11] LAIRD, R. A.; SCHAMP, B. S. Does local competition increase the coexistence of species in intransitive networks? *Ecology*, v. 89(1), p. 237–247, 2008.

- [12] LAIRD, R. A.; SCHAMP, B. S. Species coexistence, intransitivity, and topological variation in competitive tournaments. *Journal of Theoretical Biology*, v. 256, p. 90–95, 2009.
- [13] SZABÓ, G.; SZNAIDER, G. A. Phase transition and selection in a four-species cyclic predator-prey model. *Phys. Rev. E*, v. 69, p. 031911, 2004.
- [14] SZABÓ, G. Competing associations in six-species predator-prey models. *J. Phys. A: Math. Gen.*, v. 38, p. 6689–6702, 2005.
- [15] SZABÓ, G.; SZOLNOKI, A. Phase transitions induced by variations of invasion rates in spatial cyclic predator-prey models with four or six species. *Physical Review E*, v. 77, p. 011906, 2008.
- [16] CASE, S. O. et al. Cyclic competition of four species: Mean-field theory and stochastic evolution. *EPL*, v. 92, p. 58003, 2010.
- [17] MONTEIRO, L. H. A. *Sistemas Dinâmicos*. [S.l.]: Editora Livraria da Física, 2006.
- [18] SZABÓ, G.; FÁTH, G. Evolutionary games on graphs. *Physics Reports*, v. 446, p. 97–216, 2007.