



Universidade Estadual de Maringá
Centro de Ciências Exatas
Departamento de Física

Dissertação de Mestrado

Estudos sobre dinâmica de crescimento populacional via simulações estocásticas

Acadêmico: Marcos Vinicius de Moraes

Orientador: Prof. Dr. Breno Ferraz de Oliveira

Maringá, 18 de junho de 2021



Universidade Estadual de Maringá
Centro de Ciências Exatas
Departamento de Física

Dissertação de Mestrado

Estudos sobre dinâmica de crescimento populacional via simulações estocásticas

Dissertação de mestrado submetida ao
Departamento de Física da Universidade
Estadual de Maringá, sob orientação do
Prof. Dr. Breno Ferraz de Oliveira como
parte dos requisitos para obtenção do tí-
tulo de mestre em física.

Acadêmico: Marcos Vinicius de Moraes

Orientador: Prof. Dr. Breno Ferraz de Oliveira

Maringá, 18 de junho de 2021

Dados Internacionais de Catalogação-na-Publicação (CIP)
(Biblioteca Central - UEM, Maringá - PR, Brasil)

M827e

Moraes, Marcos Vinícius de

Estudos sobre dinâmica de crescimento populacional via simulações estocásticas /
Marcos Vinícius de Moraes. -- Maringá, PR, 2021.
65 f.color., figs., tabs.

Orientador: Prof. Dr. Breno Ferraz de Oliveira.

Dissertação (Mestrado) - Universidade Estadual de Maringá, Centro de Ciências
Exatas, Departamento de Física, Programa de Pós-Graduação em Física, 2021.

1. Dinâmica estocástica. 2. Sistemas dinâmicos. 3. Crescimento populacional. 4. Física
computacional. 5. Física estatística. I. Oliveira, Breno Ferraz de, orient. II. Universidade
Estadual de Maringá. Centro de Ciências Exatas. Departamento de Física. Programa de
Pós-Graduação em Física. III. Título.

CDD 23.ed. 530.13

MARCOS VINICIUS DE MORAES

**ESTUDOS SOBRE DINÂMICA DE CRESCIMENTO POPULACIONAL VIA
SIMULAÇÕES ESTOCÁSTICAS**

Dissertação apresentada à Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para a obtenção do título de mestre.

Aprovado em: Maringá, 22 de abril de 2021.

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Breno Ferraz de Oliveira
Universidade Estadual de Maringá – UEM

Dr. Renato Ferreira de Souza
Universidade Federal do Rio Grande do Norte – UFRN

Prof. Dr. Haroldo Valentin Ribeiro
Universidade Estadual de Maringá – UEM

Sumário

Agradecimentos	v
Resumo	vi
Abstract	vii
Introdução	1
1 Modelos estocásticos de crescimento populacional	5
1.1 Mobilidade da população	6
1.2 Ações de reprodução e morte dos indivíduos	8
1.3 Capacidade de carga do sistema	9
2 Análises para o modelo de restrição global	11
2.1 Instabilidade inicial e formação de <i>clusters</i>	12
2.2 Limites de sobrevivência dos indivíduos	14
2.3 Análise dos <i>clusters</i>	18
2.4 Outros resultados	24
3 Análises para o modelo de restrição local	26
3.1 Fase inicial e processo de criação de múltiplos <i>clusters</i>	26
3.2 Impacto da mobilidade na subsistência da população	30
3.3 Dinâmica populacional para movimento coletivo de grupo	34
3.4 Outros resultados	38
Conclusões	40
A Códigos computacionais para implementação dos modelos estudados	43
Referências Bibliográficas	53

Lista de Figuras

2.1	Distribuição espacial dos indivíduos para diferentes passos temporais. Da esquerda para direita: $t = 0$, $t = 25$, $t = 100$ e $t = 200$ gerações. A dicotomia das cores representa os sexos dos indivíduos.	11
2.2	Densidade de machos e fêmeas em função do tempo para $N = 1000$ indivíduos.	12
2.3	Distância mínima média dos indivíduos em relação ao tempo.	13
2.4	Taxas de reprodução em função do tempo para as probabilidades de reprodução $p_r = 0, 7, 0, 8$ e $0, 9$	13
2.5	Taxa de reprodução e densidade em relação ao tempo.	14
2.6	Probabilidade de extinção em função da quantidade de indivíduos para vários raios de interação ℓ	15
2.7	Probabilidade de sobrevivência da população em função do tempo. As curvas em vermelho, azul e verde representam, respectivamente, sistemas com $N = 70$, $N = 120$ e $N = 200$ indivíduos.	17
2.8	Probabilidade de extinção em função da probabilidade de se gerar um indivíduo macho. A curva em vermelho representa populações iniciais de 1000 indivíduos, em verde temos populações iniciais de 2000 indivíduos.	18
2.9	Posição do centro de massa de um conjunto de $N = 1000$ indivíduos em função do tempo.	19
2.10	Quantidade média de indivíduos posicionados a uma distância máxima r do centro de massa.	20
2.11	Deslocamento quadrático médio do centro de massa em função do tempo em escala logarítmica. Cálculo feito de uma média de 1000 simulações.	21
2.12	Histograma da quantidade de indivíduos posicionados a uma distância r do centro de massa para vários N diferentes.	22
2.13	Histograma da densidade de indivíduos posicionados a uma distância r do centro de massa para diversas quantidades iniciais de indivíduos.	22
2.14	Densidade máxima dos indivíduos em função de N	23
2.15	Cálculo da largura a meia altura τ dos histogramas apresentados na Figura 2.13. Notamos a lei de potências $\tau \propto N^{0,341}$	24

2.16	Distribuição espacial dos indivíduos para diferentes passos temporais. Da esquerda para direita: $t = 0$, $t = 25$, $t = 150$ e $t = 1000$. Uma das espécies é representada pelas cores vermelha e azul. Em verde e amarelo, temos a segunda espécie representada.	25
3.1	Configuração espacial para $t = 0$, $t = 10$, $t = 50$ e $t = 500$ gerações, da esquerda para direita. Aqui, $p_d = 0,3$, $\ell_m = \ell_r = 0,01$ e $M = 160$	27
3.2	Configuração espacial para $t = 0$, $t = 5$, $t = 25$ e $t = 500$ gerações, da esquerda para a direita. Aqui, $p_d = 0,3$ e $\ell_m = \ell_r = 0,01$	27
3.3	Quantidade total média de indivíduos em função do tempo para diferentes quantidades iniciais de indivíduos. Cada curva foi obtida a partir da média de 10 simulações com condições iniciais aleatórias. Os parâmetros previamente mencionados permanecem inalterados.	29
3.4	Quantidade média de <i>clusters</i> presentes no sistema após $t = 500$ gerações em função da quantidade inicial de indivíduos. Cada coluna do gráfico representa a média de 10 simulações com distribuições espaciais iniciais aleatórias. Os parâmetros mencionados anteriormente permanecem inalterados aqui.	29
3.5	Configuração espacial após um tempo de $t = 500$ gerações para diferentes passos. Da esquerda para direita, $\ell_m = 0,01$, $\ell_m = 0,02$, $\ell_m = 0,03$ e $\ell_m = 0,1$. Aqui, $p_d = 0,3$	31
3.6	Abundância média da população em função do passo dos indivíduos para diferentes probabilidades de morte.	32
3.7	Probabilidade de sobrevivência da população em função do passo dos indivíduos. Aqui, $p_d = 0,3$. Os demais parâmetros do sistema permanecem inalterados.	33
3.8	Configuração espacial após $t = 500$ gerações para $\eta = 1$, $\eta = 0,4$, $\eta = 0,2$ e $\eta = 0$, da esquerda para direita. Ainda, $\ell_m = \ell_r = 0,01$ e $p_d = 0,3$	34
3.9	Probabilidade de subsistência da população em função do passo dos indivíduos para diferentes anisotropias. Em vermelho, temos $\eta = 1,0$ representado sistemas isotrópicos, em azul temos $\eta = 0,3$ e por fim, $\eta = 0,0$ em verde claro. Reiteramos que $p_d = 0,3$ e que os parâmetros não mencionados permanecem inalterados.	35
3.10	Configuração espacial após $t = 500$ gerações para $\ell_m = 0,04$, $\ell_m = 0,07$, $\ell_m = 0,09$ e $\ell_m = 0,1$, da esquerda para a direita. A anisotropia do sistema é dada por $\eta = 0,1$. Os parâmetros restantes permanecem inalterados.	36
3.11	Configuração espacial após $t = 500$ gerações para $\ell_m = 0,04$ (esquerda) e $\ell_m = 0,1$ (direita), com seus respectivos histogramas do eixo x . Reiteramos que $\eta = 0,1$, $M = 160$, $R = 0,1$, $\ell_r = 0,01$ e $p_d = 0,3$	37

- 3.12 Desvio padrão médio em função do passo dos indivíduos. Cada ponto do gráfico é o desvio padrão médio calculado a partir de 100 simulações. . . . 37
- 3.13 Distribuição espacial final dos indivíduos para diferentes condições iniciais. Da esquerda para direita, $N_1 = N_2 = 500$, $N_1 = N_2 = 5000$ e, por fim, $N_1 = 2000$ e $N_2 = 1000$. Uma das espécies é representada pelas cores vermelha e azul. Em verde e amarelo, temos a segunda espécie representada. 38

Agradecimentos

Agradeço, primeiramente, a minha família pelo apoio incondicional durante toda minha vida. Sou e sempre serei grato por todos os momentos que pude compartilhar e aprender com vocês. Em especial, obrigado mãe, pai e Mariana! Amo vocês!

Ao professor Breno, por ser o melhor orientador que eu poderia ter! Que nesses dois anos de caminhada sempre me ajudou e aconselhou da melhor forma possível, tanto como professor quanto colega. Espero que no futuro possamos trabalhar juntos novamente!

Esse parágrafo é destinado aos animaizinhos de quatro patas que estiveram e estão comigo. Sei que vocês não lerão isso, mas obrigado vivi, vênus e platão, vocês são lindos!

Aos amigos que fiz durante todos esses anos, muito obrigado por todas as risadas, fofocas, conversas e outras bobagens que fizemos nesses anos de sofrência acadêmica. Agradeço em especial aos membros dos grupos do zap “Casca Esférica” e “*ão *esca” pelas distrações.

Ao Programa de Pós Graduação em Física, em especial à Mônica, obrigado por todo auxílio e suporte dado nesses dois anos de curso.

Por fim, agradeço à UEM, CAPES, CNPq e Fundação Araucária, por todo suporte financeiro prestado.

Resumo

Neste trabalho apresentamos dois modelos de crescimento populacional a serem implementados por meio de simulações estocásticas em um espaço bidimensional sem rede. Os dois modelos diferem-se pela forma que definimos a capacidade de carga do sistema. Primeiramente, estudaremos a dinâmica populacional de um sistema com restrição na abundância total da população. Com a implementação de poucas regras de interação entre os indivíduos, observamos a evolução de uma população inicialmente distribuída aleatoriamente para uma configuração espacial estável dos indivíduos na forma de um único *cluster*. No segundo modelo, substituímos a restrição global na abundância da população por uma restrição local. Observamos, nesse caso, um estado final caracterizado por um padrão de distribuição espacial na forma de múltiplos *clusters*. Estudamos também quais os parâmetros são decisivos na subsistência e estabilidade das populações. Por exemplo, no primeiro modelo, evidenciamos que a abundância inicial da população desempenha um papel fundamental na manutenção da subsistência dos indivíduos. No segundo modelo, o movimento excessivo dos indivíduos pode prejudicar a subsistência da população. Parâmetros relacionados a distribuição espacial e a abundância das populações também serão discutidos.

Palavras chave: Física computacional, ecologia, processos estocásticos.

Abstract

In this work we present two models of population growth to be implemented using stochastic simulations in an off-lattice two-dimensional space. Both models differ themselves by a change in the way we define the carrying capacity. First we study the population dynamics of a system with restriction in the total abundance of the population. By the assumption of some interaction rules, we may observe the evolution from a random spatial system to a stable pattern of a single cluster which concentrates all the population. By replacing the global restriction to a local one, we observe a final state characterized by a spatial pattern in the form of multiples clusters. We also studied which parameters are decisives in the subsistence and stability of the populations. For example, in the first model, we show that the initial abundance of the population plays a fundamental role on the evolutionary outcome. In the second model, the individuals excessive movement may jeopardize the subsistence of the population. Parameters related to spatial distribution and abundance of populations will be discutessed as well.

Keywords: Computational physics, ecology, stochastic processes.

Introdução

A palavra “ecologia”¹ foi definida pela primeira vez em 1886 pelo alemão Ernst Haeckel em seu livro intitulado *Generelle Morphologie der Organismen*. Para Haeckel, a ecologia era “a ciência capaz de compreender a relação do organismo com o seu ambiente” [1]. Partindo dessa definição, podemos entender hoje que a ecologia é o ramo da biologia que estuda as distribuições e abundâncias de organismos e as interações que as regem. Mas para que estudar ecologia? Seria apenas uma necessidade intrínseca ao ser humano de compreender o que nos rodeia? Ou fazemos isso com o intuito de usar a nosso favor essas complexas interações?

De fato, a aplicação dos conceitos desenvolvidos no ambiente da ecologia por meio de observações sistemáticas da natureza permitem uma melhoria inimaginável na vida cotidiana das pessoas. O controle biológico de pragas em plantações², por exemplo, apesar de já ter sido empregado por civilizações muito anteriores a nossa, voltou a ser de extremo interesse no século passado ao passo que a utilização de pesticidas químicos fora se tornando insuficiente para manutenção das plantações. Nas décadas de 1980 e 1990 a ecologia de poluição ganhou visibilidade a partir da discussão de problemas locais para temas globais. Nesse milênio podemos notar um crescimento no interesse público em temas como conservação de espécies ameaçadas, manutenção de áreas verdes, controle de doenças e outros.

Mas antes que possamos ser capazes de explicar questões a cerca do que nos rodeia, é necessário que façamos uma descrição direta do que é observado, para que então, a partir da visualização dos fenômenos, sejamos hábeis em criar modelos que expliquem as distribuições, abundâncias e interações dos organismos ali presentes. Evidentemente, esse processo se torna extremamente árduo e complexo, visto a enorme quantidade de espécies, em diferentes ambientes, com diferentes interferências externas e todas as possíveis interações presentes nesses sistemas. Por isso podemos, muitas vezes, analisar um determinado sistema e suas relações internas, deixando de lado aspectos externos àquele ambiente, assim, seremos capazes de identificar mecanismos que regem aquela interação específica. A *Arabis fecunda*³, por exemplo, é uma espécie herbácea perene rara cujas populações

¹Originalmente em alemão *Ökologie*.

²O controle de pragas através do uso de seus inimigos naturais.

³Conhecida popularmente como *sapphire rockress*.

estão divididas em dois grupos, de baixa e alta altitude, separados por aproximadamente 100 km. Na região de baixa altitude, tanto o ar como o solo são mais secos se comparados a região mais alta. Quando analisado o grupo da região mais seca, foi observado que a espécie tem uma taxa de aproveitamento de água maior que as populações que estão na região de maior altitude: a escassez de água fez com que as populações submetidas a essa condição respondessem melhorando a eficiência do uso de água [1]. A espécie é a mesma nas duas regiões; porém, devido a uma condição diferente, em uma região os indivíduos foram capazes de se adaptar para sobreviver naquele ambiente.

Uma das ramificações da ecologia é o estudo da dinâmica de populações. Nesse estudo nos concentramos em entender a variação da ocorrência de uma determinada espécie, definindo as possíveis causas dessa variação. São muitos os fatores que podem influenciar na abundância da população de uma espécie, mas de forma geral, podemos pensar que a quantidade de indivíduos é caracterizada pelas taxas de natalidade, mortalidade, emigração e imigração. Essas taxas dependem de inúmeros fatores, por exemplo a mudança climática que influencia na migração das aves, a variação na temperatura de rios e oceanos que pode modificar toda a dinâmica de um sistema com espécies aquáticas e, de uma forma ostensiva e muitas vezes prejudicial, a ação externa do ser humano nesses ambientes.

Apesar de hoje ser considerado parte da ecologia, o estudo da dinâmica de populações teve seu grande início com o trabalho do demógrafo e economista Thomas Robert Malthus intitulado *Ensaio sobre o princípio da população*⁴. Nele, Malthus diz que o crescimento da população humana segue uma curva exponencial, enquanto que o crescimento dos meios de subsistência da espécie é linear. Assim, após um certo tempo, os recursos disponíveis para subsistência humana não seriam capazes de suprir a demanda necessária para toda a população. A população humana estaria condenada a viver no limite da pobreza e escassez de recursos, caso a taxa de reprodução não abaixasse [2]. Podemos assim identificar uma das primeiras leis de crescimento populacional: o modelo de crescimento Malthusiano.

No entanto, ao considerarmos sistemas de mais de uma espécie, o modelo Malthusiano se torna insuficiente para descrever o sistema, uma vez que é necessário considerar as interações entre as populações. Podemos então considerar o modelo de Lotka-Volterra de interação entre espécies. O modelo de Lotka-Volterra, proposto independentemente por Alfred J. Lotka (1910) [3] e Vito Volterra (1920) [4], é um conjunto de duas equações diferenciais não lineares de primeira ordem usadas para descrever a dinâmica de sistemas biológicos com duas ou mais espécies interagindo na forma de presa-predador. A população de predadores aumenta com o aumento da espécie predada, pois isso significa mais recursos alimentícios. A população da espécie predada, no entanto, decresce com o aumento da espécie predadora, já que isso significa uma maior taxa de mortalidade das

⁴Originalmente em inglês com o nome *An essay on the principle of population*.

presas. Evidentemente, as taxas de natalidade das espécies estão intimamente ligadas a dinâmica do sistema: se uma espécie não se reproduz o suficiente não há como haver interações entre as populações, se considerarmos apenas as interações interespecíficas⁵. No limite em que a espécie predadora desaparece do sistema, nossa dinâmica retorna a dinâmica Malthusiana, com um crescimento populacional exponencial. No caso em que ocorre a extinção das presas, a população de predadores também se extinguirá, já que eles não possuem mais as presas para se alimentarem. Apesar da simplicidade, o modelo de Lotka-Volterra descreve e explica inúmeras interações na natureza e nesse sentido, a introdução de mais espécies no sistema se torna de extremo valor, já que podemos estudar conceitos como competição cíclica não hierárquica dentro do sistema. Tais interações podem ser encontradas em recifes de corais [5] e em comunidades de subpopulações de lagartos na região costeira da Califórnia [6], por exemplo.

A proposição de modelos que explicitem determinadas interações entre espécies é, portanto, uma ferramenta de análise fundamental no entendimento da dinâmica de populações, indo de encontro com as observações de sistemas reais encontrados na natureza, possibilitando identificar características que são recorrentes em uma grande variedade de contextos. No entanto, modelos teóricos como o de Lotka-Volterra nos limitam a soluções determinísticas e sabemos que o mundo real por muitas vezes não se comporta assim. Alguns podem dizer que o mundo real é sim determinístico e que o verdadeiro problema está em identificar e entender todas as possíveis variáveis que afetam nosso sistema. De fato, se soubéssemos, por exemplo, todas as variáveis cinéticas de todas as partículas presentes na atmosfera e todas as interações presentes, teríamos um modelo meteorológico excelente, capaz de prever com uma precisão ímpar onde, quando e quanto irá chover. Mas estamos longe disso. Nem mesmo sabemos se isso seria possível. Nesse sentido, a utilização de variáveis aleatórias no estudo da dinâmica das populações é de extremo interesse. Trocamos equações diferenciais por interações que ocorrem a uma certa probabilidade e, com isso, damos ao nosso sistema um caráter mais aleatório e mais próximo da realidade.

No entanto, o uso de números aleatórios no estudo de dinâmica de populações é inviável se não tivermos um grande número de amostragens. Nesse caso, o caráter aleatório que inserimos no nosso sistema se torna mais importante que as interações que nosso modelo propõe. Para contornar esse problema, podemos então fazer uso de simulações computacionais que aplicam o modelo proposto repetidas vezes, de forma que nossa análise estatística se torna confiável. Utilizando o modelo de May-Leonard — uma rede com condição periódica de contorno com indivíduos de três espécies que interagem entre si através de predações cíclicas e não hierárquicas [7] — por exemplo, é possível encontrar padrões espiralados na distribuição espacial dos indivíduos, gerando assim uma coexistência estável das populações. Ainda nesse tipo de interação, a mobilidade dos indivíduos

⁵Interações entre espécies diferentes.

desempenha um papel fundamental no equilíbrio das espécies: o movimento excessivo dos indivíduos pode por em risco a biodiversidade do sistema [8].

Neste trabalho, estudaremos dinâmica de populações por meio de simulações estocásticas em um ambiente sem rede em duas dimensões. Apresentaremos dois modelos de crescimento populacional que baseiam-se em algumas regras de interação entre os indivíduos do nosso sistema. Veremos que após a evolução temporal do sistema, as populações se organizam formando *clusters* — essenciais para a sobrevivência dos indivíduos. Nesse contexto, o estudo da formação desses padrões espaciais é de extremo interesse, uma vez que podemos identificar tal comportamento em uma grande variedade de situações na natureza, desde comunidades bacteriais até sistemas mais complexos, como organizações de insetos, peixes, pássaros e mamíferos [9–12]. Veremos que, nos nossos modelos, a imposição de uma condição de proximidade para reprodução dos indivíduos faz com que a população se concentre em algumas regiões do espaço. Evidentemente, esse comportamento pode ser obtido por meio de vários outros mecanismos. Por exemplo, a formação de *clusters* pode ajudar a minimizar o risco de predação, mas a procura por alimentos também pode ser mais vantajosa quando feita em bandos [13–15]. Ainda, poderemos observar a diferença entre estratégias de cooperação e deserção entre os indivíduos: enquanto desertores raramente se reproduzirão, os indivíduos que cooperam e permanecem em grupo tem maiores chances de se reproduzirem, continuando a espécie. Essa diferença é o mecanismo chave em várias estratégias de reciprocidade [16–19]. Exploraremos também quais são os limites de subsistência da espécie, determinando quais os fatores que geram a extinção da população. Características espaciais, como tamanho e movimento dos *clusters*, também serão discutidas.

Capítulo 1

Modelos estocásticos de crescimento populacional

Começaremos esse capítulo com uma breve argumentação do que é estocasticidade. O adjetivo “estocástico” provém do grego “stokhastikos”¹ e significa, essencialmente, o uso de distribuições aleatórias para uma análise estatística, em contraponto à sistemas determinísticos. Um processo estocástico é, portanto, representado por um conjunto de variáveis aleatórias que caracterizam o estado de um determinado sistema e que variam no tempo. Talvez um dos mais conhecidos processos estocásticos seja o movimento aleatório de partículas suspensas em um meio líquido ou gasoso, também conhecido como movimento browniano [20]. Mas a estocasticidade está presente em muitas outras situações. O crescimento de uma população de bactérias, uma corrente elétrica induzida por flutuações térmicas de determinado material e até mesmo análises meteorológicas são bons exemplos do uso de variáveis aleatórias como ferramentas estatísticas de análise. No contexto do estudo de dinâmica de populações, a utilização de processos estocásticos para elaboração de modelos de crescimento populacional é de extremo interesse, pois dá-se assim um caráter aleatório para a dinâmica do sistema — desejável para estudar sistemas com dependência em muitas variáveis, como é o caso da dinâmica de crescimento de espécies.

Partamos então para descrição dos modelos. Nossos modelos constituem-se de um conjunto de regras para realização de ações que mudarão o estado atual daquele determinado sistema, onde cada ação é de acordo com um peso probabilístico.

Inicialmente, distribuímos aleatoriamente N indivíduos numa região quadrangular de lado $L = 1$, com metade da população de machos e a outra metade de fêmeas. Ressaltamos, também, a continuidade das posições dos indivíduos [21], em contrapartida à modelos que consideram posições discretas [22–25]. Para evitar efeitos de borda, consideramos condições periódicas de contorno. Dessa forma, a posição do n -ésimo indivíduo

¹Embora outras palavras também contribuíram para a formulação que conhecemos hoje.

pode ser escrita como

$$\vec{r}_n = (x_n, y_n) = (x_n + L, y_n) = (x_n, y_n + L) = (x_n + L, y_n + L). \quad (1.1)$$

Cada geração do sistema é composta de N ações, sendo cada ação constituída por uma sequência de passos para definir qual será a interação que o indivíduo irá realizar. Inicia-se, portanto, pela escolha aleatória do indivíduo que realizará a ação, chamado de indivíduo ativo. Após, é realizada a ação de movimento desse indivíduo, que será feita de forma diferente para nossos dois modelos.

1.1 Mobilidade da população

No primeiro modelo a ser abordado, a mobilidade dos indivíduos é isotrópica. Assim, o indivíduo ativo será movido a uma distância ℓ_m em uma direção aleatória, representada pelo ângulo θ com o eixo x . Matematicamente, escrevemos a nova posição do indivíduo como

$$\vec{r}(t+1) = \vec{r}(t) + (\ell_m \cos \theta, \ell_m \sin \theta). \quad (1.2)$$

O movimento descrito acima é uma caminhada aleatória e para ilustrar melhor o que isso significa, consideremos uma partícula que se move ao longo de uma reta e que parte da origem [26]. A cada passo temporal τ , a partícula realiza um movimento de distância h para esquerda ou para direita com probabilidade de p e $q = 1 - p$, respectivamente.

A fim de descrever o movimento da partícula, vamos introduzir as variáveis aleatórias independentes $\sigma_1, \sigma_2, \sigma_3, \dots, \sigma_n$, que podem assumir valores $+1$, considerando um deslocamento para direita, e -1 , considerando um deslocamento para esquerda. Os subíndices $1, 2, 3, \dots, n$ são referentes ao instante em que a partícula se encontra. Portanto, podemos escrever σ_j para um tempo arbitrário j . Assim, após um tempo $t = n\tau$ a nossa partícula está na posição $x = hm$, sendo $m = \sigma_1 + \sigma_2 + \dots + \sigma_n$.

A média e a variância do conjunto de variáveis σ_j são escritas como

$$\langle \sigma_j \rangle = p - q \quad (1.3)$$

e

$$\langle \sigma_j^2 \rangle - \langle \sigma_j \rangle^2 = 1 - (p - q)^2 = 4pq, \quad (1.4)$$

respectivamente. A função característica $g(k)$ da variável σ_j é dada por

$$g(k) = \langle e^{ik\sigma_j} \rangle = pe^{ik} + qe^{-ik}. \quad (1.5)$$

Com a finalidade de encontrar a probabilidade $P_n(m)$ de a partícula estar a m pas-

dos da origem após n passos temporais, precisamos determinar a correspondente função característica

$$G_n(k) = [g(k)]^n = (pe^{ik} + qe^{-ik})^n. \quad (1.6)$$

A expansão binomial da expressão acima pode ser escrita como

$$G_n(k) = \sum_{l=0}^n \binom{n}{l} p^l q^{n-l} e^{ik(2l-n)} \quad (1.7)$$

comparando com a definição de $G_n(k)$, dada por

$$G_n(k) = \sum_{m=-n}^n P_n(m) e^{ikm}, \quad (1.8)$$

onde $m = -n, -n+2, \dots, n-2, n$, vemos que

$$P_n(m) = \frac{n!}{\left(\frac{n+m}{2}\right)! \left(\frac{n-m}{2}\right)!} p^{(n+m)/2} q^{(n-m)/2}. \quad (1.9)$$

A média e a variância de m , são dadas por, respectivamente

$$\langle m \rangle = n \langle \sigma_j \rangle = n(p - q), \quad (1.10)$$

$$\langle m \rangle - \langle m \rangle^2 = n(\langle \sigma_j^2 \rangle - \langle \sigma_j \rangle^2) = 4npq. \quad (1.11)$$

Também podemos encontrar a distribuição de probabilidade para $P_n(m) \gg 1$ utilizando o teorema central do limite. Assim

$$P_n(m) = \frac{1}{\sqrt{2\pi nb}} \exp \left[-\frac{(m - na)^2}{2nb} \right], \quad (1.12)$$

sendo $a = \langle \sigma_j \rangle$ e $b = \langle \sigma_j^2 \rangle - \langle \sigma_j \rangle^2$. Podemos definir também a densidade de probabilidade $\rho(x, t) = P_n(m)/h$ como

$$\rho(x, t) = \frac{1}{\sqrt{2\pi Dt}} \exp \left[-\frac{(x - ct)^2}{2Dt} \right], \quad (1.13)$$

sendo

$$c = \frac{ha}{\tau} = \frac{h(p - q)}{\tau} \quad (1.14)$$

a velocidade média da partícula e

$$D = \frac{h^2 b}{\tau} = \frac{4h^2 pq}{\tau}. \quad (1.15)$$

o coeficiente de difusão.

Por fim, calculamos o valor esperado e a variância de x

$$\langle x \rangle = ct, \quad (1.16)$$

$$\langle x^2 \rangle - \langle x \rangle^2 = Dt. \quad (1.17)$$

Observe que para sistemas isotrópicos, ou seja $p = q = 1/2$, a velocidade média da partícula é nula e a variância de x tem seu valor máximo com o coeficiente de difusão $D = h^2/\tau$, ou seja, sistemas sem direção preferencial — como é o caso da população de indivíduos nesse primeiro modelo — apresentam a maior difusividade possível.

A fim de estudar os efeitos de um movimento coletivo de grupo no nosso sistema, induziremos uma mobilidade anisotrópica nas populações do segundo modelo. Dessa forma, na segunda etapa do trabalho consideraremos uma mobilidade tal que

$$\vec{r}(t+1) = \vec{r}(t) + (\ell_m \cos \phi, \ell_m \sin \phi), \quad (1.18)$$

com o ângulo ϕ compreendido no intervalo $[-\eta\pi, \eta\pi]$, dessa forma, introduzimos o parâmetro $0 \leq \eta \leq 1$ que dita a anisotropia do movimento dos indivíduos. Com $\eta = 1$, por exemplo, retomamos os movimentos isotrópicos dados pela equação (1.2), enquanto $\eta = 0$ representa um movimento populacional totalmente direcionado no eixo horizontal, gerando assim um fluxo de indivíduos da esquerda para a direita.

1.2 Ações de reprodução e morte dos indivíduos

Após a ação de movimento, o indivíduo ativo é sorteado para morrer ou se reproduzir, considerando as probabilidades p_d e $p_r = 1 - p_d$, respectivamente. A menos que seja dito o contrário, assumimos que $p_d = 0,3$ e $p_r = 0,7$.

Caso a ação de morte seja escolhida, o indivíduo ativo é simplesmente removido da simulação. Alternativamente, o processo de reprodução envolve outros fatores dinâmicos do sistema. Para o indivíduo ativo se reproduzir, é necessário que haja um outro indivíduo do sexo oposto nas proximidades. De forma mais específica, encontramos o indivíduo do sexo oposto mais próximo ao indivíduo ativo e, caso a distância entre eles seja menor que ℓ_r , a ação de reprodução ocorre, gerando um novo indivíduo de sexo aleatório a uma distância ℓ_r da fêmea que o gerou. Para a reprodução ocorrer, é necessário também que a capacidade de carga do sistema não esteja sendo utilizada em sua totalidade.

No que diz respeito a condição de proximidade dos indivíduos, imposta pela distância ℓ_r , consideramos situações distintas para os dois modelos. No primeiro modelo impomos que $\ell_r = \ell_m$, chamando assim esse parâmetro apenas de raio de interação ℓ que, em geral, assume o valor de $\ell = 0,01$. No segundo modelo, ℓ_r e ℓ_m podem ser diferentes, pois

desejamos discutir os impactos que a mobilidade dos indivíduos geram na população.

1.3 Capacidade de carga do sistema

Falaremos agora da principal diferença entre os modelos. A capacidade de carga do sistema pode ser definida como o tamanho populacional máximo que um certo ambiente pode sustentar, em termos de recursos como alimento, água e oxigênio [1]. Um lago com uma certa quantidade de peixes, por exemplo, demonstra perfeitamente o que significa essa capacidade. Podemos alimentá-los indefinidamente, de forma que a quantidade de alimento não será um impedimento para o aumento da população. No entanto, a quantidade de oxigênio presente na água é finita, dessa forma, uma população muito grande pode fazer com que a respiração branquial da espécie seja prejudicada pela escassez de O_2 , levando à diminuição da abundância da população ou até mesmo à extinção da vida ali presente.

Evidentemente, a quantidade de recursos disponíveis em um determinado ambiente pode mudar com o passar do tempo e, portanto, a capacidade de carga também o pode. Essa disponibilidade também está atrelada a fatores espaciais, como relevo e quantidade de luz solar que atinge a região. Dessa forma, a localidade e transponibilidade de recursos desempenha um papel fundamental na dinâmica de populações. Com o objetivo de estudar esses aspectos, nossos modelos diferem-se majoritariamente pela forma que restringimos a abundância da população.

No primeiro modelo, restringimos globalmente a abundância da população. Equivale a dizer que ações de reprodução apenas ocorrerão se a quantidade de indivíduos não for a quantidade máxima que o sistema comporta. A saber, essa quantidade é igual a quantidade inicial de indivíduos, portanto, N é o número máximo de indivíduos presentes. Podemos pensar nessa restrição como o caso limite de uma quantidade finita de recursos que podem ser transpostos para qualquer região do ambiente, de forma que a localização da população pouco importa para as ações de reprodução, bastando apenas que a quantidade máxima de indivíduos N não tenha sido atingida.

No segundo modelo, evidenciaremos a importância da localização dos recursos por meio da imposição de uma restrição local na abundância da população. Especificamente, fazemos com que as ações de reprodução não dependam mais da quantidade total de indivíduos, e sim da abundância local da população. Um indivíduo se reproduzirá apenas se houverem menos de $M = 160$ indivíduos² localizados à uma distância máxima de $R = 0,1$ do indivíduo ativo. Dessa forma, restringimos a população a uma densidade local máxima, mas não o número final de indivíduos presentes, embora esse valor também seja finito e definido, visto que a quantidade de recursos permanece finita e constante

²Nessa soma inclui-se também o indivíduo ativo.

durante toda a simulação. Ainda, por simplicidade, assumiremos que a capacidade de carga é constante durante toda nossa análise.

Afim de sumarizar as principais informações sobre os modelos, dispomos a tabela 1.3, que mostra uma lista dos parâmetros do modelo bem como seus valores usuais, utilizados na maior parte das análises.

Tabela 1.1: Parâmetros utilizados na maior parte das simulações:

Parâmetro	Descrição
$p_d = 0,3$	Probabilidade de morte
$p_r = 0,7$	Probabilidade de reprodução
$\ell_m = 0,01$	Tamanho do passo dos indivíduos
$\ell_r = 0,01$	Condição de proximidade para reprodução
$N = 1000$	Número inicial de indivíduos
$M = 159$	Capacidade de carga para restrição local
$R = 0,1$	Capacidade de carga para restrição local
$NG = 1000$	Número de gerações
$L = 1,0$	Tamanho do sistema
$p_t = 0,5$	Probabilidade de nascimento de machos
$\eta = 1,0$	Anisotropia do movimento dos indivíduos

Capítulo 2

Análises para o modelo de restrição global

Discutiremos agora os resultados obtidos através da imposição do modelo teórico apresentado no capítulo anterior que trata sobre sistemas com restrição global. Para uma melhor visualização do que estamos estudando, dispomos a Figura 2.1, que ilustra o comportamento de $N = 1000$ indivíduos em posições iniciais aleatórias.

Podemos notar que os indivíduos rapidamente evoluem de uma distribuição espacial aleatória para um único *cluster*. Isso pode ser explicado por meio das regras impostas para o sistema, que resulta em um aumento na probabilidade de reprodução conforme o aumento na quantidade de indivíduos na região próxima. Isso faz com que *clusters* menores sejam pontos de equilíbrio instável do nosso sistema e assim, para tempos suficientemente grandes, esses *clusters* desaparecem, permanecendo apenas o mais populoso.

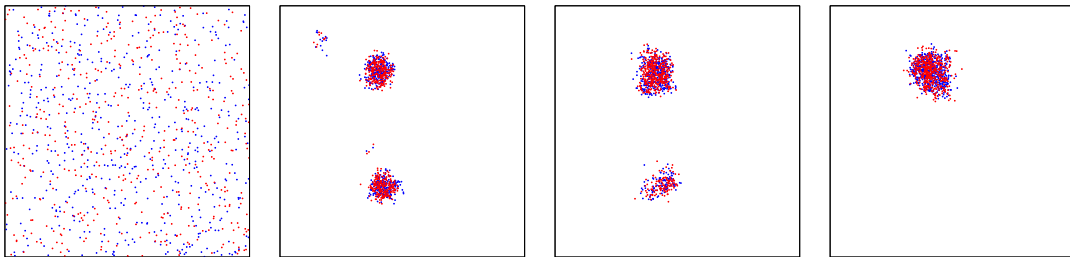


Figura 2.1: Distribuição espacial dos indivíduos para diferentes passos temporais. Da esquerda para direita: $t = 0$, $t = 25$, $t = 100$ e $t = 200$ gerações. A dicotomia das cores representa os sexos dos indivíduos.

Na Figura 2.2 podemos analisar a densidade de indivíduos machos e fêmeas em função do tempo, representados pelas cores vermelho e azul, respectivamente. Notamos que, após um certo período inicial, nosso sistema mantém em equilíbrio com $\langle \rho_f \rangle = \langle \rho_m \rangle = 0,5$, o que mostra também que não há diferença significativa entre os sexos. Também simulamos o mesmo sistema para um número de gerações muito maior que $NG = 1000$ e notamos que o sistema é completamente estável.

Nessa primeira seção, destinaremos esforços para analisar o comportamento do sistema em sua fase inicial, onde vemos o surgimento de um único *cluster* concentrando todos os indivíduos.

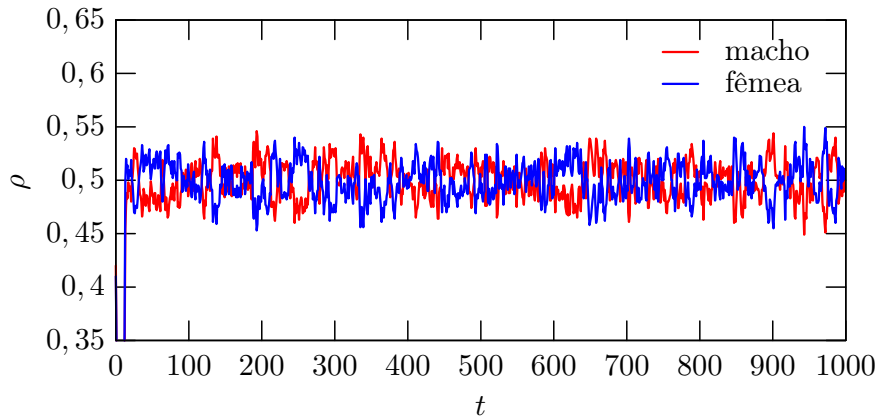


Figura 2.2: Densidade de machos e fêmeas em função do tempo para $N = 1000$ indivíduos.

2.1 Instabilidade inicial e formação de *clusters*

Na Figura 2.2, notamos que para tempos pequenos a densidade dos indivíduos sofre uma grande oscilação, indicando assim uma instabilidade no sistema. Podemos explicar essa variação abrupta da seguinte forma: no estado inicial do sistema os indivíduos têm posições aleatórias, de forma que a distância média entre eles é muito superior ao raio de reprodução ℓ . Conforme o sistema evolui, indivíduos que estão isolados não se reproduzem e acabam morrendo. Quando essa distância entre os indivíduos é baixa as ações de reprodução ocorrem, fazendo assim com que surjam *clusters* nessas regiões. Podemos observar esse comportamento na Figura 2.3. Notamos que no início das simulações a distância mínima média entre os indivíduos é muito superior ao raio de interação. Essa distância aumenta inicialmente, já que nessa etapa a população morre mais do que se reproduz. Conforme passam-se as gerações, essa distância diminui e portanto, as reproduções não são mais impedidas pela distância dos indivíduos. Como *clusters* maiores representam mais reproduções naquela região e aqui a densidade local não tem impacto negativo para a reprodução dos indivíduos, esses pontos terão maior chance de sobreviver, enquanto que os menores inevitavelmente irão desaparecer até que todos os indivíduos se concentrem apenas em um *cluster*.

Esse comportamento inicial é destacado também na Figura 2.4, que representa a taxa de reprodução em relação ao tempo para diferentes valores de probabilidade de reprodução p_r . Calculamos N_{rep} fazendo a média do número de reproduções em um determinado intervalo de tempo. Podemos notar que as reproduções inicialmente diminuem para valores menores de p_r , pois p_r baixo significa menos reproduções o que resulta em sistemas

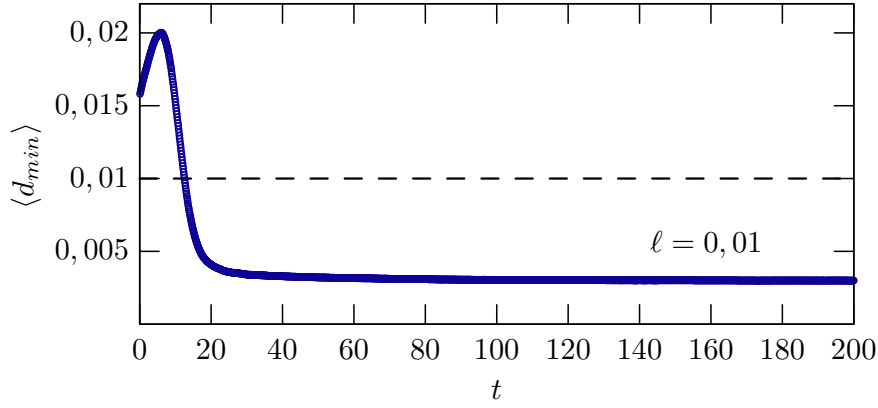


Figura 2.3: Distância mínima média dos indivíduos em relação ao tempo.

menos densos e por sua vez, a condição de proximidade com o indivíduo do sexo oposto para reprodução não é atingida.

No entanto, com uma probabilidade de reprodução $p_r = 0,8$ observamos um comportamento diferente. Vemos que inicialmente a taxa de reprodução aumenta até atingir seu pico e logo após vem a estabilidade com $N_{rep} = 0,2$. Observamos que o número de reproduções não é gravemente prejudicado pela densidade total do sistema. Nesse caso, as reproduções ocorrem com uma probabilidade maior, fazendo assim com que o sistema não tenha uma densidade acentuadamente baixa de a ponto de prejudicar as ações de reprodução.

Para um sistema com $p_r = 0,9$ notamos uma reta com $N_{rep} = 0,1$ ao longo de todo o tempo de evolução do sistema. Isso acontece porque a probabilidade de reprodução é tão alta que a densidade do sistema é mantida constante em sua capacidade máxima, assim as reproduções e mortes do sistema ocorrem sempre na mesma taxa.

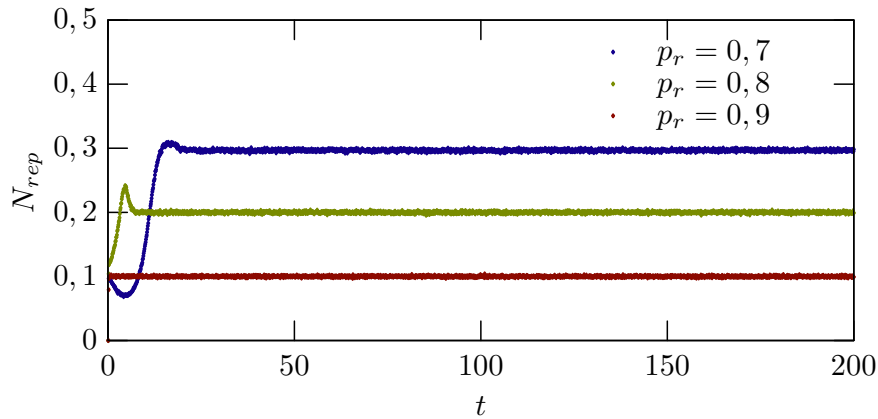


Figura 2.4: Taxas de reprodução em função do tempo para as probabilidades de reprodução $p_r = 0,7$, $0,8$ e $0,9$.

A terceira variável que influencia a quantidade de reproduções é a densidade $\rho(t)$ de indivíduos. Quando o sistema está em sua capacidade máxima de indivíduos N , a

reprodução é impossibilitada de ocorrer. É por esse motivo também que após a evolução do sistema para apenas um *cluster*, temos que as taxas de reprodução e morte são iguais: para cada indivíduo que morre nossa densidade diminui, permitindo assim a reprodução de um novo indivíduo. Esse comportamento é ilustrado na Figura 2.5, em que podemos observar a densidade $\rho(t)$ e o número de reproduções do sistema durante a evolução inicial. Consideramos aqui o caso específico em que $p_d = 0,3$ e $p_r = 0,7$.

Observamos que inicialmente as reproduções não suprem os espaços vazios do sistema, fazendo assim com que a densidade diminua em até mais de 60% da sua capacidade total. Conforme os indivíduos restantes se reproduzem, regiões de maior densidade aparecem no nosso sistema que, cada vez mais, abrigarão indivíduos, fazendo assim com que as reproduções voltem a ocorrer e assim aumentando a densidade do sistema. Após atingir a capacidade máxima, as reproduções agora são restringidas por $\rho(t) \leq 1$, assim, é intuitivo pensar que $N_{rep} = N_{morte}$.

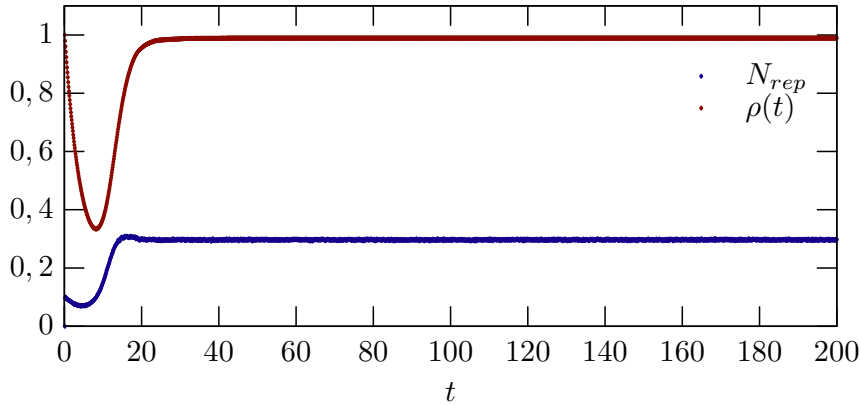


Figura 2.5: Taxa de reprodução e densidade em relação ao tempo.

É importante destacar que aqui nos concentramos em determinar a estabilidade da quantidade de indivíduos baseada na probabilidade de reprodução p_r , levando em consideração aspectos como a distância mínima média dos indivíduos bem como a densidade do sistema. Porém, não nos é possível afirmar que o sistema, de modo geral, está em seu estado final, visto que para isso é necessário todos os indivíduos estarem concentrados em uma única região o que, nessa seção, não foi demonstrado. O que nos é possível afirmar é que sistemas com $\langle d_{min} \rangle < \ell$ e com $N_{rep} = N_{morte}$ são estáveis.

2.2 Limites de sobrevivência dos indivíduos

Até agora nos concentramos em analisar a fase inicial do sistema, que é caracterizada por uma rápida junção dos indivíduos, resultando assim em apenas um *cluster* que se mantém estável para tempos suficientemente grandes de forma que podemos afirmar que

o sistema não irá se extinguir naturalmente. Em outras palavras: se os indivíduos sobreviveram o suficiente pra formar um *cluster*, essa configuração é mantida a menos que algo externo aconteça — prejudicando as reproduções de tal forma que o sistema colapse para extinção.

Também vimos como a taxa de reprodução N_{rep} se comporta ao longo das gerações, evidenciando que existe um momento inicial crítico em que a densidade dos indivíduos cai drasticamente ao mesmo tempo que a distância entre os indivíduos também diminui, fazendo com que as reproduções aumentem e por consequência a densidade também o faça, preservando assim o nosso sistema. No entanto, esse equilíbrio inicial acontecerá apenas se essas proporções de reprodução, densidade e distância mínima forem respeitados. Por isso, nessa seção estaremos interessados em descobrir quais os parâmetros limites que ditam esse equilíbrio inicial e, conseqüentemente, a extinção (ou não extinção) do sistema.

Nos é intuitivo pensar que os mecanismos que geram a extinção do sistema estão atrelados a uma baixa quantidade de indivíduos disponíveis. Para confirmarmos isso, dispomos do cálculo da probabilidade de extinção em função da quantidade inicial de indivíduos N . Nas curvas da Figura 2.6, cada ponto do gráfico é calculado a partir da simulação de 10000 sistemas com condições iniciais aleatórias e diferentes. Ao fim de $NG = 1000$ gerações, calculamos a proporção de simulações que resultaram em extinção, assim, $P_{ext} = 1$ equivale a dizer que o sistema se extinguiu 100% das vezes, enquanto que $P_{ext} = 0$ representa sistemas estáveis e não extintos. A curva em roxo representa sistemas com um raio de interação $\ell = 0,008$, em verde temos $\ell = 0,01$ e por último em azul $\ell = 0,012$.

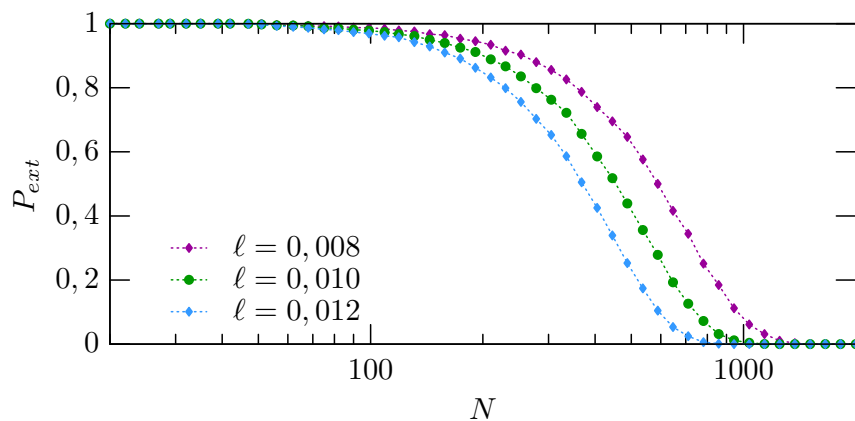


Figura 2.6: Probabilidade de extinção em função da quantidade de indivíduos para vários raios de interação ℓ .

Podemos notar que quanto maior for a quantidade inicial de indivíduos, maior será a chance de sobrevivência do sistema. Isso acontece porque mais indivíduos no instante inicial representam uma densidade inicial maior, fazendo com que a distância mínima dos indivíduos seja menor, favorecendo assim as ações de reprodução. Nesse caso, os

indivíduos que estão mais próximos um dos outros têm maior chance de se reproduzir, fazendo assim com que essas regiões fiquem cada vez mais densas até que o sistema chegue a estabilidade final, com apenas um *cluster* concentrando todos os indivíduos.

Para baixas densidades iniciais, os indivíduos se encontram esparsos de forma que as ações de reprodução não ocorrem a uma taxa que consiga suprir as ações de morte do sistema. Esse desequilíbrio aumenta a cada geração, já que as reproduções dependem de uma proximidade dos indivíduos e nesse ponto, como temos ainda menos indivíduos, a distância entre os mesmos é ainda menor que no estado inicial. Nessa etapa, a extinção do sistema é eminente.

Quantidades intermediárias de indivíduos, por outro lado, evidenciam muito bem a importância das condições iniciais. Sistemas iniciados com uma distribuição espacial esparsa não terão a distância mínima necessária para que a taxa de reprodução se equilibre com as ações de morte, fazendo assim que o sistema se colapse para a extinção. Condições iniciais que geram regiões menos esparsas são mais propensas a atingir a estabilidade final, uma vez que nesses pontos a distância entre os indivíduos é menor, favorecendo portanto uma maior taxa de reprodução.

Até agora analisamos a influência da quantidade inicial de indivíduos N na manutenção do sistema. Fundamentalmente, é necessário uma proximidade dos indivíduos para que a estabilidade seja atingida. Essa proximidade pode ser gerada através de uma alta densidade inicial de indivíduos ou por uma condição inicial que gere regiões específicas de maior densidade, para os casos em que não existem tantos indivíduos disponíveis. Podemos ir na mão contrária e aumentar o raio de interação dos indivíduos. De forma mais específica, um raio de interação maior representa uma maior mobilidade dos indivíduos bem como uma maior facilidade nas ações de reprodução, já que agora os indivíduos conseguem se reproduzir a uma distância maior que antes. Assim, equivale dizer que, dentro dos limites estudados, um maior raio de interação dos indivíduos aumenta significativamente as chances de estabilidade e sobrevivência da nossa espécie. Esse comportamento pode ser observado na Figura 2.6, que nos mostra diferentes taxas de extinção para diferentes raios de interação. Um sistema com raio de $\ell = 0,012$, em geral, é mais estável que um sistema onde os indivíduos interagem a uma distância de até $\ell = 0,008$. Nos casos extremos onde N é muito grande ou pequeno o raio de interação influencia pouco, visto que a densidade necessária para estabilidade é ou muito grande ou muito pequena.

Nos concentremos agora em analisar a dinâmica envolvida no processo de extinção ou estabilidade do sistema. Para isso, calculemos a probabilidade de sobrevivência $P(t)$ da população em função do tempo para diferentes valores de N . Essa análise é feita da seguinte maneira: simulamos um sistema 1000 vezes com condições iniciais aleatórias até um tempo específico t , contando em quantos sistemas a espécie sobreviveu. Fazemos esse processo para diferentes valores de t e chegamos na Figura 2.7.

Podemos notar que nos tempos iniciais o sistema tende a perdurar. Esse é o tempo

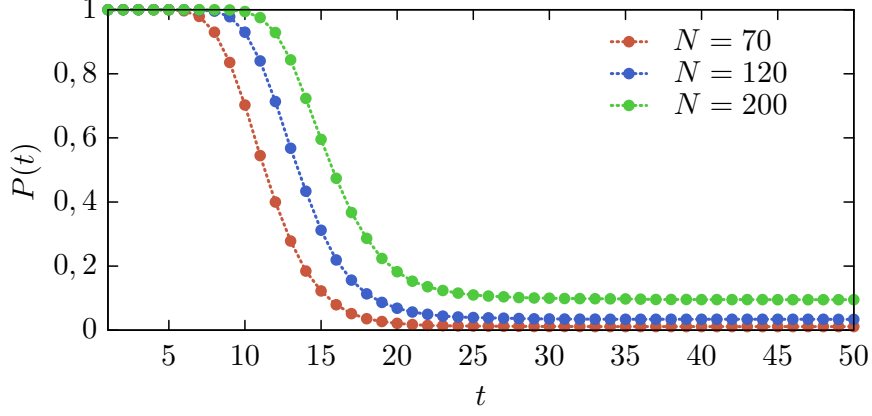


Figura 2.7: Probabilidade de sobrevivência da população em função do tempo. As curvas em vermelho, azul e verde representam, respectivamente, sistemas com $N = 70$, $N = 120$ e $N = 200$ indivíduos.

necessário para que todos os indivíduos sejam extintos. Vemos também que o tempo necessário para o sistema os sistemas comecem a se extinguir aumenta de acordo com o aumento na quantidade inicial de indivíduos, reforçando assim a justificativa de que mais indivíduos no sistema representa uma maior “dificuldade” de extinção. Após esse período de transição podemos observar uma estabilidade no número de sistemas não-extintos. Essa estabilidade também é explicitada na Figura 2.6, em que uma parcela pequena dos sistemas com $N = 70$, 120 e 200 indivíduos é estável.

Analisaremos agora o comportamento de populações cuja taxa de nascimento de machos e fêmeas são diferentes. Esse comportamento pode ser amplamente observado na natureza e são inúmeros os fatores que podem influenciar nessa diferença. Por exemplo, algumas espécies de répteis apresentam uma proporção entre machos e fêmeas que varia com a temperatura do ambiente (TSD)¹ [27–29], embora fatores genéticos (GSD)² também influenciem na determinação do sexo indivíduo [30].

Portanto, para essa análise introduzimos o parâmetro $p_t \in [0, 0, 5]$, que indica a probabilidade de se gerar um indivíduo do sexo macho durante a reprodução. $p_t = 0$, por exemplo, representa sistemas com 0% de chance de se nascer um indivíduo macho, enquanto que $p_t = 0,5$ representa sistemas com iguais chances de se nascer indivíduos do sexo masculino ou feminino. Evidente que, devido ao fato de que não existem outras diferenças entre os sexos, os resultados seriam simetricamente iguais se considerássemos casos em que nascessem mais machos do que fêmeas. A fim de quantificar esses resultados, dispomos do cálculo da probabilidade de extinção P_{ext} em função de p_t , visto na Figura 2.8. Cada ponto do gráfico foi obtido a partir de 1000 simulações com condições iniciais aleatórias e diferentes.

Com os resultados obtidos, podemos portanto observar que uma disparidade na re-

¹Sigla do inglês *temperature-dependent sex determination*.

²Sigla do inglês *genotypic sex determination*.

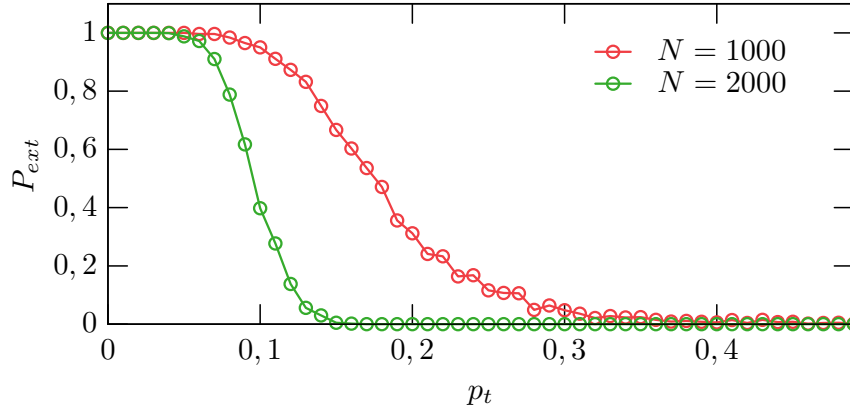


Figura 2.8: Probabilidade de extinção em função da probabilidade de se gerar um indivíduo macho. A curva em vermelho representa populações iniciais de 1000 indivíduos, em verde temos populações iniciais de 2000 indivíduos.

produção de machos e fêmeas pode acarretar na extinção da população. Para valores próximos de $p_t = 0,5$ vemos que a população é estável, haja visto que a discrepância entre machos e fêmeas é pequena. Quanto menor a chance de se gerar indivíduos machos, no entanto, maior a chance de extinção da espécie, dado que a escassez de machos prejudica as ações de reprodução, induzindo assim uma diminuição na abundância da espécie que leva por fim à eliminação da população.

2.3 Análise dos *clusters*

Em uma das seções anteriores, estudamos o comportamento do sistema na sua fase instável. Vimos que para tempos iniciais, a reprodução condicionada por uma proximidade com um indivíduo do sexo oposto resulta em uma diminuição na densidade $\rho(t)$ da espécie, já que os indivíduos encontram-se longe um dos outros. Conforme o sistema evolui, pequenos *clusters* se formam, de forma que temos um pico na taxa de reprodução, já que agora temos indivíduos próximos e em quantidades pequenas. Evoluímos mais ainda nosso sistema e observamos que a quantidade máxima de indivíduos é atingida em um único *cluster* e assim se mantém, fazendo com que as mortes e reproduções ocorram na mesma taxa.

Após, analisamos quais são os limites de subsistência do sistema. Vimos que para uma quantidade N de indivíduos baixa, nosso sistema se extingue. Vimos também que, nos limites apresentados, um raio de interação ℓ maior aumentam as chances de sobrevivência estável do sistema. Também vimos que as extinções ocorrem na fase instável do sistema.

Nos concentremos agora nos sistemas estáveis e não extintos, fazendo uma análise especificamente sobre o *cluster* gerado, tratando de suas propriedades geométricas e do movimento dos indivíduos quando estão nessa configuração.

Iniciaremos nossa análise definindo o centro de massa do sistema. Considerando as condições periódicas de contorno apresentadas no capítulo 1, podemos escrever nossas coordenadas (x_{CM}, y_{CM}) como [31]:

$$x_{CM}(t) = \frac{1}{2\pi} \left\{ \text{atan2} \left[-\frac{1}{N} \sum_{i=1}^N \sin(2\pi x_i), -\frac{1}{N} \sum_{i=1}^N \cos(2\pi x_i) \right] + \pi \right\}, \quad (2.1)$$

$$y_{CM}(t) = \frac{1}{2\pi} \left\{ \text{atan2} \left[-\frac{1}{N} \sum_{i=1}^N \sin(2\pi y_i), -\frac{1}{N} \sum_{i=1}^N \cos(2\pi y_i) \right] + \pi \right\}. \quad (2.2)$$

Como a posição dos indivíduos é dependente do tempo, assim será o ponto $\vec{r}_{CM}(t) = (x_{CM}(t), y_{CM}(t))$. A Figura 2.9 mostra a evolução temporal do centro de massa do nosso conjunto de indivíduos.

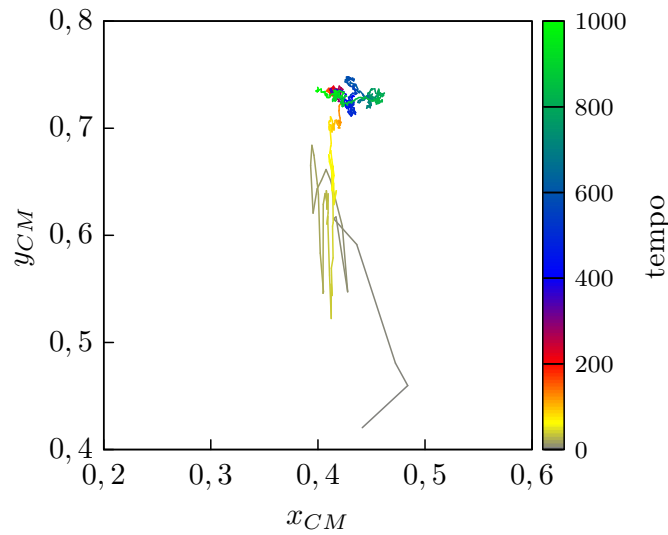


Figura 2.9: Posição do centro de massa de um conjunto de $N = 1000$ indivíduos em função do tempo.

Como podemos observar, o centro de massa varia abruptamente nas primeiras gerações, o que já era de se esperar: na fase inicial do sistema vimos que os indivíduos se agrupam em pequenos *clusters*, que irão pouco a pouco desaparecer do sistema até restar apenas um *cluster* que concentra toda a população de indivíduos.

Nossa primeira análise se dá na formação do *cluster* na fase inicial do sistema. Para isso, analisamos a quantidade de indivíduos $\mathcal{N}$ dentro de um círculo de raio r centrado em $(x_{CM}(t), y_{CM}(t))$. Para essa análise, foi feita uma média de 1000 simulações com condições aleatórias utilizando $N = 1000$ indivíduos.

Notamos que na fase inicial há um crescimento abrupto na quantidade de indivíduos próximos ao centro de massa. Essa é a fase em que temos mais de um *cluster*. Após esse crescimento, o número de indivíduos $\mathcal{N}$ aumenta suavemente até atingir a totalidade de indivíduos na região analisada, essa é a etapa em que os indivíduos irão lentamente

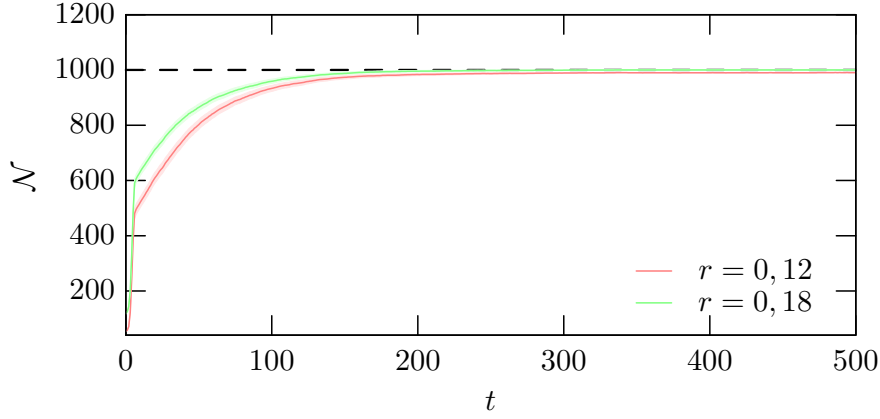


Figura 2.10: Quantidade média de indivíduos posicionados a uma distância máxima r do centro de massa.

se concentrando em apenas um *cluster*, fazendo com que os outros desapareçam. Na configuração de um único *cluster*, nosso centro de massa agora se move suavemente, conforme indica a Figura 2.9. Esse movimento aparenta ser característico de caminhada aleatória e para identificar propriamente esse comportamento, dispomos do cálculo do deslocamento quadrático médio (MSD)³

$$\text{MSD} \equiv \langle |\vec{r}(t) - \vec{r}(0)|^2 \rangle, \quad (2.3)$$

sendo $\vec{r}(t)$ o vetor que representa a posição da partícula $(x(t), y(t))$ em um tempo t . A importância dessa medida se dá na caracterização de sistemas com movimentos aleatórios, pois é característico desse tipo de movimento que o MSD tenha uma dependência linear com o tempo. Ainda, ao invés de considerarmos condições periódicas de contorno, nessa análise as posições dos indivíduos estão contidas em todo o plano xy . Matematicamente, $\vec{r} = (x, y) \in \mathbb{R}^2$.

A Figura 2.11 mostra esse cálculo realizado para um sistema com $N = 1000$ indivíduos. As 1000 primeiras gerações são descartadas, para que levemos em conta apenas o *cluster* estável. O erro mostrado é devido ao ajuste dos dados.

Podemos observar que calculando a inclinação da reta na Figura 2.11 obtemos o expoente da curva $\text{MSD} \times t$ que é aproximadamente 1, demonstrando assim a linearidade requerida para caracterização do movimento aleatório do centro de massa e, por consequência, o movimento aleatório do *cluster*.

Apesar de nossos indivíduos se moverem para direções aleatórias, as restrições impostas no sistema fazem com que, de certa forma, surja uma direção preferencial temporária: indivíduos que se movem e permanecem no *cluster* tendem a ter mais chance de sobrevivência. Esse comportamento poderia, erroneamente, nos dar a impressão de que o *cluster* é estático. O que ocorre, na realidade, é que os indivíduos do nosso *cluster*, localmente,

³Sigla do inglês para *mean square displacement*.

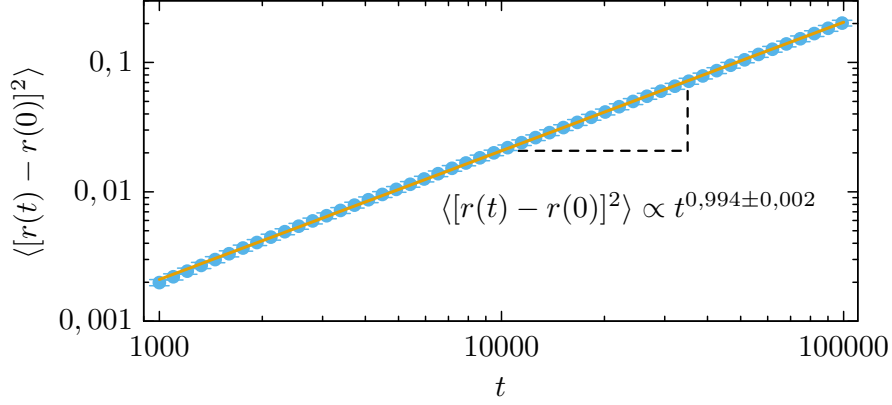


Figura 2.11: Deslocamento quadrático médio do centro de massa em função do tempo em escala logarítmica. Cálculo feito de uma média de 1000 simulações.

possuem uma velocidade que embora seja aleatória, é diferente de zero. Como as ações são realizadas instantaneamente, algumas regiões terão densidade local maior, fazendo assim com que, naquele ponto, aquela velocidade local, tenha um peso maior. Quando analisamos o *cluster* como um todo, esse comportamento local dos indivíduos induz um movimento total dos indivíduos que é descrito por uma caminhada aleatória.

É de interesse também analisarmos a distribuição espacial dos indivíduos após a fase inicial do sistema. Sabemos pelo que foi anteriormente exposto que nosso sistema sai de uma configuração espacial aleatória para um *cluster* abrangendo todos os indivíduos. Como todas as ações do sistema estão atrelados a uma aleatoriedade, é presumível que não haja uma direção preferencial absoluta, sendo possível afirmar que, para uma quantidade suficientemente grande de simulações, nossos *clusters* possuem um formato aproximadamente circular.

Com essa geometria definida, facilitemos nossa análise utilizando coordenadas polares centradas em $\vec{r}_{CM}$, definindo assim a posição do i -ésimo indivíduo como $\vec{r}_i = (\theta_i, r_i)$, dessa forma, podemos nos concentrar apenas na coordenada radial do sistema.

Aqui, nossa primeira análise concerne em identificar as posições dos indivíduos em relação ao centro de massa do sistema em seu estado final para diferentes quantidades iniciais de indivíduos. Na Figura 2.12 temos a quantidade média de indivíduos a uma distância r do centro de massa. Nessa análise, foram realizadas 1000 simulações para cada valor de N .

Podemos observar que o tamanho do *cluster* formado depende da quantidade de indivíduos N e que quanto maior esse valor, maior a região ocupada. No entanto, essa análise é prejudicada pela própria ferramenta aqui utilizada. No cálculo acima, definimos “anéis” de mesma espessura com origem no centro de massa e contamos quantos indivíduos estão nessa região. Porém, conforme analisamos distâncias maiores, levamos em conta uma área maior na hora dessa contagem. Do cálculo da área de um círculo, temos que a área do

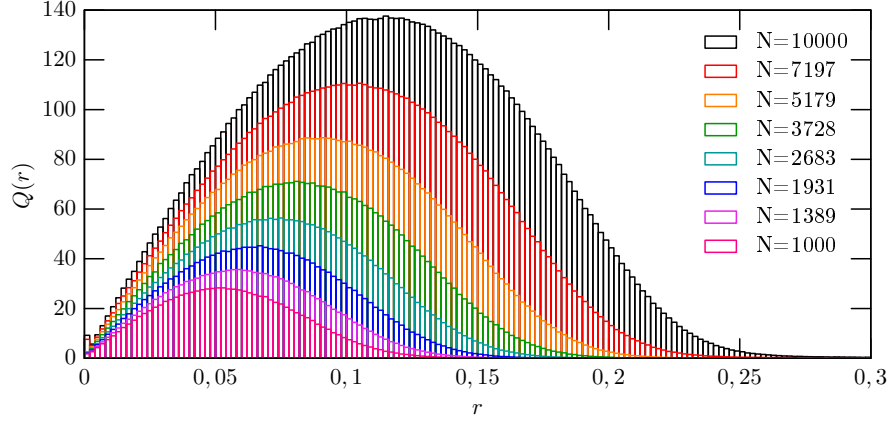


Figura 2.12: Histograma da quantidade de indivíduos posicionados a uma distância r do centro de massa para vários N diferentes.

enésimo anel é escrita como

$$A_n = \pi(r_n^2 - r_{n-1}^2), \quad (2.4)$$

sendo $[r_{n-1}, r_n]$ o intervalo da distância até o centro de massa.

Note que a diferença $(r_n - r_{n-1})$ é fixa, porém a diferença dos termos ao quadrado não é igual para todos os valores de n . Portanto, façamos a análise da densidade dos indivíduos em função da distância r até o centro de massa. Matematicamente, a densidade no enésimo anel é escrita como

$$\rho_n(r) = \frac{Q_n(r)}{A_n}. \quad (2.5)$$

Essa mudança permitirá uma melhor análise para que consigamos quantificar a distribuição espacial dos indivíduos de forma clara. Na Figura 2.13 podemos analisar a densidade em função da distância até o centro de massa.

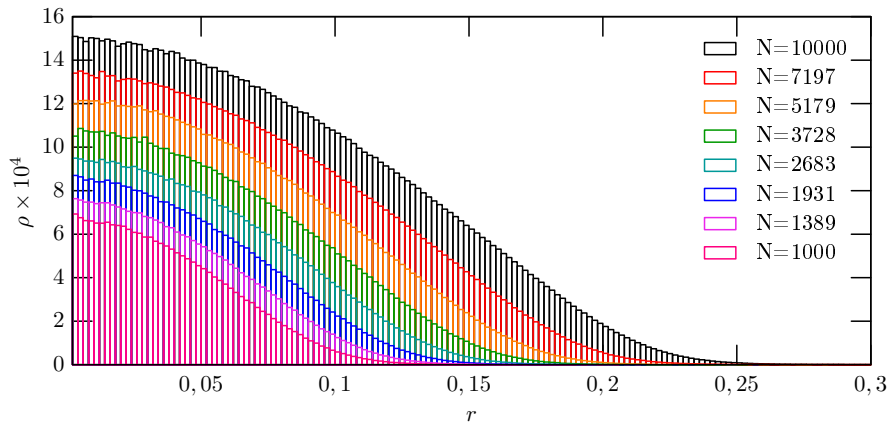


Figura 2.13: Histograma da densidade de indivíduos posicionados a uma distância r do centro de massa para diversas quantidades iniciais de indivíduos.

Podemos observar na Figura 2.13 que o pico de densidade se dá sempre na posição do centro de massa. Embora esse resultado seja significativo, não é contraintuitivo, uma vez

que o sistema não possui direção preferencial, o ponto com maior chance de sobrevivência é aquele mais distante das regiões livres de indivíduos.

É interessante notar que a densidade máxima ρ_{max} está atrelada ao número inicial de indivíduos e, por isso, observamos o comportamento dessa quantidade em função de N na Figura 2.14. Os pontos do gráfico são os dados obtidos fazendo uma média de 1000 simulações e a curva representa o ajuste dos dados.

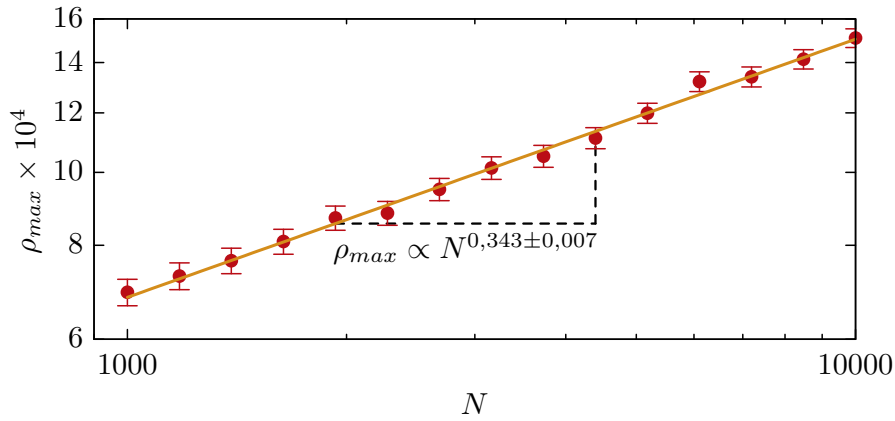


Figura 2.14: Densidade máxima dos indivíduos em função de N .

Em se tratando de uma escala logarítmica, a inclinação da reta da Figura 2.14 define o expoente de N que faz a proporcionalidade com ρ_{max} , assim, escrevemos

$$\rho_{max} \propto N^{0,343}.$$

Esse resultado sugere que o valor da densidade máxima do sistema cresce de forma sublinear com o acréscimo do número N de indivíduos, assim, para valores de N suficientemente grandes, temos uma densidade máxima que não varia com o acréscimo de indivíduos.

Por meio dos resultados mostrados na Figura 2.13, podemos quantificar o tamanho do *cluster* em função da capacidade de carga N do sistema. Para isso, dispomos do cálculo da largura à meia altura τ , que consiste em encontrar o valor de r em que $\rho(r)$ tem metade do seu valor máximo. Com isso obtemos a Figura 2.15 que nos mostra uma lei de potências relacionando a quantidade de indivíduos N com o tamanho do cluster.

Novamente calculamos a inclinação da reta e obtemos o expoente que relaciona τ e N , tendo como resultado

$$\tau \propto N^{0,341}. \quad (2.6)$$

Portanto, observa-se que o *cluster* formado também aumenta de tamanho com o aumento da quantidade máxima de indivíduos. Poderíamos pensar que não há razão para que o tamanho do *cluster* dependa da abundância da população, uma vez que regiões muito densas não possuem nenhum aspecto negativo para ações de reprodução e que in-

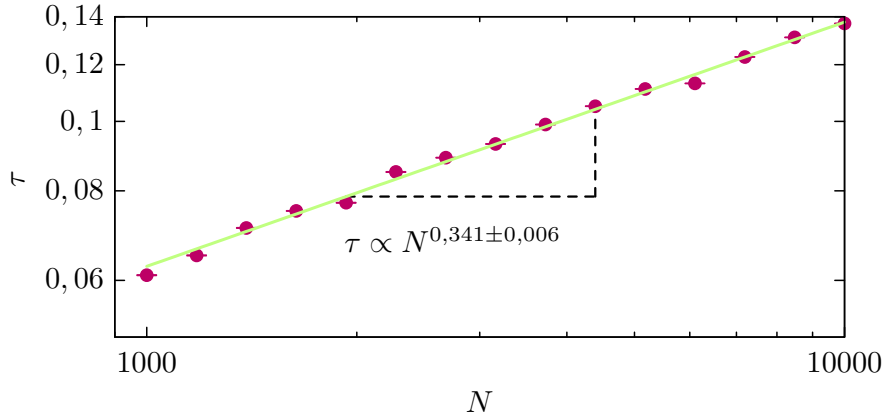


Figura 2.15: Cálculo da largura a meia altura τ dos histogramas apresentados na Figura 2.13. Notamos a lei de potências $\tau \propto N^{0,341}$.

divíduos podem ocupar o mesmo ponto do espaço. Mas é necessário observarmos que o espaço percorrido pelos indivíduos faz com que regiões menos densas sejam exploradas e, como existem muitos indivíduos no sistema, nessas regiões também ocorrem as reproduções, o que não acontecia com uma menor quantidade de indivíduos.

É importante observar que τ não é, de fato, o tamanho do *cluster*. Mas a proporcionalidade encontrada é uma caracterização importante para o sistema, uma vez que τ está associado a largura das curvas da Figura 2.13 e, conseqüentemente, ao tamanho real do *cluster*.

2.4 Outros resultados

Discutiremos agora o resultado da dinâmica de duas espécies habitando o mesmo ambiente. Consideramos então, duas espécies idênticas — em termos dos parâmetros e regras que ditam as interações das populações — com a única diferença de que agora introduzimos uma nova restrição nas reproduções: um indivíduo irá se reproduzir apenas se não houver indivíduos da outra espécie numa proximidade de $\ell = 0,01$. Essa restrição induz uma repulsão entre as populações das duas espécies, favorecendo o surgimento de dois *clusters* espacialmente separados. Ainda, é possível definir a capacidade de carga desse novo sistema de duas formas: ao considerarmos sistemas com a quantidade máxima de indivíduos definida, contando as duas espécies sem distinção, observamos um estado final com uma das espécies extinta, enquanto a espécie restante é distribuída na forma de um único *cluster*. Quando consideramos que a capacidade de carga do sistema é tal que a quantidade máxima de indivíduos de cada espécie é definida, as populações das duas espécies não mais competem entre si, dessa forma, o estado final do sistema é dado por um *cluster* de cada espécie. Esse último caso pode ser observado na Figura 2.16.

Essa diferença na forma que definimos a capacidade de carga do sistema ilustra bem

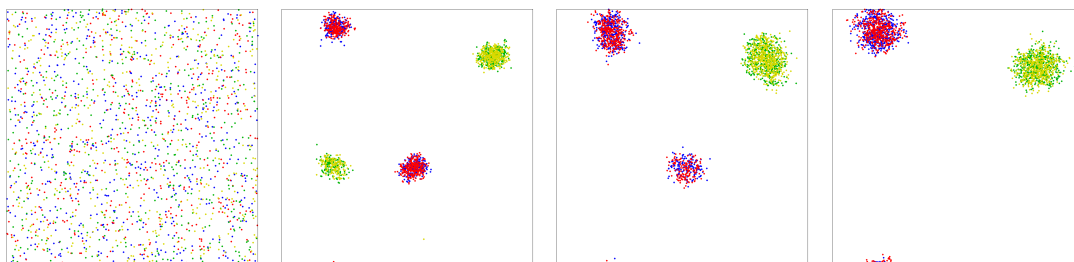


Figura 2.16: Distribuição espacial dos indivíduos para diferentes passos temporais. Da esquerda para direita: $t = 0$, $t = 25$, $t = 150$ e $t = 1000$. Uma das espécies é representada pelas cores vermelha e azul. Em verde e amarelo, temos a segunda espécie representada.

competições interespecíficas e intraespecíficas. Ao considerarmos que apenas a quantidade total de indivíduos — independente da espécie — é limitada, há o que chamamos de competição interespecífica, ou inter-espécies, quando espécies diferentes competem pelos mesmos recursos. Ao fazer com que cada espécie tenha um valor máximo de indivíduos, eliminamos a competitividade entre espécies. Equivale a dizer que as espécies necessitam de diferentes recursos para manutenção da subsistência. Dessa forma, os indivíduos competem apenas entre seus semelhantes, levando assim a formação de um *cluster* de cada espécie.

Capítulo 3

Análises para o modelo de restrição local

No capítulo 2 nos concentramos em entender a dinâmica de sistemas que possuem limitações na capacidade total de indivíduos. Vimos que em um sistema com tal restrição e dentro dos parâmetros que preservam a sobrevivência da população, os indivíduos se organizam espacialmente na forma de um único *cluster* e que essa configuração, uma vez que atingida, se mantém para longos intervalos de tempo. Neste capítulo, apresentaremos e discutiremos os resultados obtidos por meio do emprego do modelo apresentado no primeiro capítulo, agora considerando quais são os efeitos gerados por uma restrição local na densidade do sistema. Nas duas primeiras seções estaremos interessados em caracterizar o comportamento de populações que possuem um movimento isotrópico enquanto que nas seções seguintes estudaremos os efeitos de uma ordenação no movimento dos indivíduos.

3.1 Fase inicial e processo de criação de múltiplos *clusters*

Iniciemos nossa análise estudando o impacto que a quantidade inicial de indivíduos causa na distribuição e abundância final do sistema. A Figura 3.1 mostra a evolução da configuração espacial da população iniciando com $N = 1000$ indivíduos.

Diferentemente do modelo com restrição global, notamos que aqui nosso sistema evolui de uma configuração inicial aleatória para uma distribuição espacial dos indivíduos na forma de vários *clusters* que se organizam gerando um padrão com simetria de rotação hexagonal. Atribuímos essa diferença ao fato de que agora a reprodução está condicionada por uma capacidade na carga local do sistema: indivíduos só reproduzem em regiões com uma densidade abaixo de um limite que o sistema comporta.

Apesar do modelo com restrição global resultar em indivíduos distribuídos em um único *cluster*, na fase inicial é possível identificar múltiplas regiões com alta densidade

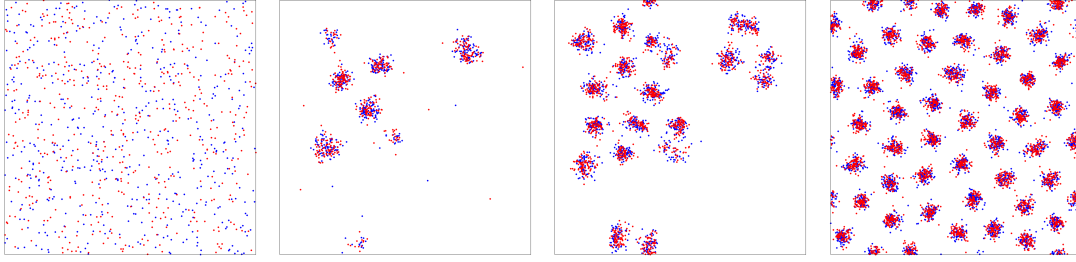


Figura 3.1: Configuração espacial para $t = 0$, $t = 10$, $t = 50$ e $t = 500$ gerações, da esquerda para direita. Aqui, $p_d = 0,3$, $\ell_m = \ell_r = 0,01$ e $M = 160$.

populacional. Essa configuração não é mantida devido a forma com que a capacidade de carga é imposta. Ao definirmos uma quantidade total máxima de indivíduos, fazemos com que os *clusters* compitam entre si, ocorre o que chamamos de competição intraespecífica.

Ao definirmos uma densidade local máxima, fazemos com que não haja a competição entre os *clusters*, de forma que a população povoe todo o ambiente na forma de pequenos *clusters*, que se estabilizam no limite da capacidade máxima local do sistema. Relembramos que a capacidade de carga do nosso sistema é constante em todo trabalho: um indivíduo se reproduz apenas se houver menos que $M = 160$ indivíduos — incluindo ele próprio — a uma distância máxima de $R = 0,1$. Os parâmetros R e M estão relacionados com a quantidade de recursos necessários para subsistência da população e são eles que ditam o tamanho dos *clusters* bem como a quantidade de indivíduos ali presentes. Mantendo fixo a distância máxima R e aumentando o valor de M , por exemplo, resultaria em uma distribuição com mais indivíduos em cada *cluster*. O aumento da distância R resulta em menos *clusters* no sistema. No limite em que R assume valores próximos de $L/\sqrt{2}$ — a distância máxima possível entre dois indivíduos — o nosso sistema retorna para o caso em que impomos uma restrição global, com M sendo o número máximo total de indivíduos presentes no sistema.

Nos concentremos agora no processo de estabilização do sistema quando começamos com uma maior densidade inicial. A Figura 3.2 mostra a distribuição espacial de um sistema que inicia com $N = 10000$ indivíduos.

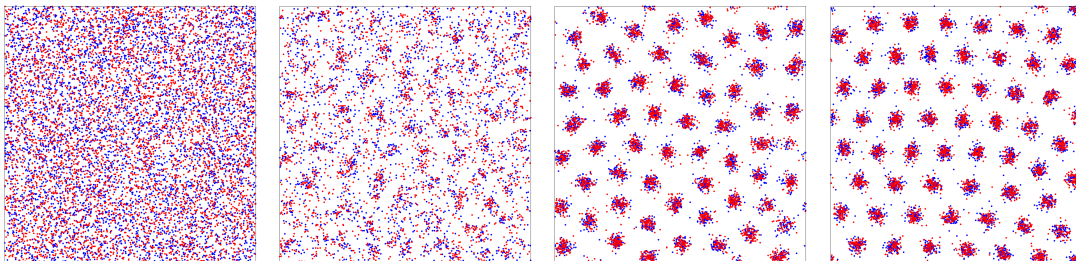


Figura 3.2: Configuração espacial para $t = 0$, $t = 5$, $t = 25$ e $t = 500$ gerações, da esquerda para a direita. Aqui, $p_d = 0,3$ e $\ell_m = \ell_r = 0,01$.

A configuração final se mostra, numa primeira impressão, muito semelhante ao resul-

tado apresentado na Figura 3.1, mas isso não devia nos surpreender, já que os parâmetros que ditam a dinâmica de reprodução dos indivíduos permanecem os mesmos. Entretanto, o processo de formação dos *clusters* aqui se dá de forma diferente. Ao distribuímos $N = 10000$ indivíduos, uma população 10 vezes maior do que no sistema anterior, fazemos com que a densidade inicial seja muito acima do que o ambiente suporta, portanto, no início a população passa por uma redução no número total de indivíduos, onde os restantes se organizam em *clusters* que se estendem por todo ambiente. Ao distribuímos $N = 1000$ indivíduos, conforme disposto na Figura 3.1, estamos fazendo com que nosso sistema comece com uma quantidade de indivíduos menor do que o que comporta o ambiente, assim nossa população se reproduz até atingir o equilíbrio em uma configuração espacial bem próxima ao que é observado na figura 3.2.

Apesar da distribuição espacial da população se mostrar semelhante para ambas as condições iniciais, veremos que a abundância da população varia de acordo com o número de indivíduos que se inicia o sistema. Mas antes que possamos avançar em nossas análises, é necessário redefinir o que é uma geração em nossa simulação. No capítulo 1, dissemos que uma geração é definida por N ações, onde N é o número inicial de indivíduos. A motivação para tal escolha é bem simples: desejamos que ao longo de uma geração, todos os indivíduos, na média, realizem uma ação. Como no modelo discutido no capítulo 2 a quantidade do indivíduos se estabiliza em $n(t) = N$, nossa escolha de N ações parece razoável. No entanto ao se deparar com um sistema que não possui uma restrição global na abundância da população, essa definição parece perder um pouco de sentido, portanto, devemos utilizar um valor que satisfaça a condição desejada. De forma bem intuitiva e análoga ao caso anterior, e com o mesmo argumento de que desejamos que durante uma geração, cada indivíduo realize, na média, uma ação, podemos considerar que uma geração se passa a cada $n(t)$ ações, sendo $n(t)$ o número de indivíduos presentes no sistema. Essa mudança será importante no estudo da evolução da população em função do tempo.

Munidos dessa redefinição, dispomos a Figura 3.3, que mostra o número médio de indivíduos em função do tempo para diferentes quantidades iniciais de indivíduos.

Observando a Figura 3.3, nota-se que a população de indivíduos se estabiliza em abundâncias diferentes para diferentes densidades iniciais, o que é, de certa forma, contraintuitivo, já que espera-se que a dinâmica que rege o sistema dependa apenas dos parâmetros que ditam as interações. Como o sistema se estabiliza na forma de vários *clusters* — e isso é garantido, dentro dos parâmetros utilizados aqui — podemos considerar duas hipóteses: o sistema mais abundante possui o mesmo número de *clusters*, porém com mais indivíduos em cada um, ou o sistema consegue um melhor arranjo de indivíduos de forma que é possível alocar mais *clusters* no sistema. No entanto, ao considerar um aumento no número de indivíduos presentes em cada *cluster*, devemos lembrar que essa quantidade está atrelada a capacidade de carga do sistema, isto é, para que as regiões de alta densidade consigam ter uma densidade ainda maior, é necessário que os

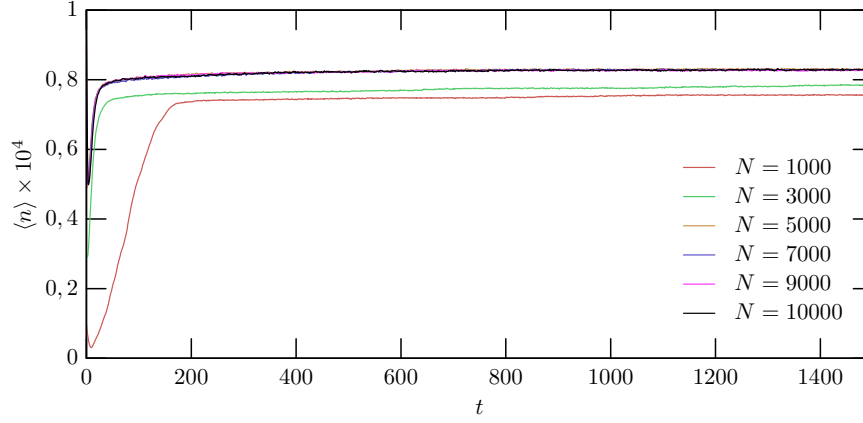


Figura 3.3: Quantidade total média de indivíduos em função do tempo para diferentes quantidades iniciais de indivíduos. Cada curva foi obtida a partir da média de 10 simulações com condições iniciais aleatórias. Os parâmetros previamente mencionados permanecem inalterados.

parâmetros que ditam a reprodução permitam um aumento na quantidade de indivíduos naquela região. Como a capacidade de carga do sistema permanece inalterada, partamos para a análise da quantidade de *clusters* formados em função da densidade que se inicia o sistema. A Figura 3.4 ilustra esse resultado.

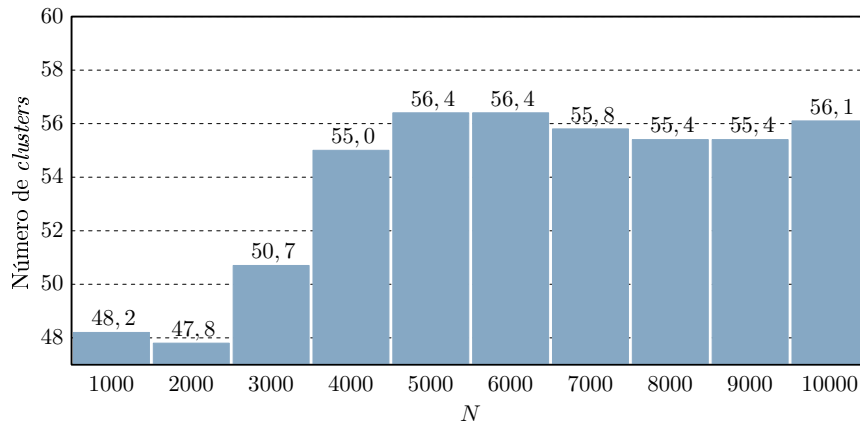


Figura 3.4: Quantidade média de *clusters* presentes no sistema após $t = 500$ gerações em função da quantidade inicial de indivíduos. Cada coluna do gráfico representa a média de 10 simulações com distribuições espaciais iniciais aleatórias. Os parâmetros mencionados anteriormente permanecem inalterados aqui.

De fato, a quantidade de subpopulações presentes no nosso sistema depende da densidade inicial de indivíduos. Enquanto populações iniciais de $N = 1000$ indivíduos conseguem evoluir preenchendo o sistema com, geralmente, 48 *clusters*, populações iniciais de $N = 10000$ indivíduos conseguem arranjar, em média, 56 *clusters*. Apesar dos parâmetros que ditam as interações do sistema permanecerem inalteradas, a densidade inicial dos indivíduos desempenha um papel fundamental na abundância final da população. Quando a população inicial é consideravelmente menor que a população máxima possível, os in-

divíduos se organizam inicialmente em poucos *clusters* e a partir desses, novos começam a surgir, preenchendo todo o ambiente. Mas isso não ocorre da forma mais eficiente e o sistema se equilibra num chamado “ótimo local” — onde a população se estende por todo o ambiente e as interações que regem o sistema são realizadas, porém, a capacidade de carga não é utilizada em sua totalidade. Ao considerarmos uma população inicial que seja próxima — ou maior — do que o sistema pode comportar, os *clusters* que irão povoar o ambiente se formam simultaneamente, assim fazendo com que todas as regiões possíveis de abrigar indivíduos sejam preenchidas. Dizemos, então, que essa distribuição atinge o chamado “ótimo global” — fazendo com que todas as distribuições e abundâncias finais sejam no limite da capacidade do sistema, utilizando assim o espaço da melhor forma. Ainda, nota-se que o tempo gasto para a estabilização do sistema é consideravelmente menor quando iniciamos com uma população mais abundante, o que faz sentido, se pensarmos que não há necessidade dos indivíduos se reproduzirem em grande quantidade para preencherem todo o ambiente, já que o ambiente já está completamente, e inclusive demasiadamente, preenchido. Nesse caso, é necessário apenas que a população diminua para que os espaços possíveis sejam preenchidos de forma que as interações de reprodução e morte ocorram a taxas iguais e que os padrões espaciais de *clusters* sejam observados.

3.2 Impacto da mobilidade na subsistência da população

Agora que estudamos a dinâmica envolvida no processo de estabilização do sistema para diferentes condições iniciais, começemos nossa análise sobre o impacto que a mobilidade dos indivíduos gera na população. Nosso estudo aqui será dirigido apenas para sistemas após a estabilidade e, portanto, nossa definição do que é uma geração pouco importa, pois necessitamos apenas que o sistema já esteja estável. Por simplicidade, voltaremos à definição de geração como sendo N ações. Ainda, de agora em diante todos os sistemas considerados serão iniciados com $N = 10000$ indivíduos, assim, a estabilidade da população é rapidamente alcançada. Essa condição inicial implica, também, em sistemas com menor chance de extinção, pois como vimos, um estado inicial com mais indivíduos gera um estado final com mais indivíduos.

No capítulo 2 destacamos que a proximidade dos indivíduos no sistema desempenha um papel fundamental na subsistência da população. Seja aumentando o raio de interação ℓ , seja com uma alta densidade inicial, é necessário que os indivíduos estejam próximos o suficiente para que as reproduções ocorram de forma que o sistema se estabilize com $n(t) = N$ indivíduos e $N_{rep} = N_{morte}$. No entanto ao aumentarmos ℓ , não estamos, de fato, analisando o papel da mobilidade dos indivíduos na subsistência da população, já que essa constante além de ser a distância que cada indivíduo se move, é também o raio

mínimo necessário para que ocorra a reprodução. Aumentá-la significa aumentar o alcance dos nossos indivíduos e não é isso que iremos analisar aqui. Devemos então, considerar que os indivíduos se reproduzem a uma distância máxima de ℓ_r e se movem com uma distância ℓ_m . Portanto, nosso trabalho agora consiste em estudar quais são os efeitos gerados por populações que se movem mais do que $\ell_m = 0,01$, mantendo ℓ_r fixo em $0,01$. A Figura 3.5 ilustra as distribuições espaciais finais de sistemas com indivíduos que se movem distâncias diferentes.

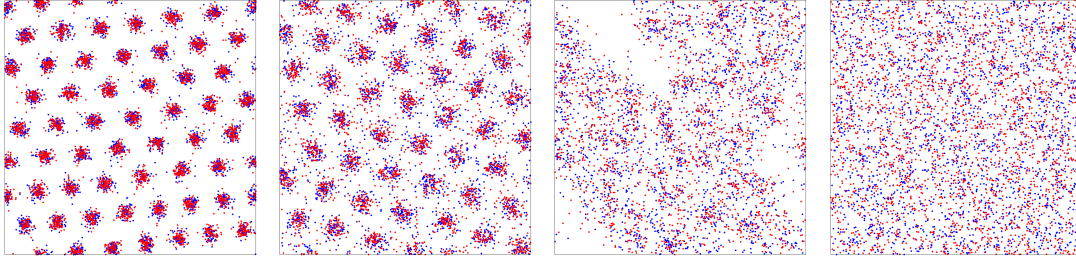


Figura 3.5: Configuração espacial após um tempo de $t = 500$ gerações para diferentes passos. Da esquerda para direita, $\ell_m = 0,01$, $\ell_m = 0,02$, $\ell_m = 0,03$ e $\ell_m = 0,1$. Aqui, $p_d = 0,3$.

Podemos notar que para valores de ℓ_m próximos a ℓ_r o padrão espacial de múltiplos *clusters* ainda é mantido. No entanto, ao aumentar o passo dos indivíduos vemos que esse padrão é substituído por um estado final com posições arbitrárias. Isso se dá pelo fato de que agora os indivíduos reproduzidos não necessariamente estarão próximos aos seus respectivos pais, pois apenas com uma ação de movimento os indivíduos percorrem uma distância muito maior do que anteriormente, fazendo assim com que as reproduções não aconteçam mais em regiões bem localizadas e sim no espaço inteiro.

Falamos anteriormente que a formação de *clusters* é essencial para garantir a estabilidade da espécie e, portanto, devemos esperar que a ausência desse padrão espacial pode prejudicar a subsistência da população. De fato, é possível observar que para $\ell_m = 0,03$ na Figura 3.5 a quantidade de indivíduos é bem menor do que quando temos o comportamento espacial de *clusters*. Para quantificarmos esse efeito, dispomos a Figura 3.6, que mostra a abundância média da população em função do passo dos indivíduos. Cada ponto do gráfico é a média da quantidade de indivíduos $n(t)$ entre os tempos $[401, 500]$ para 10 simulações com diferentes condições iniciais. A curva em vermelho representa simulações feitas com a probabilidade de morte $p_d = 0,29$ e em verde temos $p_d = 0,31$.

Antes de discutir o resultado da Figura 3.6, vamos entender o porquê usar esses valores diferentes de p_d , ao invés de considerar sistemas com $p_d = 0,3$, como na Figura 3.5. A razão para isso é simples: não devemos considerar a média de sistemas que não são bem definidos, em termos de subsistência e extinção. Para $p_d = 0,3$, por exemplo, quando os indivíduos se movem uma distância de $\ell_m = 0,03$, é possível obter tanto a extinção quanto a subsistência da população, dependendo da condição inicial. Com isso, ao fazer a média

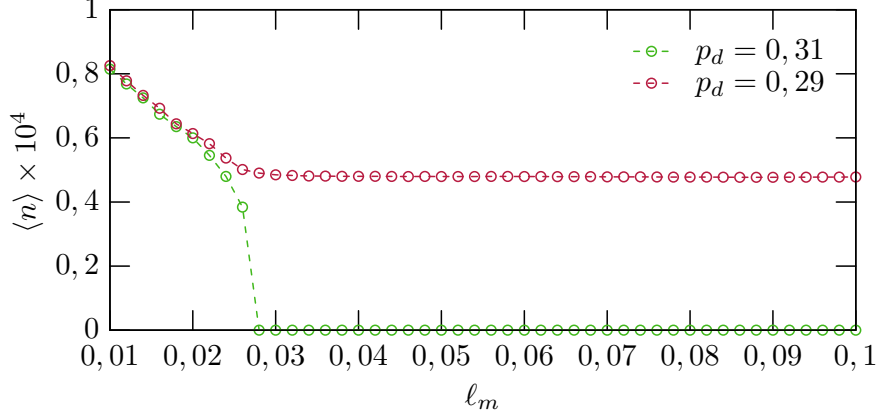


Figura 3.6: Abundância média da população em função do passo dos indivíduos para diferentes probabilidades de morte.

$\langle n \rangle$ a nossa análise é prejudicada, já que o comportamento final do sistema varia de acordo com o estado inicial. Ao considerarmos sistemas com $p_d = 0,29$, podemos notar que a população não se extingue, seja qual for as distâncias que os indivíduos percorrem, embora a abundância da espécie seja menor para um deslocamento mais intensivo. Quando a população morre a uma taxa maior, nesse caso de $p_d = 0,31$, vemos que há uma transição de fase do sistema, com valores superiores a $\ell_m = 0,026$ levando a extinção inevitável da população. Evidentemente, o sistema se comporta de forma estável para valores de ℓ_m próximos ao raio de reprodução ℓ_r . Ainda, entendemos que a melhor configuração, em termos da abundância da população, se dá em $\ell_m = \ell_r$, pois assim os indivíduos conseguem se concentrar na forma de múltiplos *clusters* se organizando da melhor forma possível. Ao aumentarmos o passo dos indivíduos, fazemos com que hajam regiões com uma densidade superior à capacidade de carga do sistema e portanto, não seja possível a reprodução naquele espaço.

Vimos que com $p_d = 0,31$ o sistema apresenta uma transição não contínua e uma vez que o valor limite de ℓ_m é atingido, não há chance de subsistência da população, enquanto que para uma probabilidade de morte menor essa transição não é evidenciada. Portanto, analisemos agora o comportamento do sistema justamente em $p_d = 0,3$.

Para essa análise, dispomos a probabilidade de sobrevivência P em função de ℓ_m . A Figura 3.7 ilustra esse resultado. Para esse cálculo, realizamos 1000 simulações para cada valor de ℓ_m e analisamos quantos sistemas chegaram até $t = 500$ gerações sem que houvesse extinção. $P = 1$, portanto, representa sistemas totalmente estáveis enquanto que $P = 0$ indica que todos as populações com aquele determinado ℓ_m se extinguíram.

Podemos observar então que o sistema apresenta duas transições de fase. Nessas condições, o sistema é completamente estável com $0,01 \leq \ell_m < 0,03$, reforçando o comportamento observado na Figura 3.6. No intervalo de $0,03 < \ell_m < 0,06$ não há chance de sobrevivência da população e portanto, $P = 0$. No entanto, é interessante observar

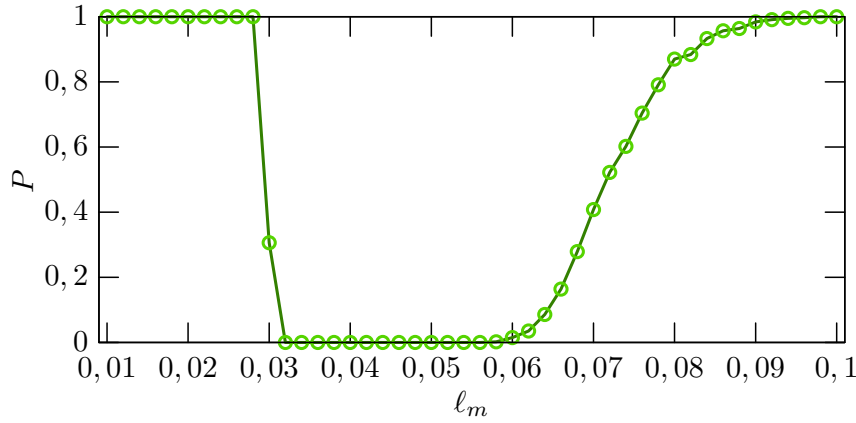


Figura 3.7: Probabilidade de sobrevivência da população em função do passo dos indivíduos. Aqui, $p_d = 0,3$. Os demais parâmetros do sistema permanecem inalterados.

que quando os indivíduos se movem a distâncias maiores que $\ell_m \geq 0,06$ a população volta a subsistir com uma probabilidade que aumenta continuamente, com o aumento de ℓ_m . Significativamente, vemos também que a probabilidade de morte dos indivíduos é fundamental para que a população sobreviva com valores altos de ℓ_m . Uma população sobreviverá, mesmo se movendo intensamente, caso a probabilidade de morte não atinja um valor máximo, que nesse caso, é $p_d = 0,3$. Ainda, lembremos que a probabilidade de reprodução é dada por $p_r = 1 - p_d$ e, portanto, esse valor é maior para valores menores de p_d . Vale lembrar também que a capacidade de carga do sistema, atrelada as constantes M e R , são fundamentais na curva de probabilidade de subsistência $P \times \ell_m$. Equivale a dizer que caso as ações de reprodução sejam facilitadas, seja por um aumento na constante de limitação de indivíduos M , seja por um maior valor de p_r , populações de indivíduos que se movem intensamente conseguem sobreviver.

Falamos sobre as transições do sistema mas ainda não apresentamos uma justificativa pela qual elas acontecem. A estabilidade do sistema para valores $0,01 \leq \ell_m < 0,03$ pode ser facilmente entendida pelo fato de que, nesse intervalo, a população se organiza na forma de *clusters* e como já mencionado, essa configuração gera uma boa estabilidade no sistema. Ao considerar populações que se movem à distâncias maiores, os indivíduos não conseguem se organizar em *clusters*, assim, surgem regiões vazias, restando poucos indivíduos no sistema. Como os indivíduos se movem muito, essa pequena população se torna cada vez mais esparsa, fazendo assim com que não haja mais reprodução. Nesse ponto, a extinção da população é iminente. No entanto, ao considerar sistemas com uma mobilidade ainda maior, $\ell_m = 0,1$ por exemplo, todas as regiões do nosso sistema são igualmente preenchidas e portanto não há regiões vazias, como as mencionadas anteriormente, assim, a população subsiste em todas as regiões à uma abundância menor do que o sistema comporta.

3.3 Dinâmica populacional para movimento coletivo de grupo

Até agora, consideramos apenas populações de indivíduos que se movem isotropicamente, ou seja, não há uma direção preferencial no sistema. Vimos, por exemplo, que quando os indivíduos se concentram em uma única região — assunto tratado no capítulo 2 — o movimento do centro de massa do *cluster* assume um caráter aleatório. Já quando consideramos sistemas com capacidade de carga local, a localidade dos indivíduos passa a desempenhar papel fundamental nas reproduções de forma que a distância entre as subpopulações de indivíduos deve se manter constante. Nesse caso, os vários *clusters* gerados se mostram estáticos. Em tais sistemas, a distância que os indivíduos percorrem desempenha um papel fundamental na subsistência da população. Populações que se movem bastante podem ser extintas, embora para movimentos ainda mais intensos a população pode sobreviver, agora com os indivíduos em posições aleatórias e não mais em *clusters*.

Nesta seção estudaremos a dinâmica populacional de sistemas com capacidade de carga local e com um ordenamento na direção do movimento dos indivíduos. Para isso, consideraremos que a direção do movimento dos indivíduos assume intervalos angulares entre $[-\phi, +\phi]$, sendo $\phi = \eta\pi$. Assim, nosso controle de ordenamento dos movimentos é dado pelo parâmetro η que está no intervalo $[0, 1]$. $\eta = 0$, por exemplo, faz com que a população se mova apenas para direita, enquanto que $\eta = 1$ representa sistemas com movimento isotrópico, retornando aos casos já estudados até aqui. A Figura 3.8 ilustra a distribuição espacial final de populações que se movem com diferentes intensidades de anisotropia.

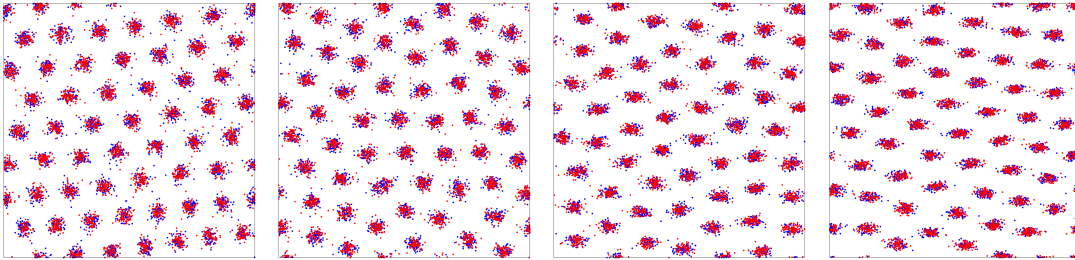


Figura 3.8: Configuração espacial após $t = 500$ gerações para $\eta = 1$, $\eta = 0,4$, $\eta = 0,2$ e $\eta = 0$, da esquerda para direita. Ainda, $\ell_m = \ell_r = 0,01$ e $p_d = 0,3$.

No que tange a distribuição espacial dos indivíduos, podemos notar que as subpopulações continuam a se organizar na forma de múltiplos *clusters*, porém, é notável que com $\eta = 0$ há um certo achatamento dos grupos de indivíduos, gerando assim uma simetria horizontal, que é consequência direta da anisotropia no movimento dos indivíduos. Ainda, podemos observar a quebra da simetria de rotação hexagonal que mencionamos anteriormente, também consequência direta do ordenamento do movimento da população.

Investiguemos agora as transições de fase entre extinção e subsistência da população em função do passo dos indivíduos, considerando um movimento coletivo de grupo, conforme já mencionado. A Figura 3.9 mostra o resultado obtido para valores de $\eta = 1,0$, $\eta = 0,3$ e $\eta = 0,0$.

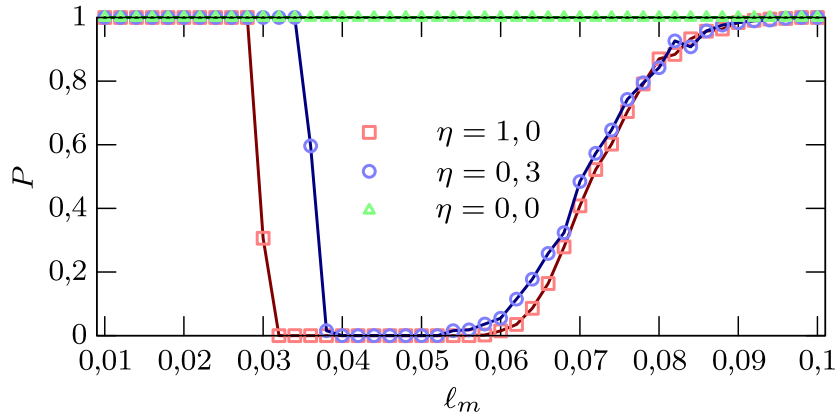


Figura 3.9: Probabilidade de subsistência da população em função do passo dos indivíduos para diferentes anisotropias. Em vermelho, temos $\eta = 1,0$ representado sistemas isotrópicos, em azul temos $\eta = 0,3$ e por fim, $\eta = 0,0$ em verde claro. Reiteramos que $p_d = 0,3$ e que os parâmetros não mencionados permanecem inalterados.

Para $\eta = 1,0$ obtemos o mesmo resultado da Figura 3.7 — o que não é surpresa — pois nesse caso estamos considerando sistemas isotrópicos igual fora nas seções anteriores. No entanto ao induzirmos um certo ordenamento horizontal, com $\eta = 0,3$ nesse caso, podemos notar que há uma maior chance de sobrevivência da população. Com o ordenamento absoluto horizontal na mobilidade da população, a espécie subsiste para qualquer intensidade de movimento dos indivíduos.

Seja com movimentos completamente randômicos ou com movimentos coletivos de grupo, é necessário que a população esteja distribuída de forma a atingir uma densidade mínima para que as reproduções ocorram. Também argumentamos isso no capítulo 2, quando dissemos que uma pequena quantidade inicial de indivíduos N pode prejudicar a sobrevivência da espécie. Reduzir o valor de η significa aumentar o ordenamento do sistema, em termos da direção do movimento dos indivíduos. Para sistemas isotrópicos, vimos que populações com alta mobilidade resultam no surgimento de regiões vazias, que por sua vez aumentam cada vez mais ao passar do tempo, levando assim a extinção da espécie devido a ausência de reproduções. Com o decréscimo de η , os indivíduos se movem numa direção preferencial, assim, é maior a chance de um determinado indivíduo se mover em direção à regiões com alta quantidade de indivíduos e, portanto, as reproduções continuam a acontecer, aumentando a chance de sobrevivência da espécie.

Ainda, é importante notar que uma orientação preferencial vertical — ou mesmo outra direção arbitrária no plano xy que os indivíduos estão localizados — geraria resultados

semelhantes ao que discutimos aqui, em relação as chances de sobrevivência da espécie. Evidentemente que o achatamento dos *clusters* que gera uma simetria horizontal, fenômeno observado na Figura 3.8, está relacionado com a direção do movimento de grupo e, portanto, podemos afirmar que mudar essa direção altera também a direção de simetria espacial da distribuição dos indivíduos.

Estudemos agora quais os impactos na distribuição da população quando variamos a mobilidade dos indivíduos, ainda considerando movimentos ordenados. A Figura 3.10 mostra a distribuição espacial final de indivíduos que se movem com um ordenamento de $\eta = 0, 1$, ou seja, o movimento da população está restringida entre os ângulos $[-18^\circ, 18^\circ]$.

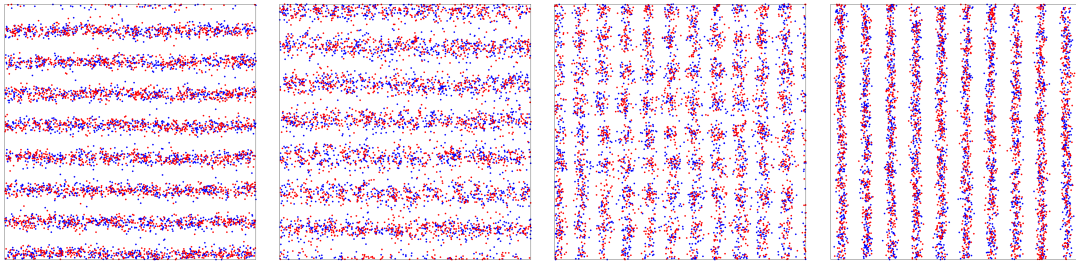


Figura 3.10: Configuração espacial após $t = 500$ gerações para $\ell_m = 0,04$, $\ell_m = 0,07$, $\ell_m = 0,09$ e $\ell_m = 0,1$, da esquerda para a direita. A anisotropia do sistema é dada por $\eta = 0, 1$. Os parâmetros restantes permanecem inalterados.

Podemos notar, primeiramente, que o tamanho do passo dos indivíduos desempenha um papel fundamental na distribuição espacial da população. Para $\ell_m = 0,04$ por exemplo, os indivíduos se organizam na forma de listras paralelas a direção preferencial do movimento de grupo, consequência do fluxo de indivíduos gerado pela anisotropia do sistema. Surpreendentemente, a direção das listras também depende da intensidade da mobilidade dos indivíduos. Até um valor limite de ℓ_m , as listras são paralelas a direção preferencial de movimento do sistema. Acima desse valor, os indivíduos se organizam em listras perpendiculares à direção original de ordenamento. Como aqui a direção preferencial do movimento é horizontal, a transição da orientação das listras é da direção horizontal para a vertical.

Para quantificarmos essas transição, analisemos primeiramente o gráfico da quantidade de indivíduos $Q_n(x)$ num intervalo $[x_n, x_{n+1}]$ do eixo x . A Figura 3.11 esse resultado.

Vemos, portanto, que quando as listras são orientadas horizontalmente, temos como resultado que a quantidade de indivíduos $Q(x)$ é, na média, constante. No entanto ao observar o mesmo cálculo para valores de ℓ_m que geram listras verticais, temos que $Q(x)$ apresenta picos e vales bem definidos.

Munidos desse resultado, calcularemos agora a quantidade média de indivíduos em relação ao eixo x . Matematicamente

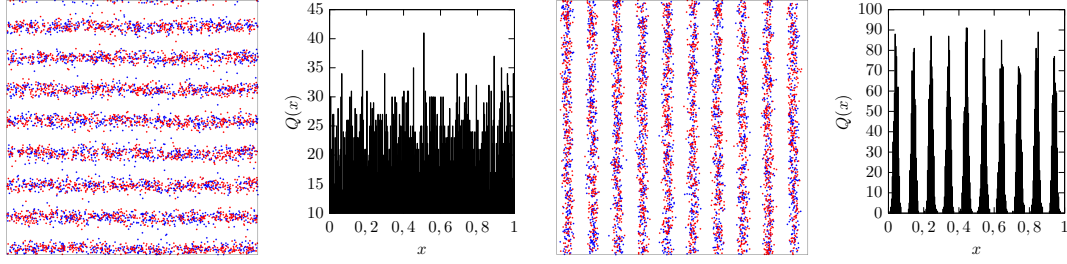


Figura 3.11: Configuração espacial após $t = 500$ gerações para $\ell_m = 0,04$ (esquerda) e $\ell_m = 0,1$ (direita), com seus respectivos histogramas do eixo x . Reiteramos que $\eta = 0,1$, $M = 160$, $R = 0,1$, $\ell_r = 0,01$ e $p_d = 0,3$.

$$\langle Q \rangle = \frac{1}{N} \sum_{n=0}^N Q_n(x_n). \quad (3.1)$$

Calculemos também o desvio padrão associado a $\langle Q \rangle$

$$\sigma_Q = \sqrt{\frac{1}{N} \sum_{n=0}^N [Q_n(x_n) - \langle Q \rangle]^2}. \quad (3.2)$$

Com isso, temos em mão um parâmetro de ordem para a identificação da transição de fase entre listras horizontais e verticais. Para distribuições $Q(x)$ aproximadamente constantes o valor de σ_Q será pequeno, já que o desvio padrão mede, em essência, a uniformidade de distribuição de um conjunto de dados. Já nos casos em que tem-se uma distribuição com picos e vales — como é o caso da distribuição $Q(x)$ para padrões de listras verticais — o valor de σ_Q aumenta. Observemos então o desvio padrão médio em função do passo dos indivíduos. A Figura 3.12 ilustra esse resultado.

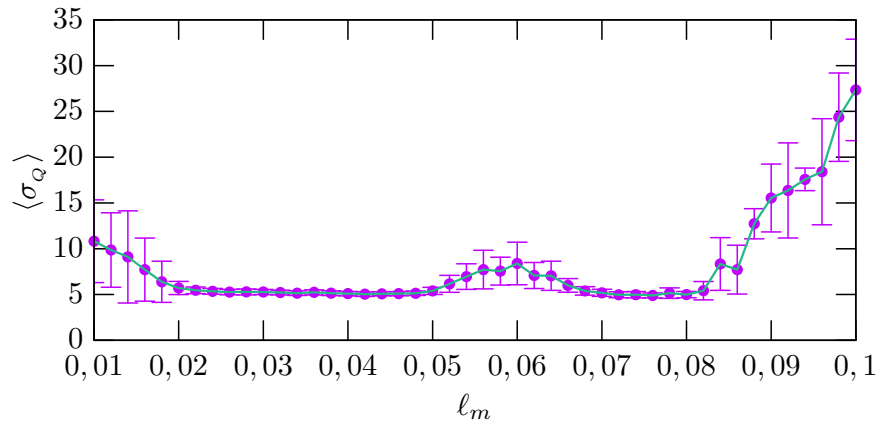


Figura 3.12: Desvio padrão médio em função do passo dos indivíduos. Cada ponto do gráfico é o desvio padrão médio calculado a partir de 100 simulações.

Primeiramente, observamos que o desvio padrão médio não assume valores nulos mesmo para valores de ℓ_m que resultam em listras horizontais. Isto acontece pelos ruídos observados na distribuição de $Q(x)$, consequência do caráter aleatório do nosso sistema.

Para valores de $\ell_m > 0,08$ observamos que $\langle \sigma_Q \rangle$ apresenta um aumento, caracterizando assim a transição de fase de listras horizontais para padrões espaciais com simetria vertical. É possível notar ainda que no intervalo $0,05 < \ell_m < 0,068$ o desvio apresenta um pequeno pico. Isto ocorre porque nessa região, os padrões de distribuição espacial, embora horizontalmente simétricos, apresentam pequenas regiões vazias em relação ao eixo x , gerando assim uma periodicidade que faz com que vejamos o pico mencionado.

3.4 Outros resultados

De forma análoga ao capítulo 2, estudaremos os efeitos provocados pela adição de uma segunda espécie no sistema. Para isso, consideramos duas espécies de iguais parâmetros e regras de interação. Diferentemente do segundo capítulo, aqui não introduzimos nenhuma outra restrição nas ações de reprodução e a capacidade de carga do sistema é a mesma: indivíduos em regiões muito densas não irão se reproduzir. Aqui, leva-se em conta a densidade das duas espécies.

Por fim, consideraremos diferentes condições iniciais e seus respectivos efeitos na distribuição espacial final do sistema. A Figura 3.13 ilustra os resultados para sistemas com diferentes abundâncias iniciais das espécies. A saber, $N_1 = N_2 = 500$, $N_1 = N_2 = 5000$ e, por fim, $N_1 = 2000$ e $N_2 = 1000$.

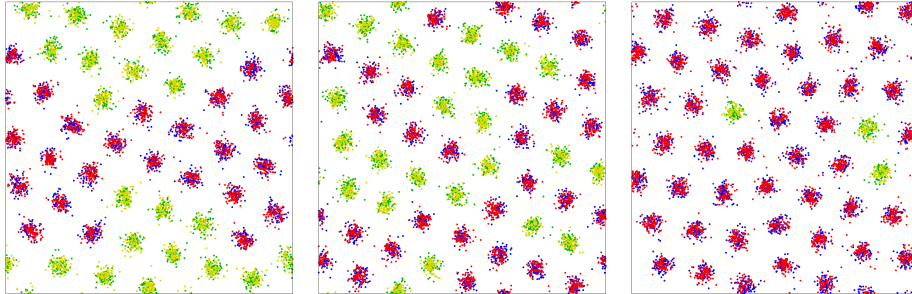


Figura 3.13: Distribuição espacial final dos indivíduos para diferentes condições iniciais. Da esquerda para direita, $N_1 = N_2 = 500$, $N_1 = N_2 = 5000$ e, por fim, $N_1 = 2000$ e $N_2 = 1000$. Uma das espécies é representada pelas cores vermelha e azul. Em verde e amarelo, temos a segunda espécie representada.

Percebemos, portanto, que sistemas de duas espécies começando com poucos indivíduos resultam em múltiplos *clusters*, com cada espécie preenchendo uma grande região do espaço, visto que nessa situação os indivíduos se reproduzem e se agregam, formando inicialmente alguns *clusters* que se estendem por todo o sistema. Ao considerar condições iniciais com grande quantidade de indivíduos, a forma com que são formados os *clusters* é diferente: nesse caso, como há uma abundância excedente de indivíduos, os *clusters* são formados simultaneamente, e, por isso, não há nenhuma ordem na alocação dos *clusters*. Por fim, no caso em que as abundâncias iniciais são diferentes, podemos observar uma

grande diferença na quantidade final das espécies, consequência direta da abundância inicial dos indivíduos.

Conclusões e perspectivas

Nesse trabalho, estudamos a dinâmica de crescimento populacional por meio de modelos de interações estocásticas. Com uma condição de proximidade para reprodução dos indivíduos, vimos que a população, inicialmente distribuída aleatoriamente, evolui para configurações espaciais bem definidas. Consideramos primeiramente que a capacidade de carga do nosso sistema depende apenas da abundância total de indivíduos presentes no ambiente. Nesse caso, observamos o aparecimento de *clusters*, que ao passar das interações do sistema, esvaecem-se até permanecer apenas um único conglomerado de indivíduos. Evidencia-se, portanto, uma propensão dos indivíduos à concentrarem-se em regiões de alta densidade populacional, onde as ações de reprodução são possíveis, fazendo com que a espécie prospere naquela região. Ainda, destaca-se a competição entre *clusters*, pois a reprodução, além de depender da proximidade de indivíduos, também depende da abundância da espécie. Um indivíduo apenas se reproduzirá se houver recursos para aumento da população, e como a análise é feita de forma global, a presença de indivíduos em determinado *cluster* pode prejudicar a reprodução em outra região do sistema.

Vimos ainda o a evolução temporal da espécie. Inicialmente a população diminui, gerando poucas regiões de altas densidades. Ao passar das gerações, essas regiões se tornam mais densas devido as reproduções — que agora podem ocorrer, já que a distância mínima para tal ação é alcançada — aumentando novamente a densidade do sistema. Por fim, chega-se na garantia de sobrevivência da espécie quando a densidade máxima do sistema é atingida e a distância mínima entre os indivíduos é menor que o raio de reprodução. Nesse ponto, o número de reproduções é igual ao número de mortes. No entanto, esse processo ocorre dessa forma apenas com parâmetros que preservam a subsistência da espécie e, por isso, discutimos quais os limites da biodiversidade que nosso modelo apresenta. De forma geral, argumentamos que para a subsistência da espécie, é necessário que a distância mínima entre indivíduos seja pequena o suficiente para permitir as ações de reprodução, seja com uma densidade inicial suficientemente grande, seja com um aumento no raio de interação. Ainda no que tange a imposição de restrições globais na abundância da população, evidenciamos aspectos geométricos da população, como velocidade, tamanho e densidade do *cluster*.

Já ao substituírmos a restrição global por uma restrição local, a população de indivíduos passa a se organizar na forma de pequenos *clusters* que preenchem todo o ambiente.

Apresentamos assim a importância que a localidade dos recursos gera na distribuição espacial da população. Uma restrição global pode significar, por exemplo, que os recursos que ditam a capacidade de carga do sistema podem ser facilmente transportados para qualquer parte da rede, porém, a quantidade total de insumos é limitada. Já a imposição de uma restrição local pode representar uma intransponibilidade de recursos, ou seja, cada parte do ambiente tem sua capacidade de carga bem definida. Nessas condições, a melhor forma da população prosperar é por meio da formação de pequenas subpopulações por todo o sistema. Em tempo, analisamos a necessidade dessas formações para a subsistência da espécie impondo um aumento na mobilidade dos indivíduos, de forma que os padrões anteriormente observados não surgissem mais. Conclui-se então que, de fato, a mobilidade da população desempenha um papel fundamental na manutenção da sobrevivência da espécie. Entretanto, foi possível observar que mesmo na ausência dos padrões de *cluster* a espécie pode subsistir, desde que a mobilidade dos indivíduos seja alta o suficiente para que toda a população permaneça distribuída de forma aleatória, ocupando todo o ambiente.

Estudamos também o impacto de um movimento coletivo de grupo no nosso modelo com restrição local. Notamos primeiramente que o padrão de distribuição espacial da população é diferente. Por causa do fluxo de indivíduos que se movem para uma direção específica, o padrão de múltiplos *clusters* com simetria de rotação hexagonal é substituído por listras. Essas listras são simétricas à direção do movimento preferencial dos indivíduos, para populações que se movem até um valor limite ℓ_m . Quando esse valor é excedido, vemos então uma transição de fase na direção das listras, que passam a ser perpendiculares ao movimento dos indivíduos. Argumentamos e discutimos também que populações com indivíduos que se movem preferencialmente em uma direção possuem maior chance de subsistência, mesmo quando a intensidade do movimento é grande. Isso acontece pelo fato de que quando existe um movimento coletivo de grupo, os indivíduos tem maior chance de se locomover em direção a regiões com grande concentração populacional, de forma que as ações de reprodução podem ocorrer. Ainda, gostaríamos de mencionar que o movimento coletivo de grupo não precisa necessariamente ser dado por uma condição natural do sistema. Poderia ser, por exemplo, por meio de uma intervenção humana, assim sendo possível projetar e controlar os padrões emergentes decorrentes de tal movimento. Tais esforços já foram implementados, por exemplo, no estudo de micro habitats por meio de estruturas projetadas [32], bem como o estudo de padrões emergentes em comunidades de interação microbianas por meio do transporte de calor em fluidos [33].

De forma geral, concluímos que o estudo de crescimento populacional por meio do emprego de variáveis aleatórias se mostrou de grande interesse científico, visto a grande gama de possibilidades que podemos explorar, em questões de modelos, parâmetros e variáveis de sistemas. Por fim, destacamos a publicação de parte dos resultados expostos aqui [34,35]. Esperamos futuramente poder contribuir ainda mais com temas relacionados,

propondo e discutindo novos modelos que visam elucidar interações e comportamentos característicos observados na natureza.

Apêndice A

Códigos computacionais para implementação dos modelos estudados

Segue abaixo os dois códigos base que simulam os modelos apresentados. Todos os códigos utilizados foram implementados na linguagem C [36]. Observe que para executar as simulações aqui expostas é necessário a existência da pasta

dat/p/

para armazenamento dos dados gerados. Começemos pelo código que implementa o modelo com restrição global.

```
1  #include <stdio.h>
2  #include <stdlib.h>
3  #include <time.h>
4  #include <math.h>
5  #include <gsl/gsl_rng.h>
6
7  #define N 1000
8  #define L 1.0
9  #define v 0.01
10 #define NS 2
11 #define NG 1000
12 #define pd 0.30
13 #define pr 0.70
14
15 struct DATA {
16     int    s;
```

```

17     double x;
18     double y;
19 };
20
21 void ic(const gsl_rng *w, struct DATA *p);
22 void op(int t, struct DATA *p);
23 void m(const gsl_rng *w, int n, struct DATA *p);
24
25 int main(int argc, char **argv){
26     int i, j, n, o, t;
27     int n_m= 0;
28     int n_f= 0;
29     double d, dx, dy, vx, vy, th;
30     double act;
31     struct DATA *p;
32     FILE *file;
33
34     p= (struct DATA *) calloc(N, sizeof(struct DATA));
35
36     gsl_rng_default_seed= (argc == 2) ? atoi(argv[1]) : time(NULL);
37     gsl_rng *w= gsl_rng_alloc(gsl_rng_taus);
38
39     ic(w, p);
40     for(i= 0; i< N; i++){
41         if(p[i].s == 1){
42             n_m++;
43         }else{
44             n_f++;
45         }
46     }
47     op(0, p);
48     for(t= 1; t<= NG; t++){
49         for(i= 0; i< N; i++){
50             n= gsl_rng_uniform(w)*N;
51             if(p[n].s != 0){
52                 m(w, n, p);
53                 act= gsl_rng_uniform(w);
54                 if(act < pr){
55                     o= 0;

```

```

56     d= L;
57     for(j= 0; j< N; j++){
58         if(p[j].s != p[n].s && p[j].s != 0){
59             dx= fabs(p[j].x-p[n].x);
60             if(dx > 0.5*L){ dx-= L; }
61             dy= fabs(p[j].y-p[n].y);
62             if(dy > 0.5*L){ dy-= L; }
63             if(sqrt(dx*dx+dy*dy) < d){
64                 d= sqrt(dx*dx+dy*dy);
65                 o= j;
66             }
67         }
68     }
69     if(d < v){
70         for(j= 0; j< N; j++){
71             if(p[j].s == 0){
72                 p[j].s= (2.0*gsl_rng_uniform(w)+1.0);
73                 if(p[j].s == 1){
74                     n_m++;
75                 }else{
76                     n_f++;
77                 }
78                 th= 2.0*M_PI*(gsl_rng_uniform(w)-0.5);
79                 if(p[o].s == 2){
80                     p[j].x= p[o].x + v*cos(th);
81                     if(p[j].x > L ) {p[j].x-= L;}
82                     if(p[j].x < 0.0){p[j].x+= L;}
83                     p[j].y= p[o].y + v*sin(th);
84                     if(p[j].y > L ) {p[j].y-= L;}
85                     if(p[j].y < 0.0){p[j].y+= L;}
86                 }else{
87                     p[j].x= p[n].x + v*cos(th);
88                     if(p[j].x > L ) {p[j].x-= L;}
89                     if(p[j].x < 0.0){p[j].x+= L;}
90                     p[j].y= p[n].y + v*sin(th);
91                     if(p[j].y > L ) {p[j].y-= L;}
92                     if(p[j].y < 0.0){p[j].y+= L;}
93                 }
94                 j= N;

```

```

95         }
96     }
97 }
98 }else{
99     if(p[n].s == 1){
100         n_m--;
101     }else{
102         n_f--;
103     }
104     p[n].s= 0;
105 }
106 }
107 }
108 op(t, p);
109 file= fopen("dat/dst.dat", "a");
110 fprintf(file, "%d %d\n", n_m, n_f);
111 fclose(file);
112 }
113 gsl_rng_free(w);
114 free(p);
115 return 0;
116 }
117
118 void ic(const gsl_rng *w, struct DATA *p){
119     int i;
120
121     for(i= 0; i< N; i++){
122         p[i].s= gsl_rng_uniform(w)*NS+1.0;
123         p[i].x= gsl_rng_uniform(w)*L;
124         p[i].y= gsl_rng_uniform(w)*L;
125     }
126 }
127
128 void op(int t, struct DATA *p){
129     int i, j;
130     char name[100];
131     FILE *file;
132
133     sprintf(name, "dat/p/p-%d-%d.dat", 1, t);

```

```

134     file= fopen(name, "w");
135     for(i= 0; i< N; i++){
136         if(p[i].s == 1){
137             fprintf(file, "%e %e\n", p[i].x, p[i].y);
138         }
139     }
140     fclose(file);
141     sprintf(name, "dat/p/p-%d-%d.dat", 2, t);
142     file= fopen(name, "w");
143     for(i= 0; i< N; i++){
144         if(p[i].s == 2){
145             fprintf(file, "%e %e\n", p[i].x, p[i].y);
146         }
147     }
148     fclose(file);
149 }
150
151 void m(const gsl_rng *w, int n, struct DATA *p){
152     double th;
153
154     th= 2.0*M_PI*(gsl_rng_uniform(w)-0.5);
155     p[n].x+= v*cos(th);
156     if(p[n].x > L){
157         p[n].x-= L;
158     }
159     if(p[n].x < 0.0){
160         p[n].x+= L;
161     }
162     p[n].y+= v*sin(th);
163     if(p[n].y > L){
164         p[n].y-= L;
165     }
166     if(p[n].y < 0.0){
167         p[n].y+= L;
168     }
169 }

```

O código abaixo implementa o modelo com restrição local na quantidade de indivíduos.

```

1 #include <stdio.h>

```

```

2  #include <stdlib.h>
3  #include <time.h>
4  #include <math.h>
5  #include <gsl/gsl_rng.h>
6
7  #define L    1.0
8  #define v    0.01
9  #define l_m  0.01
10 #define N    10000
11 #define NS    2
12 #define NG    500
13 #define pd    0.30
14 #define pr    0.70
15
16 struct DATA {
17     int      s;
18     double   x;
19     double   y;
20 };
21
22 void ic(const gsl_rng *w, struct DATA *p);
23 void m(const gsl_rng *w, int n, struct DATA *p);
24 void op(int t, struct DATA *p);
25
26 int main(int argc, char **argv){
27     int i, j, n, o, t, qnt;
28     int n_m= 0;
29     int n_f= 0;
30     int n_e= 0;
31     double d, dx, dy, vx, vy, th;
32     double act;
33     struct DATA *p;
34     char name[100];
35     FILE *file;
36
37     p= (struct DATA *) calloc(N, sizeof(struct DATA));
38     gsl_rng_default_seed= (argc == 2) ? atoi(argv[1]) : time(NULL);
39     gsl_rng *w= gsl_rng_alloc(gsl_rng_taus);
40

```

```

41     ic(w, p);
42     for(i= 0; i< N; i++){
43         if(p[i].s == 1){
44             n_m++;
45         }
46         if(p[i].s == 2){
47             n_f++;
48         }
49     }
50
51     op(0, p);
52     sprintf(name, "dat/dst.dat");
53     file= fopen(name, "a");
54     fprintf(file, "%d %d\n", n_m, n_f);
55     fclose(file);
56
57     for(t= 1; t<= NG; t++){
58         for(i= 0; i< N; i++){
59             if(n_e != N){
60                 do{
61                     n= gsl_rng_uniform(w)*N;
62                 }while(p[n].s == 0);
63                 m(w, n, p);
64                 act= gsl_rng_uniform(w);
65                 if(act < pr){
66                     o= 0;
67                     d= L;
68                     qnt= 0;
69                     for(j= 0; j< N; j++){
70                         if(n != j && p[j].s != 0){
71                             dx= fabs(p[j].x-p[n].x);
72                             if(dx > 0.5*L){ dx-= L; }
73                             dy= fabs(p[j].y-p[n].y);
74                             if(dy > 0.5*L){ dy-= L; }
75                             if(sqrt(dx*dx+dy*dy) < 0.1){
76                                 qnt++;
77                             }
78                             if(sqrt(dx*dx+dy*dy) < d){
79                                 if(p[j].s != p[n].s){

```

```

80         d= sqrt(dx*dx+dy*dy);
81         o= j;
82     }
83 }
84 }
85 }
86 if(d < v && qnt < 160){
87     for(j= 0; j< N; j++){
88         if(p[j].s == 0){
89             n_e--;
90             p[j].s= (2.0*gsl_rng_uniform(w)+1.0);
91             if(p[j].s == 1){
92                 n_m++;
93             }else{
94                 n_f++;
95             }
96             th= 2.0*M_PI*(gsl_rng_uniform(w)-0.5);
97             if(p[o].s == 2){
98                 p[j].x= p[o].x + v*cos(th);
99                 if(p[j].x > L ) {p[j].x-= L;}
100                 if(p[j].x < 0.0){p[j].x+= L;}
101                 p[j].y= p[o].y + v*sin(th);
102                 if(p[j].y > L ) {p[j].y-= L;}
103                 if(p[j].y < 0.0){p[j].y+= L;}
104             }else{
105                 p[j].x= p[n].x + v*cos(th);
106                 if(p[j].x > L ) {p[j].x-= L;}
107                 if(p[j].x < 0.0){p[j].x+= L;}
108                 p[j].y= p[n].y + v*sin(th);
109                 if(p[j].y > L ) {p[j].y-= L;}
110                 if(p[j].y < 0.0){p[j].y+= L;}
111             }
112             j= N;
113         }
114     }
115 }
116 }else{
117     if(p[n].s == 1){
118         n_m--;

```

```

119         }else{
120             n_f--;
121         }
122         n_e++;
123         p[n].s= 0;
124     }
125 }
126 }
127 sprintf(name, "dat/dst.dat");
128 file= fopen(name, "a");
129 fprintf(file, "%d %d\n", n_m, n_f);
130 fclose(file);
131 op(t, p);
132 }
133 gsl_rng_free(w);
134 free(p);
135 return 0;
136 }
137
138 void ic(const gsl_rng *w, struct DATA *p){
139     int i;
140
141     for(i= 0; i< N; i++){
142         p[i].s= gsl_rng_uniform(w)*NS+1.0;
143         p[i].x= gsl_rng_uniform(w)*L;
144         p[i].y= gsl_rng_uniform(w)*L;
145     }
146 }
147
148 void m(const gsl_rng *w, int n, struct DATA *p){
149     double th;
150
151     th= 2.0*M_PI*(gsl_rng_uniform(w)-0.5);
152     p[n].x+= l_m*cos(th);
153     if(p[n].x > L ) {p[n].x-= L;}
154     if(p[n].x < 0.0) {p[n].x+= L;}
155     p[n].y+= l_m*sin(th);
156     if(p[n].y > L ) {p[n].y-= L;}
157     if(p[n].y < 0.0) {p[n].y+= L;}

```

```

158 }
159
160 void op(int t, struct DATA *p){
161     int i;
162     char name[100];
163     FILE *file;
164
165     sprintf(name, "dat/p/p-%d-%d.dat", 1, t);
166     file= fopen(name, "w");
167     for(i= 0; i< N; i++){
168         if(p[i].s == 1){
169             fprintf(file, "%e %e\n", p[i].x, p[i].y);
170         }
171     }
172     fclose(file);
173     sprintf(name, "dat/p/p-%d-%d.dat", 2, t);
174     file= fopen(name, "w");
175     for(i= 0; i< N; i++){
176         if(p[i].s == 2){
177             fprintf(file, "%e %e\n", p[i].x, p[i].y);
178         }
179     }
180     fclose(file);
181 }

```

Referências Bibliográficas

- [1] C. R. Townsend, M. Begon, and J. L. Harper, *Fundamentos em ecologia*. Artmed, 2009.
- [2] G. Gilbert and T. R. Malthus, *An Essay on the Principle of Population*. Oxford world's classics, Oxford University Press, repr. with revisions ed., 2004.
- [3] A. J. Lotka, “Analytical note on certain rhythmic relations in organic systems,” *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 6, no. 7, pp. 410–415, 1920.
- [4] V. Volterra, “Fluctuations in the Abundance of a Species considered Mathematically,” *Nature*, vol. 118, pp. 558–560, Oct. 1926.
- [5] J. B. C. Jackson and L. Buss, “Alleopathy and spatial competition among coral reef invertebrates,” *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 72, no. 12, pp. 5160–5163, 1975.
- [6] B. Sinervo and C. Lively, “The rock-paper-scissors game and the evolution of alternative male strategies,” *Nature*, vol. 380, pp. 240–243, 03 1996.
- [7] R. M. May and W. J. Leonard, “Nonlinear aspects of competition between three species,” *SIAM Journal on Applied Mathematics*, vol. 29, no. 2, pp. 243–253, 1975.
- [8] T. Reichenbach, M. Mobilia, and E. Frey, “Mobility promotes and jeopardizes biodiversity in rock–paper–scissors games,” *Nature*, vol. 448, pp. 1046–9, 09 2007.
- [9] L. T. Lui, X. Xue, C. Sui, A. Brown, D. I. Pritchard, N. Halliday, K. Winzer, S. M. Howdle, F. Fernandez-Trillo, N. Krasnogor, and C. Alexander, “Bacteria clustering by polymers induces the expression of quorum-sensing-controlled phenotypes,” *Nat. Chem.*, vol. 5, pp. 1058–1065, 2013.
- [10] B. K. Agarwala and A. F. G. Dixon, “Why do ladybirds lay eggs in clusters?,” *Functional Ecology*, vol. 7, pp. 541–548, 1993.
- [11] S. Camazine, J.-L. Deneubourg, N. R. Franks, J. Sneyd, G. Theraulaz, and E. Bonabeau, *Self-Organization in Biological Systems*. Princeton, NJ: Princeton University Press, 2001.

- [12] T. Vicsek, “Closing in on evaders,” *Nature*, vol. 466, pp. 43–44, 2010.
- [13] J. K. Parrish and L. Edelstein-Keshet, “Complexity, pattern, and evolutionary trade-offs in animal aggregation,” *Science*, vol. 284, pp. 99–101, 1999.
- [14] A. Szolnoki, Z. Wang, and M. Perc, “Wisdom of groups promotes cooperation in evolutionary social dilemmas,” *Sci. Rep.*, vol. 2, p. 576, 2012.
- [15] A. R. Martinig, M. Riaz, and C. C. S. Clair, “Temporal clustering of prey in wildlife passages provides no evidence of a prey-trap,” *Sci. Rep.*, vol. 10, p. 11489, 2020.
- [16] A. Szolnoki and M. Perc, “Conformity enhances network reciprocity in evolutionary social dilemmas,” *J. R. Soc. Interface*, vol. 12, p. 20141299, 2015.
- [17] G. Szabó and G. Fáth, “Evolutionary games on graphs,” *Phys. Rep.*, vol. 446, pp. 97–216, 2007.
- [18] L. M. Floría, C. Gracia-Lázaro, J. Gómez-Gardeñes, and Y. Moreno, “Social network reciprocity as a phase transition in evolutionary cooperation,” *Phys. Rev. E*, vol. 79, p. 026106, 2009.
- [19] A. Szolnoki and X. Chen, “Reciprocity-based cooperative phalanx maintained by overconfident players,” *Phys. Rev. E*, vol. 98, p. 022309, 2018.
- [20] R. Feynman, R. Leighton, M. Sands, and E. Hafner, *The Feynman Lectures on Physics; Vol. I*, vol. 33. AAPT, 1965.
- [21] T. Vicsek, A. Czirók, E. Ben-Jacob, I. Cohen, and O. Shochet, “Novel type of phase transition in a system of self-driven particles,” *Phys. Rev. Lett.*, vol. 75, pp. 1226–1229, Aug 1995.
- [22] P. Avelino, D. Bazeia, L. Losano, J. Menezes, and B. Ferraz de Oliveira, “Junctions and spiral patterns in generalized rock-paper-scissors models,” *Physical review. E, Statistical, nonlinear, and soft matter physics*, vol. 86, p. 036112, 09 2012.
- [23] P. Avelino, D. Bazeia, J. Menezes, and B. de Oliveira, “String networks in zn lotka–volterra competition models,” *Physics Letters A*, vol. 378, no. 4, pp. 393 – 397, 2014.
- [24] P. Avelino, D. Bazeia, L. Losano, J. Menezes, and B. de Oliveira, “String networks with junctions in competition models,” *Physics Letters A*, vol. 381, no. 11, pp. 1014 – 1020, 2017.
- [25] D. Bazeia, B. Ferraz de Oliveira, and A. Szolnoki, “Phase transitions in dependence of apex predator decaying ratio in a cyclic dominant system,” *EPL (Europhysics Letters)*, vol. 124, p. 68001, 12 2018.

- [26] T. Tomé and M. J. de Oliveira, *Dinâmica Estocástica e Irreversibilidade*. EDUSP, 2001.
- [27] C. I. Piña, A. Larriera, and M. R. Cabrera, “Effect of incubation temperature on incubation period, sex ratio, hatching success, and survivorship in caiman latirostris (crocodylia, alligatoridae),” *Journal of Herpetology*, vol. 37, no. 1, pp. 199–202, 2003.
- [28] D. E. Woodward and J. D. Murray, “On the effect of temperature-dependent sex determination on sex ratio and survivorship in crocodilians,” *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, vol. 252, no. 1334, pp. 149–155, 1993.
- [29] J. Bull and R. Vogt, “Temperature-dependent sex determination in turtles,” *Science*, vol. 206, no. 4423, pp. 1186–1188, 1979.
- [30] T. Rhen and J. Lang, *Phenotypic Effects of Incubation Temperature in Reptiles*. 01 2004.
- [31] L. Bai and D. Breen, “Calculating center of mass in an unbounded 2d environment,” *Journal of Graphics Tools*, vol. 13, no. 4, pp. 53–60, 2008.
- [32] J. E. Keymer, P. Galajda, G. Lambert, D. Liao, and R. H. Austin, “Computation of mutual fitness by competing bacteria,” *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 105, no. 51, pp. 20269–20273, 2008.
- [33] G. Uppal and D. C. Vural, “Shearing in flow environment promotes evolution of social behavior in microbial populations,” *eLife*, vol. 7, p. e34862, 2018.
- [34] D. Bazeia, M. V. de Moraes, and B. F. de Oliveira, “Model for clustering of living species,” *EPL (Europhysics Letters)*, vol. 129, p. 28002, feb 2020.
- [35] B. de Oliveira, M. de Moraes, D. Bazeia, and A. Szolnoki, “Mobility driven coexistence of living organisms,” *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications*, vol. 572, p. 125854, 2021.
- [36] B. W. Kernighan and D. M. Ritchie, *The C Programming Language*. Prentice Hall Professional Technical Reference, 2nd ed., 1988.