



Universidade Estadual de Maringá
Centro de Ciências Exatas
Departamento de Física
Programa de Pós-Graduação em Física

Tese de Doutorado

**Modelo *RPS* com formulações de
Lotka-Volterra e May-Leonard: assimetria e
similaridades**

Acadêmica: Renata da Silva Trintin

Orientador: Prof. Dr. Breno Ferraz de Oliveira

Maringá, 20 de novembro de 2023



Universidade Estadual de Maringá
Centro de Ciências Exatas
Departamento de Física
Programa de Pós-Graduação em Física

Tese de Doutorado

**Modelo *RPS* com formulações de
Lotka-Volterra e May-Leonard: assimetria e
similaridades**

Tese apresentada à Universidade Estadual de Maringá, sob orientação do professor Dr. Breno Ferraz de Oliveira, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutora em Física.

Acadêmica: Renata da Silva Trintin

Orientador: Prof. Dr. Breno Ferraz de Oliveira

Maringá, 20 de novembro de 2023

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

T833m

Trintin, Renata

Modelo *RPS* com formulações de Lotka-Volterra e May-Leonard : assimetria e similaridades / Renata Trintin. -- Maringá, PR, 2023.
93 f.: il. color., figs., tabs.

Orientador: Prof. Dr. Breno Oliveira.

Tese (Doutorado) - Universidade Estadual de Maringá, Centro de Ciências Exatas, Departamento de Física, Programa de Pós-Graduação em Física, 2023.

1. Biodiversidade. 2. Dinâmica de Populações. 3. Simulação estocástica. I. Oliveira, Breno, orient. II. Universidade Estadual de Maringá. Centro de Ciências Exatas. Departamento de Física. Programa de Pós-Graduação em Física. III. Título.

CDD 23.ed. 530.7

Márcia Regina Paiva - CRB-9/1267

RENATA DA SILVA TRINTIN

**MODELO RPS COM FORMULAÇÕES DE LOTKA-VOLTERRA E
MAYLEONARD: ASSIMETRIA E SIMILARIDADES**

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

Aprovado em: Maringá, 30 de janeiro de 2023.

BANCA EXAMINADORA



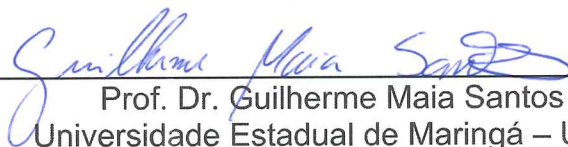
Prof. Dr. Breno Ferraz de Oliveira
Universidade Estadual de Maringá – UEM



Prof. Dr. Jilvan Lemos de Melo
Universidade Federal do Recôncavo da Bahia – UFRB/Cruz das Almas



Prof. Dr. Michel Corci Batista
Universidade Tecnológica Federal do Paraná – UTFPR/Campo Mourão



Prof. Dr. Guilherme Maia Santos
Universidade Estadual de Maringá – UEM



Prof. Dr. Miguel Jorge Bernabé Ferreira
Universidade Estadual de Maringá – UEM

Sumário

Agradecimentos	iii
Resumo	iv
Abstract	v
Introdução	1
1 Dinâmica de População e Equações de Lotka-Volterra	4
1.1 Modelo Lotka-Volterra	4
1.1.1 Modelo Lotka-Volterra para n espécies	7
2 Competição cíclica	9
2.1 Modelo May-Leonard	10
3 Modelo <i>Rock-paper-scissor</i>(<i>RPS</i>)	12
3.1 Modelo estocástico	13
3.1.1 Modelo <i>RPS</i> com formulação Lotka-Volterra	15
3.1.2 Modelo <i>RPS</i> com formulação May-Leonard	16
3.1.3 Generalização do modelo <i>RPS</i> com a formulação de May-Leonard para 4 espécies	18
3.2 Interações assimétricas	20
3.2.1 Predação de 1 espécie reduzida	20
3.2.2 Predação de 2 espécies reduzida	22
3.2.3 Reprodução de 1 espécie reduzida	23
3.2.4 Reprodução de 2 espécies reduzida	24
3.2.5 Predação e Reprodução reduzidas simultaneamente	25
3.3 Relação predador-presa reversa	27
3.4 Ferramentas de análise	29
3.4.1 Transformada de <i>Fourier</i>	29
3.4.2 Autocorrelação espacial	31
4 Resultados	33
4.1 Formulação de Lotka-Volterra	33
4.1.1 Predação de 1 espécie reduzida	34
4.1.2 Predação de 2 espécies reduzida	37
4.2 Formulação de May-Leonard	39
4.2.1 Predação de 1 espécie reduzida	40
4.2.2 Predação de 2 espécies reduzida	44

4.2.3	Reprodução de 1 espécie reduzida	49
4.2.4	Reprodução de 2 espécies reduzida	51
4.2.5	Predação e reprodução reduzidas	53
4.2.6	Formulação de May-Leonard para a generalização com 4 espécies . .	58
4.2.7	Paridade	66
4.2.8	Modelo κRPS	74
4.3	Similaridades entre ML e LV	80
Conclusões		88
Referências Bibliográficas		90

Agradecimentos

Meus agradecimentos à minha família e amigos pelo apoio.

Ao prof. Dr. Breno Ferraz de Oliveira pela orientação.

Aos membros da banca pelo aceite e contribuições.

Ao CNPq e à Fundação Araucária pelo suporte financeiro.

Ao INCT pelo suporte técnico.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

Resumo

Neste trabalho, apresentamos um referencial teórico sobre dinâmica de populações com o modelo *rock-paper-scissors* (*RPS*). Consideramos a formulação de May-Leonard a qual as espécies possuem as seguintes ações: mobilidade, predação e reprodução. Para Lotka-Volterra, existem apenas duas ações: mobilidade e predação (a reprodução ocorre simultaneamente com a predação). Estudamos o problema da espécie mais fraca no contexto das formulações de Lotka-Volterra e de May-Leonard para o modelo *RPS* estocástico espacial com assimetria na probabilidade de predação, uma espécie com a probabilidade de predação reduzida em um fator de $0 \leq \mathcal{P}_w < 1$. Acrescentamos mais uma espécie mais fraca ao modelo. Similarmente, porém, para apenas o modelo com a formulação de May-Leonard, alteramos a probabilidade enfraquecida de predação para reprodução de uma e duas espécies enfraquecidas. Somamos o enfraquecimento da predação com a reprodução, também para uma e duas espécies. Usamos a generalização do modelo *RPS* para 4 espécies para estudar o enfraquecimento de $N_S - 1$ espécies e constatamos uma relação de paridade ao expandir até $N_S = 12$. Construímos o modelo κRPS , cujo o modelo *RPS* padrão permite predação reversa, assim, uma espécie pode ser presa e predadora da outra. Por fim, estudamos os modelos com formulações de May-Leonard e de Lotka-Volterra em determinadas modificações na busca de similaridades não encontradas nos primeiros modelos que estudamos. Expandimos a vizinhança para que a interação entre as espécies pudessem ocorrer com mais frequência, independente da ação selecionada, porém, apesar da vizinhança maior, o indivíduo ativo sempre procura o passivo mais próximo.

Palavras chave: Dinâmica de Populações, Biodiversidade, Simulação estocástica.

Abstract

In this work, we present a theoretical reference on population dynamics with the rock-paper-scissors (RPS) model. We consider the formulation of May-Leonard which the species have the following actions: mobility, predation and reproduction. For Lotka-Volterra, there are only two actions: mobility and predation (reproduction occurs simultaneously with predation). We study the problem of the weakest species in the context of the Lotka-Volterra and May-Leonard formulations for the spatial stochastic *RPS* model with asymmetry in the predation probability, one species with the predation probability reduced by a factor of $0 \leq \mathcal{P}_w < 1$. We added one more weak species to the model. Similarly, however, for only the model with the May-Leonard formulation, we change the weakened probability of predation for reproduction of one and two weakened species. We added the weakening of predation with reproduction, also for one and two species. We used the generalization of the *RPS* model to 4 species to study the weakening from $N_S - 1$ species and we found a parity effect when expanding to $N_S = 12$. We built the κRPS model, whose standard *RPS* model allows reverse predation, so one species can be prey and predator of the other. Finally, we studied the models with May-Leonard and Lotka-Volterra formulations with modifications in the study of similarities not found in the first models presented. We enlarge the neighborhood so that interaction between species could occur more frequently, regardless of the selected action, but despite the larger neighborhood, the active individual always looks for the nearest passive.

Keywords: Population Dynamics, Biodiversity, Stochastic Simulation.

Introdução

O estudo da estabilidade em diversos sistemas com diferentes níveis de complexidade é assunto das teorias em ecologia, em particular, discussões sobre dinâmica populacional. A estabilidade física do sistema ocorre quando há variação no sistema tende para o equilíbrio de todos os fatores envolvidos e, apesar de uma pequena perturbação, o sistema retorna a convergir. Quando há um ecossistema, ou seja, um conjunto de seres que interagem entre si e com o ambiente, então, é de interesse da ecologia seu estudo enquanto a estabilidade populacional dele em que após um tempo grande de interações a biodiversidade resiste.

A existência, manutenção e fim da biodiversidade têm sido estudado ao longo dos anos [1–8]. Há trabalhos pioneiros como [9–11] de grande expressão quando se trata das competições entre diferentes espécies. Ao tratar de uma disputa de espacial e entre si de indivíduos de diferentes espécies, há o exemplo reconhecido pelas equações de Lotka-Volterra [12]. Neste caso o modelo da dinâmica populacional para duas espécies ocorre com a interação de presa e predador, além das influências externas como morte e reprodução, e, como solução das equações, a estabilidade e biodiversidade do sistema se mantêm para grandes períodos de tempo.

Quando se introduz condições mais complexas como a competição cíclica e não hierárquica temos o exemplo da competição do tipo *RPS* (*rock-paper-scissors*), isto é, competição que segue as regras do jogo pedra-papel-tesoura, no qual a pedra ganha da tesoura, a tesoura ganha do papel e o papel ganha da pedra. Para esse modelo há as implementações de Lotka-Volterra [3, 13–17] e de May-Leonard [18–24]. Para a primeira mantêm a conservação total de indivíduos pela sua regra de reprodução que acontece simultaneamente com a predação, um predador seleciona uma presa vizinha e a substitui por um indivíduo da espécie que está predando, respeitando as predeterminadas condições, enquanto para a segunda, a predação deixa espaços vazios e a reprodução ocorre somente nestes espaços vazios [25].

Alguns expoentes de aplicações do modelo do tipo *RPS* são os trabalhos com machos de uma espécie de lagarto que foi estudada segundo estas regras [26]. Neste caso, há três tipos de lagartos que competem entre si por parceiras, cada um com suas respectivas peculiaridades similares ao jogo e, como resultado, três tipos de lagartos coexistem naquele território. E, similarmente, em 2002, foi executado um experimento com bactérias *E. coli* [27] para explicar a formação de determinado padrão de suas colônias.

Há trabalhos que tratam das mesma configuração de três espécies com variações na mobilidade [18], ou variando a quantidade de espécies [25, 28–34], com variações na construção do espaço simulado como infinito em uma rede com condições periódicas de contorno, porém, cada fragmentação desse espaço é determinado previamente e comporta no máximo um indivíduo em cada sítio [18, 20, 35, 36] ou para outras quantidades de indivíduos em cada sítio [37], outras configurações de rede [38], ou ainda com o espaço contínuo [39–44].

Este trabalho, majoritariamente, se propõe a pesquisar a relação da competição cíclica

com assimetria. As condições mais comuns são de igualdade de força entre as espécies. Esta igualdade é medida pela igual probabilidade de predação das espécies. No entanto, há outros casos em que os indivíduos possuem probabilidades diferentes, caracterizando os fortes maiores probabilidades de predação do que os fracos. As referências [8, 17] trabalham com o enfraquecimento de uma espécie, fazendo com que a espécie chamada de “mais fraca” prede uma porcentagem menor do que as outras duas. Ambos utilizam a formulação de Lotka-Volterra e resultam na maior abundância, maior densidade de indivíduos, da espécie “mais fraca” em comparação as outras. Porém, recentemente, o trabalho [45] trouxe resultados diferentes. Utilizando da formulação de May-Leonard, o artigo encontrou que a espécie “mais fraca” não dominaria sempre, mas se manteria em igual quantidade que sua presa e em maior quantidade que seu predador, além da dominância depender ainda da condição inicial.

No nosso caso, propusemos variar a probabilidade de predação de uma espécie, dentre as três possíveis, em ambas implementações, Lotka-Volterra e May-Leonard. Chamamos de enfraquecimento quando uma espécie preda menos que as outras. Analisamos a variação da probabilidade de predação com relação a probabilidade de sobrevivência ou coexistência das espécies, a espécie dominante na rede, variamos o tamanho da rede e estimamos o tempo que leva para as espécies atingirem a estabilidade. Além disso, a espécie fraca apresenta vantagens evidentes quanto menor a sua força predatória, assim como os dados experimentais de [46]. Neste trabalho, a inibição da produção de proteínas da digestão do DNA genômico e da ruptura da membrana celular com três cepas de *E. coli* interagindo ciclicamente em um sistema assimétrico concluiu pela dominância da linhagem “mais fraca”.

Pesquisamos ainda uma extensão desse sistema apenas para as simulações com implementação de May-Leonard, porém, com maiores quantidades de espécies e quantidades diferentes de espécies enfraquecidas. Trabalhamos com a questão da paridade desse sistema como já sinalizado por [29]. Neste caso, os aspectos espaciais possuem grandes diferenças de acordo com a paridade dos modelos propostos. Os nossos resultados apresentam efeitos de paridade, porém, tais efeitos reduzem conforme trabalhamos com modelos com maiores quantidades de espécies.

Além disso, pesquisamos a questão de enfraquecimento da predação em conjunto com o enfraquecimento da reprodução. Ou seja, além de variarmos a taxa de predação, alteramos a taxa de reprodução. Apenas para três espécies, estudamos os efeitos dos enfraquecimentos combinados de diferentes maneiras e concluímos que as espécies fracas, geralmente, são privilegiadas no sistema ou não estão em desvantagem, com exceção de taxas baixas de apenas reprodução com a predação simétrica no sistema.

Com alterações do modelo *RPS* padrão para a competição entre três espécies, produzimos um modelo com probabilidade de as espécies reverterem a ordem de predação, ou seja, há possibilidade do predador de uma espécie se tornar a presa desta. Esse modelo resulta em estruturas espaciais maiores com menor densidade de espaço vazio, fim da biodiversidade para valores altos da probabilidade de reverter a relação predador-presa, caso as redes não fossem suficientemente grandes.

Para tanto, o trabalho segue organizado da seguinte maneira: o capítulo 1 abordamos alguns aspectos introdutórios do estudo de dinâmica de população até as equações de Lotka-Volterra. No capítulo 2 introduzimos a competição cíclica com a representação do modelo em equações. No capítulo 3 explicamos os modelos que nos baseamos e utilizamos para o trabalho. No geral, falamos como os interpretamos qualitativamente com as representações espaciais e suas distintas implementações, Lotka-Volterra e May-Leonard.

Ainda nesse capítulo, desenvolvemos as equações que trabalhamos com uma predação e/ou reprodução assimétrica. No [capítulo 4](#) exibimos os resultados e as interpretações que corroboram com a análise que fizemos, exposta no [capítulo 3](#), de modos distintos para cada formulação e apresentamos os resultados de determinados modelos derivados dos modelos-base. Na maioria dos sistemas assimétricos, a dominância do indivíduo mais forte sobre os mais fracos não ocorre nos modelos cíclicos que propusemos, mas sim, os indivíduos das espécies mais fracas são dominantes no sistema ou não possuem desvantagens perante as espécies fortes, expondo uma noção contraintuitiva. Por fim, são apresentadas algumas conclusões, discussões e perspectivas futuras.

Por fim, este trabalho de doutorado resultou em alguns artigos: [\[47\]](#) que trata da competição assimétrica entre 3 espécies com formulações de May-Leonard e Lotka-Volterra; [\[48, 49\]](#) tratam com a generalização do sistema com predação assimétrica para mais espécies, o primeiro com 4 espécies e o segundo até 12 espécies, utilizando apenas a formulação de May-Leonard; [\[50\]](#) que trabalha com o enfraquecimento da predação e da reprodução para o modelo com 3 espécies; e [\[51\]](#) que mostra similaridades das formulações de May-Leonard e Lotka-Volterra com uma vizinhança maior para proporcionar a busca da presa ou espaço vazio mais próximo. .

Capítulo 1

Dinâmica de População e Equações de Lotka-Volterra

É de consenso que a conservação da biodiversidade é um objetivo relevante de pesquisa [1–8, 12, 18, 29, 30, 44]. Análises da variação da densidade de indivíduos em um ecossistema, portanto, se fazem necessárias. É no estudo desses ecossistemas que a dinâmica de populações trata do desenvolvimento das espécies quantificando os indivíduos e analisando suas variações no âmbito espacial e temporal.

Definir todas as interações que as populações podem ter, requer um esforço inconcebível, além da alta complexidade para serem modeladas como um reflexo da realidade, uma vez que podemos ter diversas variáveis para quantificar o desenvolvimento de uma população. Além das características que naturalmente as populações possuem como taxa de natalidade, taxa de mortalidade e as relações entre os indivíduos da mesma espécie chamadas de interações intraespecíficas, existem fatores externos como a limitação de recursos naturais ou do espaço físico, clima e, ainda, as interações interespecíficas, interações com as outras espécies, que influenciam nas densidades populacionais.

Quando considerado duas ou mais espécies interagindo, tem-se sua respectiva influência na dinâmica populacional de cada espécie integrante desse sistema. Especificamente, consideradas duas espécies, há a aproximação de três situações possíveis: (a) competição entre espécies por recursos, com redução de ambas as taxas de crescimento populacional; (b) benefício entre espécies, ou mutualismo, que resulta no aumento da taxa de ambas as espécies; e (c) o benefício de uma espécie sobre a outra como as relações hospedeiro-parasita e predador-presa, com o aumento da taxa de crescimento populacional de uma espécie resulta na diminuição da outra.

Ao tomar a relação presa-predador entre duas espécies, no caso mais básico, considera-se que a interação entre os indivíduos do sistema é que a espécie predada é o único alimento da outra, sem influência do meio externo. Para descrever essa dinâmica populacional, tem-se um par de equações diferenciais conhecido como o modelo Lotka-Volterra e, apesar de na natureza haver flutuações que não são contempladas, o modelo se constitui um introdutório para modelos mais complexos.

1.1 Modelo Lotka-Volterra

A perturbação na pesca, dado os conflitos entre a Áustria e a Itália durante a Primeira Guerra Mundial, gerou consequências como o aumento do número de alguns predadores no Mar Adriático, isto se comparado aos anos anteriores. Em 1926, Vito Volterra propôs

um modelo na tentativa de justificar esse favorecimento da população de predadores ao de presas. Simultaneamente, mas de maneira independente, Alfred James Lotka, em 1920, culminou na mesma estrutura de equações do modelo de Volterra, a partir de uma reação química que apresentava comportamento periódico de suas concentrações ao longo da reação. A densidade de espécies, no caso, se assemelharia as concentrações químicas [10, 11]. Assim, segue o modelo conhecido como Lotka-Volterra.

O modelo de Lotka-Volterra considera que a abundância de uma espécie, predadores ou presas, é, de maneira recíproca, influenciada pela outra espécie [2, 12, 52]. Dado x para indicar a densidade de presas e y a densidade dos predadores, Volterra construiu o seguinte sistema de equações

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= x(\alpha - \beta y), \\ \frac{dy}{dt} &= y(-\gamma + \sigma x),\end{aligned}\tag{1.1}$$

com α , β , γ e σ sendo constantes positivas.

O modelo pressupõe que quanto maior a densidade de presas (x) o predador (y) possui maior quantidade de alimentos, o que favorece seu crescimento, representado pelo termo $\sigma y x$, porém, ter maiores quantidades de predadores resulta na redução de presas, representada pelo termo $-\beta x y$. Com menor número de presas, significa menos alimento para o predador e, alguns, morrem de fome, concluindo em redução de predadores, representado pelo termo $-\gamma y$, o que conduz a extinção dos predadores no caso extremo de as presas chegarem a zero. E, por fim, na ausência de predadores, as presas crescem exponencialmente, $\frac{dx}{dt} = x\alpha$. A solução numérica das equações (1.1) é mostrada na Fig.1.1.

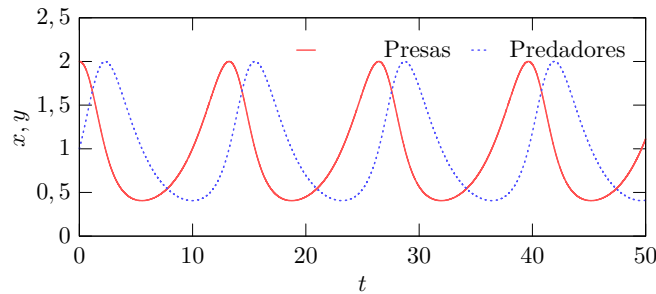


Figura 1.1: Solução numérica das equações de Lotka-Volterra para $\alpha = \beta = \gamma = \sigma = 0,5$ e as condições iniciais $x(0) = 2$ e $y(0) = 1$.

Fonte: Própria autora.

Apesar de não ser um modelo realístico, ele pressupõe a sequência lógica descrita antes explicitada na solução numérica do modelo. Destacamos que os valores para as constantes são arbitrários e poderiam assumir outros valores. Assim, podemos perceber a coexistência entre presas e predadores com as variações periódicas de quantidade de indivíduos, garantindo a biodiversidade.

Essas oscilações possuem o mesmo período e frequência para ambos presas e predadores, porém, estão diferenciados pela fase. Enquanto as oscilações são dependentes da condição inicial, incluindo os valores das constantes α , β , γ e σ , o valor médio de presas ($\langle x \rangle$) e de predadores ($\langle y \rangle$) poderão ser escritos segundo o conceito de valor médio

$$\frac{1}{T} \int_0^T x(t) dt = \langle x \rangle, \quad \frac{1}{T} \int_0^T y(t) dt = \langle y \rangle,$$

sendo T o período da oscilação.

Para resolver estas equações e encontrar o valor médio de ambas espécies, sabe-se que $x = x(t)$, $y = y(t)$ e a seguinte relação é verdadeira:

$$\frac{d}{dt}(\log x) = \frac{1}{x} \frac{dx}{dt}. \quad (1.2)$$

Manipulando a (1.1) chega-se na relação acima (1.2). Deste resultado, integra-se no tempo ambos os lados,

$$\begin{aligned} \int_0^T \frac{d}{dt}(\log x(t)) dt &= \int_0^T (\alpha - \beta y(t)) dt \\ \log x(T) - \log x(0) &= \alpha T - \beta \int_0^T y(t) dt \end{aligned}$$

A solução numérica apresenta oscilações periódicas, considera-se então, $x(T) = x(0)$, logo

$$\frac{\alpha}{\beta} = \frac{1}{T} \int_0^T y(t) dt = \langle y \rangle$$

O resultado segue da mesma maneira para $\langle x \rangle$.

Assim como segue o valor esperado do valor médio é uma constante. Esta é a razão das constantes que expressam o fator para o crescimento, ou decrescimento, das populações.

Ao analisar o caso estacionário, quando ambas as taxas de variação de densidade são $\frac{dx}{dt} = 0$ e $\frac{dy}{dt} = 0$, segue da (1.1) que

$$\begin{aligned} x(\alpha - \beta y) &= 0 & y(-\gamma + \sigma x) &= 0 \\ y &= \frac{\alpha}{\beta} & x &= \frac{\gamma}{\sigma} \end{aligned}$$

Como as oscilações são periódicas, o valor médio se encontra exatamente nos pontos $\langle y \rangle = \frac{\alpha}{\beta}$ e $\langle x \rangle = \frac{\gamma}{\sigma}$, quais correspondem aos mesmos valores constantes do caso estacionário. Sendo assim, o estudo das equações diferenciais que regem a variação populacional, no nosso caso, poderão ser estudadas, em geral, nos casos estacionários.

Em busca de um modelo mais próximo da realidade, pode-se adicionar um fator a ser considerado na natureza como as relações intraespecíficas. Estas foram pressupostas como relações de competição entre os indivíduos da mesma espécie. Resultando no acréscimo de um termo que prejudique o crescimento dos indivíduos da mesma espécie. Assim, a equação (1.1) é modificada para

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= x(\alpha - \beta y - \eta x), \\ \frac{dy}{dt} &= y(-\gamma + \sigma x - \phi y). \end{aligned} \quad (1.3)$$

com α , β , γ , σ , η e ϕ constantes positivas.

E, assim, segue a Fig. 1.2, resultado numérico do conjunto de equações (1.3).

Considerando as relações intraespecíficas podemos ver a interação entre as duas espécies culminando em uma constante para a quantidade de indivíduos. As relações interespecíficas regulam as relações predador-presa, enquanto as intraespecíficas regulam

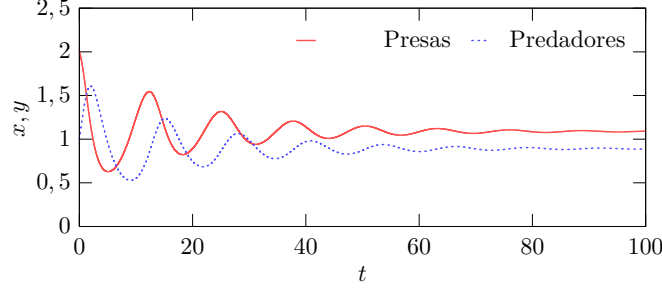


Figura 1.2: Solução numérica das equações de Lotka-Volterra para $\alpha = \beta = \gamma = \sigma = 0,5$, $\eta = \phi = 0,05$ as condições iniciais $x(0) = 2$ e $y(0) = 1$.

Fonte: Própria autora.

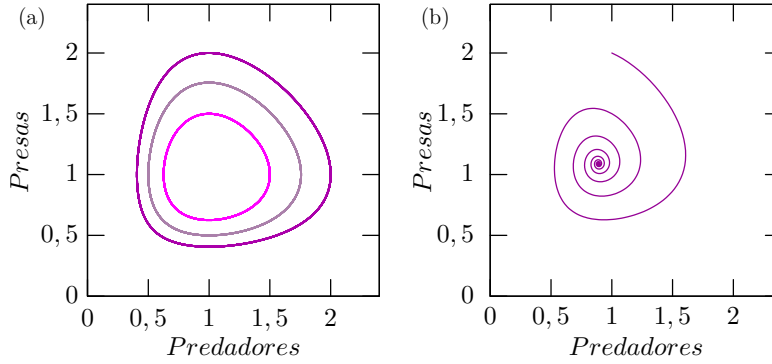


Figura 1.3: Espaço de fase das soluções numéricas das equações de Lotka-Volterra para as relações interespecíficas (a) e intraespecíficas (b) com $\alpha = \beta = \gamma = \sigma = 0,5$, $\eta = \phi = 0,05$ e as condições iniciais: (a) do contorno maior para o menor $x(0) = 2$ e $y(0) = 1$, $x(0) = 0,5$ e $y(0) = 1$, $x(0) = 1,5$ e $y(0) = 1$ (b) $x(0) = 2$ e $y(0) = 1$.

Fonte: Própria autora.

a competição dos indivíduos da própria espécie. Se a quantidade de presas não oscilar, então, a quantidade de predadores também não oscilará. E ainda, o modelo pressupõe a manutenção da biodiversidade.

A Fig. 1.3 apresenta o espaço de fase das soluções numéricas das equações de Lotka-Volterra para os dois tipos de relações, interespecíficas e intraespecíficas. Para a primeira, manteve-se o valor das constantes e alterou-se as condições iniciais, que do maior contorno para o menor é: $x(0) = 2$ e $y(0) = 1$, $x(0) = 0,5$ e $y(0) = 1$, $x(0) = 1,5$ e $y(0) = 1$. Além disso, os contornos são concêntricos uma vez que as constantes são iguais, alterando apenas a amplitude de oscilação da densidade de indivíduos das espécies quando alterada as condições iniciais. Para as relações intraespecíficas, a espiral caminha para um único ponto apresentando as oscilações iniciais das densidades de indivíduos que tendem para um valor constante. Vê-se que essas situações não alcançam a extinção de alguma espécie.

1.1.1 Modelo Lotka-Volterra para n espécies

Outra consideração que pode ser feita para uma aproximação de uma situação real é o acréscimo de espécies. Na natureza podemos ter a interação interespecífica de mais de duas espécies. Seguindo a mesma lógica do modelo representado no conjunto de equações (1.1), os fatores que concluem na taxa de variação de indivíduos para a manutenção da

biodiversidade é a combinação de um termo que representa o aumento e outro termo que representa a diminuição da quantidade de indivíduos levando em conta a interação interespecíficas das espécies envolvidas. Portanto, no geral, as equações de Lotka-Volterra para n espécies pode ser escrita como:

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i(r_i + \sum_{j=1}^n a_{ij}x_j), i = 1, 2, 3, \dots, n. \quad (1.4)$$

Sendo o i a representação de cada espécie até n espécies, então, x_i é a densidade da i -ésima espécie, r_i é o fator de taxa de aumento ou redução da determinada população e o $a_{ij}x_j$ representa o efeito da j -ésima espécie no crescimento da i -ésima espécie, sendo positivo caso favoreça o crescimento e negativo caso iniba. Este último termo (a_{ij}) representa as relações de competição, mutualismo ou a relação presa-predador [12].

Capítulo 2

Competição cíclica

Visto as relações de competição entre espécies a partir da análise das equações de Lotka-Volterra, temos as interações de modo hierárquico. No qual, cada indivíduo de uma determinada população possui uma posição que sobrepõe aos indivíduos da população seguinte. Esta relação hierárquica possui um comportamento assimétrico e assintótico, uma vez que a falta de simetria pode causar a extinção de uma espécie. Porém, ao tratar das interações entre os indivíduos, pode-se trabalhar com sistemas com maiores possibilidades de equilíbrio. Para o caso de quatro distintas espécies, 1, 2, 3 e 4, além das relações hierárquicas (com 1 interagindo com 2, 2 com 3 e 3 com 4), há as relações cíclicas: 1 interagindo com 2 que interage com 3 que interage com 4 e, por fim, este interage com 1, completando o ciclo e construindo uma relação simétrica entre todas espécies participantes.

Como observa-se na Fig. 2.1, para o sistema com alguma hierarquia na competição, precisa-se de algum elemento externo ao sistema para inibir o crescimento da espécie do topo, diferentemente do sistema cíclico. Neste, todas as espécies têm a mesma probabilidade na competição, havendo então, a noção implícita da coexistência.

É do nosso interesse o sistema cíclico devido ao seu potencial da manutenção da biodiversidade. Sendo assim, discorre-se a seguir.

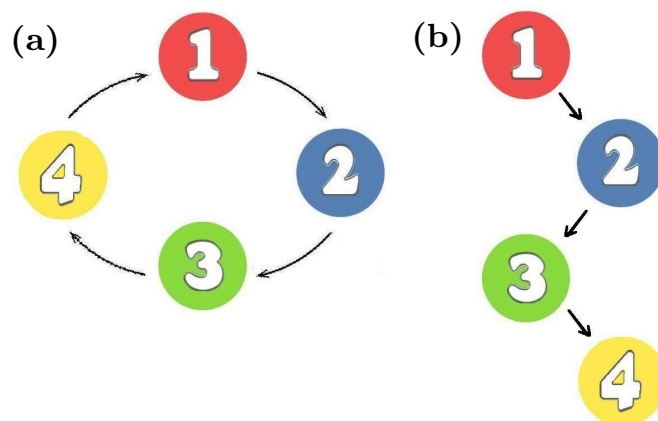


Figura 2.1: Representação de um sistema (a) cíclico e (b) hierárquico.

Fonte: Própria autora.

2.1 Modelo May-Leonard

Intuitivamente, tem-se que o sistema cíclico mantém a biodiversidade devido aos seus participantes limitarem o crescimento da outra espécie na mesma proporção. Para construir tal modelo, Robert M. May e Warren J. Leonard reescreveram a equação de Lotka-Volterra para n espécies (equação (1.4)), na qual, incorpora-se na constante que trata da interação entre as espécies o termo r_i , construindo a seguinte equação:

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i r_i \left(1 - \sum_{j=1}^n a_{ij} x_j\right), i = 1, 2, 3, \dots, n. \quad (2.1)$$

Sendo o i a representação de cada espécie até n espécies, então, x_i é a densidade da i -ésima espécie, r_i é o fator de taxa de aumento ou redução da determinada população e o $a_{ij} x_j$ representa o efeito da j -ésima espécie no crescimento da i -ésima espécie. Este último termo (a_{ij}) está incorporado a reprodução, logo $a_{ij} = \frac{\alpha_{ij}}{r_i}$ e representa as relações de competição, mutualismo ou a relação presa-predador, quais o sinal se adequará com a relação de interação. E, para exemplificar, supondo $n = 3$, temos,

$$\begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= x_1 r_1 (1 - a_{11} x_1 - a_{12} x_2 - a_{13} x_3), \\ \frac{dx_2}{dt} &= x_2 r_2 (1 - a_{21} x_1 - a_{22} x_2 - a_{23} x_3), \\ \frac{dx_3}{dt} &= x_3 r_3 (1 - a_{31} x_1 - a_{32} x_2 - a_{33} x_3). \end{aligned} \quad (2.2)$$

Considerando, por simetria, que $r_1 = r_2 = r_3 = r$ e que a espécie 2 interage com a 1 da mesma forma que a espécie 3 interage com a 2 e a 1 com a 3, então, $a_{12} = a_{23} = a_{31} = a$, e o oposto é similar, então, $a_{21} = a_{13} = a_{32} = b$. Além disso, o efeito entre os indivíduos da mesma espécie (quando $i = j$) pode ser redimensionado o suficiente para que $a_{ii} = 1$, temos [9],

$$\begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= x_1 r (1 - x_1 - a x_2 - b x_3), \\ \frac{dx_2}{dt} &= x_2 r (1 - b x_1 - x_2 - a x_3), \\ \frac{dx_3}{dt} &= x_3 r (1 - a x_1 - b x_2 - x_3). \end{aligned} \quad (2.3)$$

Para este trabalho considerou-se que as interações intraespecíficas não são consideradas, logo $a_{ii} = 0$. Além disso, as interações interespecíficas seguem a ordem predeterminada como indica as setas da Fig. 2.1, na qual, o indivíduo da espécie 1 sofre somente a interação dos indivíduos da espécie 3, a espécie 2 sofre apenas da interação com a espécie 1 e, por fim, a espécie 3 sofre apenas com a espécie 2, então, $a = 0$. Logo, as equações ficam

$$\begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= x_1 (r - \beta x_3), \\ \frac{dx_2}{dt} &= x_2 (r - \beta x_1), \\ \frac{dx_3}{dt} &= x_3 (r - \beta x_2), \end{aligned} \quad (2.4)$$

em que $\beta = b/r$.

Considera-se, ainda, que as interações representadas pelo termo β sejam predações, uma vez que é o termo que limita o crescimento da outra espécie e, por simetria, tenha o mesmo peso para todas as espécies. Além disso, o fator r_i , também é o mesmo para todas as espécies, logo, $r_1 = r_2 = r_3 = r$ e estes incorporados nos termos β .

A equação (2.4) é um sistema de três equações acopladas. Quando coloca-se as três espécies competindo ciclicamente e em uma relação simétrica, pode parecer que a espécie 1 dominará a rede, inclusive, causando a extinção das outras duas, porém, a espécie 3, predadora da 1, assume seu lugar, posteriormente, a espécie 2 e a dominância das espécies se alteram de tempos em tempos de maneira organizada e repetitiva. As espécies se sobrepõem umas às outras de maneira cíclica. Apesar de termos a impressão de que uma única espécie sobreviverá, o sistema se mantém com a sua biodiversidade e as médias das densidades de cada espécie se mantêm, respectivamente, as mesmas [12].

Capítulo 3

Modelo *Rock-paper-scissor*(*RPS*)

Em uma versão do modelo May-Leonard, tem-se as interações entre as populações de maneira cíclica com mais de duas espécies. Em particular, para um modelo de competições cíclicas, unidirecional, não hierárquico e de três espécies, 1, 2 e 3, temos o modelo conhecido como *rock-paper-scissors model* (*RPS model*). Como o nome sugere, o modelo se assemelha ao jogo Jokempô (pedra-papel-tesoura). Devido ao potencial do jogo em representar um ciclo com todos as opções possíveis do jogo possuírem a mesma posição hierárquica entre si.

No Jokempô, a partida ocorre entre dois jogadores, os quais possuem três alternativas para escolher: a pedra, o papel e a tesoura. As regras do jogo determinam quem vence: a pedra quebra a tesoura, a tesoura corta o papel e o papel embrulha a pedra. Analogamente, no modelo *RPS*, tem-se três espécies que interagem de dois a dois indivíduos seguindo as regras: o indivíduo da espécie 1 ganha do indivíduo da espécie 2, o da espécie 2 ganha do da espécie 3 e o da espécie 3 ganha do da espécie 1. Assim como demonstrado na Fig. 3.1.

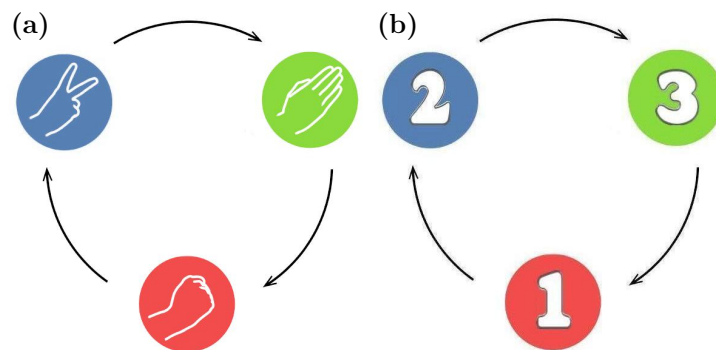


Figura 3.1: (a) Representação do ciclo do jogo pedra-papel-tesoura; (b) Representação do ciclo do modelo *RPS*.

Fonte: (a)

<https://pythobyte.com/rock-paper-scissors-in-python-with-ascii-hand-d46c48da/>; (b)

Própria autora.

Além do modelo *RPS* comentado, existem variações na quantidade de espécies participantes ou alternativas para os jogadores como o pedra, tesoura, papel, lagarto, Spock (*rock-paper-scissors-lizard-spock*) como ilustrado na Fig. 3.2.

Neste caso, aumenta-se para cinco espécies seguindo a analogia. As flechas externas indicam a interação cíclica e pressupõem as seguintes regras da competição: a tesoura

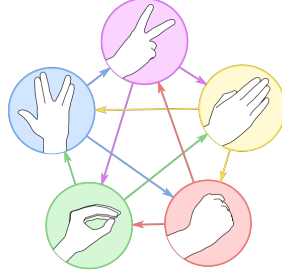


Figura 3.2: Representação do ciclo do jogo pedra-papel-tesoura-lagarto-Spock.

Fonte:

https://bigbangtheory.fandom.com/wiki/Rock,_Paper,_Scissors,_Lizard,_Spock.

corta o papel, o papel embrulha a pedra, a pedra esmaga o lagarto, o lagarto envenena o Spock e o Spock esmaga a tesoura. As flechas internas tratam de novas interações entre as espécies estabelecendo as regras: a tesoura decapita o lagarto, o lagarto come o papel, o papel refuta o Spock, Spock vaporiza a pedra e, por fim, a pedra quebra tesoura. A literatura traz diversos trabalhos que estudam generalizações para n espécies e diferentes interações como as variações entre as flechas internas e externas [5–7, 29, 30, 53].

A partir dos conceitos abordados previamente, este capítulo trata, a princípio, do modelo *RPS* com três espécies com regras predeterminadas que serão descritas adiante com intuito de analisar, no capítulo seguinte, o modelo assimétrico e obter resultados distintos do modelo simétrico com relação ao predomínio numérico de alguma espécie.

3.1 Modelo estocástico

O sistema deste trabalho é estocástico, utiliza-se da aleatoriedade para simular sua evolução temporal. Em específico, para este trabalho, há uma rede quadrada e cada quadrado interno, ou sítio, pode ser ocupado por um indivíduo, inicialmente posicionados por um sorteio aleatório com iguais probabilidades para todas as espécies. Suas interações possíveis são: mobilidade (mudar de sítio), reprodução (aumentar em um o número de indivíduos da própria espécie) e predação (reduzir em um o número de indivíduos da sua presa). Estas interações ocorrem na vizinhança de von Neumann, ou seja, quando um indivíduo ativo é selecionado por sorteio, então, sua ação só poderá ocorrer nos sítios vizinhos que estejam adjacentes a ele, excluindo os sítios das diagonais deste, como mostra a Fig. 3.3. Esse vizinho também é selecionado por sorteio e chamado de indivíduo passivo.

Há duas implementações que se diferem pela forma de reprodução e na ocupação dos sítios. Pode ter espaços vazios por uma formulação devido sua reprodução produzi-los, e pela outra formulação, há ocupação integral da rede pelos indivíduos das diferentes espécies [54]. Ambas implementações do modelo pressupõem os indivíduos dispostos aleatoriamente em uma rede quadrada de lado N sítios, logo, o número total de sítios é $N^2 = \mathcal{N}$.

Qualitativamente, a representação de cada indivíduo na rede é a cor do sítio, vermelho para os indivíduos da espécie 1, azul para os indivíduos da espécie 2, verde para os indivíduos da espécie 3 e branco para o sítio vazio. Para as simulações realizadas durante este trabalho, as densidades de indivíduos serão indicadas por ρ_i , sendo $i = 0$ a representação da densidade de espaço vazio e $i = 1, 2, 3$ a representação da densidade das espécies 1, 2 e 3 respectivamente.



Figura 3.3: Representação da uma rede de $\mathcal{N} = 5^2$ sítios. O indivíduo da espécie 1 está representado em evidência, de modo que a vizinhança de von Neumann está representada pelos quatro sítios (1, 2 e espaço vazio) a sua volta em destaque.

Fonte: Própria autora.

Para as simulações, os indivíduos foram distribuídos igualmente para cada sítio, de modo aleatório, tal que suas densidades iniciais, no tempo $t = 0$, sejam $\rho_1(0) = \rho_2(0) = \rho_3(0) = \frac{1}{3}$, logo $\rho_0(0) = 0$. Sendo assim, os passos realizados na simulação são:

1. Seleciona-se um indivíduo aleatoriamente. Nesta condição, tal indivíduo é chamado de indivíduo ativo;
2. Conhecendo o sítio selecionado anteriormente, então, sorteia-se uma das quatro possibilidades de vizinho para ser considerado o indivíduo passivo;
3. Sorteia-se, então, uma das três interações que o indivíduo ativo fará. As interações possuem probabilidades diferentes de ocorrerem, mas somadas dão 100%;
4. Verificada as condições para que a ação ocorra, então, a ação é executada e o processo recomeça.

Quando a quantidade de repetições dos passos chegar a $\mathcal{N}$, assume-se que uma geração é contada no tempo. Essa quantidade é dada para que exista a possibilidade de cada sítio realizar pelo menos uma ação. Em casos que a ação não puder ocorrer devido suas condições para que ocorra, não será contado como um passo executado e o processo somente recomeça.

As ações possíveis para um indivíduo são mobilidade, reprodução e predação. A probabilidade de ocorrer cada ação será representada, respectivamente, por m , r e p . Ambas implementações possuem a mobilidade executada da mesma maneira. Quando a mobilidade é selecionada, então, ocorre a troca de sítios pelos indivíduos ativo e passivo como segue na Fig. 3.4

Ao inverter as posições, as densidades das espécies não se alteram. Os indivíduos apenas se movem ao longo do espaço e, conseqüentemente, adquirem novos vizinhos. Porém, além da mobilidade, os indivíduos ainda podem executar outras ações, estas quais alteram sua quantidade. Seja reprodução ou predação, em ambas implementações haverá alteração das densidades de indivíduos, mas, de maneira diferente. Logo, para essas ações, seguem as especificidades de cada formulação.

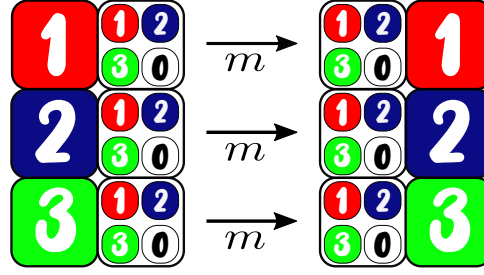


Figura 3.4: Representação da interação do tipo mobilidade.
Fonte: Própria autora.

3.1.1 Modelo *RPS* com formulação Lotka-Volterra

Chama-se de modelo de “Lotka-Volterra para *RPS*” aquele qual possui duas ações acessíveis ao sorteio. No item 3, há a possibilidade de serem sorteados a mobilidade ou a predação. A mobilidade ocorrerá da maneira já descrita. Porém, a predação, neste modelo, representa a morte do indivíduo passivo e a reprodução do ativo no sítio em que estava o indivíduo passivo. Assim como mostra a Fig. 3.5.

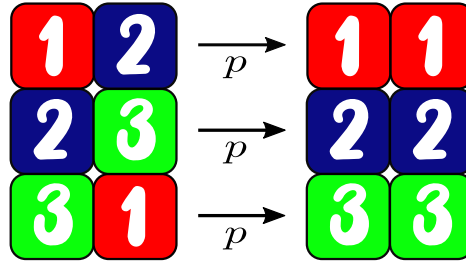


Figura 3.5: Representação das interações para o Modelo Lotka-Volterra para *RPS* do tipo predação.

Fonte: Própria autora.

Assim, a população do ativo cresce simultaneamente com o decréscimo da população do passivo. Portanto, neste modelo, os indivíduos crescem dependendo da quantidade de presas e decrescem com a competição de seus predadores.

Os painéis superiores da Fig. 3.6 mostram, para uma simulação deste modelo, as representações espaciais no tempo t_0 , com condições iniciais aleatórias e $\rho_1 = \rho_2 = \rho_3 = 1/3$, e, ao final da simulação, em $t_1 = 2000$. Utilizou-se das probabilidades $m = 0,5$ e $p = 0,5$. Como este modelo não gera espaço vazio, a rede permanece inteiramente ocupada e as densidades de cada espécie oscilam entre $1/3$ com poucas variações, como apresenta a Fig. 3.6.

Para este modelo, foram utilizadas as equações (2.4), considerando $i = [1; 3]$, além da ação predatória representando a interação com outras espécies como fator para a variação da quantidade de indivíduos, ou seja, como o fator de crescimento ou decréscimo da população ($\beta = p$),

$$\frac{d\rho_i}{dt} = \rho_i p_i \rho_{i+1} - \rho_i p_{i-1} \rho_{i-1}. \quad (3.1)$$

A equação (3.1) apresenta a variação da densidade de indivíduos com relação ao seu crescimento representado pelo primeiro termo, no qual, quanto mais indivíduos da espécie

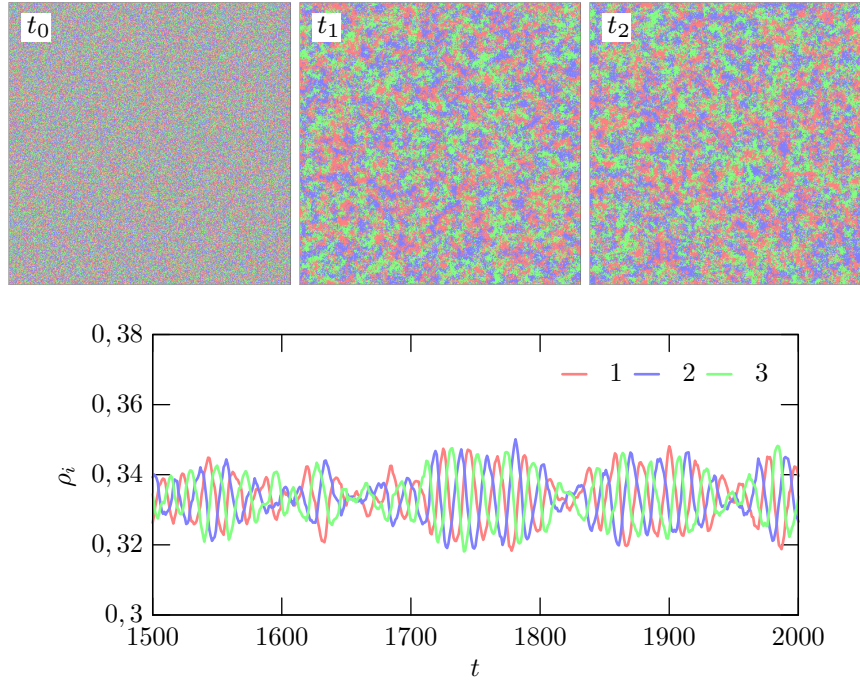


Figura 3.6: Os painéis superiores mostram a distribuição espacial para os tempos $t_0 = 0$, $t_1 = 100$ e $t_2 = 2000$ gerações para uma simulação de Lotka-Volterra em uma rede de 500^2 com condições iniciais aleatórias e $\rho_1 = \rho_2 = \rho_3 = 1/3$, com as probabilidades $m = 0.5$ e $p = 0,5$. O gráfico mostra a evolução temporal da densidade das espécies.

Fonte: Própria autora.

e maior sua predação, cresce mais. O segundo termo representa o decrescimento da espécie com relação a quantidade de seu predador e o quanto este preda. Assim, enquanto a relação permanecer simétrica, haverá coexistência entre as espécies e suas densidades serão, na média, as mesmas.

3.1.2 Modelo *RPS* com formulação May-Leonard

Para o modelo de “May-Leonard para *RPS*”, pode-se encontrar quatro estados, um para cada espécie e o quarto para o espaço vazio. Inicialmente, toda a rede será ocupada por indivíduos como descrito anteriormente. Ao longo da evolução temporal poderão ter espaços vazios na rede, uma vez que, quando chegado no passo 3 e a predação for selecionada, o indivíduo ativo e passivo previamente sorteados devem seguir as regras estabelecidas, como mostra a Fig. 3.1, a qual estabelece a ordem de presa-predador. Se o indivíduo ativo for predador do passivo, então, o primeiro preda o segundo e este sítio, que antes era ocupado, se torna um espaço vazio. Ocorre a redução de um indivíduo da espécie passiva e o aumento da quantidade de espaços vazios na rede. E tal procedimento deve ocorrer para que espaços vazios existam na rede e, assim, a reprodução, quando selecionada, ocorra. Segue a Fig. 3.7 com a representação de ambas ações.

Portanto, neste modelo, a predação cria espaço vazio e a reprodução preenche o espaço vazio com um indivíduo da mesma espécie do indivíduo ativo. No caso da reprodução, ocorre o aumento da quantidade de indivíduos ativos e a redução de espaços vazios. As diferentes espécies neste modelo crescem dependendo da quantidade de espaços vazios e decrescem com a competição de seus predadores.

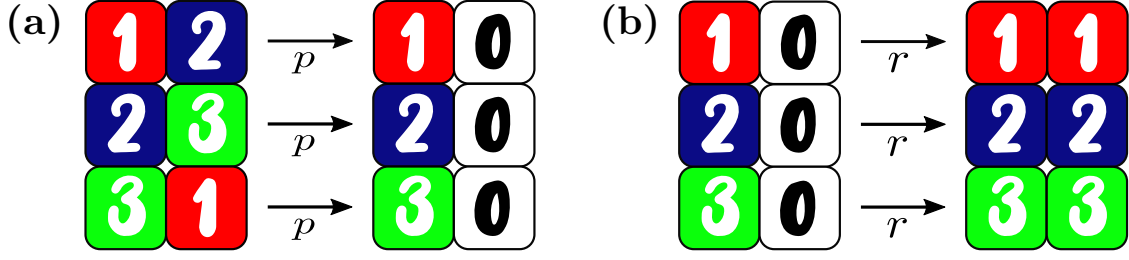


Figura 3.7: Representação das interações para o Modelo May-Leonard para *RPS* do tipo: (a) Predação e (b) Reprodução.

Fonte: Própria autora.

A Fig. 3.8 mostra a evolução temporal de uma simulação deste modelo com as probabilidades $m = 0, 5$, $p = 0, 25$ e $r = 0, 25$. Os painéis superiores mostram a condição inicial $\rho_1 = \rho_2 = \rho_3 = 1/3$ em t_0 e, ao final da simulação, em $t_1 = 2000$ gerações. Neste caso, as espécies se organizam em padrões de espirais com três “braços”, ou seja, as espirais são compostas por uma parcela de cada espécie mantendo a coexistência e uma parcela de espaço vazio por toda a rede. De acordo com o gráfico na Fig. 3.8, as três espécies seguem com, aproximadamente, a mesma densidade de indivíduos. A densidade de espaço vazio, aproximadamente, constante.

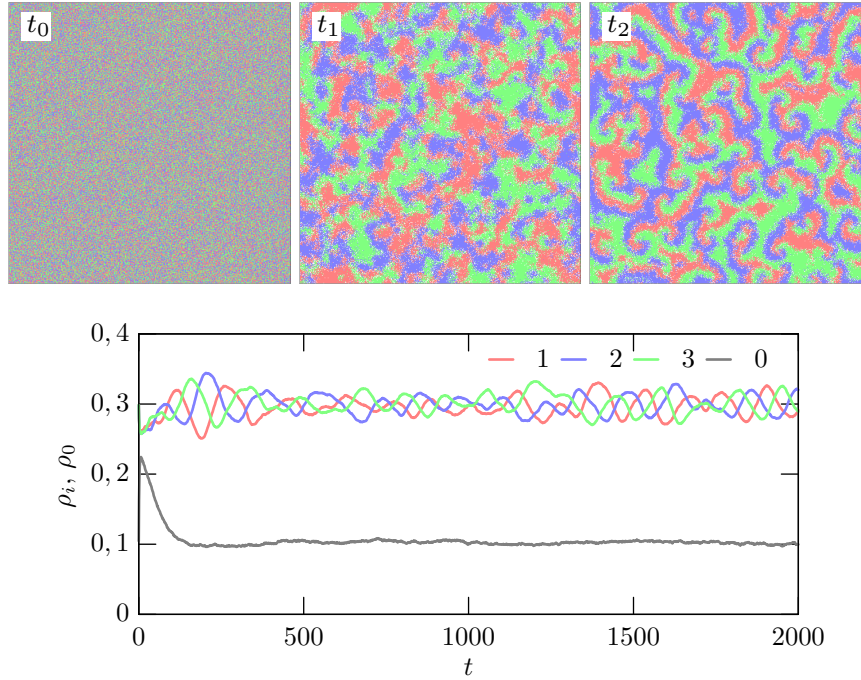


Figura 3.8: Os painéis superiores mostram a distribuição espacial para os tempos $t_0 = 0$, $t_1 = 100$ e $t_2 = 2000$ gerações para uma simulação de May-Leonard em uma rede de 500^2 com condições iniciais aleatórias e $\rho_1 = \rho_2 = \rho_3 = 1/3$, com as probabilidades $m = 0, 5$, $p = 0, 25$ e $r = 0, 25$. O painel inferior mostra a evolução temporal da densidade das espécies.

Fonte: Própria autora.

Ao reconhecer os fatores de crescimento e decrescimento de uma espécie, aliado às equações (2.4), considerando os termos vinculados à reprodução com o espaço vazio, ou

seja, com o termo ρ_0 , utilizando $i = [1; 3]$ para cada diferente espécie e empregando a interação entre os indivíduos como a predação ($\beta = p$), resulta no seguinte sistema de equações:

$$\frac{d\rho_i}{dt} = \rho_i r \rho_0 - \rho_i p_{i-1} \rho_{i-1}, \quad (3.2)$$

$$\frac{d\rho_0}{dt} = \sum_{i=1}^3 \rho_i \rho_{i-1} p_{i-1} - \rho_0 r \sum_{i=1}^3 \rho_i. \quad (3.3)$$

A primeira equação do sistema, (3.2), representa a taxa de variação das espécies. O crescimento das espécies são explicitados no primeiro termo, a probabilidade de reprodução combinada com a quantidade de espaço vazio. Logo, as espécies aumentam devido a maior quantidade dela mesma e de espaço vazio. O decréscimo das espécies é representado pelo segundo termo. Este decréscimo depende da probabilidade de predação de seu predador combinada com as densidades sua e de seu predador. Para o espaço vazio, (3.3), este aumenta quanto maior for a predação entre as espécies, representado pelo primeiro termo, e decresce com a reprodução delas, representado pelo segundo termo. O sistema é simétrico e mantém a coexistência.

3.1.3 Generalização do modelo *RPS* com a formulação de May-Leonard para 4 especies

No caso com quatro espécies, nós temos, semelhante ao modelo explicitado acima, cinco estados, quatro que representam as espécies e um que representa o espaço vazio. Da mesma forma que o modelo de “May-Leonard para *RPS*”, iniciamos a simulação com a rede preenchida aleatoriamente de indivíduos das quatro espécies e, ao passar o tempo, as três ações poderão ocorrer devido aos sorteios.

Para as ações de mobilidade, basta ter os dois sítios selecionados que eles trocaram de posição entre si, e para a reprodução, basta ter o passivo como o espaço vazio que o ativo se reproduz e ocupa o espaço do passivo, semelhante a representação das Fig. 3.4 e 3.7(b) respectivamente. Porém, para a predação, devemos levar em conta a ordem de predação. Diferentemente do ciclo apresentado na Fig. 3.1, nossa generalização conta com um modelo com quatro espécies com interações externas e internas. Segue a representação do modelo:

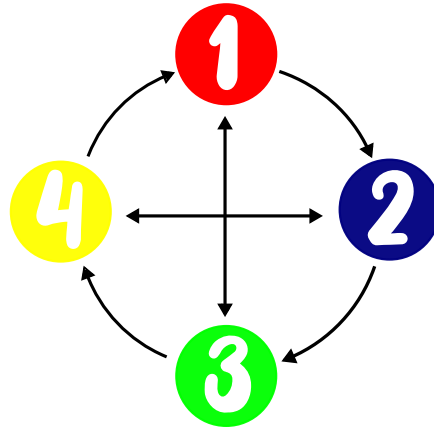


Figura 3.9: Representação da generalização do modelo *RPS* para 4 espécies.

Fonte: Própria autora.

O modelo qual consideramos a generalização de May-Leonard para *RPS* com quatro espécies segue as regras impostas nas flechas da Fig. 3.9, ou seja, as espécies terão duas presas e serão presas de duas espécies como apresenta a Fig. 3.10

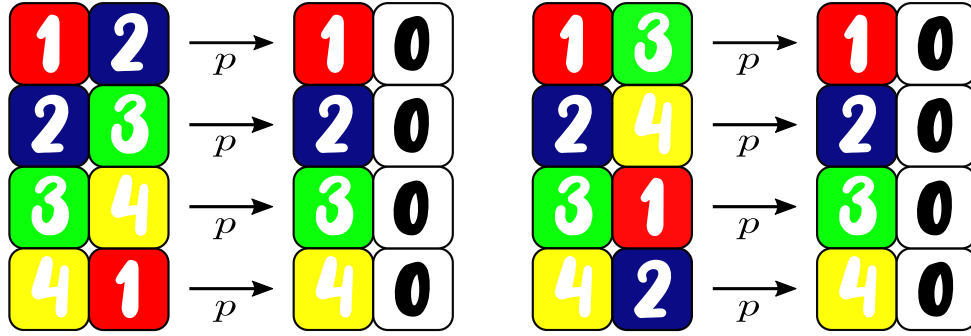


Figura 3.10: Representação da ação de predação na generalização do modelo *RPS* para 4 espécies.

Fonte: Própria autora.

Desse modo, seguindo a ordem das flechas externas da Fig. 3.9, cada espécie é predador de seu primeiro e segundo vizinhos com a mesma probabilidade. Mantém-se assim, um ciclo não-hierárquico. Portanto, seus resultados seguem semelhantes ao modelo *RPS* padrão com a implementação de May-Leonard.

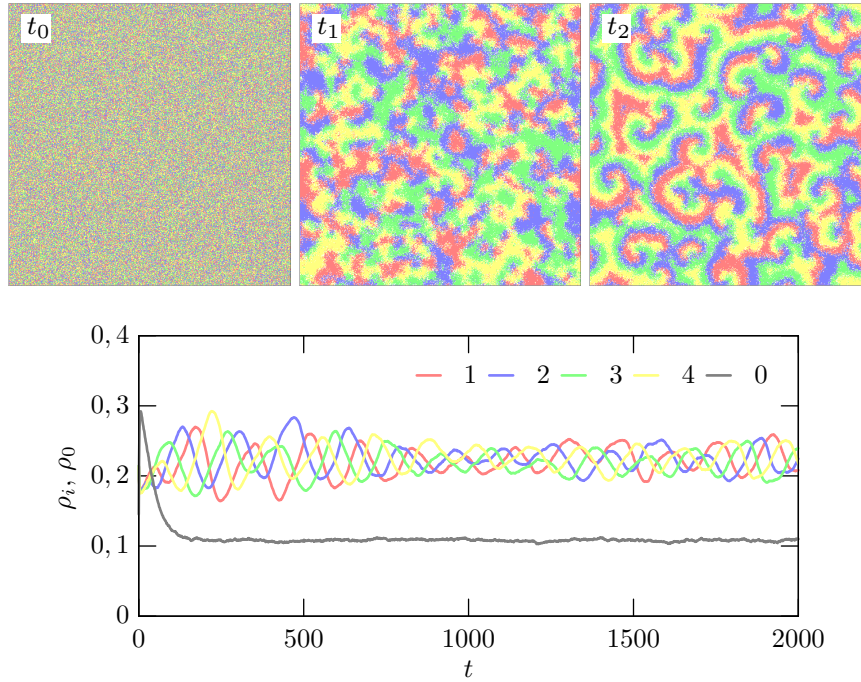


Figura 3.11: Os painéis superiores mostram a distribuição espacial para os tempos $t_0 = 0$, $t_1 = 100$ e $t_2 = 2000$ para uma simulação de May-Leonard em uma rede de 500^2 com condições iniciais aleatórias e $\rho_1 = \rho_2 = \rho_3 = \rho_4 = 1/4$, com as probabilidades $m = 0,5$, $p = 0,25$ e $r = 0,25$. O painel inferior mostra a evolução temporal da densidade das espécies.

Fonte: Própria autora.

A Fig. 3.11 apresenta as representações espaciais nos painéis superiores para os tempos

$t_0 = 0$, $t_1 = 100$ e $t_2 = 2000$ de uma simulação da generalização de May-Leonard para 4 espécies. Os parâmetros utilizados foram: tamanho da rede de 500^2 , $m = 0,5$, $p = 0,25$ e $r = 0,25$. A condição inicial é aleatória e os indivíduos das quatro espécies são igualmente distribuídos pela rede, ou seja, $\rho_1 = \rho_2 = \rho_3 = \rho_4 = 1/4$.

Podemos identificar que a simulação atinge o estado de equilíbrio rapidamente com aproximadamente 10% da rede como espaço vazio e com as espécies oscilando de modo semelhante ao modelo *RPS* padrão de May-Leonard. As diferenças no acréscimo de uma espécie se apresentam na média de densidade de cada espécie, que é menor quando se tem mais espécies competindo, e as espirais possuem quatro “braços”.

Além disso, podemos utilizar o mesmo conjunto de equações (3.2) e (3.3), porém, com a generalização, a quantidade de espécies altera e, portanto, $i = [1; 4]$. O termo ρ_0 designa a densidade do espaço vazio e ρ_i , a densidade das espécies. Podemos, então, considerar a equação (3.2) com o valor de i corrigido e reescrever a equação (3.3):

$$\frac{d\rho_0}{dt} = \sum_{i=1}^4 \rho_i \rho_{i-1} p_{i-1} - \rho_0 r \sum_{i=1}^4 \rho_i. \quad (3.4)$$

Contudo, o conjunto das equações (3.2) e (3.4) não possui soluções estacionárias. Ou seja, não trabalharemos com os resultados analíticos para este modelo. Na próxima seção, trataremos das soluções analíticas para apenas os modelos com 3 espécies competindo ciclicamente e assimetricamente.

3.2 Interações assimétricas

Nesta seção, reservamos para explicar de modo analítico o que ocorre ao longo do tempo nos modelos *RPS* com três espécies, quando alteramos as probabilidades de determinadas ações para espécies selecionadas arbitrariamente. A princípio, trabalhamos apenas com a redução da probabilidade de predação e reprodução separadamente e para as formulações de “May-Leonard” e “Lotka-Volterra”. Na resolução com a generalização para 4 espécies, o problema apresenta soluções infinitas não gerando uma análise satisfatória para nossa pesquisa.

3.2.1 Predação de 1 espécie reduzida

É de conhecimento na literatura [3, 8, 17, 55] de que em um sistema cíclico com três espécies, com os indivíduos de uma espécie mais fracos, ou seja, uma espécie possui uma taxa de predação menor que das outras, e estas possuem a mesma taxa entre si. Nestas condições, a espécie mais fraca domina a rede em densidade de indivíduos e pressupõe uma maior probabilidade de sobrevivência.

Para a análise de ambos modelos, serão analisadas as condições no estado estacionário, uma vez que o princípio de Volterra diz que as densidades oscilam periodicamente, e então, seu valor médio é constante [12]. Assim, serão analisadas as condições em que as espécies serão constantes, semelhante ao valor médio de suas densidades.

As considerações para a formulação de “Lotka-Volterra” para o *RPS* são apenas para as densidades de indivíduos, uma vez que não há espaço vazio, ou seja, $\rho_1 + \rho_2 + \rho_3 = 1$. Então, ao utilizar a equação (3.1), pode-se analisar o estado estacionário com a seguinte

relação:

$$p_i \rho_{i+1} = p_{i-1} \rho_{i-1}. \quad (3.5)$$

Portanto, concluí-se que

$$\begin{aligned} \rho_1 &= \gamma_1 p_2, \\ \rho_2 &= \gamma_1 p_3, \\ \rho_3 &= \gamma_1 p_1, \end{aligned} \quad (3.6)$$

em que $\gamma_1 = (p_1 + p_2 + p_3)^{-1}$.

Interpreta-se que ao reduzir a probabilidade de predação da presa não favorece o crescimento do respectivo predador. Ao reduzir p_1 , por exemplo, reduz junto a quantidade de predadores de 3 (ρ_3). Ao enfraquecer a espécie 1, a espécie 2 é menos predada e assim possui mais indivíduos para preda a espécie 3, está será mais predada e, então, terá menor densidade de indivíduos ao longo do tempo. Para isso, utilizamos o termo $\mathcal{P}_w$ como fator de enfraquecimento.

Fazendo $p_2 = p_3 = p$ e $p_1 = p\mathcal{P}_w$, com $\mathcal{P}_w = (0; 1]$,

$$\begin{aligned} \rho_1 = \rho_2 &= \frac{1}{\mathcal{P}_w + 2}, \\ \rho_3 &= \frac{\mathcal{P}_w}{\mathcal{P}_w + 2}. \end{aligned} \quad (3.7)$$

Tal resultado conduz a $\rho_1 = \rho_2 = \frac{\rho_3}{\mathcal{P}_w}$, e como $\mathcal{P}_w \leq 1$, então, $\rho_1 = \rho_2 \geq \rho_3$. Logo, ao reduzir o valor de $\mathcal{P}_w$ reduz-se, por consequência, o valor de p_1 , enfraquecendo a espécie 1. No entanto, sua densidade se mantém a mesma de sua presa e é seu predador que fica em desvantagem numérica.

Para complementar, pode-se fazer o mesmo com a formulação de “May-Leonard” para o *RPS*, usa-se as equações (3.2) e (3.3) e as considerações para a existência da densidade do espaço vazio, e então, pode-se analisá-las no caso estacionário, portanto, $\frac{d\rho_i}{dt} = 0$, de modo que

$$\rho_i r \rho_0 = \rho_i p_{i-1} \rho_{i-1}, \quad (3.8)$$

$$\sum_{i=1}^3 \rho_i \rho_{i-1} p_{i-1} = \rho_0 r \sum_{i=1}^3 \rho_i. \quad (3.9)$$

Neste caso, além de considerar os indivíduos na rede, a densidade total será a soma dessas densidades com a densidade do espaço vazio, satisfazendo $\rho_1 + \rho_2 + \rho_3 + \rho_0 = 1$.

$$\begin{aligned} \rho_1 &= \gamma_2 r p_2 p_3, \\ \rho_2 &= \gamma_2 r p_1 p_3, \\ \rho_3 &= \gamma_2 r p_1 p_2, \end{aligned} \quad (3.10)$$

em que $\gamma_2 = (p_1 p_2 p_3 + p_1 p_2 r + p_1 p_3 r + p_2 p_3 r)^{-1}$.

Além disso,

$$\rho_0 = \frac{p_3\rho_3\rho_1 + p_1\rho_1\rho_2 + p_2\rho_2\rho_3}{r(\rho_1 + \rho_2 + \rho_3)}. \quad (3.11)$$

Novamente, observa-se que as densidades dos predadores reduz quando reduz a predação de suas respectivas presas. Logo, considerando $p_2 = p_3 = p$ e $p_1 = p\mathcal{P}_w$, com $\mathcal{P}_w = (0; 1]$,

$$\begin{aligned} \rho_1 &= \frac{r/(p\mathcal{P}_w)}{1 + \frac{r}{p}(2 + 1/\mathcal{P}_w)}, \\ \rho_2 = \rho_3 &= \frac{r/p}{1 + \frac{r}{p}(2 + 1/\mathcal{P}_w)}, \\ \rho_0 &= \frac{1}{1 + \frac{r}{p}(2 + 1/\mathcal{P}_w)}. \end{aligned} \quad (3.12)$$

Concluimos que $\rho_2 = \rho_3 = \rho_1\mathcal{P}_w$, e como $\mathcal{P}_w \leq 1$, então, $\rho_2 = \rho_3 \leq \rho_1$. Neste modelo, o indivíduo 1, quanto mais fraco, não só terá uma densidade maior de que seu predador como dominará, em quantidade, a rede inteira.

3.2.2 Predação de 2 espécies reduzida

Ao considerarmos 2 espécies enfraquecidas podemos utilizar as equações para apenas 1 espécie enfraquecida e colocar a condição para 2, uma vez que as equações que apresentam a variação da densidade de indivíduos é a mesma. Então, inicialmente, para a formulação de Lotka-Volterra, utilizamos as equações (3.6) com as espécies 1 e 2 enfraquecidas com as considerações $p_1 = p_2 = \mathcal{P}_wp_3$ e se $p_3 = p$, então:

$$\begin{aligned} \rho_1 = \rho_3 &= \frac{1}{2 + 1/\mathcal{P}_w}, \\ \rho_2 &= \frac{1}{\mathcal{P}_w(2 + 1/\mathcal{P}_w)}. \end{aligned} \quad (3.13)$$

Neste caso, temos que $\rho_1 = \rho_3 = \rho_2\mathcal{P}_w$, portanto, $\rho_1 = \rho_3 \leq \rho_2$. Assim, quanto mais as predações das duas espécies são reduzidas, a espécie 3, fica com a maior predação em comparação, se mantém com valores menores de densidade de indivíduos e seu predador (2) domina a rede.

Quando considerado o modelo com formulação de May-Leonard, devemos considerar a densidade do espaço vazio além das densidade das três espécies. Sabemos as equações para definir as condições para o enfraquecimento de apenas uma espécie, então, utilizamos as equações (3.10) e (3.11) com as mesmas condições do caso imediatamente citado, $p_1 = p_2 = \mathcal{P}_wp_3$ e se $p_3 = p$, então:

$$\begin{aligned} \rho_1 = \rho_2 &= \frac{1}{2 + \mathcal{P}_w(1 + \frac{p}{r})}, \\ \rho_3 &= \frac{\mathcal{P}_w}{2 + \mathcal{P}_w(1 + \frac{p}{r})}, \\ \rho_0 &= \frac{\mathcal{P}_wp/r}{2 + \mathcal{P}_w(1 + \frac{p}{r})}. \end{aligned} \quad (3.14)$$

Deste resultado temos $\rho_1 = \rho_2 = \frac{\rho_3}{p_w}$ e podemos concluir que $\rho_1 = \rho_2 \geq \rho_3$. Para este modelo, quanto menor é a predação das espécies 1 e 2, maior a diferença entre suas densidades comparadas a espécie 3, que poderia ser considerada “mais forte” devido a alta predação, e assim, tem a menor densidade. Além disso, seu predador (2) domina a rede.

3.2.3 Reprodução de 1 espécie reduzida

Trabalhamos aqui ainda com condições que tratam da reprodução. Quanto as características para a redução da predação, estas são contraintuitivas, as espécies que predam menos são chamadas de fracas, mas possuem uma relativa dominância na rede, seja terem a mesma densidade de indivíduos, seja terem uma densidade maior que das outras espécies, as espécies fracas nunca têm a menor densidade. Com a reprodução reduzida ocorre um efeito semelhante, não há consequências evidentes de desvantagens para as espécies fracas.

Para tal análise, a formulação de Lotka-Volterra não se faz possível, uma vez que neste modelo, a predação e a reprodução não estão apenas diretamente ligadas, como a execução de uma representa automaticamente a execução da outra. Ainda, na equação (3.1) o fator de variação da densidade de indivíduos é a predação, e a reprodução é uma consequência desta outra. Logo trataremos apenas da formulação de “May-Leonard” qual as ações acontecem individualmente e com suas respectivas condições.

De forma semelhante ao que fizemos para a redução da predação, podemos utilizar das equações (3.2) e (3.3), considerar as taxas de predação iguais para todas as espécies e as taxas de reprodução diferentes reescrevendo-as como:

$$\frac{d\rho_i}{dt} = \rho_i r_i \rho_0 - \rho_i p \rho_{i-1}, \quad (3.15)$$

$$\frac{d\rho_0}{dt} = \sum_{i=1}^3 \rho_i \rho_{i-1} p - \rho_0 \sum_{i=1}^3 r_i \rho_i. \quad (3.16)$$

Note que além da análise ser feita para o caso estacionário proporcionando densidades de indivíduos e espaço vazio como constantes, ainda consideramos na formulação de May-Leonard que a soma dessas densidades representem o total da rede, logo, $\rho_1 + \rho_2 + \rho_3 + \rho_0 = 1$. Assim, teremos as seguintes equações:

$$\rho_i r_i \rho_0 = \rho_i p \rho_{i-1}, \quad (3.17)$$

$$\sum_{i=1}^3 \rho_i \rho_{i-1} p = \rho_0 \sum_{i=1}^3 r_i \rho_i. \quad (3.18)$$

Isolando as densidades e considerando $\rho_0 = 1 - \rho_1 - \rho_2 - \rho_3$, temos,

$$\begin{aligned} \rho_1 &= \gamma_3 r_2, \\ \rho_2 &= \gamma_3 r_3, \\ \rho_3 &= \gamma_3 r_1, \end{aligned} \quad (3.19)$$

em que $\gamma_3 = (p + r_1 + r_2 + r_3)^{-1}$.

Além disso,

$$\rho_0 = \frac{p(\rho_1\rho_3 + \rho_2\rho_1 + \rho_3\rho_2)}{r_1\rho_1 + r_2\rho_2 + r_3\rho_3}. \quad (3.20)$$

Cabe salientar que ao reduzir a reprodução de uma espécie resulta na redução da densidade de indivíduos de seu predador. Para a análise do sistema colocamos um fator de redução para a espécie 1 considerando $r_2 = r_3 = r$ e $r_1 = \mathcal{R}_w r$, com $\mathcal{R}_w = (0; 1]$. Logo,

$$\begin{aligned} \rho_1 = \rho_2 &= \frac{1}{2 + \mathcal{R}_w + \frac{p}{r}}, \\ \rho_3 &= \frac{\mathcal{R}_w}{2 + \mathcal{R}_w + \frac{p}{r}}, \\ \rho_0 &= \frac{1}{1 + \frac{r}{p}(2 + \mathcal{R}_w)}. \end{aligned} \quad (3.21)$$

Destes resultados temos: $\rho_1 = \rho_2 = \frac{\rho_3}{\mathcal{R}_w}$, então, $\rho_1 = \rho_2 \geq \rho_3$. Segue que neste sistema, quanto menor a reprodução de uma espécie, maior a diferença da densidade dela sobre seu predador.

A espécie fraca (1) não é a dominante na rede, porém, também não possui os menores valores de densidade de indivíduos. Logo, este enfraquecimento não gera uma desvantagem no sistema, principalmente se considerado seu predador (3).

3.2.4 Reprodução de 2 espécies reduzida

Uma vez que o modelo com formulação de “Lotka-Volterra” segue com a reprodução sendo consequência da predação, cabe aqui a mesma justificativa da não possibilidade de desenvolver uma solução analítica com o enfraquecimento de duas espécies. Portanto, trabalhamos apenas com a formulação de “May-Leonard”. Utilizando as equações (3.19) e (3.20), porém, considerando duas espécies com reprodução reduzida: $r_1 = r_2 = \mathcal{R}_w r$ e $\rho_3 = r$, com $\mathcal{R}_w = (0; 1]$. Então,

$$\begin{aligned} \rho_1 = \rho_3 &= \frac{\mathcal{R}_w}{2\mathcal{R}_w + \frac{p}{r} + 1}, \\ \rho_2 &= \frac{1}{2\mathcal{R}_w + \frac{p}{r} + 1}, \\ \rho_0 &= \frac{1}{1 + \frac{r}{p}(2\mathcal{R}_w + 1)}. \end{aligned} \quad (3.22)$$

Concluimos que $\rho_1 = \rho_3 = \rho_2 \mathcal{R}_w$, então, $\rho_1 = \rho_3 \leq \rho_2$. Quanto mais se reduz a taxa de reprodução das espécies fracas, maior a diferença de densidade entre a espécie 2 com as espécies 1 e 3.

Apesar de reduzida a reprodução da espécie 1, ela ainda não tem o menor valor de indivíduos em comparação com todo o sistema, e ainda, a espécie 3, considerada forte, uma vez que sua taxa de reprodução se mantém a mesma enquanto das outras duas espécies são reduzidas, não domina a rede e nem possui valores de densidades maiores que sua presa, quanto mais de seu predador.

3.2.5 Predação e Reprodução reduzidas simultaneamente

As assimetrias apresentadas anteriormente são com relação ao enfraquecimento de apenas uma das três ações possíveis. Ambos enfraquecimentos não geram vantagens evidentes para as espécies fortes. Além disso, no caso da redução da predação de uma espécie, a espécie com vantagem é a enfraquecida. Destacamos que em nenhum caso as espécies fracas estão em desvantagem, elas estão sempre dominando a rede ou com densidade igual de outra espécie, nunca estão com os menores valores de densidade.

Para além dessas assimetrias, podemos reduzir ambas probabilidades simultaneamente, ou ainda, analisar a redução de uma probabilidade para diferentes valores da outra.

Para tanto, novamente, devemos considerar a formulação de May-Leonard, uma vez que distinguimos a ação de predação da ação de reprodução. Consideramos as equações (3.2) e (3.3) com as probabilidades de predação e reprodução específicas para cada espécie i . Logo,

$$\frac{d\rho_i}{dt} = r_i \rho_i \rho_0 - p_{i-1} \rho_{i-1} \rho_i. \quad (3.23)$$

$$\frac{d\rho_0}{dt} = \sum_{i=1}^3 \rho_i \rho_{i-1} p_{i-1} - \rho_0 \sum_{i=1}^3 r_i \rho_i. \quad (3.24)$$

Cuja solução estacionária é:

$$\begin{aligned} \rho_1 &= \frac{1}{\left[1 + \frac{p_1}{r_2} + \frac{p_1 r_3}{p_2 r_2} + \frac{p_1 r_1}{p_3 r_2}\right]}, \\ \rho_2 &= \frac{1}{\left[1 + \frac{p_2}{r_3} + \frac{p_2 r_1}{p_3 r_3} + \frac{p_2 r_2}{p_1 r_3}\right]}, \\ \rho_3 &= \frac{1}{\left[1 + \frac{p_3}{r_1} + \frac{p_3 r_2}{p_1 r_1} + \frac{p_3 r_3}{p_2 r_1}\right]}, \\ \rho_0 &= \frac{1}{\left[1 + \frac{r_1}{p_3} + \frac{r_2}{p_1} + \frac{r_3}{p_2}\right]}. \end{aligned} \quad (3.25)$$

Neste caso, as densidades das espécies vão depender das probabilidades de predação e reprodução de todas as espécies de modo diferente. A princípio, todas as probabilidades de predação são iguais entre si, assim como, as de reprodução. Ao colocarmos os fatores $\mathcal{P}_w$ e $\mathcal{R}_w$, geramos a assimetria na predação e na reprodução do modo que considerarmos conveniente. Ou seja, para o caso mais simples, ambas as probabilidades são reduzidas igualmente, logo $\mathcal{P}_w = \mathcal{R}_w$. Por tanto, a assimetria ocorrerá com relação as espécies enfraquecidas.

Inicialmente, temos o caso de uma espécie fraca, reduzimos as probabilidades apenas da espécie 1, logo, $p_1 = p\mathcal{P}_w$, $p_2 = p_3 = p$, $r_1 = r\mathcal{R}_w$ e $r_2 = r_3 = r$. Assim, as espécies 2 e 3 permanecem com as probabilidades sem alterações. Podemos utilizar a solução estacionária dada pela equação (3.25) com as alterações necessárias:

$$\begin{aligned}
\rho_1 &= \frac{1}{[1 + 2\mathcal{P}_w + \mathcal{P}_w\mathcal{R}_w]}, \\
\rho_2 &= \frac{1}{\left[1 + \frac{p}{r} + \mathcal{R}_w + \frac{1}{\mathcal{P}_w}\right]}, \\
\rho_3 &= \frac{1}{\left[1 + \frac{p}{r\mathcal{R}_w} + \frac{1}{\mathcal{P}_w\mathcal{R}_w} + \frac{1}{\mathcal{R}_w}\right]}, \\
\rho_0 &= \frac{1}{\left[1 + \frac{r(\mathcal{P}_w(\mathcal{R}_w + 1) + 1)}{p\mathcal{P}_w}\right]}.
\end{aligned} \tag{3.26}$$

Para uma única espécie enfraquecida temos o conjunto de soluções (3.26). Como ferramenta para podermos analisar melhor os resultados teóricos, podemos gerar a Fig. 3.12.

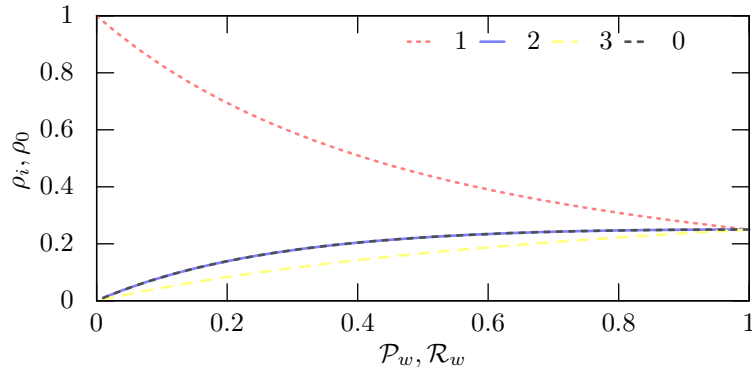


Figura 3.12: Representação do conjunto de soluções da equação (3.26) para $r = p$.
Fonte: Própria autora.

A Fig. 3.12 apresenta as soluções para apenas a espécie 1 enfraquecida e, no entanto, ela é a mais abundante no sistema e quanto mais fraca, maior a densidade em comparação as outras espécies. Quanto mais enfraquecidas, ou seja, para valores menores de $\mathcal{P}_w$ e, consequentemente, $\mathcal{R}_w$, maior a vantagem da espécie fraca (1). Além disso, a espécie 3, predadora da espécie fraca, possui a menor densidade do sistema.

Outro caso é o de enfraquecer duas espécies, logo, as probabilidades da espécie 1 e da espécie 2 podem ser escolhidas. Desse modo, a espécie 3 é considerada a espécie mais forte nesse sistema. Com a redução das probabilidades de predação e reprodução das espécies 1 e 2, temos: $p_1 = p_2 = p\mathcal{P}_w$, $p_3 = p$, $r_1 = r_2 = r\mathcal{R}_w$ e $r_3 = r$. Portanto,

$$\begin{aligned}
\rho_1 &= \frac{1}{\left[1 + \mathcal{P}_w + \frac{p\mathcal{P}_w + r}{r\mathcal{R}_w}\right]}, \\
\rho_2 &= \frac{1}{\left[1 + \mathcal{R}_w(\mathcal{P}_w + 1)\frac{p\mathcal{P}_w}{r}\right]}, \\
\rho_3 &= \frac{1}{\left[1 + \frac{p}{r\mathcal{R}_w} + \frac{1 + \mathcal{R}_w}{\mathcal{P}_w\mathcal{R}_w}\right]}, \\
\rho_0 &= \frac{1}{\left[1 + \frac{r(\mathcal{R}_w(\mathcal{P}_w + 1) + 1)}{p\mathcal{P}_w}\right]}.
\end{aligned} \tag{3.27}$$

Com duas espécies enfraquecidas, o conjunto de soluções (3.27) gera a Fig. 3.13:

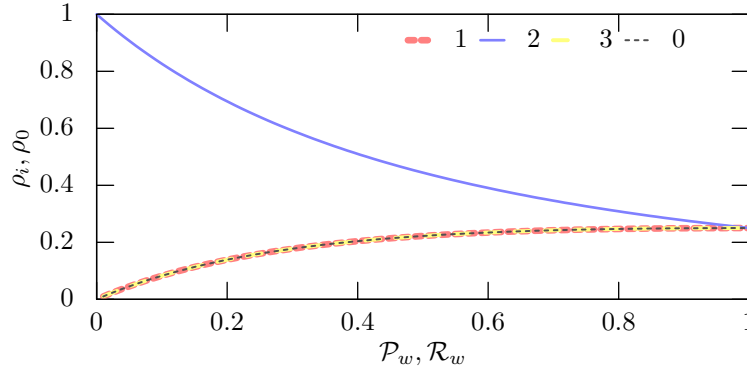


Figura 3.13: Representação do conjunto de soluções da equação (3.27) para $r = p$.

Fonte: Própria autora.

A Fig. 3.13 apresenta as soluções com as espécies 1 e 2 enfraquecidas. Notamos que a espécie com densidade dominante é a 2, uma das espécies fracas e as outras espécies 1 e 3 com o mesmo valor. Neste caso, o enfraquecimento não gera desvantagem para as espécies fracas e gera vantagem para apenas a espécie 2 enfraquecida. Quanto maior o enfraquecimento, maior a diferença entre as densidades da 2 com as outras.

3.3 Relação predador-presa reversa

Para além dos modelos *RPS* padrão com 3 espécies competindo ciclicamente, podemos ainda considerar a predação reversa, ou seja, propor a possibilidade de a presa ser capaz de predação seu predador, este, segundo o modelo padrão apresentado na Fig. 3.1.

Chamamos de modelo κRPS estocástico espacial o modelo *RPS* padrão com probabilidade de reverter o sentido de predação considerado na Fig. 3.1. Além da interação no sentido horário, no modelo κRPS , há a interação no sentido anti-horário.

A Fig. 3.14 apresenta as regras do modelo κRPS . Para as setas no sentido horário, setas sólidas unidirecionais, o modelo permanece como o padrão, as setas tracejadas internas são

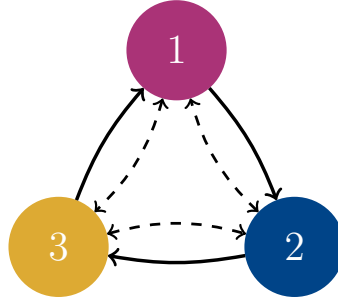


Figura 3.14: Esquema de interações predador-presa do modelo κRPS predador-presa de 3 espécies. As linhas sólidas representam as interações predador-presa unidirecionais características do modelo RPS padrão, enquanto as linhas tracejadas ilustram as interações predador-presa bidirecionais adicionais apresentadas no modelo κRPS .

Fonte: Própria autora.

bidirecionais para representar a possibilidade de ambos indivíduos das diferentes espécies poderem ser presa ou predador da mesma espécie, ou seja, o indivíduo da espécie 1 tem possibilidade de ser predador ou presa da espécie 2 com a probabilidade κ .

Primeiramente, sorteamos um indivíduo como o ativo, depois sorteamos um dos seus quatro vizinhos (vizinhança de Neumann) sendo o indivíduo passivo, assim como no modelo RPS já discutido. Selecionados os indivíduos ativo e passivo, sorteamos a ação de mobilidade (m), predação (p) ou reprodução (r).

Os casos para a seleção da mobilidade e reprodução seguem as mesmas regras apresentadas anteriormente e representadas nas figuras 3.4 e 3.7(b) respectivamente. Caso a predação seja selecionada, então ocorre um novo sorteio com probabilidade κ de proporcionar a predação bidirecional, ou seja, se esta for selecionada, o indivíduo ativo poderá preda tanto sua presa habitual, quanto seu predador. Logo, com probabilidade $1 - \kappa$, a predação usual é testada segundo as regras das setas sólidas e executada segundo a representação exposta na Fig. 3.7(a).

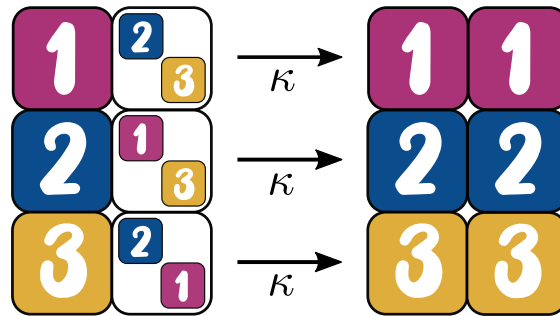


Figura 3.15: Representação da predação do modelo κRPS quando a seleção bidirecional é selecionada.

Fonte: Própria autora.

A Fig. 3.15 apresenta a representação da predação bidirecional proporcionada pelo modelo κRPS segundo a probabilidade κ e seguindo a regra exposta na Fig. 3.14 pelas setas tracejadas, ou seja, a regra é considerada quando a predação bidirecional é selecionada. Caso contrário, a regra das setas sólidas é respeitada.

Ressaltamos que a soma das probabilidades das ações permanecem como $m + p + r = 1$, porém, quando a predação é selecionada, então realizamos um novo sorteio para verificar se

o indivíduo ativo poderá preda apenas sua presa usual ou se poderá preda seu predador também. Sendo assim, as probabilidades para a predação usual passam a ser $p(1 - \kappa)$ e a predação bidirecional é $p\kappa$.

Quando $\kappa = 0$, então, o modelo retoma o modelo *RPS* padrão, assim, as espécies têm apenas uma presa que segue a ordem descrita anteriormente nas flechas solidas e geram os resultados já conhecidos. Conforme κ aumenta, então, aumenta a probabilidade das espécies terem ambas as outras duas espécies como presa, ou seja, aumenta a probabilidade de reverter a relação predador-presa.

3.4 Ferramentas de análise

Nesta seção, apresentaremos duas ferramentas utilizadas para a análise de alguns resultados. Utilizamos a transformada temporal de *Fourier* discreta para a análise da frequência de oscilações das densidades das espécies ao longo do tempo. Utilizamos a auto-correlação espacial para identificar o comprimento característico (ℓ) das estruturas em espirais que se apresentam em determinadas simulações.

3.4.1 Transformada de *Fourier*

A Transformada de *Fourier* expressa uma integral com seus termos como funções de base sinusoidal. Essas funções costumam ser problemas com processamento de sinais. A transformada não é limitada a funções temporais, porém, por convenção, o domínio é o tempo e a transformada encontra as frequências ao longo da função temporal. E, ainda, podemos realizar a transformada inversa, cujo domínio é a frequência, para reconstituir a função temporal original.

Seja $h(t)$ a função que representa um sinal, então, $g(\omega)$,

$$g(\omega) = \int_{-\infty}^{\infty} h(t)e^{-i\omega t}dt = \mathcal{F}[h(t)], \quad (3.28)$$

é a transformada da função $h(t)$, ou seja, $\mathcal{F}[h(t)]$.

Neste caso, utilizamos a letra t para representar o domínio da função, seja ela uma função temporal, t representa o tempo, seja ela uma função espacial, então, t representa o espaço. Para a função temporal, ω representa a frequência angular, $\omega = 2\pi f$, com f representando a frequência da onda. Para a função espacial, ω representa a “número de onda”, $\omega = \frac{2\pi}{\lambda}$, onde λ é o comprimento de onda.

O sinal estudado neste trabalho é a densidade de espécies variando no tempo, $\rho(t)$. Portanto, utilizamos o domínio como o tempo t , que, no nosso caso, é considerado um tempo arbitrário que representa o número de gerações do nosso sistema. Portanto, podemos reescrever a eq. (3.28) como,

$$\rho_i(f) = \int_{-\infty}^{\infty} \rho_i(t) \exp[-i2\pi ft]dt, \quad (3.29)$$

onde $\rho_i(t)$ é a densidade da espécie i ao longo do tempo e $\rho_i(f)$ é a sua transformada.

Integral discreta

A transformada de *Fourier* é uma equação com a operação de integral e a função que utilizamos para fazer a transformada são os dados da evolução da densidade das espécies

ao longo do tempo, gerado das simulações. Assim, temos os valores em função do tempo e precisamos integrá-los. Para tanto, precisamos utilizar métodos capazes de integrar numericamente os dados.

A princípio, a integral é uma operação realizada para calcular a área abaixo de uma curva como a Fig. 3.16 apresenta.

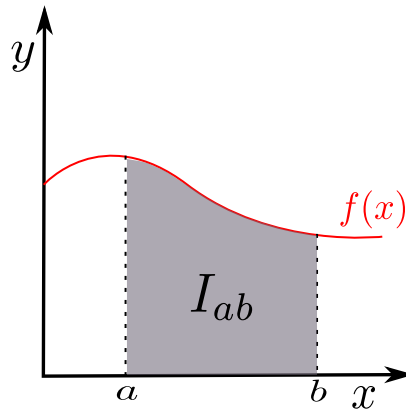


Figura 3.16: Representação da integral I_{ab} da função $f(x)$ do ponto a até b .
Fonte: Própria autora.

A Fig. 3.16 apresenta a curva $f(x)$ no plano cartesiano xy e a área pintada representa a integral dessa curva, I_{ab} . Logo, a figura representa a seguinte equação:

$$I_{ab} = \int_a^b f(x)dx. \quad (3.30)$$

A função $f(x)$ é uma curva contínua, pelo menos entre os pontos a e b , porém, podemos dividir a área abaixo de diversas formas para aproximar a exata área abaixo da curva. Desse modo, podemos desenhar diversos trapézios como mostra a Fig. 3.17.

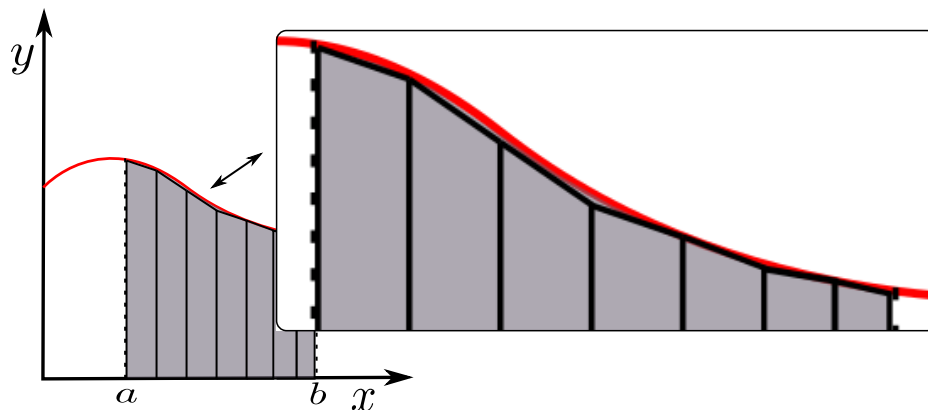


Figura 3.17: Semelhante a Fig. 3.16 porém, com uma combinação de trapézios com a área aproximada da área abaixo da curva.

Fonte: Própria autora.

A Fig. 3.17 apresenta a mesma função e área pintada da Fig. 3.16 porém, com agrupamentos de trapézios. Conseguimos ver que os trapézios não cobrem a área exata, mas podemos reduzir os espaçamentos no eixo x e preencher toda a área pintada com mais trapézios e diminuir o erro.

Escolhemos trapézios porque se adéqua razoavelmente bem as variações da curva e a expressão da área do trapézio é conhecida. Ou seja, para sabermos a área aproximada da região pintada do gráfico, basta somar a área de todos os trapézios. Tomando variações relativamente pequenas no eixo x para o menor erro possível.

Assim, no caso da Fig. 3.17, para a área dos trapézios, o valor das bases maior e menor são $f(a)$ e $f(a + \Delta x)$, para o primeiro trapézio, e a altura é o Δx . Portanto,

$$I_{ab} = \int_a^b f(x)dx \approx \frac{\Delta x}{n} \sum_{i=0}^n \frac{(f(x_i) + f(x_{i+1}))}{2}, \quad (3.31)$$

em que $x_0 = a$ e $x_n = b$, para cada valor de i a função desloca em Δx .

Existem outros métodos para a calcular a integral discreta, porém, com este método de dividir a área abaixo da curva em trapézios, conseguimos resolver uma integral com valores discretos que nossas simulações produzem da densidade das espécies ao longo do tempo e, ainda, com considerável precisão. Portanto, podemos utilizar o método para realizar a transformada de *Fourier*.

Transformada de *Fourier* discreta

Como visto anteriormente, podemos usar a expressão (3.29) como a definição da transformada de *Fourier* contextualizada para o nosso caso. Além das considerações já citadas, devemos expor as condições focalizadas neste trabalho. Assim como, a questão da paridade da função. Por definição, se a função temporal, $\rho_i(t)$ no nosso caso, for real, como é, então, a parte real da transformada é uma função par e a parte imaginária, ímpar. Ou seja,

$$\begin{aligned} \text{Re}[\rho_i(-f)] &= \text{Re}[\rho_i(f)], \\ \text{Im}[\rho_i(-f)] &= -\text{Im}[\rho_i(f)]. \end{aligned}$$

Então, como temos dados reais, ou seja, nossa função temporal é real e como utilizamos a parte real da transformada, então a função da transformada é par e a variável ser negativa tem o mesmo resultado da variável positiva. Utilizando a equação (3.29) e a aproximação da integral de forma discreta expressa na equação (3.31), podemos definir então, a transformada de *Fourier* discreta como

$$\rho_i(f) = \frac{1}{N} \sum_{t=0}^{N-1} \rho_i(t) \exp[2\pi i f t], \quad (3.32)$$

em que $\rho_i(t)$ representa a evolução temporal da densidade da espécie i e f é a frequência.

Portanto, para o esse trabalho, utilizaremos a discretização da Transformada de *Fourier* utilizando a regra do trapézio expressa na equação (3.32).

3.4.2 Autocorrelação espacial

O método é utilizado para analisar a distribuição espacial de determinadas variáveis. Considera-se o problema no espaço, ou seja, em duas dimensões. Pretende-se determinar quão similares são os dados analisados, ou seja, se existe alguma tendência desses valores no espaço.

A função de autocorrelação mede como uma função se relaciona com ela mesmo, ou seja, se o valor da autocorrelação é 1, portanto, a função é perfeitamente correlacionada

consigo mesma, se o valor é -1 , então, a função é perfeitamente anticorrelacionada, se o valor é 0 , então, não há correlação alguma. Em específico, trabalharemos com a autocorrelação espacial, a qual se refere à análise de variação espacial em uma variável mapeada.

A autocorrelação espacial se define pela distância com que se deseja medir a variável, quando tal distância é zero, o valor da autocorrelação espacial é máximo (1), pois a análise é feita na variável correlacionada com ela mesma. Outros valores devem ser calculados caso a caso.

Para nós, a presença de autocorrelação espacial é importante porque pode apresentar uma indicação de que há algo na distribuição dos valores na rede, ou seja, conseguimos caracterizar o tamanho das estruturas nas nossas simulações. Para isso, vamos calcular uma função de autocorrelação espacial discreta definida por

$$C(r) = \sum_{k,l \in S(r)} \frac{f_{k,l}}{\xi f_{0,0}}, \quad (3.33)$$

em que

$$S(r) = \left\{ (i, j) \in \mathbb{N} : i + j = \frac{r}{\Delta r} \wedge i \leq N \wedge j \leq N \right\},$$

$$f_{k,l} = \sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^N \varphi_{i,j} \varphi_{i+k,j+l},$$

$$\xi = \min[2N - (k + l + 1), k + l + 1].$$

Aqui, Δr é o espaçamento da grade e $\varphi_{i,j} = \phi_{i,j} - \bar{\phi}$, cujo $\phi_{i,j}$ é igual ao número de espécies do indivíduo na posição (i, j) na rede (ou a zero se o site está vazio), e $\bar{\phi}$ representa o valor médio de ϕ . Além disso, $\varphi_{i,j} \equiv \varphi_{i,j}(k_x, k_y)$, isto é, o valor do campo $\phi_{i,j} - \bar{\phi}$ no espaço de Fourier. Observe que $C(r)$ é definido apenas para $r \in \mathbb{N} \wedge r \leq 2N$.

Capítulo 4

Resultados

Intuitivamente poderemos achar que o indivíduo mais forte, o que possui maior capacidade competitiva e, portanto, preda mais, é o que sobreviverá na natureza. Analogamente, podemos pensar que o indivíduo mais fraco, aquele que não consegue preda tanto quanto os outros do ecossistema, é o que será extinto. Neste capítulo, apresentaremos resultados contraintuitivos. Aqui, trataremos de um sistema cíclico de três espécies com as implementações de “May-Leonard” e “Lotka-Volterra” para o *RPS* variando as probabilidades de predação, tais quais não permaneçam mais simétricas e, assim, projetando uma maior ou menor competição em determinadas espécies a nossa escolha.

Para o estudo das consequências que a variação da taxa de predação causa, foram feitas simulações, quais serão apresentadas na sequência. As simulações seguem o padrão de $t = 10^4$ gerações para uma rede quadrada de $\mathcal{N} = 1000^2$, com condições periódicas de contorno para simular um espaço infinito. Colocou-se no máximo um indivíduo por sítio da rede e variou-se as taxas da predação e reprodução, porém, inicialmente, a soma das taxas é sempre igual, $r + p + m = 1.0$ para “May-Leonard” e $p + m = 1, 0$ para “Lotka-Volterra”. Quando considerado os indivíduos comuns segue a predação como $p_i = p$, porém, para os indivíduos mais fracos será uma fração dessa taxa $p_i = p\mathcal{P}_w$. Assim, quando somarmos com as outras taxas serão $r + \mathcal{P}_w + m \leq 1, 0$ para “May-Leonard” e $\mathcal{P}_w + m \leq 1, 0$ para “Lotka-Volterra”, ambos casos para a espécie mais fraca, com a predação alterada. Além disso, a condição inicial da maioria das simulações é $\rho_1 = \rho_2 = \rho_3 = \frac{1}{3}$, no caso de três espécies, e $\rho_1 = \rho_2 = \rho_3 = \rho_4 = \frac{1}{4}$, no caso de quatro espécies. Quando a condição inicial for diferente, explicaremos o porquê.

Por fim, para indicar a assimetria, utilizaremos figuras com as representações dos modelos com o círculo não preenchido para indicar as espécies com determinada probabilidade reduzida em comparação às outras espécies.

4.1 Formulação de Lotka-Volterra

Para esta formulação, há apenas duas ações possíveis, mobilidade e a predação. Ao mesmo tempo que esta última ocorre, há o aumento em 1 na quantidade de indivíduos da espécie que foi bem sucedida na predação, isto ocorre porque, nesse modelo, a predação e reprodução ocorrem simultaneamente.

Nesta seção, apresentaremos os resultados das simulações feitas com os modelos de *RPS* com formulação de Lotka-Volterra para 1 ou 2 espécies com a predação enfraquecida, suas configurações espaciais, o comportamento das densidades das espécies com a análise dos tempos iniciais e as comparações com as soluções analíticas.

Para esses casos, utilizamos as regras de predação exposta na Fig. 3.1, na qual a espécie 1 mata a 2, a 2 mata a 3 e a 3 mata a 1.

4.1.1 Predação de 1 espécie reduzida

Escolhemos a espécie 1 para sofrer a redução na probabilidade de predação, porém, poderia ser qualquer espécie devido ao carácter cíclico e não hierárquico do modelo. Os resultados se alterariam seguindo a ordem cíclica da predação.

A Fig. 4.1 mostra uma única simulação com a formulação de Lotka-Volterra para o modelo *RPS* com três espécies usando $m = 0,5$ e $p = 0,5$, além de, $\mathcal{P}_w = 0,5$, esta ocasionando a probabilidade de predação da espécie 1 como metade da probabilidade de predação das outras espécies. A simulação foi gerada a partir de uma condição inicial aleatória e ocupando todos os sítios da rede ($\rho_1 = \rho_2 = \rho_3 = \frac{1}{3}$). Assim, a soma das densidades das três espécies sempre dará 1,0 em qualquer tempo. As espécies 1, 2 e 3 são representadas pelas cores vermelho, azul e verde, respectivamente.

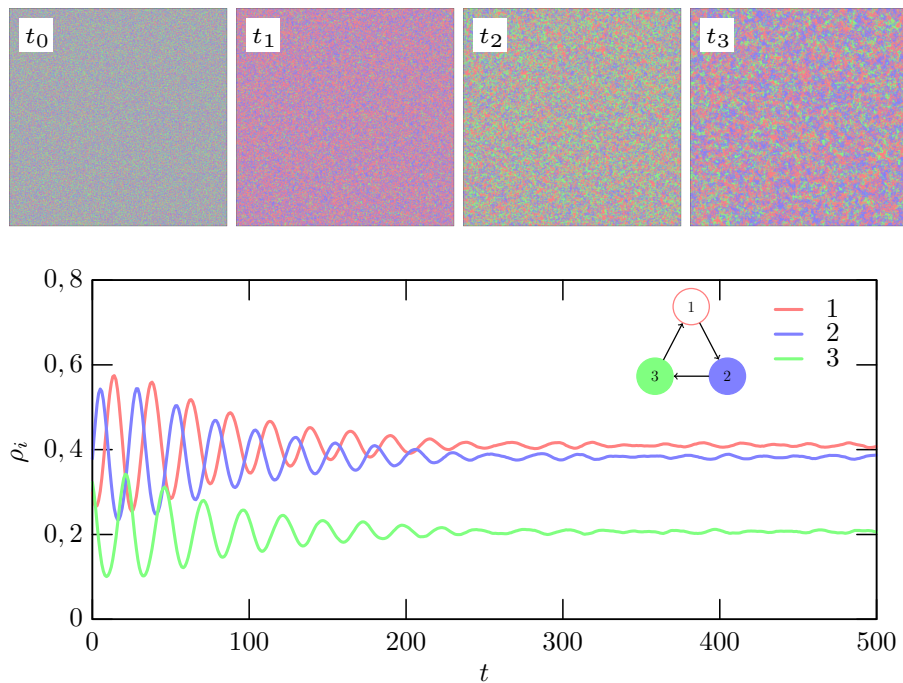


Figura 4.1: As imagens mostram a distribuição espacial de uma rede de $\mathcal{N} = 1000^2$ para os tempos: $t_0 = 0$, $t_1 = 10$, $t_2 = 20$ e $t_3 = 500$ em uma única simulação da formulação Lotka-Volterra com condição inicial aleatória e suas taxas de interação com $m = 0,5$ e $p = 0,5$, porém, a predação da espécie 1 sendo $\mathcal{P}_w = 0,5$. Indicamos a espécie enfraquecida na representação do modelo cíclico no canto direito superior do gráfico, com apenas a circunferência não preenchida, neste caso, apenas a espécie 1 tem sua predação reduzida. O painel inferior mostra a densidade de indivíduos ao longo da evolução temporal sendo que a densidade inicial, com t_0 , é $\rho_1 = \rho_2 = \rho_3 = 1/3$.

Fonte: Própria autora.

Nas gerações iniciais há poucas variações na densidade das espécies até a estabilidade, porém, suficientes para diferenciar a coloração dos instantâneos ao longo do tempo, como apresentados no topo da Fig. 4.1, além da visualização das maiores oscilações no gráfico. Após ultrapassar o transiente, a estabilidade é atingida, assim, os valores das densidades

se aproximam de constantes. Com a espécie 1 predando metade do que as outras espécies a predam, ela se mantém ligeiramente maior, em quantidade, do que sua presa. A densidade de indivíduos da espécie 1 sendo superior a densidade das outras espécies expõe a predominância, na média, do mais fraco. Além disso, as equações (3.7) predizem que a densidade de indivíduos é dependente dos valores diferenciados da predação do mais fraco ($\mathcal{P}_w$) similar aos dados obtidos da simulação. E ainda que as predições teóricas sejam para sistemas não espaciais, quando utilizamos do espaço nas simulações com a interação entre vizinhos e uma taxa para a mobilidade, o sistema irá sofrer suaves modificações, no entanto, que não alterará significativamente o resultado final.

Outra análise possível é a quantificação da variação de densidade de indivíduos com relação aos seus próprios pontos. Quando comparado desvio padrão entre 100 pontos (100 gerações) consecutivos a informação retirada é o quão diferente um ponto é do outro, o quanto o sistema mudou após 100 gerações. A Fig. 4.1 apresenta maiores oscilações nas gerações iniciais, ou seja, até o sistema alcançar a estabilidade ele varia e, posteriormente, tende a um valor constante para o valor das densidades. A Fig. 4.2 apresenta o desvio padrão dos pontos. Foram realizadas 100 simulações, dessas fez-se o desvio padrão do ponto 1 até o 101, do ponto 2 até o 102, do ponto 3 até o 103 e assim por diante de cada simulação. Após isso, fez-se a média dos desvios padrões do ponto 1 até o 101 para para coincidir com o tempo 100, primeiro valor do desvio padrão neste gráfico, a média dos desvios do ponto 2 até o 102 para o tempo 101, e assim por diante.

O gráfico apresenta os menores valores de desvio padrão para grandes valores do tempo, isto representa as poucas oscilações das densidades de indivíduos da Fig. 4.1, uma vez que o desvio padrão mede as diferenças entre esses pontos e eles tendem a uma constante, quase não há diferença entre eles. Bem como para valores iniciais do tempo, as grandes oscilações apresentam um desvio padrão grande comparadas ao resto da simulação e em particular, a amplitude de oscilação da espécie 3 é menor do que as amplitudes das outras espécies na Fig. 4.1, e portanto, o desvio padrão de seus pontos é menor também. Por fim, ambas as espécies tendem a valores contantes de densidade de indivíduos e, consequentemente, seus desvios tendem a zero.

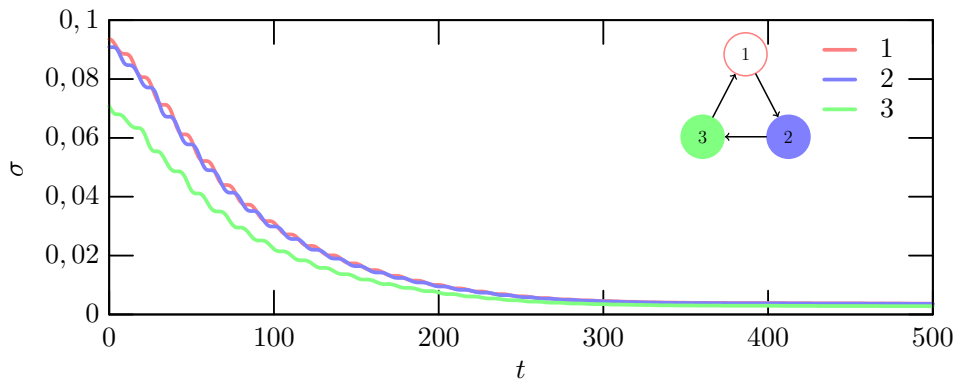


Figura 4.2: Desvio padrão σ em função do tempo. Os pontos foram gerados a partir da media de 100 simulações com a formulação de Lotka-Volterra em uma rede de $\mathcal{N} = 1000^2$, com condição inicial aleatória e suas taxas de interação com $m = 0,5$ e $p = 0,5$, e a predação da espécie 1 com $\mathcal{P}_w = 0,5$.

Fonte: Própria autora.

Além de analisar o efeito de uma espécie preda metade da taxa das outras, é de interesse também, a evolução desse sistema quando alterada a taxa de predação de uma

espécie em diversos valores, pode-se reduzir essa taxa de predação de uma única espécie constantemente. A Fig. 4.3 foi construída a partir da média de 10^4 gerações com formulação Lotka-Volterra em uma rede de $\mathcal{N} = 1000^2$ e variando os valores de $\mathcal{P}_w$. Os resultados são obtidos a partir do maior valor, $\mathcal{P}_w = 1,0$, valor este que iguala a predação das três espécies, com condição inicial aleatória e, posteriormente, utilizando a condição final (sistema em equilíbrio após o transiente) dessa simulação como condição inicial da simulação seguinte com $\mathcal{P}_w - 0,01$, até $\mathcal{P}_w = 0,01$.

A escolha de uma condição inicial aleatória para todas as simulações resultará nas mesmas consequências. Porém, optou-se por utilizar a condição inicial estável, sem as grandes oscilações nas gerações iniciais que estão presentes na Fig. 4.1, produzida por apenas uma simulação, ou os grandes desvios que tendem a zero rapidamente na Fig. 4.2, produzidos pela média de 100 simulações. Trabalhamos com os valores após o transiente porque nesta parte poderia ocorrer a extinção para valores pequenos de $\mathcal{P}_w$, logo, retirá-lo sem alterar os resultados nos é útil.

A Fig. 4.3 mostra, enquanto $0,0 < \mathcal{P}_w \leq 0,5$, a densidade da espécie 1 se mantém maior e varia inversamente proporcional a $\mathcal{P}_w$. Portanto, quanto menor sua “força predatória”, mais abundante ela é neste ecossistema. Sua abundância supera inclusive seu predador, tal fato ocorre devido ao caráter cíclico desse sistema. Enquanto a espécie 2 se beneficia por não ser predada igualmente as outras espécies, uma vez que a predação da espécie 1 é reduzida, então, a quantidade de indivíduos da espécie 2 não reduz da mesma maneira que das outras espécies, assim, isto prejudica sua presa, espécie 3, que será mais predada e, por consequência, terá menos indivíduos e assim a espécie 1 será beneficiada, menos predada devido a menor quantidade de seu predador.

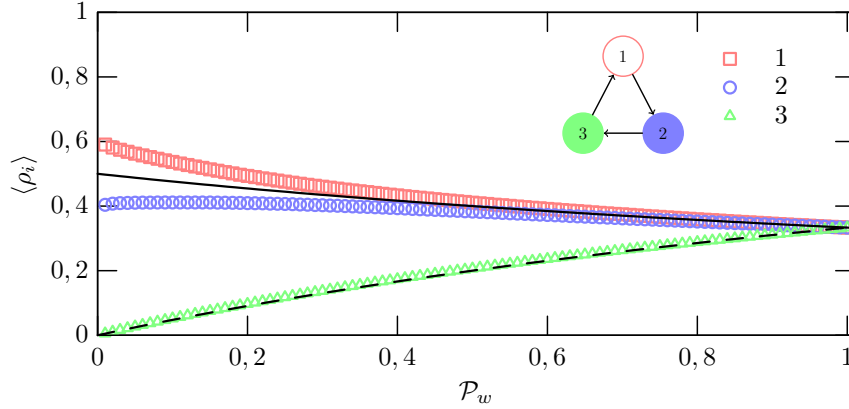


Figura 4.3: Média de densidade de indivíduos em função de $\mathcal{P}_w$. Os pontos foram gerados de simulações com 10^4 gerações e desta, as primeiras 5×10^3 gerações foram descartadas para utilizarmos apenas do estado em equilíbrio para formulação de Lotka-Volterra em redes de $\mathcal{N} = 1000^2$ com condições iniciais sendo os estados finais dos consecutivos valores de $\mathcal{P}_w$. Nesta simulação, utilizamos $m = 0,5$ e $p = 0,5$, e reduzimos a predação da espécie 1. As linhas em preto, tracejada e sólida, são as soluções estacionárias da equação (3.1) com a espécie 1 enfraquecida para ρ_3 e $\rho_1 = \rho_2$, respectivamente.

Fonte: Própria autora.

Segundo a previsão teórica, as densidades das espécies 1 e 2 deveriam ser iguais e maiores que a densidade da espécie 3. Na Fig. 4.3, as linhas em preto, sólida e pontilhada, são as soluções teóricas das equações (3.1) com a espécie 1 enfraquecida, ou seja, as equações (3.7). Vê-se que as simulações se assemelham a teoria, porém, as suaves diferenças

são explicadas devido as simulações serem feitas com dependência espacial, diferente das equações.

4.1.2 Predação de 2 espécies reduzida

Semelhante ao que foi feito anteriormente, a espécie 1 e 2 foram selecionadas arbitrariamente como as espécies fracas, ou seja, terão sua probabilidade de predação reduzida nas nossas simulações. Além disso, poderíamos ter escolhido outras duas espécies para serem as fracas que o resultado seria semelhante, alterando apenas os resultados das espécies entre si segundo a lógica cíclica determinada na Fig. 3.1 (b).

A Fig. 4.4 mostra uma única simulação com a formulação de Lotka-Volterra para o modelo *RPS* com três espécies usando $m = 0,5$, $p = 0,5$ e $\mathcal{P}_w = 0,5$, ou seja, a probabilidade de predação das espécies 1 e 2 possuem a metade do valor da probabilidade de predação da espécie 3. A simulação foi gerada a partir de uma condição inicial aleatória e ocupando todos os sítios da rede ($\rho_1 = \rho_2 = \rho_3 = \frac{1}{3}$). Assim, a soma das densidades das três espécies sempre dará 1,0 em qualquer tempo. As espécies 1, 2 e 3 são representadas pelas cores vermelho, azul e verde, respectivamente.

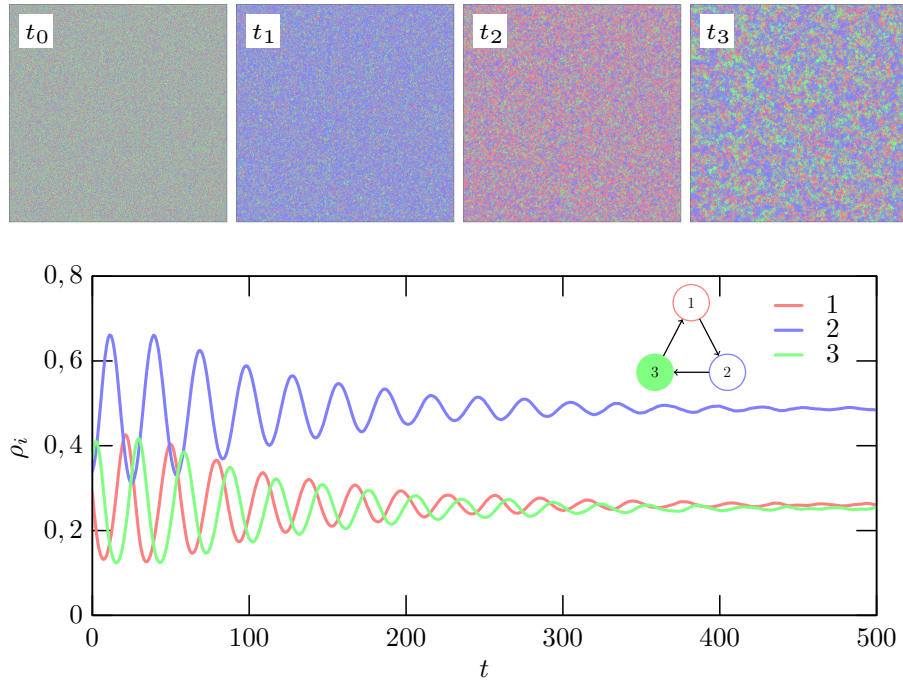


Figura 4.4: As imagens mostram a distribuição espacial de uma rede de $\mathcal{N} = 1000^2$ para os tempos: $t_0 = 0$, $t_1 = 10$, $t_2 = 20$ e $t_3 = 500$ em uma única simulação da formulação de Lotka-Volterra com condição inicial aleatória e suas taxas de interação com $m = 0,5$ e $p = 0,5$, porém, a predação das espécies 1 e 2 com $\mathcal{P}_w = 0,5$. O painel inferior mostra a densidade de indivíduos ao longo da evolução temporal sendo que a densidade inicial, com t_0 , é $\rho_1 = \rho_2 = \rho_3 = 1/3$.

Fonte: Própria autora.

Os painéis permanecem com nenhum padrão definido, assim como para o modelo com uma única espécie enfraquecida, porém, com a cor azul predominante no estado de equilíbrio, no tempo t_3 . Notamos neste caso, a espécie mais abundante é a 2, azul. A espécie 3, verde, que poderia ser considerada a mais forte, apresenta uma desvantagem

sutil na densidade de espécies sob sua presa (1) e uma nítida desvantagem sob seu predador (2). Portanto, neste resultado podemos ver que as espécies fracas se sobrepõem a mais forte.

A dominância de densidade da espécie 2 se apresenta rapidamente, desde as gerações iniciais. Porém, existem essas oscilações maiores antes de alcançar a estabilidade devido a disposição espacial. Podemos ver essas mudanças iniciais na diferente coloração dos instantâneos no topo da Fig. 4.4. Após atingir a estabilidade, as densidades se aproximam de constantes com o valor maior para a espécie 2 e as outras duas espécies com valores parecidos, assim como proposto nas soluções analíticas expressas nas equações (3.13).

Assim como fizemos para o modelo com apenas a espécie 1 enfraquecida, apresentamos aqui também, a análise sobre o desvio padrão das densidades de espécies ao longo do tempo na Fig. 4.5. Neste caso, com as espécies 1 e 2 enfraquecidas.

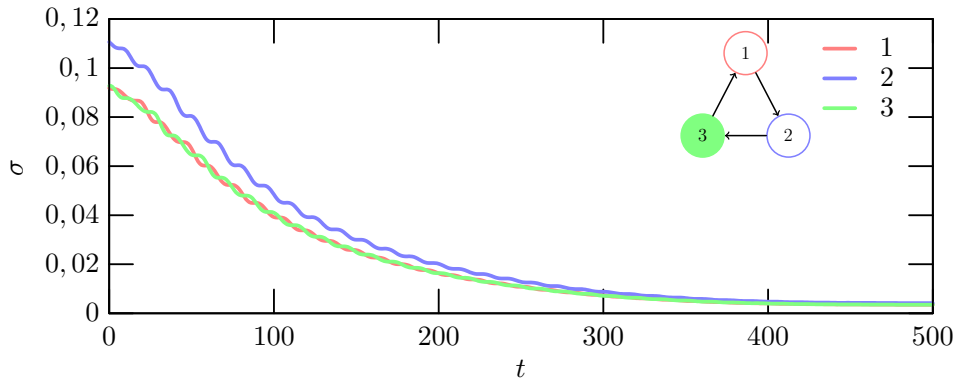


Figura 4.5: Desvio padrão σ por tempo. Os pontos foram gerados a partir da media de 100 simulações com a formulação de Lotka-Volterra em uma rede de $\mathcal{N} = 1000^2$, com condição inicial aleatória e suas taxas de interação com $m = 0,5$ e $p = 0,5$, porém, a predação das espécies 1 e 2 com $\mathcal{P}_w = 0,5$.

Fonte: Própria autora.

As oscilações maiores nos tempos iniciais apresentados na Fig. 4.4, concluem em um maior desvio padrão de densidade do que no estado de equilíbrio. A Fig. 4.5 apresenta o desvio padrão das densidades das três espécies com relação a elas mesmas, ou seja, os pontos são calculados do desvio padrão de 100 em 100 pontos. Vemos nesse gráfico que o maior desvio é da espécie dominante na rede, ou seja, a espécie que possui maior densidade de espécies (2), assim como para o modelo com apenas a espécie 1 enfraquecida. Porém, ao longo do tempo as oscilações reduzem e o desvio padrão observado das três se assemelham e tendem a zero.

Quando comparamos os dois modelos, podemos dizer que para uma única espécie fraca, as oscilações são ligeiramente menores e o sistema alcança o equilíbrio antes do que o modelo com duas espécies enfraquecidas.

Para analisarmos a densidade das espécies para os diferentes valores de enfraquecimento das espécies, fizemos, de modo similar para a apenas a espécie 1 enfraquecida, simulações reduzindo igualmente a predação das espécies 1 e 2. A Fig. 4.6 mostra a média das densidades de cada uma das três espécies depois de excluídas as primeiras 5×10^3 gerações, para cada valor de fator de alteração da probabilidade de predação, este, inicia em $\mathcal{P}_w = 1,0$ e é reduzido de 0,01 até o valor de $\mathcal{P}_w = 0,01$.

O gráfico foi construído do mesmo modo que fizemos para a apenas a espécie 1 fraca, a partir do ponto $\mathcal{P}_w = 1,0$. Neste ponto, não há assimetria entre as espécies e a média de

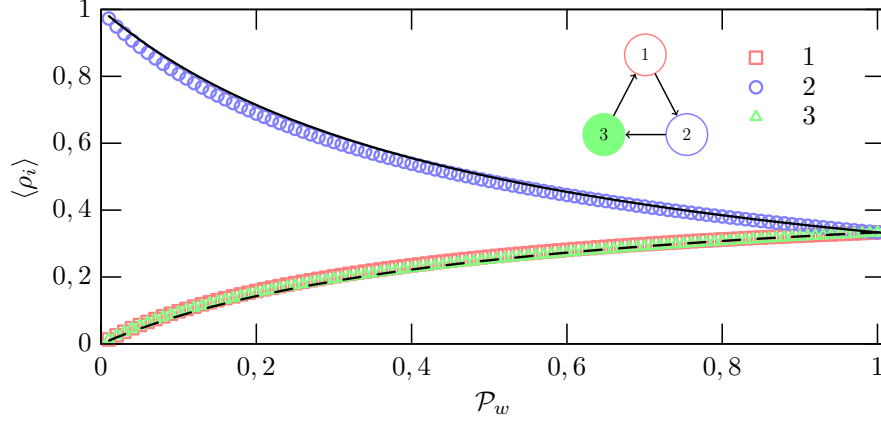


Figura 4.6: Média de densidade de indivíduos em função de $\mathcal{P}_w$. Os pontos foram gerados de simulações com 10^4 gerações e desta, as primeiras 5×10^3 gerações foram descartadas para utilizarmos apenas do estado em equilíbrio para formulação de Lotka-Volterra em redes de $\mathcal{N} = 1000^2$ com condições iniciais sendo os estados finais dos consecutivos valores de $\mathcal{P}_w$. Nesta simulação, utilizamos $m = 0,5$ e $p = 0,5$, porém, reduzimos a predação das espécies 1 e 2. As linhas em preto, sólida e tracejada, são as soluções estacionárias da equação (3.1) com as espécies 1 e 2 enfraquecidas para ρ_2 e $\rho_1 = \rho_3$, respectivamente.

Fonte: Própria autora.

densidade é próxima do mesmo valor para as três. Com a condição final dessa simulação, a utilizamos como condição inicial da simulação seguinte com a redução da predação das espécies 1 e 2 para $\mathcal{P}_w = 1,0 - 0,01$ e o mesmo procedimento se repete até $\mathcal{P}_w = 0,01$. Ressaltamos que o resultado seria semelhante se todas as simulações utilizassem de condições iniciais aleatórias, porém, quando $\mathcal{P}_w$ é muito pequeno, as grandes oscilações iniciais poderiam causar extinção, o que não ocorre em um sistema inicialmente em equilíbrio.

Vemos na Fig. 4.6 a evidente vantagem da espécie 2 sobre as outras. Apesar de enfraquecidas, as espécies 1 e 2, permanecem com suas médias de densidade iguais ou maiores que as médias da densidade da espécie mais forte (3). Esse resultado pode ser interpretado como vantagem da espécie predadora da única espécie forte, porque a redução da predação das espécies 1 e 2 faz com que a espécie 3 consiga predação mais a espécie 1, e, esta, quase não consegue predação a espécie 2 e, por fim, há o aumento da densidade da espécie 2 compensando a baixa taxa de predação e reduzindo a densidade média da espécie 3, que mesmo com menor valor de densidade, possui uma taxa de predação maior no sistema.

Esse resultado se assemelha ao calculado na solução analítica. As linhas sólida e tracejada em preto na Fig. 4.6 são as soluções da equação (3.1) para as espécies 1 e 2 enfraquecidas, logo, as linhas em preto representam o conjunto de equações (3.13). A linha sólida representa a solução analítica para a densidade da espécie 2 e a linha tracejada para as densidades das espécies 1 e 3, que são iguais nas soluções.

4.2 Formulação de May-Leonard

Esta formulação contempla três ações possíveis: mobilidade, predação e reprodução. Quando a predação é executada, ela deixa um espaço vazio na rede, onde antes, havia o indivíduo passivo predado. A reprodução ocorre somente quando o sítio, sorteado para

ser o passivo, está vazio.

Assim como fizemos para a formulação de Lotka-Volterra, apresentaremos nesta seção, os resultados de simulações que utilizam das mesmas regras de predação, como mostradas na Fig. 3.1, e para 1 ou 2 espécies com predação enfraquecida.

Além disso, vamos apresentar os resultados das simulações com o modelo generalizado para 4 espécies com diferentes assimetrias para a predação. Neste caso, as regras de predação são as apresentadas na Fig. 3.9, ou seja, cada espécie pode preda e ser predada por duas espécies diferentes.

4.2.1 Predação de 1 espécie reduzida

Por padronização, escolhemos enfraquecer a espécie 1 nessas simulações, assim como na formulação de Lotka-Volterra. Ressaltamos que nesta formulação, as ações de predação e reprodução ocorrem separadamente e, portanto, apenas a predação é alterada, mantendo a reprodução simétrica no sistema.

A Fig. 4.7 mostra uma única simulação com a formulação de May-Leonard para o modelo *RPS* com três espécies usando $m = 0,5$, $p = 0,25$ e $r = 0,25$, além de, $\mathcal{P}_w = 0,5$, esta ocasionando a probabilidade de predação da espécie 1 como metade da probabilidade de predação das outras espécies. A simulação foi gerada a partir de uma condição inicial aleatória com todos os espaços da rede ocupados por, no máximo, um indivíduo ($\rho_1 = \rho_2 = \rho_3 = \frac{1}{3}$). Ao longo da simulação há a geração de espaço vazio devido a predação nessa formulação, então, a soma das densidades das três espécies será sempre 1,0 menos a densidade de espaço vazio. As espécies 1, 2 e 3 são representadas pelas cores vermelho, azul e verde, respectivamente, e cinza para a densidade de espaços vazios (0).

Nas gerações iniciais percebe-se que há grandes oscilações na densidade das três espécies e pequenas oscilações na densidade do espaço vazio até a estabilidade. Estas oscilações possuem amplitudes maiores se comparadas a formulação de Lotka-Volterra. A influência espacial é evidente no gráfico da Fig. 4.7, as diferentes dominâncias antes da estabilidade são facilmente percebidas nos instantâneos coletados nos picos iniciais com diversos agrupamentos das espécies e que, ao longo do tempo, produz um padrão de espirais compostas pelas três espécies sem notável diferença de densidade das espécies.

Após ultrapassar o transiente, a estabilidade é atingida, assim, os valores das densidades se aproximam de constantes com a densidade dos indivíduos da espécie 1 sendo superior a densidade de seu predador (3) e próxima a densidade de sua presa. Expõe assim, a predominância do mais fraco sobre seu predador, porém, a predominância não se mantém sobre todas as espécies como teoricamente analisado no conjunto de equações (3.12), isto ocorre devido as equações não dependerem das variações espaciais como a simulação. Além disso, é devido a essa consideração espacial da simulação que a organização dos indivíduos gera o padrão de espirais de três “braços” no caso das três espécies. Tal padrão é visto também na simulação com as ações simétricas entre os indivíduos nos painéis da Fig. 3.8 e permanece na simulação com predação assimétrica, dada as diferentes densidades de indivíduos, apresentadas na Fig. 4.7.

Observa-se ainda, que a estabilidade demora mais tempo para ser alcançada se comparada com a formulação de Lotka-Volterra. A Fig. 4.8 apresenta diferentes valores do desvio padrão para os tempos iniciais quais ocorrem as grandes oscilações da densidade de indivíduos, e, tendem a valores próximos de 0. Essa figura foi construída semelhante a maneira que a Fig. 4.2 e, do mesmo modo, justifica podermos construir a Fig. 4.9 retirando o transiente inicial. Para a formulação de May-Leonard, o transiente é maior

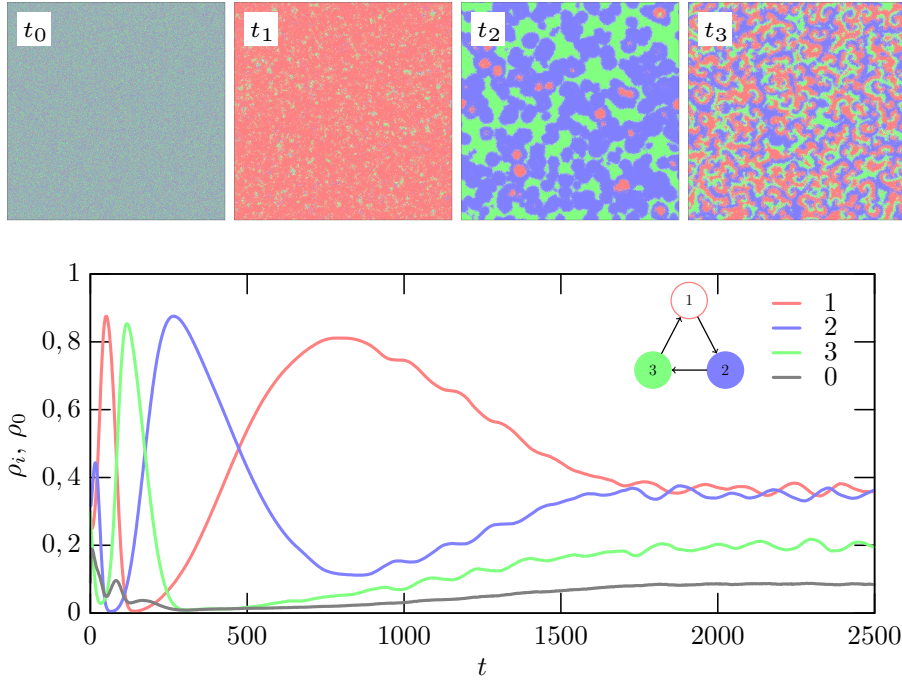


Figura 4.7: As imagens mostram a distribuição espacial de uma rede de 1000^2 para os tempos: $t_0 = 0$, $t_1 = 50$, $t_2 = 200$ e $t_3 = 2500$ em uma única simulação da formulação May-Leonard com condição inicial aleatória e suas taxas de interação com $m = 0,5$, $p = 0,25$ e $r = 0,25$, e a predação da espécie 1 com $\mathcal{P}_w = 0,5$. O painel inferior mostra a densidade de indivíduos ao longo da evolução temporal sendo que a densidade inicial, com t_0 , é $\rho_1 = \rho_2 = \rho_3 = 1/3$.

Fonte: Própria autora.

do que para Lotka-Volterra. Após algumas gerações, ambos desvios tendem a zero.

Foram realizadas 100 simulações para construir a Fig. 4.8, dessas fizemos o desvio padrão do ponto 1 até o 1001, do ponto 2 até o 1002, do ponto 3 até o 1003 e assim por diante de cada simulação, ou seja, utilizamos uma quantidade maior de pontos, 10 vezes mais do que em Lotka-Volterra. Essa escolha se justifica devido as grandes oscilações que ocorrem em May-Leonard. Se utilizarmos um conjunto menor de pontos, poderemos encontrar resultados distorcidos. Por fim, calculamos a média das simulações para cada ponto. Assim, como analisado para a formulação de Lotka-Volterra, o sistema varia inicialmente como apresentado na Fig. 4.7 e, posteriormente, tende a valores constantes das densidades.

A Fig. 4.8 apresenta diferentes valores de desvio padrão para as espécies com grandes valores se comparados aos resultados obtidos na formulação Lotka-Volterra. Haja vista que as oscilações das gerações iniciais na formulação de May-Leonard possuem amplitudes muito maiores. As oscilações iniciais apresentadas na 4.7 ocorrem para todas as espécies e somado ao fato de ocorrer oscilações da densidade do espaço vazio constrói-se assim, apesar da diferença de densidade entre as espécies após o transiente, o desvio padrão igual para todas as espécies apresentada na Fig. 4.8.

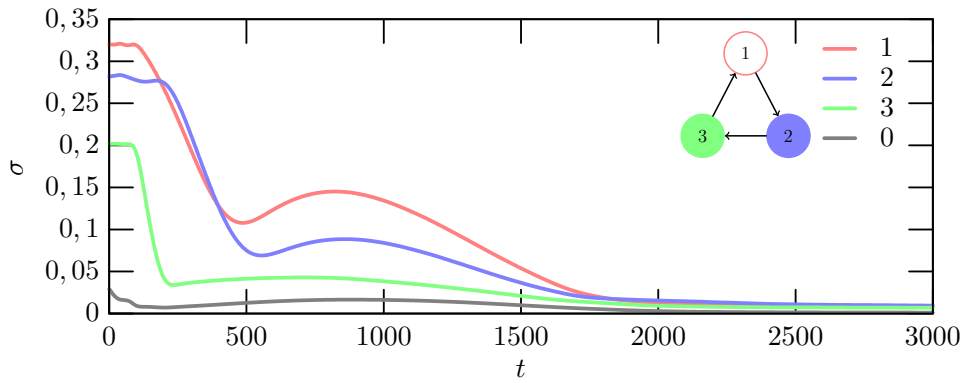


Figura 4.8: Desvio padrão em função do tempo. Os pontos foram gerados a partir da media de 100 simulações com a formulação de May-Leonard em uma rede de $\mathcal{N} = 1000^2$, com condição inicial aleatória e suas taxas de interação com $m = 0,5$, $p = 0,25$ e $r = 0,25$, e a predação da espécie 1 com $\mathcal{P}_w = 0,5$.

Fonte: Própria autora.

O desvio padrão inicia com grandes valores e reduz em meio a grandes oscilações, diferentemente da variância analisada em Lotka-Volterra. A densidade da espécie 3 é a menor após o transiente, como apresenta a 4.7, podemos notar tal diferença também no seu desvio padrão. A espécie 3 oscila menos, mas alcança a estabilidade nos tempos próximos aos das outras espécies. Para grandes valores do tempo há menores valores de desvio padrão, representando as poucas oscilações das densidades de indivíduos. Por fim, ambas as espécies tendem a valores contantes de densidade de indivíduos e, consequentemente, seus desvios tendem a zero. Podemos ver que o tempo em que o sistema atinge o equilíbrio está próximo de $t = 2000$, aproximadamente um tempo 10 vezes maior que para a formulação de Lotka-Volterra.

A fim de analisar a influência da “força predatória” no ecossistema, fizemos simulações, semelhante a Fig. 4.3, com as médias das densidades das espécies, excluindo o transiente inicial, em função $\mathcal{P}_w$. A Fig. 4.9 apresenta a média de densidade das últimas 10^4

gerações de cada espécie para $\mathcal{P}_w = 1, 0$, inicialmente com condições iniciais aleatórias e, posteriormente, reduzimos $\mathcal{P}_w$ em 0,01 pegando a condição final da simulação anterior como condição inicial da atual simulação e assim por diante.

O conjunto de equações (3.12) prediz que a densidade de indivíduos é dependente do fator que varia os valores da predação da espécie mais fraca ($\mathcal{P}_w$) e resulta na dominância desta espécie. Entretanto, a dominância é apresentada em símbolos na Fig. 4.9 para diferentes valores de $\mathcal{P}_w \leq 1, 0$, com valores médios da densidade da espécie 1 maiores que as curvas que representam a espécie 2 e 3 apenas para valores pequenos de $\mathcal{P}_w$. Da mesma forma que a formulação de Lotka-Volterra apresenta a dominância do indivíduo conforme menor sua probabilidade de predação, quando $\mathcal{P}_w$ decresce, então, a densidade da espécie 1 cresce. Portanto, quanto menor sua “força predatória”, mais abundante ela é neste ecossistema em aproximadamente $0, 0 < \mathcal{P}_w \leq 0, 5$.

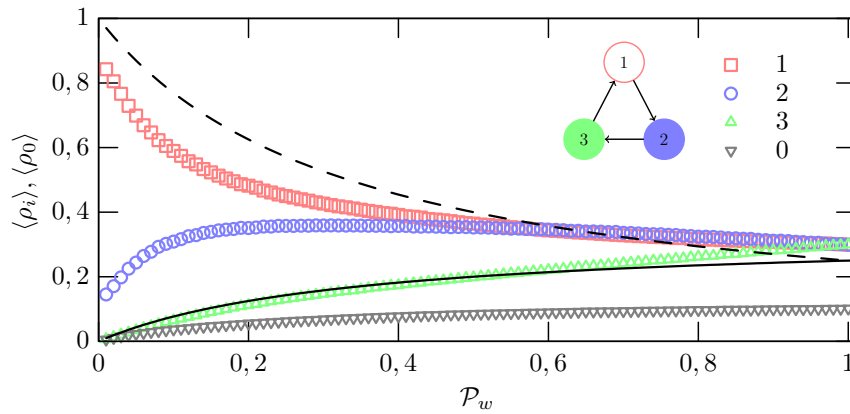


Figura 4.9: Média de densidade de indivíduos em função de $\mathcal{P}_w$. Os pontos foram gerados de simulações com $1, 5 \times 10^4$ gerações e desta, as primeiras 5×10^3 gerações foram descartadas para utilizarmos apenas do estado em equilíbrio para formulação de May-Leonard em redes de $\mathcal{N} = 1000^2$. As linhas em preto, tracejada e sólida, são as soluções estacionárias das equações (3.2) e (3.3) para $\rho_0 = \rho_2 = \rho_3$ e ρ_1 respectivamente, ou seja as curvas são formadas pelo conjunto de equações (3.12).

Fonte: Própria autora.

Porém, devido as consideração espaciais da formulação de May-Leonard, os dados das densidades de cada espécie mais a densidade do vazio estão diferentes das curvas teóricas. As linhas em preto, tracejada e sólida representam $\rho_0 = \rho_2 = \rho_3$ e ρ_1 , respectivamente. Estas curvas são as soluções estacionárias das equações (3.2) e (3.3), portanto, as curvas são formadas pelo conjunto de equações (3.12).

A diferença entre o resultado teórico e das simulações é devida a característica da formulação May-Leonard que gera aglomerações, a criação de *clusters* de indivíduos da mesma espécie está diretamente relacionado com as condições espaciais, e as equações são não-espaciais. Vê-se grandes diferenças entre as soluções e o resultado das simulações, porém, o comportamento de dominância do mais fraco é evidente para valores pequenos de sua predação.

Para o caso específico da formulação de May-Leonard, as grandes oscilações nas primeiras gerações da simulação com condições iniciais aleatórias mostram os domínios temporários de algumas espécies. Esses domínios se apresentam significativamente quando as redes são pequenas, independentes de grandes quantidades de gerações, ocorre a extinção, e caso uma espécie seja extinta, então, sobreviverá apenas uma espécie. Esta situação não

ocorre na formulação de Lotka-Volterra porque as oscilações têm uma amplitude pequena, não suficiente para causar extinção mesmo em redes pequenas.

A Fig. 4.10 mostra a dependência da probabilidade de sobrevivência de cada espécie e a probabilidade de coexistência das três em função do tamanho da rede. Aqui o tamanho da rede é representado por N , cujo $\mathcal{N} = N^2$.

A probabilidade de sobrevivência é calculada para uma média de 10^4 simulações da formulação de May-Leonard com condições iniciais aleatórias e a densidade inicial de $\rho_1 = \rho_2 = \rho_3 = 1/3$ e $\rho_0 = 0$ para até um tempo máximo de 2×10^4 gerações, caso ocorra extinção antes, a simulação é interrompida e computada para que a próxima se inicie. O gráfico (a) da Fig. 4.10 mostra as simulações para os parâmetros $m = 0,3$, $p = 0,35$, $r = 0,35$ e $\mathcal{P}_w = 0,5$. Enquanto o gráfico (b), alterou-se os parâmetros para $m = 0,5$, $p = 0,25$ e $r = 0,25$.

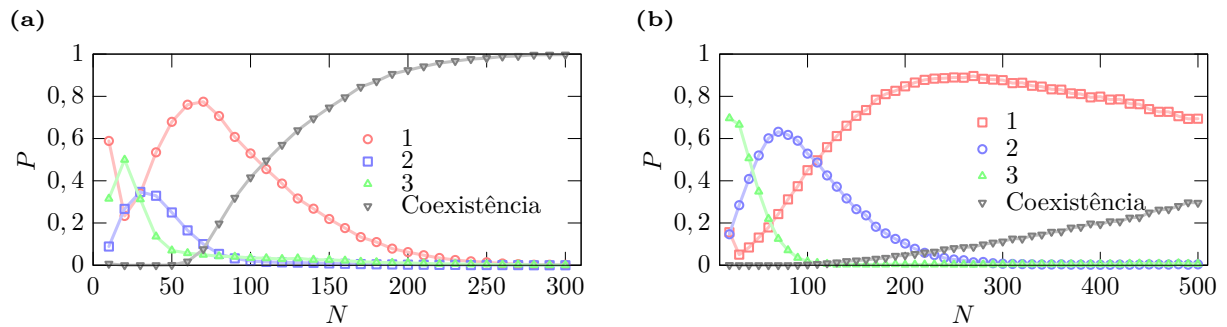


Figura 4.10: Probabilidade (P) de uma única espécie sobreviver ou da coexistência de todas as espécies em função do tamanho linear da rede (N) para a formulação de May-Leonard com $\mathcal{P}_w = 0,5$ para a espécie 1 e (a) $m = 0,3$, $p = 0,35$ e $r = 0,35$; (b) $m = 0,5$, $p = 0,25$ e $r = 0,25$. Os pontos foram gerados de 10^4 simulações com 2×10^4 gerações.

Fonte: Própria autora.

Para o gráfico (a), a espécie mais fraca (1) tem grande probabilidade de sobreviver, porém, não maior do que as outras espécies até um limite N_{th} , que no caso é $N > N_{th} \approx 30$. Com a mobilidade maior, há uma demora maior para que a espécie mais fraca domine a rede em maior probabilidade, isto é, $N > N_{th} \approx 110$. Além disso, a coexistência alcança a probabilidade 1 para $m = 0,3$ e tende a probabilidade 1 quando o tamanho da rede tender a valores muito grandes e caso a $m > 0,5$, então o tamanho das redes deverão ser maiores até tender ao infinito para que haja probabilidade de coexistência 1. Similarmente ocorre para outros valores dos parâmetros, apenas com diferenças no tamanho da rede necessário para a probabilidade de coexistência superar a probabilidade da espécie 1 sobreviver e tender à probabilidade 1. Assim, a variação da mobilidade pode ser incorporada em tamanhos apropriados de rede, além de a razão r/p que o conjunto de equações traz como dependência não ter impacto sobre qual espécie é a mais abundante.

4.2.2 Predação de 2 espécies reduzida

Em conformidade com as outras simulações realizadas neste trabalho, escolhemos enfraquecer a predação das espécies 1 e 2, ou seja, multiplicaremos, simultaneamente, a taxa de predação dessas espécies pelo fator de enfraquecimento predatório que vai de zero a um ($0 < \mathcal{P}_w \leq 1$). Logo, quando $\mathcal{P}_w < 1$, a espécie 3 será a mais “forte” no sistema, porém, essa força predatória não significa dominância da rede, nossos resultados mostram

que a espécie 3 não tem a maior densidade de indivíduos ao longo do tempo, assim como em Lotka-Volterra.

Ressaltamos que poderíamos ter escolhido outras duas espécies para serem as fracas que o resultado seria semelhante, alterando apenas os resultados das espécies entre si segundo a lógica cíclica determinada na Fig. 3.1 (b).

A Fig. 4.11 mostra uma única simulação com a formulação de May-Leonard para o modelo *RPS* com três espécies usando $m = 0,5$, $p = 0,25$, $r = 0,25$ e $\mathcal{P}_w = 0,5$, ou seja, a probabilidade de predação das espécies 1 e 2 possuem a metade do valor da probabilidade de predação da espécie 3. A simulação foi gerada a partir de uma condição inicial aleatória e ocupando todos os sítios da rede com um indivíduo cada ($\rho_1 = \rho_2 = \rho_3 = \frac{1}{3}$). Nesta formulação, a ação de predação bem sucedida gera espaços vazios, assim, a soma das densidades das três espécies sempre será $1,0 - \rho_0$, onde ρ_0 é a densidade do espaço vazio. As espécies 1, 2 e 3 são representadas pelas cores vermelho, azul e verde, respectivamente.

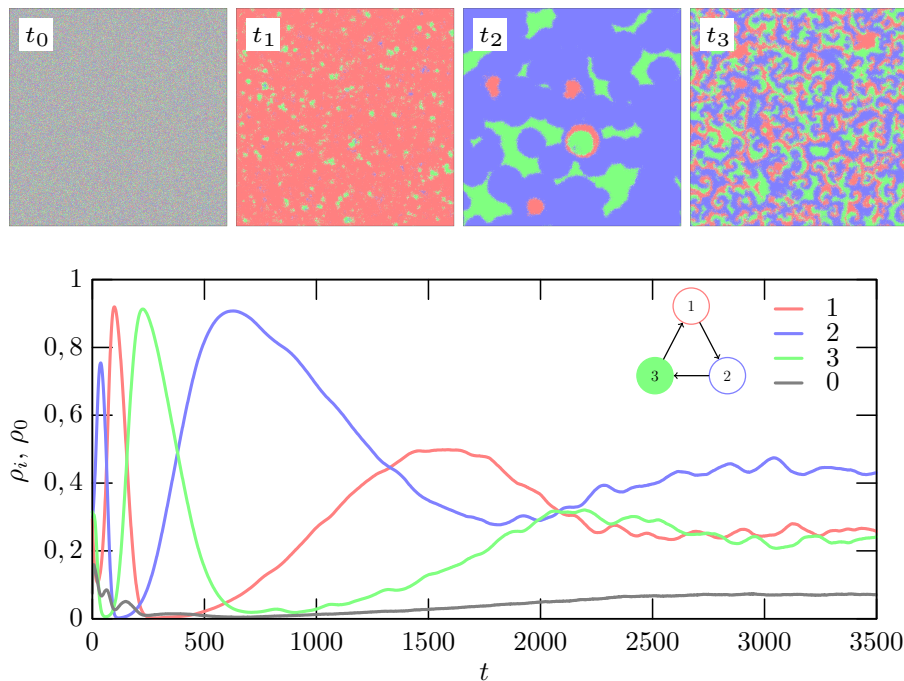


Figura 4.11: As imagens mostram a distribuição espacial de uma rede de 1000^2 para os tempos: $t_0 = 0$, $t_1 = 100$, $t_2 = 500$ e $t_3 = 3500$ em uma única simulação da formulação May-Leonard com condição inicial aleatória e suas taxas de interação com $m = 0,5$, $p = 0,25$ e $r = 0,25$, porém, a predação das espécies 1 e 2 com $\mathcal{P}_w = 0,5$. O painel inferior mostra a densidade de indivíduos ao longo da evolução temporal sendo que a densidade inicial, com t_0 , é $\rho_1 = \rho_2 = \rho_3 = 1/3$.

Fonte: Própria autora.

Novamente, vemos as grandes oscilações iniciais. Estas oscilações são decorrentes da influência espacial que a formulação de May-Leonard sofre. A geração de espaço vazio e o agrupamento das espécies que produzem padrões de espirais com espaços vazios nas interfaces entre as espécies são reflexos da influência espacial. Podemos ver na Fig. 4.11, nos painéis superiores, as diferentes dominâncias entre as espécies nos momentos iniciais e a organização em espiral delas no equilíbrio.

Podemos observar que a espécie 2 possui uma densidade maior que as densidades das outras duas espécies, estas possuem valores próximos entre si. As espécies 1 e 2 predam,

estatisticamente, a metade das vezes que a espécie 3, no entanto, a rede é dominada pela espécie 2. Essa interação resulta no exposto na Fig. 4.11 porque a espécie 3, maior probabilidade de predação, reduz a quantidade de indivíduos da espécie 1, esta, com menos indivíduos e uma baixa taxa de predação, pouco preda a espécie 2, com uma baixa probabilidade de predação, porém, com um alto número de indivíduos, reduz a densidade da espécie 3, o que equilibra a alta probabilidade de predação com a baixa densidade de espécies da espécie 3 para fechar o ciclo.

Dentre os casos apresentados até aqui, neste, a estabilidade é a que demora mais gerações para ser alcançada, aproximadamente $t = 3000$. A Fig. 4.12 apresenta grandes valores do desvio padrão para os tempos iniciais quais ocorrem as grandes oscilações da densidade de indivíduos e tendem à valores próximos de 0 ao passar do tempo.

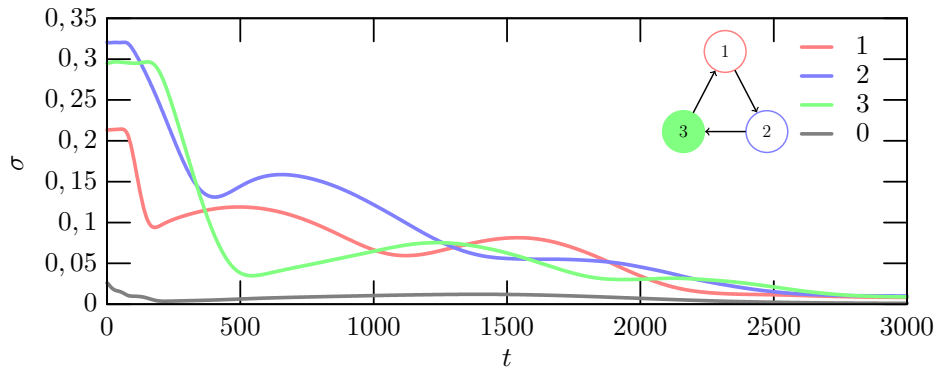


Figura 4.12: Desvio padrão em função do tempo. Os pontos foram gerados a partir da media de 100 simulações com a formulação de May-Leonard em uma rede de $\mathcal{N} = 1000^2$, com condição inicial aleatória e suas taxas de interação com $m = 0,5$, $p = 0,25$ e $r = 0,25$, porém, a predação das espécies 1 e 2 com $\mathcal{P}_w = 0,5$.

Fonte: Própria autora.

Foram realizadas 100 simulações para construir a Fig. 4.12, dessas fizemos o desvio padrão do ponto 1 até o 1001, do ponto 2 até o 1002, do ponto 3 até o 1003 e assim por diante de cada simulação. Por fim, calculamos a média das simulações para cada ponto. Assim, como analisado para a formulação de Lotka-Volterra, o sistema varia inicialmente como apresentado na Fig. 4.11 e, posteriormente, tende à valores constantes das densidades.

Como fizemos para a formulação de May-Leonard com duas espécies enfraquecidas, utilizamos uma quantidade maior de pontos para calcular o desvio padrão do que em Lotka-Volterra porque nesta formulação nós obtemos oscilações maiores e mais gerações até alcançar a estabilidade.

Essa figura foi construída semelhante a Fig. 4.8 e, sendo assim, podemos construir a Fig. 4.13 retirando o transiente inicial e trabalhando apenas com dados após o estado de equilíbrio atingido. Para a formulação de May-Leonard com 2 espécies fracas o transiente é maior do que para 1 única espécie fraca, porém, por poucas gerações de diferença. Além disso, a espécie que tem o menor desvio padrão nos tempos iniciais é a espécie 1, uma das espécies enfraquecidas e que possui uma das menores densidades de indivíduos como apresentado na Fig. 4.11.

Similarmente ao que fizemos com os outros modelos, analisamos o comportamento do sistema com relação a “força predatória”. A Fig. 4.13 apresenta a média de densidade das últimas 10^4 gerações de cada espécie em função de $\mathcal{P}_w$. Iniciamos as simulações com

$\mathcal{P}_w = 1$ e condições iniciais aleatórias, ao terminar, utilizamos a condição final como condição inicial da simulação seguinte com $\mathcal{P}_w = 0,01$ e assim por diante até $\mathcal{P}_w = 0,01$.

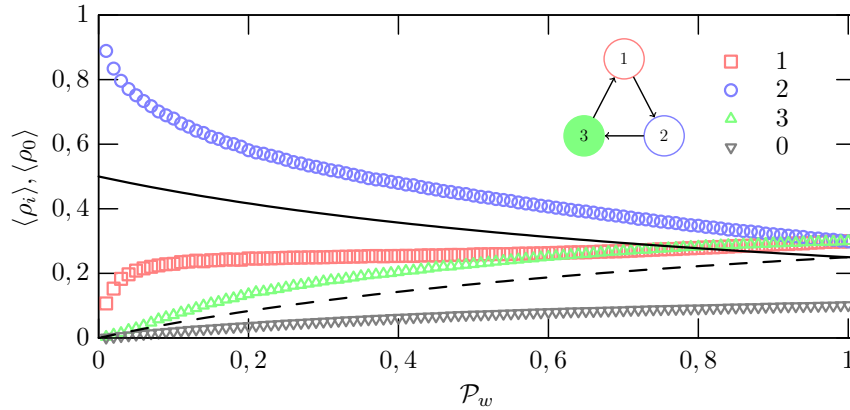


Figura 4.13: Média de densidade de indivíduos em função de $\mathcal{P}_w$. Os pontos foram gerados de simulações com $1,5 \times 10^4$ gerações e desta, as primeiras 5×10^3 gerações foram descartadas para utilizarmos apenas do estado em equilíbrio para formulação de May-Leonard em redes de $\mathcal{N} = 1000^2$ com $m = 0,5$, $p = 0,25$ e $r = 0,25$. As linhas em preto, tracejada e sólida, são as soluções estacionárias das equações (3.2) e (3.3) para $\rho_0 = \rho_3$ e $\rho_1 = \rho_2$ respectivamente, ou seja, as linhas são as equações (3.14).

Fonte: Própria autora.

Para este modelo, a Fig. 4.13 mostra em símbolos as médias das densidades das espécies para diferentes valores de $\mathcal{P}_w$, que neste caso, afeta a predação das espécies 1 e 2. O resultado das simulações mostra que a espécie 3, a mais forte deste sistema, possui menor densidade quanto menor a probabilidade de predação das outras duas espécies, ou seja, quanto mais fracas as outras são, com relação a predação, menor é a ocupação da rede pela espécie mais forte (3).

As curvas em preto, a linha sólida e tracejada, são as soluções analíticas para as equações (3.2) e (3.3) para o caso com duas espécies enfraquecidas, ou seja, as linhas são as equações (3.14). Essas soluções apresentam a dominância das espécies 1 e 2, com a linha sólida e a espécie forte (3) e o espaço vazio (0), estes reduzem conforme reduz o valor de $\mathcal{P}_w$. Há diferenças evidentes entre as soluções analíticas e os resultados estocásticos, porém, a tendência permanece, as espécies fracas se sobressaem em quantidade quanto mais “fracas” elas são.

Assim como para todos os modelos, em específico, os modelos com formulação de May-Leonard, as diferenças entre as curvas são resultado da influência do espaço nas simulações. A existência de espaço vazio e a ordenação espacial conduz a resultados diferentes, porém, vemos a dominação das espécies mais fracas, em específico da espécie 2, com pequenas alterações na força predatória, ou seja, a espécie 2 domina a rede para valores de $\mathcal{P}_w < 0,9$.

Com essas organizações espaciais tão influentes nesse sistema temos as grandes oscilações nos tempos iniciais das simulações como visto na Fig. 4.11. Assim como no modelo anterior com apenas uma espécie fraca, podemos ter extinção nesses tempos iniciais se o tamanho da rede for pequeno suficiente para isso. Ou seja, o tamanho da rede influencia na coexistência das espécies.

O tamanho da rede (N , cujo $\mathcal{N} = N^2$) está relacionado com a probabilidade de mobilidade, conforme a rede aumenta, é como se a mobilidade se tornasse menos influente

no sistema, reduzisse a probabilidade. Logo, podemos utilizar uma mobilidade menor em redes pequenas para evitar extinção e promover a coexistência, do mesmo modo, ao colocarmos mobilidades grandes, devemos ter redes grandes o suficiente para manter a coexistência.

Para analisarmos a relação das espécies fracas em diferentes redes, fizemos a Fig. 4.14 de simulações com as espécies 1 e 2 predando metade do que a espécie 3 e com os seguintes parâmetros: $m = 0,3$, $p = 0,35$ e $r = 0,35$. O gráfico foi gerado a partir de uma média de 10^4 simulações para até 2×10^4 gerações. Quando o sistema acusa extinção, a simulação para e computa a espécie que sobreviveu e inicia outra simulação com outras condições iniciais aleatórias, caso a simulação atinga o tempo final sem extinção, computamos como coexistência. Portanto, temos a probabilidade de sobrevivência das espécies ou coexistência delas em função do tamanho da rede.

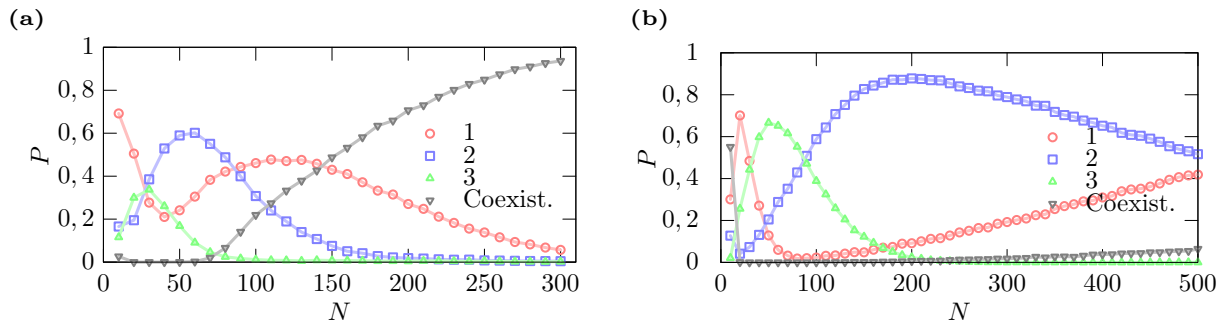


Figura 4.14: Probabilidade (P) de uma única espécie sobreviver ou da coexistência de todas as espécies em função do tamanho linear da rede (N) para a formulação de May-Leonard com $\mathcal{P}_w = 0,5$ para as espécies 1 e 2 com os parâmetros: (a) $m = 0,3$, $p = 0,35$ e $r = 0,35$; (b) $m = 0,5$, $p = 0,25$ e $r = 0,25$. Os pontos foram gerados de 10^4 simulações com 2×10^4 gerações.

Fonte: Própria autora.

A Fig. 4.14 apresenta a probabilidade de coexistência crescendo rapidamente, assim como para o modelo de uma espécie fraca. Mesmo para redes pequena ($N < 200$), com a mobilidade baixa, podemos encontrar coexistência no nosso sistema. Anterior aos resultados com probabilidade de coexistência, temos a espécie 2 com maior probabilidade de dominar a rede, causando a extinção das outras espécies, e, quanto maior o tamanho das redes, maior é a probabilidade de a espécie 1 dominar, mesmo com grandes chances do sistema se manter biodiverso.

As duas espécies que apresentam probabilidades de dominância na rede são as espécies fracas, ou seja, há uma vantagem evidente de espécies que predem menos nesse sistema. A espécie 2 domina a maioria das vezes o sistema entre redes de $30 \leq N \leq 80$. Para tamanhos maiores, $N \geq 90$, a espécie domina a rede até a probabilidade de coexistência tender a 1.

Ressaltamos que quanto maior a rede, maior a probabilidade de coexistência. Se espaço para competirem for suficientemente grande, as espécies tenderão a sempre coexistir, mesmo com a assimetria na predação, seja de uma ou duas espécies fracas.

Para as simulações com formulação de May-Leonard, as barras de erro são sempre muito menores que o tamanho dos símbolos: a incerteza no valor de P , em cada ponto, pode ser estimada como $[P(1 - P)/10^4]^{1/2}$, com um máximo de 5×10^{-3} para $P = 0,5$.

Além disso, fizemos simulações com a vizinhança de Moore, cuja procura o sítio passivo dentre os oito vizinhos, não apenas os quatro da vizinhança de von Neumann, para

gerar as figuras apresentadas anteriormente, e os resultados se mantêm com as mesmas características.

4.2.3 Reprodução de 1 espécie reduzida

Nessas simulações, utilizamos apenas a formulação de May-Leonard uma vez que para Lotka-Volterra não tem como distinguir a reprodução da predação. Alteramos apenas a probabilidade de reprodução da espécie 1, logo, a predação permanece com a simetria no sistema inteiro e a reprodução das espécies 2 e 3 são iguais entre si.

A Fig. 4.15 apresenta a evolução temporal do nosso sistema, ou seja, as densidades das espécies e do espaço vazio em função do tempo para uma simulação do modelo *RPS* com a formulação de May-Leonard usando $m = 0,5$, $p = 0,25$, $r = 0,25$ e $\mathcal{R}_w = 0,5$, ou seja, a probabilidade de reprodução da espécie 1 é metade do valor da probabilidade de reprodução das outras espécies.

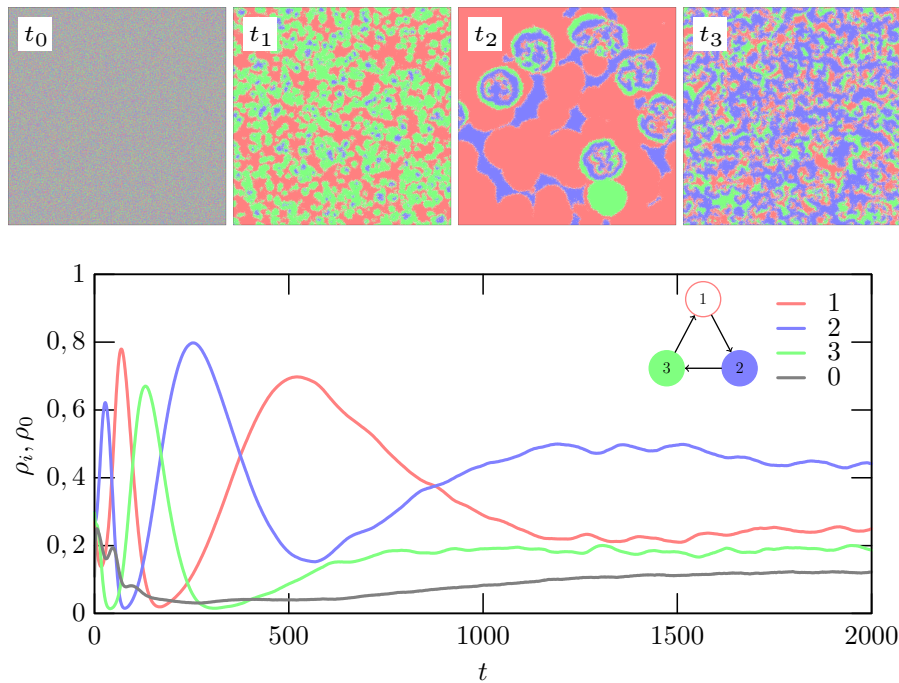


Figura 4.15: As imagens mostram a distribuição espacial de uma rede de 1000^2 para os tempos: $t_0 = 0$, $t_1 = 100$, $t_2 = 500$ e $t_3 = 2000$ em uma única simulação da formulação May-Leonard com condição inicial aleatória e suas taxas de interação com $m = 0,5$, $p = 0,25$ e $r = 0,25$, porém, a reprodução da espécie 1 com $\mathcal{R}_w = 0,5$. O painel inferior mostra a densidade de indivíduos ao longo da evolução temporal sendo que a densidade inicial, com t_0 , é $\rho_1 = \rho_2 = \rho_3 = 1/3$.

Fonte: Própria autora.

Podemos verificar que a espécie 2 é a dominante da rede após o transiente inicial e a espécie 3, possui a menor densidade. Vemos nos painéis superiores, as diferenças de coloração ao longo do tempo. Nesta fase inicial, o sistema possui grandes oscilações alterando as dominâncias da rede até alcançar o equilíbrio. O sistema inicia com os indivíduos dispostos aleatoriamente na rede e vão se organizando espacialmente, então, as densidades das espécies oscilam.

Quando em equilíbrio, o sistema apresenta a espécie fraca, 1, com densidade tendendo a uma constante e maior do que a densidade do próprio predador. O enfraquecimento não configura vantagens nem necessariamente desvantagens para a espécie afetada diretamente, porém, se torna uma vantagem para a sua presa (2).

Esse resultado acontece devido a espécie 1 reproduzir menos que as outras e sua presa (2) não é tão predada quanto no sistema simétrico, logo muitos indivíduos da espécie 2 permanecem vivos e a espécie 3 passa a ser mais predada. Com poucos indivíduos da espécie 3 então a espécie 1 é pouco predada.

Esse resultado se apresenta com a probabilidade de reprodução da espécie 1 como metade da probabilidade de reprodução das outras espécies, porém, se acentua conforme aumentamos essa diferença, ou seja, ao diminuirmos a probabilidade de reprodução da espécie 1 aumenta a diferença de densidade entre as espécies.

A Fig. 4.16 apresenta a média de densidade das últimas 10^4 gerações de cada espécie em função de $\mathcal{R}_w$. Inicialmente fizemos uma simulação com condições iniciais aleatórias, $\rho_1 = \rho_2 = \rho_3 = \frac{1}{3}$ e $\mathcal{R}_w = 1.0$, passadas as $1,5 \times 10^4$ gerações, a condição final foi usada como condição inicial para a simulação seguinte com $\mathcal{R}_w = 0,01$ até $\mathcal{R}_w = 0,01$.

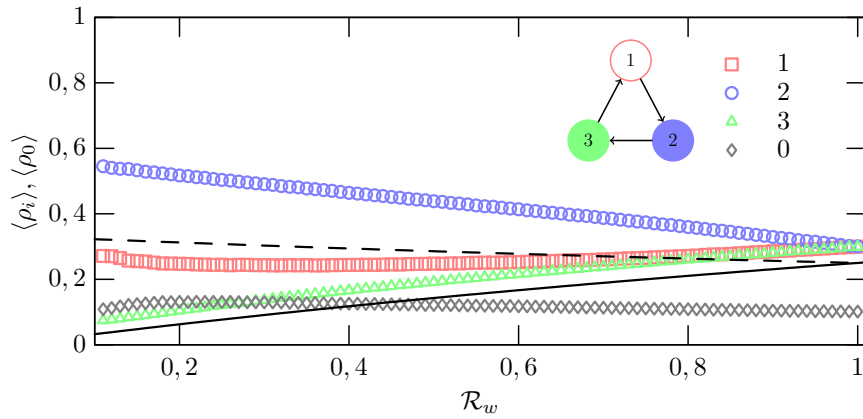


Figura 4.16: Média de densidade de indivíduos e espaço vazio em função de $\mathcal{R}_w$. Os pontos foram gerados de simulações com $1,5 \times 10^4$ gerações e desta, as primeiras 5×10^3 gerações foram descartadas para utilizarmos apenas do estado em equilíbrio para formulação de May-Leonard em redes de $\mathcal{N} = 1000^2$ com $m = 0,5$ e $p = r = 0,25$. As linhas em preto, tracejada e sólida, são as soluções estacionárias das equações (3.15) e (3.16) para $\rho_0 = \rho_1 = \rho_2$ e ρ_3 respectivamente, ou seja, as linhas são as equações (3.21).

Fonte: Própria autora.

Neste modelo, a espécie 2 é a dominante na rede conforme o fator $\mathcal{R}_w$ diminui, ou seja, quanto menos a espécie 1 preda, mais a espécie 2 domina. Além disso, mais a espécie 3 tem uma média de densidade menor que das outras espécies. Logo, quanto mais fraca a espécie, mais dominante é a sua presa e o seu predador se apresenta cada vez menor. Vemos apenas poucos valores em que a média das densidades das três espécies são praticamente as mesmas devido ao erro ser proporcional ao tamanho dos símbolos, apenas para valores de $\mathcal{R}_w > 0,9$, logo para valores menores, vemos rapidamente a distinção entre as médias das densidades.

As curvas em preto, a linha tracejada e sólida, são as soluções analíticas para as equações (3.15) e (3.16) para o caso com a espécie 1 enfraquecida, ou seja, as linhas são as equações (3.21).

As soluções das equações apresentam a espécie 3 como a com menor densidade média no sistema e as outras com a mesma densidade média. As diferenças entre as densidades aumenta conforme a reprodução da espécie 1 reduz.

As simulações apresentam a vantagem da espécie 2, e a espécie fraca, 1, com densidade média maior que o seu predador, 3. Assim, seu comportamento se assemelha as curvas analíticas. Porém, as grandes diferenças entre as simulações e os resultados analíticos dos modelos com formulação de May-Leonard sofrem a influência do espaço vazio e a organização espacial que ocorrem nas simulações que não são abordadas nas soluções analíticas.

Como visto nos modelos anteriores para formulação de May-Leonard, o tamanho da rede está relacionado com a probabilidade de se mover. A mobilidade alta necessita de uma rede maior para ter coexistência no sistema, caso contrário, em redes pequenas a organização espacial das espécies é tal que haverá um grupo de uma única espécie tão largo quanto o tamanho da caixa representado pelas grandes oscilações iniciais de densidade. Portanto, resulta em extinção. Assim, consideramos a influência do tamanho da caixa na coexistência das espécies também neste modelo.

4.2.4 Reprodução de 2 espécies reduzida

Ao alterarmos a probabilidade de reprodução da espécie 1, obtemos que a espécie beneficiada é sua presa (2) e a espécie prejudicada é seu predador (3). Quando alteramos a probabilidade de reprodução da espécie 1 e 2 vemos algumas alterações. A Fig. 4.17 mostra a evolução temporal das densidade das espécies e do espaço vazio do modelo RPS com a formulação de May-Leonard usando $m = 0,5$, $p = 0,25$, $r = 0,25$ e $R_w = 0,5$ com a probabilidade de reprodução das espécies 1 e 2 como metade do valor da probabilidade de reprodução da espécie 3.

Ocorrem também as grandes oscilações iniciais e, no equilíbrio, a espécie com maior densidade permanece a espécie 2, porém, a espécie 1 possui a menor média de densidade entre as espécies.

Podemos observar também as figuras das representações espaciais ao longo do tempo. As espécies iniciam em posições aleatórias e vão se agrupando com indivíduos da mesma espécie. Conseguimos distinguir apenas que há poucos grupos da espécie 1, como esperado, uma vez que é a espécie com menor densidade nesse sistema. Diferente do modelo anterior que reduzimos a reprodução de apenas uma espécie e podemos perceber a dominância de indivíduos da espécie 2.

Como a espécie 1 reproduz pouco, então pouco é predada a espécie 2, que apesar de reproduzir menos que a espécie 3, ainda se mantém com uma densidade alta porque, também, a espécie 3 reproduz bastante e preda mais a espécie 1, isso reduz mais ainda a densidade da espécie 1. Portanto, a espécie mais prejudicada, neste caso, é a espécie 1 e a espécie 2 domina a densidade na rede por consequência.

Podemos analisar ainda a relação da média da densidade enquanto variamos a reprodução das espécies 1 e 2. Assim como fizemos para os modelos anteriores, a Fig. 4.18 apresenta a média da densidade das espécies e do espaço vazio em função de $\mathcal{R}_w$. O fator de enfraquecimento da reprodução é aplicado para as espécies 1 e 2, assim, a espécie 3 se torna a espécie mais forte.

Do mesmo modo que nos modelos anteriores, essa figura foi construída a partir da simulação de $\mathcal{R}_w = 1.0$ com condição inicial aleatória. Utilizamos a condição final dessa simulação como condição inicial da simulação seguinte com $\mathcal{R}_w = 0.01$ e assim por diante.

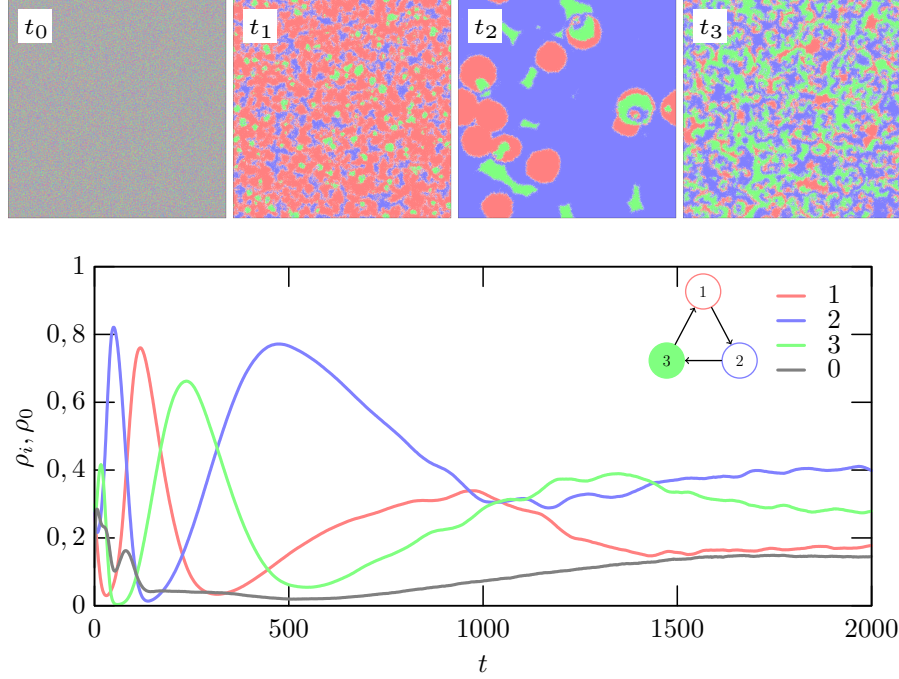


Figura 4.17: As imagens mostram a distribuição espacial de uma rede de 1000^2 para os tempos: $t_0 = 0$, $t_1 = 100$, $t_2 = 500$ e $t_3 = 2000$ em uma única simulação da formulação May-Leonard com condição inicial aleatória e suas taxas de interação com $m = 0,5$, $p = 0,25$ e $r = 0,25$, porém, a reprodução das espécies 1 e 2 com $\mathcal{R}_w = 0,5$. O painel inferior mostra a densidade de indivíduos ao longo da evolução temporal sendo que a densidade inicial, com t_0 , é $\rho_1 = \rho_2 = \rho_3 = 1/3$.

Fonte: Própria autora.

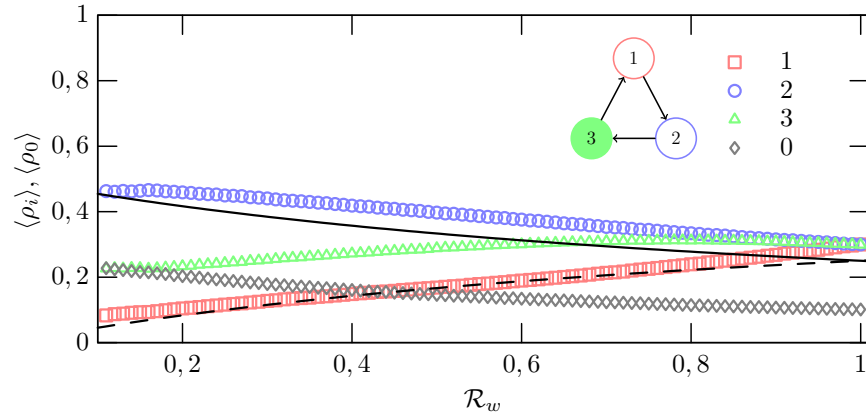


Figura 4.18: Média de densidade de indivíduos e espaço vazio em função de $\mathcal{R}_w$. Os pontos foram gerados de simulações com $1,5 \times 10^4$ gerações e desta, as primeiras 5×10^3 gerações foram descartadas para utilizarmos apenas do estado em equilíbrio para formulação de May-Leonard em redes de $\mathcal{N} = 1000^2$ com $m = 0,5$ e $p = r = 0,25$. As linhas em preto, tracejada e sólida, são as soluções estacionárias das equações (3.15) e (3.16) para $\rho_1 = \rho_3$ e $\rho_2 = \rho_0$ respectivamente, ou seja, as linhas são as equações (3.22).

Fonte: Própria autora.

Podemos notar que quanto maior as diferenças entre as taxas de reprodução, maior a consequência nas médias das densidades das espécies. Com poucos pontos, a espécie 2 apresenta a maior densidade do sistema, ou seja, a pequena variação na taxa de reprodução das espécies 1 e 2, $\mathcal{R} < 0,9$, é suficiente para apresentar a dominância da média das densidades das espécies 2 e 3 sob a espécie 1.

Além disso, a Fig. 4.18 apresenta as soluções estacionárias das equações (3.15) e (3.16) para o modelo com a reprodução das espécies 1 e 2 reduzidas, ou seja, as linhas tracejada e sólida são as curvas do conjunto de equações (3.22) com $p = r = 0,25$. Assim, a linha tracejada representa as densidades $\rho_1 = \rho_3$ e a sólida representa as densidades $\rho_0 = \rho_2$.

Os resultados das simulações e a solução analítica possuem distinções, porém, apresentam comportamentos semelhantes. As densidades das espécies dominantes são dominantes nas simulações e no resultado analítico, assim como a densidade da espécie 1, que é a menor do sistema, também está representado pela solução analítica. Assim como os outros modelos, ao tratar de simulações com formulação de May-Leonard, há a questão do espaço vazio e a organização espacial das espécies. Atribuímos a isso, então, as diferenças entre as simulações e a solução analítica.

4.2.5 Predação e reprodução reduzidas

Até este ponto, trabalhamos com modelos com apenas a predação ou a reprodução alterada, porém, podemos analisar modelos com as duas taxas assimétricas, ou seja, podemos analisar sistemas com as taxas de predação e de reprodução reduzidas simultaneamente, ou ainda, a redução de uma taxa comparada a diversos valores da outra.

Neste modelo, a princípio, reduzimos as duas probabilidades simultaneamente para uma espécie, como padrão, reduzimos as probabilidades de reprodução e de predação da espécie 1. A Fig. 4.19 apresenta a média da densidade das espécies e do espaço vazio em função de $(\mathcal{PR})_w$. Ou seja, o enfraquecimento ocorre na predação e na reprodução na mesma intensidade e é aplicado para a espécie 1 apenas, portanto, chamaremos o índice w de 1 para identificar nosso modelo com 1 espécie fraca, $(\mathcal{PR})_1$.

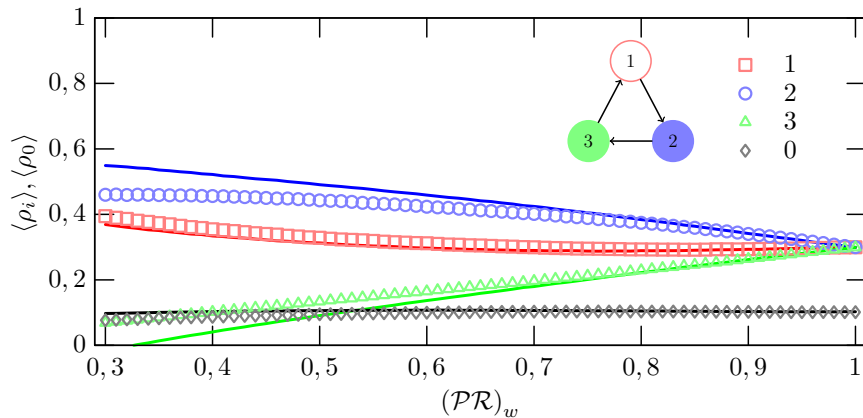


Figura 4.19: Média de densidade de indivíduos e espaço vazio em função de $\mathcal{PR}_w$. Os pontos foram gerados de simulações com as ultimas $1,5 \times 10^4$ gerações para a formulação de May-Leonard em redes de $\mathcal{N} = 1000^2$ com $m = 0,5$ e $p = r = 0,25$. As linhas sólidas representam a solução aproximada obtida das equações (4.1) utilizando os modelos anteriores $\mathcal{P}_1$ e $\mathcal{R}_1$.

Fonte: Própria autora.

Esta figura foi construída da mesma forma que as figuras anteriores sobre as médias de densidade e com formulação de May-Leonard. Portanto, a primeira simulação é realizada com condição inicial aleatória, $m = 0,5$ e $p = r = 0,25$, e para o enfraquecimento, $\mathcal{P}_w = \mathcal{R}_w = 1,0$. Ao término das 2×10^4 gerações, a condição final é utilizada como condição inicial da simulação seguinte com a redução das taxas em 0,01, ou seja, $\mathcal{P}_w = \mathcal{R}_w = 0,99$, e assim por diante.

A Fig. 4.19 apresenta a espécie 2 dominando a rede em densidade, seguido da espécie 1 e, por fim, a espécie 3 com menor densidade. A espécie fraca (1) não domina a rede igual ao caso da redução de apenas a predação, porém, ela se mantém com densidade maior do que seu predador (3), comportamento semelhante aos resultados das simulações com apenas a redução da reprodução. Nessas simulações, a influência da redução da reprodução é maior do que da redução da predação, uma vez que a predação tem que cumprir mais condições para ocorrer e, portanto, ocorre menos. Assim, os resultados apresentados na Fig. 4.19 se assemelham com os resultados apresentados na Fig. 4.16.

Além disso, o gráfico apresenta as linhas sólidas. Estas linhas representam uma comparação entre as simulações de apenas a predação reduzida e com apenas a reprodução reduzida.

No geral, podemos considerar $1 - \mathcal{P}_w \ll 1$ e $1 - \mathcal{R}_w \ll 1$, e então, expandir em série de Taylor:

$$\rho(\mathcal{P}_w, \mathcal{R}_w) \sim \rho(1, 1) + \left. \frac{\partial \rho}{\partial \mathcal{P}_w} \right|_{(1,1)} (\mathcal{P}_w - 1) + \left. \frac{\partial \rho}{\partial \mathcal{R}_w} \right|_{(1,1)} .$$

E, usando

$$\begin{aligned} \rho(\mathcal{P}_w, 1) &\sim \rho(1, 1) + \left. \frac{\partial \rho}{\partial \mathcal{P}_w} \right|_{(1,1)} (\mathcal{P}_w - 1) , \\ \rho(1, \mathcal{R}_w) &\sim \rho(1, 1) + \left. \frac{\partial \rho}{\partial \mathcal{R}_w} \right|_{(1,1)} (\mathcal{R}_w - 1) . \end{aligned}$$

Portanto,

$$\rho(\mathcal{P}_w, \mathcal{R}_w) \sim \rho(\mathcal{P}_w, 1) + \rho(1, \mathcal{R}_w) - \rho(1, 1) . \quad (4.1)$$

Assim, a partir da equação (4.1), as linhas sólidas são soma dos valores das médias das densidades de cada espécie e do espaço vazio para as simulações com apenas a predação reduzida ($\langle \mathcal{P}_1 \rangle = \langle \rho(\mathcal{P}_1, 1) \rangle$) e com apenas a reprodução reduzida ($\langle \mathcal{R}_1 \rangle = \langle \rho(1, \mathcal{R}_1) \rangle$), subtraídos da média da densidade quando as taxas não se alteram, ou seja, $\langle \rho_i((\mathcal{PR})_1 = 1) \rangle = 0,3$ para as espécies ou $\langle \rho_0((\mathcal{PR})_1 = 1) \rangle = 0,1$. Neste caso, o índice 1 representa o modelo com apenas uma espécie assimétrica, o índice i representa as três espécies (1, 2 ou 3) e o índice 0 representa o espaço vazio.

Vemos as linhas sólidas com grande precisão em relação ao resultado das simulações para o modelo com ambas as taxas reduzidas. As diferenças começam a ficar evidentes para $(\mathcal{PR})_1 < 0,6$ devido ao seu comportamento não linear.

Como habitual, além da assimetria de apenas uma espécie, fizemos a redução das duas probabilidades simultaneamente para duas espécies. O modelo é semelhante ao anterior, porém, as espécies 1 e 2 têm alterações nas probabilidades. Assim, a Fig. 4.20 apresenta a média da densidade das espécies e do espaço vazio em função de $(\mathcal{PR})_w$. Neste caso, o enfraquecimento ocorre em duas espécies, portanto, chamaremos o índice w de 2 para identificar nosso modelo com 2 espécies fracas, $(\mathcal{PR})_2$.

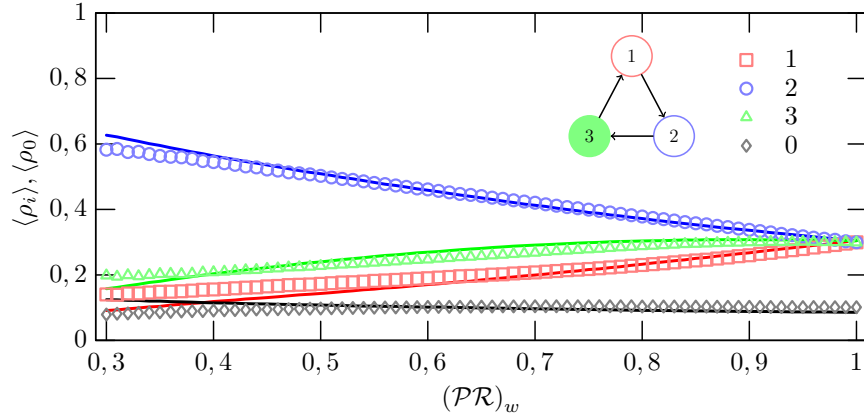


Figura 4.20: Média de densidade de indivíduos e espaço vazio em função de $\mathcal{PR}_w$. Os pontos foram gerados de simulações com as ultimas $1,5 \times 10^4$ gerações para a formulação de May-Leonard em redes de $\mathcal{N} = 1000^2$ com $m = 0,5$ e $p = r = 0,25$. As linhas sólidas representam a solução aproximada obtida das equações (4.1) utilizando os modelos anteriores $\mathcal{P}_2$ e $\mathcal{R}_2$.

Fonte: Própria autora.

Ela foi construída da mesma forma que a figura anterior, porém, com as espécies 1 e 2 com as taxas alteradas. A Fig. 4.20 apresenta a espécie 2, uma das espécies fracas, dominando a rede, seguido da espécie 3, a única espécie forte, e, por fim, a espécie 1, outra espécie fraca, com menor densidade. Apesar da espécie forte, 3, preda mais e reproduzir mais que as outras espécies, ela não domina a rede, porém, também não possui a menor densidade da rede.

Além disso, como a influência da redução da reprodução é maior do que da redução da predação, os resultados apresentados na Fig. 4.20 se assemelham com os resultados apresentados na Fig. 4.18.

Assim como o modelo anterior, a partir da equação (4.1), geramos as linhas sólidas, porém, com os valores das simulações com duas espécies enfraquecidas com apenas a predação reduzida ($\langle \mathcal{P}_2 \rangle = \langle \rho(\mathcal{P}_2, 1) \rangle$) e com apenas a reprodução reduzida ($\langle \mathcal{R}_2 \rangle = \langle \mathcal{R}_2, 1 \rangle$). E do mesmo modo, subtraímos a soma das médias das densidades de cada espécie e cada modelo com a média da densidade quando as taxas não se alteram, ou seja, $\langle \rho_i((\mathcal{PR})_2 = 1) \rangle = 0,3$ para as espécies ou $\langle \rho_0((\mathcal{PR})_2 = 1) \rangle = 0,1$.

Novamente, a precisão é grande. As simulações com o modelo de ambas taxas reduzidas simultaneamente e a combinação dos modelos $\mathcal{P}_2$ e $\mathcal{R}_2$ segundo as aproximações obtidas na equação (4.1) apresentam diferenças evidentes apenas para valores de $(\mathcal{PR})_2 < 0,5$.

Os resultados são próximos se considerados os modelos com apenas a predação reduzida, com apenas a reprodução reduzidas e o modelo com ambas taxas reduzidas igualmente. Podemos ainda, analisar modelos com algumas combinações de redução da predação e da reprodução.

Com o mesmo procedimento dos modelos anteriores, as simulações foram feitas, primeiramente, com a espécie 1 com as taxas afetadas. A Fig. 4.21 apresenta do erro dos resultados das simulações com ambas as taxas reduzidas para diversos valores comparadas com as simulações com as taxas reduzidas separadamente.

A Fig. 4.21 apresenta quatro gráficos, os gráficos coloridos representam o erro de cada espécie — 1, direita em cima, 2, esquerda em baixo e 3, direita em baixo — e o gráfico

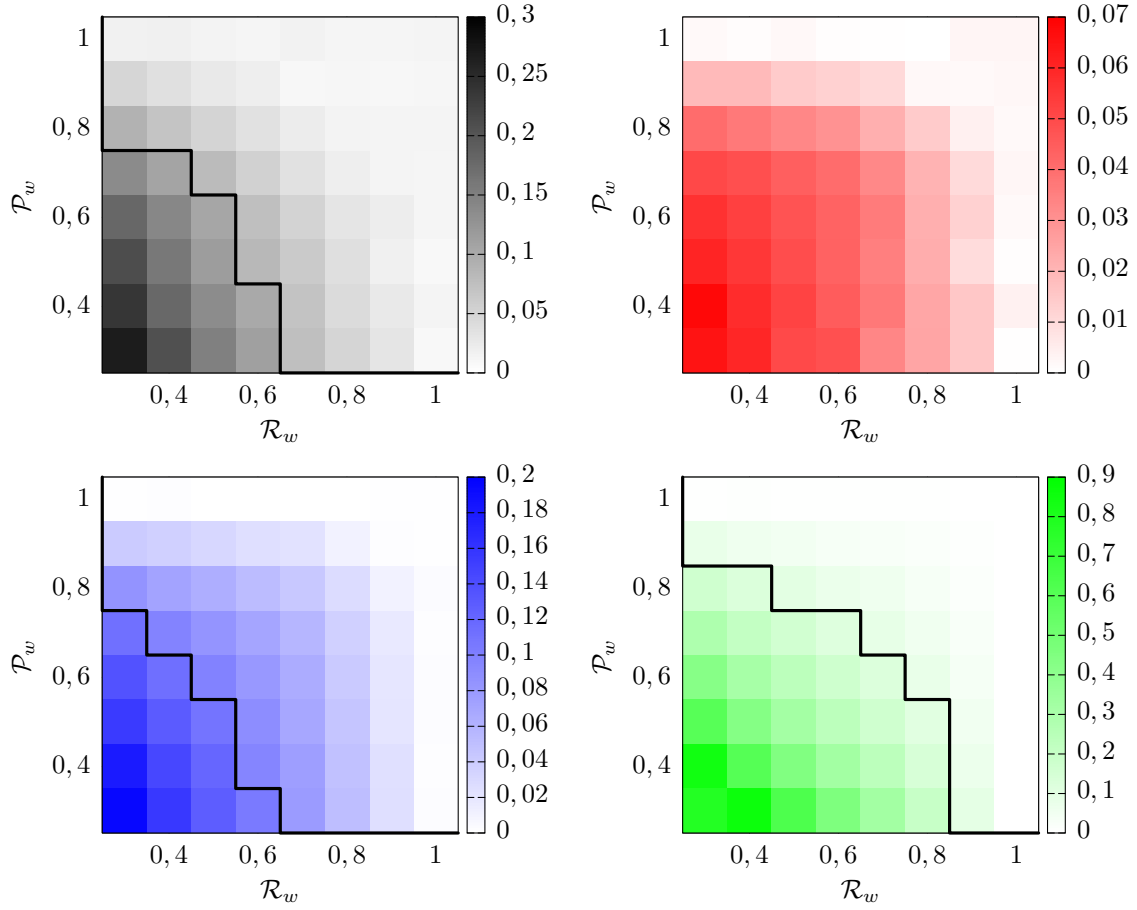


Figura 4.21: Erro estimado com a equação (4.1) e partir das simulações com diferentes valores de $\mathcal{P}_w$ e de $\mathcal{R}_w$ aplicados apenas a espécie 1. Da esquerda para a direita e de cima para baixo, os erros são referentes ao espaço vazio, espécie 1, espécie 2 e espécie 3.

Fonte: Própria autora.

em preto e branco representa o erro do espaço vazio.

Primeiramente, produzimos as simulações com $\mathcal{R}_w = 1,0$ e variamos $0,3 \leq \mathcal{P}_w \leq 1,0$ de 0,1 em 0,1. Fazemos $1,1 \times 10^4$, excluimos as 1000 primeiras e fazemos a média das densidades do restante das gerações para cada simulação. Posteriormente, seguimos o mesmo procedimento porém com $\mathcal{P}_w = 1,0$ e $0,3 \leq \mathcal{R}_w \leq 1,0$. Com as médias das densidades dessas simulações, utilizamos a equação (4.1) calculamos o erro com as médias das densidades das simulações com as variações das taxas $\mathcal{P}_w$ e $\mathcal{R}_w$ juntas.

Para valores próximos de 1,0 para ambas as taxas, os erros são pequenos, as diferenças entre os resultados das simulações com a comparação com o resultado da equação aumentam para valores pequenos de $\mathcal{P}_w$ e $\mathcal{R}_w$. A linha preta dentro dos gráficos separa as simulações com erro menor de 0,1, ou seja, para a espécie 1, todas as comparações feitas têm um erro menor que 0,07. A média de densidade das simulações com as taxas alteradas separadamente representam resultados semelhantes de simulações com as taxas alteradas juntas para diversos valores.

Fizemos o mesmo com a alteração das taxas para a espécie 1 e para a espécie 2. Então, a Fig. 4.22 apresenta o erro dos resultados das simulações com ambas as taxas reduzidas para diversos valores comparadas com as simulações com as taxas reduzidas separadamente.

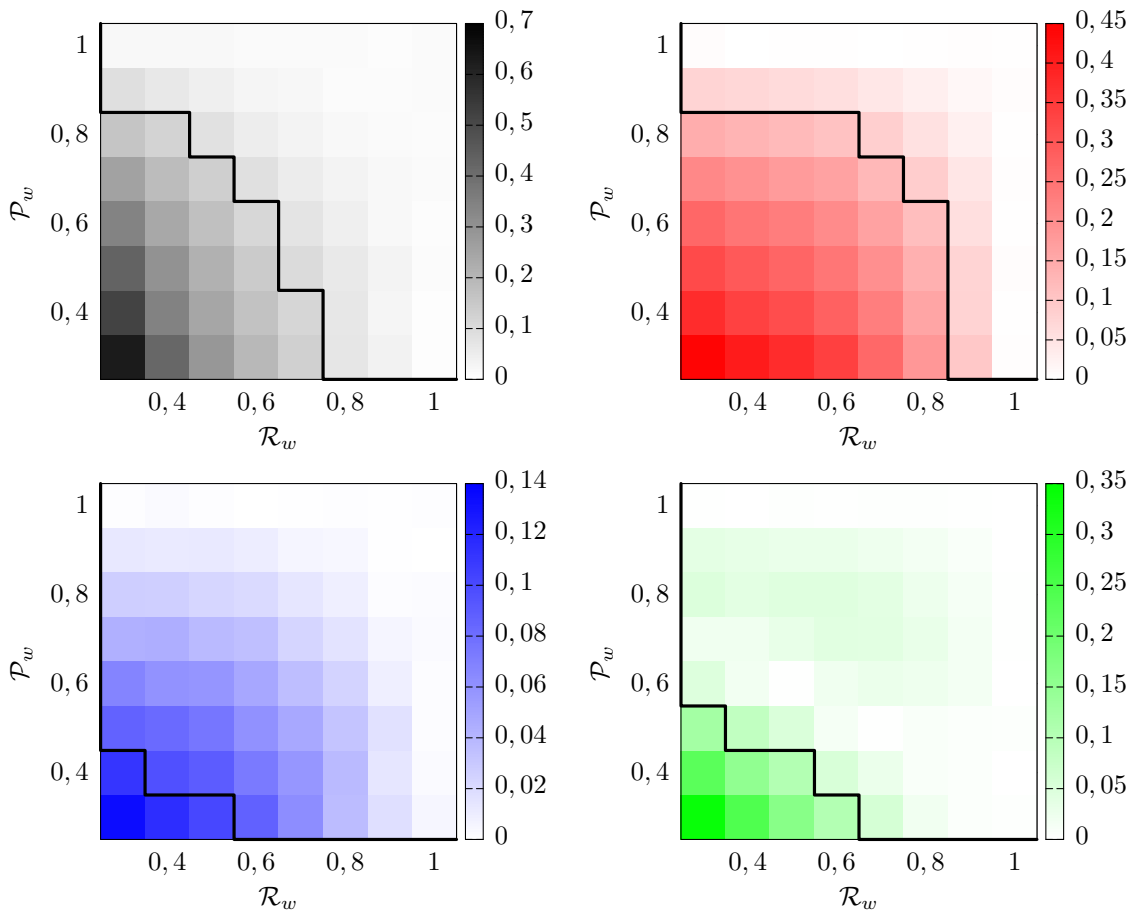


Figura 4.22: Erro estimado com a equação (4.1) e partir das simulações com diferentes valores de $\mathcal{P}_w$ e de $\mathcal{R}_w$ aplicados na espécie 1 e 2. Da esquerda para a direita e de cima para baixo, os erros são referentes ao espaço vazio, espécie 1, espécie 2 e espécie 3.

Fonte: Própria autora.

Semelhante a Fig. 4.21, a Fig. 4.22 apresenta os gráficos coloridos para cada espécie

e o gráfico em preto e branco para o espaço vazio.

Construídos da mesma maneira que a Fig. 4.21, a Fig. 4.22 apresenta os erros comparados com as simulações das taxas alteradas em conjunto e separadamente para as espécies 1 e 2. Os erros, no geral, são um pouco maiores que o caso para uma única espécie com probabilidades assimétricas, porém, o erro para valores próximos de $\mathcal{P}_w = 1,0$ e $\mathcal{R}_w = 1,0$ é relativamente pequeno. Ou seja, a equação (4.1) apresenta uma boa aproximação dos resultados das simulações com a alteração em conjunto das taxas.

4.2.6 Formulação de May-Leonard para a generalização com 4 espécies

Nesta seção, apresentaremos os resultados das simulações realizadas com o modelo generalizado do *RPS* para 4 espécies com predação assimétrica e formulação de May-Leonard. Todas as simulações desta parte seguem as regras de predação apresentado na Fig. 3.9, cada espécie possui duas presas e dois predadores, seus primeiro e segundo vizinhos.

Para a generalização com 4 espécies simétrico e não hierárquico temos as quatro espécies com densidades semelhantes entre si e formam o padrão de espirais igual ocorre no modelo com 3 espécies ambos com formulação de May-Leonard. Logo, nesses modelos, a influência do espaço existe e gera organizações espaciais, porém, padrões diferentes para cada tipo de assimetria.

Para 4 espécies competindo ciclicamente, nós podemos ter diferentes assimetrias. Para 3 espécies, as simulações são com dois modelos: com uma espécie fraca ou duas espécies fracas, porque são as combinações que se houver permutação do enfraquecimento, o sistema terá o mesmo resultado e não é do nosso interesse. Com 4 espécies podemos ter quatro modelos diferentes, ou seja, nenhum modelo é permutação do outro. Os modelos estão representados na Fig. 4.23.

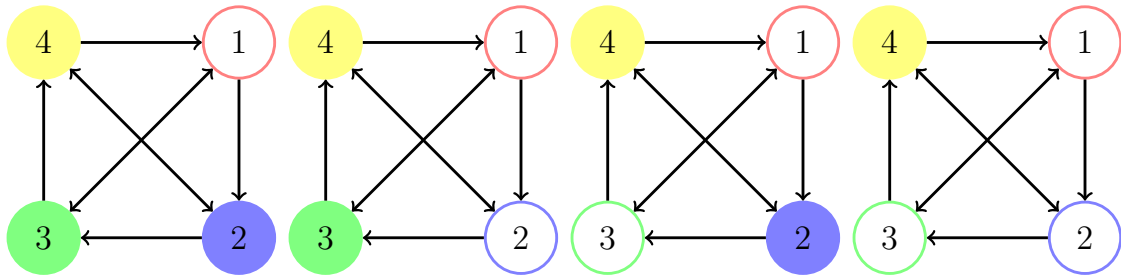


Figura 4.23: Representação dos quatro modelos para a generalização com 4 espécies. As espécies dos círculos preenchidos possuem predação p e as espécies dos círculos não preenchidos possuem predação $\mathcal{P}_w p$.

Fonte: Própria autora.

Portanto, temos um modelo com uma espécie enfraquecida (espécie 1), dois modelos com duas espécies enfraquecidas (espécies 1-2 e 1-3), e, por fim, um modelo com três espécies enfraquecidas (espécies 1-2-3).

Nestes casos, quando uma espécie é enfraquecida, a predação de todas as suas presas são afetadas do mesmo modo, ou seja, quando apenas a espécie 1 está enfraquecida, a sua probabilidade de predação a espécie 2 ou a espécie 3 é igualmente reduzida pelo fator $\mathcal{P}_w$, enquanto a predação das outras espécies permanecem com o mesmo valor inicial (p).

Com esses modelos, nós produzimos a Fig. 4.24. Esta figura apresenta a densidade das quatro espécies e a densidade do espaço vazio em função do tempo, em gerações, para os quatro modelos diferentes. Estes modelos estão representados no canto superior dos respectivos gráficos.

Além disso, para cada modelo, colocamos os painéis em diferentes gerações abaixo de cada respectivo gráfico. Essas simulações são realizações únicas com formulação de May-Leonard para $m = 0, 2$, $p = r = 0, 4$ e $\mathcal{P}_w = 0, 5$, com condições iniciais aleatórias e $\rho_1 = \rho_2 = \rho_3 = \rho_4 = 1/4$. As gerações que selecionamos para os painéis são: $t_0 = 0$, $t_1 = 50$, $t_2 = 100$, $t_3 = 150$, $t_4 = 200$, $t_5 = 250$, $t_6 = 750$, e $t_7 = 1000$.

Os quatro modelos são diferentes entre si e, conseqüentemente, obtemos resultados diferentes. Porém, todos apresentam agrupamentos das espécies e, em alguns pontos das representações espaciais após o transiente, formam o padrão de espirais com quatro braços.

Os modelos apresentados na Fig. 4.24 possuem assimetria na predação, portanto, seguem suas probabilidades: (a) $p_1 = \mathcal{P}_w p$ e $p_2 = p_3 = p_4 = p$; (b) $p_1 = p_2 = \mathcal{P}_w p$ e $p_3 = p_4 = p$; (c) $p_1 = p_3 = \mathcal{P}_w p$ e $p_2 = p_4 = p$; (d) $p_1 = p_2 = p_3 = \mathcal{P}_w p$ e $p_4 = p$.

Apenas o modelo (c) possui simetria com relação ao posicionamento dos vizinhos no ciclo, cada espécie tem um predador fraco e um forte, o mesmo acontece para suas presas, uma fraca e uma forte. Essa simetria divide as densidades em dois grupos, as densidades dos fracos são semelhantes, assim como, as densidades dos fortes. A condição inicial é rapidamente reorganizada em grupos das espécies sem grandes perturbações no sistema. Como o equilíbrio é atingido poucas gerações após o início da simulação, os painéis mostram organizações espaciais semelhantes as gerações finais desde as primeiras gerações.

Os outros modelos, (a), (b) e (d), apresentam grandes oscilações iniciais. Essas oscilações geram as diferentes colorações nos painéis, em determinados momentos há dominância de uma espécie ou de outra que produz o painel com predominância da cor da espécie dominante. Porém, ao passar do transiente, as espécies se agrupam e produzem o padrão de espirais e não há a explícita dominância da rede nos painéis, mas a dominância das espécies aparecem nos gráficos.

Para os gráficos (b) e (d), modelos 1-2 e 1-2-3, vemos a dominância da rede por, pelo menos, uma das espécies fracas. Para os gráficos (a) e (c), modelos 1 e 1-3, vemos a dominância da rede por, pelo menos, uma das espécies fortes. No caso específico de (c), há a nítida dominância das duas espécies fortes. Porém, em ambos os casos, a espécie 2, azul, domina a rede com relação a densidade de espécies e sempre está sendo predada por uma espécie fraca por meio de uma interação unidirecional.

Se comparado com o modelo apresentado anteriormente do clássico *RPS* com 3 espécies, ambas formas de enfraquecimento resultam em vantagens para pelo menos uma espécie fraca. O modelo com 4 espécies apresenta vantagens e desvantagens. Porém, nessas condições, com redes grandes o suficiente, a biodiversidade é mantida para todos os modelos.

Para a análise mais aprofundada, realizamos simulações dos quatro modelos variando a força predatória, ou seja, variamos o fator $\mathcal{P}_w$, este que multiplica a probabilidade de predação das espécies enfraquecidas. Apresentamos os resultados na Fig. 4.25 para os quatro modelos que estamos trabalhando nesta seção. Esta figura apresenta as densidades médias de cada espécie e do espaço vazio em função do $\mathcal{P}_w$ em uma rede de $\mathcal{N} = 2000^2$ com os parâmetros: $m = 0, 2$ e $p = r = 0, 4$.

Semelhante as simulações que fizemos para 3 espécies, para a Fig. 4.25 fizemos a média da densidade de cada espécie de 10^4 gerações, retirado o transiente inicial de 5×10^3 , para

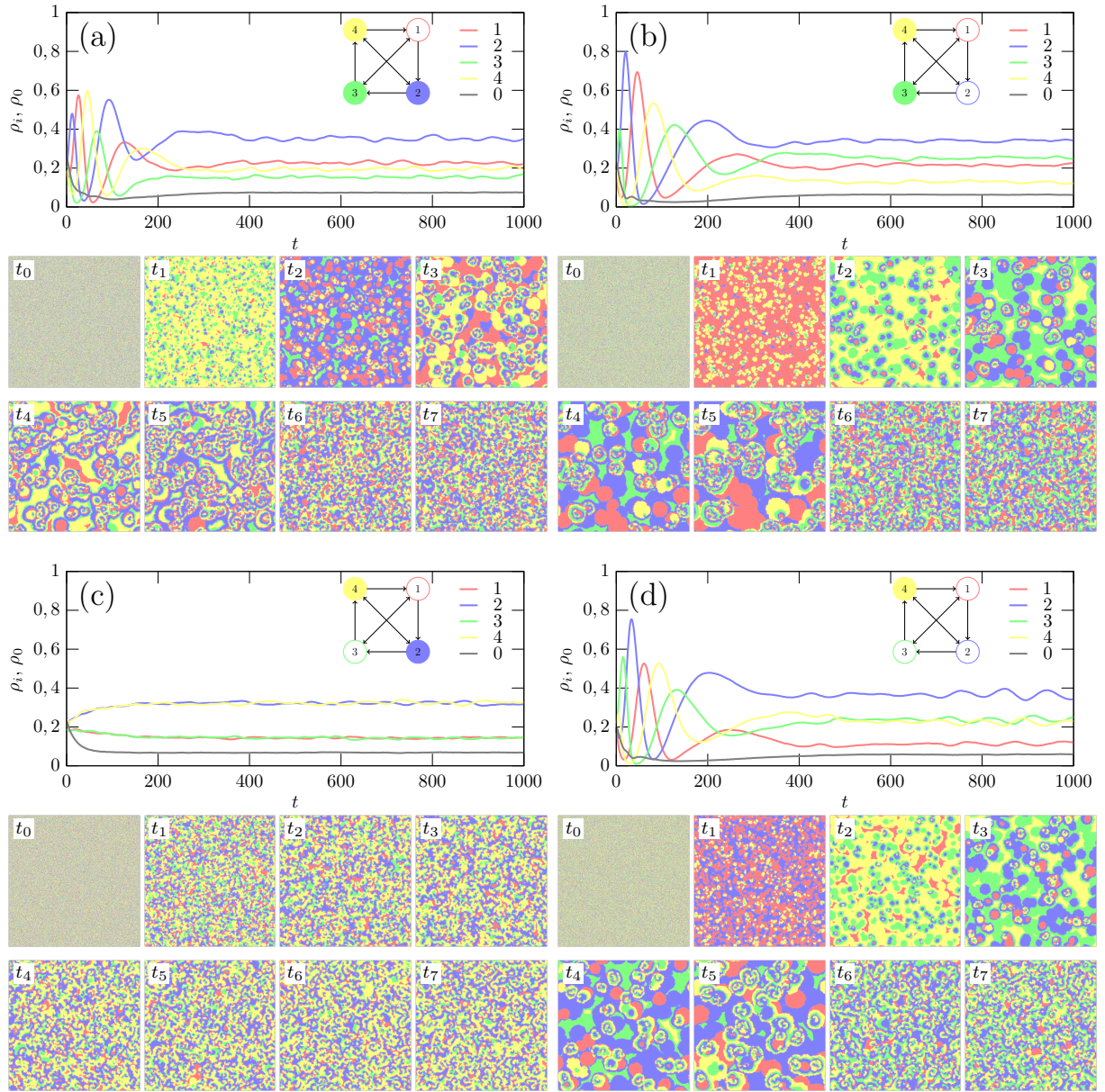


Figura 4.24: Os gráficos (a), (b), (c) e (d) mostram a densidade das quatro espécies e do espaço vazio em função do tempo para uma única simulação do modelo generalizado do *RPS* para quatro espécies com formulação de May-Leonard em uma rede de tamanho 1000^2 . A condição inicial é aleatória com $\rho_1 = \rho_2 = \rho_3 = \rho_4 = 1/4$. Os parâmetros são: $m = 0,2$, $p = r = 0,4$ e $\mathcal{P}_w = 0,5$. Os modelos estão representados no canto superior direito de cada gráfico. Os painéis abaixo de cada gráfico são as distribuições espaciais nos tempos $t_0 = 0$, $t_1 = 50$, $t_2 = 100$, $t_3 = 150$, $t_4 = 200$, $t_5 = 250$, $t_6 = 750$, e $t_7 = 1000$. As diferentes colorações dos painéis são devido as grandes oscilações iniciais apresentadas nos outros gráficos diferentes do (c), que apresenta características semelhantes em todos os painéis depois da condição inicial.

Fonte: Própria autora.

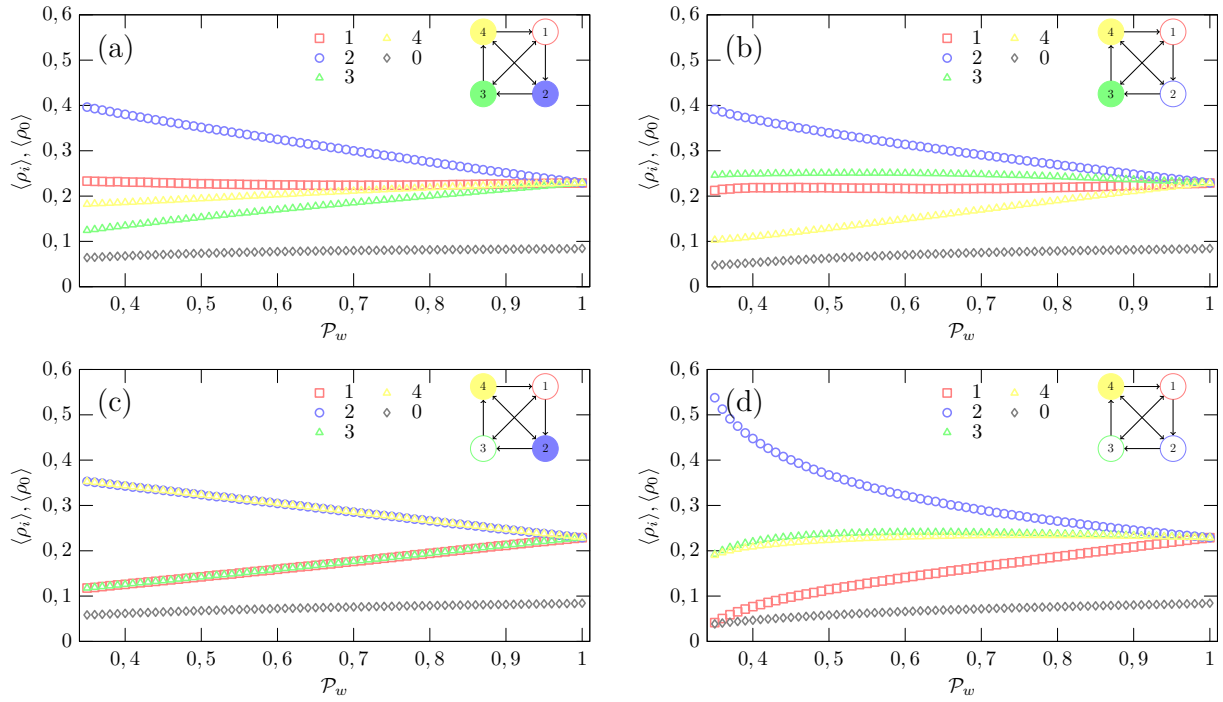


Figura 4.25: Densidade média das 4 espécies e do espaço vazio em função de $\mathcal{P}_w$ com os parâmetros $m = 0,2$, $p = r = 0,4$ e tamanho da rede de $\mathcal{N} = 2000^2$. Cada ponto é resultado da média de 10^4 gerações, fazemos um total de $1,5 \times 10^4$ gerações das quais excluimos as 5×10^3 primeiras. Note que em todos os casos, a espécie 2 (azul) é sempre a mais abundante e presa de uma espécie enfraquecida por meio de uma interação unidirecional.

Fonte: Própria autora.

$\mathcal{P}_w = 1$ com condições iniciais aleatórias. Posteriormente, pegamos a condição final dessa simulação e usamos como condição inicial da simulação seguinte (com $\mathcal{P}_w = 0,01$), assim por diante até $\mathcal{P}_w = 0,35$. Ressaltamos que os resultados seriam próximos aos que apresentamos na Fig. 4.25 se usássemos todas as condições iniciais como aleatórias, teríamos um pouco de ruído devido a instabilidade do transiente inicial.

Para diversos valores de $\mathcal{P}_w < 1$ a espécie 2 (azul) sempre domina a rede sozinha ou com a mesma média de densidade da espécie 4 (amarela), no caso (c). Apenas para os casos (b) e (d), modelos 1-2 e 1-2-3, ao menos uma espécie enfraquecida domina a rede. Conforme o valor de $\mathcal{P}_w$ reduz, maior a diferença entre as densidades médias das espécies. Ou seja, quanto mais “fracas” as espécies enfraquecidas são, maior é o efeito da sua vantagem ou desvantagem.

Para o caso (b), a vantagem das espécies enfraquecidas é evidente, uma vez que as espécies fortes estão próximas dos valores das densidades médias ou com valores bem menores, como no caso da densidade média da espécie 4 (amarela). O oposto ocorre com o caso (c), em que as espécies enfraquecidas sofrem grande desvantagem quanto menor é a sua probabilidade de predação.

Com intenção de quantificar essa desvantagem ou vantagem das espécies, sejam enfraquecidas ou não, definimos a média das densidades médias apresentadas na Fig. 4.25 para as espécies fracas e para as fortes como

$$\langle \rho_w \rangle = \frac{1}{n_w} \sum_{i \in w} \langle \rho_i \rangle, \quad \langle \rho_s \rangle = \frac{1}{n_s} \sum_{i \in s} \langle \rho_i \rangle, \quad (4.2)$$

em que w e s representam as espécies fracas e fortes, respectivamente, e, portanto, n_w e n_s são as quantidades de espécies fracas e fortes.

Destas definições, podemos estabelecer o parâmetro de vantagem ou desvantagem das espécies:

$$\mathcal{A}_w = \frac{\langle \rho_w \rangle - \langle \rho_s \rangle}{\max(|\langle \rho_w \rangle|, |\langle \rho_s \rangle|)}. \quad (4.3)$$

Caso o valor de $\mathcal{A}_w > 0$, então, o modelo apresenta uma vantagem para as espécies enfraquecidas, se $\mathcal{A}_w < 0$, o modelo apresenta uma desvantagem, e se $\mathcal{A}_w = 0$, não há vantagem nem desvantagem em ser uma espécie enfraquecida.

A Fig. 4.26 apresenta os resultados da equação (4.3) utilizando os dados obtidos das simulações realizadas dos quatro modelos para construir a Fig. 4.25. Para cada ponto de cada modelo dos gráficos da figura anterior, fizemos a média das últimas 5×10^3 gerações e usamos esses valores de cada ponto para calcular cada $\mathcal{A}_w$, para todos os valores de $\mathcal{P}_w$ da figura anterior.

Para todos os modelos, exceto para o modelo (a), quanto menor o valor de $\mathcal{P}_w$ maior a vantagem ou desvantagem em ser uma espécie enfraquecida. Vemos a vantagem explícita em ser uma espécie fraca para o modelo (b) desde valores de $\mathcal{P}_w$ próximo de 1,0, a vantagem para o modelo (d) para $\mathcal{P}_w > 0,6$, a enorme desvantagem para o modelo (c) desde valores de $\mathcal{P}_w$ próximos de 1,0 e, por fim, nem vantagem nem desvantagem para o modelo (a).

O único modelo com uma espécie fraca, modelo (a), não apresenta características positivas ou negativas no enfraquecimento de uma espécie. Além disso, para o modelo com uma espécie forte, modelo (d), a vantagem é sutil ao longo da redução do valor de $\mathcal{P}_w$.

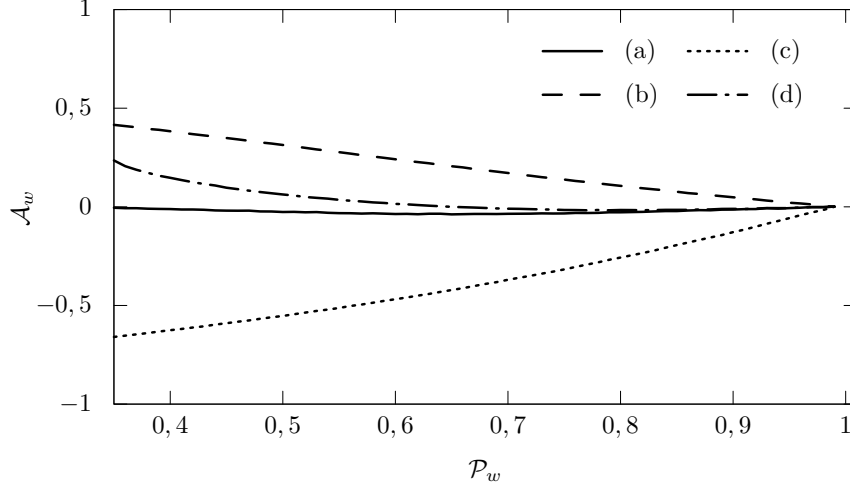


Figura 4.26: Vantagem relativa em ser espécie enfraquecida $\mathcal{A}_w$ (ou desvantagem caso $\mathcal{A}_w < 0$) em função de $\mathcal{P}_w$ para os quatro casos apresentados na Fig. 4.25. Os valores são resultado da equação (4.3) com os dados utilizados para a construção dos gráficos da figura já citada. Note que as vantagens ou desvantagens variam entre os modelos.

Fonte: Própria autora.

Com os modelos que possuem duas espécies enfraquecidas, modelos (b) e (c), a questão da simetria do sistema se apresenta crucial para a desvantagem na redução da predação. No modelo (c) as espécies possui um predador forte e um fraco, no modelo (b) apenas a espécie 2 tem essa configuração, a espécie 1 possui dois predadores fortes.

Apesar do resultado dos modelos (b) e (d) apresentarem vantagens em ser parte do grupo das espécies fracas, no geral, os resultado diferem dos encontrados para o modelo com 3 espécies. No modelo com quatro espécies, o modelo com desvantagem possui valores bem menores de $\mathcal{A}_w$ do que os modelos com vantagens possuem grandes valores de $\mathcal{A}_w$. Para os modelos de três espécies, eles sempre apresentam vantagens no enfraquecimento da predação, como já comentado anteriormente.

Além das vantagens ou desvantagens apresentadas para vários valores de $\mathcal{P}_w$, podemos analisar as consequências do tamanho da rede com relação as espécies enfraquecidas. Fizemos a mesma quantificação de alguns modelos anteriores com a probabilidade de sobrevivência em função do tamanho da rede. Como apresenta a Fig. 4.24, a maioria dos modelos apresentam grandes oscilações nas densidade das espécies nos tempos iniciais das simulações. Portanto, dependendo do tamanho da rede, pode haver uma grande probabilidade de extinção de determinadas espécies nos momentos iniciais das simulações, assim, restando apenas uma espécie sobrevivente.

A Fig. 4.27 apresenta os resultados das simulações dos quatro modelos que estamos trabalhando. Os pontos do gráfico foram formados de 10^3 simulações com 2×10^4 gerações cada ou até a extinção, e, conseqüentemente, a dominação e sobrevivência de uma espécie. Os símbolos coloridos representam a probabilidade de determinada espécie sobreviver e o cinza representa a coexistência das quatro espécies, ambos casos em função do tamanho linear da rede.

Estes gráficos foram construídos com os mesmos parâmetros da Fig. 4.24 variando apenas o tamanho da rede. Portanto, os modelos expostos no interior dos gráficos mostram as espécies enfraquecidas, círculos vazios, com a metade da probabilidade de predação ($\mathcal{P}_w$) das outras espécies, círculos preenchidos e $m = 0, 2$, $p = r = 0, 4$.

Como supomos, as grandes oscilações nos tempos iniciais dos modelos (a), (b) e (d) apresentadas na Fig. 4.24 possuem grande dependência do tamanho da rede porque a Fig. 4.27 apresenta esses modelos com distintas espécies sobrevivendo e dominando a rede com grande probabilidade para redes pequenas, semelhante aos modelos com três espécies.

O modelo (c), diferente dos outros, apresenta uma probabilidade relativamente pequena, quase constante e semelhante para todas as espécies devido apenas ao tamanho da rede (N , cujo $\mathcal{N} = N^2$) e não devido a influência do enfraquecimento das duas espécies. Uma vez que a probabilidade de coexistência entre as espécies aumenta rapidamente até 100% em redes maiores com $N > 70$.

Podemos notar que a espécie mais abundante apresentada na Fig. 4.25 é, na maioria dos casos, a espécie 2, no entanto não é a espécie que domina a rede em caso de extinção ou mesmo com probabilidade de coexistência nos modelos (a) e (b). Com a espécie vermelha, podemos ver grandes valores de probabilidade de sobrevivência mesmo esta não sendo a espécie com maior média de densidade.

Nosso interesse maior está na região com probabilidade de coexistência das espécies maior que zero, porque são sinais de que o tamanho da rede é suficiente para manter a biodiversidade. Para os casos (b) com $N > 100$ e (d) com $N > 200$, a espécie vermelha (1) tem a maior probabilidade de sobreviver, mesmo que nesses modelos em que densidade média dela está como terceiro e quarto lugar, respectivamente, apresentado na Fig. 4.25.

Essa inconsistência pode ser resultado da ordem de extinção das espécies. Uma vez que uma espécie morre, o ciclo se modifica e, então, temos outras condições para levarmos em consideração. Procuramos, neste sentido, analisar a primeira espécie que é extinta em cada modelo para uma análise mais apurada sobre as probabilidades de sobrevivência de determinadas espécies.

A Fig. 4.28 apresenta, com os símbolos coloridos, a probabilidade P^* da primeira espécie morrer, em casos que não ocorrerem a coexistência das espécies, em função do tamanho da rede N . E para os símbolos em cinza, os mesmos valores encontrados na Fig. 4.27, são as probabilidades de coexistência em função do tamanho da rede N . Porque os gráficos foram produzidos com as mesmas condições, porém, ao invés de quantificar a probabilidade da espécie sobreviver e dominar a rede (Fig. 4.27), nesse caso, buscamos quantificar a primeira espécie que morre quando não há coexistência.

Ao compararmos a probabilidade de a primeira espécie morrer, apresentada na Fig. 4.28, com os valores das densidades médias das espécies, apresentados na Fig. 4.25, podemos observar que para $\mathcal{P}_w = 0,5$, as espécies com menor densidade média geralmente são as primeiras a morrer em redes pequenas suficientes sem probabilidade de coexistência, porém, principalmente nas regiões em que essa probabilidade de coexistência é maior que zero.

Quando a primeira espécie morre, então, as outras três espécies continuam competindo até restar apenas uma espécie dominando toda a rede. Antes da aniquilação das outras duas espécies, as três espécies podem ser classificadas com o parâmetro de força S_k , onde k representa o número de presas menos o número de predadores dessas espécies restantes, ou seja, $k = -1, 0, 1$ (uma presa e dois predadores, uma presa e um predador, duas presas e um predador). Além disso, $S_k = (i + 2 - k) \bmod i$, com i representando a primeira espécie a morrer e mod, o “resto da divisão por”. Portanto, a ordem de morte das outras espécies é: S_{-1} , S_0 e, por fim, a espécie sobrevivente, S_1 .

Sendo assim, quando observamos a probabilidade (P) de sobrevivência de uma determinada espécie apresentada na Fig. 4.27, podemos justificar a espécie sobrevivente devido a probabilidade (P^*) de uma espécie morrer primeiro quando não ocorre coexis-

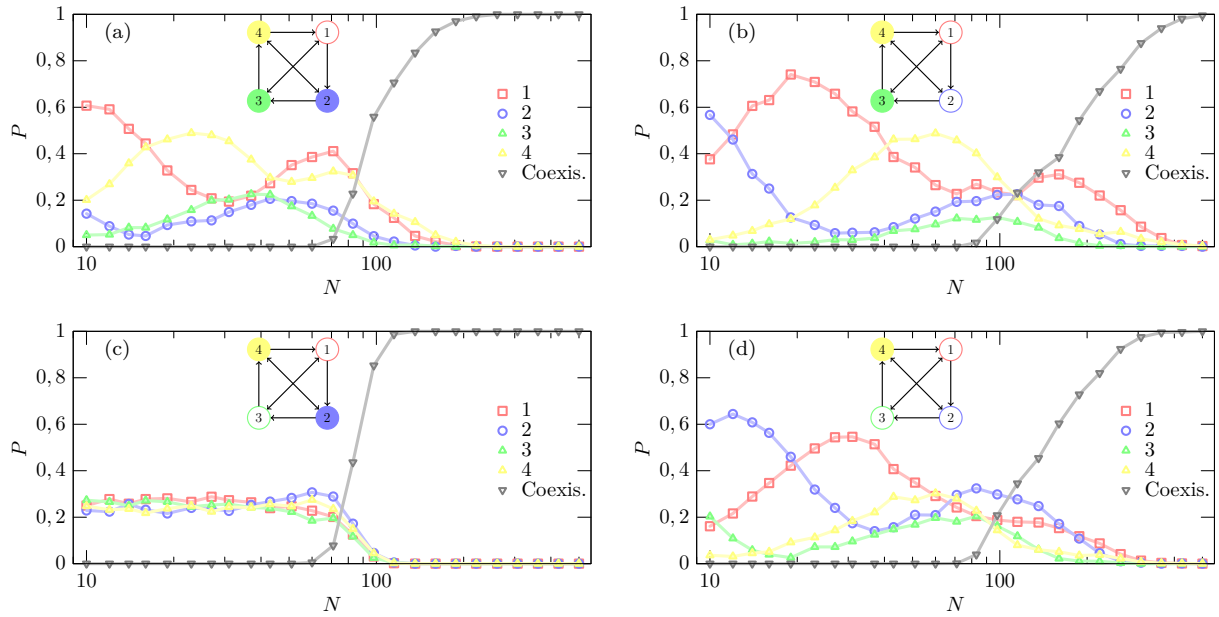


Figura 4.27: Probabilidade P de uma espécie sobreviver ou de todas as espécies coexistirem em função do tamanho linear da rede N . Utilizamos os mesmos parâmetros da Fig. 4.24. Cada ponto é formado de 10^3 simulações com 2×10^4 gerações cada ou até a sobrevivência de uma única espécie. As condições iniciais são sempre aleatórias e $\rho_1 = \rho_2 = \rho_3 = \rho_4 = 1/4$. A barra de erro é sempre menor do que os tamanhos dos símbolos.

Fonte: Própria autora.

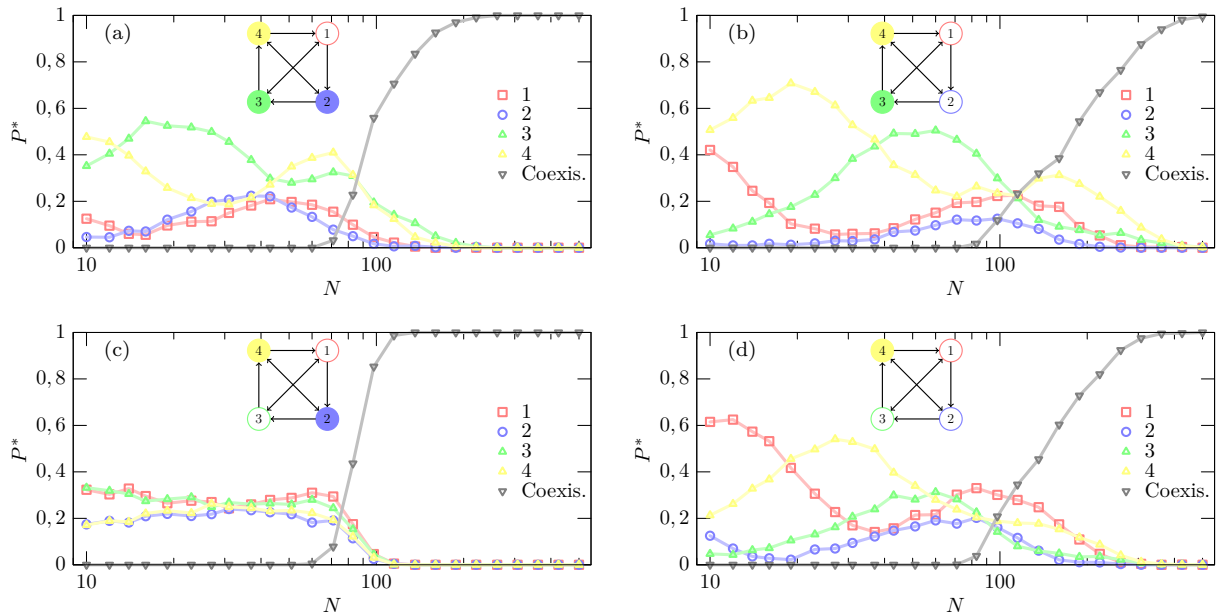


Figura 4.28: A Probabilidade P^* da espécie i ser a primeira a ser extinta ou a coexistência de todas as espécies em função do tamanho linear da rede N . Os pontos para estes gráficos foram produzidos usando as mesmas condições consideradas na Fig. 4.27.

Fonte: Própria autora.

tência, apresentado na Fig. 4.28. E por fim, esses dados se relacionam com os apresentados na Fig. 4.25 com a espécie com menor densidade média com $\mathcal{P}_w = 0,5$.

Por exemplo, em valores de tamanho da rede (N) em que há probabilidade de coexistência das espécies, podemos analisar o modelo (b) na Fig. 4.28. Neste caso, a espécie com maior probabilidade de morrer primeiro é a espécie 4 (amarela). Sendo assim, ao resolvermos a expressão para a força das espécies restantes temos: $S_{-1} = 3$, $S_0 = 2$ e $S_1 = 1$. Portanto, a espécie mais forte seria a espécie 1 (vermelha), como podemos observar na Fig. 4.27 do modelo (b) com os maiores valores de probabilidade de sobrevivência. Além disso, a espécie 4 possui a menor densidade média apresentada na Fig. 4.25.

Portanto, entendemos que a competição assimétrica entre quatro espécies pode ter vantagens ou desvantagens para a espécies enfraquecidas pois dependem do modelo. No geral, existem vantagens, porém, são pequenas, para os modelos (b) e (d). Não há vantagem nem desvantagem para o modelo (a). Há uma grande desvantagem para em ser uma espécie fraca no modelo (c). Essas vantagens e desvantagens são maiores quanto menores os valores de $\mathcal{P}_w$.

Diferentemente dos resultados obtidos para as simulações com o modelo *RPS* com três espécies, as espécies fracas não são sempre as mais abundantes no nosso sistema. Além disso, as espécies com menor densidade média tem maior probabilidade de ser extinta em redes relativamente pequenas, porém, como vimos para todos os modelos com implementação de May-Leonard, quando as redes são grandes o suficiente, tender ao infinito, a probabilidade de coexistência das espécies tende a 100%.

4.2.7 Paridade

A princípio, vemos grandes diferenças entre os modelos de $N_S = 3$ e $N_S = 4$ espécies para a formulação de May-Leonard com assimetria na predação das espécies. Enquanto a espécie com menor predação das três espécies domina a rede, com quatro espécies, é a presa da espécie fraca que domina. Os dois modelos não são suficiente para concluirmos algum padrão entre quantidade de espécies pares ou ímpares, portanto, nesta seção, vamos trabalhar com modelos com quantidades maiores de espécies.

Os modelos que utilizamos nesta seção são de $N_S = 3$ espécies até $N_S = 12$ espécies diferentes. A princípio, analisamos nas seções anteriores os modelos com $N_S = 3$ e $N_S = 4$ espécies, logo, focaremos aqui, nos modelos com $N_S = 5, 6, 7$ e 8 espécies com várias espécies fracas e para modelos com $N_S = 9, 10, 11$ e 12 espécies, com 1 e 2 espécies fracas.

Assim como nos modelos anteriores, fizemos todos os modelos diferentes com quantidades de espécies enfraquecidas, ou seja, a Fig. 4.29 apresenta apenas alguns modelos com quantidade de espécies fracas, com a probabilidade de predação alterada.

Para os modelos com $N_S = 9, 10, 11$ e 12 espécies, segue a mesma configuração apresentada na Fig. 4.29, porém, com apenas a espécie 1 ou as espécies 1 e 2 são fracas, e portanto, esses círculos não seriam preenchidos na representação dos modelos. Mas, ambos os modelos possuem apenas setas unidirecionais nas bordas e setas bidirecionais internamente com a assimetria apenas na predação.

Para os modelos com $N_S = 9, 10, 11$ e 12 , há apenas dois tipos para cada um, ou seja, a espécie 1 fraca ou as espécies 1 e 2 fracas. Com os modelos apresentados na Fig. 4.29, conseguimos diversas combinações de modelos que não representam mesmo modelo. Todos estes modelos estão expostos na tabela 4.1 a seguir.

Como a tabela 4.1 apresenta, temos 6 diferentes tipos de modelos para um sistema com

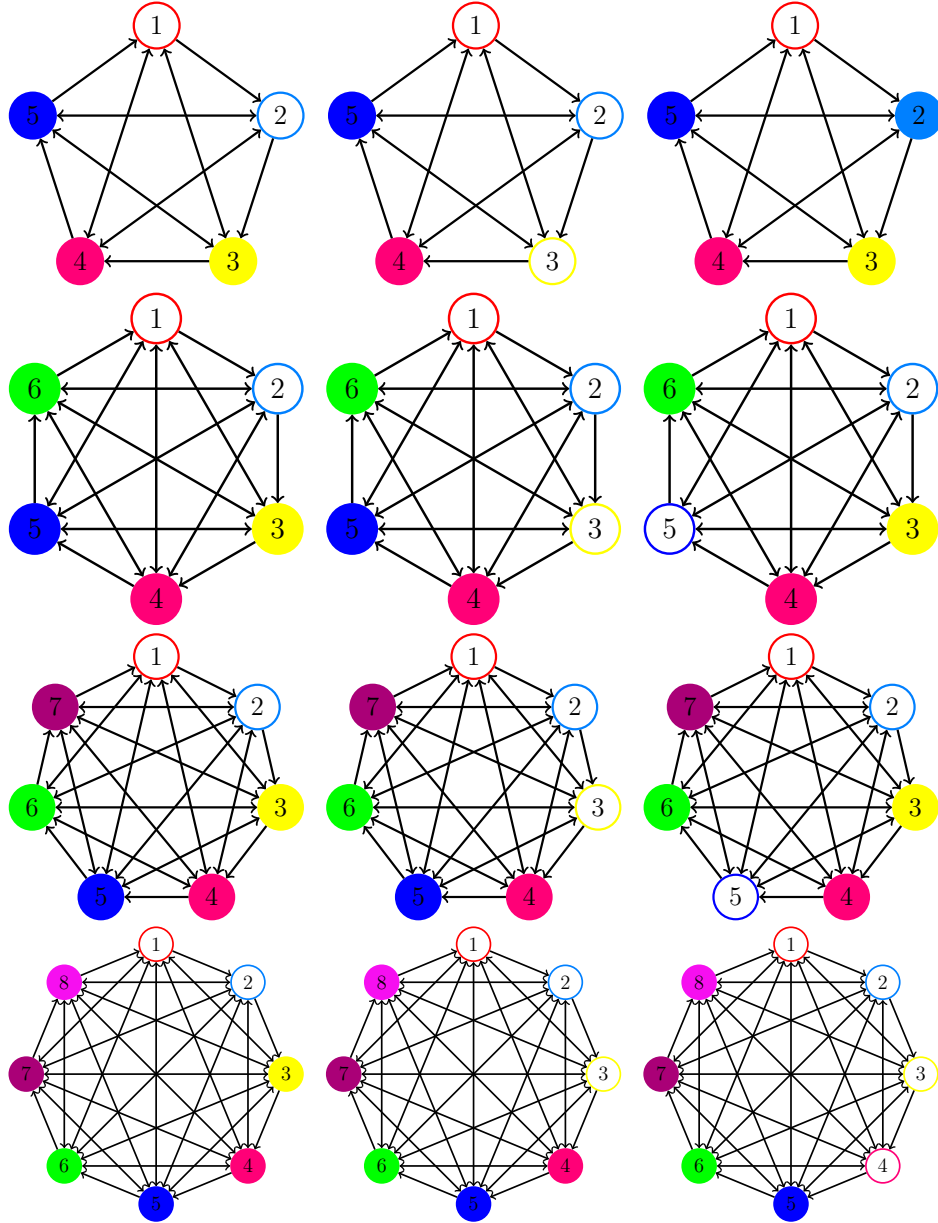


Figura 4.29: Representação de alguns modelos para a generalização com 5, 6, 7 e 8 espécies. As espécies dos círculos preenchidos possuem predação p e as espécies dos círculos não preenchidos possuem predação $\mathcal{P}_{wp}$.

Fonte: Própria autora.

$N_S = 5$	12	123	1	1234	134	13
$N_S = 6$	12	123	125	14	1234	1245
	1	12345	124	12355	13	135
$N_S = 7$	12	123	125	1245	1236	126
	1234	12356	1	12345	124	14
	1235	123456	12346	1246	13	135
$N_S = 8$	12	123	1234	127	1256	1245
	125	1236	12356	12456	12347	1237
	126	1257	123467	1	14	124
	12457	12345	1247	123456	123567	1235
	12346	1234567	136	123457	12357	1246
	15	13	135	1357		

Tabela 4.1: Lista de todos os modelos com $N_S = 5, 6, 7, 8$. Cada dígito representa a espécie fraca, ou seja, quando há 12, as espécies 1 e 2 são as fracas.

Fonte: Própria autora.

5 espécies, 12 diferentes modelos para 6 espécies, 18 diferentes modelos para 7 espécies e 34 diferentes modelos para 8 espécies. Portanto, quanto maior o número de espécies, maior a quantidade de modelos diferentes e não se torna viável analisar modelos com quantidades maiores de espécies. Consideramos a quantidade de dados que os modelos selecionados podem gerar são suficiente para implicações razoáveis para o comportamento da paridade nesses sistemas.

Todos os modelos desta seção possuem as flechas externas unidirecionais e as internas bidirecionais e seguem as regras do modelo *RPS* com mobilidade, reprodução e predação, portanto, a Fig. 4.30 apresenta o padrão de espiral, e o padrão ocorreria para qualquer modelo escolhido com as características ditas aqui.

Em específico, as imagens mostram a configuração espacial das simulações dos modelos com 5, 6, 7 e 8 espécies (da esquerda para a direita) após $t = 1, 1 \times 10^4$ gerações para uma única simulação de cada com formulação de May-Leonard e com os parâmetros $m = 0, 2$ e $r = p = 0, 4$ em uma rede de tamanho $\mathcal{N} = 1000^2$.

A Fig. 4.30 apresenta as espirais compostas com todas as espécies que estão no modelo, ou seja, para (a), as espirais possuem 5 “braços”; para (b), 6 “braços”; para (c), 7 “braços”; e para (d), 8 “braços”. Neste caso, todas as espécies tem os mesmos parâmetros, o sistema é simétrico com $\mathcal{P}_w = 1$, ou seja, nenhum enfraquecimento foi aplicado.

A Fig. 4.31 foi produzida similarmente a Fig. 4.30, com uma formulação de May-Leonard, $m = 0, 2$ e $r = p = 0, 4$. Porém, com os modelos de 7 e 8 espécies e com $\mathcal{P}_w = 0, 5$ para os modelos com apenas a espécie 1 fraca, casos (a) e (c), e modelos com as espécies 1 e 2 fracas, casos (b) e (d). Ressaltamos que a escolha dos modelos foi arbitrária e que os outros modelos apresentam resultados semelhantes.

Algumas espirais se dissiparam em algumas partes com $\mathcal{P}_w = 0, 5$ para enfraquecer a espécie 1, porém, com as espécies 1 e 2 enfraquecidas a mudança é muito maior, independente da quantidade de espécies dos modelos. Quando as espirais são quebradas as espécies se agrupam em diversas configurações espaciais.

Sabemos que o sistema está assimétrico, porém, a Fig. 4.30 não é suficiente para analisar alguma vantagem ou desvantagem das espécies enfraquecidas. Podemos apenas inferir sobre a diferença entre o espaço vazio, uma vez que com grupos de espécies, ao

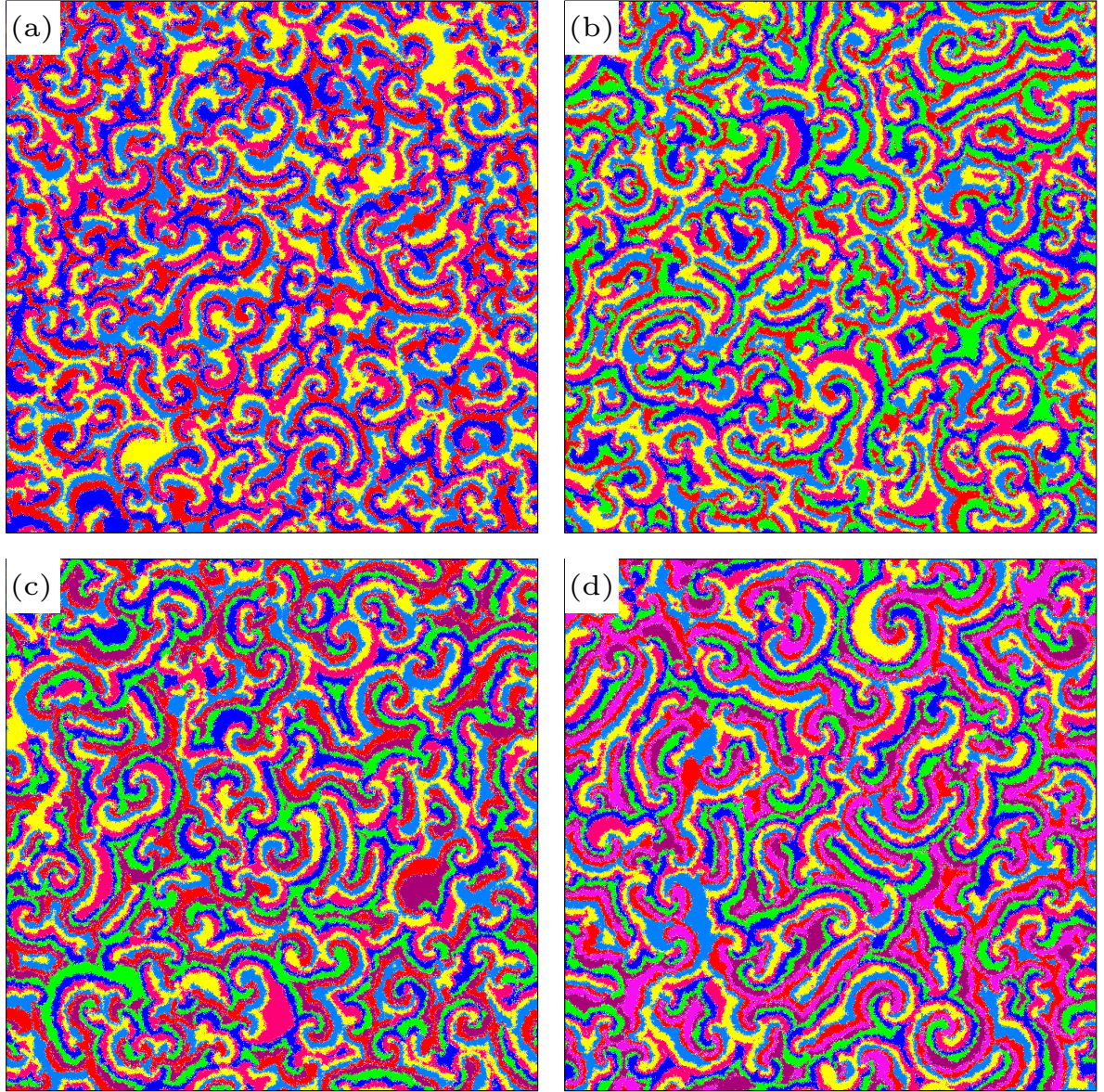


Figura 4.30: Os painéis mostram a distribuição espacial para diferentes quantidades de espécies: (a) $N_S = 5$, (b) $N_S = 6$, (c) $N_S = 7$, (d) $N_S = 8$. O tamanho da rede de 1000^2 ao final de $t = 1,1 \times 10^4$ gerações para uma realização das generalizações do modelo *RPS* com formulação de May-Leonard com $m = 0,2$, $p = r = 0,4$ e $\mathcal{P}_w = 1$.

Fonte: Própria autora.

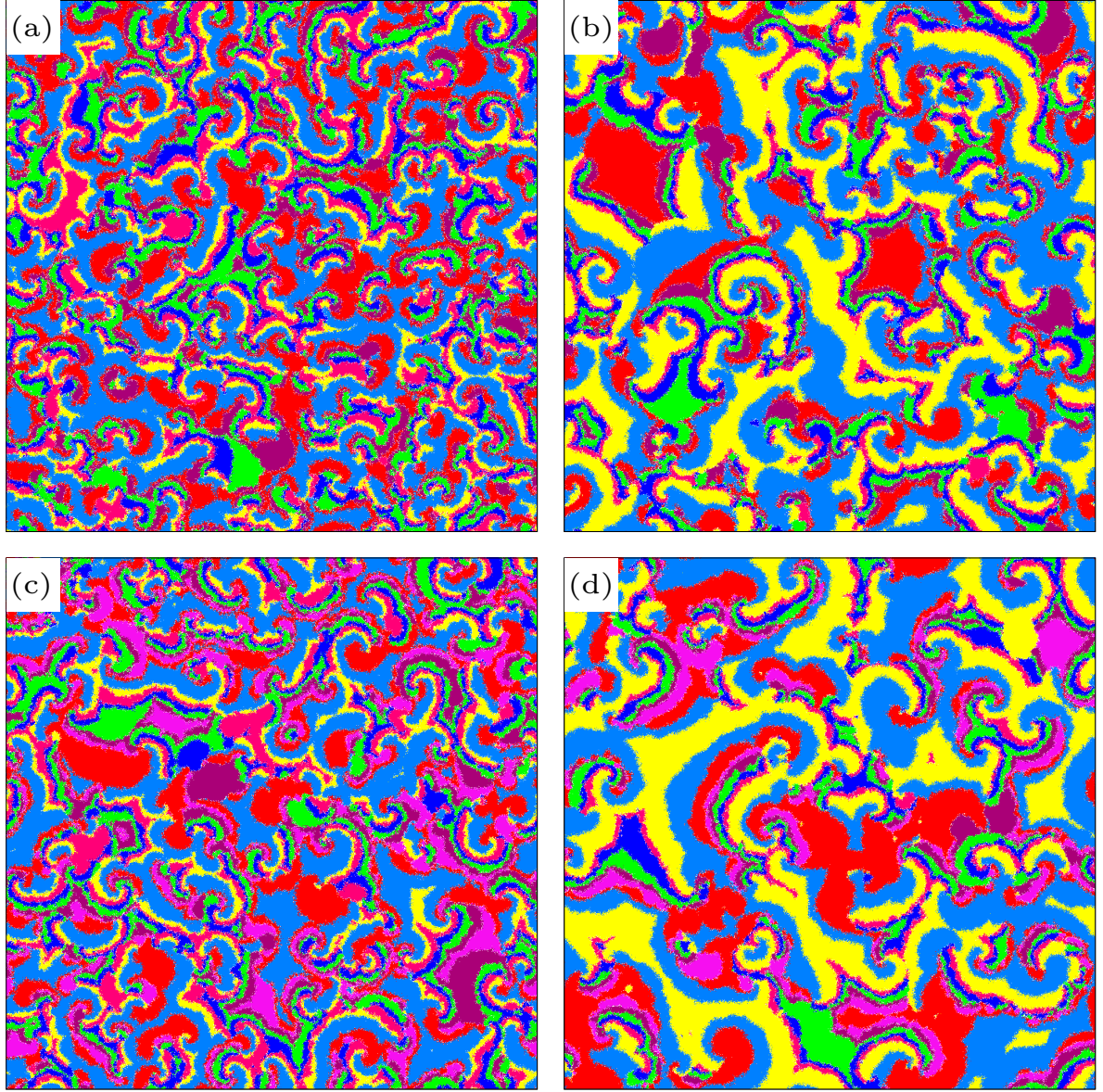


Figura 4.31: Os painéis foram gerados igualmente a Fig. 4.30 porém, com $\mathcal{P}_w = 0,5$. Os dois primeiros painéis são de $N_S = 7$ com: (a) espécie 1 fraca e (b) espécies 1 e 2 fracas. Os dois últimos painéis são de $N_S = 8$ com: (c) espécie 1 fraca e (d) espécies 1 e 2 fracas.

Fonte: Própria autora.

invés de espirais, as fronteiras diminuem, então, a quantidade de espaço vazio é menor para os casos (b) e (d).

Para uma análise mais apurada, a Fig. 4.32 apresenta as densidades das espécies e do espaço vazio em função do tempo em uma rede de tamanho $\mathcal{N} = 1000^2$ para os modelos de 7 e 8 espécies com uma única formulação de May-Leonard, $m = 0,2$, $r = p = 0,4$ e $\mathcal{P}_w = 0,5$ para a espécie 1 ou para as espécies 1 e 2 enfraquecidas.

Os gráficos superiores apresentam os modelos com $N_S = 7$ e os inferiores com $N_S = 8$. Suas legendas possuem determinados números circulosados, esses números representam as espécies enfraquecidas, logo, os gráficos da esquerda possuem apenas a espécie 1 enfraquecida, enquanto os gráficos da direita possuem as espécies 1 e 2 enfraquecidas.

Ressaltamos que, nesta seção, as espécies possuem as mesmas cores em todos os modelos e que seguem as regras expostas na Fig. 4.29 com a quantidade de presas e predadores diferentes para cada modelo.

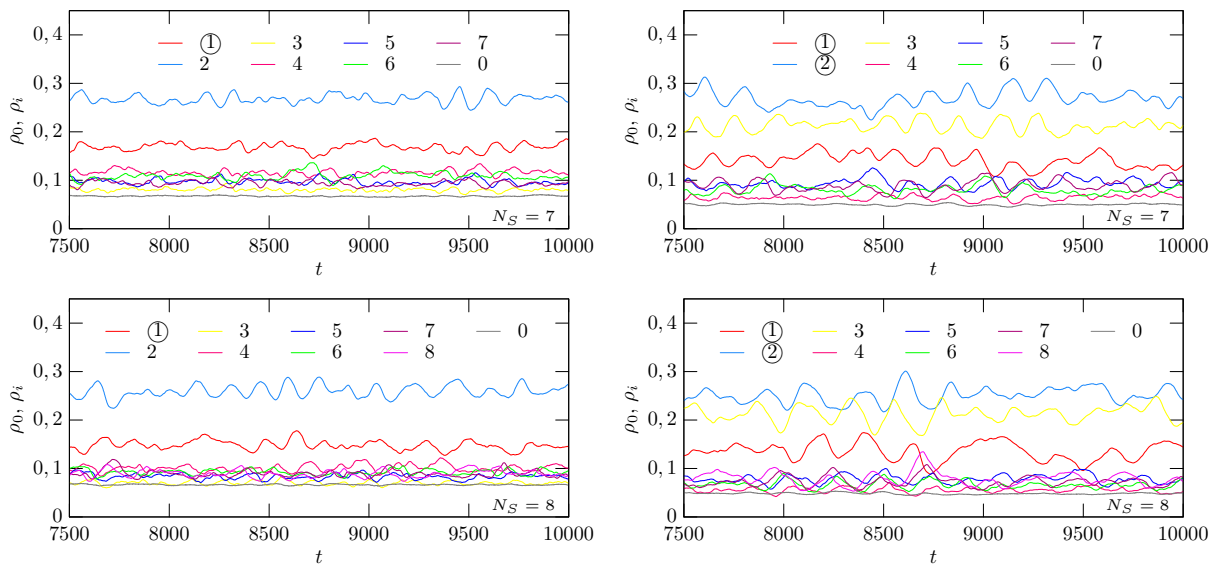


Figura 4.32: Os gráficos mostram a densidade das espécies e do espaço vazio em função do tempo para as mesmas condições que a Fig. 4.31. Os gráficos superiores são com $N_S = 7$, os gráficos inferiores com $N_S = 8$ e as espécies circulasdas nas legendas são as espécies enfraquecidas.

Fonte: Própria autora.

No primeiro momento, podemos afirmar que a espécie 2 é favorecida em todos os modelos apresentados. A espécie 1 não é prejudicada em nenhum sistema, ela se apresenta como a segunda ou terceira maior densidade de espécies de todos os modelos. Logo, mesmo com o enfraquecimento da predação da espécie 1 ou das espécies 1 e 2, elas não ficam em desvantagem com relação as outras espécies.

Destacamos a espécie 3 nos casos com duas espécies reduzidas. Essa se diferencia das outras espécies perdendo apenas para a espécie 2 em densidade. Ou seja, as espécies com densidades que se sobressaem na rede são presas das espécies fracas e/ou as espécies fracas. Além disso, a densidade de espaços vazios reduz com modelos com as espécies 1 e 2 fracas. Porém, no geral, os modelos com 7 e 8 espécies possuem resultados qualitativamente iguais.

Podemos quantificar os resultados de todos os modelos propostos ($N_S = 3, 4, \dots, 12$) do mesmo modo que quantificamos a desvantagem ou vantagem das espécies enfraquecidas

na subseção anterior, sobre a generalização do modelo *RPS* para 4 espécies. Utilizaremos aqui, o mesmo parâmetro $\mathcal{A}_w$ da equação (4.3). Nesse caso, consideramos os modelos com 1 ou 2 espécies fracas.

O painel da esquerda da Fig. 4.33 mostra a vantagem relativa em ser uma espécie fraca $\mathcal{A}_w$ (ou desvantagem se $\mathcal{A}_w < 0$) em função de $\mathcal{P}_w$ e N_S , para modelos com uma espécie fraca, considerando um número total de espécies N_S entre 3 e 12 e $\mathcal{P}_w$ entre 0,5 e 1. Do mesmo modo, o painel da direita exibe a vantagem relativa média entre todos os modelos com duas espécies fracas $\mathcal{A}_w$ em função de $\mathcal{P}_w$ e N_S .

Ressaltamos que modelos com quantidade de espécies que comportam mais de uma combinação de duas espécies fracas foi realizado a média dos $\mathcal{A}_w$ de cada combinação para determinado modelo com uma quantidade de espécies, ou seja, para o modelo $N_S = 4$ temos as combinações 12 e 13 para duas espécies fracas, portanto, realizamos a média dos $\mathcal{A}_w$ dessas duas combinações. Constatamos ainda que não há modificações significativas se calculássemos a média das densidades das combinações para depois calcular o $\mathcal{A}_w$ final, logo, o modelo é ergótico.

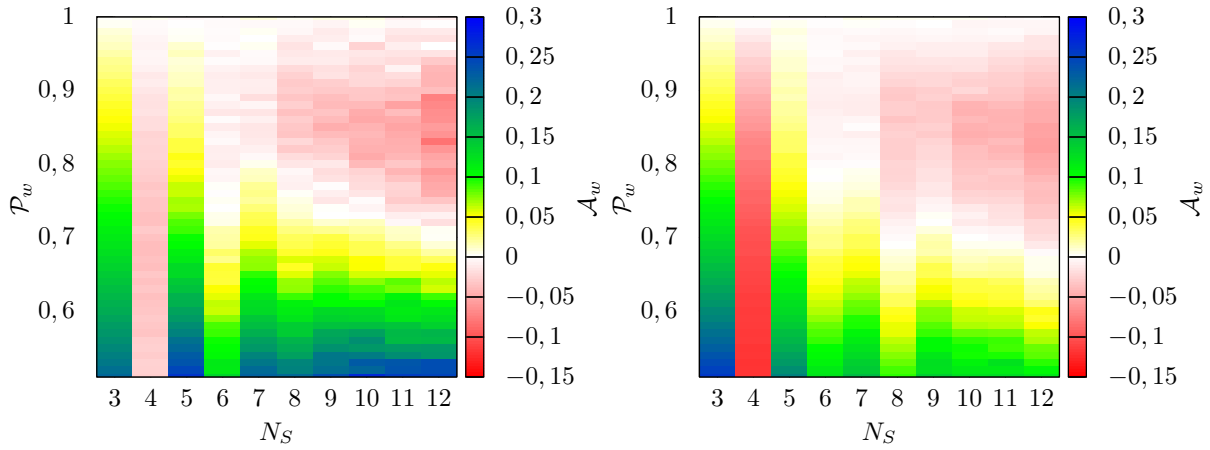


Figura 4.33: Vantagem relativa em ser uma espécies fraca (ou desvantagem se $\mathcal{A}_w < 0$) em função de $\mathcal{P}_w$ e N_S para modelos com 1 espécie fraca (painel da esquerda) ou 2 espécies fracas (painel da direita) com o número de espécies N_S variando de 3 até 12 e $\mathcal{P}_w$ entre 0,5 e 1. Para o painel da direita, o $\mathcal{A}_w$ é uma média de todas as combinações para duas espécies fracas retirando modelos simetricamente iguais.

Fonte: Própria autora.

Para cada modelo com uma ou duas espécies fracas $\mathcal{A}_w$ foi estimado da média das densidades das espécies nas últimas 10^4 gerações de uma única simulação com um intervalo de tempo de $1,5 \times 10^4$ e condições iniciais aleatórias.

Em ambos os casos o impacto da paridade é significativo pelo menos até $N_S = 8$, com as espécies fracas sendo mais favorecidas com números ímpares de espécies do que com números pares de espécies. Nesses modelos, as espécies fracas geralmente têm uma vantagem significativa se $\mathcal{P}_w$ for suficientemente menor que a unidade, com exceção dos modelos com $N_S = 4$ (como apresentado anteriormente nos resultados do modelo generalizado do *RPS* para 4 espécies).

Levando em conta que os efeitos de paridade são mais perceptíveis para $N_S \leq 8$, vamos agora considerar os modelos com um número de espécies N_S entre 5 e 8 uma a uma. A Fig. 4.34 mostra a vantagem relativa média em ser uma espécie fraca $\mathcal{A}_w$ (ou desvantagem se $\mathcal{A}_w < 0$) em função de $\mathcal{P}_w$ para todos os modelos com $N_S = 5$, $N_S = 6$, $N_S = 7$ e

$N_S = 8$ (da esquerda para a direita e de cima para baixo). As diferentes cores e tipos de linhas representam modelos com quantidades diferentes de espécies fracas e a linha preta tracejada representa $\mathcal{A}_w = 0$.

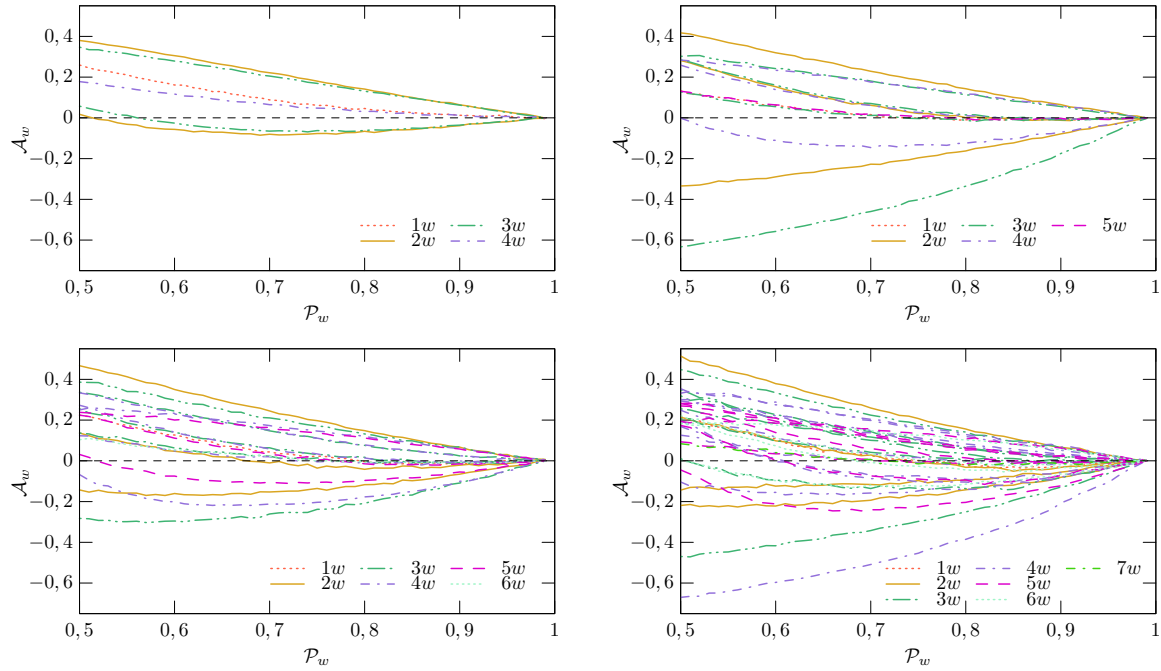


Figura 4.34: Vantagem relativa em ser uma espécie fraca (ou desvantagem se $\mathcal{A}_w < 0$) em função de $\mathcal{P}_w$ para os casos $N_S = 5$, $N_S = 6$, $N_S = 7$ e $N_S = 8$ (da esquerda para a direita e de cima para baixo). A linha tracejada em preto representa $\mathcal{A}_w = 0$. As linhas de diferentes tipos e cores representam os modelos com as diferentes quantidades de espécies fracas no sistema.

Fonte: Própria autora.

Como a quantidade de modelos é grande, utilizamos a Tabela 4.1 para possibilitar uma melhor identificação dos modelos da Fig. 4.34. A tabela está organizada com os modelos ordenados em ordem decrescente (da esquerda para a direita e depois de cima para baixo) do valor de $\mathcal{A}_w$ obtido para $\mathcal{P}_w = 0,5$.

Podemos perceber que na Fig. 4.34, na maioria dos casos, o fator de desvantagem se tornam mais evidente conforme o fator de enfraquecimento é intensificado no sistema. Para os casos em que isso não ocorre, há grandes probabilidades do sistema culminar em extinção rapidamente e, portanto, gera algumas perturbações nas densidades das espécies. Porém, para valores próximos de $\mathcal{P}_w = 1$ o sistema é bem comportado e apresenta a vantagem ou desvantagem em ser a espécie fraca do sistema.

Além disso, a Fig. 4.34 mostra que para qualquer N_S particular entre 5 e 8, há uma dispersão significativa das curvas de $\mathcal{A}_w(\mathcal{P}_w)$. Isso é verdade mesmo com modelos com a mesma quantidade de espécies fracas, ou seja, modelos com duas espécies fracas possuem grandes variações entre si.

Para qualquer valor de N_S entre 5 e 8 quando $\mathcal{P}_w$ é suficientemente menor que a unidade, a abundância média de uma espécie fraca ($1w$) é maior que a de uma forte ($(N_S - 1)w$) na maioria dos modelos. Ainda assim, existem alguns modelos com um número par de espécies que são altamente adversos para espécies fracas (por exemplo, modelos 135 e 1357, respectivamente para $N_S = 6$ e $N_S = 8$) - isso não acontece se o número de espécies

for ímpar.

Geramos a média desses valores de $\mathcal{A}_w$ apresentados na Fig. 4.34 e para os modelos apresentados anteriormente com $N_S = 3$ e $N_S = 4$. A Fig. 4.35 mostra a vantagem relativa ($\mathcal{A}_w$) média em função de o número de espécies e um número total de espécies N_S entre 3 e 8.

Assim como nos casos anteriores, o impacto da paridade é perceptível, com números ímpares de espécies sendo, em média, mais favoráveis a espécies fracas do que pares se $\mathcal{P}_w$ for suficientemente menor que a unidade. Os resultados apresentados na Fig. 4.35 para $N_S \leq 8$ são qualitativamente semelhantes aos da Fig. 4.33.

Sublinhamos que a Fig. 4.35 foi calculada dando o mesmo peso para todos os modelos. No entanto, verificamos que calculando os valores (médios) de $\mathcal{A}_w$ para todas as famílias de modelos com 1 a $N_S - 1$ espécies fracas e depois calculando a média dando o mesmo peso a cada uma dessas famílias de modelos, obtemos essencialmente os mesmos resultados.

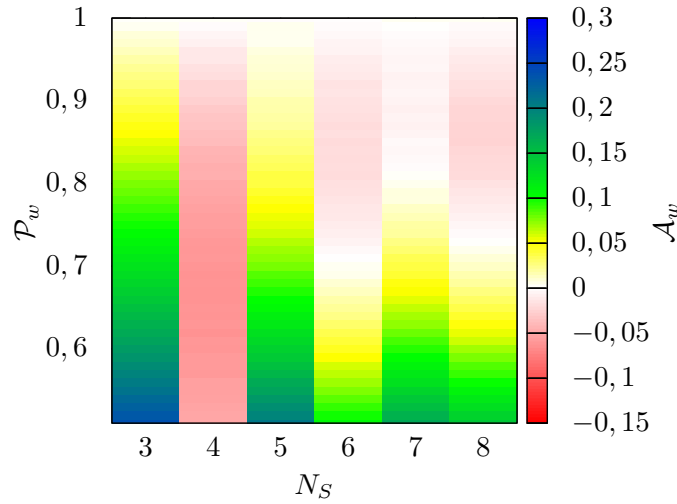


Figura 4.35: Vantagem relativa em ser uma espécie fraca (ou desvantagem se $\mathcal{A}_w < 0$) em função de $\mathcal{P}_w$ e N_S para combinações diferentes de enfraquecimento retirando modelos simetricamente iguais e variando N_S de 3 até 12 e $\mathcal{P}_w$ entre 0,5 e 1.

Fonte: Própria autora.

Com exceção dos modelos com $N_S = 3$ e $N_S = 4$, há grandes variações da vantagem das espécies enfraquecidas sobre as outras, porém, na média, as espécies fracas possuem densidade maior que as espécies fortes. Esse fenômeno ocorre para todos os casos estudados aqui menos para $N_S = 4$, em que as espécies fracas, na média, estão em desvantagem no sistema e para $N_S = 3$, em que as espécies fracas nunca perdem para as espécies fortes com relação a densidade.

O efeito da vantagem relativa é maior para quantidade de espécies menores e para modelos com quantidades ímpares apresenta maiores vantagens para as espécies enfraquecidas do que para os modelos com quantidades de espécies pares. Seja para apenas modelos com 1 ou 2 espécies fracas, sejam para diversas combinações e quantidade de espécies fracas.

4.2.8 Modelo κRPS

Nesta seção, todas as simulações numéricas são baseadas em rede estocástica espacial do modelo κRPS com condições iniciais aleatórias - inicialmente os indivíduos são

distribuídos aleatoriamente na rede, ou seja, $\rho_1 = \rho_2 = \rho_3 = 1/3$. Cada sítio da rede é ocupado por um indivíduo de qualquer uma das 3 espécies ou um local vazio. Os seguintes parâmetros são assumidos em todas as simulações: $m = 0,8$, $p = r = 0,1$ e $\mathcal{N} = 1000^2$, exceto no caso das figuras 4.41, 4.42 e 4.43 para as quais $\mathcal{N} = 250^2$.

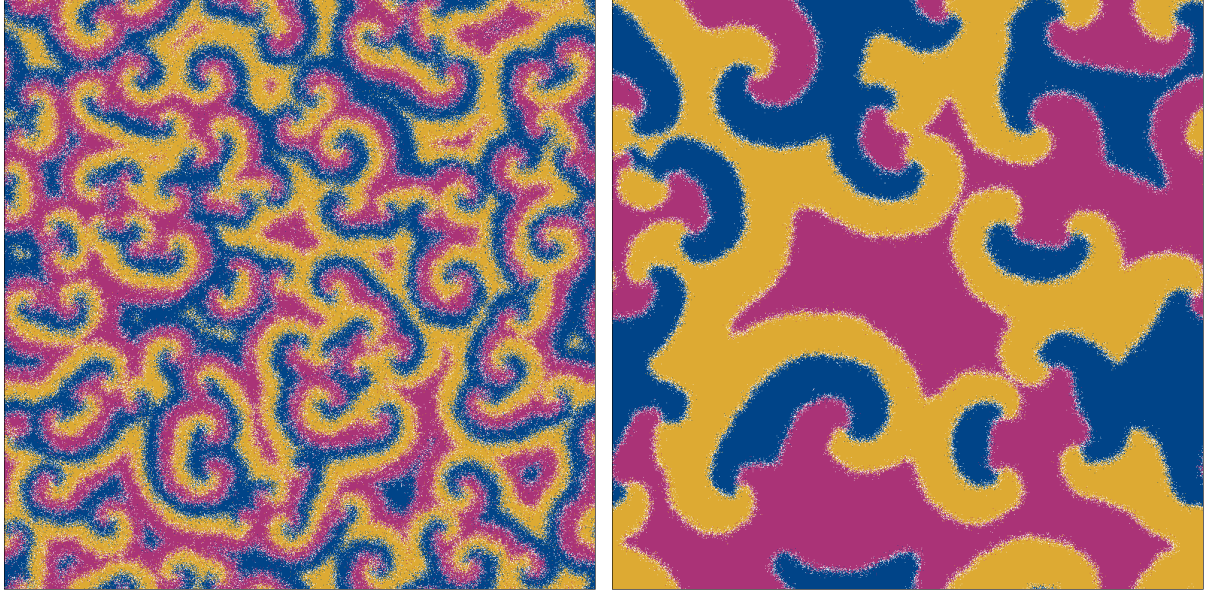


Figura 4.36: Instantâneos da distribuição espacial das diferentes espécies em $t = 10^4$ para uma implementação de May-Leonard do modelo κRPS com $\kappa = 0,0$ (painel esquerdo) e $\kappa = 0,65$ (painel direito) com condições iniciais aleatórias.

Fonte: Própria autora.

A Fig. 4.36 apresenta a distribuição espacial das 3 diferentes espécies e dos espaços vazios após 10^4 gerações para $\kappa = 0,0$ (painel esquerdo) e $\kappa = 0,65$ (painel direito). O padrão de espirais aparece em ambos os casos, porém, vemos grandes diferenças. Para o modelo padrão as espirais são pequenas, estreitas, e com espaços vazios mais distribuídos se comparado ao instantâneo do modelo κRPS , cujo comprimento característico é significativamente maior e os espaços vazios se concentram mais nas fronteiras entre as espécies, mostrando assim que a reversão predador-presa pode ter um impacto significativo na dinâmica geral.

Este impacto é quantificado na Fig. 4.37 onde é apresentada a evolução das densidades ρ_i e ρ_0 das diferentes espécies e sítios vazios em função do tempo para as simulações consideradas na 4.36. Ressaltamos que o maior comprimento característico das estruturas observadas para $\kappa = 0,65$ está associado a um maior tempo de oscilação característico e maiores flutuações das densidades das espécies.

A Fig. 4.38 mostra a mesma evolução da Fig. 4.37, porém, do espaço de fase e em um gráfico triangular. Foi considerado um intervalo de tempo significativamente maior (10^5 gerações). Esse gráfico mostra que a região explorada do espaço de fase é significativamente maior para $\kappa = 0,65$ do que para $\kappa = 0$.

As interações de predação ocorrem principalmente nas fronteiras entre diferentes domínios, entre as diferentes espécies. Como resultado, os espaços vazios concentram-se principalmente nessas fronteiras, definindo uma interface que permeia toda a rede populacional cuja espessura média é aproximadamente constante com o tempo e cujo comprimento total L_T é proporcional à densidade dos espaços vazios. O comprimento característico da

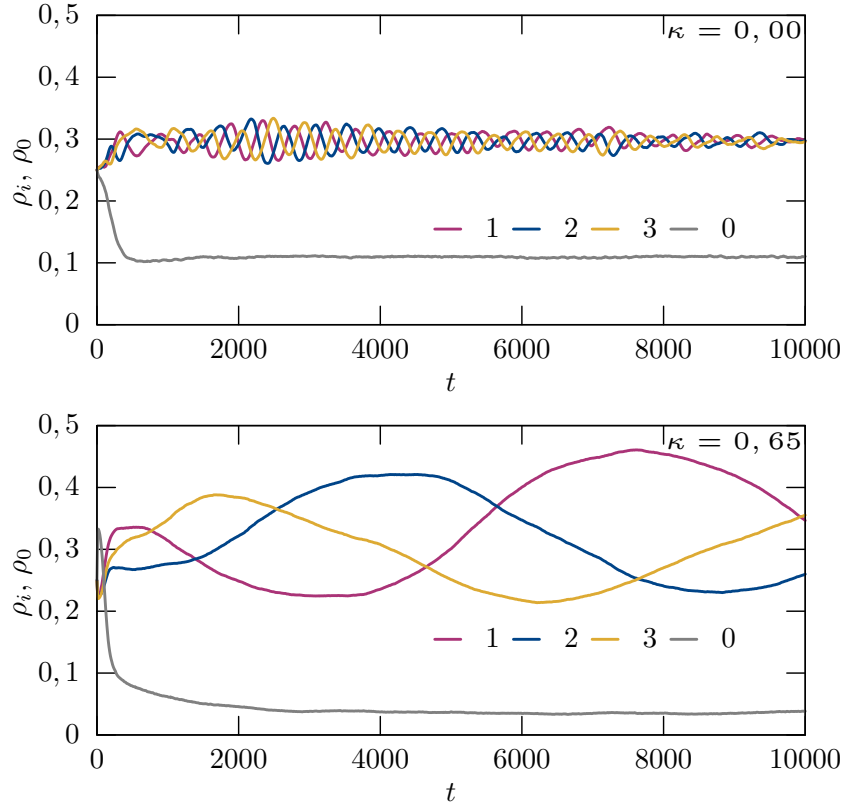


Figura 4.37: Evolução temporal das densidades ρ_i e ρ_0 das diferentes espécies e sítios vazios ao longo do tempo para a realização do modelo κRPS considerado na Fig. 3.14.

Fonte: Própria autora.

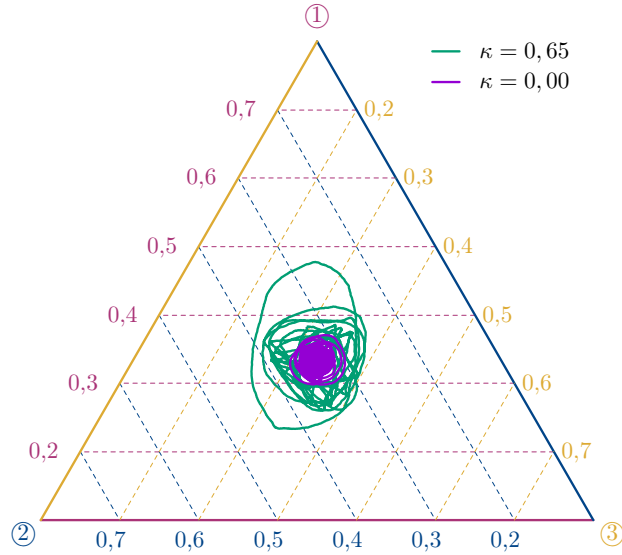


Figura 4.38: Evolução do espaço de fase para as realizações do espaço modelo κRPS estocástico inicial considerado na Fig. 3.14. Observe que a área do espaço de fase explorada em um intervalo fixo de tempo é significativamente maior para $\kappa = 0,65$ do que para $\kappa = 0$.

Fonte: Própria autora.

rede pode então ser definido como $L \equiv A/L_T$, onde A é o total da caixa de simulação e satisfaz $L \propto \rho_0^{-1}$.

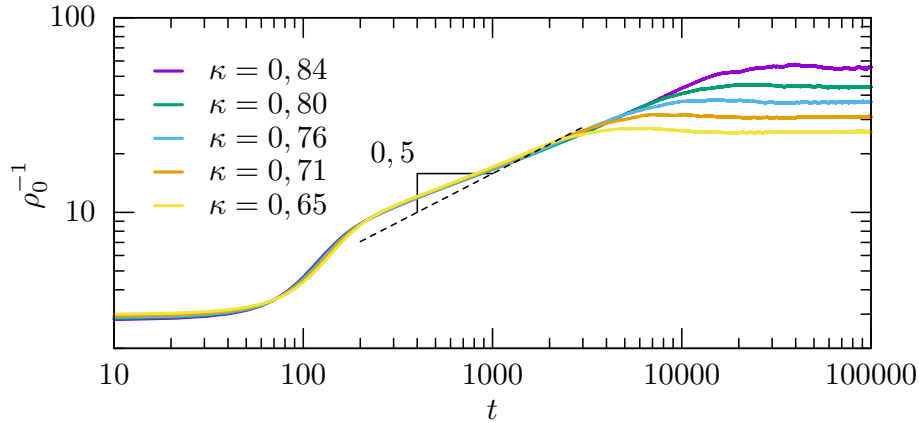


Figura 4.39: Evolução temporal de ρ_0^{-1} (proporcional ao comprimento característico da rede L) para modelos estocásticos espaciais κRPS com $\kappa = 0,65, 0,71, 0,76, 0,80$ e $0,84$ — cada ponto nas duas curvas foi estimado a partir de uma média de 10^2 simulações com condições iniciais aleatórias. Observe o aumento com κ do valor assintótico de ρ_0^{-1} e do tempo de transição entre os regimes de escalonamento transiente e assintótico.

Fonte: Própria autora.

A Fig. 4.39 mostra a evolução temporal do inverso da densidade de espaço vazio, ρ_0^{-1} para os mesmos modelos considerados nas figuras anteriores (Figs. 4.36, 4.37 e 4.38). Cada ponto nas duas curvas foi estimado a partir da média de 10^2 simulações com condições iniciais aleatórias. Em todos os casos, há um regime de escalonamento transiente relativamente longo, dado aproximadamente por

$$L \propto \rho_0^{-1} \propto t^{1/2}, \quad (4.4)$$

antes de um regime de escalonamento assintótico com

$$L = L_{[\text{assintótico}]} \propto \rho_0^{-1} = \rho_{0[\text{assintótico}]}^{-1} = \text{const.} \quad (4.5)$$

Observe que tanto o comprimento característico assintótico quanto a duração do regime de escala transiente são funções crescentes de κ . Na verdade, eles estão diretamente relacionados, uma vez que o tempo da transição $t_{\text{transição}}$ entre o regime de escalonamento transiente e assintótico escala aproximadamente como

$$t_{\text{transição}} \propto \rho_{0[\text{assintótico}]}^{-2} \propto L_{[\text{assintótico}]}^2. \quad (4.6)$$

Ou seja, para $\kappa = 0$ (modelo RPS padrão) há uma transição rápida para um regime assintótico com a equação (4.5), enquanto para $\kappa = 0,84$ há um regime de escala transiente relativamente longo dado aproximadamente pela equação (4.6), antes disso (cuja duração aumenta com κ , bem como o comprimento característico assintótico).

Se as redes de simulação não forem suficientemente grandes, a reversão predador-presa pode ter um impacto negativo significativo na coexistência. Isso acontecerá sempre que o comprimento característico assintótico esperado for da mesma ordem ou maior que o tamanho da caixa. Para investigar realizamos simulações dos modelos κRPS com $\kappa = 0$ e

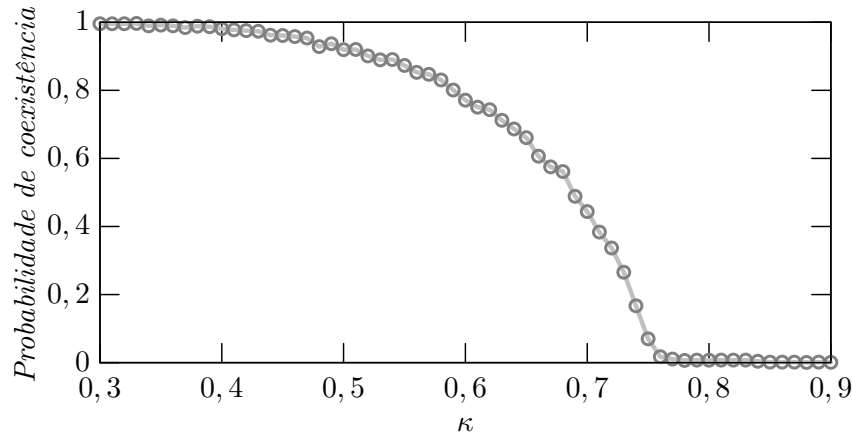


Figura 4.40: Probabilidade de coexistência em função do valor do parâmetro κ . Cada ponto foi estimado a partir de 2×10^3 simulações com um tempo total de simulação igual a 10^5 gerações.

Fonte: Própria autora.

$\kappa = 0,65$ considerados na Fig. 4.40, mas agora usando caixas de simulação menores (com $\mathcal{N} = 250^2$ em vez de $\mathcal{N} = 1000^2$).

A Fig. 4.40 mostra a probabilidade de que as três espécies ainda coexistam após 10^5 gerações estimadas a partir dessas simulações em função do valor do parâmetro κ — cada ponto foi estimado a partir de 2×10^3 simulações. Isso mostra que para os parâmetros do modelo considerado a coexistência é esperada para $\kappa < 0,4$ enquanto que para $\kappa > 0,75$ a extinção de duas das três espécies em menos de 10^5 gerações é o resultado mais provável.

Dinâmica de domínios circulares

Aqui consideraremos a dinâmica de uma população de uma única espécie predadora 1, inicialmente confinada a um domínio espacial circular de raio R cercado por um território ocupado por uma única espécie 2 (a presa da espécie 1). Esse modelo simples incorpora duas contribuições opostas: *i*) interações padrão predador-presa que contribuem para aumentar a expansão da população de predadores do domínio interno; *ii*) a possibilidade de reversão predador-presa que tem o efeito oposto.

A Figura 4.41 mostra a probabilidade P de que toda a rede seja dominada pela espécie 1 em função de R para três valores diferentes de κ . Cada ponto foi estimado a partir de 10^3 simulações com um tempo total de simulação igual a 1×10^4 gerações. Os painéis inseridos no interior do gráfico, tanto no lado esquerdo quanto no lado direito, mostram dois instantâneos de execuções com $\kappa = 0,86$ e raio inicial $R = 26$ e $R = 46$, respectivamente. Os tempos necessários para que o domínio inicialmente circular entre em colapso (painéis inseridos à esquerda) ou para invadir todo o território (painéis inseridos à direita) são exibidos entre os instantâneos (painéis inseridos inferior e superior representam as configurações inicial e final).

A Figura 4.41 mostra que quanto maior a relevância dinâmica da reversão predador-presa (que aumenta com κ), maior o valor de R para o qual a probabilidade de extinção das espécies internas e externas coincide (correspondente à probabilidade de colapso igual a 0,5).

Para $\kappa = 1$ a dinâmica do modelo κRPS mostrou ser guiada pela curvatura, com a velocidade das interfaces separando diferentes domínios sendo aproximadamente propor-

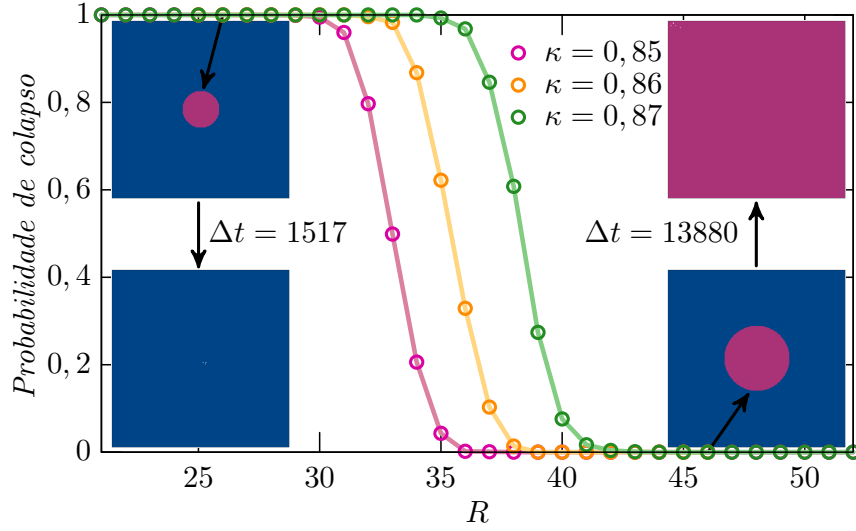


Figura 4.41: A probabilidade P de que toda a rede seja dominada pela espécie 1 (inicialmente confinada a um domínio espacial circular de raio R) em função de R . Cada ponto foi estimado a partir de 10^3 simulações com um tempo total de simulação igual a 1×10^4 gerações. Os painéis de inserção esquerdo e direito mostram dois instantâneos de corridas com raio inicial $R = 26$ e $R = 46$, respectivamente. Os tempos necessários para o domínio inicialmente circular entrar em colapso (painéis inseridos à esquerda) ou invadir todo o território (painéis inseridos à direita) são exibidos entre os instantâneos (os painéis inferiores e superiores representam as configurações inicial e final).

Fonte: Própria autora.

cional ao inverso de seus raios de curvatura ($v \propto R^{-1}$) - a constante de proporcionalidade sendo dependente dos valores de r , p e m . Por outro lado, para $\kappa = 0$ recupera-se a dinâmica de RPS estocástica espacial padrão em que as interfaces que separam diferentes domínios têm uma velocidade aproximadamente constante (mas dependente dos valores de r , p e m) independentemente de seus raios de curvatura. Para $0 < \kappa < 1$ o modelo κRPS combina essencialmente os dois efeitos com peso κ (modelo $\kappa = 1$) e $1 - \kappa$ (modelo $\kappa = 0$). Portanto, seria de esperar que R_* fosse dimensionado como

$$R_* \propto \frac{\kappa}{1 - \kappa}. \quad (4.7)$$

A figura 4.42 mostra o valor de $R_* \equiv R(P = 0.5)$ em função de κ . Os resultados numéricos (círculos abertos) e o ajuste obtido usando a equação (4.7) (linha preta sólida) estão em boa concordância para $\kappa \gtrsim 0.7$. Isso não é mais verdadeiro para valores menores de κ (correspondentes a $R_* \lesssim 10$), um regime em que se espera que os efeitos da grade espacial finita afetem significativamente os resultados.

As linhas tracejadas que passam pelos círculos vazios correspondentes aos valores de κ considerados na Fig. 4.39 permitem uma comparação mais fácil com os resultados ali apresentados. Observe que as razões entre os valores dos comprimentos característicos assintóticos $L \propto \rho_0^{-1} = \text{const}$ obtidos para os diferentes κ na Fig. 4.39 coincidem aproximadamente com a expectativa baseada sobre as razões dos valores correspondentes de R_* .

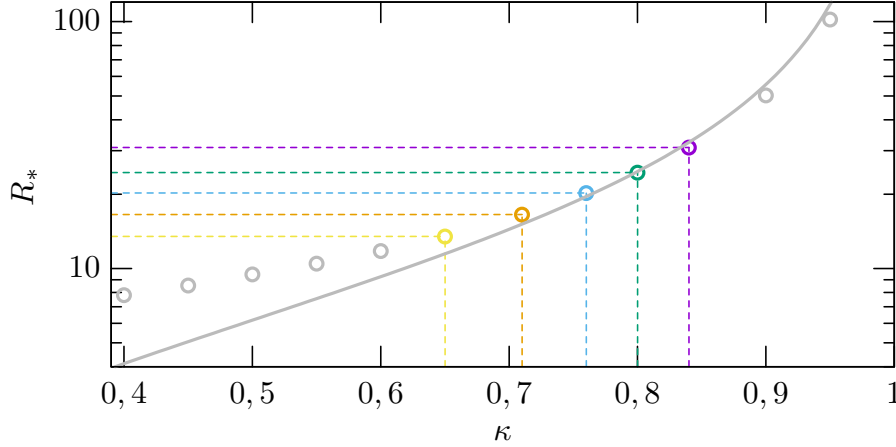


Figura 4.42: Probabilidade de κ em função de R para uma formulação de May-Leonard dos modelos κRPS estocásticos espaciais com $P = 0,5$.

Fonte: Própria autora.

4.3 Similaridades entre ML e LV

Até aqui, apresentamos quão distintos são os modelos de RPS para algumas generalizações e principalmente para as duas formulações, May-Leonard e Lotka-Volterra. Fundamentalmente, a relação de predação e reprodução distinguem essas duas formulações e geram consequências notáveis que diferenciam os resultados de uma formulação da outra.

Sucintamente, na formulação de May-Leonard a predação deixa o sítio do indivíduo passivo vazio e a reprodução ocorre apenas nos sítios com o passivo vazio, e na formulação de Lotka-Volterra, a reprodução ocorre junto com a predação preenchendo o sítio do vizinho predado com um indivíduo da espécie do predador. Como resultado, para May-Leonard, após a organização espacial das espécies, há a formação de espirais com a quantidade de “braços” igual a quantidade de espécies. Para Lotka-Volterra, não há organização espacial, ou seja, o sistema inicia e após longos períodos de tempo, o sistema se encontra com todas as espécies espalhadas aleatoriamente na rede.

Para todas as simulações realizadas anteriormente neste trabalho, utilizamos a vizinhança de von Neumann, ou seja, os indivíduos passivos podem ser apenas um dos quatro vizinhos do indivíduo ativo, como apresentado na Fig. 3.3. Nesta seção, consideramos uma modificação simples no modelo RPS padrão em que o alcance da busca do vizinho mais próximo pode ser estendido até um raio euclidiano máximo R : sempre que uma interação de predação ou de reprodução é selecionada, o indivíduo passivo é escolhido, respectivamente, como a presa mais próxima ou local vazio mais próximo dentro de um círculo euclidiano de raio R .

A Fig. 4.43 apresenta a representação dessa nova vizinhança que adotamos para esta seção. O círculo em preto indica a área de busca da presa mais próxima, no caso da predação, ou do espaço vazio mais próximo, no caso da reprodução. No exemplo, o indivíduo da espécie 2 em evidência é o indivíduo ativo sorteado e as flechas pretas representam as presas possíveis, porém, a presa mais próxima, indivíduo da espécie 3 em destaque, é a presa que selecionada como indivíduo passivo. A flecha vermelha indica o raio da circunferência, que neste caso, $R = 2$.

Essa vizinhança está implantada para ambas formulações. Quando as ações de preda-

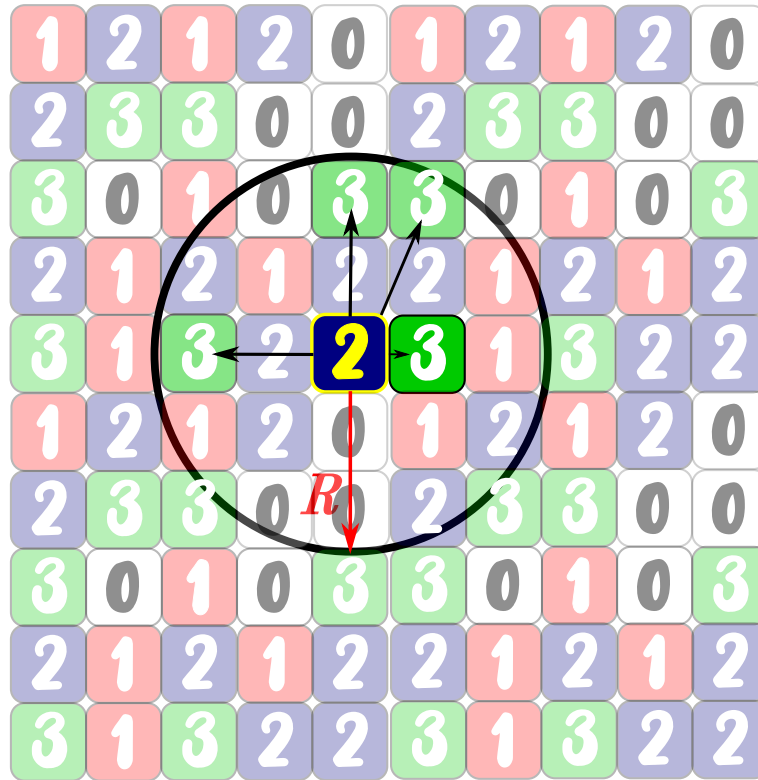


Figura 4.43: Representação de uma rede de $N = 10^2$ sítios. O indivíduo da espécie 2 em evidência é o indivíduo ativo selecionado e o círculo representa a limitação da vizinhança que pode ser levada em conta para encontrar a presa mais próxima, no caso da predação, ou o espaço vazio mais próximo, no caso da reprodução, com $R = 2$.

Fonte: Própria autora.

ção ou reprodução são sorteadas, a vizinhança está dentro do raio R , quando a mobilidade é selecionada, então, a vizinhança são os 4 vizinhos mais próximos (vizinhança de von Neumann). Portanto, a ordem de execução da simulação é diferente. O indivíduo ativo é sorteado, depois a ação é sorteada e, por fim, o indivíduo é selecionado.

Todas as simulações desta seção foram feitas em redes de $\mathcal{N} = 500^2$ com condições iniciais aleatórias com $\rho_1 = \rho_2 = \rho_3 = 1/3$. Consideraremos para as formulações de Lotka-Volterra (LV) e May-Leonard (ML) e os seguintes parâmetros: $m_{[LV]} = 0,857$, $p_{[LV]} = 0,143$ e $m_{[ML]} = 0,50$, $p_{[ML]} = r_{[ML]} = 0,25$, além do raio da vizinhança R , iguais a $R_{[LV]} = 13$ e $R_{[ML]} = 10$. Esses valores dos parâmetros foram escolhidos para que as formulações LV e ML do modelo RPS estocástico espacial modificado produzam resultados quantitativos semelhantes. Uma vizinhança de von Neumann foi empregada ao considerar a versão padrão do modelo RPS estocástico espacial baseado em rede.

A probabilidade de predação é menor na formulação LV devido a predação e reprodução ocorrem simultaneamente, enquanto na formulação ML, essas são duas ações distintas. De fato, na formulação ML, um indivíduo da espécie i pode executar uma ação predatória contra um indivíduo da espécie $i + 1$ deixando para trás um espaço vazio, apenas para ver o espaço novamente ocupado por um indivíduo da espécie i como uma consequência de uma interação de reprodução subsequente. O resultado combinado dessas interações predador-presa e reprodução é nulo, como se nenhuma ação tivesse sido tomada. Assim, uma maior probabilidade de predação é necessária na formulação LV para compensar este efeito e obter uma escala de tempo dinâmica característica semelhante à obtida no contexto da formulação ML.

O outro parâmetro crucial é o raio R , que precisa ser maior na formulação ML do que na formulação LV para corresponder às escalas de comprimento características correspondentes. Essa diferença está relacionada ao fato de que se um indivíduo da espécie i antecede um indivíduo da espécie $i + 1$ no modelo ML, deixando para trás um sítio vazio, este sítio pode então, ser ocupado por um indivíduo da espécie $i + 2$. Assim, para o mesmo valor de R , as espirais têm um comprimento característico maior na formulação ML do que na formulação LV. Este efeito pode ser compensado escolhendo um valor maior de R na formulação LV. Por fim, a probabilidade de mobilidade m foi escolhida de tal forma que $p + m = 1$ na formulação LV e $p + m + r = 1$ na formulação ML.

A Fig. 4.44 apresenta os instantâneos da distribuição espacial das diferentes espécies em $t = 2000$. Nas imagens superiores, da direita para a esquerda, para uma simulação com a formulação de ML para o caso padrão e para o caso modificado, e nas imagens inferiores, os instantâneos com a formulação de LV para o caso padrão e para o caso modificado.

Observe que os padrões espirais estão ausentes na formulação LV do modelo RPS estocástico espacial padrão. Além disso, as discrepâncias significativas entre as formulações LV e ML – que estariam presentes na versão padrão independentemente da escolha do parâmetro – desaparecem essencialmente na versão modificada, para os valores dos parâmetros escolhidos. Embora a densidade média de sítios vazios obtida com a formulação ML (representada em branco),

$$\rho_0^{\text{ML}[\text{pad}]} = 0,102 \pm 0,002, \quad (4.8)$$

$$\rho_0^{\text{ML}[\text{mod}]} = 0,0018 \pm 0,0001, \quad (4.9)$$

é pequeno tanto nas versões padrão (pad) quanto modificadas (mod) do modelo RPS estocástico espacial, é muito menor na versão modificada do que na versão padrão. Isso

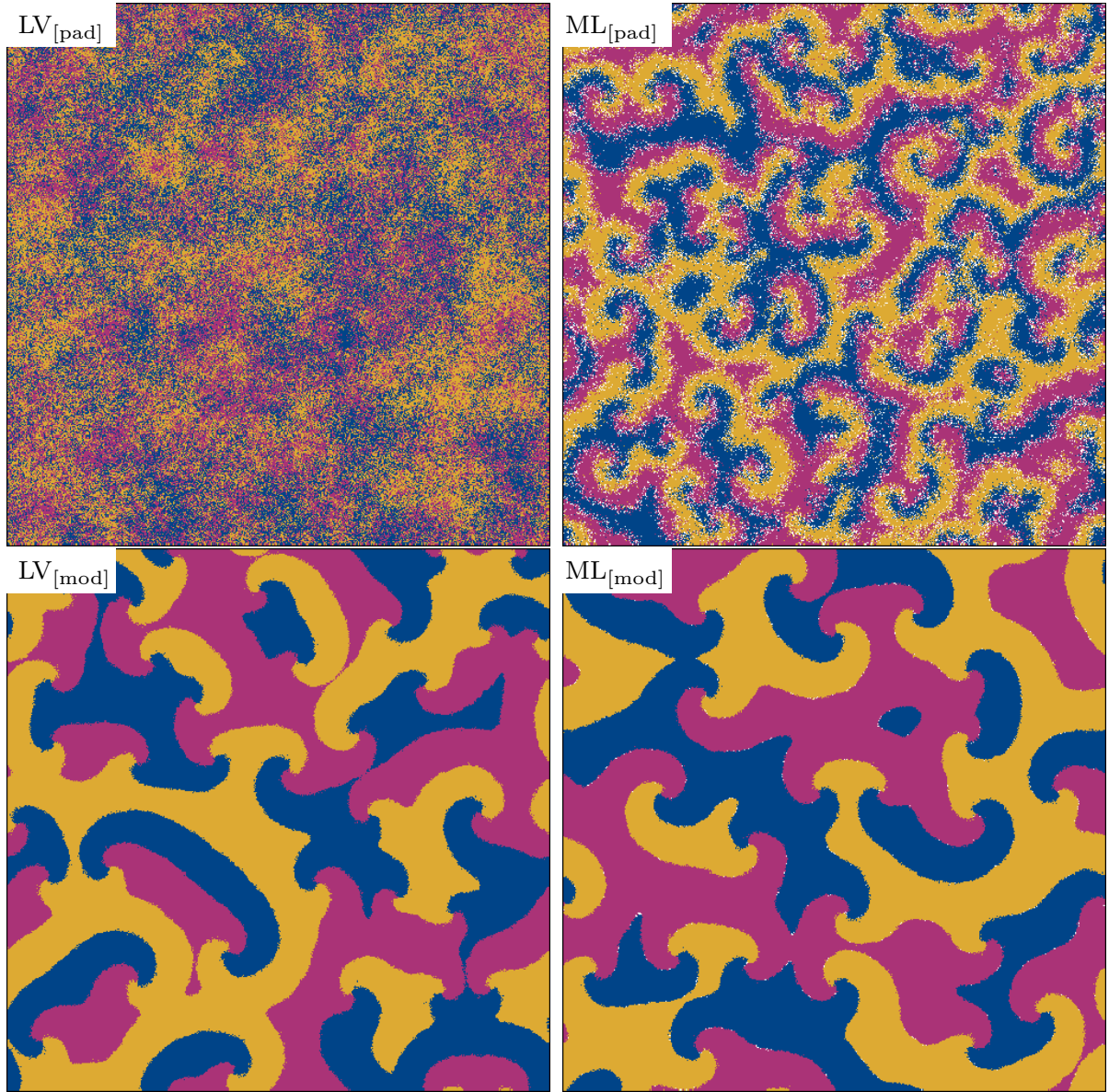


Figura 4.44: Instantâneos da distribuição espacial das diferentes espécies em uma rede 500^2 em $t = 2000$ para formulações LV e ML das versões padrão (pad) e modificada (mod) do modelo *RPS*.

Fonte: Própria autora.

acontece porque na versão modificada desse modelo, devido ao uso de uma vizinhança estendida, a fração de interações de reprodução que não foram possíveis de ocorrer devido a falta de vizinho com espaço vazio é muito menor do que no modelo padrão.

Para caracterizar o tamanho das estruturas nas simulações, vamos calcular uma função de autocorrelação espacial discreta definida pela equação (3.33).

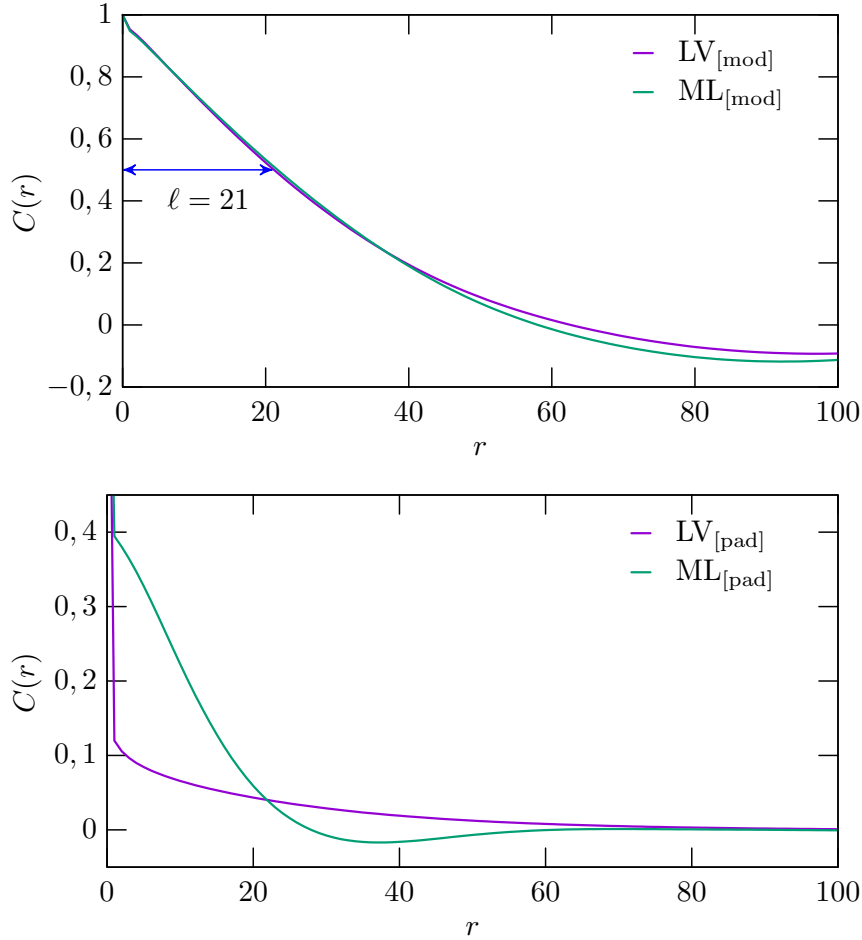


Figura 4.45: As funções de autocorrelação espacial $C(r)$ dos modelos considerados na Fig. 4.44 – a seta representa a escala de comprimento ℓ definida por $C(\ell) = 0,5$.

Fonte: Própria autora.

A Fig. 4.45 mostra as funções de autocorrelação espacial $C(r)$ estimadas usando as simulações com formulações LV e ML das versões padrão (painel superior) e modificada (painel inferior) semelhantes aos considerados na Fig. 4.44 – essas funções foram obtidas considerando uma média de mais de 250 instantâneos tirados após 6000 gerações. As setas mostradas no painel inferior da Fig. 4.45 indicam o valor aproximado da escala de comprimento característica definida como $C(\ell) = 0,5$ ($\ell_{[LV]} = 21,2$ e $\ell_{[ML]} = 21,7$, respectivamente).

Embora as funções $C(r)$ sejam definidas apenas para valores inteiros de r , nós as exibimos como curvas contínuas para fins de visualização. A semelhança entre as duas curvas mostradas no painel inferior da Fig. 4.45 é uma medida quantitativa da concordância entre os resultados obtidos usando as formulações LV e ML da versão modificada (também evidenciado nos instantâneos mostrados em nos dois painéis inferiores da Fig. 4.44) – em nítido contraste com as diferenças significativas observadas quando a versão padrão é empregada.

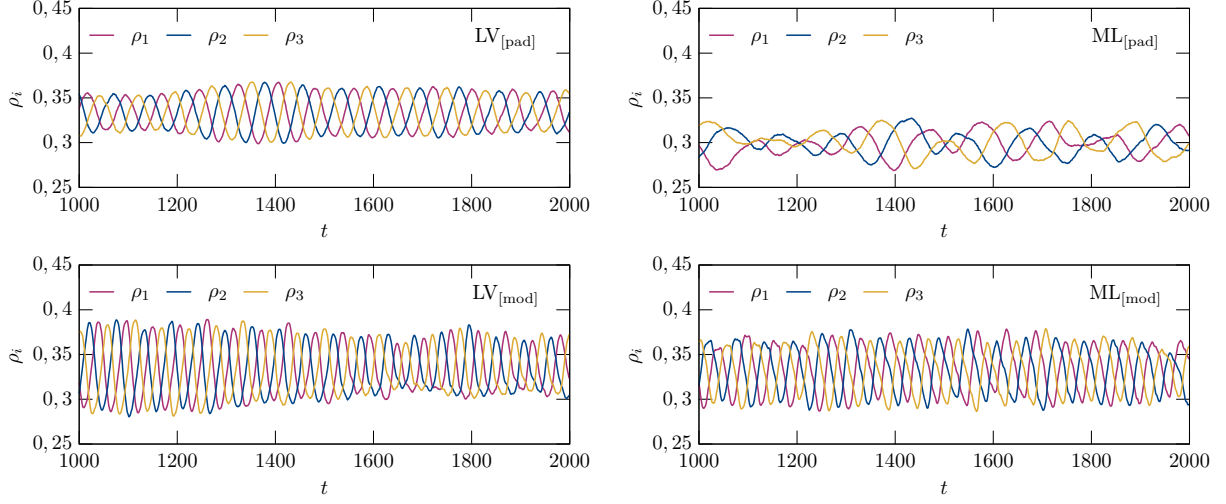


Figura 4.46: A evolução temporal das densidades ρ_i das diferentes espécies ao longo do tempo para a realização do modelo *RPS* considerado na Fig. 4.44.

Fonte: Própria autora.

A Fig 4.46 mostra a evolução temporal das densidades ρ_i das diferentes espécies ao longo do tempo para as realizações do modelo *RPS* estocástico espacial considerado na Fig 4.44. Em todos os quatro casos, há um comportamento oscilatório, embora com propriedades significativamente diferentes para LV e formulações ML da versão padrão. Essas diferenças qualitativas e quantitativas estão essencialmente ausentes na versão modificada.

Apesar das interações de longo alcance presentes na versão modificada, a natureza estocástica do modelo é evidenciada pela dispersão significativa da amplitude A das oscilações das densidades das espécies, que estimamos como

$$\sigma_{\Delta A/A} = \sqrt{\left\langle \left(\frac{A - \langle A \rangle}{\langle A \rangle} \right)^2 \right\rangle}, \quad (4.10)$$

em que $\langle \dots \rangle$ representa uma média da simulação ao longo de um intervalo de tempo de 5.000 gerações (um intervalo de tempo de simulação de 6.000 gerações foi considerado, mas as primeiras 1.000 foram descartadas), e a amplitude A é estimada como metade da diferença entre máximos e mínimos consecutivos das densidades de espécies. Realizando 250 simulações para cada caso, obtivemos $\sigma_{\Delta A/A[LV]} = 0,57 \pm 0,28$ e $\sigma_{\Delta A/A[ML]} = 0,42 \pm 0,19$, respectivamente, para as formulações LV e ML da versão modificada – verificamos que este valor de $\sigma_{\Delta A/A}$ é mais de uma ordem de grandeza maior do que o encontrado considerando uma versão de campo médio da formulação ML do modelo *RPS* com amplitude média semelhante e estrutura quase-periódica.

Para realizar uma comparação quantitativa entre as séries temporais obtidas para as formulações LV e ML da versão modificada do modelo *RPS* estocástico espacial, vamos utilizar a equação (3.32) da transformada de *Fourier* discreta.

A Fig. 4.47 mostra os espectros de potência $\langle |\rho_1|^2 \rangle$ estimado usando 250 simulações (semelhantes às usadas na Fig. 4.46) de formulações LV e ML do padrão (painel superior) e modificado (inferior panel) – um período de simulação de 6.000 gerações foi considerado, mas as primeiras 1.000 foram descartadas. O painel superior da Fig. 4.47 mostra que as diferenças significativas na evolução das densidades de espécies, observadas nos dois painéis superiores da Fig. 4.46 para as formulações LV e ML da versão padrão, têm uma correspondência em os espectros de potência.

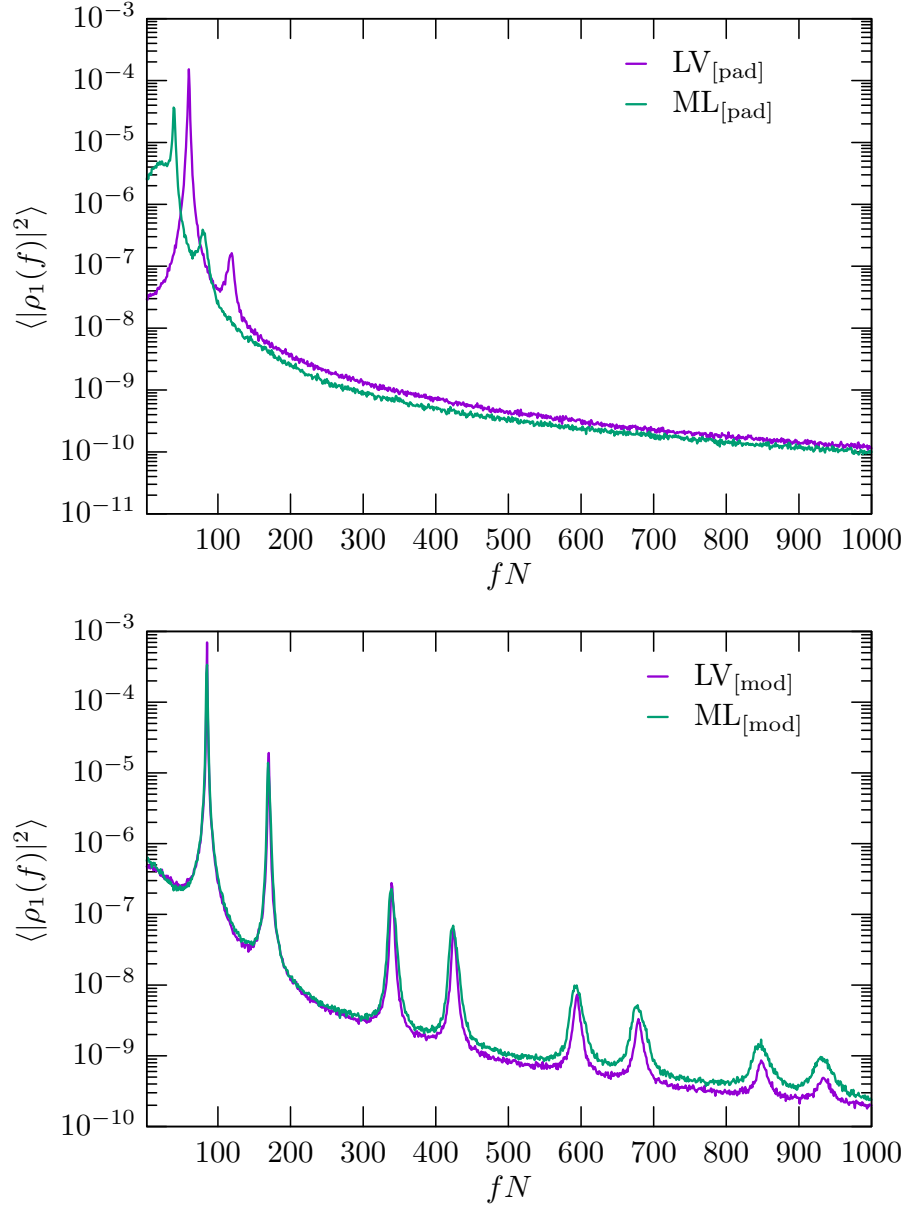


Figura 4.47: Transformada de Fourier de $\rho_1(t)$ obtidos usando formulações LV e ML das versões padrão (painel superior) e modificada (painel inferior) do modelo *RPS* estocástico espacial — um comportamento semelhante é encontrado para a espécie 2 e 3 (veja a Fig. 4.46).

Fonte: Própria autora.

Por outro lado, o painel inferior da Fig. 4.47 mostra que as oscilações visualmente semelhantes mostradas nos dois painéis inferiores da Fig. 4.46, obtidas considerando as formulações LV e ML da versão modificada, têm espectros de potência semelhantes. Neste caso, o primeiro pico do espectro de potência, na primeira frequência harmônica, ocorre em $f \sim 85/N$.

Assim, existem cerca de 85 máximos de ρ_i em um intervalo de tempo de 5.000 gerações, ou equivalentemente, a abundância de qualquer uma das espécies i tem um máximo aproximadamente a cada 58,8 gerações. Observe também a ausência de harmônicos triplos (múltiplos do terceiro harmônico). Esta ausência é consequência da conservação do número de indivíduos (apenas aproximado na formulação ML) e do deslocamento quase constante (por um terço do quase período) entre as curvas de forma quase idêntica representando a evolução temporal das densidades ρ_i das diferentes espécies mostradas na Fig. 4.46.

Embora tenhamos considerado um conjunto específico de parâmetros do modelo, verificamos que resultados semelhantes podem ser obtidos para outras escolhas de parâmetros.

Conclusões

Neste trabalho, variamos a probabilidade de predação de uma espécie e mantemos a probabilidade total das outras duas espécies em ambas implementações, Lotka-Volterra e May-Leonard. Chamamos de enfraquecida a espécie que preda menos que as outras. Nestas condições, abordamos a consequência para o modelo *RPS* espacial nas formulações de Lotka-Volterra e May-Leonard quando uma espécie é enfraquecida, considerando-a a espécie “mais fraca”.

Visto antes que a competição cíclica simétrica entre três espécies no modelo *RPS* em ambas formulações possui a característica de mesma densidade de todas as espécies no equilíbrio por tantas gerações quais podemos considerar um tempo muito grande, quando enfraquecemos uma espécie neste sistema, mostramos a abundância da espécie mais fraca sobre, em específico, seu predador, e quanto menor a probabilidade predatória (parâmetro $\mathcal{P}_w$) da espécie enfraquecida, mais esta prevalece sobre as outras. Resultados estes que superam as diferenças entre as dinâmicas com as formulações de Lotka-Volterra e de May-Leonard se dado tamanho de rede grande suficiente. Caso os tamanhos de rede sejam pequenos suficientes, há outras configurações de dominância para a formulação de May-Leonard. É de fundamental dependência para a sobrevivência das espécies em redes pequenas a condição inicial devido as grandes oscilações nas gerações iniciais das simulações do modelo *RPS* para a formulação de May-Leonard com condições iniciais aleatórias.

Esses resultados foram publicados no trabalho [47] e condizem com os trabalhos [8, 17] quando estes reduzem a probabilidade de predação de uma única espécie e constataam que ela apresenta maior domínio da rede, a espécie chamada de “mais fraca” é mais abundante. Ambos trabalham com a formulação de Lotka-Volterra. Por sua vez, o trabalho [45] relata, utilizando da formulação de May-Leonard, que a espécie “mais fraca” não dominaria sempre, a dependência das condições iniciais aleatórias com redes pequenas se constata um fator determinante para a probabilidade de sobrevivência das espécies, para a probabilidade de coexistência, inclusive. Além disso, nossos resultados corroboram com as do artigo quando ele apresenta que a abundância da espécie “mais fraca” mas se mantém em igual quantidade que sua presa, porém, em maior quantidade que seu predador. Assim como nossa explicação da solução analítica das equações não espaciais.

Trabalhamos também com a generalização do sistema com predação assimétrica para mais espécies, além de mais espécies fracas. Porém, utilizamos apenas a formulação de May-Leonard. Neste caso, a dominância das espécies enfraquecidas oscilavam muito para cada modelo, porém, identificamos a relação de paridade. Os sistemas apresentavam uma vantagem relativa maior para quantidade de espécies menores e com quantidades ímpares do que para os modelos com quantidades de espécies pares. Esses resultados foram publicados em [48, 49].

Além do enfraquecimento da predação, trabalhamos com o enfraquecimento, também, da reprodução para o modelo *RPS* de 3 espécies. No geral, o sistema apresentava vanta-

gens para as espécies enfraquecidas, a não ser quando enfraquecida apenas a reprodução ou a predação e reprodução simultaneamente para duas espécies fracas e apenas um delas está em desvantagem e a outra domina a rede. Esses resultados foram publicados em [50]. Além da vantagem ou desvantagem das espécies fracas, vimos as simulações com grande proximidade da com os resultados analíticos percorridos para o modelo.

Com as duas formulações, May-Leonard e Lotka-Volterra, com suas distinções apresentadas neste trabalho, vimos que os resultados são significativos. Com pequenas modificações no sistema, conseguimos grandes semelhanças entre os resultados das simulações das duas formulações. Ao criar uma vizinhança maior e proporcionar a busca da presa ou espaço vazio mais próximo, ambas formulações apresentam resultados semelhantes a medida que os parâmetros adequados são escolhidos. Esses resultados foram publicados em [51].

Entre as perspectivas de trabalhos futuros, pretendemos trabalhar com mais espécies com diferentes sistemas com variáveis naturais como nascimento e morte, além de enfraquecimento para indivíduos novos ou velhos se comparados aos indivíduos adultos.

Os resultados deste trabalho funcionam para os modelos explicitados aqui. Buscamos generalizações e tornar os sistemas mais abrangentes possíveis, porém, determinados valores de parâmetros podem resultar em outras consequências. Sendo assim, podemos, no futuro, pesquisar modelos mais reais e, mesmo assim, mais irrestrito.

Referências Bibliográficas

- [1] M. A. Nowak and R. M. May, “Evolutionary games and spatial chaos,” *Nature*, vol. 359, pp. 826–829, oct 1992.
- [2] J. D. Murray, *Mathematical Biology*. Springer, 1989.
- [3] Q. He, M. Mobilia, and U. C. Täuber, “Spatial rock-paper-scissors models with inhomogeneous reaction rates,” *Phys. Rev. E*, vol. 82, p. 051909, nov 2010.
- [4] X. Ni, W.-X. Wang, Y.-C. Lai, and C. Grebogi, “Cyclic competition of mobile species on continuous space: Pattern formation and coexistence,” *Phys. Rev. E*, vol. 82, p. 066211, dec 2010.
- [5] A. Roman, D. Dasgupta, and M. Pleimling, “Interplay between partnership formation and competition in generalized may-leonard games,” *Phys. Rev. E*, vol. 87, p. 032148, mar 2013.
- [6] Bazeia, D., Menezes, J., de Oliveira, B. F., and Ramos, J. G. G. S., “Hamming distance and mobility behavior in generalized rock-paper-scissors models,” *EPL*, vol. 119, no. 5, p. 58003, 2017.
- [7] C. A. Souza-Filho, D. Bazeia, and J. G. G. S. Ramos, “Apex predator and the cyclic competition in a rock-paper-scissors game of three species,” *Phys. Rev. E*, vol. 95, p. 062411, jun 2017.
- [8] M. Frean and E. R. Abraham, “Rock-scissors-paper and the survival of the weakest,” *Proc. R. Soc. Lond. B*, vol. 268, pp. 1323–1327, jul 2001.
- [9] R. M. May and W. J. Leonard, “Nonlinear aspects of competition between three species,” *SIAM Journal on Applied Mathematics*, vol. 29, pp. 243–253, sep 1975.
- [10] V. Volterra, “Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically,” *Nature*, vol. 118, pp. 558–560, oct 1926.
- [11] A. J. Lotka, “Analytical note on certain rhythmic relations in organic systems,” *Proceedings of the National Academy of Science*, vol. 6, pp. 410–415, jul 1920.
- [12] J. Hofbauer and K. Sigmund, *Evolutionary Games and Population Dynamics*. Cambridge University Press, 1998.
- [13] T. Reichenbach, M. Mobilia, and E. Frey, “Coexistence versus extinction in the stochastic cyclic lotka-volterra model,” *Phys. Rev. E*, vol. 74, p. 051907, nov 2006.
- [14] M. c. v. Perc, A. Szolnoki, and G. Szabó, “Cyclical interactions with alliance-specific heterogeneous invasion rates,” *Phys. Rev. E*, vol. 75, p. 052102, May 2007.

- [15] G. Szabó, A. Szolnoki, and G. A. Sznaider, “Segregation process and phase transition in cyclic predator-prey models with an even number of species,” *Phys. Rev. E*, vol. 76, p. 051921, nov 2007.
- [16] U. Dobramysl and U. C. Täuber, “Spatial variability enhances species fitness in stochastic predator-prey interactions,” *Phys. Rev. Lett.*, vol. 101, p. 258102, dec 2008.
- [17] M. Berr, T. Reichenbach, M. Schottenloher, and E. Frey, “Zero-one survival behavior of cyclically competing species,” *Physical review letters*, vol. 102, p. 048102, jan 2009.
- [18] T. Reichenbach, M. Mobilia, and E. Frey, “Mobility promotes and jeopardizes biodiversity in rock-paper-scissors games,” *Nature*, vol. 448, pp. 1046–1049, aug 2007.
- [19] T. Reichenbach, M. Mobilia, and E. Frey, “Noise and correlations in a spatial population model with cyclic competition,” *Phys. Rev. Lett.*, vol. 99, p. 238105, dec 2007.
- [20] T. Reichenbach, M. Mobilia, and E. Frey, “Self-organization of mobile populations in cyclic competition,” *Journal of Theoretical Biology*, vol. 254, pp. 368–383, sep 2008.
- [21] T. Reichenbach and E. Frey, “Instability of spatial patterns and its ambiguous impact on species diversity,” *Phys. Rev. Lett.*, vol. 101, p. 058102, jul 2008.
- [22] G.-Y. Zhang, Y. Chen, W.-K. Qi, and S.-M. Qing, “Four-state rock-paper-scissors games in constrained newman-watts networks,” *Phys. Rev. E*, vol. 79, p. 062901, Jun 2009.
- [23] P. P. Avelino and B. F. de Oliveira, “Death by starvation in may-leonard models,” *EPL (Europhysics Letters)*, vol. 126, no. 6, p. 68002, 2019.
- [24] S. Bhattacharyya, P. Sinha, R. De, and C. Hens, “Mortality makes coexistence vulnerable in evolutionary game of rock-paper-scissors,” *Phys. Rev. E*, vol. 102, p. 012220, Jul 2020.
- [25] A. Szolnoki, M. Mobilia, L.-L. Jiang, B. Szczesny, A. M. Rucklidge, and M. Perc, “Cyclic dominance in evolutionary games: a review,” *Journal of The Royal Society Interface*, vol. 11, p. 20140735, sep 2014.
- [26] B. Sinervo and C. M. Lively, “The rock-paper-scissors game and the evolution of alternative male strategies,” *Nature*, vol. 380, pp. 240–243, mar 1996.
- [27] B. Kerr, M. A. Riley, M. W. Feldman, and B. J. M. Bohannan, “Local dispersal promotes biodiversity in a real-life game of rock-paper-scissors,” *Nature*, vol. 418, pp. 171–174, jul 2002.
- [28] G. Szabó and A. Szolnoki, “Phase transitions induced by variation of invasion rates in spatial cyclic predator-prey models with four or six species,” *Phys. Rev. E*, vol. 77, p. 011906, jan 2008.
- [29] P. P. Avelino, D. Bazeia, L. Losano, J. Menezes, and B. F. Oliveira, “Junctions and spiral patterns in generalized rock-paper-scissors models,” *Phys. Rev. E*, vol. 86, p. 036112, sep 2012.

- [30] P. P. Avelino, D. Bazeia, J. Menezes, and B. F. de Oliveira, “String networks in z_n lotka–volterra competition models,” *Physics Letters A*, vol. 378, pp. 393–397, jan 2014.
- [31] J. Vukov, A. Szolnoki, and G. Szabó, “Diverging fluctuations in a spatial five-species cyclic dominance game,” *Phys. Rev. E*, vol. 88, p. 022123, aug 2013.
- [32] P. P. Avelino, D. Bazeia, L. Losano, and J. Menezes, “von neumann’s and related scaling laws in rock-paper-scissors-type games,” *Phys. Rev. E*, vol. 86, p. 031119, sep 2012.
- [33] P. P. Avelino, D. Bazeia, L. Losano, J. Menezes, and B. F. de Oliveira, “Interfaces with internal structures in generalized rock-paper-scissors models,” *Phys. Rev. E*, vol. 89, p. 042710, apr 2014.
- [34] 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.
- [35] G. Szabó, A. Szolnoki, and R. Izsák, “Rock-scissors-paper game on regular small-world networks,” *Journal of Physics A: Mathematical and General*, vol. 37, pp. 2599–2609, feb 2004.
- [36] G. Károlyi, Z. Neufeld, and I. Scheuring, “Rock-scissors-paper game in a chaotic flow: The effect of dispersion on the cyclic competition of microorganisms,” *Journal of Theoretical Biology*, vol. 236, pp. 12–20, sep 2005.
- [37] M. J. Washenberger, M. Mobilia, and U. C. Täuber, “Influence of local carrying capacity restrictions on stochastic predator-prey models,” *Journal of Physics: Condensed Matter*, vol. 19, p. 065139, jan 2007.
- [38] A. Szolnoki and G. Szabó, “Phase transitions for rock-scissors-paper game on different networks,” *Phys. Rev. E*, vol. 70, p. 037102, sep 2004.
- [39] 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, p. 1226, aug 1995.
- [40] P. Erhart, A. Caro, M. Serrano de Caro, and B. Sadigh, “Short-range order and precipitation in fe-rich fe-cr alloys: Atomistic off-lattice monte carlo simulations,” *Phys. Rev. B*, vol. 77, p. 134206, apr 2008.
- [41] H. E. Amuasi and C. Storm, “Off-lattice monte carlo simulation of supramolecular polymer architectures,” *Phys. Rev. Lett.*, vol. 105, p. 248105, dec 2010.
- [42] E. Heinsalu, E. Hernández-García, and C. López, “Competitive brownian and lévy walkers,” *Phys. Rev. E*, vol. 85, p. 041105, apr 2012.
- [43] L. You, J. S. Brown, F. Thuijsman, J. J. Cunningham, R. A. Gatenby, J. Zhang, and K. Staňková, “Spatial vs. non-spatial eco-evolutionary dynamics in a tumor growth model,” *Journal of Theoretical Biology*, vol. 435, no. Supplement C, pp. 78 – 97, 2017.

- [44] P. P. Avelino, D. Bazeia, L. Losano, J. Menezes, and B. F. de Oliveira, “Spatial patterns and biodiversity in off-lattice simulations of a cyclic three-species lotka-volterra model,” *EPL (Europhysics Letters)*, vol. 121, no. 4, p. 48003, 2018.
- [45] J. Menezes, B. Moura, and T. A. Pereira, “Uneven rock-paper-scissors models: Patterns and coexistence,” *EPL (Europhysics Letters)*, vol. 126, p. 18003, may 2019.
- [46] M. J. Liao, A. Miano, C. B. Nguyen, L. Chao, and J. Hasty, “Survival of the weakest in non-transitive asymmetric interactions among strains of e. coli,” *Nature Communications*, vol. 11, no. 1, p. 6055, 2020.
- [47] P. P. Avelino, B. F. de Oliveira, and R. S. Trintin, “Predominance of the weakest species in lotka-volterra and may-leonard formulations of the rock-paper-scissors model,” *Phys. Rev. E*, vol. 100, p. 042209, oct 2019.
- [48] P. P. Avelino, B. F. de Oliveira, and R. S. Trintin, “Performance of weak species in the simplest generalization of the rock-paper-scissors model to four species,” *Phys. Rev. E*, vol. 101, p. 062312, Jun 2020.
- [49] P. Avelino, B. de Oliveira, and R. Trintin, “Parity effects in rock-paper-scissors type models with a number of species $n_s \leq 12$,” *Chaos, Solitons and Fractals*, vol. 155, p. 111738, 2022.
- [50] P. P. Avelino, B. F. de Oliveira, and R. S. Trintin, “Weak species in rock-paper-scissors models,” *EPL (Europhysics Letters)*, vol. 134, p. 48001, may 2021.
- [51] P. P. Avelino, B. F. de Oliveira, and R. S. Trintin, “Lotka-volterra versus may-leonard formulations of the spatial stochastic rock-paper-scissors model: The missing link,” *Phys. Rev. E*, vol. 105, p. 024309, Feb 2022.
- [52] G. E. Hutchinson, “Circular causal systems in ecology,” *Annals of the New York Academy of Sciences*, vol. 50, pp. 221–246, oct 1991.
- [53] G. Szabó, A. Szolnoki, and I. Borsos, “Self-organizing patterns maintained by competing associations in a six-species predator-prey model,” *Phys. Rev. E*, vol. 77, p. 041919, apr 2008.
- [54] A. Szolnoki, M. Mobilia, L.-L. Jiang, B. Szczesny, A. M. Rucklidge, and M. Perc, “Cyclic dominance in evolutionary games: a review,” *Journal of The Royal Society Interface*, vol. 11, no. 100, 2014.
- [55] R. Durrett and S. Levin, “Spatial aspects of interspecific competition,” *Theoretical Population Biology*, vol. 53, pp. 30–43, feb 1998.