

**Catálogo na publicação**  
**Seção de Catalogação e Classificação**

B713j Bongestab, Matheus Victor Rocha.  
Jogos cíclicos de biodiversidade / Matheus Victor  
Rocha Bongestab. - João Pessoa, 2022.  
73 f.

Orientação: Dionízio Bazeia Filho.  
Dissertação (Mestrado) - UFPB/CCEN.

1. Ecologia. 2. Biodiversidade. 3. Autômato celular.  
4. RPS. 5. Caos. 6. Sistema complexo. 7. Física  
computacional. I. Bazeia Filho, Dionízio. II. Título.

UFPB/BC

CDU 591.5(043)



Universidade Federal da Paraíba  
Centro de Ciências Exatas e da Natureza  
Departamento de Física

Pós-graduação em Física

## **Jogos Cíclicos de Biodiversidade**

Matheus Victor Rocha Bongestab

Dissertação de Mestrado

João Pessoa

28 de Fevereiro de 2022



Universidade Federal da Paraíba  
Centro de Ciências Exatas e da Natureza  
Departamento de Física

Matheus Victor Rocha Bongestab

## **Jogos Cíclicos de Biodiversidade**

*Trabalho apresentado ao Programa de Pós-graduação em Física do Departamento de Física da Universidade Federal da Paraíba como requisito parcial para obtenção do grau de Mestre em Física.*

Orientador: *Prof. Dr. Dionisio Bazeia Filho*

João Pessoa

28 de Fevereiro de 2022



# Agradecimentos

Primeiramente, reverencio e peço licença a todos povos nativos, aos quais, este território, que estou, ainda pertencem.

Agradeço ao presente, meu maior mestre na minha constante busca por auto-conhecimento. Agradeço também as pessoas iluminadas que, com o presente, chegam e se tornam parte da minha aldeia cósmica, me ajudando a entender meu papel neste espaço-tempo. A vocês, tenho profunda admiração pela existência de cada um, em especial, agradeço a meus parentes e antepassados de sangue por me oferecerem o primeiro espaço para ser humano. Agradeço a Marta por me acolher de forma incondicional e sem medo de viver; a Violeta, minha amiga cósmica de longas datas; ao movimento de resistência do Maracatu, de onde emerge algo muito maior do que a soma de suas partes, salve Maracastelo, salve Ângela e Tchela; a Dionisio e Breno, e essa maravilhosa coincidência acadêmica; agradeço a João Pessoa, seu sol, suas biodiversidades e seus encontros.

Por fim, mas não menos importante, agradeço e saúdo, indiferentemente, todas as formas de vida presentes, bem como as passadas, da Terra.



*Computadores fazem arte,  
Artistas fazem dinheiro.*

—CHICO SCIENCE (Da Lama ao Caos, 1994)



# Resumo

O Brasil, na atual era geológica, é uma das regiões do globo que abrigam a maior parte das formas de vida que habitam a Terra. A devastação destes territórios tem impacto negativo direto nas condições climáticas adequadas para a vida, na forma como conhecemos. Um dos problemas fundamentais e inadiáveis que a humanidade enfrenta é o da preservação da diversidade das espécies no planeta. E para isso, é necessário e urgente entender as regras e condições elementares que promovem a biodiversidade. Neste trabalho, o fenômeno da biodiversidade é estudado via autômatos celulares, através do qual se reproduz uma dinâmica comunitária entre três espécies que competem ciclicamente entre si. São elaborados dois modelos inéditos, no primeiro deles os indivíduos se locomovem dentro de vizinhanças estendidas, em diferentes cenários. Afetando diretamente a sua correlação com o meio. E no segundo, se introduz uma espécie cuja função ecológica é a de invadir uma das três espécies. Identificamos quatro diferentes fases que emergem devido a presença da nova espécie.

**Palavras-chave:** ecologia, biodiversidade, autômato celular, RPS, caos, sistema complexo, física computacional



# Abstract

The Brazilian territory, at the present geological era, is one of the richest lands on Earth in terms of life diversity. The devastation of such lands has a direct negative effect on the suitable climate conditions that sustains life as we know it. One of the most fundamental and unpostponable problem that humanity faces is that of the species diversity preservation on the planet, for this reason, it is necessary and urgent to understand the elementary rules that promotes biodiversity. In this work, the phenomena of biodiversity is studied via cellular automata, whereby a community dynamics among three species cyclically competing against each other is reproduced. Two brand new models are elaborated, in the first one, the individuals are able to move inside an extended neighborhood, in many different scenarios. This affects directly its correlation with the space around it. In the second study, a fourth species is introduced, its ecological function is to invade one of the three species. Three new phases emerge due to the presence of the new species.

**Keywords:** ecology, biodiversity, cellular automata, RPS, chaos, complex system, computational physics



# Sumário

<b>Lista de Figuras</b>	<b>xv</b>
<b>1 Introdução</b>	<b>1</b>
<b>2 Ecologia e Biodiversidade</b>	<b>3</b>
2.1 Jogos Cíclicos e Biodiversidade	7
<b>3 Autômato Celular</b>	<b>11</b>
<b>4 Resultados e Discussões</b>	<b>17</b>
4.1 Estabilidade da Biodiversidade e o Aparecimento de espirais	17
4.2 Influência da Vizinhança em Modelos Cíclicos de Biodiversidade	24
4.3 Efeitos de uma Espécie Pestilenta em um Modelo Cíclico de Predação	33
<b>5 Conclusões e Perspectivas</b>	<b>43</b>
<b>Referências Bibliográficas</b>	<b>47</b>



# Lista de Figuras

- 2.1 Representação dos níveis hierárquicos de complexidade da vida. Começando com a célula, que é a unidade viva mais simples, indo até a ecosfera, que abrange toda a vida presente na superfície da Terra bem como seus elementos não vivos que compõem o meio ambiente. Note que todos os níveis possuem uma mesma quantidade de fatias em seu interior, estas são propriedades que são comum a todos os níveis [1]. 5
- 2.2 As seis possíveis relações simbióticas entre duas espécies<sup>1</sup>. 6
- 2.3 Cadeia predatória cíclica não hierárquica presente nos lagartos machos da espécie *Uta stansburiana*<sup>2</sup>. 8
- 3.1 Representação da predação cíclica entre três espécies idênticas, *A*, *B*, *C*. As setas indicam a relação predador presa. 12
- 3.2 Exemplo de uma rede quadrada composta por células quadradas de tamanho 10x10. Em todas simulações realizadas utilizamos este formato de rede com diferentes quantidades de células. 12
- 3.3 a) Primeira vizinhança de Von Neumann da célula central azul; b) Construção de um toro a partir de um quadrado, as setas indicam a identificação dos lados, *i.e.* para obter a figura do toro unimos lado 'a' com lado 'a', obtendo um cilindro finito, em seguida fazemos o mesmo com os lados 'b', obtendo o toro<sup>3</sup>. 13
- 3.4 Indivíduo vermelho se movimentando 14
- 3.5 Reprodução do indivíduo azul, ativo, na célula vizinha vazia a direita 15
- 3.6 Indivíduo azul sendo predado pelo vermelho. 15

- 4.1 a) Babosa-espiral (*Aloe polyphylla*); b) Camaleão Pantera (*Furcifer pardalis*); c) Piolho de cobra (*Narceus americanus annularis complex*); d) Fungo espiral de nome científico desconhecido. Espirais como em c) mantêm um perfil constante conforme cresce, a chamamos de espiral de Arquimedes, já nas outras, o perfil da curva aumenta conforme a curva cresce, estas são espirais logarítmicas. 17
- 4.2 Estados iniciais, intermediários e final de uma simulação executada em uma rede de tamanho linear  $N = 125$  e  $m = 0,50$ . (a) Estado inicial  $t = 0$ ; (b)  $t = 500$  (c)  $t = 1.000$  (d)  $t = 5.000$  (e) Curvas de abundância. O vídeo para esta simulação encontra-se no link [2]. 19
- 4.3 Estados iniciais, intermediários e final de uma simulação executada em uma rede de tamanho linear  $N = 250$  e  $m = 0,50$ . (a) Estado inicial  $t = 0$ ; (b)  $t = 500$  (c)  $t = 1.000$  (d)  $t = 5.000$  (e) Curvas de abundância. O vídeo para esta simulação encontra-se no link [3]. 20
- 4.4 Estados iniciais, intermediários e final de uma simulação executada em uma rede de tamanho linear  $N = 500$  e  $m = 0,50$ . (a) Estado inicial  $t = 0$ ; (b)  $t = 500$  (c)  $t = 1.000$  (d)  $t = 5.000$  (e) Curvas de abundância. O vídeo para esta simulação encontra-se no link [4]. 21
- 4.5 Neste novo modelo a célula central, preta, poderá se movimentar entre os primeiros, segundos e terceiros vizinhos representados respectivamente pelas cores roxo, laranja e verde. 24
- 4.6 Estados finais de simulações realizadas até a geração  $10^4$  em uma rede de tamanho  $1000 \times 1000$  com  $m = 0.5$  para os modelos: a)  $a_1$ , b)  $a_2$ , c)  $a_3$ , d)  $b_2$ , e)  $b_3$ . 26
- 4.7 a) Curvas das funções de auto-correlação de cada modelo em função da distância  $r$  entre uma célula e as outras da grid. Cada curva é obtida através da média de 100 simulações, executadas até a geração 5.000 para  $m = 0,50$  e  $N = 1.000$ ; b) Comprimento característico obtido em  $C(r) = 0,15$  em função da mobilidade para os cinco modelos. 28

- 4.8 a) Oscilações das abundância em um regime estacionário da evolução de cada modelo; b) Análise espectral das frequências observadas em cada modelo. 29
- 4.9 Probabilidade de extinção em função de  $M$  para modelos da família  $a$  e  $b$  31
- 4.10 Cálculo do comprimento de correlação em função da mobilidade para os modelos  $a_1$ ,  $a_2$  e  $c_2$ . Foram usados  $m = 0,50$  e  $N = 1000$ . 32
- 4.11 Cadeia predatória RPS modificada devido a presença da espécie pestilenta, representada pela estrela verde ao centro. 34
- 4.12 Estados finais capturados após 10.000 gerações em redes de tamanho  $N = 1.000$ , para evoluções temporais com diferentes valores de  $q$ . Em todas elas adotamos  $p = r = 0,25$  e  $m = 0,50$ . a)  $q = 0,75$ ; b)  $q = 0,80$ ; c)  $q = 0,85$ . 35
- 4.13 Valores médios das abundâncias em função do valor de  $q$ , na presença da praga. As linhas verticais delimitam cada fase identificada. 36
- 4.14 a) Curvas de abundância para as primeiras 1.000 gerações de uma simulação na fase III; b) Ajuste linear realizado sob os dados experimentais coletados na fase III. 40
- 4.15 Valores médios das abundâncias em função do valor de  $q$ , para o caso em que a praga se reproduz em todos os sítios em que habitam indivíduos vermelhos em sua vizinhança. As linhas verticais delimitam cada fase identificada. 41



# CAPÍTULO 1

## Introdução

A diversidade da vida é um tópico de interesse entre cientistas da vida por mais de um século. Apesar dos grandes avanços em direção a compreensão deste assunto em um corpo de conhecimento, a descrição completa dos mecanismos e condições que permitem e sustentam tal fenômeno complexo ainda está em aberto [5].

Estudos recentes mostram que aspectos importantes da biodiversidade presente em dinâmicas de comunidades biológicas podem ser analisadas de uma forma reducionista através de métodos computacionais conhecidos como autômatos celulares [6, 7, 8, 9, 10]. Além do mais, diversos trabalhos demonstram, empiricamente e numericamente, que um mecanismo extremamente simples na forma da cadeia predatória entre espécies que competem entre si por um único recurso limitante promove estabilidade da biodiversidade [11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18]. Este mecanismo é encontrado em um jogo de criança muito conhecido, chamado: pedra, papel e tesoura; nele há uma disputa cíclica de uma estratégia sobre a outra na qual o papel embrulha a pedra, a pedra quebra a tesoura e a tesoura corta o papel. Esta regra de dominação não hierárquica é o elemento chave para uma inibição cíclica da abundância de uma espécie pela outra. Neste trabalho interdisciplinar<sup>1</sup> conhecimentos de diferentes áreas da física, ecologia e matemática, tais como: teoria de campos, dinâmica populacional, física estatística, teoria dos jogos e física computacional, são utilizados para modelar, descrever e explorar, de forma quantitativa e qualitativa, aspectos da coexistência de espécies em um mesmo ecossistema.

Esta dissertação está estruturada em 5 capítulos. Após a introdução, no capítulo 2, será apresentado e definido, de forma breve, o escopo e conceitos fundamentais da Ecologia que utilizaremos para desenvolver o modelo computacional a que nos propomos construir.

No capítulo 3, serão detalhados e discutidos os principais aspectos para a criação de um ambiente virtual discreto capaz de reproduzir uma dinâmica ecológica comunitária entre três espécies competindo entre si de forma cíclica não-hierárquica.

---

<sup>1</sup>Segundo o dicionário *Michaelis*, se diz de um assunto interdisciplinar aquele que "envolve duas ou mais áreas de conhecimento ou de estudo" [19].

No capítulo 4, discutiremos os resultados obtidos ao longo do mestrado. Primeiramente obtemos os padrões dinâmicos de espirais alcançados devido as regras permitidas aos indivíduos do ecossistema virtual. E nas seções seguintes, são realizadas várias modificações neste modelo de espirais a fim de explorarmos novos cenários ecológicos e suas novidades.

O capítulo 5, conclui o trabalho resumindo o que foi alcançado e as novas perspectivas para estudos futuros.

No decorrer do período deste mestrado, 2 artigos foram publicados em revistas internacionais de bom impacto, são eles [20, 21].

## Ecologia e Biodiversidade

*Neste capítulo serão abordadas de forma sucinta e breve os principais conceitos e fatos da Ecologia que inspiram o funcionamento do autômato celular utilizado nas simulações computacionais nesse trabalho.*

A ecologia é uma jovem ciência que, na história das ciências da vida se propõe a descrever a influência do meio-ambiente sobre a abundância e distribuição dos seres vivos de uma ou mais espécies em determinada região geográfica. A palavra ecologia deriva do grego "oikos", que significa "casa" e "logos", que significa "estudo", portanto, é o "estudo da casa", dos seres vivos. Foi utilizada pela primeira vez por Ernst Haeckel em 1866 [22], em suas palavras, ecologia é "o estudo científico das interações entre organismos e seu meio-ambiente". Muito embora, a sua realização é presente entre nós, humanos, desde a descoberta do fogo [1].

Uma definição mais recente é dada por Michael Begon [23], de acordo ao autor: "(a ecologia) é o estudo científico da distribuição e abundância dos organismos e as interações que determinam sua distribuição e abundância". Esta definição tem o mérito de destacar os principais objetos de estudo da ecologia, a distribuição (onde os indivíduos se encontram e por que?) e abundância dos organismos (quantos indivíduos de determinada espécie existem?). Além disso, o termo "meio ambiente" é deixado de lado, afinal de contas, as interações que um ser vivo terá em sua vida aconteceram com fatores e fenômenos bióticos (elementos vivos) e abióticos (elementos não vivos) presentes ao seu redor. Justamente esses são os elementos que compõe o meio ambiente.

O interesse nesses aspectos da vida é de fundamental importância se queremos, por exemplo, controlar a invasão de uma praga, conservar uma espécie ameaçada de extinção, controlar atividades de agropecuária e agricultura, dentre muitas outras situações. É natural, então, perceber que, a ecologia tem sido de interesse prático à nossa espécie há milhares de anos, pois, conhecer as forças da natureza, os comportamentos e características das plantas e animais que

fazem parte do meio em que se vivia, é crucial para aumentar as chances de sobrevivência dos indivíduos humanos em sociedades primitivas. E esta é uma máxima que vale até os dias de hoje.

Para começarmos a ter uma ideia de em que lugar, dentro das ciências da vida, a ecologia se encontra, podemos categorizar toda a vida no planeta Terra em diferentes níveis de complexidade. A começar pela unidade mais simples de vida, que são as células; em seguida, a justaposição e funcionamento de muitas células em conjunto, constituem uma estrutura com propriedades que vão além da soma das partes que a compõe, que são os tecidos. Seguindo este mesmo raciocínio, a próxima categoria mais complexa é a do órgão, afinal de contas, um órgão é composto de uma grande quantidade de tecidos que são compostos de células que se arranjam afim de exercerem uma mesma função, por exemplo, os intestinos, estômago, pâncreas, entre outros. Juntos constituem um sistema de órgãos com novas propriedades que emergem do funcionamento coletivo de suas partes e compõem um sistema vital em um dado organismo, como o sistema digestivo. A ecologia se ocupa de estudar os próximos três níveis dessa escala, que são organismos, população (constituída de indivíduos de uma mesma espécie) e comunidade (constituída de uma quantidade de populações de diferentes espécies) como se pode ver na Figura 2.1.

A nível do organismo, a ecologia se preocupa com a relação que eles possuem com o meio em que vivem, *i.e.* como são afetados (seu metabolismo, por exemplo) e como o afetam (modificando química e fisicamente o meio). Pois, a partir destas relações, é possível investigar as estratégias que foram naturalmente selecionadas<sup>1</sup> ao longo de muitas gerações e que irão delinear as características físicas, comportamentais, reprodutivas, etc, de um indivíduo.

No nível de população, os ecólogos se empenham em quantificar o tamanho desta população e como ela oscila com o tempo, como afeta a disponibilidade de um dado recurso natural

---

<sup>1</sup>A teoria da evolução por seleção natural é uma teoria ecológica e foi elaborada por Charles Darwin (1859). Ela é definida em um conjunto de proposições, resumidamente, são elas: 1) Os indivíduos da uma população não são iguais; 2) As características de um indivíduo, até certo ponto, são determinadas pela carga genética herdada; 3) Dado todos os nutrientes necessários a uma dada espécie, sua população poderá crescer indefinidamente; 4) Diferentes indivíduos produzem uma quantidade diferente de descendentes; e finalmente, 5) O número de descendentes que um indivíduo produz depende, fortemente, das interações entre as características individuais do indivíduo com o meio em que vive [23].

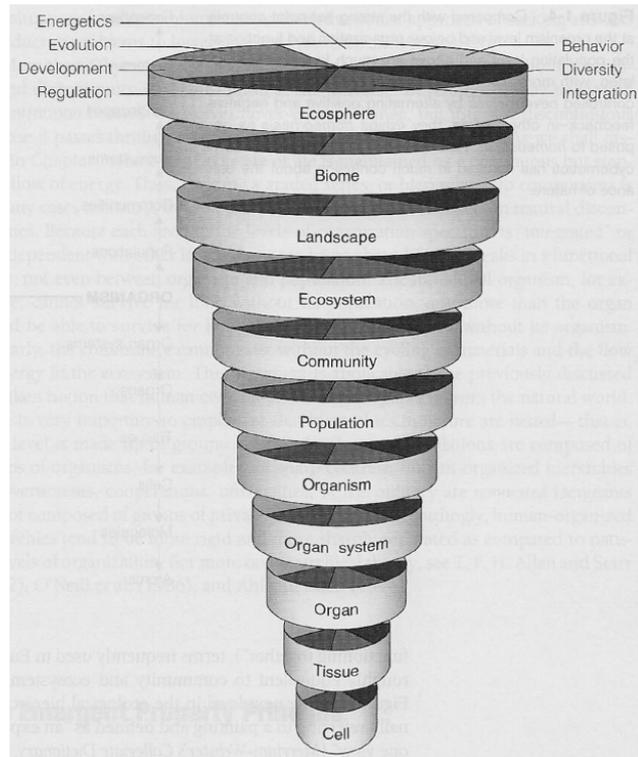


Figura 2.1: Representação dos níveis hierárquicos de complexidade da vida. Começando com a célula, que é a unidade viva mais simples, indo até a ecosfera, que abrange toda a vida presente na superfície da Terra bem como seus elementos não vivos que compõem o meio ambiente. Note que todos os níveis possuem uma mesma quantidade de fatias em seu interior, estas são propriedades que são comum a todos os níveis [1].

em seu habitat, bem como seu deslocamento geográfico.

Além dessas informações absolutas, um fenômeno emerge devido a convivência coletiva de diferentes indivíduos. O uso de um mesmo espaço impõe restrições ao acesso à recursos, tais como água, parceria sexual, alimento, território, etc. Sendo assim, diferentes indivíduos de uma mesma população irão desenvolver estratégias afim de competir uns contra os outros por estes recursos. Esta competição entre indivíduos de uma mesma população é chamada de intraespecífica.

No próximo nível de complexidade, a convivência de populações de diferentes espécies em um mesmo meio ambiente suscita algumas das mesmas questões do nível anterior, entretanto, a amplitude de estratégias de sobrevivência e as possíveis interações alcançam um outro patamar. Como se sabe, podemos observar na natureza duas espécies se beneficiando da interação entre elas, como são com algumas plantas e seus polinizadores, neste caso um inseto,

digamos, é atraído por uma flor, ele se alimenta do néctar e a planta consegue se reproduzir através do pólen que é carregado pelo inseto para outra planta.

No mundo vivo, existem seis possíveis relações simbióticas entre duas espécies diferentes, como se vê na Figura 2.2. Em cada situação, uma delas ou, ainda, as duas saem beneficiadas, prejudicadas ou neutras após o contato. Nesta dissertação, nossa interação de interesse será do tipo presa-predador e por ser uma competição entre diferentes espécies é chamada de *interespecífica*. Nela uma espécie é beneficiada e a outra prejudicada.

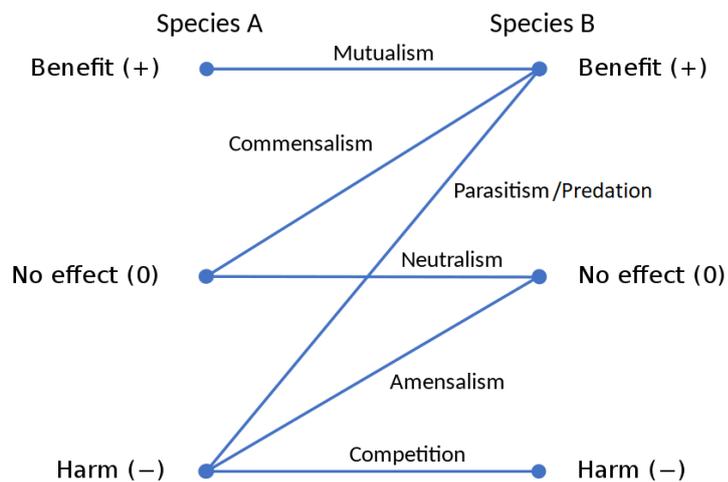


Figura 2.2: As seis possíveis relações simbióticas entre duas espécies<sup>2</sup>.

Perceba que, estas interações são centrais para a manutenção da diversidade da vida em nosso planeta. É através delas, que as espécies são capazes de manterem suas populações em equilíbrio (muitas vezes dinâmico), evitando sua extinção e também promovendo oportunidades para outras espécies prosperarem. E dessa forma, uma rede complexa de cooperação e predação é construída ao longo de escalas geológicas.

<sup>2</sup>Figura retirada da internet, disponível no link [https://en.wikipedia.org/wiki/Biological\\_interaction#/media/File/Symbiotic\\_relationships\\_diagram.svg](https://en.wikipedia.org/wiki/Biological_interaction#/media/File/Symbiotic_relationships_diagram.svg)

## 2.1 Jogos Cíclicos e Biodiversidade

Em particular, uma simples rede de predação encontrada em diversas situações da natureza [24, 16, 25] nos chama a atenção e desperta interesse. Jogos de dominação cíclica desempenham um papel muito interessante em possibilitar coexistência de diversas espécies como é observado em várias situações ecológicas, como em: populações microbiais [13, 16, 17], sistemas de plantas [12, 18], crescimento excessivo de organismos sésseis marinho [11], oscilação da abundância de peixes lêmingue [14] e salmões [15]

Em um famoso estudo de caso, onde se observa competição cíclica entre as estratégias envolvidas [26], os autores identificam um mecanismo de competição intraespecífica baseado nas diferentes características físicas e comportamentais dos machos de uma espécie de lagartos, *Uta stansburiana*, que promove estabilidade dinâmica na manutenção da diversidade de três diferentes estratégias reprodutivas. Nessa população de lagartos, existem três tipos de machos, cada um deles, dado suas características morfológicas (como a cor do papo e o tamanho), exibem diferentes estratégias de acasalamento, são elas:

- lagartos de papo laranja: estes indivíduos possuem um comportamento agressivo e são maiores do que os outros membros da população. Por este motivo, eles possuem os maiores territórios e também muitas fêmeas.
- lagartos de papo azul: os indivíduos com esta característica morfológica, possuem territórios menores e se acasalam com uma fêmea apenas. Além disso, cooperam entre si para defender seus territórios.
- lagartos de papo amarelo: este tipo de macho não possui território, sua estratégia consiste em mimetizar as fêmeas da espécie e assim consegue infiltrar o território de outros machos e se acasalar com as fêmeas.

Por coexistirem em um mesmo espaço, as interações e disputa por parceiras é constante dentro da população. E o encontro dessas estratégias possui resultados diferentes a depender das cores envolvidas na disputa. Surpreendentemente, ao longo de muitos anos, esses lagartos foram diversificando geneticamente ao ponto de chegarem em um estado no qual essas estratégias

reproduzem um jogo infantil muito conhecido: pedra, papel e tesoura. Como se sabe, a pedra, que é dura e resistente, quebra a tesoura; que por sua vez, por ser afiada, corta o papel; que por fim embrulha a pedra, pois é maleável. No estudo de caso em questão, os machos laranjas possuem vantagem sobre os azuis, por terem controle sobre mais fêmeas e território. Porém, conforme os indivíduos laranja controlam mais territórios, surgem mais oportunidades para os machos de papo amarelo invadirem e se reproduzirem, e sua população começa a aumentar. Com esse crescimento populacional, e naturalmente com o declínio dos laranjas, os amarelos tentam invadir, sem sucesso, territórios controlados pelos de papo azul, já que esses machos cooperam entre si para manutenção das fêmeas e de seus territórios. Dessa forma, os machos de papo azul começam a ter vantagem competitiva e sua população cresce ao ganharem as fêmeas dos amarelos. Por fim, a vantagem estratégica dos laranjas se manifesta quando há um grande número de territórios controlados por azuis, pois como são agressivos e maiores, eles ganham dos azuis. Esta dinâmica competitiva é representada na Figura 2.3.

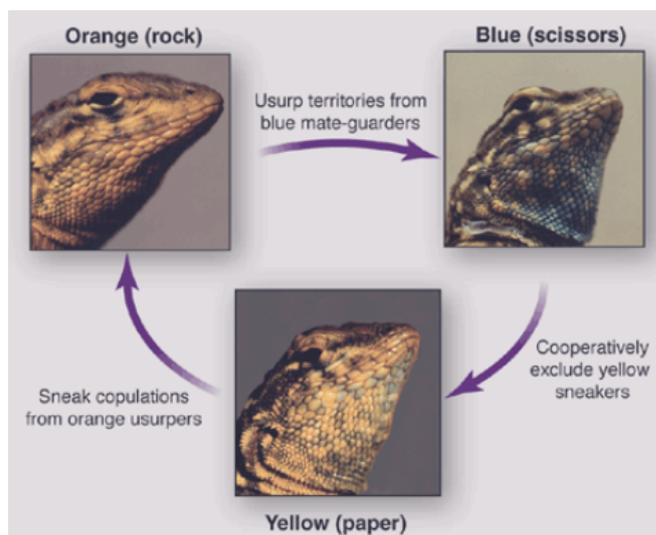


Figura 2.3: Cadeia predatória cíclica não hierárquica presente nos lagartos machos da espécie *Uta stansburiana*<sup>3</sup>.

Toda esta dissertação é desenvolvida em cima do seguinte fato ecológico: jogos competitivos cíclicos não hierárquicos promovem a biodiversidade. Nos propomos a estudar a estabilidade e explorar novas dinâmicas comunitárias, nas quais a biodiversidade é o principal parâmetro de interesse. Afinal de contas, dentre os desafios atuais de nossa espécie, a conservação da diversidade da vida no planeta é um dos mais complexos e importantes problemas que temos que lidar.

<sup>3</sup>Figura retirada da internet, disponível no link <https://bio.research.ucsc.edu/barrylab/Lisa/Pages/research.html>

Com os avanços tecnológicos, do atual estágio do capitalismo em que vivemos, há uma percepção de que somos cada vez mais independentes das formas de vida com que coexistimos no planeta, essas que um dia serviram pra locomoção, alimentação, vestimentas, etc. hoje parecem estar superadas e seu uso, muitas vezes, associado ao subdesenvolvimento. Essa sensação atual, de que nossa espécie se deslocou em direção ao topo da cadeia alimentar, tem provocado profundas mudanças negativas no equilíbrio de ciclos naturais vitais para manutenção e promoção da vida na Terra, que, não surpreendentemente, ameaça a nossa espécie também.

Dessa forma, entender os mecanismos da biodiversidade afim de fomentá-la é de profundo interesse para nós humanos e toda vida na Terra. A biodiversidade é o barômetro do quão bem estamos tratando a Terra [27].



## Autômato Celular

*Discutiremos a implementação de aspectos fundamentais na construção da simulação, como: as ações que os indivíduos podem realizar, o tipo de vizinhança utilizado, a unidade de tempo fundamental da dinâmica evolutiva, entre outros.*

O modelo computacional utilizado nesse trabalho é concebido de tal forma que seja possível recriar aspectos de dinâmicas comunitárias entre três espécies idênticas<sup>1</sup> em um espaço virtual, como é feito em [6, 20, 21, 28, 29, 30]. Nesse ambiente os diferentes indivíduos são capazes de se locomoverem pelo espaço, reproduzirem e também interagem entre si por meio da regra de competição, a qual permite uma relação cíclica intransitiva<sup>2</sup> do tipo presa-predador entre as espécies (RPS), como representado na Figura 3.1. Nesse modelo deseja-se apreciar uma evolução temporal onde, a princípio, a coexistência entre as espécies seja mantida e que além disso seja possível observar padrões macroscópicos em formato de espirais acontecendo de forma homogênea e isotrópica em todo ecossistema virtual.

Como será visto no capítulo 4 é possível fazer mudanças no modelo, descrito abaixo, tal que outra fenomenologia é observada.

Chamamos esse ambiente virtual dinâmico de autômato celular. Ele consiste em um ladrilhamento de uma superfície de tamanho finito com polígonos regulares, como na Figura 3.2. Nesse espaço é definido um conjunto de regras que determinam a transição de um estado do sistema para um outro futuro. Assim, em um dado instante de tempo cada unidade espacial, denominada de célula ou sítio, armazenará um valor numérico que poderá ser alterada em um

---

<sup>1</sup>As espécies aqui estudadas não possuem diferenças comportamentais em relação as outras. Todas estão sujeitas as mesmas regras. O que as diferenciam é apenas a relação de predador-presa, como será visto mais a frente.

<sup>2</sup>Um grafo orientado é dito intransitivo quando, todos os pontos do grafo, ou de subconjuntos do grafo, possuem grau (*i.e.* a soma total de setas entrando e saindo do ponto) zero. Como é em cada ponto do jogo RPS. Isto permite uma distribuição não-hierárquica entre as espécies e atenua o mecanismo de "princípio de exclusão competitiva" [31]. Por outro lado, em um sistema transitivo as espécies se distribuem hierarquicamente [32].

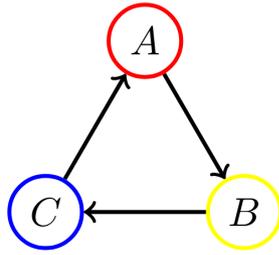


Figura 3.1: Representação da predação cíclica entre três espécies idênticas,  $A$ ,  $B$ ,  $C$ . As setas indicam a relação predador presa.

instante futuro a depender da regra selecionada para ela bem como da interações essa poderá ter com seus vizinhos.

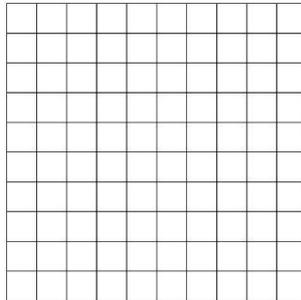


Figura 3.2: Exemplo de uma rede quadrada composta por células quadradas de tamanho 10x10. Em todas simulações realizadas utilizamos este formato de rede com diferentes quantidades de células.

A dinamicidade presente nessas simulações advêm da possibilidade de um sítio ter seu estado alterado devido as interações locais que acontecem em sua vizinhança. Existem diferentes formas de definir uma vizinhança nesse espaço discreto, as mais utilizadas são a de Moore<sup>3</sup> e a de Von-Neumann [10]; em nossas simulações sempre utilizamos as vizinhanças de Von-Neumann, por meio dela, cada sítio pode interagir com os quatro vizinhos mais próximos, de acordo com a métrica de taxi cab (ou Manhattan). Assim, para um dado par de coordenadas  $(i, j)$  que localizam uma célula, que não esteja nas bordas da rede, seus vizinhos serão  $(i, j + 1)$ ,  $(i, j - 1)$ ,  $(i + 1, j)$ ,  $(i - 1, j)$  como na Figura 3.3a. No caso das células que estão às margens, introduzimos condições periódicas de contorno tal que o plano desse ecossistema virtual seja idêntico a um toro<sup>4</sup>, onde as células da borda direita tem como vizinhos células da

<sup>3</sup>No caso de Moore, as células vizinhas são as mesmas das de Von-Neumann incluindo-se as células que estão também à diagonal, *i.e.*  $(i + 1, j + 1)$ ,  $(i - 1, j + 1)$ ,  $(i + 1, j - 1)$  e  $(i - 1, j - 1)$ .

<sup>4</sup>Em geometria, um toro é uma superfície de revolução no espaço tridimensional gerada por um círculo girando entorno de um eixo coplanar ao círculo.

borda esquerda e células da borda inferior tem como vizinhos células da borda superior do ecossistema, e vice-versa, tal qual como o espaço do jogo pacman, como pode ser visto na Figura 3.3b. Esse critério de periodicidade é adotado a fim de contornar efeitos de borda e de finitude do sistema.

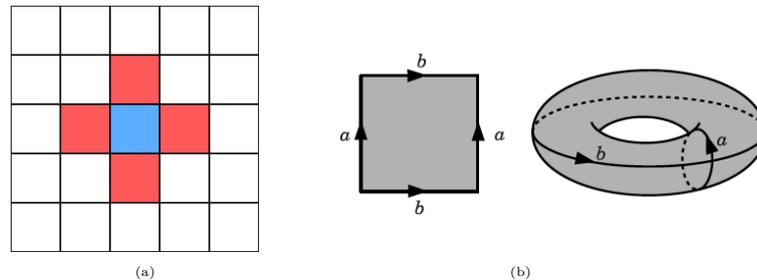


Figura 3.3: a) Primeira vizinhança de Von Neumann da célula central azul; b) Construção de um toro a partir de um quadrado, as setas indicam a identificação dos lados, *i.e.* para obter a figura do toro unimos lado 'a' com lado 'a', obtendo um cilindro finito, em seguida fazemos o mesmo com os lados 'b', obtendo o toro<sup>5</sup>.

Definidas as propriedades do palco onde a evolução dinâmica acontece, voltamos a atenção agora para a parte ecológica do modelo. Os fatores comportamentais que regem a dinâmica do sistema, são introduzidos por meio das regras de transição, ou ações, as quais todos indivíduos de todas as espécies estarão sujeitos.

Essas regras são inspiradas no modelo proposto por Robert May e Warren Leonard (M-L) [33]. Por meio de um conjunto de equações diferenciais eles descreveram a dinâmica comunitária de três espécies interagentes que se locomovem e reproduzem em um ambiente fechado. A interação se dá por meio da competição interna entre indivíduos da mesma espécie (competição intraespecífica) e adicionalmente, há uma competição cíclica entre as diferentes espécies (competição interespecífica)<sup>6</sup>. Essa dinâmica acontece de modo que o número total de indivíduos não é conservado. Esse modelo M-L é uma modificação de um primeiro proposto separadamente por Alfred Lotka e Vito Volterra (L-V) [34], a diferença entre os dois é que nesse último cada ser vivo reproduz e preda em um único passo, conservando assim o número total

<sup>5</sup>Figura retirada da internet, disponível no site <https://math.stackexchange.com/questions/2614566/prove-that-the-projection-from-a-square-to-a-torus-is-not-open>

<sup>6</sup>Quando simulamos por meio de métodos estocásticos esse modelo, considerando as competições intra e interespecífica, não observamos os padrões de espirais, tão almejados. Isso se deve a competição interespecífica presente nesse modelo.

de indivíduos no ecossistema<sup>7</sup>. Mesmo que em ambos modelos a biodiversidade é preservada e o revesamento da abundância das espécies é observado, essa simples diferença com relação ao número de indivíduos, que não é conservado no M-L, produz uma fenomenologia diferente quando postos lado a lado, veja [29].

Em nosso modelo, entretanto, não nos preocupamos em fornecer soluções analíticas para as situações ecológicas em questão, aqui a ideia de utilizar equações diferenciais para modelar a dinâmica populacional é deixada de lado e, em seu lugar, de forma artesanal construímos todos os detalhes microscópicos e os compilamos em um conjunto de ações e regras que são aplicadas randômica e indiferentemente a todos os indivíduos vivos de nosso ecossistema virtual. O programa em questão, a todo momento correlacionará duas células, uma ativa (está realizando uma ação) e uma célula passiva (a qual estará sujeita a ação). Assim, conhecido as propriedades do espaço virtual, onde os atores de nosso jogo moram, definimos a seguir as ações que acontecerão a nível microscópico

- Mobilidade ( $m$ ): essa regra irá trocar a posição da ocupação da célula ativa com a célula passiva, independente da ocupação dela, como é exemplificado nas Figuras 3.4.

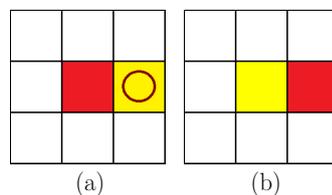


Figura 3.4: Indivíduo vermelho se movimentando

- Reprodução ( $r$ ): nessa regra, o indivíduo ativo terá a chance de fazer uma cópia idêntica a ele mesmo, em uma célula vizinha que estiver inabitada, como nas Figuras 3.5.
- Predação ( $p$ ): as três espécies predam umas as outras de acordo com uma regra cíclica baseada no jogo de criança "pedra, papel e tesoura" (RPS - rock, paper, scissors). Assim como no jogo, tem-se que pedra quebra a tesoura, tesoura corta o papel e o papel embrulha a pedra. Nas simulações apresentadas os indivíduos da espécie 1 (magenta) predam

<sup>7</sup>Ficará claro ao longo desse trabalho que a compreensão dos modelos propostos perpassa, necessariamente, por entender como podemos reprogramar um modelo padrão conhecido, inserindo modificações em partes do código fonte, tais como: na rede de predação, na implementação das vizinhanças, na forma e/ou intensidade que a predação ocorre, topologia do espaço, no tipo de interação ou papel ecológico de uma espécie, etc.

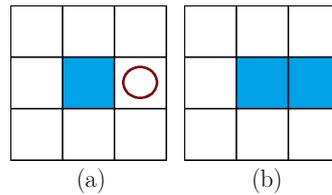


Figura 3.5: Reprodução do indivíduo azul, ativo, na célula vizinha vazia a direita

indivíduos da espécie 2 (azul), esses predam indivíduos da espécie 3 (amarelo) que por fim predam indivíduos 1 (magenta), fechando assim o ciclo. Na Figura 3.6 vemos um exemplo desta regra em ação.

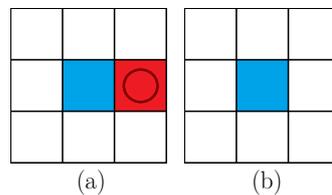


Figura 3.6: Indivíduo azul sendo predado pelo vermelho.

onde,  $r, p, m$  são as probabilidades de ocorrência das respectivas regras, tal que satisfaçam  $r + p + m = 1$ .

O espaço, a vizinhança e as regras são os principais detalhes para formulação do modelo. Seguimos, agora, para os detalhes a respeito da implementação das regras através algoritmo. É importante pontuar que, a evolução desse sistema dinâmico é completamente determinística, entretanto diversos elementos de aleatoriedade são introduzidos em subrotinas do modelo, tornando esse tipo de simulação de natureza *estocástica*, ou ainda uma simulação de Monte Carlo.

A primeira dessas subrotinas é a construção do estado inicial do sistema. Cria-se uma matriz quadrada de tamanho linear  $N$ ; acessamos todas células da rede e a cada uma delas é designada aleatoriamente um dos seguintes números inteiros 0, 1, 2, 3, onde 0 caracteriza o vazio e os demais números as espécies do RPS. Com isso, cria-se uma configuração do sistema em que nenhuma população seja (estatisticamente) preferenciada, todas ocupam cerca de 1/4 da rede, assim como na Figura 4.4a.

Em seguida dão-se os primeiros passos da evolução temporal do ecossistema virtual recém criado; ela acontecerá ao longo de um número finito de unidades discretas de tempo, a

qual chamamos de gerações. Cada geração é concluída quando são realizadas  $N^2$  da seguinte sequência de comandos que constituem uma sub-unidade temporal:

1. um sítio da rede é sorteado, o chamamos de ativo; se esse estiver vazio, realiza-se um novo sorteio;
2. encontrado um indivíduo, é realizado um sorteio ponderado da ação que o indivíduo realizará (mobilidade, reprodução ou predação);
3. em seguida, sorteia-se uma das células presentes em sua vizinhança;
4. se a ação escolhida e seus critérios/condições forem satisfeitos a ação é executada;
5. volta para o passo 1;

Assim, todos os modelos que serão apresentados e discutidos nesse trabalho passam total ou parcialmente por essa sequência de comandos ao longo de muitas gerações. A maioria dos cálculos que realizamos em nossos trabalhos acontecem em redes de diferentes tamanhos  $250 \times 250$ ,  $500 \times 500$  ou  $1000 \times 1000$  e ao longo de diferentes intervalos de tempo 1.000, 10.000, 50.000 ou 100.000 a depender da fenomenologia que se deseja observar ou da quantidade física que se quer calcular. Para se ter uma noção concreta do recurso computacional desempenhado pela máquina, se fizermos o ecossistema virtual evoluir por 50.000 gerações numa malha de  $500 \times 500$  células, por exemplo, uma geração é equivalente a 250.000 sorteios, logo 12.500.000.000 (doze bilhões e quinhentos milhões) de sorteios serão realizados dentro de cerca de 20 minutos.

Ao fim da simulação, são coletados dados da configuração do sistema e também da abundância das ocupações ao longo das gerações decorridas. Essas informações são tratadas a fim de se enxergar de forma clara, direta e artística o estado final do sistema, para isso, identificamos cada número da rede com uma cor: 0 - branco, 1 - vermelho, 2 - amarelo e 3 - azul.

Por meio dessa simples sequência de comandos e conceitos, cria-se um ambiente dinâmico rico para se explorar. Pois em cada instância descrita aqui é possível pensar em formas de modificar o modelo a fim de se observar diferentes padrões macroscópicos.

## Resultados e Discussões

Nessa seção, é apresentado o algoritmo em funcionamento e os padrões de espirais que emergem por toda rede. Na sequência são realizadas diversas modificações neste modelo padrão. As duas principais são: a extensão do alcance da regra de mobilidade e, na outra, uma quarta espécie, tipo praga, é introduzida no grafo de predação.

### 4.1 Estabilidade da Biodiversidade e o Aparecimento de espirais

A espiral é uma curva que cresce conforme se afasta ou se aproxima de um ponto central. Essa forma geométrica é observada em incontáveis situações, seja em formação de galáxias, dinâmica de fluidos, engrenagens, artes rupestres, reações químicas bem como em algumas formas de vida, como na figura 4.1.



Figura 4.1: a) Babosa-espiral (*Aloe polyphylla*); b) Camaleão Pantera (*Furcifer pardalis*); c) Piolho de cobra (*Narceus americanus annularis complex*); d) Fungo espiral de nome científico desconhecido. Espirais como em c) mantêm um perfil constante conforme cresce, a chamamos de espiral de Arquimedes, já nas outras, o perfil da curva aumenta conforme a curva cresce, estas são espirais logarítmicas.

O aparecimento dessas estruturas ocorrem também, de maneira um tanto quanto curiosa em simulações estocásticas do tipo M-L com uma regra de predação cíclica, como é demonstrado pela literatura [9, 16, 26, 28, 30, 35]. Vemos como uma relação não hierárquica de competitiv-

dade entre espécies é um mecanismo muito eficaz de manutenção da diversidade das espécies, mesmo que uma ameace a existência da outra durante toda evolução temporal.

A fim de reproduzir essa dinâmica comunitária, seguimos os passos para construção do algoritmo descrito no capítulo anterior. Desejamos observar a sustentação da biodiversidade e o aparecimento de espirais em um ecossistema virtual com três espécies ao longo de várias gerações. Para tanto, é necessário definir a priori alguns parâmetros básicos da simulação: as probabilidades de sorteio das ações, o tamanho da rede e o número de gerações. Para cada um desses parâmetros há um critério que se mantém a depender do que se deseja observar; para escolher os valores de  $m$ ,  $r$  e  $p$  seguimos a seguinte relação algébrica  $r = p = (1 - m)/2$ , ou seja, ao definirmos o valor de uma única variável  $m \in [0, 1]$  subdividimos o restante do intervalo em duas partes iguais que estarão associadas as probabilidades de reprodução e predação. O tamanho da rede é crucial para sustentação de um ecossistema biodiverso, isso ficará claro nas simulações que serão apresentadas a seguir. Por fim, é preciso deixar o sistema evoluir por um número de gerações o suficiente para que seja possível que o sistema atinja um estado de equilíbrio dinâmico.

Nas Figuras 4.2, 4.3 e 4.4 a seguir, foram realizadas simulações com os seguintes valores para as regras  $m = 0,50$  e  $r = p = 0,25$ , por um período de 5.000 gerações para três ecossistemas de tamanhos diferentes, respectivamente,  $125 \times 125$ ,  $250 \times 250$  e  $500 \times 500$ . Ao longo das gerações, foram coletadas informações sobre a frequência relativa das espécies, denominada de abundância (e.g. se a abundância da espécie A é 1, isso significa que todas as células da malha estão habitadas por indivíduos A), bem como figuras de diferentes instantes da dinâmica, nas gerações 0, 500, 1.000 e 5.000. Na sequência, são apresentados esses dados.

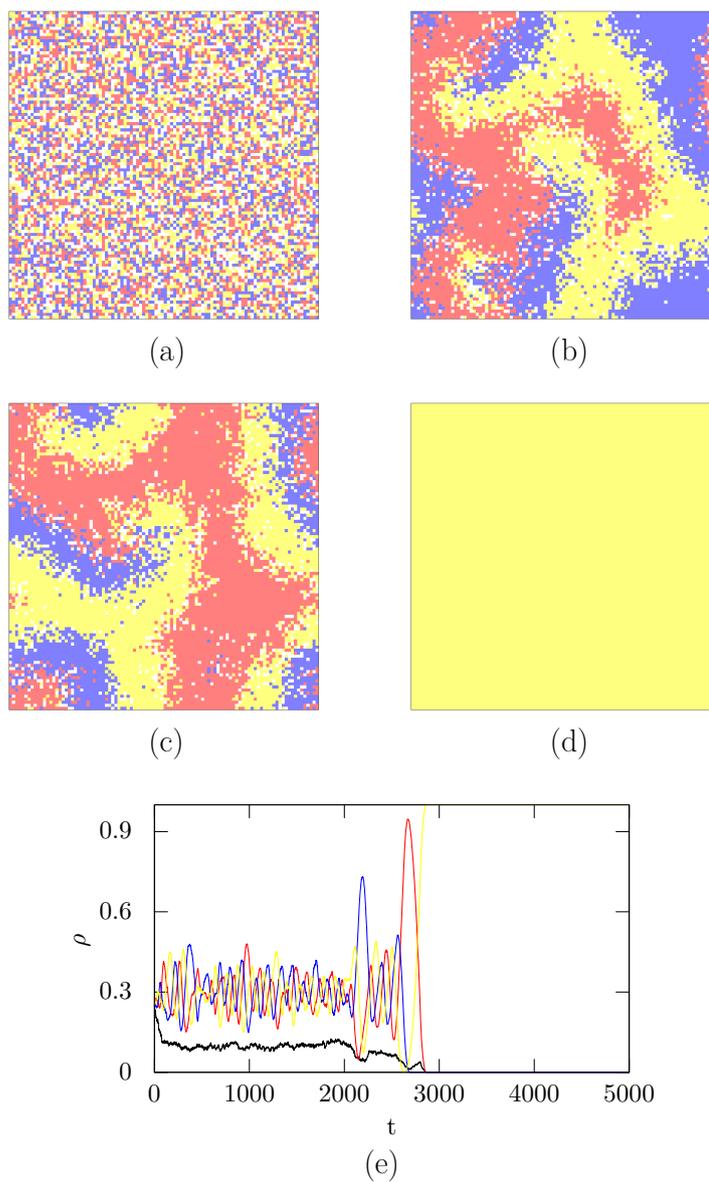


Figura 4.2: Estados iniciais, intermediários e final de uma simulação executada em uma rede de tamanho linear  $N = 125$  e  $m = 0,50$ . (a) Estado inicial  $t = 0$ ; (b)  $t = 500$  (c)  $t = 1.000$  (d)  $t = 5.000$  (e) Curvas de abundância. O vídeo para esta simulação encontra-se no link [2].

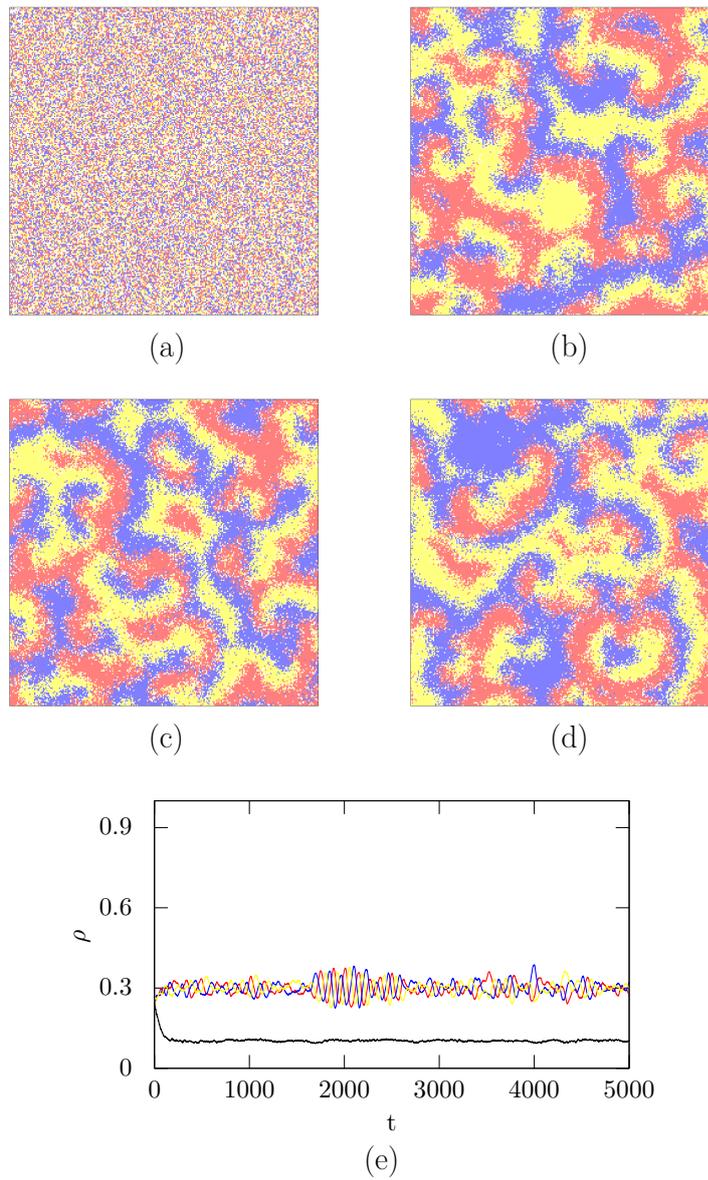


Figura 4.3: Estados iniciais, intermediários e final de uma simulação executada em uma rede de tamanho linear  $N = 250$  e  $m = 0,50$ . (a) Estado inicial  $t = 0$ ; (b)  $t = 500$  (c)  $t = 1.000$  (d)  $t = 5.000$  (e) Curvas de abundância. O vídeo para esta simulação encontra-se no link [3].

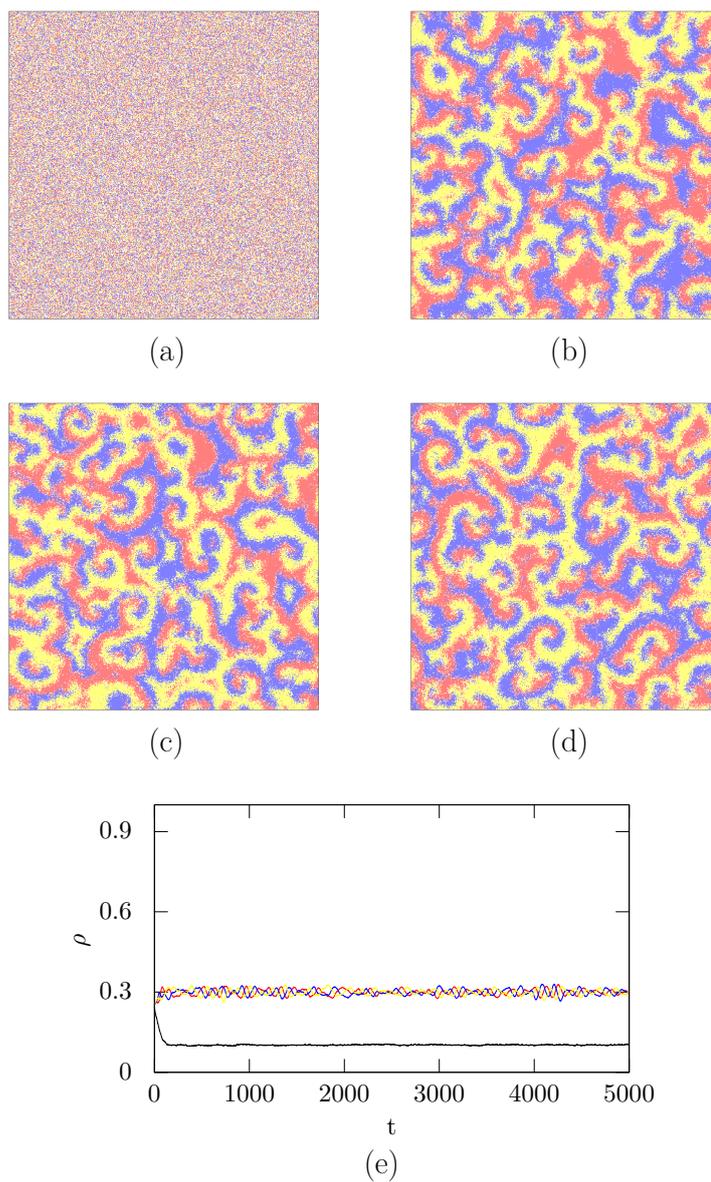


Figura 4.4: Estados iniciais, intermediários e final de uma simulação executada em uma rede de tamanho linear  $N = 500$  e  $m = 0,50$ . (a) Estado inicial  $t = 0$ ; (b)  $t = 500$  (c)  $t = 1.000$  (d)  $t = 5.000$  (e) Curvas de abundância. O vídeo para esta simulação encontra-se no link [4].

A partir dos dados coletados nessas simulações, percebemos que nessas simulações o sistema chega em um estado onde ocorre o aparecimento de diversas estruturas em formato de espirais por todo ecossistema virtual, de forma homogênea. Entretanto, como fica evidenciado, o tamanho da rede utilizada tem importância fundamental para que o fenômeno de interesse ocorra e seja sustentado, como fica evidente na Figura 4.2. Já nos outros dois casos a partir do momento em que as espirais surgem, o sistema chega em um estado de equilíbrio dinâmico e permanece nele durante toda evolução.

Nessas imagens, vemos o sistema sair de um estado inicial ruidoso para um subsequente em que há ordem devido ao aparecimento das estruturas macroscópicas. Essas espirais não ficam paradas em determinado lugar nem se perpetuam ao longo da evolução, elas possuem um movimento de rotação em torno de seu centro, algumas delas rotacionam em sentido horário e outras no sentido anti-horário, e também possuem um movimento de translação pelo espaço e eventualmente se aproximam e interferem na estabilidade uma da outra. É possível se ter uma ideia mais rica do que se acontece nesse tipo de simulação através de um filme da história de uma dessas evoluções, para tal, veja [2].

Antes de avançarmos para outras questões, gostaria de elaborar um pouco mais sobre a primeira simulação onde vemos como o tamanho da rede e o número de gerações são importantes para aferirmos sobre a estabilidade do ecossistema; como vemos, ao fim apenas uma espécie habita o ecossistema, isso ocorre devido ao processo de perda da biodiversidade, ele se dá quando uma das espécies é extinta, *i.e.* quando sua abundância passa a ser nula, a partir desse momento a dinâmica evolutiva se dá entre duas espécies que se movem, reproduzem e onde a população de uma delas é afetada negativamente pela presença da outra, nessa cadeia predatória linear quem está no topo sempre acaba levando vantagem e eventualmente dominando todo ecossistema virtual, no caso apresentado aqui a extinção da espécie laranja fez com que a espécie azul ficasse livre de ser predada podendo aumentar sua população sem restrições enquanto essa predava a espécie roxa, que eventualmente também entrou em extinção devido a competição assimétrica entre ela e a espécie azul. Além disso, se essa mesma simulação tivesse sido realizada até a geração 2.000, digamos, o leitor ao checar o gráfico das abundâncias e o estado final diria que ao longo da evolução temporal o sistema manteve a biodiversidade. Naturalmente, o mesmo poderia se sentir insatisfeito com a resolução dos padrões formados e suspeito com relação a duração da simulação e ao fazer outras novas de mais longa duração

chegaria a conclusão de que, nessa rede, a biodiversidade não é preservada. Além disso, os resultados obtidos estimulariam a realização de simulações em redes maiores, como foi feito.

Perceba que em todas as três simulações, inclusive na rede  $125 \times 125$  antes da biodiversidade ser perdida, a abundância das três espécies, indiferentemente, tendem a oscilar entorno de um valor fixo: 0,3. Enquanto que a do vazio por se uma "espécie" inerte oscila perto de 0,1 e com amplitude bem menor. Percebe-se, também, que a quantidade de espirais formadas é proporcional ao tamanho da área do ecossistema, esse é um efeito de escala dessas simulações, isso fica claro ao compararmos atentamente as figuras na rede  $250 \times 250$  com as da  $500 \times 500$ , que é quatro vezes maior, apesar de serem simulações distintas temos a impressão de que se olharmos para o primeiro caso é como se estivéssemos aplicando um *zoom in* na rede maior; estendendo esse raciocínio podemos, naturalmente, inferir que na primeira das simulações esse *zoom* foi tanto que a resolução das espirais é perdida completamente ao ponto em que se enxerga somente uma região ocupada por uma população. Além disso, o tamanho da rede influencia fortemente a amplitude das curvas de abundância das espécies e do vazio, quão menor é a rede maiores são as flutuações na amplitude, ao ponto que o sistema fica mais sensível a perder o equilíbrio dinâmico devido a flutuações estocásticas. Ao passo que, quão maior é o espaço, e, a quantidade de espirais, a soma das flutuações locais interferem de forma destrutiva, deixando o ecossistema mais estável às flutuações.

## 4.2 Influência da Vizinhança em Modelos Cíclicos de Biodiversidade

Após cerca de um ano de trabalho ganhando intimidade com o procedimento metodológico, esse foi um primeiro resultado obtido na nossa pesquisa. Nos propomos a modificar o modelo padrão de formação de espirais, tal que possamos aproximar os modelos computacionais em direção a uma descrição mais realista de fenômenos do mundo real. Esse modelo em questão, é inspirado em situações ecológicas, nas quais a interação com regiões mais distantes do indivíduo ativo é essencial, tais como: a dispersão de sementes [36] ou a predação de aglomerado de peixes, já que cardumes podem atrair diversos predadores, e dificilmente as estratégias de caça são do tipo um-a-um entre vizinhos passivos e ativos, veja [37, 38]. Fazemos, assim, uma modificação na implementação da regra da mobilidade de forma que o indivíduo ativo poderá trocar de lugar com primeiros, segundos ou terceiros vizinhos de acordo com a vizinhança de Von-Neumann, como estão representados na Figura 4.5.

Nessa nova dinâmica, fazemos um amplo estudo em torno de duas famílias de modelos que diferem entre si, pelas funções de distribuição de probabilidade utilizadas para ponderar os sorteios dos vizinhos disponíveis. Na primeira delas as chances de sorteio são igualmente distribuídas entre os raios de vizinhança disponíveis; na segunda família, os indivíduos realizam a mobilidade nos sítios mais distantes com menos frequência. Para tanto usamos a função  $1/r$  para modelar esta distribuição. A luz dessas ideias, outros resultados adicionais são obtidos nos quais modificamos como apenas uma das espécies se locomove pelos sítios dos primeiros e segundos vizinhos mais próximos.

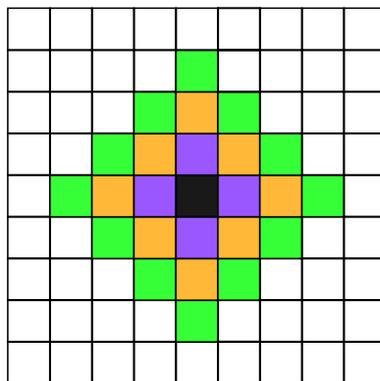


Figura 4.5: Neste novo modelo a célula central, preta, poderá se movimentar entre os primeiros, segundos e terceiros vizinhos representados respectivamente pelas cores roxo, laranja e verde.

As implementação das simulações, neste trabalho, se deram de acordo com a forma padrão que fazemos as simulações estocásticas ao longo desta dissertação. Cria-se um espaço-tempo discreto e virtual de tamanho linear  $N$  com  $N^2$  sítios regulares e condições de contorno periódicas. Inicialmente, são distribuídos, aleatoriamente, pela rede, indivíduos das três espécies: vermelho, azul e amarelo, mais o vazio que é representado pela cor branca. Em seguida, escolhe-se aleatoriamente uma célula da rede que chamamos de ativa. Se ela estiver vazia, escolhemos outra célula. Sendo um indivíduo de uma das três espécies, sorteamos uma célula vizinha, a célula passiva e então um outro sorteio é realizado, o da ação. Se for  $r$  e a célula passiva estiver vazia, preenchemos essa com a cor do indivíduo ativo; porém, se for sorteado  $p$  e o sítio passivo estiver ocupado com uma presa de acordo com as regras do RPS, pintamos a célula passiva de branco; em último caso, se a mobilidade for sorteada as posições das células selecionadas serão trocadas. A novidade deste trabalho está na implementação dessa regra. Concebemos cinco modelos com diferentes distribuições de probabilidade nas quais os primeiros, segundos e terceiros vizinhos são acessíveis na mobilidade. A primeira família consiste nos modelos tipo  $a$ : modelo  $a_1$ , esse é a forma genérica de realizar as simulações estocásticas, a mobilidade ocorre entre os quatro vizinhos mais próximos de acordo com a vizinhança de Von-neumann; no modelo  $a_2$  a mobilidade acontece entre os primeiros e segundos vizinhos com probabilidade  $1/2$  de se escolher uma das duas possibilidades, somando assim, 12 células vizinhas; já no modelo  $a_3$ , a regra de mobilidade é implementada considerando os primeiros, segundos e terceiros vizinhos, contabilizando 24 células vizinhas, nessa situação a probabilidade de se sortear um dos raios é de  $1/3$ . Na segunda família de modelos, a qual chamamos de  $b$ , consideramos a função  $1/r$  para modelar a distribuição de probabilidade de se sortear primeiros, segundos e terceiros vizinhos. O modelo com um vizinho é idêntico ao da família anterior, a novidade encontra-se então nas seguintes situações: o modelo  $b_2$  considera os primeiros e segundos vizinhos, com probabilidades de sorteio  $2/3$  e  $1/3$  respectivamente; e o modelo  $b_3$  com probabilidades 0,55, 0,30 e 0,15 respectivamente<sup>1</sup>. É importante detalhar que, em todos esses casos listados, após escolher o raio em que a mobilidade será realizada, um segundo sorteio é feito para selecionar um dos sítio disponíveis nessa região, *e.g.* uma célula situada no terceiro raio do modelo  $b_3$  tem probabilidade de ser sorteada para mobilidade de  $0,15 * 1/12 = 0,0125$ .

---

<sup>1</sup>Os valores das probabilidades do modelo  $b$  foram obtidos através da função  $f(x) = \frac{a}{x}$ , tal que  $f(1) + f(2) = 1$  ou  $f(1) + f(2) + f(3) = 1$ . No caso  $b_2$ ,  $a = 0,6\bar{6}$  e no caso  $b_3$   $a = 0,5\bar{4}$ .

Após  $N^2$  sorteio de células ativas, contabiliza-se uma unidade de tempo, uma geração.

Primeiramente, a fim de se ter uma noção visual que essas modificações causam, implementamos esses cinco modelos. Para tanto, realizamos simulações até a geração  $10^4$  e coletamos o estado final do sistema. Na figura 4.6, podemos perceber, de imediato, que ao aumentar a distância do passo de um indivíduo a se locomover pelo espaço, o tamanho aparente das estruturas é afetado de forma proporcional à quantidade de vizinhanças disponíveis para cada modelo. Deixando assim as espirais maiores como se um zoom in tivesse sido dado no sistema.

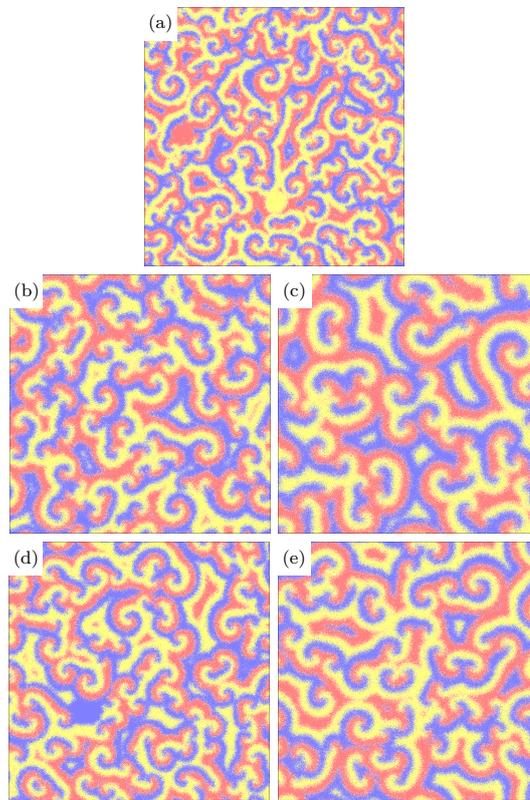


Figura 4.6: Estados finais de simulações realizadas até a geração  $10^4$  em uma rede de tamanho  $1000 \times 1000$  com  $m = 0.5$  para os modelos: a)  $a_1$ , b)  $a_2$ , c)  $a_3$ , d)  $b_2$ , e)  $b_3$ .

A partir destas imagens, somos desafiados a encontrar uma forma de quantificar essa evidência visual a respeito do tamanho das estruturas observadas. Abordamos esta questão através de uma quantidade conhecida da mecânica estatística chamada: comprimento de autocorrelação. Este cálculo é realizado também em [21, 39, 40]. Esta grandeza é obtida diretamente da função de autocorrelação espacial. Ela nos diz o quão correlacionada é uma célula com as outras por todo espaço, *i.e.* dado um estado da evolução temporal do sistema, o quão forte é a influência que uma célula tem sobre o valor das outras ao seu redor. Para tanto, definimos um

campo escalar  $\phi(\vec{r}')$  que atribuirá a cada célula do espaço 2D da simulação, situada na posição  $\vec{r}'$ , números inteiros que representarão, de forma não ambígua, cada indivíduo de cada espécie da seguinte forma: 1 - vermelho, 2 - azul, 3 - amarelo e 0 - vazio. Utilizamos esse campo escalar na função de autocorrelação espacial  $C(\vec{r}')$  definida logo abaixo.

É importante dizer que, (4.1) é utilizada para analisar as similaridades que existem entre diferentes instantes temporais de um sinal, de uma corrente elétrica ou uma onda eletromagnética, por exemplo. Porém, seu uso não se limita a essas possibilidades e devido a essa abrangência, existem diversas definições desta função. Em particular utilizamos uma em que ela é feita via transformadas de Fourier. Este método é preferível por ser o mais eficiente em termos de recursos computacionais, principalmente quando se tem um input grande, como é o caso da rede  $1000 \times 1000$  que nos dá um sinal com 1.000.000 de entradas.

$$C(\vec{r}) = \frac{\mathcal{F}^{-1}\{\varphi(\vec{k})\varphi^*(\vec{k})\}}{C(0)} \quad (4.1)$$

onde  $\varphi(\vec{k}) = \mathcal{F}\{\phi(\vec{r}') - \langle\phi\rangle\}$  é o campo no espaço das frequências, e  $\langle\phi\rangle$  é o valor médio do campo escalar em todo espaço. Não é necessário subtrair o valor médio do campo nesta operação, mas o fazemos a fim de valores próximos a zero. Além disso, dividimos pelo valor da função no ponto de origem a fim de normalizá-la. Este último termo é particularmente importante, pois ele nos diz em que ponto da rede estamos a calcular  $C(\vec{r}')$ . Por convenção, sempre escolhemos a célula  $(0,0)$  para obtermos a função de autocorrelação espacial, porém este mesmo raciocínio pode ser aplicado para todas as outras células da rede, pois todas serão representativas desta grandeza.

Retorno, novamente, o fato de (4.1) estar definida em duas dimensões, isso ocorre devido a geometria espacial do sistema. Entretanto, somos capazes de reduzir a dimensão da função para uma. Isso é possível devido a homogeneidade e isotropia do espaço, o qual não possui regiões ou direções em que alguma espécie é privilegiada, por exemplo. Podemos, assim, encontrar o valor médio de  $C(\vec{r}')$  entre os sítios que possuem a mesma distância com relação a célula  $(0,0)$  da rede. Isso é feito da seguinte forma,

$$C(r) = \sum_{|r|=x+y} \frac{C(\vec{r})}{\min(2N - (x + y + 1), x + y + 1)} \quad (4.2)$$

onde se soma o comprimento de correlação das células com mesmo  $|r|$  em relação a  $(0,0)$  e em seguida se divide por esta distância. Na figura 4.7a calculamos (4.2) para cada um dos cinco modelos em questão. Percebemos que no ponto onde  $r = 0$  o valor de  $C(r')$  é igual a 1, pois a correlação do ponto de referência com ele mesmo é a máxima possível. Notamos também que todas as curvas possuem um perfil semelhante, quanto  $r = 1$  estão aproximadamente em 0,35 e conforme  $r$  cresce a célula vai perdendo influência sobre o estado dos seus vizinhos, esse efeito acontece de forma mais lenta nos modelos em que os três vizinhos são levados em consideração na mobilidade, o que corrobora com o que vemos na imagem 4.6.

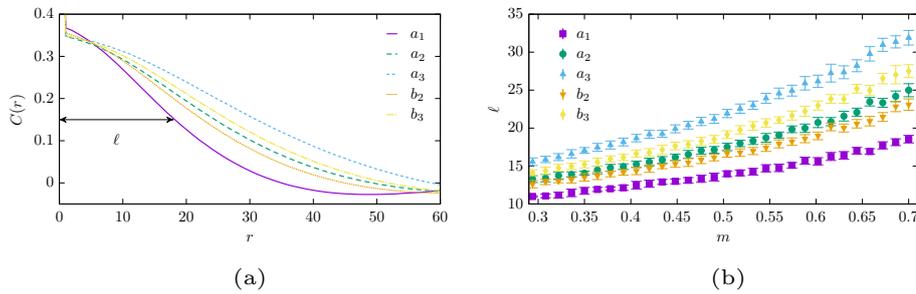


Figura 4.7: a) Curvas das funções de auto-correlação de cada modelo em função da distância  $r$  entre uma célula e as outras da grid. Cada curva é obtida através da média de 100 simulações, executadas até a geração 5.000 para  $m = 0,50$  e  $N = 1.000$ ; b) Comprimento característico obtido em  $C(r) = 0,15$  em função da mobilidade para os cinco modelos.

Em seguida exploramos a influência do valor de  $m$  no comprimento de correlação, para tanto geramos as curvas de autocorrelação e tomamos um valor de referência em  $C(r = 0,15)$  indicado pela seta na figura 4.7a, o qual chamamos de comprimento característico ( $l$ ), cada ponto do gráfico foi obtido após realizamos uma média de ( $l$ ) dentre 100 simulações distintas. O resultado desse cálculo é apresentado em 4.7b. O leitor notará duas características fundamentais: 1) o comprimento característico cresce de forma proporcional a  $m$ , e esse crescimento se dá de forma não linear; 2) para todo valor de  $m$  o comprimento característico dos modelos seguem uma ordem que desce da seguinte forma  $a_3, b_3, a_2, b_2$  e  $a_1$ .

Como verificamos na seção 4.1, existe uma relação entre a quantidade de espirais que emergem no sistema e a forma com que as curvas de abundâncias oscilam. É de se esperar que algum fenômeno correlato aconteça nesse modelo modificado, devido ao efeito de ampliação das estruturas que aparecem no sistema, tal como um efeito de escala. Na figura 4.8a, plotamos a curva de abundância apenas da espécie  $A$  e percebemos que para cada modelo observamos

que as curvas possuem diferentes amplitudes e frequências de oscilação dentro do intervalo observado. Neste caso, a segunda característica, a frequência, nos parece ser mais importante de ser analisada e de guardar informações mais contundentes sobre o efeito em larga escala dessas interações microscópicas.

Assim, utilizamos um método de decomposição das frequências presentes no sinal das curvas de abundância a fim de fazermos uma análise espectral dessa grandeza. Como o tempo de nosso modelo é discreto, realizamos este cálculo através da transformada discreta de Fourier [21, 40, 41, 39, 42]

$$\rho(f) = \frac{1}{N_G} \sum_{t=0}^{N_G-1} \rho(t) \exp(-2\pi i f t) \quad (4.3)$$

onde,  $\rho(t)$  é a abundância de uma determinada espécie no instante  $t$ ,  $N_G$  é o número de gerações e  $f$  a frequência. Para realizar esse cálculo, utilizamos  $N_G = 10^4$  gerações, mas as simulações foram realizadas até a geração  $15 \cdot 10^3$  e descartamos as primeiras  $5 \cdot 10^3$  para que o sistema chegasse ao estado de equilíbrio. Plotamos na Figura 4.8b a parte observável de (4.3) que é o módulo ao quadrado dessa função complexa. Cada curva é obtida através da média da TDF de uma espécie em particular, a  $A$ , em um total de  $10^3$  simulações.

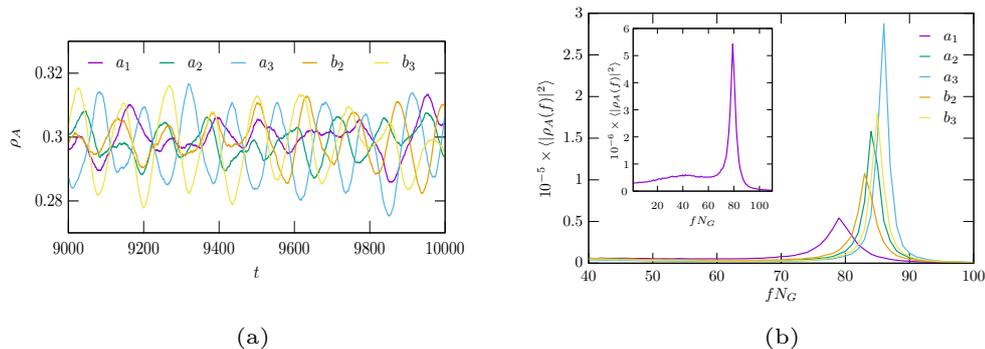


Figura 4.8: a) Oscilações das abundância em um regime estacionário da evolução de cada modelo; b) Análise espectral das frequências observadas em cada modelo.

Ao fazermos a leitura do espectro de frequência, na figura 4.8b, vemos que as curvas para todos os cinco modelos são praticamente nulas para os valores de  $f$  a menos de um intervalo específico onde vemos um pico que define a frequência predominante, ou característica, de oscilação em cada situação. Essa grandeza quantifica o número aproximado de oscilações que ocorreram na densidade da espécie  $A$  no intervalo em questão. Além disso, é possível afirmar

que a inserção de novos vizinhos afeta a curva espectral de duas formas: concentra a distribuição em torno de uma frequência característica ( $f_c$ ), à qual é proporcional ao número de vizinhos disponíveis dentro de cada família de modelos. Numericamente, as frequências características são:  $f_c = [79/N_G, 84/N_G, 86/N_G]$  para família  $a$  e  $f_c = [83/N_G, 85/N_G]$  para família  $b$ .

Até agora quantificamos e detalhamos os efeitos que a inserção dos segundos e terceiros vizinhos de Von-Neumann provocam no tamanho das estruturas que observamos em nossas simulações, através do comprimento característico, e também na forma com que as abundâncias oscilam ao longo do tempo, através das frequências características discutidas acima. Para valores fixos de  $m$  e  $N$ , percebe-se que a adição de novos vizinhos afeta o comportamento macroscópico do sistema, e a fase de espirais é mantida em todos os modelos propostos.

Vamos examinar agora o que acontece com as evoluções temporais quando fazemos a mobilidade, ação de maior interesse neste trabalho, crescer em direção ao valor 1,  $m \rightarrow 1$ . Esse cálculo é motivado pelas diferentes tendências que cada curva da figura 4.8b possuem, bem como por essa investigação ser amplamente conhecida e explorada na literatura de jogos estocásticos RPS [25], que como o nome do próprio artigo sugere, a coexistência harmônica entre as espécies é perdida quando a mobilidade assume valores acima de uma mobilidade crítica ( $m_c \approx 1$ ). Para tanto, seguimos o método utilizado em [25, 40, 41, 43]. Porém, como os modelos com mais vizinhos possuem maior comprimento característico, realizamos esse cálculo em uma rede maior do que a sugerida em [25] a fim de evitar efeitos de finitude que podem ocorrer devido à capacidade que um indivíduo ativo tem de explorar uma área maior do que no caso do modelo padrão. Assim, escolhemos fazer essa conta em uma rede  $300 \times 300$ <sup>2</sup>. Primeiramente definimos um nova mobilidade que carrega a informação sobre a área típica explorada por um indivíduo  $M = m/2N^2$ . Essa variável é uma constante obtida através da equação de reação-difusão discutidas nos seguintes trabalhos [44, 45, 46]. Criamos, portanto, um conjunto de  $10^3$  distintas simulações e calculamos a frequência com que o sistema manteve a biodiversidade para cada valor de  $M$ . Podemos apreciar esse resultado na figura 4.9.

Como podemos verificar, para cada modelo, representado pelas distintas cores, existe um valor crítico de  $M$ , e percebe-se que, acima dele, a probabilidade de perda da biodiversidade será sempre máxima  $P(M > M_c) = 1$ , e abaixo desse valor existem chances do sistema chegar

<sup>2</sup>Para mais informações sobre esse detalhe ver figura 8 do artigo [20]

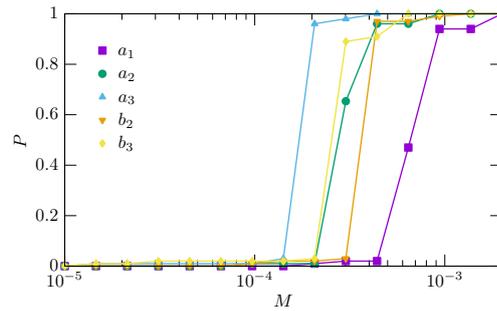


Figura 4.9: Probabilidade de extinção em função de  $M$  para modelos da família  $a$  e  $b$

em uma fase biodiversa e mantê-la por toda duração de sua evolução. Percebemos que a transição de uma situação na qual há grandes chances da biodiversidade ser preservada para outra em que esse cenário é impensável, acontece de forma rápida, e, conforme novos vizinhos são inseridos, essa transição acontece ainda mais cedo e de forma mais abrupta. Basta, por exemplo, compararmos o modelo  $a_1$  com o  $b_2$ , cujos os segundos vizinhos são inseridos com menos peso, e vemos como a probabilidade de extinção é modificada.

Estes resultados apresentados e discutidos nessa seção compõem o cerne desse trabalho. Porém, além desses cálculos, exploramos uma outra função modeladora em que a distribuição de probabilidade de sorteio dos raios da vizinhança é controlada pelo perfil  $e^{-r}$ . Neste caso, apenas o modelo com duas vizinhanças é apreciável, pois o forte decaimento desta função não oferece espaço para interação com os terceiros vizinhos. Dessa forma, nesse novo modelo,  $c_2$ , as probabilidades de sorteio dos primeiros e segundos vizinhos são 0,73 e 0,27 respectivamente. Na Figura 4.10, colocamos lado a lado os modelos  $a_1$  e  $a_2$  com  $c_2$  afim de compararmos. Podemos perceber que, assim como foi no caso  $b_2$ , ao adicionarmos um segundo vizinho com probabilidade menor de ser sorteado do que o primeiro, o comprimento característico do modelo  $c_2$  possui valores maiores que  $a_1$  e menores que  $a_2$  para todos os valores de  $m$  utilizados. Sendo assim, qualitativamente muito semelhante a  $b_2$ .

Ademais, criamos um outro modelo no qual apenas uma das espécies é capaz de se movimentar para além de seus primeiros vizinhos. Inserimos, assim, uma assimetria entre as espécies seguindo uma ideia proposta em [6]. Deforma sucinta, esta assimetria implica em um desfavorecimento populacional para a espécie modificada e suas presas, em contra partida, a terceira espécie acaba se beneficiando e levando vantagem, em termos de sucesso reprodutivo, no sistema.

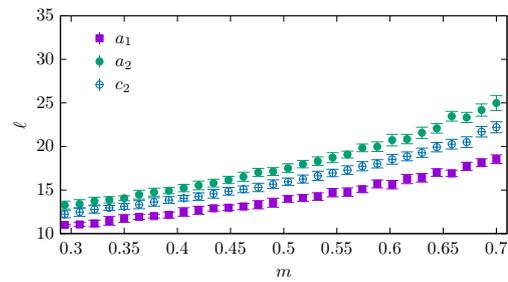


Figura 4.10: Cálculo do comprimento de correlação em função da mobilidade para os modelos  $a_1$ ,  $a_2$  e  $c_2$ . Foram usados  $m = 0,50$  e  $N = 1000$ .

E por fim, testamos outras formas de modificar o jeito com que um indivíduo ativo interage com a sua vizinhança, permitindo que, independentemente da espécie, um dado indivíduo pode se reproduzir e/ou predar em todos os sítios que estivessem disponíveis, ao seu redor, dentro dos primeiros vizinhos. Para aprofundar a discussão sobre esses resultados, veja [20].

### 4.3 Efeitos de uma Espécie Pestilenta em um Modelo Cíclico de Predação

Este estudo, foi inspirado e norteado por um par de ideias que já haviam sido exploradas pelos meus colaboradores acadêmicos Dionisio Bazeia e Breno Oliveira. A primeira delas diz a respeito de uma quarta espécie, denominada predador de topo, que é introduzida na dinâmica RPS e cuja função ecológica é a de predar indiferentemente todas as espécies presentes no sistema [7, 47]. Os autores identificaram e quantificaram três fases com diferentes dinâmicas ecológicas conforme a taxa de morte desta nova espécie varia. Baseado neste modelo, modificamos a sua função ecológica afim de limitar sua ação predatória a apenas uma espécie do RPS.

Nos trabalhos citados acima, a simetria fundamental do modelo original não é quebrada, pois o super predador ataca de forma indiferente a todas as espécies presentes. Mas, queremos saber o que acontece quando apenas uma das espécies é caçada? Isso afeta negativamente a estabilidade da biodiversidade no sistema? Motivado por estas questões, estudamos um modelo May-Leonard, no qual, além das três espécies e suas regras de interação, inserimos uma nova espécie capaz de predar apenas uma das três espécies do RPS. Chamamos os novos indivíduos de pestilentos ou praga, ao longo do trabalho, e, sua presença afeta indiretamente todo sistema.

Adicionalmente a esta proposta, um segundo fato conhecido da literatura foi naturalmente introduzido à discussão devido as descobertas que foram sendo feitas ao longo do trabalho. Trata-se de um fenômeno contraintuitivo do sucesso reprodutivo de uma das espécies em um ambiente onde ocorre há quebra da simetria cíclica presente na cadeia predatória. Esta descoberta foi realizada por Erwin Frey Et al em seu influente trabalho<sup>3</sup> [49]. Os autores demonstraram que: em um cenário onde a taxa de invasão de uma espécie é depreciada, tornando-a competitivamente mais fraca do que as demais, esta mesma espécie, digamos a  $A$ , há de ser a mais abundante no ecossistema. A explicação para este resultado, aparentemente, contraintuitivo advém do efeito negativo que esta modificação tem sobre a espécie que preda  $A$ , a  $C$ . Devido a diminuição da frequência de predação  $A \rightarrow B$  haverá mais indivíduos  $B$  no sistema, e esta maior presença implicará na diminuição direta dos indivíduos  $C$  e assim a estratégia  $A$

---

<sup>3</sup>Recentemente, esta regra foi observada experimentalmente interações não-transitivas e assimétricas entre cepas de bactérias *Escherichia coli* [48].

se torna a mais abundante do sistema. Outros autores propuseram generalizações desse fenômeno para sistema com quatro ou mais espécies [50, 51, 52]. Nestes trabalhos é demonstrado que, embora a sobrevivência do mais fraco acontece com três espécies, o mesmo não é verdadeiro para o caso de quatro espécies. Noto que, nosso trabalho é conceitualmente diferente dos citados acima, como ficará explícito no decorrer do texto.

Concebemos um modelo computacional capaz de reproduzir a cadeia predatória retratada na figura 4.11. Como é de costume, introduzimos três espécies (vermelha, azul e amarela) que interagem com os primeiros vizinhos de Von-Neumann, seguindo as regras de May-Leonard, mobilidade, reprodução e predação, tal como é descrito na seção 4.1. Adicionalmente, a praga, cuja cor é a verde, possui um comportamento diferente das demais. Nesse ecossistema, ela é sujeita às regras de morte, movimentação e reprodução. Nessa última regra, um indivíduo dessa espécie irá fazer uma cópia de si se a célula passiva escolhida estiver ocupada por um indivíduo da espécie vermelha, que fatalmente será predado. Essa forma de reproduzir e predar simultaneamente é chamada de regra de Lotka-Volterra.

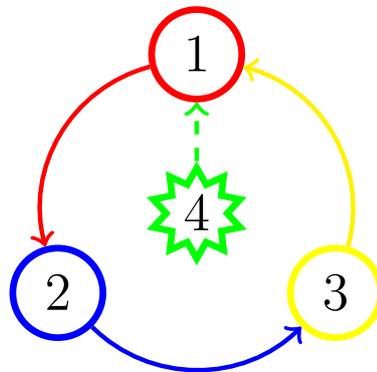


Figura 4.11: Cadeia predatória RPS modificada devido a presença da espécie pestilenta, representada pela estrela verde ao centro.

A simulação é iniciada criando um estado inicial, distribui-se uniformemente as três espécies do RPS, a praga, bem como o vazio. Cada população ocupando aproximadamente  $1/5$  das células da rede. Logo em seguida, os sorteios aleatórios começam a acontecer: quando o vazio é selecionado, realiza-se um novo sorteio; quando uma das espécies é selecionada, escolhe-se um vizinho e uma das três regras que podem ser implementadas ( $m$ ,  $r$  ou  $p$ ); entretanto, quando uma praga é escolhida, primeiro ela realiza, obrigatoriamente, um passo de mobilidade, em seguida é selecionada a regra que de interação que ela realizará, se for sorteada

morte ( $d$ ) ela deixa de existir e pintamos o sítio que ela ocupa de branco, caso a reprodução seja sorteada ( $q$ ) e a célula passiva esteja pintada de vermelho, esse indivíduo irá invadir a célula vermelha e a pintará de verde, extinguindo o indivíduo que a ocupava antes.

Realizamos um primeiro cálculo em que investigamos o efeito que a taxa de predação da praga ( $q$ ) tem na evolução macroscópica do ecossistema. Na figura 4.12, podemos verificar três diferentes estados finais, indicando distintas evoluções temporais. Na primeira delas, observamos a formação dos padrões de espirais e a ausência da praga. Para o valor de  $q$  em questão ela não é capaz de se sustentar no sistema por longas gerações. No painel b) verificamos que todas as espécies (azul, vermelha, amarela e verde) coexistem nesse mesmo espaço, entretanto, o padrão de espirais é quebrado. Por fim em c) observamos que a espécie amarela já não faz parte da evolução e notamos um mar de indivíduos azuis com regiões de vazio e vermelhos com verdes. Por si só esse resultado é muito animador, pelo fato de a extinção de uma espécie do RPS levar a uma dinâmica linear entre as espécies envolvidas ainda mantendo a biodiversidade do ecossistema.

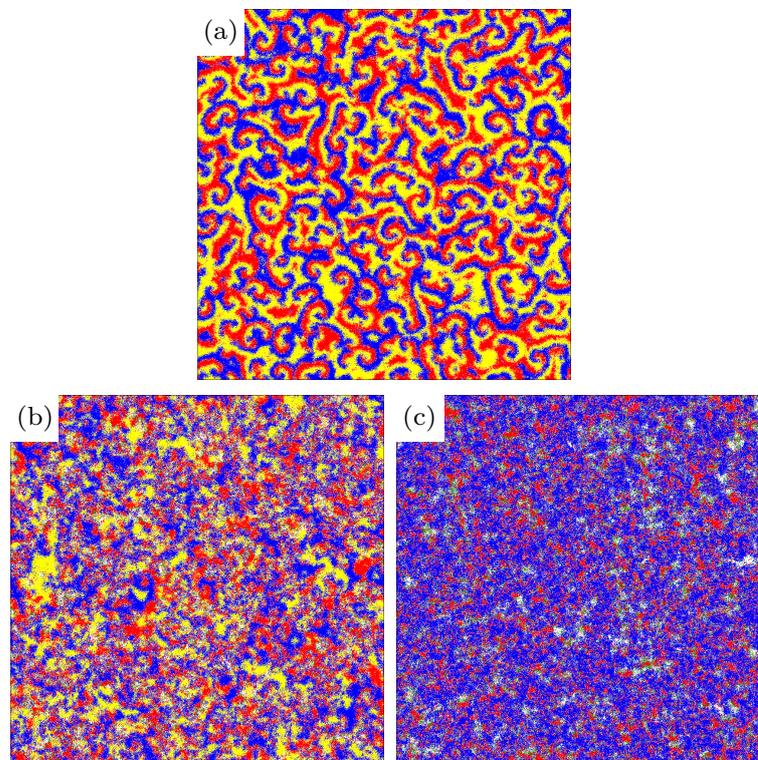


Figura 4.12: Estados finais capturados após 10.000 gerações em redes de tamanho  $N = 1.000$ , para evoluções temporais com diferentes valores de  $q$ . Em todas elas adotamos  $p = r = 0,25$  e  $m = 0,50$ . a)  $q = 0,75$ ; b)  $q = 0,80$ ; c)  $q = 0,85$ .

Através das constatações feitas acima, iniciamos um processo de investigação da extensão e dos limites de cada fase dessa detectada através da abundância de cada espécie uma vez que esta é a grandeza que muda significativamente em cada caso da figura 4.12.

Nossa atenção se dirige, então, a investigar os valores médios da abundância em função do parâmetro  $q$ . Na primeira tentativa de gerar os dados apresentados na figura 4.13, consideramos uma simulação particular para cada ponto, começando de um estado inicial aleatório e a partir da geração 15.000, descartando as 5.000 primeiras gerações, se coletava 100 dados da abundância de todas as ocupações em intervalos de 100 gerações. Entretanto, esse método se apresentou ser muito impreciso conforme nos aproximamos dos pontos onde ocorrem as transição de fase, gerando, assim, fortes incertezas sobre sua confiabilidade. Esse problema foi contornado implementando o seguinte método: escolhe-se um ponto em que se tem confiança de ser representativo de uma dada fase, digamos  $q = 0,85$  realizamos a coleta dos valores de abundância de todas as ocupações tal qual como foi feita na primeira tentativa; ao fim, salvamos o estado final dessa simulação e o utilizamos como o estado inicial da simulação seguinte incrementando ligeiramente o valor da predação da praga  $q \pm \delta q$ ; no começo desta nova simulação, esperamos o sistema relaxar, dado o novo parâmetro, e fazemos a coleta dos dados da mesma forma e, assim, repetimos o mesmo processo para obtermos o ponto seguinte.

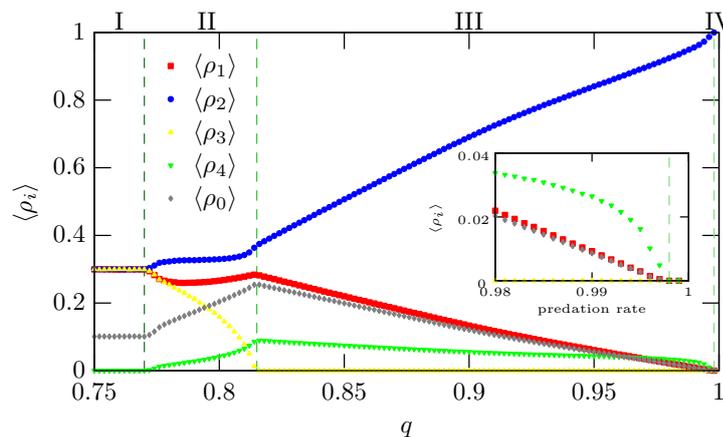


Figura 4.13: Valores médios das abundâncias em função do valor de  $q$ , na presença da praga. As linhas verticais delimitam cada fase identificada.

Dessa forma, identificamos precisamente quatro regiões que caracterizam as fases permitidas nessa dinâmica ecológica. A primeira delas, a fase I, está compreendida no intervalo  $[0,000 : 0,770)$  é caracterizada pela presença caleidoscópica das espirais por toda malha. Para esses valores de  $q$ , a praga não possui competitividade o suficiente para perseverar no sistema.

Esse insucesso faz com que sua população acabe se extinguindo. Entretanto, no intervalo compreendido em  $[0,770 : 0,815)$  a espécie verde, gradualmente, começa a ser suficientemente competitiva para sobreviver na evolução temporal, e, nessa nova fase, é possível observar a coexistência das quatro espécies presentes nesse modelo. Notamos que, conforme a letalidade da praga sob a espécie vermelha aumenta, a população amarela, que também predava indivíduos vermelhos, decai intensamente, devido à uma incapacidade de superar a população de pragas na disputa de espaço sob as regiões dominadas pela espécie vermelha, isso acontece enquanto a espécie amarela ainda é predada pela azul. Durante essa progressiva substituição do papel ecológico do predador dos indivíduos vermelhos, esses últimos, juntamente com os azuis, permanecem com suas populações praticamente inalteradas conforme  $q$  cresce, o que reforça que o declínio, e a eventual extinção, da população amarela é, de fato, a presença da espécie verde, invés da falta de presas ou a presença muito superior de predadores. Outro fato marcante, é o crescimento dos sítios vazios, que, lembrando, surge devido à dinâmica predatória RPS ou da morte dos verdes. Esse incremento sinaliza de forma indireta a perda progressiva dos padrões de espirais no sistema. Esses espaços vazios não são ocupados de forma efetiva pelos indivíduos azuis e vermelhos devido o aumento na desordem do sistema. O fim dessa fase é determinado pela extinção da espécie amarela.

A fase II, como podemos verificar, é rica em detalhes e única por si só. A fase que a sucede, compreendida no intervalo  $[0,815 : 0,998)$ , não é diferente, pois, em razão da extinção da espécie amarela, temos agora um ecossistema menos biodiverso, mas, que preserva a coexistência de três espécies seguindo uma cadeia predatória linear<sup>4</sup>. Apesar dessa linearidade, há ainda uma ciclicidade a nível microscópico na forma com que os sítios são ocupados da seguinte

---

<sup>4</sup>Podemos, erroneamente, conjecturar que, em uma cadeia predatória linear a biodiversidade do ecossistema estará ameaçada devida a presente hierarquia, por exemplo  $A \rightarrow B \rightarrow C$ . Nesta relação de forças a espécie  $C$  estará em uma posição mais vulnerável, e conseqüentemente é a mais ameaçada de extinção por estar no final da cadeia, o que a coloca numa posição de alta vulnerabilidade. Extinguindo-se a espécie  $C$  do sistema, a espécie  $B$  é a próxima candidata, na seqüência, a ser eliminada pois possui clara desvantagem competitiva em relação a espécie  $A$ , que dominará toda rede por estar no topo da cadeia. Entretanto, as soluções numéricas das equações diferenciais bem como as simulações estocásticas dessa dinâmica, nos mostram um resultado diferente para essa evolução. Inicialmente as populações de  $B$  e  $C$  começam a cair devido as predações que ocorrem, enquanto que a espécie  $A$  ocupa tranquilamente esses espaços livres, logo em seguida, a população de  $A$  é grande o suficiente para levar a espécie  $B$  à extinção e o ecossistema alcança um estado de equilíbrio com duas espécies que não interagem diretamente entre si,  $A$  e  $C$ .

forma: em uma situação de equilíbrio nessa fase, a espécie azul é eliminada pela vermelha, mas ela ainda consegue se reproduzir nos espaços vazios que a espécie verde deixa. A espécie vermelha é substituída pela verde, e pode se reproduzir nos espaços deixados pelas espécies verde e azul. Por fim, mesmo que não haja uma espécie especializada em caçar os indivíduos verdes, sua ação de morte promove um equilíbrio competitivo nessa nova cadeia predatória.

Como se percebe, a presença dos indivíduos verdes dá uma vantagem a espécie azul. Devido a este efeito, pode-se argumentar sobre a invalidação do fato da sobrevivência do mais fraco, pois, ao se depreciar uma espécie, a sua presa é que goza de vantagens de sobrevivência. Entretanto, este efeito não contradiz esse importante fato da literatura, em razão de que, em nosso modelo, a intensidade das predações ao redor da cadeia predatória permanece igual para todas as espécies e assim, todas interações predador-presa continuarão a acontecer com mesma probabilidade *i.e.*  $p$  continua constante para todos os valores de  $q$ . Em outras palavras, a presença de indivíduos pestilentos diminui a quantidade de indivíduos vermelhos, o que diminui também as chances de predação do tipo vermelho→azul, implicando, assim, em uma expectativa de vida maior para os azuis.

Prosseguindo na análise da fase III, conforme a espécie invasora se torna cada vez mais letal, percebemos uma expressiva ascensão populacional da cor azul, que naturalmente se beneficia do declínio provocado na espécie vermelha, conforme a praga se torna mais resiliente. Paradoxalmente, não é observado uma vantagem numérica para os indivíduos verdes conforme se diminui o valor de  $d$ , o que conseqüentemente aumentará o tempo de vida das pragas. Ao contrário, a maior letalidade desses indivíduos leva a um consumo intenso de suas presas, o que acarreta uma maior competição dentro da própria espécie e uma diminuição dos sítios disponíveis para que ela possa crescer em abundância. No limiar do fim dessa fase, a probabilidade de um indivíduo verde morrer é pequena ao ponto de haver mais desses indivíduos do que de sua presa.

Conforme  $q$  cresce, o processo de predação verde → vermelho é tão efetivo que a população vermelha é severamente predada, sendo levada à extinção, conseqüentemente, a praga também é extinta por falta de recurso biótico e "morre de fome". Essa transição é marcada por uma linha tracejada em  $q = 0,998$ , como vemos no recorte ampliado na figura 4.13.

Para valores compreendidos em  $[0,988 : 1,000]$  a biodiversidade do sistema não será

mais apreciada. Em uma foto do estado final, dessa fase IV, veríamos um mar de indivíduos azuis sem alguma dinâmica ecológica.

Esse resultado, em que acabamos de identificar e analisar as fases encontradas, é central nesta investigação. Em suma, a presença de uma espécie externa ao RPS, especializada em predação de uma dessas estratégias afeta toda a dinâmica, de forma por vezes surpreendente, conforme essa se torna mais competitiva. Vimos que a primeira espécie a ser afetada é a que competirá com a praga por sua presa, e não essa presa caçada pelas duas espécies. Este primeiro efeito já perturba a dinâmica padrão da competição cíclica e desmancha os padrões de espirais característicos. Devido à pressão realizada sobre a espécie vermelha, sua capacidade de prevalecer no sistema e exercer sua função ecológica é depreciada, e assim que a espécie amarela é extinta, por motivos já discutidos, a praga exaure todas as forças que essa tem de controlar a espécie azul, que por fim é a que mais se beneficia nessa dinâmica.

Com o intuito de reforçarmos um de nossos resultados, propomos aproximar os cálculos numéricos da fase III, na qual vemos uma coexistência estável, havendo uma cadeia linear de predação, por uma solução analítica. Observamos, nessa fase, uma distribuição espacial homogênea, e não estruturada como na fase I, na qual só se observam espirais, e, também, nota-se ao longo do tempo, flutuações muito pequenas das abundâncias das espécies, nesta fase III, como podemos ver na figura 4.14a, tal que possamos considerar que as abundâncias são constantes no tempo. Assim, usamos um método bem conhecido da literatura para mapear a densidade do vazio e das espécies: aproximação por campo médio [53]. Nessa abordagem as densidades de cada possível ocupação é identificada por  $\rho_i$  onde  $i = 0, 1, 2, 3$  tal que  $\sum_i \rho_i = 1$ . As equações que descrevem a evolução temporal dessas variáveis são

$$\dot{\rho}_0 = p\rho_1\rho_2 + (1 - q)\rho_4 - r(\rho_1 + \rho_2)\rho_0,$$

$$\dot{\rho}_1 = r\rho_0\rho_1 - q\rho_4\rho_1,$$

$$\dot{\rho}_2 = r\rho_0\rho_2 - p\rho_1\rho_2,$$

$$\dot{\rho}_4 = q\rho_1\rho_4 - (1 - q)\rho_4,$$

como estamos na fase III,  $\rho_3 = 0$ . As soluções para os estados estacionários são  $\rho_1 = (1 - q)/q$ ,  $\rho_2 = 1 - [(1 - q)/q][2 + p/q]$ ,  $\rho_4 = (p/q)[(1 - q)/q]$ , e  $\rho_0 = (p/r)[(1 - q)/q]$ . Na figura 4.14b, plotamos as soluções estacionárias ao lado dos resultados experimentais, usando

$m = 0,50$  e  $r = p = 0,25$ . Observamos que os diferentes resultados estão de acordo e validam um ao outro, além de contribuir com nossa constatação de que nessa fase não há formação de espirais e sim há uma distribuição espacial uniforme dos agentes em questão.

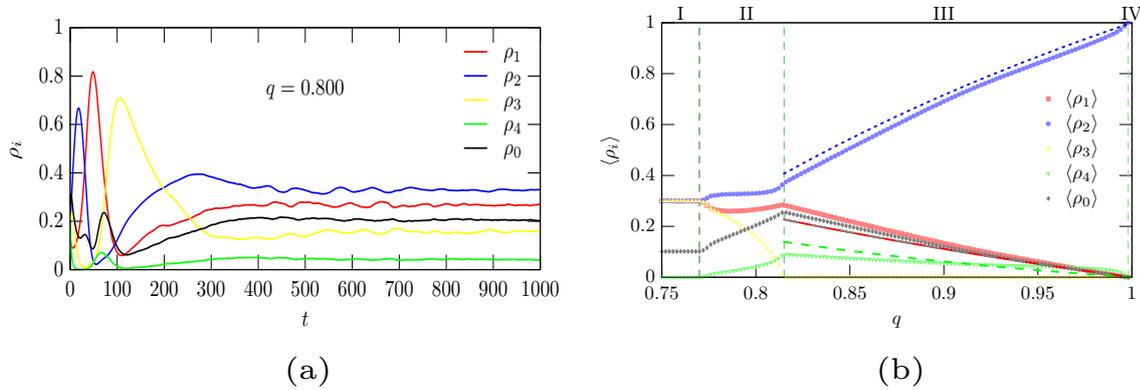


Figura 4.14: a) Curvas de abundância para as primeiras 1.000 gerações de uma simulação na fase III; b) Ajuste linear realizado sob os dados experimentais coletados na fase III.

Além dessas investigações, nos propomos a modificar nosso modelo a fim de testar a robustez das fases detectadas. Para tanto, alteramos o comportamento dissipatório da espécie pestilenta pela rede seguindo os passos do estudo feito na seção 4.2. Até então, quando um indivíduo dessa espécie é selecionado, o mesmo realiza primeiramente um passo de mobilidade para depois realizar a ação de predação ou morte. Modificamos o alcance de sua locomoção de forma que esse possa se locomover entre os quatro primeiros vizinhos e os oito segundos vizinhos em sua redondeza. Dessa forma, a praga poderá caçar suas presas mais longe, o que promoverá uma maior dissipação das regiões verdes.

Como vimos anteriormente, no caso das espirais, a inclusão de um raio de atuação maior fez com que o comprimento característico crescesse de maneira determinada. Nos perguntamos: permitir que a praga cace suas presas em um raio maior trará alguma vantagem competitiva, que naturalmente seria convertida em um crescimento populacional para essa espécie, em comparação com o modelo originalmente concebido? ou, ainda, se os pontos de transição de fase serão de alguma forma modificados?

Assim, reconstruímos a figura 4.13 para esse modelo. Dos resultados obtidos, verificamos o mesmo número de fases e não se percebe mudanças significativas nos valores dos pontos de transição de fase, eles se deslocaram de  $(0,770; 0,815; 0,998)$  para  $(0,744; 0,800; 0,995)$  respectivamente. Destes dados, concluímos que, o fenômeno do aparecimento das fases obser-

vado se deve majoritariamente a simples presença dessa espécie invasora na forma com que a cadeia predatória e o comportamento das espécies são definidos. Também verificamos que essa forma de tornar mais efetiva a predação da praga não proporciona vantagens competitivas claras para esta.

Nessa mesma linha investigativa, alteramos a estratégia reprodutória da praga e testamos um segundo comportamento. Inspirados na forma reprodutiva de alguns seres vivos que são capazes de proliferarem suas unidades reprodutivas para além de um indivíduo hospedeiro como: bactérias, fungos ou alguns insetos que depositam seus ovos em vários outros seres vivos, permitimos que um indivíduo verde, explorando sua primeira vizinhança, seja capaz de invadir, simultaneamente, duas células vizinhas e ocupá-las se nelas habitarem indivíduos vermelhos. Logo, em um único passo de reprodução, existirão seis diferentes pares de possibilidade que o indivíduo verde, em questão, poderá atacar. São elas: cima-direita, cima-esquerda, cima-baixo, baixo-direita, baixo-esquerda e direita-esquerda.

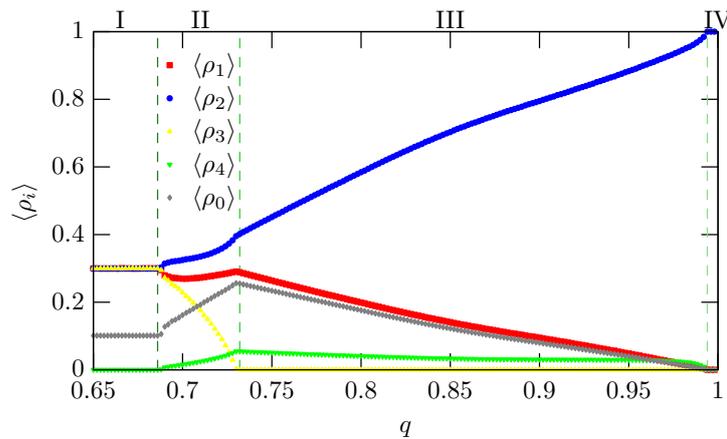


Figura 4.15: Valores médios das abundâncias em função do valor de  $q$ , para o caso em que a praga se reproduz em todos os sítios em que habitam indivíduos vermelhos em sua vizinhança. As linhas verticais delimitam cada fase identificada.

Dessa forma, duplica-se a letalidade dessa espécie para um mesmo valor de  $q$ . O que levará a espécie vermelha a uma posição mais vulnerável acentuando seu declínio populacional. Com isso nos fazemos as mesmas perguntas: haverá alguma vantagem competitiva para a praga? Se sim, como as fases são afetadas? Na figura 4.15, temos os dados das abundâncias das espécies e do vazio em função de  $q$ . Notamos a presença das quatro fases características dessa dinâmica e que há uma mudança significativa nos pontos de transição. Primeiramente, ao aumentar a letalidade da espécie verde, essa consegue invadir e permanecer ao longo de toda

evolução temporal para valores menores de  $q$  do que no modelo original, assim, a fase II agora é compreendida, no intervalo  $[0,686 : 0,732)$ . Curiosamente, o tamanho do intervalo permanece praticamente em comparação com 4.14b. Além disso, essa fase termina antes mesmo do começo da fase II no modelo não modificado. O espaço ganhado por conseguir prevalecer na dinâmica temporal é refletido fortemente na fase III  $[0,732 : 0,994)$  que cresce em torno de 40%. Para  $q > 0,994$ , a dinamicidade da evolução é perdida juntamente com a biodiversidade do ecossistema e a espécie azul domina todo espaço.

## Conclusões e Perspectivas

O objetivo central dessa dissertação é a exploração de uma área do conhecimento que não se limita somente aos saberes da física. A proposta interdisciplinar de se pensar o desenvolvimento do conhecimento científico é de fundamental importância para a compreensão de problemas reais da nossa atualidade.

Através de métodos computacionais estocásticos, somos capazes de reproduzir observações do mundo vivo em um ambiente virtual e controlado. Em especial, investigamos ativamente o mecanismo de predação cíclica, nominalmente pedra-papel-tesoura, que permite a coexistência de distintas espécies competindo entre si de forma não hierárquica. Para além da importância e simplicidade desse mecanismo, quando implementado, observamos a emergência de padrões visuais espiralados que se formam devido à distribuição espacial dos indivíduos neste ambiente. A quantificação dessas estruturas é nosso principal objeto de estudo.

A partir do modelo padrão que retrata a dinâmica temporal de três espécies em um espaço discreto e isotrópico, evoluindo de acordo com as regras de mobilidade, reprodução e predação, propomos modificações a fim de aproximá-lo de situações mais próximas da realidade. Com esse intuito, esta dissertação apresenta duas novas contribuições.

Na primeira de nossas investigações, quantificamos e qualificamos as mudanças que ocorrem no ecossistema quando se permite que os indivíduos explorem uma vizinhança maior através da regra de mobilidade. Através da medida de autocorrelação espacial, foi demonstrada a forma não linear com que as espirais crescem em função da mobilidade para diferentes distribuições de probabilidade levando em consideração os primeiros, segundos e terceiros vizinhos para duas famílias distintas, caracterizadas pela função de distribuição de probabilidade entre as vizinhanças disponíveis. A família de modelos  $a_{1,2,3}$  é modelada por uma função constante, e a família  $b_{2,3}$  é modelada pelo decaimento  $1/r$ . Esse comportamento é quantitativamente diferente, apesar de ser qualitativamente semelhante para os cinco modelos. O principal resultado dessa análise, nos leva a afirmar que quanto maior a vizinhança, maior é o comprimento característico para cada família de modelos.

Conforme mais vizinhos são inseridos e a autocorrelação cresce, o revezamento da espécie mais abundante em dada geração é afetada de um jeito específico. O acréscimo de novas vizinhanças faz com que as oscilações da curva de abundância fiquem mais frequentes e com maior amplitude. A correlação fenomenológica entre comprimento característico e frequência característica ainda permanece desconhecida.

Devido ao crescimento do comprimento característico em função da mobilidade, estudamos também a probabilidade de extinção, fenômeno esse que acontece quando essa ação se aproxima da unidade. Nossos resultados mostram que o valor da probabilidade de extinção diminui conforme novas vizinhanças são inseridas. Isso significa que o fato dos indivíduos dessa dinâmica poderem se movimentar mais longe na rede contribui mais efetivamente para a perda da biodiversidade no limite  $m \rightarrow 1$ .

Exploramos também uma terceira função modeladora,  $e^{-r}$ , entretanto, os cálculos realizados com esta são quantitativamente muito semelhantes ao caso  $1/r$ . Por fim, criamos mais três modelos, o primeiro deles seguindo a linha de [6], criamos um modelo onde a simetria entre as espécies é quebrada e apenas uma delas é capaz de se locomover entre células vizinhas mais distantes. Nos outros dois, permitimos que qualquer indivíduo é capaz de se reproduzir e/ou preda em todos os sítios disponíveis ao se redor, dentro da primeira vizinhança de Von-Neumann.

A segunda contribuição deste trabalho advém da inserção de uma nova espécie no modelo RPS. Essa se comporta de acordo com as regras de Lotka-Volterra, *i.e.* preda e se reproduz em um único passo, além de se locomover e morrer espontaneamente deixando um espaço vazio. Diferentemente dos trabalhos [7, 47], ela é especializada em preda apenas uma das três espécies, a vermelha, promovendo assim uma assimetria nesse sistema, característica essa que possui potencial de ameaçar não só a espécie invadida, mas, toda estabilidade do sistema. Mantendo fixo os parâmetro do modelo May-Leonard, mobilidade, reprodução e predação, fomos capazes de detectar três transições de fase conforme variamos a taxa de predação da praga ( $q$ ) desse nosso novo modelo. Para valores pequenos, o processo de morte natural dessa espécie invasora é tão frequente que o sistema evolui para a dinâmica padrão de três espécies competindo ciclicamente entre si. Acima de um valor crítico, as quatro espécies conseguem coexistir, e vemos surgir uma competição entre as duas espécies que predam a espécie vermelha. Conforme

aumentamos o valor de  $q$ , a praga começa a ter clara vantagem sobre sua competidora, e, em determinado ponto, a espécie em desvantagem entra em extinção, assim, temos, por um extenso intervalo, uma nova fase na qual há uma cadeia de predação linear que viabiliza a coexistência das duas espécies sobreviventes mais a praga. Como foi discutido, apesar da linearidade, há uma ciclicidade a nível microscópico no revesamento dos sítios, o que é de fundamental importância para a estabilidade do ecossistema, nessa situação. Além disso, como foi discutido, este resultado observado não contradiz a sobrevivência do mais fraco, visto que os parâmetros de predação permanecem inalterados dentro do ciclo RPS, mesmo que uma de suas espécies é prejudicada por um fator externo a esta cadeia predatória. Na quarta e última fase, a espécie vermelha é excessivamente predada ao ponto que entra em extinção, e junto a ela a praga também, levando a espécie azul a dominar todo o espaço. A detecção dessas fases é o resultado central deste trabalho, e, ao redor dele, realizamos alguns cálculos a fim de agregar robustez aos nossos achados. Na primeira delas, realizamos uma aproximação analítica na fase III, devido à independência temporal das abundâncias vista no cálculo na rede. Encontramos soluções analíticas homogêneas que retificam a dependência dessas abundâncias em função de  $q$ . Além disso, testamos duas formas alternativas para que os indivíduos pestilentos buscassem suas presas. Motivados pelos resultados do estudo da vizinhança, permitimos que indivíduos da espécie pestilenta sejam capazes de explorar até os segundos vizinhos mais próximos e, na outra, dobramos a letalidade da praga dentro da vizinhança padrão. Em ambos casos, os principais achados permanecem intactos e somente a posição das transições de fase são afetadas.

Ambos estudos abrem possibilidades de novas linhas de investigações em várias direções. Uma delas é a de explorar o aparecimento de novas fases em modelos com quatro ou mais espécies na presença de uma espécie pestilenta que é capaz de predação os membros dessa dinâmica considerando todas as possíveis formas. Semelhantemente, há a possibilidade de se estudar o efeito da vizinhança para modelos com mais espécies, pensando nos possíveis resultados contraintuitivos que podem aparecer quando apenas uma ou duas espécies são permitidas a explorar sua vizinhança mais longe. Uma outra abordagem para o estudo das vizinhanças, é modificar a regra da mobilidade, a fim de incluir voos de Levy. Lembramos ainda que todas essas ideias podem, e devem, ser implementadas em ambientes de espaço contínuo, fora da rede, a fim de se obter resultados mais próximo de um sistema ecológico real.

Atualmente, temos nos debruçados sobre essas questões citadas acima. E queremos

continuar contribuindo para uma física interdisciplinar com abordagem reducionista e sistêmica dos problemas que envolvem entes vivos.

## Referências Bibliográficas

- [1] E. P. Odum and G. W. Barrett, *Fundamentals of ecology*, vol. 3. Saunders Philadelphia, 1971.
- [2] M. Bongestab, “Simulação rps 125x125.” <https://www.youtube.com/watch?v=-qrDqGp2cAo>, 2022. [accessed 18-Janeiro-2022].
- [3] M. Bongestab, “Simulação rps 250x250.” <https://www.youtube.com/watch?v=-qrDqGp2cAo>, 2022. [accessed 18-Janeiro-2022].
- [4] M. Bongestab, “Simulação rps 500x500.” [https://www.youtube.com/watch?v=r5fkl\\_K2jy8](https://www.youtube.com/watch?v=r5fkl_K2jy8), 2022. [accessed 18-Janeiro-2022].
- [5] R. M. M. A. R. McLean *et al.*, *Theoretical ecology: principles and applications*. Oxford University Press on Demand, 2007.
- [6] D. Bazeia, B. de Oliveira, J. Silva, and A. Szolnoki, “Breaking unidirectional invasions jeopardizes biodiversity in spatial may-leonard systems,” *Chaos, Solitons & Fractals*, vol. 141, p. 110356, 2020.
- [7] D. Bazeia, B. de Oliveira, and A. Szolnoki, “Phase transitions in dependence of apex predator decaying ratio in a cyclic dominant system,” *EPL (Europhysics Letters)*, vol. 124, no. 6, p. 68001, 2018.
- [8] D. Bazeia, J. Menezes, B. F. de Oliveira, and J. G. G. S. Ramos, “Hamming distance and mobility behavior in generalized rock-paper-scissors models,” 2017.
- [9] M. P. Hassell, H. N. Comins, and R. M. Mayt, “Spatial structure and chaos in insect population dynamics,” *Nature*, vol. 353, no. 6341, pp. 255–258, 1991.
- [10] J. Von Neumann, A. W. Burks, *et al.*, “Theory of self-reproducing automata,” *IEEE Transactions on Neural Networks*, vol. 5, no. 1, pp. 3–14, 1966.

- [11] M. Burrows and S. Hawkins, “Modelling patch dynamics on rocky shores using deterministic cellular automata,” *Marine Ecology Progress Series*, vol. 167, pp. 1–13, 1998.
- [12] D. D. Cameron, A. White, and J. Antonovics, “Parasite–grass–forb interactions and rock–paper–scissor dynamics: predicting the effects of the parasitic plant *rhinanthus minor* on host plant communities,” *Journal of Ecology*, vol. 97, no. 6, pp. 1311–1319, 2009.
- [13] R. Durrett and S. Levin, “Allelopathy in spatially distributed populations,” *Journal of theoretical biology*, vol. 185, no. 2, pp. 165–171, 1997.
- [14] O. Gilg, I. Hanski, and B. Sittler, “Cyclic dynamics in a simple vertebrate predator-prey community,” *Science*, vol. 302, no. 5646, pp. 866–868, 2003.
- [15] C. Guill, B. Drossel, W. Just, and E. Carmack, “A three-species model explaining cyclic dominance of pacific salmon,” *Journal of theoretical biology*, vol. 276, no. 1, pp. 16–21, 2011.
- [16] B. Kerr, M. A. Riley, M. W. Feldman, and B. J. Bohannan, “Local dispersal promotes biodiversity in a real-life game of rock–paper–scissors,” *Nature*, vol. 418, no. 6894, pp. 171–174, 2002.
- [17] B. C. Kirkup and M. A. Riley, “Antibiotic-mediated antagonism leads to a bacterial game of rock–paper–scissors in vivo,” *Nature*, vol. 428, no. 6981, pp. 412–414, 2004.
- [18] R. A. Lankau and S. Y. Strauss, “Mutual feedbacks maintain both genetic and species diversity in a plant community,” *science*, vol. 317, no. 5844, pp. 1561–1563, 2007.
- [19] “Definição de ”interdisciplinaridade”..” <https://michaelis.uol.com.br/moderno-portugues/busca/portugues-brasileiro/interdisciplinar/>, 2022. [accessed 18-Janeiro-2022].
- [20] D. Bazeia, M. Bongestab, and B. de Oliveira, “Influence of the neighborhood on cyclic models of biodiversity,” *arXiv preprint arXiv:2103.05040*, 2021.
- [21] D. Bazeia, M. Bongestab, B. de Oliveira, and A. Szolnoki, “Effects of a pestilent species on the stability of cyclically dominant species,” *Chaos, Solitons & Fractals*, vol. 151, p. 111255, 2021.

- [22] E. Haeckel, *Generelle Morphologie der Organismen. Allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von C. Darwin reformirte Descendenz-Theorie, etc.*, vol. 2. 1866.
- [23] M. Begon, C. R. Townsend, and J. L. Harper, *Ecology: from individuals to ecosystems*. No. Sirsi) i9781405111171, 2006.
- [24] T. L. Czárán, R. F. Hoekstra, and L. Pagie, “Chemical warfare between microbes promotes biodiversity,” *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 99, no. 2, pp. 786–790, 2002.
- [25] T. Reichenbach, M. Mobilia, and E. Frey, “Mobility promotes and jeopardizes biodiversity in rock–paper–scissors games,” *Nature*, vol. 448, no. 7157, pp. 1046–1049, 2007.
- [26] B. Sinervo and C. M. Lively, “The rock–paper–scissors game and the evolution of alternative male strategies,” *Nature*, vol. 380, no. 6571, pp. 240–243, 1996.
- [27] D. T. Krohne, *General ecology*. Brooks/Cole Publishing Company, 2001.
- [28] D. Bazeia, J. Menezes, B. De Oliveira, and J. Ramos, “Hamming distance and mobility behavior in generalized rock-paper-scissors models,” *arXiv preprint arXiv:1711.02754*, 2017.
- [29] A. Szolnoki, B. de Oliveira, and D. Bazeia, “Pattern formations driven by cyclic interactions: a brief review of recent developments,” *EPL (Europhysics Letters)*, vol. 131, no. 6, p. 68001, 2020.
- [30] A. Szolnoki, M. Mobilia, L.-L. Jiang, B. Szczesny, A. M. Rucklidge, and M. Perc, “Cyclic dominance in evolutionary games: A review,” 2014.
- [31] R. A. Laird and B. S. Schamp, “Competitive intransitivity promotes species coexistence,” *The American Naturalist*, vol. 168, no. 2, pp. 182–193, 2006.
- [32] A. F. Lutz, “Intransitividade e coexistência em jogos de dominância cíclica,” 2015.
- [33] R. M. May and W. J. Leonard, “Nonlinear aspects of competition between three species,” *SIAM journal on applied mathematics*, vol. 29, no. 2, pp. 243–253, 1975.

- [34] A. J. Lotka, “Analytical note on certain rhythmic relations in organic systems,” *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 6, no. 7, pp. 410–415, 1920.
- [35] P. P. Avelino, D. Bazeia, L. Losano, J. Menezes, and B. F. Oliveira, “Junctions and spiral patterns in rock-paper-scissors type models,” 2012.
- [36] S. W. Pacala, “Neighborhood models of plant population dynamics. 2. multi-species models of annuals,” *Theoretical Population Biology*, vol. 29, no. 2, pp. 262–292, 1986.
- [37] F. Götmark, D. W. Winkler, and M. Andersson, “Flock-feeding on fish schools increases individual success in gulls,” *Nature*, vol. 319, no. 6054, pp. 589–591, 1986.
- [38] A. Thiebault, M. Semeria, C. Lett, and Y. Tremblay, “How to capture fish in a school? effect of successive predator attacks on seabird feeding success,” *Journal of Animal Ecology*, vol. 85, no. 1, pp. 157–167, 2016.
- [39] D. Bazeia, B. De Oliveira, and A. Szolnoki, “Invasion-controlled pattern formation in a generalized multispecies predator-prey system,” *Physical Review E*, vol. 99, no. 5, p. 052408, 2019.
- [40] P. Avelino, D. Bazeia, L. Losano, J. Menezes, B. de Oliveira, and M. Santos, “How directional mobility affects biodiversity in rock-paper-scissors models,” *arXiv preprint arXiv:1708.08568*, 2017.
- [41] P. Avelino, D. Bazeia, L. Losano, J. Menezes, and B. 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.
- [42] D. Bazeia, M. Ferreira, B. de Oliveira, and A. Szolnoki, “Environment driven oscillation in an off-lattice may–leonard model,” *Scientific Reports*, vol. 11, no. 1, pp. 1–8, 2021.
- [43] D. Bazeia, M. de Moraes, and B. De Oliveira, “Model for clustering of living species,” *EPL (Europhysics Letters)*, vol. 129, no. 2, p. 28002, 2020.
- [44] X. Ni, R. Yang, W.-X. Wang, Y.-C. Lai, and C. Grebogi, “Basins of coexistence and extinction in spatially extended ecosystems of cyclically competing species,” *Chaos: An Interdisciplinary Journal of Nonlinear Science*, vol. 20, no. 4, p. 045116, 2010.

- [45] T. Reichenbach, M. Mobilia, and E. Frey, “Self-organization of mobile populations in cyclic competition,” *Journal of Theoretical Biology*, vol. 254, no. 2, pp. 368–383, 2008.
- [46] G.-Y. Zhang, Y. Chen, W.-K. Qi, and S.-M. Qing, “Four-state rock-paper-scissors games in constrained newman-watts networks,” *Physical Review E*, vol. 79, no. 6, p. 062901, 2009.
- [47] C. Souza-Filho, D. Bazeia, and J. Ramos, “Apex predator and the cyclic competition in a rock-paper-scissors game of three species,” *Physical Review E*, vol. 95, no. 6, p. 062411, 2017.
- [48] 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, pp. 1–8, 2020.
- [49] M. Berr, T. Reichenbach, M. Schottenloher, and E. Frey, “Zero-one survival behavior of cyclically competing species,” *Physical review letters*, vol. 102, no. 4, p. 048102, 2009.
- [50] U. Dobramysl, M. Mobilia, M. Pleimling, and U. C. Täuber, “Stochastic population dynamics in spatially extended predator–prey systems,” *Journal of Physics A: Mathematical and Theoretical*, vol. 51, no. 6, p. 063001, 2018.
- [51] C. Durney, S. Case, M. Pleimling, and R. Zia, “Saddles, arrows, and spirals: Deterministic trajectories in cyclic competition of four species,” *Physical Review E*, vol. 83, no. 5, p. 051108, 2011.
- [52] J. Knebel, T. Krüger, M. F. Weber, and E. Frey, “Coexistence and survival in conservative lotka-volterra networks,” *Physical review letters*, vol. 110, no. 16, p. 168106, 2013.
- [53] P. Avelino, D. Bazeia, J. Menezes, and B. de Oliveira, “String networks in zn lotka–volterra competition models,” *Physics Letters A*, vol. 378, no. 4, pp. 393–397, 2014.



