



Universidade Estadual de Maringá  
Centro de Ciências Exatas  
Departamento de Física

---

**Raquel Dosciatti Bini**

ESTUDO DA BIODIVERSIDADE UTILIZANDO  
O JOGO PEDRA-PAPEL-TESOURA

Orientador: **Prof. Dr. Breno Ferraz de Oliveira**

Maringá  
28 de novembro de 2014

---



Universidade Estadual de Maringá  
Centro de Ciências Exatas  
Departamento de Física

---

**Raquel Dosciatti Bini**

ESTUDO DA BIODIVERSIDADE UTILIZANDO  
O JOGO PEDRA-PAPEL-TESOURA

*Trabalho de conclusão de curso apresentada ao Departamento de Física da Universidade Estadual de Maringá, como requisito para obtenção do título de Bacharel em Física.*

Orientador: **Prof. Dr. Breno Ferraz de Oliveira**

Maringá  
28 de novembro de 2014

---

# Agradecimentos

Gostaria de agradecer ao professor Dr. Breno de Oliveira Ferraz pela orientação e pela dedicação transmitida para com meu trabalho.

Aos meus colegas de graduação, pelo companheirismo durante o curso.

E gostaria de agradecer principalmente aos meus pais e noivo pelo apoio e incentivo.

# Resumo

Neste trabalho, estudamos a dinâmica de população com três espécies genéricas que se interagem. A primeira regra de interação utilizada foi o caso onde as espécies podem preda e serem predadas igualmente pelas demais. Observamos que as espécies se separam em domínios com apenas uma espécie dominante e a interface entre esses domínios é caracterizada por junções do tipo-Y. Além disso, esses domínios obedecem a lei de escala  $L \propto t^{0.5}$ , onde  $L$  é o comprimento característico do tamanho médio dos domínios e  $t$  é o tempo. Estudamos também, o caso em que as espécies interagem de acordo com o modelo pedra-papel-tesoura (RPS), ou seja, competem ciclicamente. Observamos que padrões em espiral com três braços são formados e que a evolução desses padrões no tempo levam a espirais com um tamanho característico  $L$  constante, assegurando a coexistência das três espécies. Contudo, mostramos que a variação do parâmetro de mobilidade leva, em um determinado momento, a perda da biodiversidade.

# Sumário

<b>Agradecimentos</b>	<b>i</b>
<b>Resumo</b>	<b>ii</b>
<b>1 Introdução</b>	<b>1</b>
<b>2 Dinâmica de Populações e o Modelo Lotka-Volterra</b>	<b>4</b>
2.1 Modelo Lotka-Volterra . . . . .	4
2.2 Princípio da Exclusão Competitiva . . . . .	5
<b>3 Teoria dos Jogos</b>	<b>7</b>
3.1 Jogos Estratégicos . . . . .	7
3.2 Teoria dos Jogos Evolucionários . . . . .	9
<b>4 Competição Cíclica</b>	<b>11</b>
4.1 O Modelo de May e Leonard . . . . .	12
4.2 O Jogo Pedra-Papel-Tesoura Estocástico . . . . .	12
<b>5 Resultados e Discussão</b>	<b>15</b>
5.1 RPS Bidirecional . . . . .	15
5.2 RPS Clássico . . . . .	17
<b>6 Conclusão</b>	<b>21</b>
<b>A Código</b>	<b>22</b>

## Introdução

Um dos propósitos centrais da Ecologia é identificar mecanismos que mantêm a biodiversidade [1]. Em muitos ecossistemas, milhares de espécies diferentes interagem em padrões complexos, essas interações podem ocorrer de forma em que as espécies se beneficiam reciprocamente (mutualismo) ou, onde as espécies são rivais na exploração de recursos em comum, nesse caso o benefício de uma é prejudicial à outra (competição e parasitismo). No caso de relações de competição, há um fator regulador de densidade populacional que favorece à biodiversidade, enquanto que a relação de parasitismo pode levar a extinção de uma das espécies [2]. O estudo de modelos matemáticos na descrição de sistemas biológicos se tornou crescente e de diversas aplicações [3]. Entre elas, o estudo de interações de competição entre diferentes organismos, como por exemplo a relação do tipo predador-presa chamada de Lotka-Volterra. Dessa forma, torna-se interessante compreender como essas interações entre as espécies ocorrem, bem como encontrar fatores que promovam a biodiversidade.

Modelos de competição, onde as interações satisfazem as relações similares ao jogo de mãos recreativo pedra-papel-tesoura (RPS-rock-paper-scissors) [4], vêm sendo amplamente estudado em teoria dos jogos [5]. A dinâmica do jogo consiste de dois ou mais jogadores, em que cada um escolhe um dos elementos que dão nome ao mesmo. Essas interações ocorrem de forma cíclica - a pedra quebra a tesoura, a tesoura corta o papel e o papel embrulha a pedra - ou seja, cada um dos três componentes tem as mesmas chances de ganhar ou perder. Como as interações entre os elementos não possuem uma hierarquia, elas se assemelham a alguns tipos de interações encontradas na natureza onde também não há uma ordem “superior” de interação. Assim, do ponto de vista biológico, torna-se de grande interesse o estudo desse modelo como uma ferramenta para se entender as relações de competição entre organismos que competem de forma cíclica.

Um dos primeiros trabalhos, em RPS, foi publicado em 1975 por Jackson e Buss [6], em que a competição cíclica acontece em recifes de corais, onde a competição por um substrato de fixação desempenha um papel significativo na monopolização dos recursos. Trabalhos

anteriores mostram relações puramente hierárquicas, onde apenas umas das espécies vence a competição e domina o substrato. Porém, em algumas comunidades, como em cavidades aquáticas, foi sugerido que alguns sistemas poderiam ser caracterizados por competição do tipo cíclica.

A competição cíclica em recifes de corais ocorre devido a alelopatia de algumas espécies [7]. A alelopatia caracteriza-se pela capacidade que alguns organismos possuem de produzirem substâncias nocivas que podem influenciar de forma favorável ou desfavorável o desenvolvimento de outros organismos. Dessa forma, juntamente com a habilidade de ocupar substratos livres, foi possível estabelecer relações de interação cíclica entre as espécies de corais. Outros exemplos, onde a competição ocorre por alelopatia, são observados entre planctons [8], entre cepas da bactéria *Escherichia Coli* [1] e entre algumas espécies de plantas e fungos [9].

Outro trabalho bem conhecido é descrito por *Siverno e Lively* [10], em 1996, onde observaram a competição do tipo RPS em uma espécie de lagarto. Nesse trabalho, foi estudado o uso do território e os padrões de comportamento sexual dos machos da espécie *Uta stansburiana*, um tipo de lagarto frequentemente encontrado na faixa litorânea da Califórnia. A defesa do território é determinada geneticamente e identificada a partir do padrão de cores da garganta dos machos, figura. Machos de garganta alaranjada são muito agressivos e defendem grandes territórios. Os machos de garganta azul escura são menos agressivos e defendem territórios menores. Os machos que possuem listras amarelas proeminentes na garganta não defendem nenhum território e possuem uma estratégia furtiva para se reproduzirem, pois possuem a coloração da garganta similar as das fêmeas.



**Figura 1.1:** Padrão de cores da garganta dos machos da espécie de lagartos *Uta stansburiana* [11].

A aptidão dos machos é estimada pelo número de fêmeas que estão exclusivamente no seu território (fêmeas monopolizadas) e pelas fêmeas que estão sobre o território dos outros machos (fêmeas compartilhadas). Dessa forma, ocorre que os machos de garganta alaranjada conseguem invadir o território dos machos de garganta azul escura, pois são mais agressivos. Os de garganta amarela invadem o território dos que possuem garganta alaranjada devido ao fato de se parecerem com as fêmeas, o que se torna de difícil controle devido o território ser muito grande. Porém, a estratégia dos de garganta amarela é vencida pelos que possuem garganta azul escura, pois esses defendem territórios pequenos e guardam de perto suas fêmeas. Portanto, as relações entre as estratégias de acasalamento observadas é cíclica e, como é hereditária, gera um ciclo de seis anos na abundância das

estratégias, fazendo com que se mantenha a diversidade nesse sistema.

Neste trabalho, fizemos uso de simulações computacionais para estudar a dinâmica populacional de três espécies em duas dimensões que seguem as regras de interação predador-presa do jogo RPS em conjunto com a possibilidade de reprodução e mobilidade para mostrar os padrões de diferentes estruturas formadas pelas espécies. No capítulo 2, apresentamos o modelo predador-presa de Lokta-Volterra que descreva matematicamente alguns exemplos de sistemas biológicos em dinâmica de populações e introduzimos o modelo de competição cíclica como um mecanismo importante para a manutenção da biodiversidade.

No capítulo 3, mostramos que a Teoria dos Jogos, assim como as equações de Lokta-Volterra, se tornaram uma ferramenta muito utilizada para descrever interações entre populações em sistemas ecológicos. Abordamos algumas terminologias importantes sobre jogos estratégicos, como Equilíbrio de Nash e Estratégia Dominante, para, por fim, chegar a concretização da Teoria dos Jogos Evolucionários.

No capítulo 4, discutimos com mais detalhes a competição cíclica, bem como o modelo matemático proposto por May e Leonard para o tipo de competição mais simples de três espécies.

No capítulo 5, são mostrados alguns resultados computacionais da implementação do modelo May e Leonard estocástico para três espécies. No último capítulo são mostradas algumas conclusões e perspectivas. Por fim, no apêndice é disponibilizado o código comentado, que é responsável pela geração dos resultados.

# Dinâmica de Populações e o Modelo Lotka-Volterra

A dinâmica de populações trata das variações, no tempo e no espaço, das densidades e tamanhos de populações. Seu estudo é importante para o entendimento do que ocorre nos ecossistemas em equilíbrio, compreendendo como o número de indivíduos varia e como os fatores de natalidade, mortalidade, emigração, imigração e resistência ambiental influenciam essas variações.

Dentro de um ecossistema os seres vivos se relacionam entre si, e essas interações são denominadas relações ecológicas ou interações biológicas. Quando as relações ocorrem em organismos de espécies diferentes, recebem o nome de interespecíficas, e quando os organismos são da mesma espécie, são denominadas relações intraespecíficas. Essas relações se diferenciam de acordo com a dependência que os organismos mantêm entre si. Elas podem ser consideradas harmônicas, quando há o benefício de pelo menos uma das espécies sem o prejuízo da outra, e desarmônicas, quando o benefício de uma decorre do prejuízo da outra [12].

A predação é um exemplo de uma relação desarmônica que ocorre entre duas espécies diferentes. Para esses sistemas, o modelo do tipo predador-presa são chamados Lotka-Volterra [13, 14], e consiste da evolução de um conjunto de equações diferenciais.

## 2.1 Modelo Lotka-Volterra

O modelo predador-presa de Lotka-Volterra, proposto de forma independente pelos matemáticos Alfred James Lotka (1925) e Vito Volterra (1926), foi pioneiro em descrever matematicamente as interações que retratam um sistema predador-presa de duas espécies, onde uma espécie, predador, determina a abundância da outra, presa [3].

Nos anos após a Primeira Guerra Mundial houve um aumento considerável na frequência de algumas espécies de peixes em relação às outras em uma parte do mar Ártico.

Espécies de predadores, como tubarões, aumentaram durante os anos de guerra e posteriormente diminuíram com o aumento da pesca. A abundância de presas, por outro lado, seguiu um padrão inverso. Quando esta questão foi apresentada à Vito Volterra, ele descreveu essas oscilações cíclicas entre as espécies de peixes por meio de um par de equações diferenciais não-lineares de primeira ordem [2].

A relação entre predador-presa é descrita da seguinte forma:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x(a - by) & (a, b > 0), \\ \dot{y} &= y(-c + dx) & (c, d > 0).\end{aligned}\tag{2.1}$$

Volterra denotou por  $x$  a densidade de presas e por  $y$  a densidade de predadores. Ele assumiu que a razão de crescimento da população de presas, na ausência de predadores, é dada por uma constante  $a$ , mas decresce linearmente como função da densidade  $y$  dos predadores. Na ausência de presas, como os predadores não possuem outra fonte de alimento, tendem a morrer, o que significa que a razão de crescimento decresce em função de uma constante  $c$ , mas aumenta com a densidade  $x$  de presas.

As equações diferenciais (2.1) mostram que, na ausência de predadores, a população de presas cresce exponencialmente conforme  $\dot{x} = xa$ . Porém, se considerarmos que as espécies de presas competem de forma intraespecífica esse crescimento é dado por  $\dot{x} = x(a - ex)$ . Da mesma forma, pode-se considerar a competição entre as espécies de predadores. Podemos, então, reescrever as equações (2.1) como

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x(a - ex - by) & (e > 0), \\ \dot{y} &= y(-c - fy + dx) & (f > 0).\end{aligned}\tag{2.2}$$

De um modo geral, as equações de Lotka-Volterra para  $n$  populações têm a seguinte forma:

$$\dot{x}_i = x_i \left( r_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} x_j \right) \quad i = 1, \dots, n,\tag{2.3}$$

onde  $x_i$  representa a densidade da  $i$ -ésima,  $r_i$  é a razão de crescimento, e  $a_{ij}$  descreve o efeito da população  $j$ -ésima sobre a população  $i$ -ésima, o qual é positivo se aumenta o crescimento e negativo se inibe o crescimento. Assumindo-se que a influência de cada espécie sobre as razões de crescimento seja linear, pode-se modelar todas as interações usando a equação (2.3).

## 2.2 Princípio da Exclusão Competitiva

A lei de Gause ou o princípio da exclusão competitiva [15] é uma conceito bem conhecido em dinâmicas de populações e é descrita pela equação de Lotka-Volterra [16]. De

acordo com esse princípio, duas espécies competidoras podem concorrer em um determinado local, desde que possuam nichos ecológicos<sup>1</sup> diferentes. Caso não possuam essa diferença em seus nichos ecológicos, a espécie mais forte acaba excluindo a mais fraca, isso quer dizer que, se duas espécies utilizam o mesmo recurso elas não podem coexistir em equilíbrio. Neste caso, entra em questão a seleção natural, onde uma espécie pode ser favorecida na competição por atributos morfológicos e fisiológicos. Uma extensão desse princípio se aplica quando há mais de duas espécies competindo por mais de um recurso, onde é observado um equilíbrio estável apenas se o número de espécies  $N$ , for limitado a um número igual ou inferior ao número de recursos  $M$ , ou seja,  $N \leq M$  [17].

Apesar do princípio da exclusão aplicar-se a vários sistemas de organismos, o que observa-se na natureza é completamente diferente, pois encontramos uma diversidade de espécies coexistindo muito maior que o número de recursos disponível. Como o princípio da exclusão competitiva ocorre apenas em situações de equilíbrio e homogeneidade, algumas propostas para explicar a biodiversidade baseiam nas restrições desse princípio [18–20], e outra possibilidade é a dinâmica de competição entre espécies.

---

<sup>1</sup>Nicho ecológico é o conjunto de condições em que o indivíduo (ou uma população) vive e se reproduz. Pode-se dizer que o nicho é o “modo de vida” de um organismo na natureza.

## Teoria dos Jogos

Além dos modelos ecológicos descritos pela equação Lotka-Volterra, a Teoria dos Jogos é uma excelente ferramenta no estudo de interações entre populações biológicas [5]. Registros antigos sobre teoria dos jogos remontam ao século XVIII. No seu início, a teoria chamou pouco atenção e teve seu grande desenvolvimento na década de 1920 com os trabalhos do matemático Emile Borel e, principalmente, com a publicação do livro *Theory of Games and Economic Behavior*, por Jonh Von Neumann e Oscar Morgenstern em 1944 [21]. Na década de 1950, os modelos da teoria dos jogos passaram a ser usados na teoria econômica e em ciências políticas, e os psicólogos começaram a estudar como os seres humanos se comportavam em jogos experimentais. Na década de 1970, a teoria dos jogos foi usada pela primeira vez como uma ferramenta na biologia evolutiva. Posteriormente, passou a ser usada em muitos outros campos da economia e em uma ampla gama de outras ciências sociais e comportamentais [22].

### 3.1 Jogos Estratégicos

A teoria dos jogos clássica descreve o comportamento de jogadores racionais, e pode ser definida como a teoria dos modelos matemáticos que estuda o comportamento em situações estratégicas no qual o sucesso de um indivíduo em fazer escolhas depende das escolhas de outros [23].

O elemento básico de um jogo é o conjunto de jogadores que dele participam. Cada jogador tem um conjunto de estratégias. Quando um jogador escolhe uma estratégia, temos um perfil de estratégias no espaço de todos os perfis possíveis. Em termos matemáticos, para cada possível combinação de estratégias, há uma lista de resultados (ou *payoffs*). Assim, assumindo a hipótese de racionalidade, temos que o objetivo do jogo é maximizar seu *payoff*. Um exemplo clássico de jogo é o dilema do prisioneiro e sua descrição é a seguinte:

“Dois ladrões, A e B, são presos pela polícia e acusados pelo mesmo crime. A polícia

não tem provas para condená-los, então, separa os dois em celas diferentes e propõem um acordo: cada um pode escolher entre confessar (trair) o crime e permanecer em silêncio. Se os dois prisioneiros ficarem em silêncio, ambos serão submetidos a uma pena de 1 ano. Se os dois confessarem (trair), então ambos terão pena de 5 anos. Mas se um confessar (trair) e o outro permanecer em silêncio, então o que confessou será libertado e o outro será condenado a 10 anos de prisão.”

Nesse contexto, temos

Jogadores = {Prisioneiro  $A$ , Prisioneiro  $B$ }

Estratégias do Prisioneiro  $A$  = {(trair, silêncio)}

Estratégias do Prisioneiro  $B$  = {(trair, silêncio)}

Perfil de estratégias = {(trair, trair),(trair, silêncio),(silêncio, trair),(silêncio, silêncio)}

Podemos representar os *payoffs* dos jogadores através de uma matriz (matriz de *payoffs*):

		Prisioneiro $B$	
		trair	silêncio
Prisioneiro $A$	trair	(5,5)	(0,10)
	silêncio	(10,0)	(1,1)

Nessa matriz, os números de cada célula representam, respectivamente, os *payoffs* dos prisioneiros  $A$  e  $B$  para cada escolha feita por eles.

Como os prisioneiros não podem combinar suas decisões e devem escolher simultaneamente, qual deve ser a melhor decisão? Cada prisioneiro quer ficar preso o menor tempo possível, ou seja, maximizar seu *payoff* individual. Assim, cada um tem duas hipóteses para analisar. Se analisarmos o jogo do ponto de vista do prisioneiro  $A$ , ele pode raciocinar da seguinte maneira:

“Se o prisioneiro  $B$  escolher ficar em silêncio, então eu posso escolher ficar em silêncio e pegar 1 ano de prisão ou escolher trair e sair livre, enquanto o prisioneiro  $B$  pega 10 anos de prisão. Nesse caso, a melhor opção é trair. Mas, se o prisioneiro  $B$  escolher trair, então se eu escolher ficar em silêncio eu pego 10 anos de prisão e  $B$  sai livre. Porém, se eu escolher trair, pego 5 anos de prisão. Nesse caso, trair também é a melhor opção.”

Se analisarmos o jogo do ponto de vista do prisioneiro  $B$ , podemos aplicar a mesma linha de raciocínio e concluir que o prisioneiro  $B$  também escolherá trair.

Em termos da teoria dos jogos, dizemos que trair é a estratégia dominante, ou seja, aquela que representa o melhor resultado independente da escolha do outro jogador. Nesse exemplo, como ambos os prisioneiros vão escolher a opção trair, devido a estratégia dominante, dizemos que ação trair-trair é um equilíbrio de Nash. O equilíbrio de Nash é a solução em que nenhum jogador pode melhorar seu *payoff* com uma ação unilateral, dessa forma, como a solução de equilíbrio é trair-trair, se o prisioneiro  $A$  mudar unilateralmente para permanecer em silêncio ele sai perdendo, o mesmo acontece para o prisioneiro  $B$ . O

grande problema do dilema do prisioneiro é que o equilíbrio de Nash não é o melhor resultado para os jogadores pois, se ambos os prisioneiros cooperassem e ficassem em silêncio pegariam uma pena menor.

## 3.2 Teoria dos Jogos Evolucionários

Os conceitos de jogos estratégicos, vistos na seção anterior, são válidos em ambientes econômicos e sociais, mas quando queremos analisar comportamentos biológicos o conceito de racionalidade não é significativo [23].

A teoria dos jogos evolucionária foi desenvolvida pelo biólogo matemático John Maynard Smith juntamente com o físico-químico George Robert Price [24], na qual ajustaram os conceitos tradicionais da teoria dos jogos para o contexto biológico. Eles propuseram a ideia de estratégias evolutivamente estáveis (EEE) como uma maneira de explicar o combate típico entre animais machos da mesma espécie. Em seu trabalho, Maynard e Price utilizaram uma simulação de computador para mostrar que estratégias mutantes acabam sendo eliminadas pelas estratégias evolutivamente estáveis. Nos jogos evolutivos, temos que os indivíduos são os jogadores, seu fenótipo são as estratégias e seu *fitness* (*payoffs*) associados são suas recompensas.

Uma EEE é definida a partir do conceito de equilíbrio de Nash, dessa forma, toda EEE é um equilíbrio de Nash, mas a recíproca nem sempre é verdadeira [25]. Assim, uma EEE é a estratégia que será estável sob seleção natural, ou seja, se a maioria dos membros da população adotá-la, não existirá uma estratégia mutante que atribuirá maior aptidão reprodutiva. Porém, se a maior parte da população estiver adotando estratégias que não são evolutivamente estáveis, a recompensa esperada irá diminuir, com isso diminuirá também os genes que os indivíduos passariam adiante como também a quantidade de indivíduos que adotam essas estratégias.

A dinâmica desses sistemas pode ser descrita pela chamada equação do Replicador [2, 5]:

$$\dot{x}_i = x_i(f_i(x) - \bar{f}(x)) \quad i = 1, 2, \dots, n, \quad (3.1)$$

sendo

$$f_i = \sum_{j=1}^n a_{ij}x_j \quad (3.2)$$

e

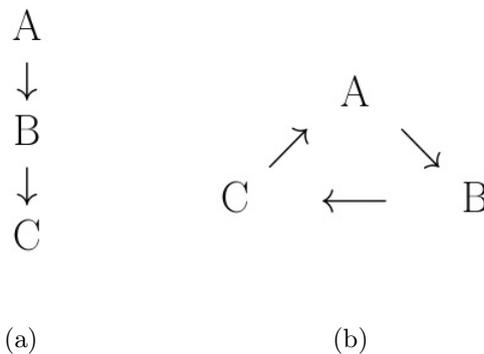
$$\bar{f}(x) = \sum_{j=1}^n x_j f_j, \quad (3.3)$$

onde a equação (3.1) considera que a evolução da densidade  $x_i$  da espécie  $i$  é proporcional

à diferença entre seu *fitness*,  $f_i(x)$ , e o *fitness* médio da população,  $\bar{f}(x)$ . Assim, se a diferença  $f_i(x) - \bar{f}(x)$  for positiva, maior será o crescimento de  $x_i$ . Da mesma forma, quanto mais negativa essa diferença, mais rápido a população  $x_i$  decrescerá. Pode-se determinar os valores dos *fitness* por meio de uma matriz de *payoffs*, onde cada elemento,  $a_{ij}$ , da matriz representa o *payoff* recebido de uma espécie  $i$  ao interagir com uma espécie  $j$ . Pode-se mostrar que a equação do Replicador e de Lotka-Volterra são equivalentes, portanto, igualmente adequadas [2].

## Competição Cíclica

As equações de Lotka-Volterra descrevem competições entre espécies onde considera-se uma hierarquia entre os competidores. Em sistemas com este padrão de dominância uma determinada espécie é mais apta a sobreviver do que a outra. Para o caso particular de três espécies  $A$ ,  $B$  e  $C$ , pode-se ter que  $A$  vence  $B$ , que por sua vez vence  $C$ . Porém, pode-se encontrar na natureza sistemas mais complexos onde nem sempre é possível ordenar os competidores dessa forma, quando isso ocorre tem-se uma competição do tipo cíclica, onde a espécie  $A$  vence a espécie  $B$ ,  $B$  vence a espécie  $C$ , e  $C$  vence a espécie  $A$ . Neste tipo de competição, devido à falta de um competidor superior a dominância das estratégias de cada espécie tem as mesmas chances de acontecerem, da mesma forma como ocorre no jogo pedra-papel-tesoura. Na figura 4.1, estão representadas uma competição hierárquica e uma competição cíclica. O interesse em investigar as relações entre os organismos envolvidos na competição cíclica tem grande interesse biológico, pois seu mecanismo é responsável pela manutenção da biodiversidade [1].



**Figura 4.1:** Competição entre as espécies  $A$ ,  $B$  e  $C$  na forma (a) hierárquica e (b) cíclica.

## 4.1 O Modelo de May e Leonard

O modelo de May-Leonard incorpora importantes regras associadas à dinâmica de competição entre populações e é considerado como uma ferramenta útil para entender os principais mecanismos da biodiversidade [13]. O modelo mais simples considera três espécies e três ações básicas (mobilidade, reprodução e predação), entretanto, algumas generalizações desse modelo vêm sendo propostas na literatura, onde incorporam mais interações e novas espécies [26].

Considerando o modelo mais simples de competição cíclica, onde três espécies  $A$ ,  $B$  e  $C$  interagem, a descrição determinística, proposta por May e Leonard [27], é dada pelas equações diferenciais não-lineares que governam as densidades populacionais  $a$ ,  $b$  e  $c$  dos competidores

$$\begin{aligned}\dot{a} &= D\nabla^2 a + a[\mu(1 - a - b - c) - \sigma c], \\ \dot{b} &= D\nabla^2 b + b[\mu(1 - a - b - c) - \sigma a], \\ \dot{c} &= D\nabla^2 c + c[\mu(1 - a - b - c) - \sigma b],\end{aligned}\tag{4.1}$$

onde  $D$  é o parâmetro de difusão das espécies na rede,  $\mu$  é a taxa de reprodução e  $\sigma$  é a taxa de predação. O estudo das equações (4.1), com  $D = 0$ , apresenta um ponto fixo instável que representa a coexistência das três espécies, porém, qualquer flutuação em sua vizinhança pode fazer com que apenas uma das espécies sobrevivam. A definição de um vencedor é dada ao longo da evolução temporal e depende das condições iniciais [28].

## 4.2 O Jogo Pedra-Papel-Tesoura Estocástico

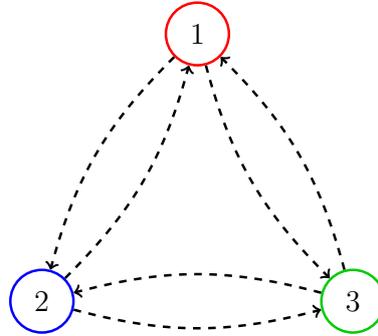
Os efeitos das interações espaciais em competições cíclicas podem ser estudadas por meio de uma versão do modelo May-Leonard, também chamado de jogo RPS estocástico de quatro estados:  $A$ ,  $B$ ,  $C$  e sítios vazios  $\otimes$ , com foco no modelo onde consideram-se interações simétricas do tipo predador-presa nas quais um indivíduo de qualquer uma das três espécies pode preda ou ser predado pelos indivíduos das demais espécies, figura 4.2, com uma probabilidade  $p$ . Os indivíduos de todas as subpopulações são organizados em uma rede bidimensional quadrada com condições de contorno periódicas. Denotamos por  $N$  o tamanho linear da rede, portanto o número total de sítios é  $N^2$ . Inicialmente, cada sítio da rede é aleatoriamente ocupado por um dos indivíduos das três espécies ou por um espaço vazio.

A cada passo de tempo é executado o seguinte procedimento:

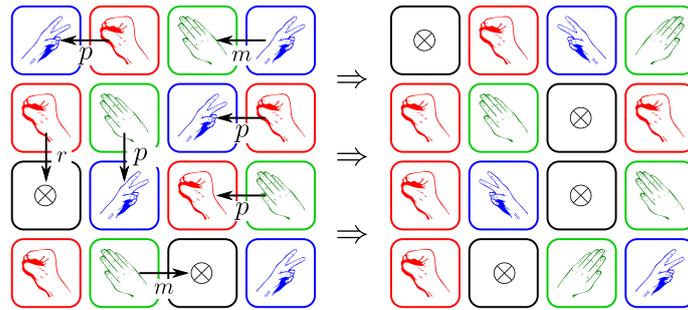
1. Um indivíduo da rede é aleatoriamente escolhido, esse é chamado de indivíduo ativo.
2. Um dos quatro primeiros vizinhos do elemento ativo é sorteado e esse é denominado de passivo.

3. Uma ação (mobilidade, reprodução e predação) é sorteada obedecendo as pesos probabilísticos, definidos inicialmente.
4. No caso em que a mobilidade é sorteada, ocorre a troca de posição entre o ativo e o passivo.
5. No caso da reprodução ser sorteada, é verificado se o elemento passivo é um sítio vazio. Se for, o indivíduo ativo é duplicado.
6. Se a predação for sorteada, é necessário verificar se o ativo pode preda o passivo. Se isso for possível, o sítio da passivo torna-se vazio, caso contrário nada ocorre.

A figura 4.3 ilustra uma sequência de sete passos temporais, onde houve sete sorteios de ativos, passivos, ações e verificações de possibilidades de execução destas ações sorteadas.



**Figura 4.2:** Todas as possíveis interações predador-presa para o modelo com três espécies. As setas internas representam a predação para a esquerda,  $p_L$ , e as setas externas representam a predação para a direita,  $p_R$ .



**Figura 4.3:** Representação dos passos temporais. Do lado direito, temos a configuração inicial e no lado esquerdo a configuração após sete passos temporais. As cores azul, verde e vermelho são utilizadas para diferenciar as espécie.

As ações de predação e reprodução podem ser descritas da seguinte forma:

$$\begin{aligned}
 AB &\xrightarrow{p} A \otimes & BC &\xrightarrow{p} B \otimes & CA &\xrightarrow{p} C \otimes \\
 A \otimes &\xrightarrow{r} AA & B \otimes &\xrightarrow{r} BB & C \otimes &\xrightarrow{r} CC
 \end{aligned} \tag{4.2}$$

onde  $p$  e  $r$  são as probabilidades de predação e reprodução, respectivamente, para que a interação em cada sítio aconteça. Além disso, os indivíduos de cada espécie possuem uma certa mobilidade, ou seja, qualquer indivíduo tem uma probabilidade  $m$  de trocar sua posição com um vizinho próximo ou ocupar um espaço vazio, isto é,

$$A \odot \xrightarrow{m} \odot A, \quad (4.3)$$

onde  $\odot$  pode ser qualquer umas das três espécies ou um espaço vazio. A unidade de tempo é definida como sendo o numero de passos temporais para que  $N^2$  interações ocorram. Essa unidade de tempo é chamada de geração.

Nesta classe de modelos, onde a predação para a esquerda,  $p_L$ , é igual a predação para a direita,  $p_R$ , surgem diferentes tipos de domínios onde apenas uma espécie predomina, cuja dinâmica é controlada por interações de força idêntica entre as espécies em ambos os lados da interface que separa dois domínios adjacentes. Se  $p_L = 0$ , o modelo se torna o jogo RPS clássico, com a formação de padrões em espiral complexos.

## Resultados e Discussão

A distribuição espacial dos indivíduos, bem como sua mobilidade, são características comuns dos ecossistemas reais. Em todas as escalas de organismos vivos, desde bactérias que residem no solo até animais de grande porte que vivem em florestas, o habitat de suas populações são espacialmente estendidos e os indivíduos interagem localmente, assim como, a mobilidade faz com que esses animais migrem ou com que as bactérias nadem como uma estratégia de defesa [23, 29]. Entretanto, essa mobilidade populacional pode se mostrar decisiva na manutenção da biodiversidade.

Dessa forma, a fim de estudar os efeitos que a mobilidade tem nos padrões espaciais típicos de populações estruturadas, foram feitas simulações considerando a versão do jogo RPS com três espécies interagindo ciclicamente, como descrito na Seção 4.2. Detalhes do código, escrito em linguagem C, pode ser encontrada no Apêndice deste trabalho.

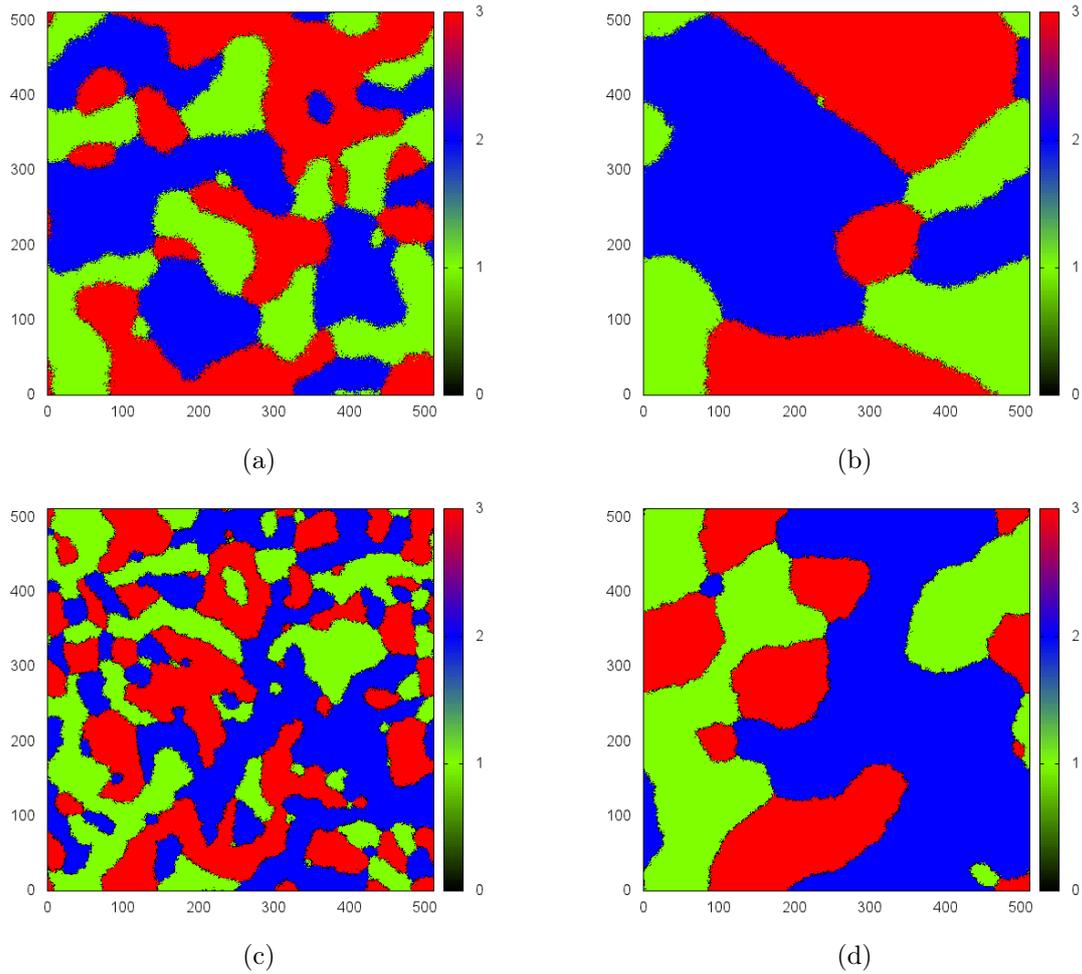
Nas simulações realizadas, as espécies inicialmente foram distribuídas aleatoriamente na rede com a seguinte proporção: 30% da espécie *A*, 30% da espécie *B*, 30% da espécie *C* e 10% de espaços vazios. Outros valores para espaços vazios foram utilizados, mantendo a proporção entre as espécies, e nenhuma mudança qualitativa foi observada.

### 5.1 RPS Bidirecional

Nesta classe de modelo, onde  $p_L = p_R = p$ , cada espécie pode preda e ser predada por qualquer uma das espécies. Os resultados são apresentados na figura 5.1.

Observa-se que as espécies competidoras tendem a se distribuir em domínios com apenas uma espécie dominante, separados por uma interface cuja dinâmica de curvatura é controlada por interações de igual força entre as espécies competidoras.

A maioria das interações, principalmente a predação, ocorrem na fronteira desses domínios, onde um grande número de espaços vazios são continuamente formados, levando a formação de junções do tipo-Y nessas interfaces, isso quer dizer que os ângulos médios nos vértices desses domínios tendem a um valor médio de  $\frac{2\pi}{3}$ .

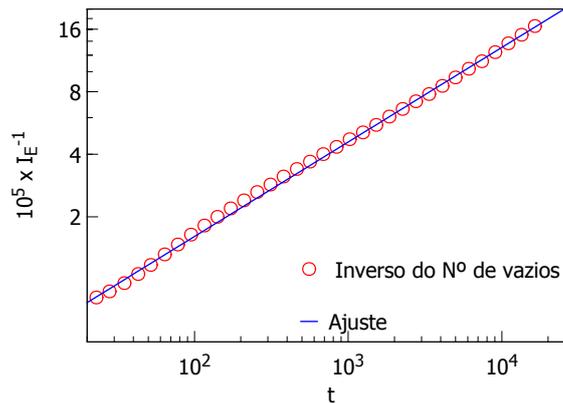


**Figura 5.1:** Simulações feitas para uma rede de tamanho  $512 \times 512$  depois de 20 mil gerações para o modelo RPS bidirecional, onde em (a)  $m = 0,5$ ,  $r = 0,25$  e  $p = 0,25$ , (b) mostra a evolução dos domínios em (a) com o tempo, (c)  $m = 0,15$ ,  $r = 0,15$  e  $p = 0,70$  e (d) mostra a evolução dos domínios em (c) com o tempo.

Também na figura 5.1, observa-se que em 5.1(a) a espessura da interface é maior que em 5.1(c), isso ocorre porque a mobilidade é maior possibilitando a espécie chegar mais longe para preda a outra. Isso mostra que a espessura da interface esta relacionada com a mobilidade das espécies. Comparando a figura 5.1(a) e 5.1(b) nota-se que a espessura da interface não muda com a evolução temporal dos domínios, assim como, quando se compara a figura 5.1(c) e 5.1(d).

Como, nesse modelo, a espessura da interface não muda com tempo, o comprimento da interface é proporcional a quantidade de espaços vazios  $I_E$ . Observa-se que com o passar do tempo os domínios de mesma espécie tendem a se aglomerar e aumentar de tamanho, com isso, as interfaces entre esses domínios são eliminadas, consequentemente, há uma diminuição na quantidade de espaços vazios. Dessa forma,  $L \propto I_E^{-1}$  e o regime de escala pode ser escrito como  $I_E^{-1} \propto t^\lambda$ , com  $\lambda = 0,5$  [4].

A média da evolução de  $I_E^{-1}$  com o tempo  $t$  foi calculada através da realização de 10 simulações com diferentes condições iniciais para o modelo RPS bidirecional e o resultado é apresentado na figura 5.2.



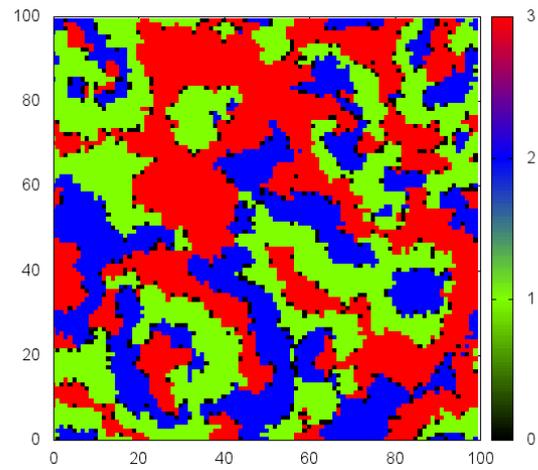
**Figura 5.2:** Evolução de  $I_E^{-1}$  com o tempo  $t$  para o modelo RPS bidirecional.

O valor encontrado para lambda foi  $\lambda = 0,46 \pm 0,04$ . Esse valor está ligeiramente abaixo do esperado ( $\lambda = 0,5$ ), isso se deve ao fato do tamanho finito da rede.

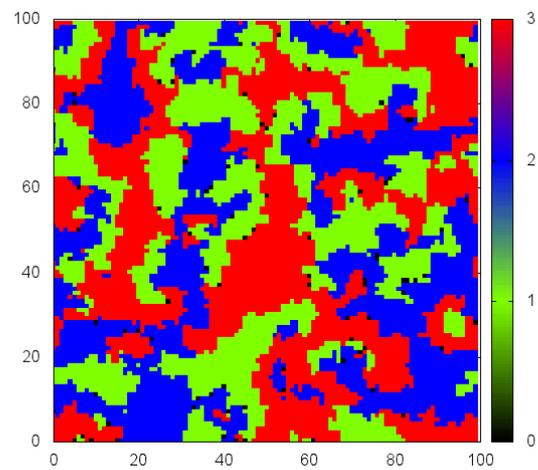
## 5.2 RPS Clássico

Inicialmente, foram feitas simulações em uma rede de tamanho  $100 \times 100$  e tempo de 20 mil gerações para o jogo RPS clássico, onde considera-se a predação para esquerda nula,  $p_L = 0$ . Nessas simulações foram consideradas interações e dispersão local, ou seja, a interação entre as espécies ocorre entre seus vizinhos próximos com mobilidade zero, variando apenas os parâmetros de reprodução,  $r$ , e predação,  $p$ . Os resultados são apresentados na figura 5.3.

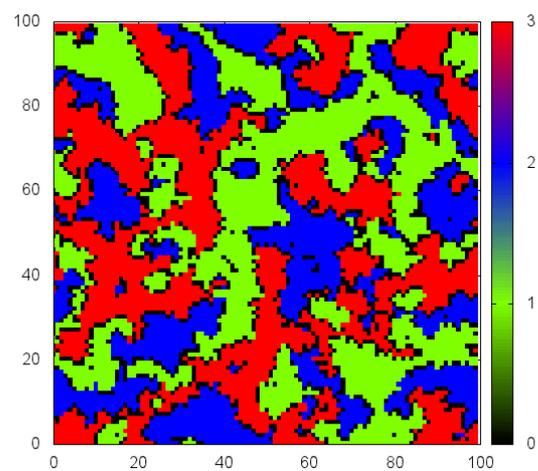
Observa-se que ocorre a coexistência das três espécies sobre um conjunto de parâmetros



(a)



(b)



(c)

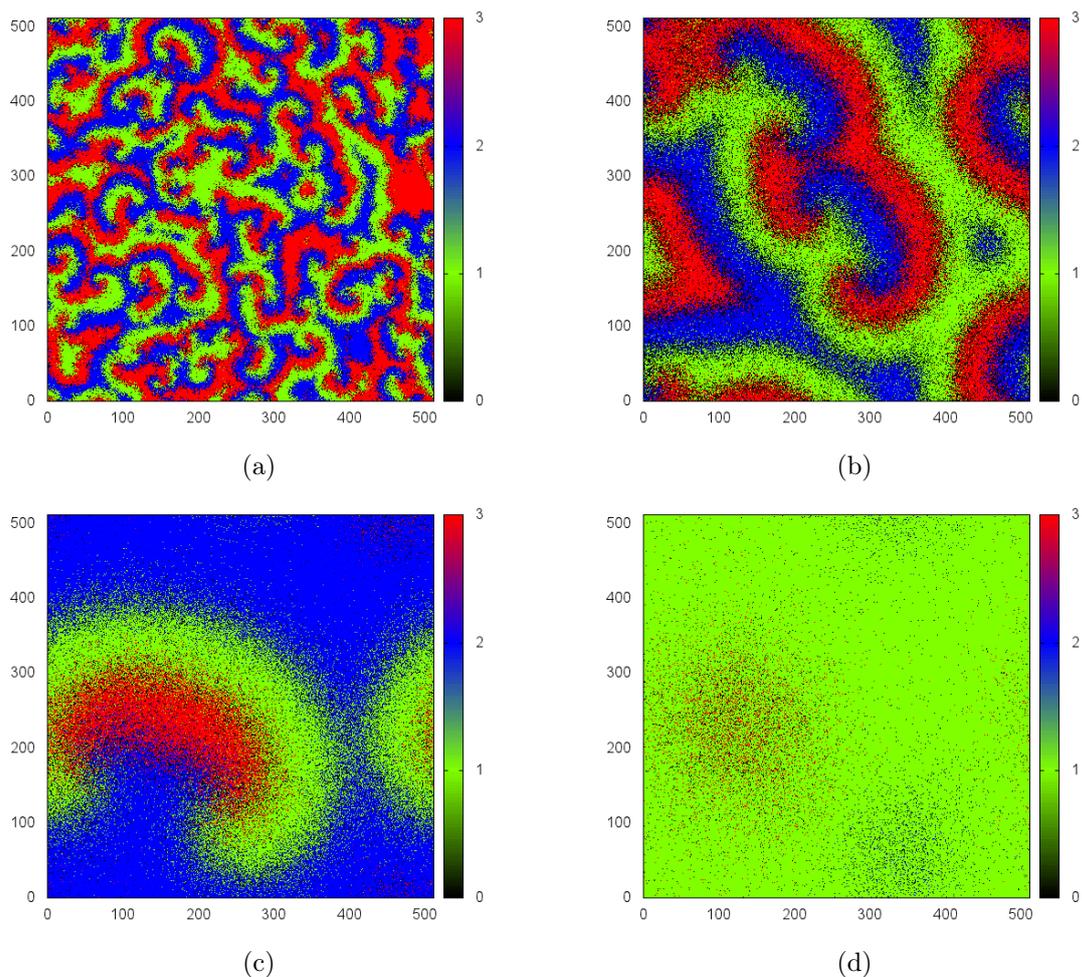
**Figura 5.3:** Simulações feitas para uma rede de tamanho  $100 \times 100$  depois de 20 mil gerações para interação e dispersão local, onde em (a)  $r = p$  com valor de 0,5, (b)  $r > p$  com  $r = 0,65$  e  $p = 0,35$  e (c)  $r < p$  com  $r = 0,35$  e  $p = 0,65$ .

$r$  e  $p$  ((a)  $r = 0,5$  e  $p = 0,5$ , (b)  $r = 0,65$  e  $p = 0,35$  e (c)  $r = 0,35$  e  $p = 0,65$ ), sugerindo que o resultado final não é sensível a uma escolha de parâmetros específicos.

É interessante notar a diferença na quantidade de espaços vazios (pontos pretos) na interface de interação das figuras 5.3(b) e 5.3(c) quando comparadas com a figura 5.3(a) onde as probabilidades  $p$  e  $r$  são iguais.

A figura 5.3(b), onde  $r > p$ , sugere que a quantidade de espécies nascendo e ocupando os espaços vazios é muito maior que a quantidade de predações, estas que são responsáveis pela formação de novos espaços vazios, resultando então, em uma quantidade de pontos pretos muito menor que em relação a figura 5.3(a). Na figura 5.3(c), onde  $r < p$ , a quantidade de espécies nascendo não é suficiente para ocupar tantos espaços vazios gerados pela predação, mostrando uma quantidade de pontos pretos muito maior que na figura 5.3(a).

Em seguida, foram feitas simulações variando o parâmetro de mobilidade  $m$ , para redes de tamanho  $512 \times 512$  com tempo de 20 mil gerações. Os resultados são apresentados na figura 5.4.



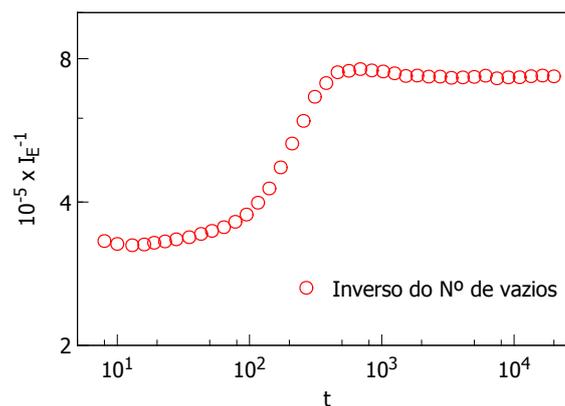
**Figura 5.4:** Simulações feitas para uma rede de tamanho  $512 \times 512$  depois 20 gerações para a variação no parâmetro de mobilidade, onde em (a)  $m = 0,5$ ,  $r = 0,25$  e  $p = 0,25$ , (b)  $m = 0,97$ ,  $r = 0,015$  e  $p = 0,015$ , (c)  $m = 0,98$ ,  $r = 0,01$  e  $p = 0,01$ , (d)  $m = 0,99$ ,  $r = 0,005$  e  $p = 0,005$ .

Quando a mobilidade  $m$  dos indivíduos é baixa, figura 5.4(a), todas as espécies coexistem e se organizam formando padrões em espiral cujos três braços são dominados por indivíduos de uma espécie que não interage com os indivíduos das espécies nos dois braços adjacentes. Aumentando-se  $m$ , os braços das espirais crescem em largura, figuras 5.4(b) e 5.4(c), e desaparecem para um valor de  $m$  muito grande, figura 5.4(d).

Na ausência de espirais, o sistema adota um estado uniforme com apenas uma espécie sobrevivente. Qual espécie irá sobreviver decorrerá do processo aleatório e das condições iniciais do sistema, todas as espécies têm as mesmas chances de sobreviverem nesse modelo. Dessa forma, a diversidade é perdida e a extinção de duas das espécies ocorre depois de um tempo que é proporcional ao tamanho da rede  $N$ .

Esses resultados sugerem uma mobilidade crítica  $m_c$ , tais que, valores de mobilidade  $m < m_c$  garantem a coexistência das três espécies, enquanto que valores de  $m > m_c$  induzem a extinção de duas das espécies [29].

O comportamento da evolução temporal de  $I_E^{-1}$  no modelo RPS clássico é mostrado na figura 5.5, e também foi obtido através da média de 10 simulações com condições iniciais diferentes.



**Figura 5.5:** Evolução de  $I_E^{-1}$  com o tempo  $t$  para o modelo RPS clássico.

Inicialmente ocorre uma rápida variação na quantidade de espaços vazios que se tornam abruptamente constantes, ou seja, no início os indivíduos da mesma espécie se aglomeram para formarem as espirais e depois de um tempo essas espirais atingem um tamanho contante igual a  $L$ .

## Conclusão

Neste trabalho, estudamos a dinâmica de população por meio do modelo pedra-papel-tesoura de três espécies genéricas que interagem entre si, afim de investigar a biodiversidade do sistema. Realizamos simulações para o modelo RPS bidirecional, e estas mostraram a formação de domínios com apenas uma espécie dominante separadas por uma interface cuja dinâmica de curvatura é controlada por uma igual força entre as espécies levando a formação de junções do tipo-Y. Observamos que a espessura da interface está relacionada com o parâmetro de mobilidade e que não varia com a evolução temporal desses domínios. Mostramos, por fim, que o comprimento característico  $L$  dos domínios obedece a lei de escala  $L \propto t^\lambda$  com  $\lambda = 0,5$ , obtendo para nossas simulações  $\lambda = 0,46 \pm 0,04$ .

Para o modelo RPS clássico, investigamos, primeiramente, o caso onde a interação e a dispersão é local e observamos a coexistência das três espécies sobre um conjunto de diferentes parâmetros de reprodução e predação. Em seguida, variamos o parâmetro de mobilidade e obtivemos a formação de padrões em espiral com três braços onde as espécies também coexistem e que com o passar do tempo essas espirais adquirem um comprimento característico  $L$  constante, porém a partir de um determinado valor desse parâmetro a biodiversidade é perdida e apenas uma espécie sobrevive, sugerindo haver uma mobilidade crítica.

Como perspectiva, pretendemos encontrar a mobilidade crítica, que é responsável pelo mecanismo da biodiversidade. Implementar nas simulações um número maior de espécies. Comparar os resultados estocásticos com os resultados do modelo determinístico de campo médio de May e Leonard.

# Apêndice **A**

## Código

Segue o código do programa, escrito em linguagem C, que foi utilizado para geração dos resultados mostrados neste trabalho. Para compilar os código é necessário o uso das bibliotecas *Math* e *GNU Scientific Library*.

### rps.c

```
1  #include <stdio.h>
2  #include <time.h>
3  #include <gsl/gsl_rng.h>
4
5
6  #define Nx 512
7  #define Ny 512
8  #define pm 0.5
9  #define pr 0.35
10 #define NG 20e3
11 #define NF 10
12
13 const double pp[3][3]={\
14     {-1.0,1.0,0.0},\
15     {0.0,-1.0,1.0},\
16     {1.0,0.0,-1.0},\
17 };
18
19 void op(int, int *phi);
20 void ic(    int *phi);
21
22 int main (void){
23     const gsl_rng_type * W;
24     gsl_rng *w ;
25     gsl_rng_env_setup();
26     W = gsl_rng_default;
27     w = gsl_rng_alloc (W);
28
```

```
29 int i, j, n, ni, nj, m, teste, ativo, passivo, vizinho, counter, n_log=22;
30 int l = NG/NF;
31 int *phi;
32 double p;
33 FILE *output;
34 output= fopen("rps/Ext.dat", "a");
35
36 phi = (int *)malloc((Nx * Ny)*sizeof(int));
37
38 ic(phi);
39 counter=1;
40 for (n=0; n<NG; n++){
41     for(m=0; m<Nx*Ny; m++){
42         i= gsl_rng_uniform(w)*Nx;
43         j= gsl_rng_uniform(w)*Ny;
44         ativo= j*Nx+i;
45
46         if(phi[ativo]!=0){
47             vizinho=gsl_rng_uniform (w)*4;
48             switch(vizinho){
49                 case 0:
50                     passivo= j*Nx+(i+1+Nx)%Nx;
51                     break;
52                 case 1:
53                     passivo= j*Nx+(i-1+Nx)%Nx;
54                     break;
55                 case 2:
56                     passivo= ((j+1+Ny)%Ny)*Nx+i;
57                     break;
58                 case 3:
59                     passivo= ((j-1+Ny)%Ny)*Nx+i;
60                     break;
61             }
62
63             p=gsl_rng_uniform(w);
64             if(p<pm){
65                 teste=phi[ativo];
66                 phi[ativo]=phi[passivo];
67                 phi[passivo]=teste;
68             }
69             else{
70                 if(p>=pm && p< (pm + pr)){
71                     if (phi[passivo]==0){
72                         phi[passivo]=phi[ativo];
73                     }
74                 }
75                 else{
76                     p=gsl_rng_uniform(w);
```

```

77         if(p<pp[phi[ativo]-1][phi[passivo]-1]){
78             phi[passivo]=0;
79         }
80     }
81 }
82 }
83 }
84 if(n>= (int)(exp(log(NG)*(n_log/100.0)))){
85     ni = 0;
86     for(nj= 0; nj<Nx*Ny; nj++){
87         if(phi[nj]==0){
88             ni++;
89         }
90     }
91     fprintf(output, "%d %d\n", n, ni);
92     n_log++;
93 }
94 if ((n%1)==0){
95     op(counter, phi);
96     counter++;
97 }
98 }
99 gsl_rng_free (w);
100 free(phi);
101 fclose(output);
102
103 return 0;
104 }
105
106 void op(int k, int *phi){
107     int i, j;
108     FILE *out;
109     char nome[100];
110
111     sprintf(nome, "rps/saida-%d.dat",k);
112     out = fopen(nome, "w");
113
114     for (j = 0; j<Nx; j++){
115         for (i=0; i<Ny; i++ ){
116             fprintf(out, "%d ", phi[j*Nx + i] );
117         }
118         fprintf(out, "\n" );
119     }
120     fclose(out);
121 }
122
123 void ic(int *phi){
124     const gsl_rng_type * W;

```

```
125  gsl_rng *w ;
126  //gsl_rng_env_setup();
127  gsl_rng_default_seed=time(0);
128  W = gsl_rng_default;
129  w = gsl_rng_alloc (W);
130
131  int i, j, counter;
132
133  for (i=0; i<Nx*Ny; i++ ){
134      phi[i]=0;
135  }
136  for(i=1; i<4; i++){
137      counter=1;
138      while(counter<Nx*Ny*0.33333){
139          j= gsl_rng_uniform(w)*Nx*Ny;
140          if(phi[j]==0){
141              phi[j]=i;
142              counter++;
143          }
144      }
145  }
146
147  op(0,phi);
148  gsl_rng_free (w);
149 }
```

# Referências Bibliográficas

- [1] B. Kerr, M. A. Riley, M. W. Feldman, and B. J. Bohannan, “Local dispersal promotes biodiversity in real-life game of rock-paper-scissors,” *Nature*, vol. 418, pp. 171–174, 2002.
- [2] J. Hofbauer and K. Sigmund, *Evolutionary Game and Population Dinamics*. Cambridge University Press, 1998.
- [3] J. D. Murray, *Mathematical Biology*. Springer, 1989.
- [4] P. P. Avelino, D. Bezeia, L. Losano, and J. Menezes, “Von-Neumann and related scaling laws in rock-paper-scissors type models,” *Physics Review E*, vol. 86, no. 031119, 2012.
- [5] G. Szabo and G. Fáth, “Evolutionary games on graphs,” *Physics Reports*, vol. 446, pp. 97–216, 2007.
- [6] L. W. Buss and J. B. C. Jackson, “Competitive networks: Nontransitive competition relationships in cryptic coral reef environments,” *The American Naturalist*, vol. 113, pp. 223–234, 1979.
- [7] J. B. C. Jackson and L. W. Buss, “Allelopathy and spatial competition among coral reef invertebrates,” *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 72, no. 12, pp. 5160–5163, 1975.
- [8] S. Roy and J. Chattopadhyay, “Toxin-allelopathy among phytoplankton species prevents competitive exclusion,” *Journal of Biological Systems*, vol. 15, pp. 73–93, 2007.
- [9] E. L. Rice, *Allelopathy*. Academic Press, 1984.
- [10] B. Siverno and C. M. Lively, “The rock-papre-scissors game and evolution os alternative male strategies,” *Nature*, vol. 380, pp. 240–243, 1996.
- [11] Disponível em: <<http://www1.folha.uol.com.br/fsp/images/d0511200201.jpg>> Acesso em 31 Out. 2014.
- [12] E. P. Odum, *Fundamentos da Ecologia*. Fundação Calouste Gulbenkian, 1971.
- [13] P. Avelino, D. Bazeia, J. Menezes, and B. F. de Oliveira, “String networks in Zn Lotka-Volterra competition models,” *Phys. Letters A*, vol. 378, pp. 393–397, 2014.

- [14] D. M. Dubois, “A model of patchiness for prey-predator plankton populations,” *Ecological Modelling*, vol. 1, pp. 67–80, 1975.
- [15] G. Hardin, “The competitive exclusion principle,” *Science*, vol. 131, no. 3409, pp. 1292–1297, 1960.
- [16] M. Begon, C. R. Townsend, and J. L. Harper, *Ecologia: De indivíduos a ecossistemas*. Artmed, 2007.
- [17] S. Levin, “Community equilibria and stability, and extension of the competitive exclusion principle,” *The American Naturalist*, vol. 104, pp. 413–423, 1970.
- [18] J. Huisman and F. J. Neissing, “Biological conditions for oscillations and chaos generated by multispecies competition,” *Ecology*, vol. 82, pp. 2682–2695, 2001.
- [19] K. Rohde, *Nonequilibrium Ecology*. Cambridge University Press, 2006.
- [20] G. Károlyi, A. Péntek, I. Scheuring, T. Tél, and Z. Torozkai, “Chaotic flow: The physics of species coexistence,” *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, vol. 97, no. 25, pp. 13661–13665, 2000.
- [21] J. V. Neumann and O. Morgenstern, *Theory of Games and Economic Behavior*. Princeton University Press, 1944.
- [22] M. J. Osborne, *An introduction to game theory*. Oxford University Press, 2003.
- [23] E. Frey, “Evolutionary game theory: Theoretical concepts and applications to microbial communities,” *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications*, 2010.
- [24] J. M. Smith and G. R. Price, “The logic of animal conflict,” *Nature*, vol. 246, 1973.
- [25] P. J. A. L. Almeida, M. Kajin, and M. V. Vieira, “Equilíbrio de Nash e estratégias evolutivamente estáveis: A teoria dos jogos na ecologia de populações,” *Oecologia Australis*, vol. 16, pp. 127–140, 2012.
- [26] K. A. Hawick, “Cycles, diversity and competition in rock-paper-scissors-lizard-spock spatial game agent simulations,” tech. rep., Massey University, 2011.
- [27] R. M. May and W. J. Leonard, “Nonlinear aspects of competition between three species,” *Journal on Applied Mathematics*, vol. 29, pp. 243–253, 1975.
- [28] Q. He, M. Mobilia, and U. C. Täuber, “Coexistence in the two-dimensional May-Leonard model with random rate,” *The European Physical J. B*, vol. 82, pp. 97–105, 2011.
- [29] T. Reichenbach, M. Mobilia, and E. Frey, “Mobility promotes and jeopardizes biodiversity in rock-paper-scissors game,” *Nature*, vol. 448, 2007.