Universidade de São Paulo
Instituto de Física

TÓPICOS EM DINÂMICA
EVOLUCIONÁRIA: MONOMORFISMO
NO JOGO HAWK-DOVE E SELEÇÃO
MULTINÍVEL

Paulo Victor Camargo Rossi

Orientador:

Prof. Dr. Renato Vicente

Comissão Examinadora:

Prof. Dr. Renato Vicente (IME - USP)

Prof. Dr. Alexandre Souto Martinez (FFCLRP - USP)

Prof. Dr. Fabiano Lemes Ribeiro (UFLA)

Dissertação de mestrado apresentada ao Instituto
de Física para a obtenção do título de Mestre em
Ciências

São Paulo
2013

FICHA CATALOGRÁFICA
Preparada pelo Serviço de Biblioteca e Informação
do Instituto de Física da Universidade de São Paulo

Rossi, Paulo Victor Camargo

Tópicos em dinâmica evolucionária: monomorfismo no Jogo Hawk-Dove e seleção multinível. São Paulo, 2013.

Dissertação (Mestrado) – Universidade de São Paulo.
Instituto de Física. Departamento de Física Geral

Orientador: Prof. Dr. Renato Vicente
Área de Concentração: Física Estatística

Unitermos: 1. Mecânica Estatística; 2. Teoria dos Jogos;
3. Evolução; 4. Processos Estocásticos; 5. Processos de
Ramificação.

USP/IF/SBI-020/2013

Agradecimentos

Ao Renato, pela apresentação dos problemas, pela inestimável orientação nestes dois anos e pelos conselhos sobre física, vida e futuro.

Aos integrantes do CNAIPS, por todas as discussões; em especial, ao professor Roberto Schonmann pelas aulas sobre o 2LFW e ao professor Nestor Caticha pelas dicas valiosas.

Ao CNPq, pelo suporte financeiro.

Aos meus pais e minhas irmãs, pelo apoio incondicional e paciência nos momentos de crise.

Aos meus avós, pelos valores multiplicados, pela sabedoria eterna e carinho sempre presente.

Aos meus amigos, Andre, Bruno, Gabriel, Hayssam, Henrique, João, Leandro, Lu, Lucas, Michel, Petre, Rafael, Ricardo e Thaenan, pelas inúmeras conversas produtivas nos últimos sete anos e especialmente pelas outras nem tanto, que ocuparam tantos meios de tarde e dias inteiros.

À Priscilla, por tudo.

Que Deus abençoe a todos.

Resumo

Nesta dissertação aplicamos conceitos de Teoria de Jogos Evolucionária ao jogo *Hawk-Dove* introduzido originalmente por Maynard Smith como um modelo para lutas convencionais [37]. Estudamos então a competição entre estratégias puras (consistentes) e mistas/aleatórias (inconsistentes) em uma extensão deste jogo que, sujeita a efeitos estocásticos, apresenta um mecanismo de *drift* que leva à população a um equilíbrio monomórfico da estratégia inconsistente. Também estudamos o problema do altruísmo forte e os efeitos de uma demografia de grupos em sua evolução, baseado no *framework* 2LFW de Schonman, Vicente e Caticha [58]. Elaboramos uma fórmula para a probabilidade de extinção do processo em seus estágios iniciais e calculamos e simulamos os equilíbrios estáveis do *framework* no regime de seleção fraca em $t \rightarrow \infty$ para alguns jogos de interesse.

Abstract

In this dissertation we have applied Evolutionary Game Theory concepts to the *Hawk-Dove* game that has been originally introduced by Maynard Smith as a model for conventional aggression [37]. We then studied the competition between pure (consistent) and mixed/random (inconsistent) strategies in an extension of this game which, subject to stochastic effects, presents a drift mechanism that drives the population to a monomorphic equilibrium of the inconsistent strategy. We have also studied the problem of Strong Altruism and the effects of a group demography in its evolution, based on Schonman, Vicente and Caticha's 2LFW framework [58]. We have elaborated a formula for the process's extinction probability in its initial stages and calculated and simulated the stable equilibriums of the framework under weak selection for $t \rightarrow \infty$ for some games of interest.

Conteúdo

1	Introdução	1
	Objetivos e Contribuição	3
	Organização	3
2	Teoria de Jogos Evolucionária	5
2.1	Teoria de Jogos	5
2.2	Teoria de Jogos Evolucionária	10
2.2.1	Estratégias Evolucionariamente Estáveis	11
2.2.2	Conjuntos de Estabilidade Neutra	13
2.2.3	Dinâmica do Replicador	14
3	Monomorfismo no Jogo Hawk-Dove	19
3.1	Hawk-Dove	21
3.2	Hawk-Dove-Mista	25
3.2.1	Efeito Gradiente e Monomorfismo	29
3.2.2	Migrações Estocásticas	32
3.3	Espaço de Estratégias Contínuo	36
4	Seleção Multinível	41
4.1	2LFW	49
4.2	<i>Early Stage</i>	51
4.2.1	Estimativa da Probabilidade de Extinção	55
4.3	<i>Late Stage</i> e Seleção Fraca	64
4.3.1	Resultados e Discussão	68
5	Conclusões e Perspectivas	75
	Direções futuras	76
Apêndice A	Sistemas Dinâmicos	79
A.1	Soluções	80
A.1.1	Equilíbrios e Estabilidade de Lyapunov	80
A.1.2	Órbitas Fechadas e Teorema de Poincaré-Bendixson	81
Apêndice B	Equações Diferenciais Estocásticas (EDEs)	83
B.1	Método de Cauchy-Euler e Simulações	85
Apêndice C	Processos de Ramificação	87
C.1	Probabilidade de Extinção	88
C.2	Comportamento Assintótico	89

Capítulo 1

Introdução

“Quão extremamente estúpido de mim não ter pensado nisto!”

(T. H. Huxley, ao encontrar pela primeira vez a idéia da seleção natural)

Enganosamente simples é a teoria da Evolução. Em seu coração se encontra, junto às bases moleculares da genética e aos conceitos de hereditariedade, a idéia da *Seleção Natural*. Nas palavras de Darwin [7] em 1859, “qualquer ser, se variar ainda que levemente em qualquer maneira lucrativa para si mesmo, sob as complexas e algumas vezes variáveis condições da vida, terá uma maior chance de sobrevivência, e então será *selecionado naturalmente*. Do princípio da hereditariedade forte, qualquer variedade selecionada tenderá a propagar sua nova e modificada forma.” Variações genéticas são hoje razoavelmente bem entendidas [21, 51, 14] e ocorrem frequentemente, gerando novos fenótipos (ou características observáveis). Se este novo fenótipo puder ser transmitido aos descendentes de seu possuidor e aumentar de alguma forma (ainda que quase imperceptivelmente) o tamanho de sua prole que chega à idade reprodutiva, então esta característica será selecionada, ocupando um nicho maior da população em que se encontra.

A simplicidade da seleção natural reside em sua quase obviedade – os mais aptos em relação aos seus contemporâneos sobrevivem mais (a longo prazo, muito mais). Se a idéia for colocada em termos gerais e abstratos, pode ainda ser aplicada a diversas outras áreas do conhecimento humano, como Economia [5] ou Sociologia [84], por exemplo. Mas esta simplicidade é um tanto ilusória, de forma que desde seu início a idéia foi sujeita a uma grande variedade de interpretações e ainda hoje existem diversas questões fundamentais em aberto, especialmente no contexto biológico.

Entre estas questões, talvez a mais famosa seja a questão do *altruísmo biológico*. Ainda que o altruísmo possa ser *psicológico*, caso relacionado com o agir em busca do bem-estar do próximo sem preocupação com seus próprios interesses [63], *altruísmo biológico* está diretamente ligado ao conceito de *fitness* (relacionado ao tamanho da prole que chega à idade reprodutiva) e pode ser classificado de duas formas: uma interação é *altruísta forte* quando aumenta o *fitness* do receptor enquanto reduz o do doador e é chamada de *cooperativa* se aumentar o *fitness* de ambos [4]. Exemplos de comportamentos altruístas fortes

(que correspondem ao caso de maior interesse para esta discussão) incluem homínios que cuidam de seus semelhantes incapacitados [69, 6] ou pássaros que não buscam montar seus próprios ninhos para assim cuidar dos ninhos de outros. Comportamentos como estes parecem contradizer a seleção natural; entretanto, lá estão em grande número, como que desafiando interpretações simplistas. Mas como será argumentado, este só é um problema teórico se a seleção estiver restrita apenas aos indivíduos; soluções surgem quando consideramos a seleção atuando diretamente nos genes (em um processo conhecido como *seleção de parentesco* [9]) ou atuando em grupos de indivíduos (*seleção multinível* [81]).

Outra importante questão evolucionária é a explicação de conflitos convencionais: animais que são aparentemente bem armados (possuidores de grandes chifres ou garras, por exemplo) tendem a fazer lutas apenas demonstrativas, que raramente escalam levando a grandes ferimentos ou morte. Entretanto, um animal que matasse seu oponente herdaria seu harém ou sua fonte de alimentação. Como explicar a (quase) ausência de comportamentos agressivos?

A base teórica para o tratamento destas questões se encontra na *Teoria de Jogos Evolucionária* (daqui para frente, *TJE*), inaugurada em 1973 por George R. Price e John Maynard Smith [40] e mais formalmente exposta em 1982 no livro deste último, *Evolution and the Theory of Games* [37]. A TJE corresponde a um desenvolvimento recente da Teoria de Jogos tradicional (*TJ*) e a ela deve muitos de seus conceitos principais.

Em sua versão tradicional, fortemente ancorada na teoria econômica, teóricos de Jogos pretendem encontrar bases de comportamento racional através de experimentos mentais (um *jogo*) envolvendo jogadores fictícios que, postula-se, conhecem tal teoria e sabem que seus oponentes também a conhecem e a usam. O trabalho de Nash da década de 50 [44], com a idéia de *equilíbrio de Nash*, é baseado justamente em tais conceitos: jogadores inteligentes somente utilizam estratégias racionais, ou seja, agem de forma a maximizar uma escala de utilidade, que pode corresponder a lucros ou bem-estar, por exemplo. Como todos os jogadores buscam maximizar sua utilidade e são capazes de fazê-lo, surge um equilíbrio comportamental no qual todos os jogadores envolvidos estão ganhando o máximo que poderiam na situação em que se encontram. Já em TJE os jogos são vistos sob um contexto de *dinâmica de populações* e, em vez de soluções prescritas a priori (como os equilíbrios de Nash), são buscados equilíbrios dinâmicos resultantes de auto-regulações da população descrita. Em teoria dos jogos tradicional há somente n jogadores únicos buscando maximizar sua utilidade no conflito a ser travado; em TJE, por sua vez, se analisa uma população inteira (na maioria das vezes, de tamanho infinito) onde os indivíduos têm seu comportamento fixado (em geral, geneticamente) e se encontram aleatoriamente em conflitos descritos por um jogo. Nenhum jogador busca maximizar sua utilidade, mas suas estratégias definem seu *fitness* e, diretamente, o tamanho de sua prole. Assim, a auto-regulação da população ocorre através da *reprodução* das estratégias com maior ganho nestes conflitos e o sistema tende dinamicamente a uma situação de equilíbrio na qual toda a população se reproduz na mesma taxa. A ligação com a teoria da Evolução surge de forma direta: estratégias com maior *fitness* na população são *naturalmente selecionadas*.

Assim, a TJE se tornou formalismo padrão no estudo evolucionário. Como tem sido extensivamente argumentado, evolução como “sobrevivência diferencial de entidades replicadoras” (Dawkins, “O Gene Egoísta” [9]) parece ser o campo ideal de aplicação da TJE (ainda que esta também tenha se tornado popular com

economistas [5, 54, 45] que não têm se sentido confortáveis com a abordagem clássica e sua miríade de definições de racionalidade repetidamente falseadas).

Objetivos e Contribuição dessa Dissertação

Nesta dissertação buscamos apresentar a TJE de um ponto de vista formal, com seus principais conceitos e alguns resultados que julgamos interessantes. Especificamos alguns resultados relacionados à dinâmicas diádicas e aplicamos estes conceitos ao conhecido jogo *Hawk-Dove* de Maynard Smith, cuja importância não pode ser menosprezada na medida em que apresenta uma solução viável para o problema dos conflitos convencionais. Uma questão importante diz respeito à evolução de comportamentos *inconsistentes*, ou variáveis – comportamentos consistentes podem ser vantajosos em interações sociais por fazerem indivíduos previsíveis, mas ao mesmo tempo um ajuste fino do comportamento às condições locais (ou seja, uma forma variável deste) possui diversas vantagens, como o ato de evitar confrontos intra-espécie em uma espécie já agressiva interespecificamente [86]. Inspirados por Martins e Vicente [34] estudamos a competição entre estratégias puras (consistentes) e estratégias mistas (inconsistentes) no *Hawk-Dove*, em uma extensão deste jogo que, sujeita a efeitos estocásticos, apresenta um mecanismo de *drift* que batizamos de *Efeito Gradiente*. Descobrimos como pequenas flutuações na demografia populacional levam à fixação da estratégia mista definida pela ESS do *Hawk-Dove*.

Em uma segunda parte, estudamos o problema do altruísmo forte e os efeitos de uma demografia de grupos em sua evolução, baseado no *framework* 2LFW, desenvolvido por Schonman, Vicente e Caticha [58]. Em seu estágio mais inicial, o 2LFW pode ser aproximado por um processo de ramificação de muitos tipos; estivemos interessados em estimar a probabilidade de extinção do processo utilizando esta aproximação e comparar estes resultados com simulações computacionais. Além disso, buscamos confirmar os muitos resultados teóricos de [58, 59, 57] também com simulações computacionais – em especial, encontramos os equilíbrios (polimórficos ou não) atingidos pela população em $t \rightarrow \infty$ e analisamos o desenvolvimento demográfico de uma população no 2LFW sob o regime de seleção fraca.

Desta forma, as contribuições específicas desta dissertação são:

- Análise do mecanismo de *drift* no *Hawk-Dove*
- Cálculo de Probabilidades de Extinção no 2LFW utilizando como base a teoria de processos de ramificação
- Simulações computacionais no 2LFW e comparação com resultados teóricos

Organização dessa Dissertação

A primeira parte desta dissertação é dedicada à Teoria de Jogos Evolucionária. Como muitos de seus principais conceitos têm paralelos diretos com resultados importantes da Teoria de Jogos tradicional (ou são extensões destes), iniciamos a discussão com uma breve apresentação da TJ e seus resultados relevantes –

em especial, buscamos apresentar formalmente um jogo, sua geometria e seu conceito de solução mais famoso, o equilíbrio de Nash (sessão 2.1). Em seguida passamos à TJE propriamente dita (sessão 2.2), enfatizando as semelhanças e diferenças entre esta e a versão tradicional da teoria, até chegarmos às noções de *estratégias evolucionariamente estáveis* e *estados estáveis*, com certa ênfase em interações “dois a dois”. Como muito de TJE também se deve à teoria de Sistemas Dinâmicos, visando uma apresentação que seja o mais auto-contida possível, dedicamos um apêndice a esta última (Apêndice A).

Buscando aplicar os conceitos até então definidos, apresentamos o jogo *Hawk-Dove* e encontramos suas soluções (capítulo 3). É resultado conhecido que tal jogo possui apenas uma estratégia evolucionariamente estável e, em uma segunda aplicação da teoria, adicionamos esta estratégia ao espaço de estratégias do *Hawk-Dove*, formando um novo jogo que chamamos de *Hawk-Dove-Mista* (sessão 3.2). Observamos então que este jogo possui uma propriedade geométrica interessante: embora exista um contínuo de estratégias formalmente idênticas no jogo, efeitos naturais estocásticos (Apêndice B) levam à fixação da estratégia *Mista*, no que chamamos de *Efeito Gradiente* (sessões 3.2.1 e 3.2.2). Por fim, para completar o tratamento deste jogo e da teoria, apresentamos uma versão contínua do *Hawk-Dove* baseada em [53], na qual podem coexistir estratégias definidas por qualquer aleatorização possível entre *Hawks* e *Doves* (sessão 3.3).

A segunda parte da dissertação é dedicada ao problema do altruísmo e sua evolução através de seleção multinível. A questão da seleção multinível tem sido extensivamente debatida nas últimas décadas e ainda se apresenta controversa – começamos, portanto, por apresentar a conhecida “controvérsia da seleção de grupo” e em seguida o *framework* 2LFW (*Two-Level Fisher-Wright*) de seleção multinível e interação de n indivíduos (sessão 4.1). A principal crítica à seleção multinível é o caráter restritivo de seus parâmetros, tão restritivos que dificilmente seriam encontrados na natureza. Entretanto, os resultados do 2LFW mostram que esta restrição não é necessariamente tão grande e seleção multinível pode ocorrer sob uma gama de parâmetros maior do que se esperava.

Aqui neste trabalho fazemos uma reprodução de alguns dos resultados obtidos no 2LFW em [58, 59, 57] e comparamos com simulações computacionais dos sistemas descritos pelo *framework*. Em determinado regime (em seu estágio mais inicial, sessão 4.2) tal *framework* pode ser aproximado por um processo de ramificação de vários tipos (Apêndice C); esta teoria foi utilizada em [58] para determinar parâmetros limite da seleção multinível – aqui, reproduzimos estes resultados e fazemos uma estimativa numérica da probabilidade de sobrevivência do processo (sessão 4.2.1), que é essencialmente estocástico. É observado também que, caso o processo sobreviva, o tipo altruísta pode se fixar ou pode haver a ocorrência de equilíbrios polimórficos. Reproduzimos também os resultados teóricos de [58, 57] relacionados a estes equilíbrios e também comparamos com simulações computacionais, tendo em vista especialmente o regime de seleção fraca (sessão 4.3).

Capítulo 2

Teoria de Jogos Evolucionária

2.1 Teoria de Jogos

A Teoria de Jogos tradicional (TJ) como campo unificado de estudo tem suas origens nos trabalhos de von Neumann [74] e possui até hoje, no contexto econômico e das ciências sociais, papel predominante na análise de conflitos e cooperação. Suas premissas, hipóteses e soluções são em grande parte diferentes dos de sua irmã mais nova, a Teoria de Jogos Evolucionária (TJE), mas muitos de seus conceitos e definições são semelhantes, de forma que uma discussão da teoria tradicional se mostra vantajosa numa tentativa de sistematizar a teoria evolucionária. Esta é a abordagem escolhida por alguns dos mais importantes livros de TJE, como [79] por exemplo. Além disso, o conhecimento já disseminado de alguns dos conceitos tradicionais (como o Equilíbrio de Nash) se apresenta como outra justificativa para este formato, já que possuem contrapartidas interessantes em TJE.

Um *jogo* é qualquer situação de conflito ou cooperação social que envolve dois ou mais indivíduos, chamados *jogadores*. Quanto aos jogadores, tradicionalmente se postula que são *racionais* ([43, 15, 54]). Racionalidade aqui indica que o jogador toma decisões consistentemente em busca de seus próprios objetivos, definidos em termos de uma escala de *utilidade* que, dados certos postulados [43, 55], sempre pode ser representada por valores numéricos. Um jogador racional, assim, toma decisões que maximizam sua utilidade. Note que esta definição, embora recorrente na literatura econômica, será dispensada na literatura biológica onde os jogadores têm seu comportamento determinado geneticamente e, portanto, não tem poder de escolha sobre suas ações.

Tendo em vista os objetivos do trabalho corrente, definiremos somente uma das várias representações de jogos: a *forma estratégica*. O principal motivo é que ela se adapta naturalmente aos jogos evolucionários. Também nos restringiremos a jogos *não-cooperativos*, nos quais os jogadores jogam de forma independente uns dos outros, e *finitos*, nos quais o número de ações disponíveis a estes no conflito, chamadas formalmente de *estratégias puras*, é finito.

Seja $\mathcal{N} = \{1, 2, \dots, n\}$ o conjunto de jogadores no jogo e, para cada jogador $i \in \mathcal{N}$, seja $S_i = \{1, 2, \dots, m_i\}$ o conjunto de estratégias puras disponíveis

a ele para algum inteiro $m_i \geq 2$. Em uma realização do jogo, cada um dos jogadores i deve escolher uma das estratégias no conjunto S_i ; definimos um *perfil estratégico* como uma combinação de estratégias que os jogadores em $\mathcal{N}$ possam escolher. O conjunto de todos os perfis possíveis é $S = \times_{j \in \mathcal{N}} S_j$ e, para cada perfil estratégico $\mathbf{s} = (s_j)_{j \in \mathcal{N}}$ em S , temos um número real $u_i(\mathbf{s})$ que representa a *utilidade* esperada (ou *payoff*) que o jogador i teria neste jogo caso $\mathbf{s}$ fosse a combinação de estratégias implementadas pelos jogadores. Os *payoffs* (nos manteremos fiéis à expressão em inglês por esta ser de uso predominante) podem ser entendidos como os ganhos de cada jogador no conflito; em economia, onde o maior interesse reside em interações sociais, os *payoffs* em geral são lucros de empresas ou alguma utilidade de consumidores, mas em teoria de jogos evolucionária (que tem na biologia seu maior cenário) associaremos este valor ao *fitness* biológico, que representa o número esperado de filhos que se tornam adultos reprodutivamente viáveis. Note que a escolha das estratégias deve ser feita de forma *independente* por cada um dos jogadores – a hipótese de independência é essencial e não corresponde à uma restrição significativa, pois uma possível comunicação entre os jogadores (o que eliminaria a independência) pode ser modelada como parte da estratégia de cada um [43].

Mais formalmente, então, um jogo em forma estratégica é qualquer conjunto Γ da forma

$$\Gamma = (\mathcal{N}, (S_i)_{i \in \mathcal{N}}, (u_i)_{i \in \mathcal{N}}). \quad (2.1)$$

Se nos restringirmos a jogos de apenas dois jogadores, dados os conjuntos de estratégias S_1 e S_2 , uma representação natural para as utilidades pode ser dada na forma de uma tabela. Tal tabela é o que se conhece por *representação normal* de um jogo em forma estratégica e é chamada simplesmente de *tabela de payoffs*.

	B_1	B_2
A_1	a_1, a_2	b_1, b_2
A_2	c_1, c_2	d_1, d_2

Tabela 2.1: Representação normal de um jogo genérico de dois jogadores com duas estratégias cada

A tabela 2.1 é um exemplo representando Γ tal que $\mathcal{N} = \{1, 2\}$, $S_1 = \{A_1, A_2\}$ e $S_2 = \{B_1, B_2\}$, ou seja, neste caso Γ possui apenas dois jogadores e cada um deles tem de escolher entre apenas duas estratégias ($m_1 = m_2 = 2$). Aqui os *payoffs* são dados pelos valores dos elementos da tabela: por exemplo, a_1 (a_2) é o *payoff* do jogador 1 (2) quando o jogador 1 escolhe a estratégia A_1 e o jogador 2 escolhe a estratégia B_1 . Na nossa notação, $u_1(A_1, B_1) = a_1$ e $u_2(A_1, B_1) = a_2$.

Existe uma classe de jogos que é a base de grande parte da teoria de jogos evolucionária e na qual a tabela de *payoffs* ganha aparência especialmente simples – os *jogos simétricos de dois jogadores*, nos quais $\mathcal{N} = \{1, 2\}$, $S_1 = S_2$ e $u_1(s_1, s_2) = u_2(s_2, s_1)$, para todo $(s_1, s_2) \in S$.

A interpretação de uma tabela de *payoffs* para um jogo simétrico é dada como se segue: se o jogador 1 age de acordo com a estratégia representada pela linha i e o jogador 2 age de acordo com a estratégia representada pela coluna

	A	B	C
A	f	g	h
B	i	j	k
C	l	m	n

Tabela 2.2: Jogo simétrico de dois jogadores com três estratégias

j , então $u_1(i, j) = U_{ij}$ e $u_2(i, j) = U_{ji}$, onde U é a matriz que tem suas linhas e colunas dispostas como na tabela de *payoffs*. U é conhecida como a *matriz de payoffs*. A maior parte dos resultados a seguir não são exclusivos de jogos simétricos, mas nos restringiremos a esta classe por simplicidade de exposição.

Uma observação quanto aos valores de utilidade acima definidos: estes tem significado apenas como representações das preferências individuais dos jogadores; ou seja, os valores não são absolutos, mas simplesmente suficientes para se classificar as estratégias em ordem de preferência para cada jogador. Assim, se mudarmos as funções de utilidade de um jogo de forma que as preferências representadas por estas funções não se alterem, então o novo jogo é considerado equivalente ao jogo anterior. Dizemos então que dois jogos $\Gamma = (\mathcal{N}, (S_i)_{i \in \mathcal{N}}, (u_i)_{i \in \mathcal{N}})$ e $\hat{\Gamma} = (\mathcal{N}, (S_i)_{i \in \mathcal{N}}, (\hat{u}_i)_{i \in \mathcal{N}})$ são *completamente equivalentes* se e somente se, para todo jogador i , existem números A_i e B_i tais que $A_i > 0$ e

$$\hat{u}_i(s) = A_i u_i(s) + B_i, \forall s \in S.$$

Desta forma, há certa plasticidade na definição dos *payoffs* e um mesmo jogo pode ser definido de formas diferentes sem que sejam alteradas as propriedades ligadas às utilidades dos jogadores.

Equilíbrio de Nash

Até então falamos somente de estratégias *puras*, no sentido de que cada jogador escolhe uma e apenas uma dentre as diversas estratégias disponíveis a ele. Mas também podemos permitir que a estratégia de um jogador seja uma combinação de suas estratégias. Desta forma, uma *estratégia mista* (ou *aleatória*) $x_i(s_i)_{s_i \in S_i}$ para um jogador i é uma distribuição de probabilidades sobre S_i . Em outras palavras, $x_i(s_i)$ corresponde à probabilidade de que o jogador i jogue de acordo com a estratégia s_i . Naturalmente, temos que

$$\sum_{s_i} x_i(s_i) = 1 \quad \text{e} \quad x_i(s_i) \geq 0, \forall s_i \in S_i. \quad (2.2)$$

Se m é o número de estratégias puras disponíveis no jogo, uma estratégia mista pode ser representada por um vetor num espaço euclidiano m -dimensional, $\mathbb{R}^m$, onde sua h -ésima coordenada $x_{i,h}$ corresponde à probabilidade de que o jogador i venha a utilizar a h -ésima estratégia pura. Por causa de (2.2), o vetor $x_i \in \mathbb{R}^m$ pertence ao *simplex unitário* Δ_m , definido por

$$\Delta_m = \{x_i \in \mathbb{R}_+^m : \sum_{h=1}^m x_{i,h} = 1\}. \quad (2.3)$$

Como $\sum_h x_{i,h} \equiv 1$, podemos representar x_i em uma projeção de Δ_m em um espaço $(m-1)$ -dimensional, sem perda de informação. Quando o número

de estratégias é $m = 3$, temos a situação representada na figura 2.1 – em 2.1a está representado o simplex Δ_3 (que será largamente utilizado na sessão 3.2) e, em 2.1b, sua projeção no plano cartesiano. A terceira representação (2.1c) corresponde a uma transformação de Δ_3 , via $(x, y, z) \rightarrow (\frac{1}{2} \frac{2y+z}{x+y+z}, \frac{\sqrt{3}}{2} \frac{z}{x+y+z})$, conhecida por *diagrama ternário*. Neste trabalho, o termo *simplex* é utilizado para qualquer das três representações.

Duas regiões do simplex são separáveis: o interior, $\text{int}(\Delta_m)$, definido como a região onde todo $x_{i,h} > 0$ e a borda, $\text{bd}(\Delta_m)$, complemento do interior, onde pelo menos alguma das estratégias tem probabilidade nula de ser utilizada. O *suporte* $C(x_i)$ de uma estratégia mista x_i é o conjunto de todas as estratégias puras que tem probabilidade não-nula; assim, $\text{int}(\Delta_i)$ corresponde ao espaço onde as estratégias mistas tem como suporte todas as estratégias puras.

Figura 2.1: Três representações do simplex Δ_3

Os conceitos descritos anteriormente para estratégias puras são diretamente transferidos para estratégias mistas e chamamos um *perfil de estratégias mistas* $\mathbf{x} = (x_i)_{i \in N}$ qualquer vetor que especifique uma estratégia aleatória para cada jogador (seu espaço é denominado $\Theta \equiv \times_{i \in N} \Delta_i$) e $u_i(\mathbf{x})$ o *payoff* esperado que o jogador i teria caso os jogadores escolhessem independentemente suas estratégias mistas de acordo com $\mathbf{x}$.

Assim,

$$u_i(\mathbf{x}) = \sum_{\mathbf{s} \in S} \left(\prod_{j \in N} x_j(s_j) \right) u_i(\mathbf{s}), \forall i \in N. \quad (2.4)$$

Esta expressão pode ser posta de forma extremamente simples no caso de dois jogadores usando a matriz de *payoffs*: se o jogador 1 utiliza uma estratégia mista $x_1 = (p_1, \dots, p_m)$ e o jogador 2 utiliza uma estratégia mista $x_2 = (p'_1, \dots, p'_m)$ em um jogo com m estratégias e matriz de *payoffs* $U_{m \times m}$, então

$$u_1 = x_1 \cdot U x_2 \quad (2.5)$$

$$u_2 = x_2 \cdot U x_1 \quad (2.6)$$

Com o conceito de estratégia mista definido, passamos ao de *melhor resposta*. Suponha que todos os jogadores (com exceção do jogador i) tenham suas estratégias definidas pelo perfil $\mathbf{x}$. Uma melhor resposta *pura* para o jogador i ao perfil $\mathbf{x} \in \Theta$ é uma estratégia pura y_i que resulte no maior *payoff* possível

(logicamente, para ele próprio) dentre todas suas outras estratégias. Assim, se (y_i, x_{-i}) é o perfil de estratégias tal que o jogador i utiliza a estratégia y_i e todos os demais utilizam o perfil $\mathbf{x}$, então y_i é uma melhor resposta pura se

$$u_i(y_i, x_{-i}) \geq u_i(j, x_{-i}), \quad \forall j \in S_i. \quad (2.7)$$

Note que nada nesta definição implica unicidade – em geral podem existir diversas melhores respostas ao mesmo perfil.

Uma melhor resposta mista é equivalente: $y_i \in \Delta_i$ tal que nenhuma outra estratégia mista dá a i um *payoff* maior contra $\mathbf{x}$. A linearidade de $u_i(y_i, x_{-i})$ em x_i garante que qualquer combinação convexa de melhores respostas puras é uma melhor resposta mista e é fácil mostrar que no suporte de toda melhor resposta mista só se encontram melhores respostas puras [43]. Caso uma estratégia y_i sempre obtenha *payoffs* mais baixos do que a estratégia z_i , ou seja, se $u_i(y_i, x_{-i}) < u_i(z_i, x_{-i})$ para qualquer $\mathbf{x} \in \Theta$, dizemos que y_i é *estritamente dominada* por z_i . Naturalmente, nenhuma estratégia estritamente dominada pode ser melhor resposta a qualquer perfil estratégico.

Definição (Equilíbrio de Nash). Um perfil de estratégias aleatórias σ é um equilíbrio de Nash de Γ se e somente se ele satisfaz a seguinte condição para todo jogador i e todo $t_i \in \Delta_i$:

$$u_i(\sigma) \geq u_i(t_i, \sigma_{-i}), \quad (2.8)$$

Desta forma, um perfil estratégico é um equilíbrio de Nash se nenhum jogador puder aumentar seu *payoff* ao se desviar unilateralmente de sua predição. Isto é o mesmo que dizer que σ é um equilíbrio de Nash se e somente se for composto de estratégias que são simultaneamente melhores respostas à ele próprio. Como argumentado acima, toda estratégia pura no suporte de uma melhor resposta é obrigatoriamente também uma melhor resposta e, assim, cada uma das estratégias σ_i que compõem o equilíbrio de Nash σ deve obedecer a seguinte relação:

$$\text{se } \sigma_i(s_i) > 0, \text{ então } s_i \in \beta_i(\sigma), \quad (2.9)$$

onde $\beta_i(\sigma)$ é o conjunto de melhores respostas para o jogador i ao perfil σ . Naturalmente, então, toda estratégia pura no suporte de um componente de um equilíbrio de Nash obtém o mesmo *payoff* que o próprio componente.

Um equilíbrio de Nash é chamado *estrito* se cada componente sua é uma melhor resposta *única* a ele. Em outras palavras, enquanto um equilíbrio de Nash requer que nenhum desvio unilateral possa ser lucrativo, um equilíbrio de Nash *estrito* requer que todo desvio seja *custoso*. Assim, um equilíbrio *estrito* não envolve nenhuma aleatoriedade (todas estratégias devem ser puras), já que isto indicaria a existência de algum jogador para o qual pelo menos duas estratégias puras retornariam o *payoff* máximo.

Uma nota referente à notação: embora somente um *perfil* possa ser um equilíbrio, se em algum jogo simétrico todas as componentes do equilíbrio forem iguais (ou seja, se todos os jogadores utilizarem a mesma estratégia no equilíbrio), é comum se referir à estratégia utilizada como se esta própria fosse um equilíbrio de Nash. Assim, quando dizemos que no *Hawk-Dove* (Capítulo 3) “a estratégia mista $q = v/c$ é Nash”, está implícito que o equilíbrio de Nash é o perfil tal que ambos os jogadores utilizam esta estratégia.

Por fim, o famoso teorema de Nash nos diz que para todo jogo existe ao menos um equilíbrio:

Teorema 1. *Dado qualquer jogo finito Γ em forma estratégica, existe ao menos um equilíbrio em $\times_{i \in \mathcal{N}} \Delta_i$.*

Encerramos assim o tratamento de TJ, que servirá como base para o desenvolvimento da TJE.

2.2 Teoria de Jogos Evolucionária

Em Teoria dos Jogos Evolucionária (TJE), abre-se mão dos jogadores racionais e passa-se a considerar uma *população* de jogadores que utilizam estratégias pré-fixadas (geneticamente, por exemplo). Assim, dado um jogo e suas estratégias possíveis, consideramos todos os indivíduos programados para usar uma e somente uma destas estratégias¹ (pura ou mista), de forma que se encontrem obtendo o *payoff* atribuído pelo jogo. O indivíduo, dependendo do modelo, pode interagir uma ou muitas vezes durante sua vida (esta interação pode corresponder a um conflito disputado ou a alguma atividade cooperativa, por exemplo) mas o número esperado de filhos que são gerados e chegam à idade reprodutiva (e que possuem as mesmas características do pai, podendo gerar outros filhos iguais e assim por diante) é sempre dado por seu valor de *fitness*, que possui um valor base e um incremento: o *payoff* médio ou esperado da(s) interação(ões). Definimos, assim, o *fitness* de um indivíduo como

$$w = w_0 + \delta V(x), \quad (2.10)$$

onde w_0 é o *fitness* base (ou o *fitness* de um indivíduo que não interage). Estamos aqui modelando a seleção de um dado traço (ou comportamento) que resulta da expressão de um gene. As interações determinadas por este comportamento mudam os prospectos reprodutivos dos indivíduos e causam uma *diferença* na quantidade esperada de filhos do indivíduo que se tornam adultos reprodutivamente viáveis, dada por $V(x)$, o *payoff* esperado da estratégia x na população cuja composição está implícita. Por último, δ é um parâmetro que mede a escala desta diferença frente ao *fitness* base; como consequência, mede a intensidade da seleção.

Outra forma de entendermos a TJE é a seguinte: imaginemos uma população de indivíduos que podem agir de n modos diferentes que alteram de alguma forma seu *fitness*. Um exemplo óbvio seria um animal que, tendo capacidade para gerar e cuidar de quantas crias quisesse, por algum motivo genético produzisse somente um filhote na vida; teria, assim, metade do *fitness* de um outro que fosse geneticamente programado para criar dois filhotes. Mas de forma geral trabalha-se com exemplos menos banais – um animal quando em disputa por um recurso pode escolher atacar qualquer combatente, tendo maior chance de obtê-lo mas correndo o risco de um ferimento, ou pode escolher fugir de qualquer ataque, evitando ferimentos mas abrindo mão do recurso (sessão 3); ou um animal na presença de um predador pode emitir um sinal de alerta a seus

¹Ainda que esta afirmação seja válida, é mais restritiva que o necessário. O que se exige é que o indivíduo tenha uma *propensão* genética a agir de acordo com esta estratégia (ou expressar certo traço comportamental).

companheiros, aumentando suas chances de ser pego enquanto aumenta a capacidade de sobrevivência dos que estão ao redor, ou simplesmente esperar que alguém emita o alerta, não chamando atenção para si (capítulo 4). Estes comportamentos todos, se agregados durante uma vida inteira, podem ter efeitos importantes sobre o *fitness* de um animal, ainda que seu cálculo não seja tão direto quanto o do primeiro exemplo dado acima. A pergunta que sempre se busca responder em TJE é: dados todos estes comportamentos, quais são viáveis, quais serão extintos ou quais e quantos poderiam coexistir em uma população? Para isto, transformamos então estes comportamentos em n estratégias e atribuímos, ainda que um tanto abstratamente, valores de *payoff* para cada conflito possível entre as estratégias, de forma que agora temos um jogo que pode ser analisado com técnicas tradicionais. Ao mesmo tempo, há um pano de fundo dinâmico em tudo isto. Falamos de populações de indivíduos que se reproduzem gerando outros indivíduos que agem como seus pais – podemos também, portanto, analisar o desenvolvimento temporal de uma população como estas utilizando técnicas de dinâmica de populações.

Cabe uma observação quanto à composição da população. A evolução darwiniana é um processo intrinsicamente dependente da frequência de tipos na população – como na natureza toda população é finita, este processo está sujeito à flutuações estatísticas inerentes. Assim, quando o número N de indivíduos é pequeno, flutuações probabilísticas dominam a dinâmica e devemos tratar o sistema como um processo markoviano; já se N é grande mas ainda finito, este processo pode então ser descrito por uma equação de Fokker-Planck [70, 71] ou por um sistema de equações diferenciais estocásticas [72], em uma abordagem padrão na teoria de processos estocásticos [73, 18]. Entretanto, embora populações finitas sejam também estudadas [68, 39, 56], com frequência em TJE são utilizados modelos onde o número de indivíduos é infinito ($N \rightarrow \infty$); neste caso, a lei dos grandes números permite uma descrição determinística da dinâmica (e, assim, simplificada) baseada somente nos valores esperados dos *payoffs*, sem flutuações.

2.2.1 Estratégias Evolucionariamente Estáveis

Seja Γ um jogo qualquer e considere o seu conjunto de estratégias puras $S = \{1, 2, \dots, s\}$ e o conjunto de estratégias mistas associado, $\Delta = \{x \in R_+^s : \sum_{i \in S} x_i = 1\}$. Um indivíduo com propensão para jogar uma estratégia pura possui um mecanismo genético que faz com que seu comportamento, em média ao longo de sua vida, corresponda ao descrito pela estratégia; se houver propensão para jogar uma estratégia mista, o mecanismo faz com que ele varie de comportamento aleatoriamente entre as estratégias de acordo com a distribuição x . Se o indivíduo está propenso a jogar a estratégia i , dizemos que ele é “de tipo i ” ou, até mesmo, que ele é “ i ”.

Estamos interessados, primeiramente, na estabilidade da população – dada uma composição populacional, com indivíduos assumindo estratégias específicas, quão robusta ela é para suportar a entrada de outros indivíduos? Note que não está em questão como estes indivíduos podem surgir (mutações ou migrações seriam possíveis causas), mas sim a resistência a invasões por outras estratégias. Suponha que todos os indivíduos estejam programados para utilizar a mesma estratégia $x \in \Delta$ (neste caso, x é a estratégia *selvagem*). Agora suponha que parte desta população (uma porcentagem $\epsilon \in (0, 1)$) é substituída por mutantes

ou migrantes que utilizam uma outra estratégia $\hat{x} \in \Delta$. Quando a mutação $\hat{x}$, em minoria na população, tem condições piores de reprodução e sobrevivência (simbolizadas pelo valor do *fitness*) do que a estratégia predominante x , é esperado que $\hat{x}$ não sobreviva e assintoticamente desapareça da população. Por outro lado, quando a mutação é *viável*, ou seja, quando seu *fitness* é maior que o do tipo selvagem, há a possibilidade de uma *invasão*, o processo pelo qual uma minoria assumindo uma estratégia diferente se reproduz de forma a constituir uma porcentagem expressiva da população total.

Desta forma, uma estratégia é chamada de *evolucionariamente estável* (ou ESS, do inglês *evolutionary stable strategy*) se, quando todos os membros de uma população a adotarem, nenhum comportamento dissidente puder invadi-la sob influência de seleção natural [37].

Esta condição assume uma forma especialmente simples quando as interações consideradas são “dois a dois” (ou *diádicas*). Neste caso, um indivíduo programado para utilizar a estratégia $x \in \Delta$ jogando contra um indivíduo programado para usar a estratégia $y \in \Delta$ tem *payoff* dado por $V(x, y) = x \cdot Uy$, onde U é a matriz de *payoffs*. Se não há estrutura topológica, os indivíduos interagem com todos os outros em campo médio. Na situação descrita acima, um indivíduo qualquer (antigos habitantes ou novos) tem probabilidade ϵ de enfrentar um outro de tipo $\hat{x}$ em um conflito onde os jogadores foram escolhidos aleatoriamente na população e probabilidade $1 - \epsilon$ de enfrentar um de tipo x . O *payoff* esperado de uma estratégia qualquer y em um jogo nesta população é

$$V(y) = \epsilon V(y, \hat{x}) + (1 - \epsilon)V(y, x) = V(y, \epsilon\hat{x} + (1 - \epsilon)x), \quad (2.11)$$

ou seja, idêntico ao *payoff* contra um indivíduo de tipo $\epsilon\hat{x} + (1 - \epsilon)x$. Como anteriormente, uma mutação $\hat{x}$ é inviável se seu *fitness* nesta população for menor do que o *fitness* dos indivíduos não-mutantes, ou seja, se

$$V(x, \epsilon\hat{x} + (1 - \epsilon)x) > V(\hat{x}, \epsilon\hat{x} + (1 - \epsilon)x), \quad (2.12)$$

ou ainda mais formalmente:

Definição 1. $x \in \Delta$ é uma estratégia evolucionariamente estável (ESS) se, para toda estratégia $\hat{x} \neq x$, vale a desigualdade (2.12) para todo ϵ suficientemente pequeno, ou seja, menor que uma barreira de invasão $\epsilon_{\hat{x}} \in (0, 1)$.

A equação (2.12) também pode ser escrita na forma

$$(1 - \epsilon)(x \cdot Ux - \hat{x} \cdot Ux) + \epsilon(x \cdot U\hat{x} - \hat{x} \cdot U\hat{x}) > 0, \quad (2.13)$$

implicando que x é uma ESS se e somente se as próximas duas condições são válidas:

- condição de equilíbrio

$$\hat{x} \cdot Ux \leq x \cdot Ux, \quad \forall \hat{x} \in \Delta \quad (2.14)$$

- condição de estabilidade

$$\text{se } \hat{x} \neq x \text{ e } \hat{x} \cdot Ux = x \cdot Ux, \quad \text{então } \hat{x} \cdot U\hat{x} < x \cdot U\hat{x}. \quad (2.15)$$

A primeira condição é apenas a definição de um equilíbrio de Nash – a estratégia x deve ser uma melhor resposta a ela mesma. Naturalmente, se todos na população adotam um equilíbrio de Nash, qualquer outra estratégia será penalizada. Entretanto, esta propriedade sozinha não garante a estabilidade pois, caso o equilíbrio de Nash não seja estrito, podem haver outras estratégias que também são melhores resposta. A condição de estabilidade impõe que, neste caso, x tem melhor resultado contra $\hat{x}$ do que a própria $\hat{x}$. Destas condições notamos que *ESS implica Nash (não-estrito)*, de forma que o conjunto de estratégias que são ESS (Δ^{ESS}) está contido no conjunto de estratégias que são equilíbrio de Nash (Δ^{Nash}), ou seja,

$$\Delta^{ESS} \subset \Delta^{Nash}.$$

Uma das implicações disto é que, assim como um equilíbrio de Nash não necessariamente maximiza o *payoff* dos jogadores, estabilidade social é algo desconexo de eficiência social, no sentido de que a média do *fitness* da população também não é necessariamente maximizada. Por outro lado, *Nash estrito implica ESS*; naturalmente, se todos os indivíduos utilizam o mesmo equilíbrio de Nash estrito, não há nenhuma outra melhor resposta a esta estratégia e qualquer outro comportamento dissidente será de fato penalizado e não se espalhará pela população.

$$\Delta^{N.Estrito} \subset \Delta^{ESS},$$

2.2.2 Conjuntos de Estabilidade Neutra

Em determinados jogos existem *conjuntos* que se comportam estavelmente contra estratégias que se encontram fora deles. São chamados de *conjuntos evolucionariamente estáveis* (ou NSS*, do inglês *neutral stability sets*). Para analisá-los, é necessário considerar uma versão fraca do critério de estabilidade evolucionária, conhecida por *estabilidade neutra*, que abaixo será descrita para o caso de *interações diádicas*.

Definição 2. $x \in \Delta$ é uma estratégia neutramente estável (NSS) se para cada estratégia $\hat{x} \in \Delta$ existe algum $\epsilon_{\hat{x}} \in (0, 1)$ tal que a desigualdade

$$V(x, \epsilon\hat{x} + (1 - \epsilon)\hat{x}) \geq V(\hat{x}, \epsilon\hat{x} + (1 - \epsilon)x) \quad (2.16)$$

vale para qualquer $\epsilon \in (0, \epsilon_{\hat{x}})$.

Note que a definição de NSS difere da definição de ESS somente pela presença também da igualdade em lugar da desigualdade estrita. Assim, se x é NSS, nenhuma outra estratégia pode sobreviver ganhando um *payoff* mais alto que x , mas fica aberta a possibilidade de que *alguns payoffs* sejam idênticos. Portanto, pode haver ocorrência de invasão por deriva (*drift*), caso em que algum gene, por não haver pressão evolucionária, assume alguma parcela da população através de efeitos estocásticos. Já quanto às condições de equilíbrio e estabilidade (2.14) e (2.15), somente a segunda é alterada pela presença de uma igualdade. Assim, uma estratégia x é uma NSS se e somente se

- condição de equilíbrio

$$\hat{x} \cdot Ux \leq x \cdot Ux, \quad \forall \hat{x} \in \Delta \quad (2.17)$$

- condição de estabilidade

$$\text{se } \hat{x} \neq x \text{ e } \hat{x} \cdot Ux = x \cdot Ux, \text{ então } \hat{x} \cdot Ux \leq x \cdot U\hat{x}. \quad (2.18)$$

Desta forma, NSS também implica Nash e, sendo um conceito menos restritivo que ESS, podemos escrever a seguinte relação:

$$\Delta^{ESS} \subset \Delta^{NSS} \subset \Delta^{Nash}.$$

Um conjunto fechado de equilíbrios de Nash é chamado de evolucionariamente estável se cada estratégia no conjunto ganha pelo menos o mesmo *payoff* contra qualquer melhor resposta na vizinhança do que estas ganham contra elas mesmas, a igualdade ocorrendo no caso em que a mutante também pertence ao conjunto.

Definição 3. $X \subset \Delta^{Nash}$ é um conjunto evolucionariamente estável (NSS*) se é não-vazio e fechado, e cada $x \in X$ tem alguma vizinhança δ tal que $V(x, \hat{x}) \geq V(\hat{x}, \hat{x})$, $\forall \hat{x} \in \delta$, com desigualdade estrita se $\hat{x} \notin X$.

Assim, um conjunto evolucionariamente estável consiste de estratégias neutramente estáveis e, como dito anteriormente, se comporta como se fosse evolucionariamente estável contra estratégias fora dele, ou seja, cada $x \in X$ ganha um *payoff* maior do que estes ganham contra si mesmos contra qualquer mutante $\hat{x}$ na vizinhança.

2.2.3 Dinâmica do Replicador

Em geral, um processo evolucionário combina dois elementos básicos: um mecanismo de mutação que provê variedade e um mecanismo de seleção que favorece algumas destas variedades sobre as outras. Se por um lado o critério de estabilidade evolucionária enfatiza as mutações e seus efeitos na evolução, a *dinâmica do replicador* enfatiza o papel da seleção na evolução [46].

Utilizando o mesmo conjunto de estratégias mistas Δ da sessão anterior, suponha agora que selecionamos dentre elas um conjunto enumerável K de estratégias, puras ou mistas, nomeadas $1, \dots, k$ por conveniência. Se o conjunto de estratégias K for diferente de S (o conjunto de estratégias puras original), podemos definir um novo jogo Γ' com as estratégias em K e *payoffs* dados por $V(y, z) = y \cdot Uz$, onde y e z são estratégias quaisquer em K , representadas por distribuições sobre as estratégias em S , e U é a matriz de *payoffs* de Γ .

Em uma população com uma distribuição qualquer de indivíduos, seja $n_i(t) \geq 0$ o número de indivíduos no instante t que expressam a estratégia i e seja $n(t) = \sum_{i \in K} n_i(t) > 0$ a população total. Definimos um *estado da população* como o vetor $x(t) = (x_1(t), \dots, x_k(t))$, onde cada $x_i(t) \equiv n_i(t)/n(t)$ é a fração da população composta de indivíduos de tipo i . Assim, nota-se que um estado x da população é equivalente a uma distribuição sobre as estratégias em K – é um objeto *matematicamente idêntico a uma estratégia mista*.

Retomando a suposição anterior de que os *payoffs* são incrementos no *fitness*, medido como o número de filhos e supondo também que cada filho assuma a estratégia de seu pai (estamos assumindo aqui um modelo haplóide² de reprodução assexuada cujas gerações não se intersectam), se a reprodução ocorrer

²Um indivíduo pode possuir n cópias do mesmo gene em cada uma de suas células – se $n = 1$, o indivíduo é chamado *haplóide* e, se $n = 2$, é chamado *diplóide*.

continuamente no tempo, então a taxa de nascimentos de indivíduos de tipo i é $w_0 + V(i)$, onde $V(i)$ depende implicitamente da composição da população e, conseqüentemente, em geral varia com o tempo. Se $\tau \geq 0$ for a taxa de mortalidade constante para todo indivíduo, obtemos

$$\dot{n}_i = (w_0 + V(i) - \tau) n_i$$

Tomando a derivada dos dois lados da identidade $n(t)x_i(t) \equiv n_i(t)$ e utilizando a expressão acima, obtemos a *equação do replicador*, introduzida por Taylor e Jonker em 1978 [67]:

$$\dot{x}_i = (V(i) - \bar{V}) x_i, \quad (2.19)$$

onde $\bar{V}$ é o *payoff* médio da população, ou seja, $\bar{V} := \sum_i x_i V(i)$.

A equação do replicador nos diz que a *taxa de crescimento* $\dot{x}_i/x_i$ da fração da população que usa a estratégia i é igual à diferença entre o *payoff* da estratégia i e o *payoff* médio da população. Esta taxa é independente das taxas de mortalidade e do *fitness* de base, que são os mesmos pra toda a população. Note também que o que importa para o sucesso evolucionário de uma estratégia (o “replicador” de (2.19)) não é seu valor absoluto de *fitness*, mas sim seu valor relativo ao do resto da população. Isto corresponde ao fato de que em seleção natural, os mais aptos *com relação a seus contemporâneos* são selecionados.

Como $x_1 + \dots + x_k = 1$, podemos tomar a derivada de cada um dos lados desta equação e fica claro que uma das k equações do replicador é redundante; assim, a dinâmica do replicador nada mais é do que um sistema dinâmico em $K - 1$ dimensões. Ela possui pontos ou *estados estacionários* que ocorrem quando $\dot{x}_i = 0$ para todo tipo i e, de (2.19) vemos que isto ocorre quando todos os estados presentes na população têm o mesmo *fitness* (os ausentes têm, por definição, $x_i(t) \equiv 0$). Formalmente, o conjunto de estados estacionários de (2.19) é

$$\Delta^0 = \{x \in \Delta : V(i) = \bar{V}, \quad \forall i \in C(x)\} \quad (2.20)$$

Naturalmente, a presença de apenas uma estratégia i na população é suficiente para que esta condição seja obedecida: todos os indivíduos são de mesmo tipo e, portanto, têm o mesmo *fitness*. Ao mesmo tempo, como nesta dinâmica não há possibilidade de que outros tipos surjam, a fração de tipos i é sempre constante e igual a 1. Note que as equações do replicador dizem respeito à frações da população e não ao tamanho total desta, ou seja, estacionariedade não implica ausência de reprodução e sim que esta reprodução acontece a taxas constantes.

Agora suponha que, estando a população em um estado estacionário x , tivesse ocorrido uma mutação em uma fração ϵ da população de forma que a população como um todo passasse a ter composição $\epsilon \hat{x} + (1 - \epsilon)x$ – estados estacionários x que não sejam robustos a este tipo de perturbação parecem menos interessantes do ponto de vista evolucionário. Na sessão anterior analisamos alguns critérios de estabilidade das estratégias, mas diversos paralelos entre estes critérios e outros de estabilidade dinâmica na equação do replicador podem ser feitos. Estamos buscando então, no fim desta sessão, estados de equilíbrio estáveis da equação do replicador no caso específico de *interações diádicas*.

Primeiramente, pode-se observar que qualquer estado estacionário que não seja um equilíbrio de Nash pode ser rejeitado, pois se o estado estacionário x' não é Nash, então existe alguma outra estratégia j que não está sendo utilizada ($x'_j = 0$) e que é melhor resposta contra x' do que ela própria; assim, uma pequena fração de j que eventualmente surgisse na população teria maior *fitness* que a média, de forma que $\dot{x}_j > 0$ e o estado da população se afastaria de x' . Logo, um estado estável na dinâmica do replicador deve necessariamente ser Nash. Uma consequência é que qualquer estado estacionário que seja estritamente dominado também não é estável. Em [79] é provado que se x' for Lyapunov estável ou se for o limite- ω de alguma trajetória ξ de início em $\text{int}(\Delta)$ (veja Apêndice A), então x' deve ser um equilíbrio de Nash.

Abaixo seguem as formulações em forma de proposições (assim como em outros resultados a seguir, as provas podem ser consultadas nas referências [79, 27]):

Proposição 1. *Se $x \in \Delta$ é Lyapunov estável em (2.19), então $x \in \Delta^{Nash}$.*

Proposição 2. *Se $x^0 \in \text{int}(\Delta)$ e $\xi(t, x^0)_{t \rightarrow \infty} \rightarrow x$, então $x \in \Delta^{Nash}$.*

Até aqui estabelecemos que estabilidade e convergência implicam Nash, mas ainda falta relacionar estes resultados aos conceitos de estabilidade evolucionária (em especial, ESS) das últimas sessões. Isto pode ser obtido através do uso de uma função de Lyapunov (Apêndice A), mais especificamente, a *medida de Kullback-Leibler* [79] (uma formulação semelhante pode ser encontrada em [27]), função entrópica bem conhecida da mecânica estatística e da teoria da informação. Para qualquer estratégia $x \in \Delta$, definimos $Q_x \subset \Delta$ como o conjunto de estratégias mistas $y \in \Delta$ cujo suporte contém o suporte de x , ou seja, tais que $C(x) \subset C(y)$. Claramente, $x \in Q_x$, assim como qualquer ponto $x' \in \text{int}(\Delta)$. Seja $H_x: Q_x \rightarrow \mathbb{R}$ a medida de Kullback-Leibler definida por

$$H_x(y) = \sum_{i \in C(x)} x_i \log \left(\frac{x_i}{y_i} \right). \quad (2.21)$$

Na dinâmica do replicador, a derivada temporal de H_x , calculada no ponto $y \in Q_x$, é igual à diferença de *payoffs* entre as estratégias y e x quando jogadas contra y . Ao mesmo tempo, esta função tem mínimo global em $y = x$ e, se para qualquer ponto $x \in \Delta$ o valor $H_x(y)$ diminuir a zero enquanto $y \in Q_x$ muda, então y se aproxima de x .

Teorema 2. *Suponha que $x \in \Delta$ e $y \in Q_x$. Então $H_x(y) \geq 0$, com igualdade se e somente se $x = y$. Além disso, $\dot{H}_x(y) = -(V(x) - V(y))$.*

Assim, supondo que x tem *payoff* maior contra a estratégia $y \in Q_x$ do que y ganha contra ela mesma, a dinâmica do replicador induz um movimento na direção de curvas de nível de menor valor de H_x e, a não ser que o estado da população abandone o domínio Q_x , ocorre convergência a x quando $t \rightarrow \infty$. Assim,

Proposição 3. *Todo $x \in \Delta^{ESS}$ é assintoticamente estável na dinâmica do replicador.*

E mais do que isto, se x é uma ESS, então toda trajetória em $\text{int}(\Delta)$ tem x como limite- ω [27].

Também pode ser provado [79] que as proposições 1 e 2 possuem contrapartidas no caso de NSS^* – todo $x \in \Delta^{\text{NSS}}$ é Lyapunov estável e todo NSS^* é assintoticamente estável na dinâmica do replicador.

Capítulo 3

Monomorfismo no Jogo Hawk-Dove

Um tema recorrente em etologia é a prevalência de *lutas convencionais* [33]. Conflitos entre animais (especialmente dentro de espécies “bem armadas”, com grandes chifres ou garras, por exemplo) são geralmente resolvidos através de simples demonstrações ao invés de lutas desenfreadas. Veados machos, por exemplo, iniciam seus conflitos com berros que se iniciam lentos e aumentam progressivamente em frequência. Se o oponente não recua neste estágio, isto é seguido de uma caminhada paralela. A ausência de recuo aqui leva a um confronto de força direto, onde os veados se batem de frente, entrelaçando seus chifres e empurrando um ao outro. Se um veado vira antes da hora e consegue apontar ao flanco do seu oponente com as pontas de seus chifres, ele imediatamente pára seu ataque e retorna à caminhada paralela. Poucos conflitos levam a ferimentos graves.

Mas um veado macho que matasse seu oponente herdaria seu harém e aumentaria sua prole e seus filhos herdariam este comportamento e se multiplicariam em maior frequência que veados que se mantivessem lutando convencionalmente. A pergunta que fica é: por que, então, conflitos escalados se mantêm raros?

A resposta pode ser encontrada no trabalho de John Maynard Smith de 1982 [37] e seu jogo de interações par a par conhecido como *Hawk-Dove*¹ (uma extensão de sua publicação com George Price em 1973 [40]), no qual os animais estão envolvidos em um conflito por algum recurso, que pode ser uma nova fonte de alimentação ou um harém, por exemplo. Neste modelo consideram-se três comportamentos: ‘exibição’, ‘escalada’ e ‘recuo’. Apesar do nome do jogo, o modelo refere-se a conflitos intra-espécie, de forma que *hawks* e *doves* são apenas descrições dos comportamentos adotados por indivíduos da mesma espécie². Escolhemos aqui também manter os nomes em inglês por serem de uso padrão na literatura.

Neste modelo, um recurso de valor v está em disputa. Um *hawk* (H) sempre escala o conflito e continua a lutar até se machucar, sendo forçado a recuar, ou

¹Em português, *hawk* é traduzido por “falcão” e *dove* por “pomba”. Nomes alternativos para o *hawk-dove* comumente encontrados são *snowdrift* e *jogo da galinha*, sendo este último predominante em ciência política e economia.

²É notável que na natureza o comportamento de falcões se assemelhe mais ao da estratégia *dove*, enquanto pombas costumam agir como *hawks*.

até que o oponente recue (um ferimento ocasiona na perda de *fitness* dada pelo valor $-c$); um *dove* (D) começa por exibir-se e recua caso o oponente escale; por fim, se dois oponentes escalarem, assume-se que eventualmente um deles é machucado e forçado a recuar. Os vencedores recebem o recurso disputado. Os conflitos possíveis então são dados da seguinte forma:

- *hawk* vs. *hawk*: Cada jogador tem 50% de chance de ferir o oponente e obter o recurso e 50% de chance de ser ferido.
- *hawk* vs. *dove*: *Hawk* sempre obtém o recurso e *dove* recua antes de ser ferido.
- *dove* vs. *dove*: O recurso é dividido igualmente entre os dois participantes.

O jogo *Hawk-Dove*, além de possuir grande importância histórica como pivô do nascimento da TJE [37], tem sido extensivamente utilizado na análise de conflitos e emergência da cooperação [65, 10, 49], na medida em que corresponde a um dilema social onde a estratégia cooperativa (*dove*) pode ser explorada pela não-cooperativa, mas cujo *payoff* na ESS é menor do que seria em uma população consistindo apenas de cooperadores. Uma variante conhecida do *Hawk-Dove* inclui uma estratégia assimétrica chamada *bourgeois* [42] e tem sido aplicada no estudo da emergência da posse e propriedade privada [19, 28]. Outras aplicações incluem evolução da cooperação em micróbios [20], humanos [31] e primatas não-humanos [66].

É resultado conhecido na literatura [37, 27] que quando o custo esperado de uma derrota é mais alto que o ganho esperado de uma vitória ($v < c$), o *Hawk-Dove* possui somente uma ESS – uma estratégia mista na qual a estratégia *hawk* é jogada com probabilidade v/c . Equivalentemente, uma população mista de *hawks* e *doves* tende a um equilíbrio polimórfico (ou seja, onde há coexistência estável de mais de um tipo) onde uma fração v/c da população é *hawk*. No último caso, a população consiste totalmente de indivíduos *consistentes*, que não possuem nenhuma plasticidade comportamental (*hawks* são sempre agressivos, enquanto *doves* são sempre passivos), enquanto a primeira ESS descrita diz respeito a uma população totalmente composta de indivíduos *inconsistentes* cujo comportamento é aleatório.

Comportamentos consistentes são muito comuns na natureza, embora sua emergência seja surpreendente [86]. Um exemplo é a correlação entre agressão inter e intraespecífica nas aranhas pescadoras – fêmeas agressivas costumam ser melhor sucedidas nas caçadas, mas têm menor sucesso reprodutivo por tenderem a atacar e canibalizar machos antes da copulação [30]. É de se esperar, então, que alguma estrutura comportamental ajustada a circunstâncias locais seja vantajosa para os indivíduos. Fica então a questão: em que condições dinâmicas e populacionais predomina o comportamento variável (ou inconsistente)?

Na primeira parte desta sessão discutiremos o *Hawk-Dove* e sua ESS. Então as estratégias inconsistentes serão definidas e incluídas no jogo e uma dinâmica estocástica será apresentada visando responder a questão proposta. Nesta análise, estaremos nos referindo a uma população sem estrutura topológica ou demográfica, de forma que os indivíduos interagem com todos os outros em campo médio (alternativamente, os indivíduos interagem com qualquer outro com a mesma probabilidade).

3.1 Hawk-Dove

Se dermos o valor v para o recurso obtido e c para a perda de *fitness* associada a um possível ferimento ocasionado pelo conflito, podemos escrever a seguinte tabela de *payoffs*:

	<i>hawk</i>	<i>dove</i>
<i>hawk</i>	$(v - c)/2$	v
<i>dove</i>	0	$v/2$

Tabela 3.1: *payoffs* do *Hawk-Dove*

Quando $v > c$, é trivial encontrar o equilíbrio de Nash do jogo pois a estratégia *dove* é fortemente dominada. Portanto, o único equilíbrio de Nash é (H, H) . Por consequência, H é a única candidata a ESS e é fácil notar que ela de fato o é. Suponha que a população seja composta somente de *hawks* e que em determinado instante *doves* surgem, passando a corresponder a uma fração ϵ da população total. Se U é a matriz de *payoffs* construída a partir da Tabela 3.1, nesta população os *payoffs* dos *hawks* e *doves* são dados por

$$V(H) = (1, 0) \cdot U(1 - \epsilon, \epsilon)^T = \epsilon v + (1 - \epsilon) \frac{v - c}{2} \quad (3.1)$$

$$V(D) = (0, 1) \cdot U(1 - \epsilon, \epsilon)^T = \epsilon \frac{v}{2} + (1 - \epsilon) \cdot 0 \quad (3.2)$$

e $\bar{V} \equiv \epsilon V(D) + (1 - \epsilon)V(H) = v/2 - (1 - \epsilon)^2 c/2$.

Definindo x como a fração de *hawks* na população, o sistema de equações do replicador (2.19) aqui possui só uma equação:

$$\dot{x} = (V(H, \hat{x}) - \bar{V})x = \frac{\epsilon}{2}(v - c + \epsilon c). \quad (3.3)$$

Assim, $\dot{x} > 0$ para qualquer $\epsilon \in (0, 1)$ e não importa qual proporção da população seja composta de *doves*, toda trajetória do sistema tende ao estado $x = 1$ (desde que a população não seja composta totalmente de *doves*, já que $x = 0$ e $x = 1$ são estados estacionários triviais de (2.19)).

Também é fácil notar que qualquer estratégia aleatória que jogue H com probabilidade q e D com probabilidade $1 - q$ tem *payoff* menor contra um *hawk* do que um *hawk* contra ele próprio. Assim, a condição (2.14) vale:

$$qV(H, H) + (1 - q)V(D, H) \leq V(H, H),$$

sendo verdadeira pra qualquer q e provando que *hawk* é uma ESS pela definição. Tal resultado corresponde à intuição de que quando o custo de uma perda é pequena relativa ao ganho esperado do conflito, o comportamento agressivo é vantajoso.

Sendo assim, o **caso não-trivial** ocorre quando $v < c$, ou seja, quando o custo de uma perda supera o ganho de uma vitória. O único equilíbrio de Nash neste caso é aleatorizar entre *hawk* e *dove* com probabilidade $q = v/c$ para a estratégia H , como mostraremos a seguir. Uma forma tradicional de se

calcular um equilíbrio de Nash é utilizar a condição (2.9), que garante que toda estratégia no suporte de um equilíbrio (ou seja, toda estratégia que é utilizada com probabilidade não-nula) deve obter o mesmo *payoff*. Assim, se q é um equilíbrio de Nash com suporte $C(q) = \{H, D\}$,

$$\begin{aligned} V(H, qH + (1-q)D) &= V(D, qH + (1-q)D) \\ q \frac{v-c}{2} + (1-q)v &= q \cdot 0 + (1-q) \frac{v}{2} \\ q &= v/c. \quad \square \end{aligned} \tag{3.4}$$

Neste trabalho, qualquer aleatorização entre H e D recebe o nome $M(q)$, ou mais simplesmente M ou *mista*, onde q corresponde à probabilidade do uso da estratégia H . Introduzimos também uma notação nova: $M(q) := q \cdot H + (1-q) \cdot D$, fazendo referência às probabilidades/frequências com que cada estratégia é utilizada. No caso acima, que corresponde ao equilíbrio de Nash do *hawk-dove*, $q = v/c$, mas note que esta denominação também é válida em geral e tem como casos limite $M(0) \equiv D$ e $M(1) \equiv H$. O *payoff* de uma estratégia $M(q)$ contra outra $M(q')$, $q' \neq q$, é

$$\begin{aligned} V(M(q), M(q')) &= qq'V(H, H) + q(1-q')V(H, D) + (1-q)q'V(D, H) \\ &\quad + (1-q)(1-q')V(D, D) \\ &= qv/2 - qq'c/2 - q'v/2 + v/2 \end{aligned} \tag{3.5}$$

Para provar que $M(v/c)$ é uma ESS, fazemos como no caso $v > c$ e simulamos o aparecimento de alguma outra estratégia $M(q')$, $q' \neq v/c$. Nestas condições,

$$\begin{aligned} V(M(v/c)) &= (1-\epsilon)V(M(v/c), M(v/c)) + \epsilon V(M(v/c), M(q')) \\ &= \frac{v}{2} \left[1 - \frac{v}{c} + 2\epsilon \left(\frac{v}{c} - q' \right) \right] \\ V(M(q')) &= (1-\epsilon)V(M(q'), M(v/c)) + \epsilon V(M(q'), M(q')) \\ &= \frac{v}{2} \left[1 - \frac{v}{c} + \epsilon \left(\frac{v}{c} - q'^2 \frac{c}{v} \right) \right]. \end{aligned} \tag{3.6}$$

A condição de ESS (2.12) exige

$$V(M(v/c)) > V(M(q')) \Rightarrow q'^2 \frac{c}{v} - 2q' + \frac{v}{c} \geq 0, \tag{3.7}$$

que tem como solução todo $q' \in [0, 1]$, valendo a igualdade para $q' = v/c$. Portanto, nenhum $q' \neq v/c$ tem *payoff* maior que a estratégia $q = v/c$ nestas condições e não ocorrem invasões. Consequentemente, como este ponto pertence ao interior do simplex Δ_2 , podemos utilizar o Teorema 2 de [3] que afirma que o suporte de uma ESS não pode conter o suporte de nenhuma outra para concluir que esta é a única ESS do sistema.

Dinamicamente podemos obter os mesmos resultados. Suponha um estado qualquer do sistema que possua uma proporção x de *hawks* (a fração de *doves* é trivialmente $1 - x$). Neste caso podemos escrever os *fitness* de H e D como

$$\begin{aligned} W(H) &= w_0 + x V(H, H) + (1 - x) V(H, D) \\ &= w_0 + x \frac{v - c}{2} + (1 - x) v \end{aligned} \quad (3.8)$$

$$\begin{aligned} W(D) &= w_0 + x V(D, H) + (1 - x) V(D, D) \\ &= w_0 + (1 - x) \frac{v}{2} \end{aligned} \quad (3.9)$$

e o *fitness* médio, $\bar{W} := w_0 + x V(H) + (1 - x) V(D)$ é

$$\bar{W} = w_0 + \frac{v}{2} - x^2 \frac{c}{2}. \quad (3.10)$$

A equação do replicador, como anteriormente, é

$$\dot{x} = (V(H) - \bar{W})x = \left(x^2 \frac{c}{2} - x \frac{v + c}{2} + \frac{v}{2} \right) x \quad (3.11)$$

onde para $V(H)$ e $\bar{W}$ foram usados os valores de (3.8) e (3.10). Igualando o lado direito da equação (3.11) a zero e solucionando a expressão, vemos que este sistema possui 3 pontos de equilíbrio: os triviais, $x = 1$ e $x = 0$, e $x = v/c$. No gráfico 3.1 se encontra o valor de $\dot{x}$ em função de x : os pontos de equilíbrio são os pontos nos quais o gráfico cruza a abscissa. Entretanto, o único valor estável é $x^* = v/c$ e esta estabilidade é assintótica, como esperado pela Proposição 3.

Figura 3.1: $\dot{x}(x)$ (variação na quantidade de *hawks*) no *Hawk-Dove* com $v/c = 1/3$. Os pontos em que a curva cruza o eixo das abcissas correspondem aos equilíbrios do jogo – $x = 0$ e $x = 1$ são instáveis e $x = v/c$ é uma ESS.

A seguir resumimos os resultados desta sessão para o caso $v < c$, que são bem conhecidos da literatura [37, 27, 42, 79]. Primeiramente, tanto uma população composta só de *doves* quanto uma composta só de *hawks* está vulnerável à invasões ($x = 0$ e $x = 1$ são pontos estacionários da dinâmica do replicador mas são instáveis), ou seja, equilíbrios *monomórficos* de indivíduos consistentes são sempre instáveis no *Hawk-Dove*. Em segundo lugar, dada uma tentativa de

invasão em uma população pura, a demografia sempre converge para o mesmo equilíbrio polimórfico: $x^* = v/c$. Por outro lado, uma população de $M(q = v/c)$ não pode ser invadida, ou seja, $M(v/c)$ é uma ESS – existe portanto uma inconsistência comportamental específica (e somente uma, já que indivíduos que randomizam H e D de forma diferente de $M(v/c)$ não conseguem formar uma população estável), dada pelo parâmetro $q = v/c$, que parece ser vantajosa evolucionariamente.

Os resultados acima indicam que quando o custo de um conflito for potencialmente muito alto frente ao ganho esperado, se só existirem dois tipos possíveis em uma população, exemplificados pelas estratégias *hawk* e *dove*, esta população atingiria um equilíbrio no qual a maioria dos indivíduos escaparia dos conflitos, enquanto alguns poucos ($v/c\%$) lutariam a todo momento. Entretanto, a emergência de comportamento inconsistente é possível e sua presença é estável. Na próxima sessão introduziremos esta estratégia no jogo *Hawk-Dove*.

3.2 Hawk-Dove-Mista

Um indivíduo pode possuir algum mecanismo genético intrínseco que cause uma aleatoriedade em seu comportamento, como um gene para flexibilidade comportamental. Um comportamento desta forma é o que chamamos de *inconsistente* na sessão anterior, em oposição a um comportamento consistente (ou fixo) e o representamos por uma estratégia aleatória. A nova estratégia $M(q)$ (q não necessariamente igual a v/c) que será inserida a seguir no *Hawk-Dove* deve ser entendida desta forma, como um comportamento variável e aleatório (neste caso, também dizemos que esta estratégia é *não-responsiva* – uma estratégia responsiva agiria *dependentemente* da estratégia do indivíduo com quem interage [86]).

O novo jogo apresentado (que nada mais é que um *Hawk-Dove* acrescentado da estratégia $M(q)$) é batizado de *Hawk-Dove-Mista*. *Hawks* e *doves* agem da mesma forma que no *Hawk-Dove* tradicional: *hawks* batalham sempre pelos recursos e *doves* se exibem, mas retraem em sinal de ameaça. A estratégia *mista* tem um comportamento aleatório e independente do de seus oponentes nos conflitos em que se envolve – com probabilidade q , a *mista* age como um *hawk* e com probabilidade $1 - q$, age como *dove*. Note que *hawks* e *doves* são casos específicos da *mista* (com $q = 1$ e $q = 0$, respectivamente) e que o caso $q = v/c$ é formalmente idêntico ao único equilíbrio de Nash e única ESS do *Hawk-Dove*.

Nosso interesse nesta sessão é verificar a evolução do comportamento inconsistente em uma população composta de indivíduos consistentes. O que se observa na maioria das situações é a presença de polimorfismo entre *hawks*, *doves* e *mistas* determinado por uma fração efetiva de *hawks* $x^{eff} = v/c$, semelhantemente ao que foi observado na sessão anterior. Por outro lado, a coexistência de indivíduos consistentes e inconsistentes (quando não há a presença simultânea de *hawks* e *doves*) é altamente dependente do parâmetro q , podendo inclusive haver fixação das *mistas*.

Utilizando os resultados da equação (3.5), podemos calcular os *payoffs* deste novo jogo, que se encontram na tabela 3.2.

	$Hawk \equiv M(1)$	$M(q)$	$Dove \equiv M(0)$
<i>Hawk</i>	$(v - c)/2$	$-q \cdot (v + c)/2 + v$	v
<i>Mista</i>	$q \cdot (v - c)/2$	$-q^2 \cdot c/2 + v/2$	$q \cdot v/2 + v/2$
<i>Dove</i>	0	$(1 - q) \cdot v/2$	$v/2$

Tabela 3.2: *payoffs* do *Hawk-Dove* com estratégia *Mista*

Definimos x e y como as frações de *hawks* e *mistas* na população. A fração de *doves* z é dada trivialmente por $z \equiv 1 - x - y$. Já que todos os indivíduos mistos são *hawks* $q\%$ do tempo, podemos definir x^{eff} como a fração *efetiva* de *hawks* na população toda, a saber,

$$x^{eff} = x + qy. \quad (3.12)$$

Um estado da população é um vetor $p = (x, y, 1 - x - y)$ e note que nas

bordas de Δ_3 o jogo se torna o *Hawk-Dove* tradicional – quando $y = 0$, há um equilíbrio de Nash para $x^{eff} \equiv x = v/c$; quando $x = 0$ ou $z = 0$, há um equilíbrio para $x^{eff} = v/c$.

Em $\text{int}(\Delta_3)$, os equilíbrios de Nash podem ser descobertos como na sessão anterior: se a estratégia $p \equiv x' \cdot H + y' \cdot M + (1 - x' + y') \cdot D$ é Nash, então os *payoffs* de todas as estratégias puras devem ser iguais contra x , a saber

$$\begin{aligned} V(H, p) &= V(M, p) \\ x'V_{HH} + y'V_{HM} + z'V_{HD} &= x'V_{MH} + y'V_{MM} + z'V_{MD}, \end{aligned}$$

que tem como solução

$$x' + y'q = \frac{v}{c}. \quad (3.13)$$

Ou seja, há um contínuo de equilíbrios onde $x^{eff} = v/c$ (igualar $V(H, p)$ ou $V(M, p)$ com $V(D, p)$ apresenta um resultado idêntico); no plano cartesiano, tal contínuo aparece como um segmento de reta, de início no equilíbrio de Nash do *Hawk-Dove* $(v/c, 0, 1 - v/c)$. Para calcular o fim do segmento, note que o valor máximo de y ocorre quando $x = 0$. Assim, quando não há *hawks* na população,

$$y_{max}(q) = \frac{v/c}{q}, \quad (3.14)$$

de forma que quando $q = v/c$, $y_{max} = 1$, mas para $q > v/c$ o valor máximo é $y_{max} < 1$. Neste caso, o segmento termina sobre a borda $x = 0$ de Δ_3 (a linha $D-M$), em seu respectivo equilíbrio de Nash. A equação (3.13) pode ser escrita como $(1 - q)y + z = 1 - v/c$ e se fizermos $z = 0$, ou seja, na ausência de *doves*,

$$y_{max}(q) = \frac{1 - v/c}{1 - q}. \quad (3.15)$$

Aqui, novamente obtemos $y_{max} = 1$ para $q = v/c$ e $y_{max} < 1$ para $q < v/c$.

Assim, o conjunto dos equilíbrios de Nash do $H-D-M$ é (Figura 3.2)

$$\Delta^{Nash} = \{p \in \Delta_3 : x + qy = v/c\}. \quad (3.16)$$

Como a estratégia $M(q)$ já é em si uma aleatorização entre H e D , aleatorizar entre H , $M(q)$ e D é, em última instância, apenas uma aleatorização entre H e D . Δ^{Nash} é, portanto, o conjunto das estratégias tais que $x^{eff} = v/c$ – o mesmo conjunto do *Hawk-Dove*, ainda que aqui existam algumas formas diferentes de se compor tal aleatorização.

Este conjunto é também um NSS*, como mostraremos. Se $p := (x, y, 1 - x - y) \equiv (v/c - qy, y, 1 - v/c + qy - y)$ é um equilíbrio de Nash do jogo e $p' = (x', y', 1 - x' - y')$ é qualquer outra estratégia, a definição encontrada na sessão 2.2.2 diz que o conjunto Δ^{Nash} é um NSS* se e somente se $V(p, p') \geq V(p', p')$, com a igualdade valendo apenas para $p' \in \Delta^{Nash}$. Um cálculo destes valores nos dá

$$V(p, p') - V(p', p') = \frac{(v - c(x' - qy'))^2}{2c}. \quad (3.17)$$

Este valor é maior ou igual a zero sempre e vale a igualdade apenas quando $x' - qy' = v/c$, ou seja, quando $p' \in \Delta^{Nash}$. Portanto, $\Delta^{Nash} = \Delta^{NSS}$. $\square$

Figura 3.2: Equilíbrios de Nash e conjuntos NSS* do H - D - M para alguns valores de q e $v/c = 1/3$.

Análise Dinâmica

Dinamicamente, iniciamos a análise com as equações do replicador em $\text{int}(\Delta_3)$. Dado um estado $p \equiv (x, y, 1 - x - y)$ qualquer da população, os *payoffs* de cada estratégia são dados por

$$V(H) = -x \frac{v+c}{2} - yq \frac{v+c}{2} + v \quad (3.18)$$

$$V(M) = -x \frac{qc+v}{2} - yq \frac{v+qc}{2} + (1+q) \frac{v}{2} \quad (3.19)$$

$$V(D) = -x \frac{v}{2} - yq \frac{v}{2} + \frac{v}{2} \quad (3.20)$$

e a *fitness* média da população é dada por

$$\begin{aligned} \bar{V} &= xV(H) + yV(M) + (1-x-y)V(D) \\ &= -x^2 \frac{c}{2} - y^2 q^2 \frac{c}{2} - xyqc + \frac{v}{2} \\ &= -(x+yq)^2 \frac{c}{2} + \frac{v}{2}, \end{aligned}$$

ou seja, é uma função apenas de x^{eff} .

$$\bar{V}(x, y) = \bar{V}(x^{eff}). \quad (3.21)$$

Desconsiderando a equação do replicador correspondente à estratégia D , que é redundante pois $\dot{z} = -(\dot{x} + \dot{y})$, temos as equações do replicador do H - D - M :

$$\dot{x} = (V(H) - \bar{V})x \quad (3.22)$$

$$\dot{y} = (V(M) - \bar{V})y. \quad (3.23)$$

Os pontos de equilíbrio são dados pela igualdade

$$V(H) = V(M) = V(D), \quad (3.24)$$

que tem como solução $x + qy = v/c$, ou seja, o mesmo conjunto NSS* encontrado anteriormente. Os equilíbrios nesta linha são todos polimórficos, com exceção do vértice $y = 1$ onde a população toda é composta de *mistas*. Na figura 3.3a vemos algumas trajetórias desta dinâmica para o caso $q = v/c$. Quando $q \neq v/c$, o comportamento das trajetórias é semelhante (figura 3.3b). Também é relevante o fato de que $y = 1$ só faz parte de Δ^{NSS} quando $q = v/c$; nos outros casos, o ponto $y = 1$ pode ser facilmente invadido sob seleção natural por *hawks* quando $q > v/c$ ou por *doves* quando $q < v/c$.

Figura 3.3: Trajetórias do H - D - M , para $v/c = 1/2$.

Note que toda trajetória iniciada em $\text{int}(\Delta)$ tende à linha de equilíbrio polimórfico, embora o limite- ω de cada uma seja altamente dependente de sua posição inicial.

Até agora todos os resultados foram gerais, valendo para qualquer $q \in (0, 1)$. Agora tratamos de uma constante de movimento, $Q(p)$, cuja existência só se dá para $q = v/c$ e cuja definição [27] é

$$Q(p) := x^{v/c}(1 - x - y)^{(1-v/c)}y^{-1}. \quad (3.25)$$

Sua constância é devida ao fato de que, na dinâmica do replicador, sua derivada temporal é nula em qualquer trajetória:

$$\begin{aligned} \frac{dQ}{dt} &= \frac{\partial Q}{\partial x} \dot{x} + \frac{\partial Q}{\partial y} \dot{y} + \frac{\partial Q}{\partial t} \\ &= \frac{x^{v/c}(1 - x - y)^{-v/c}}{y} \left[\left(\frac{v}{c} - y \frac{v}{c} - x \right) (V_H - \bar{V}) + \left(-1 + x + \frac{v}{c} y \right) (V_M - \bar{V}) \right] \\ &\equiv 0. \quad \square \end{aligned} \quad (3.26)$$

Um corolário do teorema de Poincaré-Bendixson (Apêndice A) garante que se em um sistema dinâmico houver uma constante de movimento que não seja

constante em nenhum aberto, então o sistema não possui ciclos-limite. Assim, garante-nos que todo limite- ω da dinâmica do H - D - M é um ponto e sabemos pela análise anterior que este ponto está sobre a reta de equilíbrios polimórficos.

3.2.1 Efeito Gradiente e Monomorfismo

Este sistema, entretanto, possui uma peculiaridade: estando em sua linha de equilíbrio, perturbações horizontais (ou seja, aumentos das frações de indivíduos do tipo H ou D às custas do outro, sem alteração da quantidade de indivíduos M) levam o sistema a uma trajetória “ascendente”, no sentido de que esta trajetória caminha para um equilíbrio com maior número de M s do que antes da perturbação. A figura 3.4 ilustra este efeito. A seguir analisaremos isto de forma mais precisa, inspirados por [34].

Figura 3.4: Perturbação horizontal e mudança na trajetória

Sobre a linha de equilíbrio a população se encontra no estado

$$P := (x, y, z) = (v/c - qy, \quad y, \quad 1 - v/c + qy - y), \quad (3.27)$$

vetor cujas entradas são as frações de H , $M(q)$ e D na população, respectivamente. Uma perturbação horizontal (um aumento de H (ou D) às custas de D (ou H) sem que haja mudança na quantidade de $M(q)$) leva o sistema aos estados

$$P_{\pm\epsilon} = (x \pm \epsilon, y, z \mp \epsilon) = (v/c - qy \pm \epsilon, \quad y, \quad 1 - v/c + qy - y \mp \epsilon) \quad (3.28)$$

Nestes novos estados, os *payoffs* das três estratégias são dados por

$$\begin{aligned} V(H) &= \frac{v}{2} \left(1 - \frac{v}{c}\right) \mp \epsilon \left(\frac{v+c}{2}\right) \\ V(M) &= \frac{v}{2} \left(1 - \frac{v}{c}\right) \mp \epsilon \left(\frac{v+qc}{2}\right) \\ V(D) &= \frac{v}{2} \left(1 - \frac{v}{c}\right) \mp \epsilon \left(\frac{v}{2}\right), \end{aligned}$$

de onde podemos obter o *payoff* médio $\bar{V} = xV(H) + yV(M) + zV(D) = (v/2)(1 - vc) \mp \epsilon(v \pm \epsilon c/2)$. De interesse imediato é a quantidade $V(M) - \bar{V}$, relacionada à variação de y (2.19):

$$V(M) - \bar{V} = \pm \frac{\epsilon}{2}(v \pm \epsilon c - qc) \quad (3.29)$$

Se $q = v/c$, o lado direito da equação (3.29) tem valores positivos para os dois estados $P_{+\epsilon}$ e $P_{-\epsilon}$:

$$\begin{aligned} P_{+\epsilon}: V(M) - \bar{V} &= \frac{\epsilon^2 c}{2} > 0 \\ P_{-\epsilon}: V(M) - \bar{V} &= \frac{\epsilon^2 c}{2} > 0 \end{aligned}$$

de forma que invariavelmente $\dot{y} > 0$ e, após a perturbação, a trajetória se move na direção de uma fração maior de M , para qualquer $\epsilon > 0$. Assim, perturbações horizontais colocam o sistema em trajetórias mais favoráveis à estratégia $M(v/c)$, como era intuitivo a partir da figura 3.4.

Entretanto, verifica-se que a restrição quanto à direção destas perturbações é mais rígida do que o necessário. A constante de movimento (3.25) pode ser parametrizada sobre a linha de equilíbrio em função da porcentagem y de indivíduos M na população. Utilizando o vínculo que a define, $x + yv/c = v/c$, temos sobre a linha de equilíbrio

$$Q(y) = \frac{v}{c} \left(1 - \frac{v}{c}\right)^{1-\frac{v}{c}} \frac{1-y}{y} \propto \frac{1-y}{y}, \quad (3.30)$$

que é uma função monotonicamente decrescente.

Consideramos uma perturbação da linha de equilíbrio como um desvio $P \rightarrow P'$ de tamanho $0 < \epsilon \ll 1$ e direção $0 \leq \theta_1 < 2\pi$, definidos como na figura 3.5.

Uma perturbação assim definida leva o sistema do estado $P = (x, y, z)$ ao estado $P' = (x', y', z')$, onde

$$x' = x - \epsilon \sin \theta_1 \quad (3.31)$$

$$y' = y - \epsilon \cos \theta_1 \quad (3.32)$$

$$z' = z + \epsilon \sin \theta_1 \quad (3.33)$$

Como Q é monotonicamente decrescente em y sobre a linha de equilíbrio e também é uma constante de movimento, qualquer perturbação que mantenha Q constante, ou seja, tal que

$$Q(P) = Q(P') \quad (3.34)$$

mantém o sistema sobre a mesma trajetória (veja o Apêndice A para comentários sobre unicidade de trajetórias). Assim, para cada ϵ , buscamos θ que mantenha válida a expressão acima. Utilizando (3.25) para P e P' , obtemos a seguinte igualdade

$$\left(\frac{v}{c}\right)^{\frac{v}{c}} \left(1 - \frac{v}{c}\right)^{1-\frac{v}{c}} \frac{1-y}{y} = (x')^{\frac{v}{c}} (1 - x' - y')^{1-\frac{v}{c}} \frac{1}{y'}, \quad (3.35)$$

Figura 3.5: Perturbação

na qual o lado direito da equação pode ser escrito como

$$\frac{\left(\frac{v}{c}(1-y) - \epsilon \sin \theta\right)^{\frac{v}{c}} \left(1 - \frac{v}{c} + \frac{v}{c}y + \epsilon \sin \theta - y + \epsilon \cos \theta\right)^{1-\frac{v}{c}}}{y - \epsilon \cos \theta}. \quad (3.36)$$

Ainda mais, existem duas trajetórias que levam o sistema ao mesmo ponto de equilíbrio – uma de cada lado da linha de equilíbrios neutros (note que isto não é uma violação da unicidade de trajetórias, já que o ponto de equilíbrio é um limite- ω de cada trajetória e só é alcançado assintoticamente – ver Apêndice A). Podemos associar valores de θ a estas trajetórias como na figura 3.5 – neste caso, θ_1 corresponde à primeira solução da equação acima e $2\pi - \theta_2$ à segunda. A importância destes valores está no fato de que qualquer perturbação com ângulo $\theta_1 < \theta < 2\pi - \theta_2$ implicaria em uma trajetória favorável a M. Esta equação foi resolvida numericamente e os resultados estão no gráfico (3.6). A conclusão é que, para qualquer valor de ϵ , a solução é tal que $\theta_1 + \theta_2 < \pi$. Assim, qualquer mecanismo estocástico que produza uma variável aleatória $\tilde{\theta}$ uniforme em $(0, 2\pi)$ resultará no que chamamos de “efeito gradiente”.

Um possível modelo biológico para este efeito é o de uma população que, diversas vezes em sua história, sofre crises que afetem as taxas de mortalidade de *hawks*, *doves* e *mistas* de formas diferenciadas. Se estes efeitos forem aleatórios de forma que à transição $P \rightarrow P'$ (P sendo o estado anterior ao evento e P' o posterior) corresponda uma variável aleatória $\tilde{\theta}$ uniforme como acima, a população cairá com maior frequência em trajetórias favoráveis à fixação de M e com o tempo tenderá ao estado cuja fração de indivíduos M é $p[M(v/c)] \equiv y = 1$. Isto ocorrerá pois

$$\mathbb{P}(\tilde{\theta} < \theta_1 + \theta_2) < \mathbb{P}(\tilde{\theta} < \pi) = 1/2. \quad (3.37)$$

Figura 3.6: Valores de $\theta_1 + \theta_2$. y_0 é o valor de y a partir do qual o sistema é perturbado (como o sistema está sobre a reta de equilíbrios, x é univocamente determinado) e ϵ é o tamanho da perturbação. Note que $\theta_1 + \theta_2 < \pi$ para todos os valores apresentados.

O mesmo efeito também poderia ocorrer com migrações aleatórias, desde que $\tilde{\theta}$ se distribua uniformemente. Note que, entretanto, partimos de um sistema infinito cuja descrição é *a priori* determinística. Aqui então as flutuações na população e os efeitos estocásticos devem ser entendidos como um modelo simplificado do que ocorre em populações naturais, que são sempre finitas e sujeitas a estas flutuações probabilísticas.

No que vem a seguir, usaremos uma dinâmica apropriada que faça uso deste efeito de forma a estudar a fixação de $M(q = v/c)$. Ao que veremos, migrações ou taxas de mortalidade estocásticas diferenciais são suficientes para levar à fixação de $M(v/c)$.

3.2.2 Migrações Estocásticas

Nas sessões anteriores, mostramos que se o sistema se encontra sobre a linha de equilíbrio polimórfico $x + yv/c = v/c$, uma migração aleatória de qualquer tamanho tem probabilidade $\mathbb{P} > 1/2$ de levá-lo a uma trajetória que eventualmente conduz o sistema à mesma linha de equilíbrio, mas em um ponto superior, ou seja, com $y_{\text{pós-migração}} > y_{\text{pré-migração}}$, onde y é a fração de $M(v/c)$ na população. Em uma dinâmica em que migrações são esporádicas e o sistema tem tempo de evoluir entre estes eventos, este argumento geométrico se mostra suficiente para demonstrar o efeito gradiente.

Entretanto, também estamos interessados em alguma dinâmica na qual migrações possam acontecer a todo tempo. Tendo o resultado geométrico como

motivação, utilizaremos o formalismo matemático das *equações estocásticas diferenciais* para fazer tal análise.

Consideraremos que a cada instante de tempo t uma parcela de indivíduos de tipo H da população total dá lugar para indivíduos de tipo D e de tipo M, a taxas aleatórias (e possivelmente negativas) $W_t(D|H)$ e $W_t(M|H)$ respectivamente. Da mesma forma, indivíduos de tipo M podem dar lugar a indivíduos de tipo D e H a taxas $W_t(D|M)$ e $W_t(H|M)$ e a notação é a mesma para indivíduos de tipo D que dão lugar a indivíduos de tipo H e M. Note que há uma redundância nestas definições, já que duas taxas de migração $W_t(x|y)$ e $W_t(y|x)$ representam fenômenos semelhantes. Assim, eliminamos esta redundância com a conexão $W_t(x|y) = -W_t(y|x)$, $\forall x, y \in S$. Formalmente, isto significa que redefinimos as taxas: $W_t(x|y)$ é agora o agregado da variação de y no instante t resultante da subtração das imigrações de indivíduos y que assumiram o lugar de indivíduos x e das emigrações de indivíduos y que deram lugar a indivíduos x . Em todo caso, manteremos a mesma notação.

Como $x+y+z \equiv 1$, ou seja, uma destas quantidades é univocamente determinada pelas outras duas, podemos ainda fazer outra simplificação. Substituímos as quantias W_t por um acréscimo de uma quantidade aleatória $\xi_1(t)$ à parcela de H da população e ao de uma quantidade $\xi_2(t)$ à parcela de M. Uma escolha natural para estas quantidades é associá-las a *ruídos brancos*, tais que $\langle \xi(t) \rangle = 0$ e $\langle \xi(t)\xi(t') \rangle = \delta(t - t')$.

Desta forma, definimos a nova *dinâmica do replicador com migração estocástica* como

$$\dot{x} = (V(H) - \bar{V})x + \tau\xi_1(t) \quad (3.38)$$

$$\dot{y} = (V(H) - \bar{V})y + \tau\xi_2(t), \quad (3.39)$$

onde ξ_1 e ξ_2 são ruídos brancos e τ é um fator de escala. Assim, o que temos agora é uma dinâmica do replicador que, a todo instante, sofre flutuações aleatórias.

A análise matemática de equações diferenciais estocásticas (como (3.38) ou (3.39)) é um tanto específica e alguns tópicos de interesse se encontram no Apêndice B.

Simulamos o sistema de equações (3.38) e (3.39) utilizando o método de Cauchy-Euler (Apêndice B.1). Foram feitas 500 simulações a partir do mesmo ponto inicial (x_0, y_0, z_0) e calculadas as médias temporais $\langle y(t) \rangle$ e desvio padrão $\sigma(t)$. Foi observado que todas as simulações resultaram na fixação de $M(v/c)$.³ A média $\langle y(t) \rangle$, como pode ser avaliada a partir da figura 3.7, vai a 1 não linearmente, com um crescimento também crescente de $\sigma(t)$ – a queda final de σ se dá pois as simulações foram se fixando em tempos diferentes, embora todas tenham se fixado no mesmo ponto. O mesmo comportamento foi observado para diversos y_0 diferentes e para outros valores de $\tau \ll 1$.

³Fixação aqui não deve ser entendida literalmente – a dinâmica estocástica não permite que nenhuma estratégia se fixe, já que a todo momento a demografia é alterada aleatoriamente e novos indivíduos de todos os tipos estão sendo constantemente inseridos, introduzindo um ruído em torno do valor $y = 1$. Esta dinâmica, inclusive, pode tirar a população de dentro do simplex Δ_3 através de suas flutuações. Devido a este efeito, as simulações precisaram ser interrompidas sempre que se as trajetórias se aproximavam o suficiente de $y = 1$ e o que indicamos aqui com *fixação de M* é que toda trajetória simulada se aproximou o suficiente (a

Figura 3.7: Média e desvio padrão de $y(t)$ (500 simulações), para $y_0 = 0.05$, $\tau = 0.005$ e $v/c = 1/2$.

O que concluímos então é que flutuações pequenas (mas macroscópicas, da ordem do tamanho da população – $\mathcal{O}(N)$) são suficientes para causar a fixação de $M(v/c)$. Enquanto uma dinâmica puramente determinística leva o sistema a se estabilizar sobre algum ponto da reta de equilíbrios polimórficos, os resultados da dinâmica apresentada nesta sessão mostram que pequenos (mas macroscópicos) efeitos migratórios (e/ou de mortalidade) diferenciais de caráter totalmente aleatório (aqui representados pela adição de um ruído branco à dinâmica do replicador) transformam as trajetórias de forma que, quando $t \rightarrow \infty$, observamos monomorfismo da estratégia mista (desconsiderado o ruído que sempre acrescenta outros tipos H e D). Concluímos assim que no *hawk-dove*, na presença de ruído macroscópico, a estratégia inconsistente dada por $q = v/c$ (que corresponde à única ESS do jogo) possui uma vantagem adaptativa sobre as estratégias consistentes, de forma que é a única encontrada na população após certo tempo⁴.

Assim, esta dinâmica serve como modelo para efeitos reais na natureza. Além dos mecanismos de mortalidade e migração diferenciais, ainda resta avaliar o efeito de outras flutuações possíveis, como as presentes em uma população *finita*, que está sujeita à flutuações estatísticas (inerentes) em sua composição. Outro exemplo possível seria a introdução de flutuações nos *payoffs*, simulando condições ambientais variáveis nas quais as estratégias têm *fitness* variável em torno de um valor médio dado pelo jogo. Estas são direções futuras para a

menos de alguma condição de interrupção) de $y = 1$, de forma que a média $\langle y(t) \rangle$ também tende a 1.

⁴A análise do tempo de fixação ainda não foi feita, mas é parte das direções futuras deste trabalho.

Figura 3.8: Algumas trajetórias características do H-D-M com migrações estocásticas. Independentemente da posição inicial, o sistema converge rapidamente para a linha de equilíbrios e as flutuações o levam em direção à $y = 1$ com apenas pequenos desvios da linha.

continuação deste trabalho.

3.3 Espaço de Estratégias Contínuo

Finalizando a discussão do *hawk-dove*, nesta sessão (baseada em [53]) transformamos seu espaço de estratégias, de um espaço discreto onde haviam $n = 3$ estratégias para o espaço contínuo $Q = [0, 1]$. Como anteriormente, $q \in Q$ corresponde à probabilidade com a qual o indivíduo agirá como *hawk* e $1 - q$ à probabilidade de agir como *dove* e ainda podemos dizer que o indivíduo é de “tipo q ”. Fisicamente, temos uma população de tamanho infinito que é descrita por uma distribuição de probabilidades dependente do tempo $P(q, t)$, na qual $P(q', t')dq'$ denota a porcentagem de indivíduos do tipo q' na população no instante t' .

Este modelo pode ser entendido como uma extensão do H-D-M, na qual é permitido que um indivíduo randomize entre H e D de qualquer maneira possível. Aqui, portanto, podemos ter todas as estratégias inconsistentes possíveis em coexistência e buscamos analisar os efeitos de uma dinâmica do replicador sobre esta população.

A interação entre os indivíduos é descrita então por uma versão contínua da equação do replicador [53],

$$\frac{\partial P(q, t)}{\partial t} = (V(q, P) - \bar{V}(P))P(q, t), \quad (3.40)$$

onde $V(q, P)$ é o *payoff* esperado de um indivíduo do tipo q em uma população descrita pela distribuição $P(q, t)$. Dado os *payoffs* de um tipo q contra um tipo q' da equação (3.5), a saber, $V[M(q), M(q')] = qv/2 - qq'c/2 - q'v/2 + v/2$, obtemos uma expressão para V :

$$\begin{aligned} V(q, P) &= \int V(M(q), M(q')) P(q', t) dq' \\ &= \frac{1}{2} \int (qv - q'v - qq'c + v) P(q', t) dq' \\ &= \frac{1}{2} (vq - v\bar{q} - cq\bar{q} + v), \end{aligned}$$

de forma que $V(q, P)$ depende de P somente através de seu primeiro momento, $\bar{q}(t) = \int_0^1 q' P(q', t) dq'$ e, assim, podemos escrever $V(q, P) = V(q, \bar{q})$. Note que $\bar{q}(t)$ também pode ser entendido como a estratégia média da população no instante t .

O *payoff* médio da população pode ser descrito de forma semelhante:

$$\begin{aligned} \bar{V}(P) &= \int V(q, P) P(q, t) dq \\ &= \frac{1}{2} \left[v \int q P_q dq - v\bar{q} \int P_q dq - c\bar{q} \int q P_q dq + v \int P_q dq \right] \\ &= -\frac{c}{2} \bar{q}^2 + \frac{v}{2} \end{aligned}$$

e, aqui também, $\bar{V}(P) = \bar{V}(\bar{q})$. Assim,

$$\begin{aligned}
V(q, P) - \bar{V}(P) &= \frac{1}{2}(vq - v\bar{q} - cq\bar{q} - c\bar{q}^2) \\
&= \frac{1}{2}(v - c\bar{q})(q - \bar{q})
\end{aligned}$$

Utilizando estes resultados na equação (3.40), obtemos a expressão

$$\frac{\partial P(q, t)}{\partial t} = \frac{1}{2}(v - c\bar{q})(q - \bar{q})P(q, t) \quad (3.41)$$

que deve ser resolvida para a condição inicial $P(x, 0) = P_0(x)$.

De maior interesse físico é a solução estacionária do processo, dada por $\partial P(q, t)/\partial t \equiv 0$ e que ocorre quando $t \rightarrow \infty$. Note que quando $\bar{q}$ (que é uma função de $P(q, t)$ e não somente um parâmetro) é igual a v/c obtemos $\partial P/\partial t = 0$, ou seja,

$$\bar{q} = \frac{v}{c} \Rightarrow \frac{\partial P(q, t)}{\partial t} = 0. \quad (3.42)$$

Este resultado mostra que, em continuidade aos modelos discretos analisados até aqui, $\bar{q} = v/c$ corresponde a equilíbrios estacionários também no modelo contínuo, independentemente da distribuição da população como um todo. Tal resultado é semelhante à reta de equilíbrio no H-D-M(q).

Se multiplicarmos (3.41) por q e integrarmos de 0 a 1, obtemos

$$\begin{aligned}
\frac{\partial}{\partial t} \int qP \, dq &= \frac{1}{2}(v - c\bar{q}) \left[\int q^2 P \, dq - \bar{q} \int qP \, dq \right] \\
\frac{\partial}{\partial t} \bar{q} &= \frac{c}{2} \left(\frac{v}{c} - \bar{q} \right) (\bar{q}^2 - \bar{q}^2).
\end{aligned} \quad (3.43)$$

Como $\bar{q}^2 - \bar{q}^2 > 0$, a expressão acima indica que $\dot{\bar{q}} = 0$ sse $\bar{q} = v/c$ independentemente da condição inicial $\bar{q}(0) = \int qP_0(q) \, dq$. Também pode ser observado que se $\bar{q} > v/c$, então $v/c - \bar{q} < 0 \Rightarrow \dot{\bar{q}} < 0$ e, igualmente, se $\bar{q} < v/c$, então $v/c - \bar{q} > 0 \Rightarrow \dot{\bar{q}} > 0$, de forma que o ponto $\bar{q} = v/c$ é um atrator global em $\mathcal{Q}$. Assim, fica provado que o conjunto de distribuições estacionárias (que possuem $\bar{q} = v/c$) é atrativo.

Seguindo [53], estabeleceremos uma forma para esta distribuição. Primeiramente, temos que a solução de (3.41) é dada por

$$P(q, t) = P_0(q) \exp \left(\frac{1}{2} \int_0^t (v - c\bar{q}(t')) (q - \bar{q}(t')) \, dt' \right). \quad (3.44)$$

Integrando a equação anterior obtemos

$$1 = \int_0^1 P_0(q) \frac{\exp \left(q \int_0^t \frac{1}{2} (v - c\bar{q}(t')) \, dt' \right)}{\exp \left(\frac{1}{2} \int_0^t (v - c\bar{q}(t')) \bar{q}(t') \, dt' \right)} \, dq$$

Definindo $g(t) = \int_0^t \frac{1}{2} (v - c\bar{q}(t')) \, dt'$ e observando que o denominador da expressão acima não depende de q , vemos que $\exp \left(\frac{1}{2} \int_0^t (v - c\bar{q}(t')) \bar{q}(t') \, dt' \right) =$

$\int_0^1 P_0(q) \exp(qg(t)) dq$ e, assim,

$$P(q, t) = \frac{P_0(q)e^{qg(t)}}{\int_0^1 P_0(q)e^{qg(t)} dq} \quad (3.45)$$

Desta expressão podemos obter o comportamento assintótico de $P(q, t)$, para $t \rightarrow \infty$, tirando o limite de ambos os lados:

$$\lim_{t \rightarrow \infty} P(q, t) := P_\infty(q) = \frac{P_0(q)e^{qg_0}}{\int_0^1 P_0(q)e^{qg_0} dq}, \quad (3.46)$$

onde $g_0 = \lim_{t \rightarrow \infty} g(t)$ (seu valor é finito, como provado em [53]). Seu valor pode ser calculado através da expressão

$$\frac{v}{c} = \frac{\int_0^1 q P_0(q) e^{qg_0} dq}{\int_0^1 P_0(q) e^{qg_0} dq}, \quad (3.47)$$

obtida facilmente se multiplicarmos a expressão (3.45) por q , a integramos de 0 a 1 e tomarmos seu limite para $t \rightarrow \infty$.

A seguir apresentamos dois exemplos simples de cálculos de distribuições P_∞ , a título de ilustração do procedimento apresentado acima.

Exemplo

1. Se $P_0(q)$ é uma distribuição uniforme, ou seja, $P_0(q) \equiv 1$, $\forall q \in [0, 1]$, então a equação (3.47) é igual a

$$\frac{1}{e^{g_0} - 1} = \frac{v}{c} \Rightarrow g_0 = \ln \left(\frac{c}{v} + 1 \right)$$

e o valor de g_0 pode ser calculado diretamente da última expressão. De (3.46) temos então

$$P_\infty(q) = \frac{g_0 e^{qg_0}}{e^{g_0} - 1} \quad (3.48)$$

2. Se $P_0(q)$ é constante exceto por um intervalo onde é nula (figura 3.9a – vale k de 0 a a , vale 0 de a a b e vale k novamente de b a 1), então g_0 pode ser obtido numericamente da equação (3.47), que neste caso é igual a

$$\frac{(a-1)e^{ag_0} + (1-b)e^{bg_0} + 1}{e^{ag_0} - e^{bg_0} + e^{g_0} - 1} = \frac{v}{c} \quad (3.49)$$

De (3.46) temos então que

$$P_\infty(q) = \begin{cases} g_0 e^{qg_0} / (e^{ag_0} + e^{g_0} - e^{bg_0} - 1), & \forall q \mid P_0(q) \neq 0 \\ 0 & \forall q \mid P_0(q) = 0. \end{cases}$$

Note que como não há mutações ou efeitos migratórios, toda estratégia que se inicia ausente da população nunca é introduzida e continua ausente em $t \rightarrow \infty$.

Figura 3.9: Visualização do exemplo 3.3: Distribuições inicial e final do jogo contínuo, com $a = 0.3$ e $b = 0.5$. A equação 3.49 foi solucionada numericamente e obtemos $g_0 = 1.15304$. Note que como a dinâmica não possui mutações, a distribuição final é nula para todos os pontos cuja distribuição inicial também o é.

Discussão

O modelo de espaço contínuo é uma generalização do *hawk-dove* com estratégias inconsistentes. Aqui, todas estas estratégias possíveis podem ser colocadas em coexistência de forma a observar sua interação.

Nos exemplos discutidos ao final da sessão (inseridos apenas para melhor visualização da dinâmica) podem ser observadas distribuições finais para os casos simples de distribuições iniciais uniforme e uniforme com um poço. Em ambos os casos a distribuição final tem formato exponencial e, no segundo, tipos ausentes na distribuição inicial continuam ausentes pois a dinâmica não possui mecanismos para a introdução de novas estratégias.

O que buscaremos futuramente é comunicar os resultados desta dinâmica com os da dinâmica de tipos discretos, comparando resultados fundamentais (a posição na reta de equilíbrios polimórficos com a distribuição final de uma dinâmica contínua iniciada com uma distribuição composta de picos de tamanhos diferenciados centrados em $q = 0$, v/c e 1 , por exemplo) e, de forma ainda mais relevante, introduzindo migrações/extinções estocásticas diferenciais na dinâmica contínua. Esperamos que com esta introdução venhamos a observar um pico na distribuição final centrado em $q = v/c$.

Capítulo 4

Seleção Multinível

“A seleção natural nunca produzirá em um ser alguma estrutura que seja mais prejudicial do que benéfica a esse ser, pois a seleção natural atua unicamente conforme e para o bem de cada um.”

(Darwin, *A Origem das Espécies*)

A teoria da evolução por seleção natural de Darwin explica com facilidade adaptações óbvias como penas, pelos e garras, ou outros elementos que aumentam o *fitness* do indivíduo, mas o fato é que existem estruturas e comportamentos na natureza que são, à primeira vista, prejudiciais ao ser que os possui, em exato contraste com a citação acima. Abelhas atacam em retaliação e defesa qualquer ameaça a sua colméia, afundando seus ferrões no intruso e os abandonando em seu corpo junto com uma bolsa de veneno - a ameaça é terminada, mas o custo é altíssimo para os defensores e cada abelha envolvida no processo tem sua vida terminada; bois-almiscarados formam um círculo defensivo na presença de um predador, protegendo os filhotes e fêmeas vulneráveis no centro mas aumentando suas próprias exposições e, assim, o risco de morte; alguns pássaros abrem mão de tentar formar seu próprio ninho e, em lugar disto, passam a proteger os ninhos de outros pássaros - aumentam assim a chance de sobrevivência destes últimos filhotes, mas eliminam suas chances de se reproduzir. Exemplos como estes podem ser encontrados por toda parte e talvez seu auge seja o comportamento de alguns insetos eusociais e suas castas de trabalhadores, que trabalham toda a vida para por fim morrerem sem se reproduzir [84, 85].

O próprio Darwin reconheceu esta questão em *A Origem das Espécies* [7] (ao falar sobre a esterilidade dos insetos trabalhadores) e em *A Descendência do Homem e Seleção em Relação ao Sexo* [8] (ao falar sobre tribos cujos membros estavam dispostos a se sacrificar pelo bem comum¹), reconhecendo *o problema do altruísmo*. Fazemos distinção aqui entre altruísmo *psicológico*, relacionado com o agir em busca do bem-estar do próximo sem preocupação com seus próprios

¹“When two tribes of primeval man, living in the same country, came into competition, if (other circumstances being equal) the one tribe included a great number of courageous, sympathetic and faithful members, who were always ready to warn each other of danger, to aid and defend each other, this tribe would succeed better and conquer the other. [...] A tribe rich in the above qualities would spread and be victorious over other tribes: but in turn overcome by some other tribe still more highly endowed.” Darwin, *The Descent of Man* [8] p. 166

interesses [63] e altruísmo *biológico*, que está diretamente ligado ao conceito de *fitness* e pode ser classificado de duas formas: uma interação é *altruísta forte* quando aumenta o *fitness* do receptor enquanto reduz o do doador e é chamada de *cooperativa* se aumentar o *fitness* de ambos [4]. O problema do altruísmo é o problema de explicar como comportamentos altruístas biológicos poderiam ter surgido através de seleção natural. Como Darwin percebeu, altruísmo só é um problema sério caso aceitemos uma visão da evolução como totalmente centrada no organismo (*organism-centered view*). Seleção operando em grupos pode fazer surgir adaptações que sejam vantajosas para o grupo, de forma que não necessariamente precisem favorecer os organismos. Tal processo é hoje conhecido como *seleção multinível* (do inglês, *multilevel selection*)². Assim, precisamos sair do “nível” do indivíduo para encontrarmos uma solução para o altruísmo – no caso, subindo para o nível de grupos. Numa direção oposta, se “descermos” um nível para o nível dos genes³, o problema do altruísmo também encontra uma solução alternativa (ou complementar) em um processo conhecido como *seleção de parentesco* (*kin selection*). Portanto, o problema do altruísmo está intimamente relacionado a questão dos “níveis de seleção” [47].

Primeiramente, nota-se que o mundo biológico é notadamente caracterizado por uma organização hierárquica [41], com entidades de níveis inferiores incluídas em outras de níveis superiores. Genes se encontram dentro de cromossomos, que por sua vez se encontram dentro de células. Seguindo na hierarquia, encontramos tecidos e órgãos, organismos, grupos de parentesco, demes⁴, espécies e ecossistemas. Assim, os organismos multicelulares, que compõem o foco tradicional da biologia evolucionária, se encontram em algum lugar no meio da hierarquia.

Somado a isto, nota-se que o princípio de seleção natural pode ser posto de forma bastante abstrata. Segundo Darwin, se uma população de organismos varia com relação a *algo* e se estes variantes deixam mais descendentes que outros e se os pais tendem a se parecer com os filhos, então a composição da população mudará com o tempo, de forma que os variantes mais aptos (de maior *fitness*) gradualmente suplantarão os menos aptos. Lewontin [32] formaliza estes conceitos, afirmando que a seleção natural pode ser resumida a três princípios: variação fenotípica, *fitness* diferencial e heritabilidade (ou correlação entre pais e filhos). Maynard Smith [38], em uma descrição alternativa, também define três critérios semelhantes: multiplicação, variação e hereditariedade, desde que a variação afete a probabilidade de multiplicação. Assim, não só organismos individuais mas qualquer entidade que obedeça estes princípios estará sujeita à evolução darwiniana. Note que, aliás, nada nestas descrições restringe a seleção natural somente ao campo biológico – digna de nota é a aplicação dos conceitos darwinistas ao estudo de evolução cultural e comportamental (como Boyd e

²Quando proposto inicialmente por Wynne-Edwards [91], este processo recebeu o nome de “seleção de grupo” (*group selection*). A proposta de Wynne-Edwards, entretanto, foi acertadamente criticada por Williams [80], Hamilton [23], Maynard Smith [35] e Dawkins [9], de forma que o termo preferido atualmente é “seleção multinível”, que não está tão carregado do estigma inicial.

³*Gene*, aqui, deve ser entendido como uma seção de DNA que é herdada por inteiro como uma unidade e que exerce seus efeitos no organismo através de produtos de RNA ou proteínas. A codificação de proteínas pode resultar em um determinado traço fenotípico, mas em última análise é o gene que é herdado e não o traço.

⁴Um *deme* é uma população local de organismos de alguma espécie que cruzam uns com os outros ativamente e que compartilham do mesmo *pool* genético.

Richerson [50], p.e.).

Portanto, do ponto de vista lógico, evolução é possível em qualquer dos níveis hierárquicos, incluindo genes [9, 35] e grupos [82]. Apesar disto, o conceito de seleção de grupo é especialmente controverso – tendo sido largamente aceito até a década de 60, caiu no ostracismo após a publicação do livro de Williams [80] em 1966 e ressurgiu modernizado na década de 70, embora nunca mais tenha obtido a grande aceitação da comunidade científica. A seguir damos um breve panorama histórico desta controvérsia.

Como foi citado acima, a origem do conceito de seleção de grupo se dá na obra de Darwin, entre 1859 e 1871. Entretanto, a dificuldade em se explicar as adaptações de grupo não foi grandemente reconhecida até que a disciplina de genética de populações a colocou em foco. Exceções foram os trabalhos de Fisher [13], Haldane [22] e Wright [89], que enfatizaram que evolução dentro de populações únicas (ou não divididas) não poderiam explicar tais adaptações. Espécies evoluindo para escapar de extinção e populações evoluindo para evitar superpopulação requereriam um mecanismo diferente que o de presas evoluindo para escapar de predadores.

O primeiro trabalho matemático de grande influência foi o de Wright. Ele propôs um modelo de um único gene em uma população de indivíduos diplóides onde existe um alelo⁵ “socialmente vantajoso”, ou seja, que codifica uma característica de valor para a população mas que é desvantajoso a qualquer momento para os indivíduos que o portam. O *fitness* destes indivíduos é reduzido por um fator $(1 - s)$ para heterozigotos e $(1 - 2s)$ para homozigotos portadores deste alelo. Em compensação, o *fitness* de todos os genótipos é aumentado de um fator $(1 + bp)$, onde p é a frequência do alelo social na população. Wright mostrou que o tamanho da população cresce sempre que $b > 2s/(1 - 2sp)$, mas que p sempre tende a zero. Assim, mesmo que o indivíduo médio se beneficie dos efeitos do gene social, os portadores deste gene se beneficiam menos do que os indivíduos egoístas (não-portadores) e a característica social não evolui. Por fim, Wright concluiu que se existissem várias subpopulações (grupos) de diferentes frequências do alelo social, então aqueles grupos com frequência mais alta cresceriam mais rapidamente, enviando mais dispersadores para colonizar novos grupos: “De fato é difícil de ver como mutações socialmente vantajosas mas individualmente desvantajosas podem se fixar sem alguma forma de seleção entre grupos.” Sua solução, embora incompleta, forneceu material para especulações por mais 20 anos.

Em 1962, Wynne-Edwards publicou seu trabalho mais conhecido [91], cujas extravagâncias se tornaram ínfames no meio acadêmico e provocaram grandes reações, especialmente por parte de Williams [80] e Maynard Smith [35], tendo grande papel na “queda” do conceito de seleção de grupo. Wynne-Edwards estava interessado no problema de regulação populacional [60] – animais costumam viver em fartura e a fome é algo raro; de fato, existe alta correlação entre densidade populacional de uma espécie e a quantidade e qualidade de alimentos disponível. De acordo com ele, “Tais diferenças de densidade surgem de ativi-

⁵Um *alelo* é uma das várias formas que um mesmo gene pode assumir. No caso de um modelo diplóide com dois alelos, A e a , o genótipo de um indivíduo é determinado por qualquer uma das combinações possíveis: AA , aa e Aa – nos dois primeiros casos o indivíduo é chamado *homozigoto* e, no último, *heterizogoto*.

dades dos próprios animais e isto implica que densidade populacional está sujeita a um efetivo controle interno, isto é, é auto-regulada” [90]. A conservação de recursos alimentares seria feita através de rankings sociais e divisão territorial, que impediriam alguns indivíduos de tomar uma parte igual dos recursos disponíveis ou de se reproduzir. Para tanto, as espécies ainda necessitariam de um sistema de controle homeostático⁶ para regular a densidade populacional – por exemplo, demonstrações convencionais e sincronizadas ao amanhecer ou anoitecer, através das quais indivíduos tem acesso ao tamanho e densidade de suas populações. Percebendo que seleção individual favoreceria indivíduos que tentam maximizar sua reprodução sem cuidado com o bem-estar do grupo, seleção de grupo seria necessária para promover a evolução de regulação populacional. “Grupos nos quais convenções sociais não são honradas sofrem de superpopulação e uso desenfreado de recursos, e eventualmente extinção populacional. Grupos nos quais o uso de recursos é governado por sistemas de regulação populacional homeostáticos tendem a persistir por mais tempo e podem se espalhar para ocupar áreas deixadas vazias por grupos que não possuíam tais sistemas” [60]. Wynne-Edwards imaginou animais se reproduzindo abaixo de seu potencial para que a população não se extinguisse, enfatizando *extinção* diferencial dos grupos: “Sobrevivência é o prêmio supremo na evolução” [91]; em contraste, o modelo de Wright enfatizava *produtividade* diferencial – é selecionado o tipo que se reproduz mais, e não o de maior mortalidade.

Em sua crítica ao trabalho de Wynne-Edwards, Williams [80] fez distinção entre “adaptações de grupo”, que são características benéficas ao grupo e que evoluíram por seleção de grupo, e “benefícios fortuitos aos grupos”, características também benéficas aos grupos mas que teriam surgido por outros meios – seleção individual, por exemplo. Para ele, adaptações de grupo são raras ou até mesmo inexistentes; seleção de grupo é, portanto, inerentemente fraca e teoricamente supérflua – seus efeitos podem ser explicados de outras formas mais parsimoniosas.

À época da publicação de Williams, o trabalho de Hamilton [23, 24] havia sido recentemente publicado e sua teoria de *fitness* inclusivo (*inclusive fitness*), ou seleção de parentesco, fornecia justamente a forma mais parsimoniosa à que ele se referia ao mostrar que um comportamento altruísta poderia evoluir sem seleção de grupo. Seleção de parentesco é a evolução de características que favorecem a sobrevivência de parentes próximos do indivíduo afetado, através de processos que não requerem qualquer descontinuidade na estrutura populacional. Logicamente, haverá mais oportunidades para seleção de parentesco ser efetiva se parentes vivem próximos em grupos familiares isolados parcialmente, mas tal isolamento não é essencial. A expressão máxima da seleção de parentesco é dada pela *Regra de Hamilton*: genes altruístas crescem em frequência na população quando

$$rB > C, \quad (4.1)$$

onde B é o ganho de *fitness* do recipiente, C o custo reprodutivo da ação altruísta e r é o coeficiente de parentesco (*relatedness*) entre o recipiente e o ator altruísta ([11, 42]). O coeficiente de parentesco [87] é uma medida da consanguinidade de dois indivíduos e corresponde à probabilidade de que dois alelos sejam “idênticos

⁶Alguns sistemas, abertos ou fechados, possuem a propriedade de regular seu ambiente interno de forma a manter algumas de suas características constantes. À esta propriedade se dá o nome de *homeostase*

por descendência” (*identical by descent*, ou IBD), ou seja, de que sejam cópias idênticas de um mesmo alelo ancestral. Matematicamente,

$$r = p(A_2|A_1) - p(A_2|\bar{A}_1),$$

onde A_i corresponde ao evento “alelo A presente no indivíduo focal i” ($\bar{A}_1$ é, naturalmente, a negação de A_1), o indivíduo 1 é o ator e o indivíduo 2 é o recipiente da interação. A regra de Hamilton expressa o fato de que uma interação altruísta, ao diminuir o *fitness* do ator da interação mas aumentar o *fitness* de um receptor que com certa probabilidade r possui o mesmo gene que o ator, pode ser vantajosa para o gene desde que o *fitness* inclusivo deste (que leva em conta tanto a perda de *fitness* do ator, $-C$, quanto o ganho esperado do “parente” receptor, rB) tenha um ganho positivo.

Já a crítica de Maynard Smith [35] enfatizava a fragilidade da seleção de grupo – sua maior fraqueza seria a susceptibilidade à invasão por fenótipos egoístas e, assim, seria necessário que o fluxo genético entre os grupos seja pequeno pois “toda vez que um grupo possuidor da característica socialmente desejável é ‘infectado’ por um gene de comportamento anti-social, este gene tem grande probabilidade de se espalhar pelo grupo.” Outra dificuldade é explicar como os membros de um grupo passaram a ter aquela característica em primeiro lugar: “se geneticamente determinada, presumivelmente surgiu em um único indivíduo. Não pode ser vista como espalhando para todos os membros do grupo por seleção natural pois se pudesse fazer isto ... não haveria necessidade de invocar um mecanismo especial de seleção de grupo para explicá-la. Assim a única forma na qual a característica poderia se espalhar para todos os membros do grupo seria por deriva neutra”. Desta forma, os grupos deveriam ser pequenos. Ele propôs, no mesmo artigo, outro modelo que se tornaria simbólico no debate de seleção de grupo – o *haystack model* (“modelo do palheiro”). Neste modelo, supôs uma população de ratos habitantes de palheiros, no qual cada palheiro é colonizado por uma fêmea fertilizada, cujas crias formam uma colônia que vive no palheiro até o ano seguinte. Neste momento, os ratos migram e podem cruzar com membros de outras colônias antes de estabelecer uma nova colônia. Dentro de cada palheiro, Maynard Smith considerou um modelo de um único locus no qual o gene A_1 , se fixado, produz $1 + K$ vezes mais dispersadores que o gene A_2 ; entretanto, para simplificar a análise matemática, fez com que a seleção fosse a mais forte possível – se existe algum alelo A_2 dentro de um palheiro, então o grupo inteiro se fixa para A_2 antes da nova fase de dispersão. Desta forma, no momento em que as colônias se rompem, só existem dois tipos de colônia, A_1 e A_2 . Se uma fração r das fêmeas migrantes acasala apenas com machos de sua própria colônia e uma fração $1 - r$ acasala aleatoriamente, então o alelo A_1 se espalha caso

$$r(1 + K) > 1. \quad (4.2)$$

Assim, se os grupos são quase permanentemente isolados ($r \cong 1$) o alelo A_1 se espalhará caso seja vantajoso para o grupo ($K > 1$). Entretanto, caso haja uma grande quantidade de cruzamentos entre os palheiros ($r \not\cong 1$), seleção só poderia estabelecer o alelo caso tenha uma vantagem seletiva muito grande. Com cruzamentos totalmente aleatórios ($r = 0$), a condição (4.2) não poderia ser satisfeita. A conclusão apresentada por Maynard Smith, então, é que seleção de grupo poderia ocorrer, mas a modelagem matemática sugeria que teria efeitos

significativos apenas para parâmetros muito limitados [36]. Portanto, não seria observável na natureza pois exigiria parâmetros muito restritivos.

Com os trabalhos de Williams e Maynard Smith, a seleção de grupo foi desacreditada. Surgiu o consenso de que evolução multinível era teoricamente possível (como todos os modelos haviam demonstrado), mas empiricamente improvável. A seleção entre os grupos não poderia apagar os efeitos da seleção dentro do grupo a não ser por um conjunto muito restrito de parâmetros e, como é improvável que populações naturais existam em tais condições, seleção multinível foi considerada uma força insignificante de mudança evolucionária [77]. Assim, o conceito foi praticamente abandonado – por uma década a seleção de grupo rivalizava o Lamarckianismo como a mais repudiada ideia na teoria evolucionária [83] e este ainda é o estado atual de muitos círculos acadêmicos.

Por outro lado, houve um ressurgimento do conceito de seleção multinível com o trabalho de D. S. Wilson em 1975 [81]. Seu trabalho apresenta uma teoria de seleção multinível baseada em um conceito novo de grupo, o qual ele chamou de *trait-group* (*trait*, em português, se traduz como “traço”, mas nos ateremos ao termo original em inglês). Estes não são grupos necessariamente espacialmente restritos, mas sim grupos definidos pelas interações dos indivíduos. Estes indivíduos, por sua vez, frequentemente dispersam e trocam de grupos; o conjunto maior, determinado pelas relações de dispersão e acasalamento, é chamado de *deme*. Em suas palavras, “A maior parte dos organismos tem um estágio de dispersão ... Isto significa que indivíduos estão espacialmente restritos durante a maior parte de seu ciclo de vida, com excessão da fase de dispersão, quando o que era previamente uma fronteira é facilmente transcendida. ... A unidade de população mais facilmente concebida evolucionariamente é o *deme* e é determinada pelo movimento que ocorre durante o estágio de dispersão. Mas a maior parte das interações ecológicas, em termos de competição, acasalamento, alimentação e predação ocorre durante os estágios não-dispersivos nas subdivisões menores, que eu chamo de ‘*trait-groups*’. Em alguns casos os *trait-groups* são discretos e facilmente reconhecidos ... Em outros casos eles são contínuos e cada indivíduo forma o centro de seu próprio *trait-group*”. A maior diferença de seu modelo, à parte da nova definição de grupo, é como o cálculo do *fitness* de um traço é feito – “o efeito de uma característica no *fitness* relativo dentro do *trait-group* deve ser modelado e o *fitness* relativo para o *deme* obtido tomando-se a média ponderada sobre todos os *trait-groups* no *deme*. Modelos tradicionais de seleção negligenciam isto, ou seja, eles assumem que o *trait-group* é igual ao *deme*”. Aqui, então, o *fitness* é calculado globalmente sobre todo o *deme* – os traços possuem *fitness* diferentes dentro de cada grupo, mas o *fitness* do traço corresponde a uma média sobre os valores de todos eles.

D. S. Wilson considerou *trait-groups* compostos de dois tipos de indivíduos haplóides, A e B. Ao expressar seu comportamento, todo indivíduo A (o doador) muda seu próprio *fitness* (em uma quantidade f_d) e o *fitness* dos outros indivíduos em seu grupo (As e Bs igualmente – os recipientes, em uma quantidade f_r). Um indivíduo sofre seleção dentro de seu grupo, independentemente da composição de qualquer outro grupo que não o dele, e após este estágio, todos os indivíduos são lançados em um único *pool* de migrantes, a partir do qual os grupos da geração seguinte serão sorteados. Se N é o tamanho do grupo e a, b as proporções dos tipos A e B, respectivamente, o valor esperado da mudança de *fitness* per capita resultantes da característica manifestada é dada por

$$\begin{aligned}\text{mudança per capita do } fitness \text{ do tipo A} &= f_d + N(a - 1/n)f_r \\ \text{mudança per capita do } fitness \text{ do tipo B} &= Na f_r\end{aligned}$$

Se o deme contém mais de um *trait-group*, o *fitness* per capita dos tipos A e B para o *deme* são, respectivamente,

$$\frac{\sum_i Na_i[f_d + N(a_i - 1/N)f_r]}{\sum_i Na_i} \text{ e } \frac{\sum_i Nb_i[Na_i f_r]}{\sum_i Nb_i}.$$

O tipo A é selecionado somente se tiver *fitness* per capita mais alto, ou seja, se o primeiro termo acima for mais que o segundo, condição que pode ser expressa na forma

$$f_d > f_r \left[N \left(\frac{\sum_i a_i b_i}{\sum_i b_i} - \frac{\sum_i a_i^2}{\sum_i a_i} \right) + 1 \right]. \quad (4.3)$$

D. S. Wilson mostrou que se a composição dos *trait-groups* não é completamente aleatória, características altruístas que diminuem o *fitness* do doador podem evoluir (tal composição pode ser obtida se parentes se mantêm próximos uns dos outros, por exemplo). Imaginando que a característica seja um “grito de alarme”, um aviso de chegada de predador, visualizamos o processo da seguinte forma: dentro de cada grupo, o altruísta está em desvantagem e sofrerá seleção negativa, morrendo com maior frequência do que indivíduos que não gritem – assim, o *fitness* altruísta dentro do grupo é menor que o egoísta; em compensação, grupos com maior número de altruístas sofrem menos predação e contribuem com mais migrantes para o estágio de recolonização – assim, considerando o *fitness* no deme inteiro, o *fitness* altruísta é maior que o egoísta e a característica evolui.

O trabalho de D. S. Wilson, em conjunto com outros do mesmo período (listados em [83, 77]), corresponde à versão moderna da seleção multinível, na qual o significado de grupo foi alterado e expandido dos grupos tradicionais para os *trait-groups*, ou *grupos intradêmicos*, como vieram a ser conhecidos após [77]. Uma definição formal de grupo, citada em [83] é “a menor coleção de indivíduos dentro de uma população, definida de forma que o *fitness* genotípico calculado dentro de cada grupo não é função da composição de qualquer outro grupo”, ou seja, um grupo é um conjunto de indivíduos que interagem entre (e somente entre) eles próprios. Naturalmente todos os modelos citados até aqui se encaixam nesta definição, mas ela deixa claro que grupos podem ser comportamentalmente, em lugar de espacialmente, formados. Se indivíduos escolhem interagir somente entre si ou se eles o fazem por estar espacialmente separados não tem efeito nas equações. Assim, seleção de parentesco, onde os indivíduos interagem preferencialmente com seus parentes, pode ser vista dentro do *framework* de grupos intradêmicos, onde os grupos são formados pelos parentes próximos de cada indivíduo ainda que haja justaposição entre os grupos.

Muito do debate atual sobre seleção multinível ainda se baseia na plausibilidade empírica deste mecanismo. Wade [77], por sua vez, aponta que as hipóteses tradicionalmente impostas aos modelos de grupos são muito restritivas e poderiam ser postas de forma mais favorável. Digno de nota é o fato de que a discussão sobre seleção multinível tem se atido a casos em que as seleções nos

diferentes níveis (individual e de grupo) apontam em sentidos diferentes – embora seja claro que ambas possam operar na mesma direção com respeito a uma particular característica, esta possibilidade é raramente considerada. De fato, como nestes casos a evolução pode ser explicada apenas pela seleção individual, a seleção multinível como mecanismo tem sido ignorada com base no uso generalizado do princípio de parcimônia de Williams. Os trabalhos experimentais de Wade ([75],[76]) vão na direção contrária, mostrando que há diferenças significativas quando seleção multinível atua em conjunto com seleção individual, se comparada com seleção individual atuando isoladamente.

Outra faceta do debate é essencialmente semântica ([83, 47]) e se discute se estes modelos modernos deveriam, de fato, ser chamados de seleção de grupo, como exemplificado na crítica em [36]. Neste artigo, Maynard Smith argumenta que o modelo de *trait-groups* é, na verdade, um modelo de seleção de parentesco e não de seleção de grupo. Respostas a esta visão podem ser vistas em [62, 63].

Para acrescentar a este debate, Schonman, Vicente e Caticha [58] propuseram um *framework* baseado nos modelos de Fisher [13] e Wright [88] que se reduz, sob condições específicas, ao modelo de *trait-groups* de D. S. Wilson, podendo assim ser visto como uma extensão ou generalização deste último. Este modelo foi denominado *Two-Level Fisher-Wright* (2LFW) e será apresentado a seguir.

4.1 2LFW

Considere uma população de indivíduos haplóides divididos em g grupos ($g \rightarrow \infty$) de tamanho n finito e fixo. Os indivíduos são de dois tipos diferentes, o selvagem N e o mutante alternativo (altruísta) A e a reprodução é assexuada, sendo o tipo herdado sem mutação pelos descendentes. Assim, dizemos que um grupo é de tipo k se possui k altruístas. Como nos modelos já vistos neste texto, o *fitness* de cada indivíduo é modulado pela vizinhança, dependendo portanto do seu tipo e dos tipos dos indivíduos com os quais se relaciona (no caso, somente os pertencentes ao seu grupo).

Em um grupo de tipo k , o *fitness* de cada um dos k altruístas é dado por w_k^A e o de cada um dos $n - k$ selvagens (ou não-altruístas) é dado por w_k^N , cujas expressões são:

$$w_k^A = 1 + \delta v_k^A, \quad w_k^N = 1 + \delta v_k^N. \quad (4.4)$$

Como anteriormente, o *fitness* é então a somatória de um valor base (aqui, $w_0 \equiv 1$) e de um valor relacionado à seleção de um traço dado por algum jogo cujos *payoffs* são dados por v_k^A e v_k^N . A intensidade da seleção é determinada por δ . Também associamos um valor de *fitness para os grupos*:

$$\bar{w}_k = \frac{k w_k^A + (n - k) w_k^N}{n} = 1 + \delta \bar{v}_k, \quad \text{onde } \bar{v}_k = \frac{k v_k^A + (n - k) v_k^N}{n}, \quad (4.5)$$

ou seja, o *fitness* de um grupo é a média do *fitness* de seus indivíduos componentes.

A dinâmica proposta é, naturalmente, inspirada em um processo de Wright-Fisher ([29, 16, 12]). No Wright-Fisher, cada um dos membros da nova geração t escolhe um genitor na geração anterior $t - 1$, de forma independente e com probabilidade proporcional ao *fitness* dos indivíduos nesta última. Já no 2LFW há a ocorrência simultânea deste processo em dois níveis diferentes – cada grupo tem um grupo parental (escolhido com probabilidade proporcional ao *fitness* de grupo) e, uma vez escolhido o grupo parental, cada indivíduo dentro do grupo filho tem um genitor dentre os indivíduos do grupo parental (proporcionalmente aos *fitness* individuais *intragrupo*)⁷. As gerações não se intersectam.

Após o período de reprodução (ou seja, quando os g grupos estiverem formados e seus componentes definidos), uma fração m dos indivíduos escolhida aleatoriamente migra de seu grupo para algum grupo escolhido também aleatoriamente, sempre mantendo constante o número n de indivíduos em cada grupo. Matematicamente, cada indivíduo é declarado migrante com probabilidade m independente de qualquer outro fator e o processo de migração corresponde a uma permutação dentro do conjunto de migrantes. Assim, o caso $m = 1$ é formalmente equivalente ao *trait-group model* de D. S. Wilson e o 2LFW pode ser visto como uma generalização deste. A figura 4.1 ilustra o processo.

⁷Estritamente falando, um indivíduo ou grupo nunca *escolhe* um genitor. Cada grupo g_i tem grupos filhos em número proporcional ao seu *fitness* $\bar{w}(g_i)$ (que depende somente do número de As que possui) e cada um destes filhos deve ocupar um dos g “espaços” disponíveis na geração seguinte. Entretanto, dizer que cada um dos grupos (ou espaços disponíveis) de uma geração *escolhe* um pai dentre os grupos da geração anterior é matematicamente mais simples de ser exposto. O mesmo vale para a seleção intragrupo, onde dizemos que os indivíduos escolhem os pais dentre os indivíduos do grupo parental.

Figura 4.1: Dinâmica do 2LFW. Inicialmente cada grupo escolhe um grupo parental com probabilidade proporcional ao seu *fitness*; cada grupo g_i (de *fitness* $\bar{w}(g_i)$) é escolhido com probabilidade $p_{g_i} = \bar{w}(g_i) / \sum_k \bar{w}(g_k)$ (figura 4.1a). A seguir cada integrante do grupo escolhe um pai *de dentro* do grupo parental; se o grupo é de tipo k , um integrante de tipo i é escolhido como pai com probabilidade $p = w_k^i / \bar{w}$ (figura 4.1b). Por fim, com probabilidade m qualquer indivíduo é enviado para um *pool* de migrantes e depois devolvido a algum grupo aleatório, mantendo n constante em todos os grupos (figura 4.1c).

Grande parte da literatura está voltada ao jogo conhecido por Bens Públicos, ou *Public Goods* (PG), que é linear e definido por $v_k^A = -C + B(k-1)/(n-1)$, $v_k^N = Bk/(n-1)$, $0 < C < B$, no qual cada tipo A coopera, a um custo C para si e provendo um benefício B para o resto do grupo ([64, 48, 92]). Entretanto, não-linearidades aparecem naturalmente quando atividades envolvem

muitos membros do grupo simultaneamente, como quando o comportamento e os benefícios apurados estão condicionados à existência de um certo quorum. Por exemplo, a caça de uma presa grande requer um número mínimo de caçadores e a probabilidade de sucesso deve crescer rapidamente com o número de caçadores, mas deve saturar quando este número se torna muito grande.

Um exemplo de *fitness* não-linear é o do jogo de Bens Públicos Iterado, ou *Iterated Public Goods* (IPG). No IPG, um PG é repetido em média T vezes durante um ciclo de vida. Neste modelo, um tipo N nunca coopera, enquanto tipos A cooperam na primeira rodada e depois cooperam apenas se pelo menos uma fração a/n do grupo cooperou na rodada anterior; em outras palavras, o alelo A predispõe indivíduos a cooperar, mas assim que o fazem e obtêm um *feedback* de seu comportamento, podem continuá-lo ou interrompê-lo. Desta forma, o IPG é uma generalização do *tit-for-tat* [2] (e note que quando $T = 1$, o IPG é idêntico ao PG). Mais explicitamente, os *payoffs* no IPG são dados por

$$v_k^A = \begin{cases} -C + (k-1)B/(n-1), & \text{se } k \leq a \\ T(-C + (k-1)B/(n-1)), & \text{se } k > a \end{cases}$$

$$v_k^N = \begin{cases} kB/(n-1), & \text{se } k \leq a \\ TkB/(n-1), & \text{se } k > a \end{cases}$$

para constantes $0 < C < B$, $T \geq 1$ e $a \in \{1, 2, \dots, n-1\}$.

Outro exemplo um tanto mais simples é o jogo chamado de Limiar, ou *Threshold* (THR):

$$v_k^A = \begin{cases} -C, & \text{se } k < \theta \\ -C + A, & \text{se } k \geq \theta \end{cases}$$

$$v_k^N = \begin{cases} 0, & \text{se } k < \theta \\ A', & \text{se } k \geq \theta \end{cases}$$

para constantes positivas C , A e A' e algum inteiro $\theta \in 1, 2, \dots, n$. Aqui, o alelo A tem um custo, mas permite que seus portadores ganhem benefícios se houverem suficientes dos seus no grupo. Estas funções de *payoff* podem ser vistas como simplificações de funções mais complexas, nas quais o *payoff* cresce lentamente com k , então passa a crescer rapidamente, e logo satura (um exemplo é a caça de uma grande presa, como citamos acima, ou a chance de vitória em um conflito armado).

Estes jogos serão utilizados extensamente na análise do 2LFW a seguir.

4.2 *Early Stage*

Em um primeiro momento estaremos interessados nas condições necessárias para que o tipo altruísta se fixe na população. Sendo um processo probabilístico, sempre haverá a possibilidade de que o mutante A desapareça após algumas gerações, mas de interesse são os parâmetros tais que a probabilidade de extinção é diferente de 1. De forma mais precisa, um mutante A será *viável*, ou seja, haverá uma probabilidade positiva de sobreviver e se espalhar, se e somente se puder produzir um número de cópias que é ainda pequeno comparado com o tamanho da população, mas passível de produzir nas próximas gerações uma

sequência de arranjos com um número crescente de cópias até que se tornem uma fração não negligível da população.

No início do processo (manteremos a expressão em inglês do artigo original [58], *early stage*, ou E.S.), quando o número de grupos que contém altruístas ainda não é comparável com g , a competição destes grupos com eles mesmos é irrelevante – grupos estão basicamente competindo com os grupos sem altruístas que formam um fundo (*background*) de *fitness* $\bar{w} = 1$. Ao mesmo tempo, em primeira aproximação, neste estágio a criação de descendentes por um grupo que possui altruístas não sofre interferência da criação pelos outros grupos deste tipo, já que existem em pequeno número. Levando isto em conta, podemos aproximar a dinâmica do 2LFW no *early stage* por um processo de ramificação (Apêndice C) no qual o tipo A se reproduz (e sua linhagem se ramifica) sobre um fundo de tipos N. Como é possível que um grupo de tipo k gere grupos de tipo $k' \neq k$ através de seleção intragrupo, o processo em questão é um processo de ramificação de vários tipos (*multitype branching process* [25, 1]). Note que a aproximação de independência entre as linhagens é essencial para que fosse definida a aproximação por um processo de ramificação. Podemos, portanto, utilizar o ferramental descrito em [25, 1] e no apêndice C para analisar este processo – mais especificamente, sua viabilidade ou não, como definida acima.

No E.S., portanto, quando os novos g grupos são formados a cada geração, um grupo de tipo k tem probabilidade próxima de $\bar{w}_k/g$ de ser o genitor de cada um deles, de forma que cada grupo de tipo $k \geq 1$ pode ser visto como criando um número de grupos descendentes dado por uma distribuição binomial com parâmetros g e $\bar{w}_k/g$. Como $\bar{w}_k/g \ll 1$, esta binomial pode ser aproximada por uma distribuição de Poisson de média $\bar{w}_k$. Após a definição dos grupos parentais, ocorre o processo de seleção intragrupo: os indivíduos do novo grupo terão seus pais definidos de acordo com probabilidade proporcional aos *fitness* destes, de forma que um grupo que tem como parental um grupo de tipo k será de tipo k' com probabilidade

$$p(k, k') = \mathbb{P}(\text{Bin}(n, kw_k^A/n\bar{w}_k) = k'), \quad (4.6)$$

onde $\text{Bin}(n, p)$ é uma variável aleatória binomial com n tentativas e probabilidade p de sucesso. Assim, um grupo de tipo k cria, em média,

$$M_{k,k'} = \bar{w}_k p(k, k') \quad (4.7)$$

grupos de tipo k' na geração seguinte.

Quando $m > 0$ há ainda o processo de migração. Como o número de altruístas N^A corresponde a uma fração muito pequena da população, é altamente improvável que migrantes se assentem em grupos que contribuíram altruístas para o grupo de migrantes ou que algum grupo receba mais do que um migrante – todo migrante terminará o processo migratório em um grupo de tipo 0. Portanto, um grupo que antes do processo migratório possuía k' altruístas terá, após a migração, um número aleatório de altruístas dado por uma distribuição binomial com k' tentativas e probabilidade $1 - m$ de sucesso. Assim, um grupo de tipo k' é substituído por um de tipo k'' com probabilidade

$$A_{k',k''} = \mathbb{P}(\text{Bin}(k', 1 - m) = k''). \quad (4.8)$$

Este grupo também contribui com $k'm$ migrantes altruístas que, nas condições descritas ($g \rightarrow \infty$ e $N^A/ng \rightarrow 0$) irão com probabilidade 1 parar em grupos que

não possuíam altruístas antes da migração. Assim, o número esperado de grupos de tipo k'' criados a partir de grupos de tipo 0 que receberam um altruísta migrante é

$$B_{k',k''} = mk'\delta_{k'',1}. \quad (4.9)$$

Definimos então $N_k(t)$ como o número de grupos de tipo k na geração t e $N(t) := (N_1(t), \dots, N_n(t))$. Assim, o processo todo de replicação e migração pode ser escrito na seguinte forma matricial:

$$\mathbb{E}(N(t+1)|N(t)) = N(t)M(A+B) \quad (4.10)$$

e o número N^A de altruístas é dado por $N^A(t) = N_1(t) + 2N_2(t) + \dots + nN_n(t)$.

Nesta aproximação, a sobrevivência do gene altruísta é equivalente à sobrevivência do processo de ramificação $N(t)$. Podemos, portanto, utilizar o método descrito no apêndice C.1 para estimar a probabilidade de sobrevivência do 2LFW, como será feito na sessão 4.2.1.

Como a matriz $M(A+B)$ tem entradas estritamente positivas, podemos aplicar a ela o teorema de Perron-Frobenius (Apêndice C). De acordo com ele, existe um maior autovalor ρ único e positivo com autovetor pela esquerda ν , que pode ser normalizado (fazendo $\nu_1 + \dots + \nu_n = 1$). O autovalor ρ é, naturalmente, uma função de muitos parâmetros; mas se explicitarmos somente a dependência em m , o Teorema de Extinção (Apêndice C) nos diz que a sobrevivência do processo de ramificação é equivalente à condição

$$\rho(m) > 1. \quad (4.11)$$

Assim, existe um valor crítico m_s dado por

$$\rho(m_s) = 1 \quad (4.12)$$

tal que, se $m < m_s$, existe uma probabilidade não-nula de que o processo sobreviva; mas se $m > m_s$, há extinção certa (em [58] se prova que a equação (4.12) sempre tem solução).

No apêndice C.2 observamos que, no evento de sobrevivência, um processo de ramificação converge com probabilidade 1 para uma variável aleatória $\mathbf{W}$ de comprimento aleatório mas direção fixa e concordante com a do autovetor ν . Isto implica que o 2LFW, caso sobreviva, eventualmente se organiza estavelmente como ν . Chamamos o período que o processo leva até se organizar de *very early stage* (V.E.S.); após a organização o processo então entra em um período de estabilidade chamado de *stationary early stage* (S.E.S.), onde (apêndice C.2):

$$\mathbb{E}N(t) = C\rho^t\nu, \quad \mathbb{E}N^A(t) = C\rho^t \sum_k k\nu_k, \quad (4.13)$$

expressão válida quando o número de altruístas ainda é pequeno, ou seja, $N^A \sim O(1)$.

Como um indivíduo que carrega o gene A e que está presente em um grupo de tipo k produz um número esperado de descendentes dado por w_k^A , podemos também escrever $\mathbb{E}N^A(t) = C \sum_k w_k^A k\nu_k$, de forma que, junto com (4.13),

$$\rho = \frac{\sum_k w_k^A k\nu_k}{\sum_k k\nu_k}. \quad (4.14)$$

O lado direito da equação é o valor médio do *fitness* do gene altruísta na população quando organizado de acordo com o vetor ν . Assim, as equações (4.11) e (4.14) tomadas em conjunto implicam que o gene é viável quando

$$\frac{\sum_k w_k^A k \nu_k}{\sum_k k \nu_k} > 1, \quad (4.15)$$

ou seja, quando existe a possibilidade de que se organize estavelmente de acordo com alguma distribuição ν que o provenha com um *fitness* médio maior que 1 (e, consequentemente, maior que o *fitness* do gene selvagem N).

A figura 4.2 ilustra o 2LFW durante o E.S. para o caso de um IPG com $n = 2$. Os processos são iniciados em uma distribuição qualquer $f = (f_1, f_2)$ e então iterados de acordo com (4.10): $f(t+1) = f(t)M(A+B)$. O autovetor principal ν é a linha verde pontilhada e cada ponto corresponde a uma geração. O V.E.S. é o período entre o início e a chegada à direção principal ν – note que tipicamente sua duração é de poucas gerações. Já o S.E.S. é o período de contração (quadro A1, onde $m \gg m_s$ e quadro A2, onde $m \gtrsim m_s$) ou de expansão (quadro B1, onde $m \ll m_s$ e quadro B2, onde $m \lesssim m_s$) sobre a linha pontilhada, ou seja, na direção indicada por ν .

Coefficiente de parentesco

O *framework* 2LFW permite uma definição natural de “identidade genética por descendência” (*identity by descent*, ou IBD). Dois indivíduos na mesma geração t e no mesmo grupo são IBD se suas linhagens coalescerem em alguma geração $t-i$, $i > 0$ antes que se observe um evento migratório em alguma delas [59]. Assim, são IBD se possuírem o mesmo antepassado e se, voltando retrospectivamente em ambas as linhagens, este puder ser encontrado antes de um evento de migração, através do qual um dos indivíduos veio a fazer parte do grupo atual.

Escolhido um indivíduo focal e um outro indivíduo co-focal qualquer, se A_1 é o evento em que o indivíduo focal é altruísta e D é o evento em que ambos os indivíduos são IBD, então o coeficiente de parentesco (ou *relatedness*) é definido como

$$R_t = P_t(D|A_1), \quad (4.16)$$

onde está explícita a dependência temporal.

Quando $\delta \rightarrow 0$, é possível desacoplar a escala de tempo na qual o equilíbrio demográfico é atingido da escala de tempo na qual a seleção ocorre (sessão 4.3), de forma que o coeficiente de parentesco se torna independente de t [58]. Podemos então calcular $R_t \equiv R$ da seguinte forma: se indivíduos focal e co-focal forem ambos não migrantes, eles escolheram os pais do grupo parental de seu próprio grupo; com probabilidade $1/n$ eles escolheram o mesmo pai (pois $w_k^A \approx w_k^N$) e são IBD; com probabilidade $1-1/n$ eles escolheram pais diferentes, caso em que serão IBD se e somente se seus pais forem IBD e este evento tem probabilidade R de acontecer. Assim,

$$R = \frac{(1-m)^2}{n - (n-1)(1-m)^2}.$$

Assim, ao valor crítico m_s dado pela equação (4.12) obtemos, para $\delta \rightarrow 0$, um valor crítico R_s dado por

Figura 4.2: Diferença entre o V.E.S. e o S.E.S.. Cada ponto da trajetória representa uma geração e a linha verde pontilhada corresponde à distribuição ν . O V.E.S. é o período entre o início do processo e sua chegada à linha; o S.E.S. é o período de expansão ou contração sobre a linha. **PG** $\mathbf{n} = 2$, $\mathbf{B} = 3$, $\mathbf{C} = 1$, $\delta = 0.3$. Quadro A1: $m \gg m_s$; quadro A2: $m \gtrsim m_s$; quadro A3: $m \ll m_s$; quadro A4: $m \lesssim m_s$. Imagem cedida por R. Vicente.

$$R_s = \frac{(1 - m_s)^2}{n - (n - 1)(1 - m_s)^2}, \quad (4.17)$$

de forma que quando $R < R_s$ o processo é inviável e há extinção com probabilidade 1.

4.2.1 Estimativa da Probabilidade de Extinção

Quando a condição (4.11) é satisfeita, o processo é dito *viável*. Isto implica que existe uma probabilidade não-nula de que ele sobreviva. No V.E.S., entretanto, o 2LFW é dominado por flutuações probabilísticas e, mesmo que $\rho > 1$, há uma grande probabilidade de que o processo se extinga já nas primeiras gerações.

Como no E.S. o 2LFW pode ser bem aproximado por um processo de ramificação de vários tipos, podemos estimar sua probabilidade de extinção a partir

do Teorema da Extinção (apêndice C). Este teorema oferece uma fórmula para as probabilidades de extinção de qualquer processo de ramificação baseada em sua função geratriz – basta, portanto, calcular esta função para o 2LFW e as probabilidades serão dadas pela fórmula

$$\mathbf{q} = \mathbf{f}(\mathbf{q}), \quad (4.18)$$

onde $\mathbf{f}$ é a função geratriz e cada componente q_i é a probabilidade de extinção do processo caso seja iniciado com um grupo de tipo i . Harris [25] mostra que este valor pode ser encontrado através de sucessivas iterações da equação a partir de um vetor qualquer – se $\mathbf{f}_n(\cdot)$ é a n -ésima aplicação da função geratriz em um vetor qualquer (por exemplo, $\mathbf{f}_2 := \mathbf{f}(\mathbf{f}(\cdot))$), então

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \mathbf{f}_n(\mathbf{r}_0) = \mathbf{q}, \quad (4.19)$$

onde $\mathbf{r}_0$ é qualquer vetor inicial no cubo unitário diferente de $\mathbf{1}$, possibilitando uma estimativa numérica através da convergência desta dinâmica.

A função geratriz, por sua vez, é dada pela equação (C.1), que na notação desta sessão é da forma

$$f^i(q_1, \dots, q_n) = \sum_{r_1, \dots, r_n=0}^{\infty} \mathbb{P}(r_1, \dots, r_n | i) q_1^{r_1} \dots q_n^{r_n}. \quad (4.20)$$

Aqui, $\mathbb{P}(r_1, \dots, r_n | i)$ é a probabilidade de que um grupo de tipo i gere r_1 grupos de tipo 1, r_2 grupos de tipo 2, etc., levado em conta o processo migratório. Assim, se um grupo de tipo 1 gerou dois grupos de tipo 2, mas um dos altruístas de um destes grupos migrou para outro grupo de tipo 0, então $r_1 = 1$, $r_2 = 1$ e todos os outros $r_k = 0$ e este processo ocorreu com probabilidade $\mathbb{P}(1, 1, 0, \dots, 0 | 1)$. Nesta sessão indicamos uma forma fechada para a função geratriz do 2LFW no caso simples de um processo sem migração ($m = 0$) e apresentamos uma relação de recorrência que servirá para produzir uma estimativa numérica de seu valor no caso mais complexo onde $m \neq 0$.

Dinâmica sem migração ($m = 0$)

Se não houver migração no 2LFW, o cálculo de $\mathbb{P}(r_1, \dots, r_n | i)$ é direto. Um grupo de tipo i gera filhos distribuídos de acordo com uma Poisson de média w_i , ou seja, terá N filhos com probabilidade $\mathbb{P}(\text{Poisson}(w_i) = N)$. Cada um destes filhos, por sua vez, será de tipo j com probabilidade $p_{ij} = \mathbb{P}(\text{Bin}(n, kw_i^A/n\bar{w}_i) = j)$ (de acordo com a equação (4.6)); assim, os N filhos serão distribuído multinomialmente. Note que dentre os N filhos gerados estão sendo considerados grupos que, através do processo de seleção intragrupo, possivelmente serão de tipo 0. Desta forma, $p_{i0} \neq 0$ e p_{ij} só é normalizada levando em conta este valor, ou seja, $\sum_{j=0}^n p_{ij} = 1$, de forma que $\mathbb{P}(r_1, \dots, r_n | i)$ só pode ser obtida após a marginalização de $\mathbb{P}(r_0, r_1, \dots, r_n | i)$.

Assim, se $N = \sum_{j=0}^n r_j$ é o número total de filhos, com r_j sendo o número de filhos de tipo j , temos que

$$\mathbb{P}(r_0, r_1, \dots, r_n | i) = \left(\frac{e^{-w_i} w_i^{(r_0 + \sum_{j=1}^n r_j)}}{(r_0 + \sum_{j=1}^n r_j)!} \right) \left(\frac{(r_0 + \sum_{j=1}^n r_j)!}{r_0! r_1! \dots r_n!} p_{i0}^{r_0} p_{i1}^{r_1} \dots p_{in}^{r_n} \right), \quad (4.21)$$

onde o primeiro fator corresponde ao número de filhos gerados (distribuição de Poisson) e o segundo, à sua organização dada pela distribuição multinomial.

Entretanto, estamos interessados (equação (4.20)) em $\mathbb{P}(r_1, \dots, r_n | i)$. Para obtê-la, basta tomar a distribuição marginal de (4.21):

$$\begin{aligned} \mathbb{P}(r_1, \dots, r_n | i) &= \sum_{r_0=0}^{\infty} \mathbb{P}(r_0, r_1, \dots, r_n | i) \\ &= e^{-w_i} w_i^{\sum_{j=1}^n r_j} \prod_{j=1}^n \frac{p_{ij}^{r_j}}{r_j!} \sum_{r_0=0}^{\infty} \frac{w_i}{r_0!} p_{i0}^{r_0} \\ &= e^{-w_i} \prod_{j=1}^n \frac{(p_{ij} w_i)^{r_j}}{r_j!} e^{w_i p_{i0}} \\ &= e^{-w_i(1-p_{i0})} \prod_{j=1}^n \frac{(p_{ij} w_i)^{r_j}}{r_j!} \end{aligned} \quad (4.22)$$

A função geratriz (C.1) fica então

$$\begin{aligned} f_i(s_1, \dots, s_n) &= \sum_{r_1=0}^{\infty} \dots \sum_{r_n=0}^{\infty} \mathbb{P}(r_1, \dots, r_n | i) s_1^{r_1} \dots s_n^{r_n} \\ &= e^{-w_i(1-p_{i0})} \sum_{r_1} \dots \sum_{r_n} \prod_{j=1}^n \frac{(p_{ij} w_i s_j)^{r_j}}{r_j!} \\ &= e^{-w_i(1-p_{i0})} \left(\sum_{r_1} \frac{(p_{i1} w_i s_1)^{r_1}}{r_1!} \right) \dots \left(\sum_{r_n} \frac{(p_{in} w_i s_n)^{r_n}}{r_n!} \right) \\ &= e^{-w_i(1-p_{i0})} \prod_{j=1}^n \sum_{r=0}^{\infty} \frac{(p_{ij} w_i s_j)^r}{r!} \\ &= \exp \left[-w_i \left(1 - p_{i0} - \sum_{j=1}^n p_{ij} s_j \right) \right] \end{aligned} \quad (4.24)$$

Assim, da expressão acima e de (4.18), as probabilidades de extinção são dadas pelo sistema

$$\begin{aligned}
q_1 &= \exp \left[-w_1 \left(1 - p_{10} - \sum_{j=1}^n p_{1j} q_j \right) \right] \\
&\vdots \\
q_n &= \exp \left[-w_n \left(1 - p_{n0} - \sum_{j=1}^n p_{nj} q_j \right) \right].
\end{aligned} \tag{4.25}$$

Na figura 4.3 observamos a probabilidade de extinção de um processo de 2LFW sem migração com *payoffs* de um IPG (os parâmetros todos se encontram na legenda). Comparamos os valores teóricos obtidos numericamente a partir de (4.25) com valores empíricos obtidos através de simulações, que são de dois tipos: primeiramente, simulamos um processo de ramificação de vários tipos cujas probabilidades de transição são dadas pela descrição do 2LFW acima; de maior interesse, entretanto, são as simulações do 2LFW propriamente dito, feitas de forma a corresponder exatamente à descrição do *framework*.

Entretanto, deve ser levado em conta que o 2LFW é um sistema que se aproxima de um processo de ramificação somente em seus estágios mais iniciais, de forma que a estimativa de sua probabilidade de sobrevivência deve levar em conta somente este período – quando a quantidade de altruístas se torna da ordem de g , não se pode mais dizer que a reprodução dos grupos com altruístas ocorre independentemente da dos grupos de tipo 0 e nem que não há interferência de linhagens. Assim, consideramos um evento de *sobrevivência* o caso em que o número de altruístas se torna da ordem de g ($N^A \sim g$), ou seja, o processo sobrevive quando sai do E. S., ainda que o valor limite (*cutoff*) escolhido possa ser um tanto arbitrário. Note que este procedimento inevitavelmente desconsidera alguns eventos de extinção que possivelmente ocorreriam mesmo após N^A ultrapassar o valor limite escolhido, de forma que o valor obtido através de simulações pode representar uma pequena subestimação do valor real.

Observa-se que as probabilidades calculadas numericamente tem grande concordância com os valores simulados, o que constitui uma boa evidência de que a aproximação do 2LFW por um processo de ramificação é correta. Também pode ser notado que processos iniciados com grupos de tipo maior tem menor probabilidade de extinção, como é esperado, já que o *fitness* de um grupo no IPG é crescente com o número de altruístas que possui (e, portanto, um grupo de tipo j gera um número esperado de filhos n_j que é maior que o número esperado de filhos n_i de um grupo de tipo $i < j$).

Com migração ($m \neq 0$)

Na sessão anterior, um grupo de tipo i produzia r_1 elementos de tipo 1, r_2 elementos de tipo 2, etc. com probabilidade $\mathbb{P}(r_1, \dots, r_n | i)$. Quando inserimos migração no processo, cada um destes $r_i, i = 1, \dots, n$ grupos de tipo i tem probabilidade $A_{ij} = \mathbb{P}(\text{Bin}(i, 1 - m) = j)$ de se transformar em um grupo de tipo j e outros $i - j$ grupos de tipo 1. Note que isto ocorre porque estamos no V.E.S. e todo indivíduo A que migrar de algum grupo deve necessariamente parar em algum grupo de tipo 0, transformando-o em um grupo de tipo 1.

Portanto, a probabilidade buscada agora é

Figura 4.3: $\mathbf{m} = \mathbf{0}$: Probabilidade de extinção q do 2LFW calculada teoricamente e estimada através de 10^6 simulações/ponto do 2LFW ($g = 50000$) e de 3×10^5 simulações/ponto de um processo de ramificação equivalente, para diversos tipos iniciais. $\mathbf{IPG}$, $\mathbf{n} = 10$, $\delta \cdot \mathbf{T} = 0.01$, $\mathbf{B}/\mathbf{C} = 3$, $\mathbf{a} = 4$. As incertezas foram obtidas através do método de *bootstrap* e são menores que os pontos mostrados. Limite utilizado: $N^A = g/10$.

$$\mathbb{P}(r_1, \dots, r_n | i) = \sum_{x_1=0}^{\infty} \cdots \sum_{x_n=0}^{\infty} \mathbb{P}_{m=0}(x_1, \dots, x_n | i) \mathbb{P}[(x_1, \dots, x_n) \rightarrow (r_1, \dots, r_n)], \quad (4.26)$$

onde $\mathbb{P}_{m=0}$ é obtida através da equação (4.23) como na sessão anterior e o último termo é a probabilidade de que um conjunto de x_1 grupos de tipo 1, x_2 grupos de tipo 2, etc. se transforme através de migrações em um conjunto de r_1 grupos de tipo 1, r_2 grupos de tipo 2, etc. Portanto, na equação acima, estamos calculando as probabilidades de que conjuntos de todas as combinações de grupos possíveis $x_1 \dots, x_n$ sejam formados e multiplicando pela probabilidade de que estes conjuntos se transformem no conjunto de interesse, $r_1, \dots, r_n$. Esta probabilidade é normalizada corretamente se as probabilidades de transição o forem; a saber, se

$$\sum_{r_1=0}^{\infty} \cdots \sum_{r_n=0}^{\infty} \mathbb{P}[(x_1, \dots, x_n) \rightarrow (r_1, \dots, r_n)] = 1, \quad \forall x_1, \dots, x_n \in \mathbb{N}, \quad (4.27)$$

onde $\mathbb{N}$ é o conjunto dos inteiros não-negativos. Note que como o número de altruístas é conservado no processo migratório, podemos desconsiderar os

grupos de tipo 0 formados neste estágio. Por outro lado, a construção de $\mathbb{P}[(x_1, \dots, x_n) \rightarrow (r_1, \dots, r_n)] = 1$ exige certo cuidado e, por isso, a faremos em partes nas sessões seguintes, partindo do caso mais simples ($n = 2$) até o caso de n qualquer.

1. **Caso $n = 2$:** Transição $(j_1, j_2) \rightarrow (k_1, k_2)$

Quando $n = 2$, basta calcularmos a probabilidade de transição $\mathbb{P}[(j_1, j_2) \rightarrow (k_1, k_2)]$, ou seja, a probabilidade de que j_1 grupos do tipo 1 e j_2 grupos do tipo 2 gerem, por migração, k_1 grupos do tipo 1 e k_2 grupos do tipo 2. Esta probabilidade é nula para a maior parte das transições e, abaixo, listamos algumas observações que restringem os casos possíveis:

- (a) Como no V.E.S. todo migrante termina o processo migratório em um grupo de tipo 0, grupos de tipo 1 só podem gerar outros grupos também de tipo 1: caso o altruísta migre, seu grupo anterior se transformará em um de tipo 0 e seu atual será de tipo 1, situação que é exatamente equivalente a anterior à migração e o processo migratório foi indiferente no que se refere à demografia como um todo. Assim, migrações sofridas por indivíduos destes grupos podem ser ignoradas no cálculo a seguir, pois estamos interessados somente no *número* de grupos de cada tipo e este não se altera com tais migrações.
- (b) Já os grupos de tipo 2 podem sofrer migrações de duas formas: perdendo 1 ou 2 indivíduos de tipo A. Note que é indiferente se o grupo perde 1 ou 2 altruístas na migração, pois o resultado final é sempre dois novos grupos de tipo 1 (em um dos casos, há ainda 1 de tipo 0 formado a partir do grupo de tipo 2 que perdeu os dois As, mas que é ignorado neste cálculo).
- (c) Ao mesmo tempo, é necessário que $j_2 \geq k_2$ para que esta transição aconteça, pois um grupo nunca aumenta seu tipo numa migração no V.E.S.. Assim, se houvessem $j_2 < k_2$ grupos de tipo 2, não haveria possibilidade de que outros $k_2 - j_2$ grupos de tipo 2 surgissem. E, naturalmente, dos j_2 grupos de tipo 2, k_2 não devem sofrer migrações, para que continuem sendo de tipo 2.
- (d) Por fim, os restantes $j_2 - k_2$ grupos de tipo 2 devem sofrer migração, cada um destes gerando 2 grupos de tipo 1. A transição de um estado pra outro, portanto, só pode ocorrer se o número de grupos de tipo 1 formados por estas migrações corresponda ao número faltante de tipos 1 no estado inicial, ou seja, se $j_2 - k_2 = (k_1 - j_1)/2$.

Chamamos de m_i o número de grupos (aqui, de tipo 2) que sofrem migração de forma a *restar* i As. Ou seja, m_0 é o número de grupos de tipo 2 que perderam os dois altruístas por migração (sobrando 0) e m_1 o número dos que perderam 1. A probabilidade de que esta transição aconteça é então dada por uma multinomial:

$$\mathbb{P}[(j_1, j_2) \rightarrow (k_1, k_2)] = \sum_{m_0=0}^{j_2-k_2} \frac{j_2!}{k_2!m_0!m_1!} A_{2,2}^{k_2} A_{2,1}^{m_1} A_{2,0}^{m_0} \delta_{j_2-k_2, (k_1-j_1)/2}, \quad (4.28)$$

onde $m_1 = j_2 - k_2 - m_0$.

2. **Caso n = 3:** Transição $(j_1, j_2, j_3) \rightarrow (k_1, k_2, k_3)$

Como as migrações sofridas pelos grupos são independentes, o estado final do sistema após as migrações é dado pelo agregado das transições todas. Assim, podemos primeiramente avaliar as migrações que os grupos de tipo 3 sofrem e só posteriormente considerar o restante dos grupos, como será melhor visto a seguir.

Um grupo de tipo 3 sofre migrações de três formas possíveis: perdendo 1 altruísta com probabilidade $A_{3,2}$ (gerando, assim, um grupo de tipo 1 e outro de tipo 2), perdendo 2 altruístas com probabilidade $A_{3,1}$ (gerando três grupos de tipo 1) ou perdendo 3 altruístas com probabilidade $A_{3,0}$ (gerando, também, três grupos de tipo 1). Com probabilidade $A_{3,3}$ o grupo não sofre migrações e mantém seus 3 altruístas.

Se quisermos avaliar uma transição do tipo $(\cdot, \cdot, j_3) \rightarrow (\cdot, \cdot, k_3)$, é fácil notar que esta só pode ocorrer se $j_3 - k_3$ grupos de tipo 3 sofrerem migração, deixando de ser de tipo 3, e se k_3 grupos mantiverem seus 3 indivíduos altruístas.

Utilizando a mesma notação anterior (m_i é o número de grupos, aqui de tipo 3, que ainda possuem i altruístas após as migrações), temos que, com probabilidade

$$\frac{j_3!}{k_3!m_0!m_1!m_2!} A_{3,3}^{k_3} A_{3,2}^{m_2} A_{3,1}^{m_1} A_{3,0}^{m_0} \quad (4.29)$$

o estado (j_1, j_2, j_3) gerou k_3 grupos de tipo 3. Quanto aos restantes $j_3 - k_3$ grupos de tipo 3 que sofreram migrações, m_2 perderam um altruísta, se transformando em um grupo de tipo 2 e outro de tipo 1 cada e $m_0 + m_1$ se transformaram em três grupos de tipo 1 cada. Mas ainda restam as migrações possivelmente sofridas pelos j_2 grupos de tipo 2 e pelos j_1 grupos de tipo 1, que devem ser consideradas a seguir. Como já foram formados $m_2 + 3(m_0 + m_1)$ grupos de tipo 1 e m_2 grupos de tipo 2, os restantes j_1 grupos de tipo 1 e j_2 grupos de tipo 2 agora devem dar origem a apenas $k_1 - m_2 - 3(m_0 + m_1)$ grupos de tipo 1 e $k_2 - m_2$ grupos de tipo 2, em um processo independente que pode ser visto como uma transição $(j_1, j_2) \rightarrow (k_1, k_2)$, que ocorre com probabilidade dada pela equação (4.28). Com isto estabelecemos uma relação de recorrência. A probabilidade de que o estado (j_1, j_2, j_3) gere o estado (k_1, k_2, k_3) é dada por

$$\begin{aligned} \mathbb{P}[(j_1, j_2, j_3) \rightarrow (k_1, k_2, k_3)] = \\ \sum_{m_0=0}^{j_3-k_3} \sum_{m_1=0}^{j_3-k_3-m_0} \frac{j_3!}{k_3!m_0!m_1!m_2!} A_{3,3}^{k_3} A_{3,2}^{m_2} A_{3,1}^{m_1} A_{3,0}^{m_0} \times \\ \times \mathbb{P}[(j_1, j_2) \rightarrow (k_1 - 3(m_0 + m_1), k_2 - m_2)], \end{aligned} \quad (4.30)$$

onde o último termo é dado pela equação (4.28).

3. Caso n qualquer: Transição $(j_1, \dots, j_n) \rightarrow (k_1, \dots, k_n)$

Extrapolando o raciocínio das sessões anteriores, podemos encontrar uma relação de recorrência na qual primeiro se avalia as transições dos grupos de tipo n , restando então transições entre todos os grupos de tipo até $n - 1$, que podem ser transformadas em transições entre grupos de tipo até $n - 2$ e assim se segue até restarem somente transições entre grupos de tipo 1 e 2, que podem ser avaliadas pela fórmula (4.28).

Como antes, k_n grupos de tipo n não devem sofrer migrações e $j_n - k_n$, por sua vez, sim. Com probabilidade dada por uma multinomial estes grupos gerarão $n(m_0 + m_1) + (n - 2)m_2 + (n - 3)m_3 + \dots + 1m_{n-1}$ grupos de tipo 1, m_2 grupos de tipo 2, m_3 grupos de tipo 3, etc. A probabilidade de transição pode então ser colocada na forma:

$$\begin{aligned} \mathbb{P}[(j_1, \dots, j_n) \rightarrow (k_1, \dots, k_n)] = \\ \sum_{m_0=0}^{j_n-k_n} \sum_{m_1=0}^{j_n-k_n-m_0} \dots \sum_{m_{n-2}=0}^{j_n-k_n-\sum_{i=0}^{n-3} m_i} \frac{j_n!}{k_n!} A_{n,n}^{k_n} \prod_{i=0}^{n-1} \frac{A_{n,i}^{m_i}}{m_i!} \times \mathbb{P}\left[\left(j_1, \dots, j_{n-1}\right) \right. \\ \left. \rightarrow \left(k_1 - n(m_0 + m_1) - \sum_{i=2}^{n-1} (n-i)m_i, k_2 - m_2, \dots, k_{n-1} - m_{n-1}\right)\right]. \end{aligned} \quad (4.31)$$

Resultados

A introdução do processo migratório nos impossibilitou de encontrar uma forma fechada para a função geratriz no caso $m \neq 0$. Ao mesmo tempo, a relação de recorrência encontrada acima é computacionalmente muito cara, não bastasse o número infinito de termos em todas elas. Desta forma, para obter os resultados numéricos, precisamos truncar as somas em valores decididos através de sucessivos testes – no entanto, este procedimento inevitavelmente faz com que as somatórias sejam subestimadas e, conseqüentemente, as probabilidades de extinção também o são (este efeito se torna ainda mais sensível com n grande, pois os truncamentos têm de ser feitos com valores ainda menores devido ao tempo de execução computacional). Mas, como foi observado anteriormente, também existe um elemento de subestimação presente nas simulações.

Podemos observar nos gráficos 4.4 e 4.5 que os resultados obtidos através de simulações do processo de ramificação concordam com valores obtidos numericamente, evidenciando que as relações de recorrência acima estão corretas. Já os valores obtidos através de simulações do 2LFW estão subestimados. Não conhecemos a causa deste efeito, mas não parece ser resultante de um valor limite baixo (o limite utilizado nas simulações do 2LFW foi $N^A = g/2$ enquanto nas do processo de ramificação, $N^A = g/10$) e outras simulações indicam independência do número g de grupos (não mostrado aqui); entretanto, os resultados do 2LFW parecem se aproximar dos outros com n crescente (compare figuras 4.5, onde $n = 5$, com 4.4, onde $n = 2$).

Note também que a probabilidade de extinção é igual a 1 para valores grandes de m . Isto corresponde ao fato de que $\rho < 1$ para $m > m_s$ e o processo se torna inviável. Para $m < m_s$ o processo é viável e há probabilidade não-nula de sobrevivência (dada por $1 - q$). Também é relevante o fato de que

as probabilidades de sobrevivência se tornam não-nulas simultaneamente para todos os tipos: pelas expressões (4.18) e (4.20) é fácil notar que se algum $q_i = 0$, então todo q_j ($j \neq i$) deve ser igualmente nulo. Isto é equivalente ao fato de que para todo 2LFW iniciado por algum tipo i , existe uma probabilidade não-nula P_{ij} de que em um número finito de gerações este grupo dê origem a um e somente um grupo de qualquer tipo $j \neq i$ – esta situação é então equivalente a um 2LFW iniciado por um tipo j e, se existe uma probabilidade nula de sobrevivência q_j , deve ser não-nulo também o valor de q_i .

Figura 4.4: Probabilidade de extinção q do 2LFW calculada teoricamente e estimada através de 2×10^5 simulações/ponto do 2LFW ($g = 50000$) e de um processo de ramificação equivalente. **PG**, $\mathbf{n} = 2$, $\delta = 0.2$, $\mathbf{B/C} = 3$. As incertezas foram obtidas através do método de *bootstrap* e são menores que os pontos mostrados. Limites utilizados: para o 2LFW, $N^A = g/2$; para o processo de ramificação, $N^A = g/10$.

Figura 4.5: Probabilidade de extinção q do 2LFW calculada teoricamente e estimada através de 2×10^5 simulações/ponto do 2LFW ($g = 50000$) e de um processo de ramificação equivalente. **PG**, $\mathbf{n} = 5$, $\delta = 0.4$, $\mathbf{B/C} = 3$. As incertezas foram obtidas através do método de *bootstrap* e são menores que os pontos mostrados. Limites utilizados: para o 2LFW, $N^A = g/2$; para o processo de ramificação, $N^A = g/10$.

4.3 *Late Stage* e Seleção Fraca

Uma vez que um evento de sobrevivência do gene A ocorreu, o número N^A de altruístas passa a crescer à taxa ρ (equação (4.13)) e, eventualmente, se torna não negligível constituindo uma fração $p(t)$ da população. Este estágio, no qual $N^A \sim \mathcal{O}(g)$, é chamado de *late stage* (ou L.S.).

No L.S., N^A é grande e passa a valer a lei dos grandes números, de forma que podemos descrever o sistema de forma determinística. Assim, definimos $\Delta p = p(t+1) - p(t)$ e utilizamos a versão discreta da equação do replicador [59]:

$$\bar{w}\Delta p = p(w^A - \bar{w}) = p(1-p)(w^A - w^N), \quad (4.32)$$

onde $\bar{w} := pw^A + (1-p)w^N$ é o *fitness* médio de todos os indivíduos na população. Como o gene A está organizado como ν , o *fitness* médio dos indivíduos de tipo A é $w^A = 1 + \delta \sum_k k\nu_k v_k^A / \sum_k k\nu_k$ (equação (4.14)). Quando $p \ll 1$, em boa aproximação o *fitness* médio é $\bar{w} = 1$ e obtemos

$$\Delta p = p\delta \frac{\sum_k v_k^A k\nu_k}{\sum_k k\nu_k}. \quad (4.33)$$

No caso de seleção fraca, ou seja, $0 < \delta \ll 1$, há uma separação nas escalas de tempo [59, 57]: em um tempo de ordem $1/m$ a população atinge uma situação de quasi-equilíbrio (com erro de ordem δ), como se estivesse somente sob a influência de deriva genética sem sofrer efeitos de seleção; só então a seleção passa a produzir mudanças nesta distribuição a uma taxa de ordem δ .

Portanto, para descrever a demografia no L.S., primeiramente devemos considerar o caso neutro, ou seja, $\delta = 0$. Note que o sistema pode ser descrito por uma cadeia de Markov: se $f_k(t)$ é a probabilidade de que um grupo selecionado aleatoriamente na geração t seja de tipo k , então

$$f_k(t) = \sum_j T_{j,k}(t-1)f_j(t-1) \quad (4.34)$$

Com $\delta = 0$, $w_k^A = w_k^N = 1$ para todo k – os tipos A e N possuem o mesmo *fitness* e eles são idênticos com relação à seleção natural. Portanto, cada indivíduo na geração t é de tipo A com probabilidade $p(t-1)$ e, pela lei dos grandes números, $p(t) = p(t-1) = p$. Ou seja, a proporção p de altruístas se mantém constante. Quando uma nova geração é gerada, com probabilidade $1-m$ cada indivíduo em um grupo tem seu tipo sorteado do grupo parental e com probabilidade m tem seu tipo sorteado do *pool* de migrantes, que também possui tipos A em proporção p . Desta forma,

$$T_{j,k} = \mathbb{P}(\text{Bin}(n, (1-m)(j/n) + mp) = k) \quad (4.35)$$

Assim $(f_0(t), \dots, f_n(t))$ converge para a distribuição estacionária $\varphi(p) = (\varphi_0(t), \dots, \varphi_n(t))$, dada pela condição de estacionariedade

$$\varphi_k(p) = \sum_j T_{j,k} \varphi_j(p) \quad (4.36)$$

Organizados desta forma, os genes A e N têm *fitness*

$$w^A(p) = 1 + \frac{\sum_k k \varphi_k(p) v_k^A}{np} \quad (4.37)$$

$$w^N(p) = 1 + \frac{\sum_k (n-k) \varphi_k(p) v_k^N}{n(1-p)} \quad (4.38)$$

e basta substituir em (4.32) para se obter

$$\Delta p = \delta p(1-p)(v^A - v^N), \quad (4.39)$$

onde v^A e v^N são os *payoffs* médios obtidos pelos genes A e N, respectivamente. Ou seja, acelerando-se o tempo por um fator $1/\delta$, $p(t)$ evolui como a equação do replicador e, assim, possui os equilíbrios triviais $p = 0$, $p = 1$ e (possivelmente) um equilíbrio p^* tal que $v^A(p^*) = v^N(p^*)$. Mais precisamente, v^A e v^N são funções de p através de $\varphi(p)$, de forma que, sob seleção fraca, para encontrarmos a distribuição de equilíbrio para um determinado valor de m basta encontrar p^* tal que $v^A(\varphi(p^*)) = v^N(\varphi(p^*))$.

Na figura 4.7 pode ser observado o desenvolvimento de uma população para dois valores de R diferentes em um IPG com seleção fraca. As simulações foram feitas como descrito abaixo e comprovam que a população (cuja demografia é indicada pelo histograma) sempre se organiza como a distribuição teórica $\varphi(p(t))$ (círculos pretos).

Cálculo dos valores teóricos e simulações

Como a probabilidade de sobrevivência do 2LFW é muito baixa (conforme os resultados da sessão 4.2.1), os eventos nos quais o processo sobrevive e cresce até se estabilizar em seu equilíbrio $p^* \neq 0$ são muito raros, o que impossibilita uma boa amostragem estatística. Desta forma, a saída encontrada foi dotar o 2LFW de mais um estágio de *mutação*: após as migrações, quando todos os indivíduos estão (possivelmente) realocados em seus novos grupos, todo gene pode sofrer uma mutação (um A se torna N e vice-versa) com probabilidade $\mu \ll 1$. Isto possibilita o surgimento de genes A a todo momento e, em consequência, uma simulação de longa duração é suficiente para que o processo em algum momento sobreviva e chegue a seu equilíbrio (a hipótese é que este estágio de mutações não altera significativamente os valores de p^*). Na figura 4.6 observamos a série temporal de duas destas simulações: a primeira foi iniciada como descrito, com apenas um gene A em uma população de Ns, ou seja, com $p = 0$; na segunda simulamos um 2LFW “invertido”, onde todos os indivíduos em $t = 0$ eram As e somente um era N, ou seja, $p(t = 0) = 1$.

Assim que a série temporal se estabiliza, tomamos a média temporal de p a partir deste ponto e é a este valor $\langle p(t) \rangle$ que chamamos de “equilíbrio simulado”. Note que a série oscila em torno deste valor, devido em parte ao tamanho finito do sistema simulado mas também por causa das mutações, que a todo momento alteram minimamente a composição da população. Note que com este método não é possível que equilíbrios instáveis sejam encontrados, pois inevitavelmente o sistema se afasta destes devido às flutuações – desta forma, $p = 0$ e $p = 1$ só aparecem quando são estáveis para o parâmetro de controle (embora do contrário sempre sejam, ao menos, equilíbrios instáveis da equação do replicador). Para cada valor de R fizemos duas simulações: uma partindo de $p = 0$ e outra

Figura 4.6: Série temporal de duas simulações do 2LFW com $\mu = 10^{-6}$, para $R = 0.2$ do **IPG**, $\mathbf{n} = 10$, $\mathbf{T} = 10$, $\delta = 0.001$, $\mathbf{B/C} = 3$, $\mathbf{a} = 4$. A linha preta horizontal corresponde ao equilíbrio calculado teoricamente

partindo de $p = 1$. A importância deste método, além da verificação dupla dos resultados, corresponde ao fato de que em muitos casos são possíveis dois equilíbrios estáveis para os mesmos parâmetros e o sistema se fixaria em um deles de forma que o outro nunca seria alcançado. Partindo de dois pontos extremos distintos possibilita a verificação de ambos.

Para os valores teóricos de p^* , o procedimento corresponde a encontrar o autovetor da matriz transposta de (4.35) cujo autovalor é 1, φ , calcular $v^A(\varphi(p))$ e $v^N(\varphi(p))$ (equações (4.37) e (4.38)) e, então, calcular Δp através de (4.39). O procedimento é então repetido até haver convergência, ou seja, até que $\Delta p \equiv 0$. Um método alternativo consiste em iniciar um vetor φ_0 qualquer e iterá-lo conforme a relação (4.36) até convergir. Note que com este método também obtemos a distribuição φ para todo $p(t)$.

(a) $R = 0.23$, $T = 10$, $\delta = 0.0005$ (b) $R = 0.28$, $T = 10$, $\delta = 0.001$

Figura 4.7: Distribuição φ simulada para o **IPG** com $\mathbf{n} = 20$, $\mathbf{B/C} = 3$, $\mathbf{g} = 30000$ e dois parâmetros R diferentes. Na parte de baixo dos gráficos se encontram os desenvolvimentos temporais de p ; nos diversos quadros, os histogramas correspondem à distribuição de tipos $(0, \dots, 20)$ da população para algum instante t e os círculos pretos correspondem à distribuição teórica $\varphi(p(t))$. Veja que a todo momento a população se organiza de acordo com φ , mesmo quando há flutuações em $p(t)$.

4.3.1 Resultados e Discussão

(a) $T = 1, R_s = 33\%$ (b) $T = 10, R_s = 14.8\%$ (c) $T = 100, R_s = 6.8\%$ Figura 4.8: IPG com seleção fraca ($\delta \cdot T = 0.01$), $n = 10$, $B = 3$, $C = 1$ e $a = 4$

(a) $T = 1, R_s = 33\%$ (b) $T = 10, R_s = 18.4\%$ (c) $T = 100, R_s = 13.5\%$ Figura 4.9: IPG com seleção fraca ($\delta \cdot T = 0.01$), $n = 18$, $B = 3$, $C = 1$ e $a = 4$

Em todas as figuras acima, as linhas tracejadas correspondem ao valor de

$$R_s = \frac{(1 - m_s)^2}{n - (n - 1)(1 - m_s)^2},$$

Figura 4.10: IPG com seleção fraca ($\delta \cdot T = 0.01$), $n = 50$, $B = 3$, $C = 1$ e $a = 16$

como na equação (4.17). E todos os resultados foram simulados com um número de grupos $g = 80000$.

Os resultados acima indicam que quando o coeficiente de parentesco está abaixo de R_s o ponto $p = 0$ é um equilíbrio estável e um altruísta não consegue invadir uma população composta somente de indivíduos de tipo N – o que corresponde a dizer que a probabilidade de sobrevivência é nula. Entretanto, $p = 0$ pode não ser o único equilíbrio estável mesmo para estes valores de R (como por exemplo nos gráficos 4.8b, 4.8c e 4.11), de forma que, nestes casos, se a população for composta somente de altruístas ($p(t=0) = 1$), um N pode invadir mas não irá se fixar pois a população ficará estabilizada no primeiro equilíbrio polimórfico com $p \neq 0$. O caso hipotético de uma população iniciada entre os dois equilíbrios tenderá a algum deles, dependendo de em qual bacia de atração⁸ a população se encontra no início de sua existência.

Acima de R_s o gene altruísta é viável e existe alguma chance de sobreviver. Caso o gene sobreviva às primeiras gerações, crescerá em proporção na população até atingir algum equilíbrio estável $p \neq 0$. Neste caso, As e Ns poderão coexistir indefinidamente em um equilíbrio polimórfico ou, para R maior que um

⁸O limite da bacia de atração aqui é definido como o ponto a partir do qual o método descrito ao final na sessão 4.3 (utilizado para encontrar os equilíbrios teóricos) deixa de convergir para um equilíbrio e passa a convergir para outro, ou seja, se iniciando a população em $p > p'$ sempre se obtém convergência para o equilíbrio p_1 e se iniciando a população em $p < p'$ sempre se obtém convergência para o equilíbrio p_2 , então p' é o limite entre as bacias de atração

Figura 4.11: Threshold com seleção fraca, $n = 10, \theta = 4, C = 1, A = T + 1$ e $A' = 2T$

valor mínimo (chamado de R_f em [59]) haverá a fixação do gene A, eliminando o gene N da população – casos em que $p = 1$ é um equilíbrio estável. Neste caso uma população de As se torna estável evolucionariamente, não podendo sofrer invasões de Ns – o gene N é então inviável, no sentido de que um 2LFW iniciado com um gene N sobre um fundo de As se extingue com probabilidade 1. Aqui, A é, então, uma ESS.

Confirmamos também estes resultados com simulações, cujos resultados em geral apresentam forte concordância com os esperados teoricamente. As flutuações (devidas ao tamanho finito do sistema e às constantes mutações) não afetam a dinâmica de forma significativa, exceto em alguns poucos casos ($R = 0.1$ e $R = 0.13$ no gráfico 4.8b, por exemplo, que podem ser vistos em maior detalhe na figura 4.12), onde um equilíbrio pode ser “pulado”. No primeiro exemplo citado ($R = 0.1$, gráfico 4.12a), o sistema se inicia com $p(t = 0) = 1$ e o valor de p diminui até próximo ao do primeiro equilíbrio. Mas a bacia de atração (cujo limite é demarcado pela linha tracejada azul no gráfico) deste equilíbrio é pequena e eventualmente alguma flutuação acaba por tirar o sistema de dentro dela, de forma que a população finalmente se estabiliza em $p = 0$, que possui uma bacia de atração significativamente maior. No segundo exemplo ($R = 0.13$, gráfico 4.12b) observamos o mesmo efeito, embora neste caso o equilíbrio $p^* = 0$ seja o primeiro encontrado.

Em alguns outros casos, há uma discordância não negligenciável entre o equilíbrio observado e o esperado teoricamente (como nos gráficos 4.10 e 4.11d, por

Figura 4.12: Séries temporais de dois desenvolvimentos diferentes de pontos do gráfico 4.8b. A linha tracejada preta corresponde ao primeiro equilíbrio encontrado e a linha tracejada azul, ao limite das bacias de atração dos equilíbrios.

exemplo), o que justifica uma análise detalhada dos efeitos que alguns parâmetros exercem nas simulações. Para isto, selecionamos dois pontos discordantes ($R = 0.23$ e $R = 0.31$) do gráfico 4.13 relativo ao IPG com $n = 20$ e analisamos os efeitos do tamanho finito do sistema e do valor não nulo de δ .

Figura 4.13: IPG com seleção fraca ($T = 10$, $\delta = 0.001$), $n = 20$, $B/C = 3$ e $a = 4$

O cálculo dos valores teóricos de equilíbrio é feito sob a hipótese de que os efeitos de ordem $\mathcal{O}(\delta^2)$ são negligenciáveis. Assim, espera-se que para valores pequenos de δ as simulações se aproximem dos valores teóricos mas que a aproximação falhe com valores de δ significativos. Isto foi de fato observado e os gráficos 4.14a e 4.14b indicam que para $\delta \rightarrow 0$, os valores de p simulados se aproximam do teórico, ou seja, $(p - p_{\text{teórico}}) \rightarrow 0$.

Também analisamos os efeitos de g finito nas simulações e observamos que acima de um certo patamar o valor $p - p_{\text{teórico}}$ independe do número de grupos,

Figura 4.14: Efeito de δ na diferença entre os equilíbrios teóricos e observados

como verificado nos gráficos 4.15a e 4.15b.

Figura 4.15: Efeito de g na diferença entre os equilíbrios teóricos e observados

Através destes resultados, concluímos que um comportamento altruísta pode evoluir através de seleção multinível com parâmetros em um conjunto muito mais amplo que o indicado até então na literatura. Esta é uma contribuição significativa ao debate da viabilidade da seleção multinível (ou à “controvérsia da seleção de grupo”). Como observamos anteriormente, as maiores críticas à seleção multinível são baseadas na restrição destes parâmetros (seria, assim, “teoricamente possível mas empiricamente improvável”). Os resultados acima, entretanto, ao apontarem que $R_s \ll 1$, vêm de encontro a isto: seleção multinível é possível teórica e empiricamente. Enquanto a fixação de A exige parâmetros mais restritos ($R > R_f$), a coexistência de A e N é plausível de ser encontrada para valores de R não necessariamente grandes e, portanto, possíveis de serem encontrados na natureza. As simulações comprovam estas observações.

Capítulo 5

Conclusões e Perspectivas

Na primeira parte do trabalho apresentamos a Teoria de Jogos Evolucionária e uma de suas conhecidas aplicações, o jogo *Hawk-Dove*. Ao colocarmos mais uma estratégia neste jogo, correspondente a alguma randomização qualquer entre *hawks* e *doves*, acabamos transformando o que era um único ponto evolucionariamente estável (ou uma ESS) em um conjunto neutramente estável (NSS*). Os pontos deste conjunto possuem todos o mesmo *payoff* uns contra os outros, de forma que não parece haver qualquer vantagem evolucionária de uma estratégia destas sobre outra qualquer. Entretanto, isto muda de figura quando a estratégia aleatória presente é dada por $q = v/c$ e efeitos estocásticos se tornam correntes. Neste caso, só uma estratégia se fixa e deixa de haver equilíbrios polimórficos. Aqui estes efeitos estocásticos foram introduzidos como migrações aleatórias (ou extinções diferenciais), modeladas de forma que alguma parte da população escolhida aleatoriamente é substituída por outra de composição diferente. Logicamente, se estas migrações continuassem ocorrendo indefinidamente, nunca haveria fixação absoluta de qualquer estratégia, pois sempre haveria a introdução de outros tipos na população. Entretanto, o que observamos é que isto representaria apenas uma dispersão em torno do estado definido pelo equilíbrio monomórfico da estratégia Mista – o sistema sempre caminha no sentido da fixação de $M(v/c)$.

Esta estratégia corresponde a uma aleatorização fixa entre a estratégia *hawk* e *dove* e, portanto, é um modelo de comportamento inconsistente não-responsivo. O que observamos então é que, no *Hawk-Dove*, dados efeitos estocásticos de ordem $\mathcal{O}(N)$, o comportamento inconsistente prevalece. Sem efeitos estocásticos observa-se um equilíbrio polimórfico de comportamento consistente e inconsistente.

Estes efeitos poderiam também ser introduzidos de outras formas. Em especial, podem ser analisados os efeitos de estocasticidade nos *payoffs*, situação hipotética (mas naturalmente plausível) na qual o ambiente muda a todo momento de forma que as estratégias tem *payoffs* levemente diferenciados do médio a todo momento. Outra situação igualmente natural seria a estocasticidade proveniente de efeitos de tamanho finito nas populações. Populações reais são finitas e existem flutuações inerentes em qualquer processo evolucionário real. Resta avaliar se estas duas outras dinâmicas levariam também à fixação encontrada no primeiro caso.

Resta também estudar os resultados do jogo $M(q')\text{-}M(v/c)\text{-}M(q'')$ (onde q' e

q'' são diferentes de 0, 1 e v/c), que serviria como um caso ainda mais geral do H-D-M, e verificar se a estratégia $M(q = v/c)$ também se fixa nestas condições. O único comportamento inconsistente que corresponde a uma ESS no *Hawk-Dove* é o dado por $q = v/c$, mas resta analisar a dinâmica deste na presença de somente outros indivíduos inconsistentes. Por outro lado, a dinâmica contínua (sessão 3.3) parece servir como generalização total deste processo; assim, uma possível direção futura seria a comunicação dos resultados contínuos e discretos.

Na segunda parte do trabalho apresentamos o *framework* 2LFW e alguns de seus resultados teóricos mais importantes. Concluímos que evolução de grupo pode ser determinante sobre um processo evolucionário em um conjunto de parâmetros aceitável e passível de ser encontrado na natureza; com isso, uma das críticas mais comuns à seleção de grupo (a saber, que seleção de grupo é “teoricamente possível mas empiricamente improvável”) pode ser minimizada.

Para tanto, comparamos os resultados teóricos com simulações computacionais e encontramos grande concordância entre estes. A análise de equilíbrios no *late stage* indicou um valor limite R_s abaixo do qual não há possibilidade de sobrevivência do gene altruísta, resultado que está de acordo com o esperado pelo Teorema de Perron-Frobenius, o que também indica a validade da aproximação do 2LFW por um processo de ramificação no *early stage*. Tal validade também obteve confirmação nas estimativas numéricas das probabilidades de extinção do jogo PG no caso de seleção forte. No outro extremo, encontramos também valores para o parâmetro R tais que o gene N não consegue invadir uma população de As. Assim mostramos que, havendo migrações pequenas o suficiente, uma população altruísta é estável e resiste à invasão de genes egoístas. Por fim, também foi observada a separação de escalas de tempo no caso de seleção fraca e o desenvolvimento da distribuição populacional no tempo, exatamente como esperado pelo modelo.

Quanto às simulações, ainda resta uma análise mais detalhada da influência que os parâmetros utilizados exercem sobre os resultados. Ainda que tenha sido feita uma discussão qualitativa da influência de δ e g , é necessária uma avaliação mais precisa para se justificar algumas das (pequenas) discrepâncias entre alguns resultados esperados e os simulados. Também é necessária uma nova forma de se calcular a função geratriz para o caso em que $m \neq 0$. A fórmula de recorrência apresentada é muito cara computacionalmente e, por ter que ser necessariamente truncada, apresenta problemas de arredondamento; em geral, as probabilidades de extinção são subestimadas e não é claro o momento em que deixam de ser iguais a 1 (resultado que seria interessante como aplicação do teorema de Perron-Frobenius e mais uma confirmação dos parâmetros de aplicabilidade da teoria).

Do ponto de vista teórico, ainda falta uma avaliação do *late stage* no regime de seleção forte. Também se faz necessária a aplicação do 2LFW a alguns problemas de caráter mais específico e comparação de seus resultados aos encontrados em outros artigos relevantes da área.

Direções Futuras

Terminada esta dissertação procuramos fazer uma reflexão sobre possíveis direções que poderiam ser seguidas imediatamente. A seguir listamos estas direções:

- Estudo de efeitos estocásticos nos *payoffs* do H-D-M.
- Estudo do H-D-M em populações finitas.
- Estudo do *Hawk-Dove* em populações compostas de vários tipos inconsistentes diferentes.
- Introdução dos efeitos estocásticos na dinâmica contínua do *Hawk-Dove* e comunicação dos resultados contínuos e discretos.
- Busca de uma forma computacionalmente mais favorável para o cálculo da função geratriz do 2LFW.
- Análise da influência dos efeitos dos parâmetros computacionais sobre os resultados das simulações.
- Estudo do *late stage* sob o regime de seleção forte no 2LFW.

Apêndice A

Sistemas Dinâmicos

Nesta sessão (baseada em [26]) serão apresentados alguns conceitos básicos de Sistemas Dinâmicos, suficientes para cobrir a apresentação do critério de estabilidade de Lyapunov (utilizado na sessão 2.2) e do teorema de Poincaré-Bendixson (utilizado na sessão 3.2). Sistemas Dinâmicos tem ainda uma importância comparável à de Teoria dos Jogos no desenvolvimento ou apresentação da Teoria de Jogos Evolucionária, justificando uma apresentação do tema.

Definição 1. Um *sistema dinâmico* é um mapa $C^1 \mathbf{R} \times S \xrightarrow{\xi} S$, onde S é um conjunto aberto do espaço euclidiano em alguma dimensão. Escrevendo $\xi(t, x) = \xi_t(x)$, o mapa $\xi_t : S \rightarrow S$ obedece

- $\xi_0 : S \rightarrow S$ é a identidade;
- A composição $\xi_t \circ \xi_s = \xi_{t+s}$ para cada $t, s \in \mathbf{R}$.

Mais intuitivamente, um sistema dinâmico é uma forma de descrever a passagem no tempo de todos os pontos de um dado espaço S , que pode ser pensado como o espaço de estados de um sistema físico (ou biológico). Assim, um sistema dinâmico em S nos diz, para $x \in S$, onde x está t unidades de tempo depois. As posições x_t , tomadas em conjunto, correspondem a uma *trajetória* do sistema.

Podemos também associar uma equação diferencial a cada sistema dinâmico ξ_t em S . Dado ξ_t , definimos $f : S \rightarrow E$ por

$$f(x) = \left. \frac{d}{dt} \xi_t(x) \right|_{t=0}. \quad (\text{A.1})$$

Ou seja, com a trajetória $x(t) \doteq \xi_t(x)$, podemos reescrever a expressão acima como

$$x' = f(x), \quad (\text{A.2})$$

de forma que $x(t)$ ou $\xi_t(x)$ é a solução de (A.2) satisfazendo a condição inicial $x(0) = x$ e $f(x)$ é, geometricamente, o vetor tangente à curva $t \rightarrow \xi_t(x)$ em $t = 0$. O processo inverso também existe: dada uma equação diferencial, existe associado a ela um objeto que seria um sistema dinâmico se fosse definido para todo t .

A.1 Soluções

Uma *solução* da equação diferencial $x' = f(x)$ é uma função diferenciável u tal que para todo t em algum intervalo,

$$u'(t) = f(u(t)). \quad (\text{A.3})$$

Se E é um espaço vetorial, o mapa $f : W \rightarrow E$ é um campo vetorial em $W \subset E$ e, assim, u é uma curva em E cujo vetor tangente $u'(t)$ é igual a $f(u(t))$. Esta solução u pode ser entendida como o caminho de uma partícula que se move em E de forma que, no instant t , sua velocidade é dada pelo valor do campo vetorial na posição da partícula. Uma *condição inicial* para a solução u é uma condição da forma $u(t_0) = x_0$, onde em geral $t_0 = 0$.

Pode-se provar [26] que se f for continuamente diferenciável, como é o caso das equações tratadas neste trabalho, sempre existe uma solução $x(t)$ para a equação diferencial $x' = f(x)$ e que esta solução é única para cada condição inicial $x(0) = x_0$. Desta forma, como consequência direta da unicidade de soluções, duas trajetórias nunca podem se cruzar e, de forma semelhante, uma trajetória também não pode se auto-interceptar. Assim, se uma solução φ satisfaz $\varphi(t_1) = \varphi(t_1 + w)$, para algum t_1 e $w > 0$, então esta curva deve ser fechada e periódica, com período w .

Uma outra propriedade de sistemas dinâmicos é a dependência contínua nas condições iniciais $x(0)$. Se $y(t)$ e $z(t)$ são soluções de (A.2) no intervalo fechado $[t_0, t_1]$, então para todo $t \in [t_0, t_1]$

$$|y(t) - z(t)| \leq |y(t_0) - z(t_0)| \exp(K(t - t_0)), \quad (\text{A.4})$$

onde K é característico de f . Assim, soluções “próximas” divergem no máximo exponencialmente.

A seguir veremos duas classes de soluções, os “equilíbrios” e as “órbitas fechadas”. O fato de nos restringirmos a somente estes dois tipos ficará claro com o Teorema de Poincaré-Bendixson, que encerra a sessão.

A.1.1 Equilíbrios e Estabilidade de Lyapunov

Um ponto $\bar{x} \in W$ é chamado de ponto de *equilíbrio* de (A.2) se $f(\bar{x}) = 0$. Como a função constante $x(t) \equiv \bar{x}$ é claramente uma solução de (A.2), por causa da unicidade de soluções temos que nenhuma outra trajetória ou solução pode passar por $\bar{x}$ – se o sistema está em $\bar{x}$, então sempre estará e sempre esteve. Desta forma, $\bar{x}$ também é chamado de *ponto estacionário*, ou *ponto fixo* do sistema. Se estamos considerando estados de algum sistema físico (ou biológico, como em nosso caso), chamamos $\bar{x}$ de *estado de equilíbrio*.

Como em geral não podemos marcar um ponto com precisão infinita, um equilíbrio deve obedecer algum critério de estabilidade para que tenha relevância física. De forma simples, um equilíbrio é estável se soluções próximas continuam próximas com o decorrer do tempo.

Definição 2. Um ponto de equilíbrio $\bar{x} \in W$ é *estável* se para toda vizinhança $U \subset W$ de $\bar{x}$ existe uma vizinhança $U_1 \subset U$ de $\bar{x}$ tal que toda solução $x(t)$ com $x(0)$ em U_1 está definida e em U para todo $t > 0$. Se U_1 pode ser escolhido de forma que $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = \bar{x}$, então $\bar{x}$ é *assintoticamente estável*.

Um equilíbrio $\bar{x}$ que não é estável é chamado *instável*, significando que existe uma vizinhança U de $\bar{x}$ tal que para toda vizinhança $U_1 \subset U$ de $\bar{x}$, existe pelo menos uma solução $x(t)$ começando em $x(0) \in U_1$ que não está contida inteiramente em U .

Pode-se provar que quando a derivada $Df(\bar{x})$ não tem autovalores com partes reais nulas (caso em que $\bar{x}$ é chamado de equilíbrio hiperbólico) então todos os equilíbrios são instáveis ou assintoticamente estáveis. Entretanto, em casos não hiperbólicos a análise da estabilidade é grandemente dificultada e deve ser feita através de um critério proposto por Lyapunov:

Teorema (Estabilidade de Lyapunov). *Seja $\bar{x} \in W$ um equilíbrio para $x' = f(x)$. Seja $V : U \rightarrow \mathbf{R}$ uma função contínua definida numa vizinhança $U \subset W$ de $\bar{x}$, diferenciável em $U - \bar{x}$, tal que*

- $V(\bar{x}) = 0$ e $V(x) > 0$ se $x \neq \bar{x}$;
- $\dot{V} \leq 0$ em $U - \bar{x}$.

Então $\bar{x}$ é estável. Além disso, se

- $\dot{V} < 0$ em $U - \bar{x}$,

então $\bar{x}$ é assintoticamente estável

Esta função V que satisfaz os dois primeiros critérios é chamada de *função de Lyapunov* para $\bar{x}$. Se o terceiro critério também for verdadeiro, então esta é uma função de Lyapunov *estrita*.

A.1.2 Órbitas Fechadas e Teorema de Poincaré-Bendixson

Uma segunda classe de soluções corresponde às chamadas órbitas fechadas. Chamamos um conjunto γ de *órbita fechada* se γ não for um equilíbrio e se $\xi_{np}(x) = x$ para todo $x \in \gamma$, $n = 0, \pm 1, \pm 2, \dots$ e $p \neq 0$. Deve-se entender p como a periodicidade da órbita.

Tanto os equilíbrios como as órbitas fechadas podem ser melhor qualificados com a definição de *conjuntos-limite*.

Definição 3. O conjunto de *pontos limite- ω* (ou *conjunto limite- ω*) de uma trajetória $y(t)$ é o conjunto de pontos b tais que $\lim_{n \rightarrow \infty} y(t_n) = b$ para alguma sequência $t_n \rightarrow \infty$. Tal conjunto é denominado $L_\omega(y)$. O conjunto *limite- α* é definido da mesma forma, mas para uma sequência $t_n \rightarrow -\infty$ e é denominado $L_\alpha(y)$. Por *conjunto-limite* entendemos um conjunto do tipo L_ω ou L_α .

Tais conjuntos são *invariantes*, no sentido de que para todo $x \in L_\omega(y)$ ($L_\alpha(y)$), $\xi_t(x)$ está definido e em $L_\omega(y)$ ($L_\alpha(y)$), para todo $t \in \mathbf{R}$. É digno de nota que qualquer equilíbrio é seu próprio conjunto limite- α e limite- ω , assim como uma órbita fechada também é o limite- α e o limite- ω de cada ponto dela mesma.

Um resultado importante na teoria de sistemas dinâmicos é o teorema de Poincaré-Bendixson, que qualifica os conjuntos-limite de um sistema dinâmico planar. Tal teorema não tem contrapartida em dimensões mais altas, mas sua colocação aqui se deve ao fato de que o sistema estudado na sessão 3.2 é planar.

Teorema (Poincaré-Bendixson). *Um conjunto-limite compacto e não-vazio de um sistema dinâmico que não contém um ponto de equilíbrio é uma órbita fechada.*

Assim, o teorema diz que em um sistema planar, os conjuntos-limite devem ser órbitas fechadas ou pontos de equilíbrio. Segue abaixo um corolário importante do teorema:

Corolário. *Seja H uma integral de um sistema dinâmico planar (ou seja, H é uma função real constante nas trajetórias). Se H não é constante em nenhum intervalo aberto, então não há ciclos-limite.*

Aqui, um ciclo-limite é uma órbita fechada γ tal que $\gamma \subset L_\omega(x)$ ou $\gamma \subset L_\alpha(x)$ para algum $x \notin \gamma$.

Apêndice B

Equações Diferenciais Estocásticas (*EDEs*)

A equação

$$\frac{dx}{dt} = a(x, t) + b(x, t)\xi(t), \quad (\text{B.1})$$

é conhecida como *equação de Langevin* quando $\xi(t)$ é um ruído branco, ou seja, quando ξ é um processo estocástico tal que tais que $\langle \xi(t) \rangle = 0$ e $\langle \xi(t)\xi(t') \rangle = \delta(t - t')$. Heuristicamente, a equação acima é uma equação diferencial ordinária na qual ocorre uma função aleatória do tempo que flutua rápida e irregularmente. O ruído branco é uma idealização de tal função aleatória, mas que possui variância infinita, o que constitui uma patologia.

A integral de $\xi(t)$ se relaciona com um *processo de Wiener* através de

$$dW(t) \equiv W(t + dt) - W(t) = \xi(t) dt \Rightarrow \int_0^1 \xi(t') dt' = W(t). \quad (\text{B.2})$$

Entretanto, $W(t)$ não é diferenciável [18] e, matematicamente, a equação (B.1) não existe. Mesmo assim, a equação integral

$$\begin{aligned} x(t) - x(0) &= \int_0^t a[x(s), s] ds + \int_0^t b[x(s), s] \xi(s) ds \\ &= \int_0^t a[x(s), s] ds + \int_0^t b[x(s), s] dW(s) \end{aligned}$$

pode ser interpretada consistentemente.

Suponha que $G(t)$ é uma função arbitrária do tempo e $W(t)$ um processo de Wiener. Definiremos a integral estocástica $I \doteq \int_{t_0}^t G(t') dW(t')$ como uma integral de Riemann-Stieltjes. Dividindo o intervalo $[t_0, t]$ em n subintervalos, $t_0 \leq t_1 \leq t_2 \leq \dots \leq t_{n-1} \leq t$ e definindo pontos intermediários $t_{i-1} \leq \tau_i \leq t_i$, a integral estocástica I é dada por

$$\int_{t_0}^t G(t') dW(t') = \lim_{n \rightarrow \infty} \sum_{i=1}^n G(\tau_i) [W(t_i) - W(t_{i-1})]. \quad (\text{B.3})$$

O resultado deste limite depende da escolha dos pontos intermediários τ_i – duas definições comuns são a de *Ito*, onde $\tau_i = t_{i-1}$ e a de *Stratonovich*, onde $\tau_i = \frac{1}{2}(t_i + t_{i-1})$. Para funções arbitrárias $G(t)$, não existe conexão entre as duas integrais assim definidas, entretanto, quando a função $G(t)$ está relacionada a uma EDE (que é nosso caso de interesse), uma fórmula pode ser obtida relacionando uma definição à outra (que será vista adiante) [18, 73]. Seguindo Gardiner ([18]), trabalharemos com o formalismo de Ito, mais tratável matematicamente (embora o formalismo de Stratonovich tenha significação física mais óbvia [52]).

Dizemos que uma quantidade estocástica $x(t)$ obedece uma EDE de Ito escrita como

$$dx(t) = a[x(t), t] dt + b[x(t), t] dW(t) \quad (\text{B.4})$$

se, para todo t e t_0

$$x(t) = x(t_0) + \int_{t_0}^t dt' a[x(t'), t'] + \int_{t_0}^t dW(t') b[x(t'), t'], \quad (\text{B.5})$$

onde a última integral corresponde ao limite (B.3) com τ_i definido segundo Ito, ou seja, $\tau_i = t_{i-1}$.

Quanto à relação entre as EDEs em diferentes formulações, pode-se mostrar ([18]) que uma EDE de Ito

$$dx = a dt + b dW(t)$$

é equivalente à EDE de Stratonovich

$$dx = \left(a - \frac{1}{2} b \partial_x b \right) dt + b dW(t).$$

Inversamente, uma EDE de Stratonovich

$$dx = \alpha dt + \beta dW(t)$$

é equivalente à EDE de Ito

$$dx = \left(\alpha + \frac{1}{2} \beta \partial_x \beta \right) dt + \beta dW(t),$$

de forma que, dada uma EDE de qualquer um dos tipos, podemos transformá-la a fim de utilizarmos o outro formalismo caso seja conveniente.

A fim de buscar soluções numéricas para a equação de Langevin (B.5) através de simulações computacionais, mencionaremos um conhecido método: o *Método de Cauchy-Euler*.

B.1 Método de Cauchy-Euler e Simulações

O método de Cauchy-Euler é utilizado para construir soluções da equação (B.5) e provê uma maneira simples de fazer simulações de equações estocásticas.

Ele consiste em se construir uma versão discretizada de (B.5). Para isto, define-se uma grade de pontos t_i tais que $t_0 < t_1 < t_2 < \dots < t_{n-1} < t_n = t$ e se reescreve a equação como

$$x_{i+1} = x_i + a(x_i, t_i)\Delta t_i + b(x_i, t_i)\Delta W_i. \quad (\text{B.6})$$

A partir de x_i , pode-se obter x_{i+1} com a adição de um termo determinístico $a(x_i, t_i)\Delta t_i = a(x_i, t_i)(t_{i+1} - t_i)$ e de um termo estocástico $b(x_i, t_i)\Delta W_i = b(x_i, t_i)(W(t_{i+1}) - W(t_i))$, onde os valores $W(t)$ devem ser gerados por um gerador de números aleatórios (uma propriedade do processo de Wiener $W(t)$ é a independência de seus incrementos: $W_{t+1} - W_t \sim N(0, 1)$, onde $N(\mu, \sigma^2)$ é uma distribuição normal com média μ e variância σ^2). A figura B.1 ilustra o procedimento. A solução de (B.5) é então formalmente construída fazendo os intervalos da grade tenderem a zero.

Figura B.1: Método de Cauchy-Euler

Também pode ser provado que esta solução existe e é única, no sentido de que para uma realização $\tilde{W}(t)$ do processo de Wiener $W(t)$, a solução particular que surge é única e existe com probabilidade 1.

Apêndice C

Processos de Ramificação

Um processo de ramificação é uma cadeia de Markov nos inteiros não-negativos e pode ser visto como representando objetos que geram (por reprodução, por exemplo) outros objetos – um grupo inicial de objetos (a primeira geração) gera filhos (a segunda geração) que geram netos e assim por diante [1]. Além da propriedade markoviana (a composição da geração $n + 1$ depende somente da geração anterior n e não de nenhuma anterior), outras hipóteses feitas são [25]: 1) cada objeto se reproduz de forma independente dos demais; 2) o processo é estacionário: as leis probabilísticas que governam o processo independem do tempo.

O exemplo mais simples de um processo de ramificação é o que consiste de um só tipo de objeto, que gera somente objetos semelhantes a ele. Neste caso também é chamado de processo de Galton-Watson em homenagem a Francis Galton, que propôs originalmente o problema de se determinar a probabilidade de extinção de um sobrenome, e ao reverendo Henry Watson, que atacou o problema no mesmo ano [78]. Chamando o número de objetos na geração n de Z_n , este processo é inteiramente determinado por uma probabilidade de transição p_k ; $k = 0, 1, 2, \dots$ (que corresponde à probabilidade de que um objeto gere outros k objetos) através de uma função de transição

$$P_{ij} = P(Z_{n+1} = j | Z_n = i) = \begin{cases} p_j^{*i} & \text{se } i \geq 1, \quad j \geq 0 \\ \delta_{0j} & \text{se } i = 0, \quad j \geq 0 \end{cases}$$

onde p_k^{*i} é a i -ésima convolução de p_k . Note que se $Z_n = 0$ em qualquer instante n , então $Z_{n+j} = 0$ para todo $j > 0$, o que significa que uma vez que não há mais objetos, não há a possibilidade de que outros objetos venham a surgir – este evento é chamado de *extinção*.

Entretanto, nosso interesse é em processos de ramificação de vários tipos, onde cada objeto pode gerar outros objetos do mesmo tipo, ou de tipos diversos. Se existirem k tipos possíveis, a configuração da população em cada geração n pode ser dada por um vetor $\mathbf{Z}_n$ em k dimensões onde cada componente $Z_n^i \geq 0$, $Z_i \in \mathbb{I}$, $i = 1, \dots, k$ corresponde ao número de objetos do tipo i nesta geração. Em geral, trabalha-se com a hipótese extra $\mathbf{Z}_0 = \mathbf{e}_i$, onde $\mathbf{e}_i$ tem entradas todas nulas exceto na entrada de índice i , onde vale 1. Ou seja, são considerados processos que se iniciam com somente um objeto de algum tipo determinado, que pode se reproduzir gerando assim objetos de outros tipos. A

este processo também se relaciona as probabilidades $p^i(r_1, \dots, r_k)$, que correspondem à probabilidade de que um objeto de tipo i gere r_1 objetos do tipo 1, r_2 objetos do tipo 2, etc.

Uma função geratriz pode ser definida para um processos de ramificação e em geral se mostra muito útil para a obtenção de alguns resultados. Com $\mathbf{Z}_0 = \mathbf{e}_i$, a primeira geração de filhos $\mathbf{Z}_1$ tem a seguinte função geratriz:

$$f^i(s_1, \dots, s_k) = \sum_{r_1, \dots, r_k=0}^{\infty} p^i(r_1, \dots, r_k) s_1^{r_1} \dots s_k^{r_k}, \quad |s_1|, \dots, |s_k| \leq 1, \quad (\text{C.1})$$

Se utilizarmos a propriedade de independência das reproduções, vemos que se a n -ésima geração é $\mathbf{Z}_n = (r_1, \dots, r_k)$ então $\mathbf{Z}_{n+1}$ é a soma de $r_1 + \dots + r_k$ vetores independentes – r_1 deles com função geratriz f^1 , r_2 com função geratriz f^2 , etc. Também da função geratriz se pode obter uma matriz de primeiros momentos $M = (m_{ij})$, onde

$$m_{ij} = \mathbb{E}(Z_1^j | \mathbf{Z}_0 = \mathbf{e}_i) = \frac{\partial f^i(1, \dots, 1)}{\partial s_j}, \quad i, j = 1, \dots, k. \quad (\text{C.2})$$

Ou seja, m_{ij} corresponde ao valor esperado do número de filhos de tipo j que um objeto do tipo i gera na geração seguinte. Como o processo é estacionário, este número é independente do tempo. Para os resultados a seguir, também assumimos que todos os primeiros e segundos momentos são finitos.

Para o seguinte teorema, conhecido como *Teorema de Perron-Frobenius*, chamamos de *não-negativa* uma matriz cujos elementos são todos não-negativos; semelhantemente, uma matriz *positiva* tem elementos todos positivos.

Teorema (Perron-Frobenius). *Seja M uma matriz não negativa de ordem k , tal que M^N é positiva para algum inteiro positivo N . Então M tem um autovalor simples $\rho > 0$ que é maior que qualquer outro de seus autovalores. ρ corresponde a autovetores positivos pela direita e pela esquerda, $\mu = (\mu^i)$ e $\nu = (\nu^i)$, $i = 1, 2, \dots, k$, que são os únicos autovetores não-negativos.*

Uma prova deste importante teorema pode ser encontrada em [17].

C.1 Probabilidade de Extinção

De forma semelhante ao que foi citado no caso do processo de Galton-Watson, chamamos de *extinção* o evento tal que $\mathbf{Z}_n \rightarrow 0$. Vale notar novamente, que caso o processo seja extinto, a sequência $\mathbf{Z}_n$ passa a se constituir só de zeros para sempre a partir deste instante, pois $\mathbb{P}(\mathbf{Z}_{n+1} = 0 | \mathbf{Z}_n = 0) = 1$, se devendo ao fato de que é necessário algum objeto para que outros sejam gerados.

Em geral, o processo se comporta de maneiras bem diferentes se iniciado com tipos diferentes – a facilidade com que se extingue é também alterada de acordo. Assim, definimos o vetor $\mathbf{q} = (q^i)_{i=1,2,\dots,k}$, onde q^i é a *probabilidade de extinção* do processo caso este tenha se iniciado com um objeto do tipo i , $i = 1, 2, \dots, k$. Ou seja, $q^i = \mathbb{P}(\mathbf{Z}_n = 0 \text{ para algum } n | \mathbf{Z}_0 = \mathbf{e}_i)$. No teorema a seguir, $\mathbf{1}$ é o vetor com o valor unitário em todas suas entradas, ou seja, $\mathbf{1} = (1, 1, \dots, 1)$; também chamamos um processo de *positivamente regular* se M^N é positiva para algum inteiro $N > 0$ e de *singular* um processo no qual cada objeto tem exatamente um filho.

Teorema (*Extinção*). *Suponha que o processo seja positivo regular e não-singular. Se $\rho \leq 1$, então $\mathbf{q} = \mathbf{1}$. Se $\rho \geq 1$, então $0 \leq \mathbf{q} < \mathbf{1}$ e $\mathbf{q}$ satisfaz a equação*

$$\mathbf{q} = \mathbf{f}(\mathbf{q}). \quad (\text{C.3})$$

Ou seja, se a matriz M possui algum autovalor $\rho > 1$, o processo tem uma probabilidade não-nula de sobrevivência – se iniciado com um tipo i , o valor da probabilidade é igual a q_i . Se $\rho \leq 1$, o processo se extingue com probabilidade 1, independentemente do tipo inicial.

Também pode-se mostrar [25] que esta equação só possui duas soluções no cubo unitário, $\mathbf{q}$ e $\mathbf{1}$, e que se $\mathbf{r}$ é qualquer vetor no cubo unitário diferente de $\mathbf{1}$, então

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \mathbf{f}_n(\mathbf{r}) = \mathbf{q}, \quad (\text{C.4})$$

de forma que, conhecida a função geratriz do processo, a raiz da equação (C.3) pode ser encontrada através de sucessivas interações de um vetor inicial qualquer.

C.2 Comportamento Assintótico

O teorema da Extinção afirma que se $\rho < 1$ (como definido no teorema de Perron-Frobenius), então o processo certamente se extingue. Neste caso, a partir de algum instante n_e no qual ocorreu o evento de extinção, todo $\mathbf{Z}_n \equiv \mathbf{0}$ e o comportamento assintótico da sequência é óbvio.

Entretanto, dado que o processo não se extinguiu (o que pode ocorrer caso $\rho > 1$), todo estado é transiente – nenhum estado pode ocorrer infinitas vezes (com exceção do $\mathbf{0}$ no caso de uma extinção) [25]. O comportamento assintótico da sequência $\mathbf{Z}_n$ segue a direção do autovetor da matriz $\mathbf{M}$ correspondente a seu maior autovalor – a variável aleatória $\mathbf{Z}_n/\rho^n$ converge com probabilidade 1 para uma variável aleatória $\mathbf{W}$, cujo comprimento é verdadeiramente aleatório, mas cuja direção é fixa e concordante com a do autovetor (positivo) pela esquerda ν da matriz $\mathbf{M}$.

Esta aleatoriedade de $\mathbf{W}$ surge porque nos estágios iniciais o processo está sujeito a grandes flutuações que agem como fatores multiplicativos cujos efeitos se mantêm nas gerações seguintes. Após um tempo mais longo, passa a valer a lei dos grandes números e o processo se estabiliza, dando lugar a um crescimento geométrico onde

$$\mathbf{Z}_n \sim \mathbf{W}\rho^n. \quad (\text{C.5})$$

Assim, ou o processo se extingue nas primeiras gerações ou, caso sobreviva, cresce indefinidamente.

Bibliografia

- [1] ATHREYA, K. B., AND NEY, P. E. *Branching Processes*. Dover Publications, 1972.
- [2] AXELROD, R. *The evolution of cooperation*. Basic Books, New York, 1984.
- [3] BISHOP, D. T., AND CANNINGS, C. A generalized war of attrition. *Journal of Theoretical Biology* 70(1) (1978), 85–124.
- [4] BOURKE, A. F. *Principles of social evolution*. Oxford University Press, 2011.
- [5] BOWLES, S. *Microeconomics: behavior, institutions, and evolution*. Princeton University Press, 2004.
- [6] BOWLES, S., AND GINTIS, H. *A cooperative species: Human reciprocity and its evolution*. Princeton University Press., 2011.
- [7] DARWIN, C. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*. London: John Murray, 1859.
- [8] DARWIN, C. *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*. London: John Murray, 1871.
- [9] DAWKINS, R. *O Gene Egoísta*. Companhia das Letras, 2007.
- [10] DOEBELI, M., AND HAUERT, C. Models of cooperation based on the prisoner’s dilemma and the snowdrift game. *Ecology Letters* 8(7) (2005), 748–766.
- [11] DUGATKIN, L. A. *The Altruism Equation: Seven Scientists Search for the Origins of Goodness*. Princeton University Press, 2006.
- [12] EWENS, W. J. *Mathematical population genetics: I. Theoretical introduction (Vol. 27)*. Springer, 2004.
- [13] FISHER, R. A. *The Theory of Natural Selection*. Oxford University Press, London, 1930.
- [14] FREEMAN, S., AND HERRON, J. C. *Evolutionary Analysis*. Pearson Prentice Hall, 2007.
- [15] FUDENBERG, D., AND TIROLE, J. *Game Theory*. The MIT Press, 1991.

- [16] GALE, J. S. *Theoretical population genetics*. Allen and Unwin Australia., 1990.
- [17] GANTMACHER, F. *The theory of Matrices*. New York: Chelsea Publishing Co., 1959.
- [18] GARDINER, C. *Handbook of stochastic methods for physics, chemistry, and the natural sciences*. Springer-Verlag, 1985.
- [19] GINTIS, H. The evolution of private property. *Journal of Economic Behavior and Organization* 64(1) (2007), 1–16.
- [20] GORE, J., YOUK, H., AND VAN OUDENAARDEN, A. Snowdrift game dynamics and facultative cheating in yeast. *Nature* 459(7244) (2009), 253–256.
- [21] GRIFFITHS, A. E. A. *Introdução à Genética*. Guanabara Koogan, 2002.
- [22] HALDANE, J. *The Causes of Evolution*. London:Longman, 1932.
- [23] HAMILTON, W. The genetical evolution of social behaviour. i. *Journal of Theoretical Biology* 7 (1) (1964), 1–16.
- [24] HAMILTON, W. The genetical evolution of social behaviour. ii. *Journal of Theoretical Biology* 7 (1) (1964), 17–52.
- [25] HARRIS, T. *The Theory of Branching Processes*. Dover Publications, 1989.
- [26] HIRSCH, M., AND SMALE, S. *Differential equations, dynamical systems, and linear algebra*. New York: Academic Press, 1974.
- [27] HOFBAUER, J., AND SIGMUND, K. *Evolutionary Games and Population Dynamics*. Cambridge University Press, 1998.
- [28] HORIUCHI, S. High population density promotes the evolution of ownership. *Ecological Research* 23(3) (2008), 551–556.
- [29] HUILLET, T. On wright–fisher diffusion and its relatives. *Journal of Statistical Mechanics: Theory and Experiment* 11 (2007), P11006.
- [30] JOHNSON, J. C., AND SIH, A. Precopulatory sexual cannibalism in fishing spiders (*dolomedes triton*): a role for behavioral syndromes. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 58(4) (2005), 390–396.
- [31] KÜMMERLI, R., COLLIARD, C., FIECHTER, N., PETITPIERRE, B., RUSSIER, F., AND KELLER, L. Human cooperation in social dilemmas: comparing the snowdrift game with the prisoner’s dilemma. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274(1628) (2007), 2965–2970.
- [32] LEWONTIN, R. The units of selection. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1 (1970), 1–18.
- [33] LORENZ, K. *On aggression*. Routledge, 2002.
- [34] MARTINS, A., AND VICENTE, R. The effect of a random drift on mixed and pure strategies in the snowdrift game. arXiv:0711.3249, 2007.

- [35] MAYNARD SMITH, J. Group selection and kin selection. *Nature* 201 (1964), 1145–47.
- [36] MAYNARD SMITH, J. Group selection. *Q. Rev. Biol* 51 (1976), 277–283.
- [37] MAYNARD SMITH, J. *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge University Press, 1982.
- [38] MAYNARD SMITH, J. *How to Model Evolution, in The Latest on the Best: Essays in Evolution and Optimality* (ed. J. Dupré. Cambridge MA: MIT Press, 1987.
- [39] MAYNARD SMITH, J. Can a mixed strategy be stable in a finite population? *J. theor. Biol.* 130 (1988), 247–251.
- [40] MAYNARD SMITH, J., AND PRICE, G. R. The logic of animal conflict. *Nature* 246 (1973), 15–18.
- [41] MAYNARD SMITH, J., AND SZATHMARY, E. *The major transitions in evolution*. Oxford Press, 1995.
- [42] MCELREATH, R., AND BOYD, R. *Mathematical Models of Social Evolution*. The University of Chicago Press, 2007.
- [43] MYERSON, R. B. *Game Theory : Analysis of Conflict*. Harvard University Press, 1991.
- [44] NASH, J. Non-cooperative games. *The Annals of Mathematics* 54(2) (1951), 286–295.
- [45] NELSON, R. N., AND WINTER, S. G. *An Evolutionary Theory of Economic Change*. Belknap Press, 1985.
- [46] NOWAK, M. A. *Evolutionary Dynamics*. Belknap/Harvard Press, 2006.
- [47] OKASHA, S. *Evolution and the Levels of Selection*. Oxford University Press, 2006.
- [48] PACHECO, J. M., SANTOS, F. C., SOUZA, M. O., AND SKYRMS, B. Evolutionary dynamics of collective action in n-person stag hunt dilemmas. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276(1655) (2009), 315–321.
- [49] PERC, M., AND SZOLNOKI, A. Coevolutionary games - a mini review. *Biosystems* 99 (2010), 109–125.
- [50] RICHERRSON, P. J., AND BOYD, R. *Not by genes alone: How culture transformed human evolution*. University of Chicago Press, 2004.
- [51] RIDLEY, M. *Evolution*. Blackwell Science, 1993.
- [52] RISKEN, H. *The Fokker-Planck equation: methods of solution and applications*. Springer-Verlag, 1989.
- [53] RUIJGROK, M., AND RUIJGROK, T. Replicator dynamics with mutations for games with a continuous strategy space. arXiv:nlin/0505032, 2005.

- [54] SAMUELSON, L. *Evolutionary Games and Equilibrium Selection*. The MIT Press, 1997.
- [55] SAVAGE, L. *The Foundations of Statistics*. Dover Publications, 1972.
- [56] SCHAFFER, M. Evolutionary stable strategies for a finite population and a variable contest size. *J. theor. Biol.* 132 (1988), 469–478.
- [57] SCHONMANN, R., VICENTE, R., AND BOYD, R. Invasion, polymorphic equilibria and fixation of a mutant social allele in group structured populations. arXiv:1211.3377, 2012.
- [58] SCHONMANN, R., VICENTE, R., AND CATICHA, N. Two-level fisher-wright framework with selection and migration: an approach to studying evolution in group structured populations. arXiv:1106.4783, 2011.
- [59] SCHONMANN, R., VICENTE, R., AND CATICHA, N. Altruism can proliferate through group/kin selection despite high random gene flow. arXiv:1208.0863, 2012.
- [60] SHANAHAN, T. *Evolution of Darwinism*. Cambridge University Press, 2004.
- [61] SIVIA, D. S. *Data analysis: A Bayesian tutorial*. Oxford University Press, USA., 1996.
- [62] SOBER, E. *Comments on Maynard Smith’s “How to Model Evolution”*, in *The Latest on the Best: Essays in Evolution and Optimality* (ed. J. Dupré. Cambridge MA: MIT Press, 1987.
- [63] SOBER, E., AND WILSON, D. S. *Unto Others: The Evolution and Psychology of Unselfish Behavior*. Harvard University Press, 1999.
- [64] SOUZA, M. O., PACHECO, J. M., AND SANTOS, F. C. Evolution of cooperation under n-person snowdrift games. *Journal of theoretical biology* 260(4) (2009), 581–588.
- [65] SZABÓ, G., AND FÁTH, G. Evolutionary games on graphs. *Physics Reports* 446(4) (2007), 97–216.
- [66] TAINAKA, K. Do male orangutans play a hawk-dove game? *Evolutionary Ecology Research* 9(6) (2007), 1043–1049.
- [67] TAYLOR, P., AND JONKER, L. Evolutionary stable strategies and game dynamics. *Mathematical Biosciences* 40 (1978), 145–56.
- [68] THOMAS, B., AND POHLEY, H. Ess-theory for finite populations. *BioSystems* 13 (1981), 211–221.
- [69] TILLEY, L., AND OXENHAM, M. F. Survival against the odds: Modeling the social implications of care provision to seriously disabled individuals. *International Journal of Paleopathology* 1 (2011), 35–42.
- [70] TRAULSEN, A., CLAUSSEN, J., AND HAUERT, C. Coevolutionary dynamics: From finite to infinite populations. *Physical Review Letters* 95 (2005), 238701.

- [71] TRAULSEN, A., CLAUSSEN, J., AND HAUERT, C. Coevolutionary dynamics in large, but finite populations. *Physical Review E* 74 (2006), 011901.
- [72] TRAULSEN, A., CLAUSSEN, J., AND HAUERT, C. Stochastic differential equations for evolutionary dynamics with demographic noise and mutation. *Physical Review E* 85 (2012), 041901.
- [73] VAN KAMPEN, N. *Stochastic Processes in Physics and Chemistry*. North Holland (NH PL), 1992.
- [74] VON NEUMANN, J. Zur theorie der gesellschaftsspiele. *Mathematische Annalen* 100 (1) (1928), 295–320.
- [75] WADE, M. J. Group selection among laboratory populations of tribolium. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 73 (1976), 4604–4607.
- [76] WADE, M. J. An experimental study of group selection. *Evolution* 31 (1977), 134–153.
- [77] WADE, M. J. A critical review of the models of group selection. *The Quarterly Review of Biology* 53 (1978), 101–114.
- [78] WATSON, H. W., AND GALTON, F. On the probability of the extinction of families. *J. Anthropology. Inst. Great B. and Ireland* 4 (1874), 138–144.
- [79] WEIBULL, J. W. *Evolutionary Game Theory*. The MIT Press, 1995.
- [80] WILLIAMS, G. C. *Adaptation and Natural Selection*. Princeton: Princeton University Press, 1966.
- [81] WILSON, D. A theory of group selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 72 (1975), 143–6.
- [82] WILSON, D. The group selection controversy: History and current status. *Annual Review of Ecology and Systematics* 14 (1983), 159–87.
- [83] WILSON, D. S. The group selection controversy: History and current status. *Annual Review of Ecology and Systematics* 14 (1983), 159–187.
- [84] WILSON, E. *Sociobiology: The New Synthesis*. Belknap Press of Harvard University Press, 2000.
- [85] WILSON, E. O. *The Insect Societies*. Belknap Press of Harvard University Press, 1971.
- [86] WOLF, M., VAN DOORN, G. S., AND WEISSING, F. J. On the coevolution of social responsiveness and behavioural consistency. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 278(1704) (2011), 440–448.
- [87] WRIGHT, S. Coefficients of inbreeding and relationship. *The American Naturalist* 56(645) (1922), 330–338.
- [88] WRIGHT, S. Evolution in mendelian populations. *Genetics* 16(2) (1931), 97.

- [89] WRIGHT, S. Tempo and mode in evolution: a critical review. *Ecology* 26 (1945), 415–19.
- [90] WYNNE-EDWARDS, V. The control of population-density through social behaviour: A hypothesis. *Ibis* 101 (1959), 436–41.
- [91] WYNNE-EDWARDS, V. *Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour*. Edinburgh: Oliver and Boyd, 1962.
- [92] ZHENG, D. F., YIN, H. P., CHAN, C. H., AND HUI, P. M. Cooperative behavior in a model of evolutionary snowdrift games with n-person interactions. *EPL (Europhysics Letters)* 80(1) (2007), 18002.