

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

Instituto de Matemática, Estatística e Computação Científica

MARCELO CARGNELUTTI ROSSATO

Modelos de polimorfismo e especiação baseados no jogo pedra-papel-tesoura

Campinas 2024 Marcelo Cargnelutti Rossato

Modelos de polimorfismo e especiação baseados no jogo pedra-papel-tesoura

Tese apresentada ao Instituto de Matemática, Estatística e Computação Científica da Universidade Estadual de Campinas como parte dos requisitos exigidos para a obtenção do título de Doutor em Matemática Aplicada.

Orientador: João Frederico da Costa Azevedo Meyer Coorientador: Marcus Aloizio Martinez de Aguiar

Este trabalho corresponde à versão final da Tese defendida pelo aluno Marcelo Cargnelutti Rossato e orientada pelo Prof. Dr. João Frederico da Costa Azevedo Meyer.

> Campinas 2024

Ficha catalográfica Universidade Estadual de Campinas Biblioteca do Instituto de Matemática, Estatística e Computação Científica Ana Regina Machado - CRB 8/5467

 R733m Rossato, Marcelo Cargnelutti, 1996-Modelos de polimorfismo e especiação baseados no jogo pedra-papeltesoura / Marcelo Cargnelutti Rossato. – Campinas, SP : [s.n.], 2024.
 Orientador: João Frederico da Costa Azevedo Meyer. Coorientador: Marcus Aloizio Martinez de Aguiar. Tese (doutorado) – Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Matemática, Estatística e Computação Científica.
 1. Polimorfismo (Genética). 2. Teoria dos jogos. 3. Especiação. 4. Biomatemática. 5. Uta stansburiana (Lagarto). I. Meyer, João Frederico da Costa Azevedo, 1947-. II. Aguiar, Marcus Aloizio Martinez de, 1960-. III. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Matemática, Estatística e Computação Científica. IV. Título.

Informações Complementares

Título em outro idioma: Models of polymorphism and speciation based on the rock-paperscissors game

Palavras-chave em inglês: Genetic polymorphisms Game theory Speciation **Biomathematics** Uta stansburiana Área de concentração: Matemática Aplicada Titulação: Doutor em Matemática Aplicada Banca examinadora: Marcus Aloizio Martinez de Aguiar [Coorientador] **Dayse Haime Pastore** Flávia Maria Darcie Marquitti Paulo Roberto de Araujo Campos Claudia Mazza Dias Data de defesa: 26-03-2024 Programa de Pós-Graduação: Matemática Aplicada

Identificação e informações acadêmicas do(a) aluno(a) - ORCID do autor: https://orcid.org/0000-0001-8317-4628

- Currículo Lattes do autor: http://lattes.cnpq.br/9638073533973400

Tese de Doutorado defendida em 26 de março de 2024 e aprovada

pela banca examinadora composta pelos Profs. Drs.

Prof(a). Dr(a). MARCUS ALOIZIO MARTINEZ DE AGUIAR

Prof(a). Dr(a). DAYSE HAIME PASTORE

Prof(a). Dr(a). FLÁVIA MARIA DARCIE MARQUITTI

Prof(a). Dr(a). PAULO ROBERTO DE ARAUJO CAMPOS

Prof(a). Dr(a). CLAUDIA MAZZA DIAS

A Ata da Defesa, assinada pelos membros da Comissão Examinadora, consta no SIGA/Sistema de Fluxo de Dissertação/Tese e na Secretaria de Pós-Graduação do Instituto de Matemática, Estatística e Computação Científica.

Agradecimentos

À Universidade Estadual de Campinas pelas oportunidades proporcionadas.

Aos professores João Frederico da Costa Azevedo Meyer e Marcus Aloizio Martinez de Aguiar pelo suporte e orientação na elaboração deste trabalho.

A meus colegas e amigos da Unicamp, em especial à Ana Isabel da Fonseca, Beatriz Akiria Quaresma, Fernando Augusto Gomes, Gabriela Scavazini e Michele Martins, por todos os momentos que compartilhamos ao longo do doutorado e pelas dificuldades que superamos juntos.

Ao meu namorado, Paulo César Ferraz, e ao meu melhor amigo, Alan Carvalho, minha gratidão por serem a companhia, a escuta e o apoio que me guiaram através desta jornada.

Aos meus afilhados Miguel e Matheus que, mesmo sem saber, me motivam a ser uma pessoa melhor a cada dia.

A minha família e amigos pelo amor, incentivo e apoio incondicional.

 ${\rm E}$ a todos que direta ou indiretamente fizeram parte da minha formação, o meu muito obrigado.

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

"Talvez seja bom ter uma mente bonita, mas um dom ainda maior é descobrir um coração bonito." (John Forbes Nash Jr.)

Resumo

Os lagartos da espécie Uta stansburiana apresentam um polimorfismo no que se refere à coloração da garganta, exibindo manchas laranjas, azuis ou amarelas. Esses fenótipos são determinados pela combinação de dois alelos correspondentes a cada uma das cores, no qual o alelo laranja é dominante e o azul é recessivo em relação aos demais. Os lagartos exibem diferentes características e estratégias reprodutivas alternativas de acordo com seu fenótipo, o que resulta em uma dinâmica pedra-papel-tesoura na interação entre os diferentes morfos. Neste trabalho, são apresentados seis modelos que descrevem a interação dos lagartos levando em conta diferentes níveis de detalhamento de sua dinâmica. Os três primeiros consideram apenas os possíveis fenótipos, ignorando as relações de dominâncias entre os alelos, no qual o primeiro modelo é não espacial e os outros dois consideram a distribuição espacial dos indivíduos, sendo que o terceiro admite um processo de diferenciação de espécies denominado especiação. Os últimos três modelos são construídos de forma análoga e incluem as relações entre os alelos associados às três cores. Por serem modelos gerais, eles podem ser facilmente adaptados para representar a interação de outros grupos de indivíduos, seja com três ou até mesmo apenas duas estratégias. As simulações dos modelos não espaciais resultaram, dependendo dos parâmetros, na coexistência estável dos três fenótipos, na coexistência estável de apenas dois morfos e em proporções fenotípicas oscilando ao longo do tempo. Foram utilizadas diferentes vizinhanças e condições de contorno nos modelos espaciais, nos quais se observou que resultados menos oscilatórios são obtidos com vizinhanças maiores e que as condições de contorno com valores fixos ou a inserção de uma barreira geográfica contribuem para a ocorrência de especiação. Nos modelos com especiação, foi possível observar a coexistência de espécies com um, dois ou três fenótipos distintos, o que condiz com a coexistência das subespécies do lagarto Uta stansburiana na América do Norte.

Palavras-chave: Polimorfismo. Teoria dos jogos. Especiação. Biomatemática. Lagartos *Uta stansburiana*.

Abstract

Lizards of the species Uta stansburiana present a polymorphism in terms of throat color, displaying orange, blue or yellow spots. These phenotypes are determined by the combination of two alleles corresponding to each of the colors, in which the orange allele is dominant and the blue one is recessive in relation to the others. Lizards exhibit different characteristics and alternative reproductive strategies according to their phenotype, which results in a rock-paper-scissors dynamic in the interaction between different morphs. In this work, six models are presented that describe the interaction of lizards, taking into account different levels of detail in their dynamics. The first three consider only possible phenotypes, ignoring dominance relationships between alleles, in which the first model is non-spatial and the other two consider the spatial distribution of individuals, with the third admitting a process of species differentiation called speciation. The last three models are constructed in an analogous way and include the relationships between the alleles associated with the three colors. Because they are general models, they can be easily adapted to represent the interaction of other groups of individuals, whether with three or even just two strategies. The non-spatial model simulations resulted, depending on the parameters, in the stable coexistence of the three phenotypes, in the stable coexistence of only two morphs and in phenotypic proportions oscillating over time. Different neighborhoods and boundary conditions were used in the spatial models, in which it was observed that less oscillatory results are obtained with larger neighborhoods and that boundary conditions with fixed values or the insertion of a geographic barrier contribute to the occurrence of speciation. In models with speciation, it was possible to observe the coexistence of species with one, two or three distinct phenotypes, which is consistent with the coexistence of subspecies of the lizard Uta stansburiana in North America.

Keywords: Polymorphism. Game theory. Speciation. Biomathematics. *Uta stansburiana* lizards.

Sumário

| In | trodu | ıção | | | | | | | | | |
|----|---------------------|-----------------------------------|--|--|--|--|--|--|--|--|--|
| 1 | Referencial teórico | | | | | | | | | | |
| | 1.1 | Lagartos Uta stansburiana 13 | | | | | | | | | |
| | 1.2 | Teoria dos jogos | | | | | | | | | |
| | 1.3 | Especiação | | | | | | | | | |
| | | 1.3.1 Implementação computacional | | | | | | | | | |
| 2 | Мо | delos fenotípicos | | | | | | | | | |
| | 2.1 | Modelo fenotípico não espacial | | | | | | | | | |
| | | 2.1.1 Simulações | | | | | | | | | |
| | 2.2 | Modelo fenotípico espacial | | | | | | | | | |
| | | 2.2.1 Simulações | | | | | | | | | |
| | 2.3 | Modelo fenotípico com especiação | | | | | | | | | |
| | | 2.3.1 Simulações | | | | | | | | | |
| 3 | Мо | delos genotípicos | | | | | | | | | |
| | 3.1 | Modelo genotípico não espacial | | | | | | | | | |
| | | 3.1.1 Simulações | | | | | | | | | |
| | 3.2 | Modelo genotípico espacial | | | | | | | | | |
| | | 3.2.1 Simulações | | | | | | | | | |
| | 3.3 | Modelo genotípico com especiação | | | | | | | | | |
| | | 3.3.1 Simulações | | | | | | | | | |
| 4 | Con | siderações finais | | | | | | | | | |
| | | | | | | | | | | | |

| REFER | ÊNCIAS |
|-------|---|
| APÊND | DICE A Cálculos do modelo fenotípico |
| A.1 | Pontos de equilíbrio com estratégia focal |
| A.2 | Estabilidade dos equilíbrios com estratégia focal \hdots |
| A.3 | Pontos de equilíbrio com estratégia de cooperação |
| A.4 | Estabilidade dos equilíbrios com estratégia de cooperação 115 |
| | A.4.1 Estabilidade ao considerar apenas duas estratégias 125 |
| APÊND | DICE B Cálculos do modelo genotípico |
| B.1 | Proporções alélicas dos pontos de equilíbrio |
| B.2 | Estabilidade dos equilíbrios nos modelos genotípicos |

Introdução

Diversas espécies de seres vivos podem ser encontradas na natureza com diferentes conjuntos de características observáveis, denominados fenótipos. Os caracóis da espécie *Cepaea nemoralis*, por exemplo, apresentam suas conchas nas cores amarela, rosa ou marrom (LAMOTTE, 1959), enquanto sapos da espécie *Pseudacris ornata* admitem uma coloração verde, marrom ou cinza (HARKEY; SEMLITSCH, 1988). Essa ocorrência de múltiplos fenótipos dentro de uma mesma espécie é denominada polimorfismo (FORD, 1945).

O sistema ABO, que classifica os grupos sanguíneos em O, A, $B \in AB$, foi o primeiro polimorfismo genético encontrado em seres humanos (SÉGUREL et al., 2012). Nesse caso, há uma codominância entre os alelos que determinam os tipos sanguíneos $A \in B$ e o alelo que determina o tipo O é recessivo (YAMAMOTO et al., 1990).

Um intrigante exemplo de polimorfismo é apresentado pelos *side-blotched lizards*, que traduzimos livremente como lagartos-de-mancha-lateral, da espécie *Uta stansburiana*, na qual os indivíduos exibem manchas na região da garganta em tons de laranja, azul ou amarelo e adotam estratégias reprodutivas alternativas (OLIVEIRA; TABORSKY; BROCKMANN, 2008) de acordo com a coloração predominante. Os machos com manchas majoritariamente laranjas costumam ser mais agressivos e dominar grandes territórios com várias fêmeas, os com fenótipo azul defendem territórios pequenos com menos fêmeas e os de fenótipo amarelo não conquistam territórios, mas mimetizam as fêmeas para se infiltrar nos territórios dos demais lagartos (SINERVO et al., 2000).

Estratégias reprodutivas alternativas também são notáveis em opiliões, elefantesmarinhos e besouros, por exemplo. Os opiliões machos com pernas maiores adotam uma estratégia dominante ao controlar territórios onde as fêmeas depositam ovos, enquanto os de pernas menores optam por uma estratégia furtiva, invadindo territórios e copulando com as fêmeas presentes (BUZATTO; MACHADO, 2014). Entre os elefantes-marinhos, os machos disputam para estabelecer dominância, com os machos-alfa controlando os haréns e alguns mais jovens tentando furtivamente acasalar com as fêmeas (BOEUF, 1974). No caso dos besouros do esterco, os machos maiores defendem a entrada das tocas onde as fêmeas estão, enquanto os menores buscam passar despercebidos ou escavar túneis laterais para copular com elas, sugerindo uma diversidade de estratégias reprodutivas masculinas que podem envolver uma abordagem dominante, uma estratégia furtiva e até mesmo uma estratégia de mimetização feminina (ROWLAND; EMLEN, 2009).

Em relação aos lagartos-de-mancha-lateral, os alelos que determinam a coloração de suas gargantas se referem às três possíveis cores das manchas e o genótipo de um indivíduo é composto por um par desses alelos. As fêmeas apresentam um fenótipo laranja quando possuem pelo menos um alelo que determina essa cor e um fenótipo amarelo nos demais casos, jamais exibindo manchas de coloração azul. Enquanto isso, o alelo que representa a cor laranja é dominante nos lagartos machos e o alelo que representa a cor amarela é dominante em relação ao azul. Dessa forma, os lagartos machos que possuem pelo menos um alelo da cor laranja apresentam esse fenótipo, os que possuem um par de alelos da cor azul exibem manchas na cor azul e os demais manifestam o fenótipo amarelo (SINERVO et al., 2007).

Devido às características específicas de cada morfo, nota-se que os indivíduos de fenótipo amarelo apresentam uma facilidade maior para mimetizar as fêmeas e invadir os grandes territórios dominados pelos lagartos de fenótipo laranja do que os pequenos territórios defendidos pelos lagartos com manchas azuis. Além disso, os indivíduos de fenótipo azul possuem uma desvantagem em relação aos de fenótipo laranja, uma vez que estes são maiores e mais agressivos (SINERVO; LIVELY, 1996). Desse modo, as estratégias comportamentais desses lagartos formam um ciclo de vantagem competitiva semelhante a um jogo de pedra-papel-tesoura, onde cada fenótipo prevalece sobre o outro em um padrão cíclico, no qual o fenótipo laranja possui vantagem contra o azul, que possui vantagem contra o amarelo e este, por sua vez, se beneficia na presença do fenótipo laranja.

A teoria dos jogos foi inicialmente usada para descrever o comportamento humano através de decisões racionais, mas também tem sido amplamente utilizada para analisar situações de conflito e cooperação entre animais e plantas (HAMMERSTEIN; SELTEN, 1994), podendo descrever, como é a proposta deste trabalho, a dinâmica pedrapapel-tesoura de interação dos lagartos *Uta stansburiana*. Por meio desse padrão cíclico, os três morfos dos lagartos-de-mancha-lateral sobrevivem há milhões de anos, mantendo sua diversidade genética mesmo após processos de especiação (CORL et al., 2010).

A especiação aqui citada se refere ao processo em que uma população pode ser dividida em linhagens reprodutivamente isoladas (GAVRILETS; LI; VOSE, 2000), o que comumente ocorre devido a uma barreira geográfica separando esses grupos, mas pode ocorrer sem que haja essa separação também. Os lagartos da espécies *Uta stansburiana* podem ser classificados em diversas subespécies, como *Uta stansburiana elegans, Uta* stansburiana stejnegeri, Uta stansburiana uniformis e Uta stansburiana stansburiana, esta última apresentando apenas lagartos com fenótipo laranja (CORL et al., 2010).

Uma grande inspiração para a elaboração deste trabalho foi a tese elaborada por Barreto (2017), na qual também são elaborados modelos que descrevem a interação dos lagartos-de-mancha-lateral por meio de uma dinâmica pedra-papel-tesoura, seguindo a modelagem proposta por Sinervo e Lively (1996). Este trabalho se diferencia principalmente por combinar essa dinâmica entre os fenótipos com o processo de especiação, além de analisar estratégias inéditas que possibilitam, por exemplo, a coexistência dimórfica em todos os modelos, enquanto esta só é encontrada por Barreto (2017) ao introduzir um modelo que diferencia os lagartos machos e fêmeas. Além disso, este trabalho apresenta uma análise abrangente sobre como as vizinhanças, as condições de contorno e a inserção de uma barreira geográfica afetam os modelos espaciais, examinando também uma variedade de conjuntos de parâmetros.

Portanto, o objetivo deste trabalho é a formulação, simulação e análise de modelos matemáticos que possam representar as interações entre lagartos da espécie *Uta stansburiana*, levando em consideração a dinâmica pedra-papel-tesoura dos diferentes fenótipos, as relações de dominância dos alelos que compõem os genótipos de cada indivíduo e o processo de especiação desses lagartos ao longo das gerações. Para isso, foram elaborados seis modelos discretos e as simulações e análises são realizadas com diferentes estratégias, parâmetros, condições de contorno e vizinhanças. Cabe salientar que os modelos propostos são bem gerais e, com pequenas adaptações, podem também ser aplicados em outros grupos de indivíduos que interagem de acordo com uma dinâmica pedra-papel-tesoura ou até mesmo quando a interação envolve apenas duas estratégias, como nos exemplos citados acima.

Este texto é organizado em 4 capítulos, sendo que o referencial teórico é apresentado no Capítulo 1, abordando mais informações sobre os lagartos da espécie *Uta stansburiana*, a teoria dos jogos e o processo de especiação. O Capítulo 2 trata sobre os modelos fenotípicos propostos: não espacial, espacial e com especiação. No Capítulo 3 são apresentados os três modelos genotípicos, que são análogos aos fenotípicos, porém consideram a relação de dominância entre os alelos que determinam a coloração das gargantas dos lagartos. Finalmente, uma síntese e análise dos resultados obtidos é realizada no Capítulo 4.

1 Referencial teórico

Neste capítulo serão apresentados com mais detalhes os lagartos-de-manchalateral, algumas noções de teoria dos jogos com exemplos e será também explicado o que é o processo de especiação e de que formas ele pode ocorrer.

1.1 Lagartos Uta stansburiana

Os lagartos da espécie *Uta stansburiana* são popularmente conhecidos como lagartos-de-mancha-lateral por apresentarem uma mancha destacada na região axilar, atrás do antebraço (TINKLE, 1967). Eles habitam a região ocidental dos Estados Unidos e o norte do México, na América do Norte (UPTON; MURPHY, 1997), geralmente em encostas rochosas, regiões desérticas, planícies de artemísias e áreas com grama esparsa (TINKLE, 1967).

Esses iguanídeos realizam um forrageamento sedentário ou por espreita, que pode ser entendido como uma forma de captação de recursos "senta e espera", não realizando uma busca ativa por alimentos (PIANKA, 1966). Desse modo, eles costumam se esconder em arbustos e se alimentam de aracnídeos, besouros e gafanhotos que se aproximam (PARKER; PIANKA, 1975).

Os lagartos-de-mancha-lateral machos possuem um comprimento rostro-cloacal, medido da ponta do focinho até a cloaca, de até 60 mm e a cauda tem uma extensão 50 a 80% maior do que o resto do corpo, enquanto as fêmeas são um pouco menores e a razão entre o comprimento da cauda e o rostro-cloacal fica entre 1.5 e 1.7 (TINKLE, 1967). A massa desses lagartos geralmente oscila entre 3 e 10 g e a maturidade sexual é alcançada no primeiro ano de vida (SINERVO; LIVELY, 1996).

O ciclo reprodutivo desses iguanídeos pode ser simplificadamente dividido em quatro trimestres: as fêmeas desenvolvem seus folículos ovulatórios de janeiro a março, a maior parte da reprodução ocorre no segundo trimestre, os filhotes aparecem entre julho e setembro e atingem o tamanho de adultos ao longo do último trimestre do ano (TINKLE, 1961). O número de ninhadas em cada um desses ciclos varia ao longo dos anos, mas foram observadas fêmeas que produziram até 5 ou 7 ninhadas em um único ano (TURNER et al., 1970; TURNER; MEDICA; SMITH, 1974). Em média, são colocados 4.6 ovos por ninhada, mas esse valor pode chegar a até 9 (SINERVO; LICHT, 1991).

Enquanto alguns estudos indicam que esses lagartos raramente vivem mais do que uma geração após a maturidade sexual (TINKLE, 1967; SINERVO; SVENSSON; COMENDANT, 2000), foi observada por Zani e Stein (2018) uma expectativa de vida de pelo menos 7 anos em lagartos *Uta stansburiana* que vivem em regiões com latitudes maiores, com menor quantidade de predadores.

Os lagartos *Uta stansburiana* apresentam um caso de polimorfismo (FORD, 1945) com três fenótipos bem característicos no que se refere à coloração da garganta. Os machos dessa espécie apresentam manchas na garganta nas cores laranja, azul e amarelo, como pode ser observado na Figura 1. Enquanto isso, as fêmeas apresentam apenas manchas laranjas ou amarelas.



Figura 1 – Diferentes fenótipos dos lagartos Uta stansburiana machos.

Fonte: Sinervo e Lively (1996, p. 241).

Algo que merece destaque é o fato de que esses lagartos, tanto machos quanto fêmeas, possuem características físicas e estratégias de acasalamento e defesa territorial diferentes de acordo com seu fenótipo, que corresponde à cor majoritária das manchas da garganta. Os machos com fenótipo laranja são maiores, mais agressivos e dominam grandes regiões, enquanto os com manchas azuis são menores e defendem territórios pequenos. Já os machos de fenótipo amarelo não conquistam territórios, mas são sorrateiros e tentam invadir as regiões dominadas pelos outros lagartos mimetizando as fêmeas (SINERVO et al., 2000).

Devido a essas diferentes estratégias reprodutivas, observa-se que os lagartos com manchas laranjas possuem uma vantagem contra os de fenótipo azul, pelo seu tamanho e agressividade, mas possuem uma desvantagem contra os com manchas amarelas, pois estes conseguem facilmente mimetizar as fêmeas no grande território dominado pelos lagartos de fenótipo laranja. Enquanto isso, os lagartos de garganta amarela não conseguem invadir facilmente o território dos de fenótipo azul, uma vez que estes defendem territórios menores e conseguem identificar com mais facilidade possíveis invasores. Esse ciclo de vantagens pode ser representado pelo diagrama da Figura 2, em que os círculos com letras $O, B \in Y$ representam, respectivamente, os morfos laranja, azul e amarelo, e as setas que partem de cada círculo indicam o fenótipo em relação ao qual o morfo representado pelo círculo possui uma vantagem.



Figura 2 – Diagrama da dinâmica dos diferentes morfos.

Fonte: Elaborado pelo autor.

De fato, Sinervo e Lively (1996) observaram essa dinâmica que se assemelha a um jogo de pedra-papel-tesoura na natureza, na qual as frequências dos três morfos oscilam em um ciclo de 6 anos. De forma geral, uma proporção elevada de indivíduos de fenótipo azul acarreta o aumento dos de fenótipo laranja, que conseguem monopolizar algumas das fêmeas dos lagartos com manchas azuis. Em seguida, com uma proporção maior do morfo laranja, os lagartos de fenótipo amarelo se beneficiam ao invadir os territórios dominados por esses lagartos que estão mais abundantes. Finalmente, com um número maior de lagartos com manchas amarelas que não dominam territórios, os indivíduos com manchas azuis conseguem conquistar mais fêmeas e aumentam sua população, reiniciando o ciclo.

Essa dinâmica com uma seleção dependente de frequência negativa, em que os fenótipos raros geralmente possuem um *fitness*, que pode ser traduzido como aptidão ou valor adaptativo, maior do que os comuns (LANCASTER et al., 2014), faz com que os três morfos coexistam há milhões de anos e o polimorfismo resista até mesmo a processos de especiação, porém algumas regiões apresentam populações com apenas um ou dois desses fenótipos e o morfo amarelo geralmente é o primeiro a desaparecer (CORL et al., 2010). Sinervo e Clobert (2003) identificaram uma forma de cooperação evolutiva entre indivíduos com fenótipo azul, especialmente no que diz respeito à defesa contra a estratégia furtiva do morfo amarelo. Além disso, notaram que os indivíduos de fenótipo laranja evitam a competição entre si, preferindo se afastar de machos com o mesmo fenótipo. Os autores também concluíram que o *fitness*, que nesse contexto se refere ao sucesso reprodutivo, dos lagartos com manchas azuis era significativamente maior quando próximos de outros indivíduos geneticamente semelhantes, enquanto o *fitness* dos lagartos de fenótipo laranja evitam a reduzido quando próximos de outros com o mesmo fenótipo.

As colorações da garganta são resultado de um caso de polialelia, no qual temos três alelos possíveis representando cada uma das cores das manchas, e o genótipo de cada indivíduo é caracterizado por um par desses alelos em um lócus diploide (SINERVO, 2001). Utilizando as iniciais das cores em inglês, denotamos os alelos laranjas, azuis e amarelos por o (orange), b (blue) e y (yellow), respectivamente. Dessa maneira, os possíveis genótipos são oo, bb, yy, oy, ob e yb, sendo os três primeiros homozigotos, nos quais o indivíduo possui dois alelos iguais, e os três últimos heterozigotos, nos quais os alelos são distintos. Cabe salientar que os genótipos yo, bo e by são equivalentes aos heterozigotos apresentados, uma vez que a ordem dos alelos não influencia o fenótipo ou genótipo do indivíduo. Optou-se pela primeira forma de escrita simplesmente devido às relações de dominância entre os diferentes alelos, que serão introduzidas a seguir.

O alelo o é dominante em relação aos demais alelos, portanto lagartos com genótipo oo, oy ou ob apresentam manchas majoritariamente laranjas. Como as fêmeas não apresentam manchas de coloração azul, elas possuem um fenótipo amarelo sempre que o alelo o não estiver em seu genótipo, ou seja, para os genótipos yy, yb e bb. Enquanto isso, para os lagartos machos, o alelo y é dominante em relação ao alelo b, portanto genótipos yye yb representam lagartos com manchas amarelas e o fenótipo azul é obtido exclusivamente com o genótipo bb (ALONZO; SINERVO, 2001). Algumas imagens de lagartos de diferentes genótipos podem ser observadas na Figura 3, na qual são vistas as manchas de uma única cor nos lagartos homozigotos e as manchas majoritariamente laranjas nos lagartos de genótipo ob.



Figura 3 – Diferentes genótipos dos lagartos Uta stansburiana machos.

Fonte: Corl et al. (2010, p. 4256).

A distribuição espacial desses lagartos na América do Norte é apresentada na Figura 4, em que as proporções dos alelos laranjas, azuis e amarelos em cada um dos 41 pontos marcados são exibidas separadamente para machos e fêmeas. A população 20 representa a espécie *Uta squamata*, que é derivada da *Uta stansburiana* (CORL et al., 2010).

Figura 4 – Distribuição geográfica de subespécies do lagarto Uta stansburiana e proporções alélicas.



Fonte: Corl et al. (2010, p. 4255).

A região cinza, que corresponde às populações 31 a 36, representa uma zona de intergradação, na qual as populações desse território apresentam características intermediárias entre as subespécies que os cercam (MAYR, 2015). As demais regiões representam diferentes subespécies, sendo que as cores verde, roxa, vermelha e azul correspondem, respectivamente, às subespécies Uta stansburiana elegans, Uta stansburiana stejnegeri, Uta stansburiana uniformis e Uta stansburiana stansburiana.

1.2 Teoria dos jogos

A teoria dos jogos estuda situações de conflito e cooperação entre agentes racionais por meio de modelos matemáticos (MYERSON, 1991). Essa teoria se popularizou com o trabalho de Neumann e Morgenstern (1944) na área de economia, mas atualmente existem diversas aplicações nas ciências sociais, políticas, militares e biológicas, nas quais se estudam, por exemplo, possíveis estratégias de cooperação durante guerras (AXELROD, 1984) e dinâmicas de interação entre plantas e animais (HAMMERSTEIN; SELTEN, 1994).

Um dos jogos mais conhecidos analisados por essa teoria é o dilema do prisioneiro, que foi elaborado em 1950 por Merrill Flood e Melvin Dresher e formalizado por Albert Tucker (POUNDSTONE, 1993). Uma possível descrição desse jogo é a seguinte:

Dois criminosos são presos sem qualquer forma de comunicação entre si. Como não há provas suficientes para condenar ambos os suspeitos, é oferecido o mesmo acordo a eles com o intuito de que pelo menos um deles confesse e traia seu parceiro. O acordo determina que o indivíduo fica livre se for o único a delatar e o outro, que permaneceu em silêncio, fica preso por 5 anos. Caso ambos confessem, cada um recebe uma pena de 3 anos de prisão. Por fim, se os suspeitos cooperarem um com o outro e ambos permanecerem em silêncio, cada um é preso por apenas 1 ano.

Para analisar melhor esse jogo, podemos sintetizar as possíveis combinações de estratégias dos dois indivíduos, que serão chamados de jogadores, e seus respectivos desfechos em uma *payoff matrix*, que traduzimos como matriz de recompensas, M. Assim, o elemento M_{IJ} representa a recompensa que um jogador com a estratégia da linha Iganha ao interagir com outro com a estratégia da coluna J.

Para o dilema do prisioneiro apresentado, a matriz de recompensas pode ser observada na Tabela 1, na qual as estratégias "cooperar" e "trair" referem-se, respectivamente, às ações de permanecer em silêncio ou confessar o crime e delatar seu parceiro. Os valores negativos representam, em módulo, o número de anos que o indivíduo ficaria preso, portanto a melhor recompensa nesse jogo seria o valor 0, que corresponde à liberdade.

Tabela 1 – Matriz de recompensas do dilema do prisioneiro.

| | Cooperar | Trair | | | | |
|------------------------------|----------|-------|--|--|--|--|
| Cooperar | -1 | -5 | | | | |
| Trair | 0 | -3 | | | | |
| Fonte: elaborado pelo autor. | | | | | | |

Dessa forma, a recompensa de um indivíduo que coopera ao interagir com outro que coopera é -1 e ao interagir com outro que trai é -5, por exemplo. Considerando que cada um dos jogadores tem o intuito de maximizar sua recompensa ficando o menor

tempo possível na prisão, podemos analisar as possíveis combinações de escolhas para tentar determinar a melhor estratégia a ser adotada.

Se ambos os jogadores cooperam e permanecem em silêncio, cada um fica preso por apenas 1 ano, resultando em uma pena combinada de 2 anos. Se um permanece em silêncio e o outro o denuncia, o que ficou em silêncio cumpre a pena total de 5 anos sozinho. Por fim, se ambos traem seus parceiros, cada um fica preso por 3 anos, o que resulta em uma pena combinada de 6 anos. Dessa maneira, analisando de maneira coletiva, observa-se que a combinação de escolhas que leva a uma pena combinada mínima é a cooperação mútua, na qual cada jogador fica preso por apenas 1 ano.

Por outro lado, a análise pode ser feita individualmente ao considerar que as escolhas dos jogadores são independentes. Dessa maneira, ao supor que o outro jogador cooperou, observa-se que retribuir com cooperação resultaria em uma pena de 1 ano para si enquanto a traição resulta na liberdade. De forma semelhante, admitindo que o outro jogador traiu, nota-se que a pena pela traição seria de apenas 3 anos enquanto pela cooperação seria de 5 anos. Assim, conclui-se que, quando a análise é feita de forma individual e considerando as possíveis estratégias do outro jogador, a melhor estratégia seria trair.

O dilema, que caracteriza esse jogo, se encontra no fato de que a análise individual leva os jogadores à traição mútua, enquanto a melhor combinação de estratégias seria a cooperação mútua. A situação em que ambos os jogadores adotam a estratégia de trair é classificada como um equilíbrio de Nash, pois nenhum deles pode melhorar sua recompensa mudando de estratégia unilateralmente (NASH, 1951).

Cabe salientar que o equilíbrio de Nash não é necessariamente o ponto que gera melhores recompensas para ambos. O equilíbrio apresentado nesse caso, por exemplo, é o que gera a menor recompensa total, resultando em um valor -6 enquanto os outros casos geram uma recompensa total -5 ou -2.

Esse jogo pode ser generalizado para representar outras situações que envolvem possibilidades de cooperação ou traição. Assim, a matriz de recompensas para uma forma mais genérica do dilema do prisioneiro é apresentada na Tabela 2, onde R, I, $T \in P$ são as possíveis recompensas nesse cenário.

Tabela 2 – Forma geral da matriz de recompensas do dilema do prisioneiro.

| | Cooperar | Trair |
|----------|----------|-------|
| Cooperar | R | Ι |
| Trair | T | P |
| | | |

Fonte: elaborado pelo autor.

Para que essa matriz corresponda de fato a um dilema, é necessário que o valor

da tentação T de trair um jogador que cooperou seja maior do que a recompensa R pela cooperação mútua, que deve ser maior do que a punição P pela traição mútua. Por fim, a ingenuidade I de cooperar com um jogador que traiu deve gerar a menor recompensa, ou seja, devemos ter T > R > P > I.

Para que a cooperação mútua realmente gere o melhor resultado coletivo, é preciso acrescentar a condição 2R > T + I. Desse modo, a análise feita para a matriz da Tabela 1 é a mesma para qualquer outra matriz que satisfaça as condições aqui apresentadas, onde a traição mútua é um equilíbrio de Nash e a cooperação mútua é a que gera a maior recompensa total.

Para maiores detalhes, um guia interativo que apresenta o dilema do prisioneiro e introduz suas formas iterada e evolutiva, em que os jogadores jogam diversas vezes uns contra os outros e podem alterar sua estratégia ao longo do tempo, foi elaborado e disponibilizado gratuitamente em vários idiomas por Case (2017).

Um dos primeiros trabalhos na área de teoria dos jogos aplicado à biologia foi realizado por Smith e Price (1973), no qual foram analisadas cinco estratégias que simulam possíveis comportamentos de animais em situação de conflito. Uma versão mais simples desse modelo é o jogo *hawk-dove* (SMITH; PARKER, 1976), que pode ser traduzido como falcão-pombo.

Nesse jogo, dois jogadores estão competindo por um recurso, que possui um valor V > 0, e podem utilizar as estratégias falcão ou pombo. O pombo busca dividir o recurso igualmente, mas não recebe nada se o outro jogador for um falcão, pois este é mais agressivo e está disposto até mesmo a lutar com outro falcão por esse recurso, gerando um custo C > V. Dessa forma, o encontro de dois pombos ocasiona uma divisão do recurso com uma recompensa $\frac{V}{2}$ para cada e a interação entre dois falcões resulta em um conflito e uma divisão do recurso, gerando uma recompensa $\frac{V-C}{2} < 0$ para cada um deles. Além disso, a interação entre um pombo e um falcão faz com que este fique com todo o recurso V enquanto aquele não recebe nenhuma recompensa, como pode ser observado na matriz de recompensas apresentada na Tabela 3.

Tabela 3 – Forma geral da matriz de recompensas do jogo falcão-pombo.

| | Falcão | Pombo | | | | | |
|------------------------------|-----------------|---------------|--|--|--|--|--|
| Falcão | $\frac{V-C}{2}$ | V | | | | | |
| Pombo | 0 | $\frac{V}{2}$ | | | | | |
| Fonte: elaborado pelo autor. | | | | | | | |

Nesse jogo, observamos que as situações em que um dos jogadores utiliza a estratégia falcão e o outro utiliza pombo resultam em equilíbrios de Nash, uma vez que

nenhum deles pode melhorar sua recompensa ao alterar sua estratégia unilateralmente. Se o jogador que escolheu falcão alterasse sua estratégia para pombo, por exemplo, sua recompensa seria reduzida de V para $\frac{V}{2}$. Por outro lado, na mudança de estratégia de pombo para falcão, a recompensa que era nula se transformaria em uma recompensa negativa.

Ao contrário do dilema do prisioneiro, no qual trair sempre gera a maior recompensa própria ao considerar que a ação do outro jogador já está definida, a estratégia que resulta na recompensa pessoal máxima para o jogo falcão-pombo depende da estratégia escolhida pelo outro jogador, sempre sendo oposta a essa.

Outro jogo que pode ser analisado por meio da teoria dos jogos é o famoso pedra-papel-tesoura, no qual a estratégia pedra ganha da tesoura e perde para o papel, o papel ganha da pedra e perde para a tesoura e a tesoura ganha do papel e perde para a pedra. Além disso, interações entre duas estratégias iguais resultam em um empate.

Uma possível matriz de recompensas desse jogo é apresentada na Tabela 4(a), em que uma vitória garante uma recompensa 1, uma derrota resulta em -1 e um empate gera uma recompensa nula. Essa dinâmica pode ser representada de forma mais geral pela matriz da Tabela 4(b), na qual devemos ter v > e > d para que a recompensa por uma vitória seja maior do que a por um empate e que esta também seja maior do que a recompensa por uma derrota.

| | (a) Exe | emplo | | | (b) Forma geral | | | | |
|-----------------------------|---------|-------|---------|---------|-----------------|-------|---------|--|--|
| | Pedra | Papel | Tesoura | | Pedra | Papel | Tesoura | | |
| Pedra | 0 | -1 | 1 | Pedra | e | d | v | | |
| Papel | 1 | 0 | -1 | Papel | v | e | d | | |
| Tesoura | -1 | 1 | 0 | Tesoura | d | v | e | | |
| Fonte: elaborado pelo autor | | | | | | | | | |

| Tabela 4 – | Matrizes | de recom | pensas do | jogo | pedra-pap | oel-tesoura. |
|------------|----------|----------|-----------|------|-----------|--------------|
| | | | 1 | . 0 | 1 1 1 | |

onte: elaborado pelo autor.

Considerando estratégias puras, ou seja, em que cada jogador escolhe apenas uma das três estratégias apresentadas, não existe um equilíbrio de Nash para esse jogo. Isso ocorre porque não há como ambos jogadores obterem a recompensa máxima v e qualquer jogador que não receber essa recompensa sempre poderia obtê-la ao alterar a sua estratégia para a que vence da estratégia escolhida pelo outro jogador.

Se ambos os jogadores adotassem a estratégia pedra, por exemplo, qualquer um deles poderia ampliar sua recompensa alterando a estratégia para papel. Por outro lado, se um jogador escolhesse pedra e o outro papel, o jogador com estratégia pedra poderia alterá-la para a estratégia tesoura, obtendo assim a recompensa máxima v. Dessa forma, conclui-se que esse jogo realmente não admite um equilíbrio de Nash somente com estratégias puras.

Cabe salientar que, embora não seja foco deste trabalho, existe um equilíbrio de Nash para o jogo pedra-papel-tesoura ao considerar estratégias mistas, na qual cada jogador adota cada uma das estratégias puras com probabilidades predefinidas e se calcula uma recompensa esperada. Nesse caso, o equilíbrio ocorre quando ambos os jogadores possuem probabilidade $\frac{1}{3}$ de adotar cada uma das estratégias puras (WANG; XU; ZHOU, 2014).

1.3 Especiação

O processo de especiação pode ser compreendido como a evolução dos mecanismos de isolamento reprodutivo que impedem o fluxo de genes entre populações intimamente relacionadas, gerando linhagens reprodutivamente isoladas (BUSH, 1975; MAYR, 1999; GAVRILETS; LI; VOSE, 2000; TURELLI; BARTON; COYNE, 2001).

Os principais tipos de especiação são a alopátrica, a parapátrica e a simpátrica. A especiação alopátrica ocorre devido ao isolamento geográfico de duas populações, assim, a ausência de um fluxo de genes entre ambas as populações faz com que o isolamento reprodutivo ocorra de forma gradual como um resultado das mutações (HOSKIN et al., 2005) e as características obtidas nesse período de afastamento geográfico contribuem para manter o isolamento reprodutivo quando não há mais barreiras geográficas (MAYR, 1982).

A especiação é denominada parapátrica quando existe inicialmente um fluxo restrito de genes entre as populações (SLATKIN, 1982; GAVRILETS; LI; VOSE, 2000). Por fim, a especiação simpátrica ocorre sem que exista um isolamento geográfico (DIECK-MANN; DOEBELI, 1999) e, embora existam diversos debates sobre sua ocorrência ser plausível na natureza (AGUIAR et al., 2009), há também suficientes exemplos empíricos bem fundamentados para afirmar que essa ocorrência é sim possível, mesmo sendo menos comum do que os outros dois tipos (BOLNICK; FITZPATRICK, 2007).

Um clássico caso de irradiação adaptativa, que é um fenômeno em que uma única espécie ancestral ou um pequeno grupo se diversifica rapidamente (BERTA; SUMICH; KOVACS, 2015), é o dos tentilhões de Darwin, em que 14 espécies desses pássaros foram formadas nas ilhas Galápagos e na ilha do Coco a partir de um ancestral comum (GRANT, 1981). Devido à diversidade de recursos, dimensões e altitudes das ilhas, mudanças no formato e no tamanho dos bicos dos tentilhões favoreceram alguns desses morfos em cada região, impulsionando o processo de especiação (GRANT, 2017). As linhagens de 13 dessas espécies são apresentadas na Figura 5.



Figura 5 – Árvore filogenética dos tentilhões de Darwin.

Fonte: Sato et al. (1999, p. 5105).

Os ciclídeos do lago Vitória, na África, representam um caso de irradiação adaptativa em que não há uma barreira geográfica explícita, fortalecendo a ideia da ocorrência de especiação simpátrica na natureza (KOCHER, 2004). Atualmente são encontradas mais de 500 espécies nesse lago (VERHEYEN et al., 2003), mas acredita-se que esses peixes podem ter se originado a partir de um ancestral comum (MEYER et al., 1990) e que, se não todas, a maioria das espécies evoluiu nos últimos 15000 anos, após a dessecação completa do lago Vitória e o seu reabastecimento (SALZBURGER, 2018).

1.3.1 Implementação computacional

Existem diversas maneiras de implementar o processo de especiação, como a proposta por Higgs e Derrida (1991) por exemplo, mas optamos por assumir que o genoma de cada indivíduo é haploide e composto por uma sequência de B genes bialélicos, os quais consideramos por simplicidade que podem ser iguais a 0 ou 1. Para B = 5, por exemplo, as sequências 01010 e 11011 são alguns dos possíveis genomas.

Utilizando genes bialélicos, a distância genética entre dois indivíduos com genomas $G_1 \in G_2$ pode ser calculada por meio da distância de Hamming, que determina quantas posições das sequências $G_1 \in G_2$ possuem alelos, 0 ou 1, distintos (WAGGENER; WAGGENER, 1995). Para os genomas citados como exemplo, temos que a distância de Hamming entre eles é dada por $d_H(01010, 11011) = 2$, pois apenas os alelos na primeira e na última posição diferem entre eles.

Para que dois indivíduos possam se reproduzir, é importante que eles possuam

uma semelhança genética (HIGGS; DERRIDA, 1992). Desse modo, consideramos que existe uma distância genética máxima G para que dois indivíduos consigam procriar. Assim, a reprodução entre dois indivíduos com genomas $G_1 \in G_2$, respectivamente, pode ocorrer somente se $d_H(G_1, G_2) \leq G$.

Ao adotar G = 1, por exemplo, os indivíduos com genomas $G_1 = 01010$ e $G_2 = 11011$ não podem se reproduzir, pois $d_H(G_1, G_2) = 2 > G = 1$. Por outro lado, um outro indivíduo com genoma $G_3 = 11010$ poderia procriar com qualquer um deles, uma vez que $d_H(G_1, G_3) = d_H(G_2, G_3) = 1 \leq G$, já que ele difere somente no primeiro ou no último gene com os indivíduos $G_1 \in G_2$, respectivamente.

Supondo que dois indivíduos se reproduzam, o genoma do descendente é gerado por segregação alélica, ou seja, o gene de cada posição no genoma do filho é sorteado entre os genes de cada um dos pais naquela posição. Ao considerar indivíduos com genomas G_1 e G_3 , como a única posição que possui alelos distintos nos genomas deles é a primeira, o genoma do descendente poderá ter 0 ou 1 nessa posição, mas as demais posições serão preenchidas inicialmente pelos alelos comuns a ambos os pais.

A variabilidade genética é necessária para que o processo de especiação possa ocorrer. Portanto, após a segregação alélica, cada um dos genes pode sofrer uma mutação e ser alterado de 0 para 1 ou de 1 para 0. Dessa maneira, é possível que, mesmo com os dois pais tendo o mesmo alelo em uma determinada posição, um descendente tenha um alelo diferente nessa posição. Assim, após diversas mutações ao longo das gerações, podem surgir grupos de indivíduos isolados reprodutivamente, ocorrendo o processo de especiação.

Para caracterizar melhor o que são consideradas espécies distintas nessa implementação, definimos que dois indivíduos com genomas $G_1 \in G_2$ são da mesma espécie se eles podem reproduzir um com o outro, ou seja, $d_H(G_1, G_2) \leq G$, ou se houver uma sequência de indivíduos com genomas $\hat{G}_1, \hat{G}_2, \ldots, \hat{G}_n$ tais que $d_H(G_1, \hat{G}_1) \leq G, d_H(\hat{G}_i, \hat{G}_{i+1}) \leq G$ para todo $i = 1, 2, \ldots, n - 1 \in d_H(\hat{G}_n, G_2) \leq G$. Nesse último caso, todos os indivíduos $G_1, G_2 \in \hat{G}_i$, para $i = 1, 2, \ldots, n$, são de uma mesma espécie.

Uma maneira construtiva de definir uma espécie é iniciar com um único indivíduo e observar com quais outros indivíduos da população ele consegue se reproduzir, colocando-os em um conjunto. Em seguida, incluir nesse grupo todos os que podem se reproduzir com pelo menos um dos que foram acrescentados e repetir esses passos até que nenhum outro indivíduo possa ser adicionado ao conjunto. Se toda a população estiver em um único grupo, então não há como diferenciar as espécies ainda. Caso contrário, pode-se escolher um dos indivíduos que não foram selecionados e repetir o processo de determinação das espécies até que todos os indivíduos estejam em algum conjunto. Dessa forma, o número de grupos formados representa a quantidade de espécies distintas, em que indivíduos de espécies diferentes nunca conseguem reproduzir entre si e não existem grupos isolados reprodutivamente em uma mesma espécie.

2 Modelos fenotípicos

Neste capítulo serão apresentados três modelos que representam a dinâmica dos lagartos Uta stansburiana levando em conta, por simplicidade, apenas os fenótipos laranja (O), azul (B) e amarelo (Y). Embora sejam bem conhecidos os possíveis genótipos desses lagartos e as relações de dominância entre os alelos $o, b \in y$, os modelos mais complexos que consideram esses fatores serão apresentados no Capítulo 3. Além disso, não há distinção de sexo ou idade entre os indivíduos em nenhum dos modelos propostos.

A representação da dinâmica dos lagartos-de-mancha-lateral por meio de um modelo pedra-papel-tesoura foi introduzida por Sinervo e Lively (1996), a partir da análise das estratégias e observação da evolução das proporções de indivíduos de cada fenótipo na natureza ao longo dos anos.

2.1 Modelo fenotípico não espacial

Este primeiro modelo não considera as possíveis distribuições espaciais dos indivíduos. Assim, seguindo a formulação que foi proposta por Sinervo e Lively (1996) e estudada com mais detalhes por Barreto (2017), determinamos as proporções fenotípicas de lagartos com manchas laranjas, azuis e amarelas na geração t como $f_{O,t}$, $f_{B,t}$ e $f_{Y,t}$, respectivamente. Por corresponderem a proporções da população total, em cada geração t vale a relação $f_{O,t} + f_{B,t} + f_{Y,t} = 1$.

A matriz de recompensas M utilizada para simular a dinâmica pedra-papeltesoura de interação entre esses lagartos é apresentada em sua forma geral na Tabela 5. O elemento M_{IJ} representa a recompensa que um lagarto com o fenótipo, que também pode ser chamado de estratégia nesse contexto de teoria dos jogos, da linha I recebe ao interagir com um indivíduo com a estratégia da coluna J.

Tabela 5 – Forma geral da matriz de recompensas da dinâmica dos lagartos.

| | 0 | B | Y | | | | |
|------------------------------|----------|----------|----------|--|--|--|--|
| 0 | M_{OO} | M_{OB} | M_{OY} | | | | |
| В | M_{BO} | M_{BB} | M_{BY} | | | | |
| \mathbf{Y} | M_{YO} | M_{YB} | M_{YY} | | | | |
| Fonte: elaborado pelo autor. | | | | | | | |

Considerando que os lagartos de fenótipo laranja possuem uma vantagem na presença de lagartos com manchas azuis e uma desvantagem na presença dos de fenótipo amarelo, determina-se que $M_{OB} > M_{OO} > M_{OY}$. Analogamente, são obtidas também

as relações $M_{BY} > M_{BB} > M_{BO}$ e $M_{YO} > M_{YY} > M_{YB}$. A matriz de recompensas que será utilizada inicialmente pode ser observada na Tabela 6, com um formato semelhante à matriz do jogo pedra-papel-tesoura, apresentada na Tabela 4(b), com e = 1, v = 2 e d = 0.5.

Tabela 6 – Exemplo de matriz de recompensas da dinâmica dos lagartos.

| | 0 | B | Y | | | | |
|-------------------------|-----|-----|-----|--|--|--|--|
| 0 | 1 | 2 | 0.5 | | | | |
| В | 0.5 | 1 | 2 | | | | |
| Y | 2 | 0.5 | 1 | | | | |
| nto, alabarada nala art | | | | | | | |

Fonte: elaborado pelo autor.

A partir da matriz de recompensas M escolhida, calculamos o *fitness* de uma estratégia $I \in \{O, B, Y\}$ na geração t por meio da Equação (2.1), na qual se realiza uma média ponderada das recompensas obtidas na interação de I com cada um dos fenótipos $J \in \{O, B, Y\}$ e os pesos correspondem às proporções fenotípicas $f_{J,t}$.

$$W_{I,t} = \sum_{J} M_{IJ} f_{J,t} \tag{2.1}$$

Utilizando a matriz representada na Tabela 6, por exemplo, os *fitnesses* correspondentes aos fenótipos laranja, azul e amarelo em uma geração t são dados pelas Equações (2.2), (2.3) e (2.4).

$$W_{O,t} = f_{O,t} + 2f_{B,t} + 0.5f_{Y,t} \tag{2.2}$$

$$W_{B,t} = 0.5f_{O,t} + f_{B,t} + 2f_{Y,t} \tag{2.3}$$

$$W_{Y,t} = 2f_{O,t} + 0.5f_{B,t} + f_{Y,t} \tag{2.4}$$

Além disso, o *fitness* médio da população na geração t é calculado fazendo a média ponderada dos *fitnesses* das estratégias $I \in \{O, B, Y\}$ com os pesos sendo as proporções fenotípicas $f_{I,t}$, conforme a Equação (2.5).

$$W_t = \sum_{I} W_{I,t} f_{I,t} = W_{O,t} f_{O,t} + W_{B,t} f_{B,t} + W_{Y,t} f_{Y,t}$$
(2.5)

Dessa maneira, sabendo o *fitness* médio e o de cada uma das estratégias na geração t, as proporções fenotípicas da geração seguinte de cada fenótipo $I \in \{O, B, Y\}$ são calculadas por meio da Equação (2.6). Nota-se que estratégias que possuem um *fitness* maior do que o médio aumentam de proporção, as que possuem *fitness* menor diminuem e a proporção permanece constante quando ambos os *fitnesses* são iguais.

$$f_{I,t+1} = f_{I,t} \; \frac{W_{I,t}}{W_t} \tag{2.6}$$

Cabe salientar que, utilizando essa equação, a relação $f_{O,t+1} + f_{B,t+1} + f_{Y,t+1} = 1$ também é válida:

$$f_{O,t+1} + f_{B,t+1} + f_{Y,t+1} = f_{O,t} \frac{W_{O,t}}{W_t} + f_{B,t} \frac{W_{B,t}}{W_t} + f_{Y,t} \frac{W_{Y,t}}{W_t}$$
$$= \frac{W_{O,t}f_{O,t} + W_{B,t}f_{B,t} + W_{Y,t}f_{Y,t}}{W_t}$$
$$= \frac{W_t}{W_t} = 1$$

Um conjunto de proporções fenotípicas $(\overline{f_O}, \overline{f_B}, \overline{f_Y})$, para o qual denotamos $\overline{W_I}$ os *fitnesses* para cada uma das estratégias $I \in \{O, B, Y\}$ e \overline{W} o *fitness* médio considerando essas proporções, é denominado um ponto de equilíbrio se o sistema não se altera ao longo das gerações a partir dele (LUENBERGER, 1979). Dessa forma, temos um ponto de equilíbrio se substituirmos $f_{I,t} = \overline{f_I}$ na Equação (2.6) para cada uma das três estratégias e obtivermos sempre que $f_{I,t+1} = f_{I,t} = \overline{f_I}$. Assim, partindo da Equação (2.6), podemos obter a Equação (2.7), que determina as condições para cada $I \in \{O, B, Y\}$ para que $(\overline{f_O}, \overline{f_B}, \overline{f_Y})$ seja um ponto de equilíbrio.

$$\overline{f_I} = \overline{f_I} \; \frac{W_I}{\overline{W}}$$

$$\overline{f_I} \left(1 - \frac{\overline{W_I}}{\overline{W}} \right) = 0 \tag{2.7}$$

Dessa maneira, para cada estratégia devemos ter que $\overline{f_I} = 0$ ou $\frac{\overline{W_I}}{\overline{W}} = 1$, ou seja, $\overline{W_I} = \overline{W}$. Independentemente da matriz de recompensas utilizada, podemos encontrar os equilíbrios triviais (1,0,0), (0,1,0) e (0,0,1), nos quais ocorre a presença de apenas um dos fenótipos. Para o ponto de equilíbrio de coexistência das três estratégias, devemos ter $\overline{W_O} = \overline{W_B} = \overline{W_Y} = \overline{W}$.

Para obter resultados mais gerais, serão realizadas algumas alterações na matriz de recompensas proposta. Barreto (2017) definiu matrizes que focam em cada uma das estratégias $O, B \in Y$ alterando os elementos da coluna referente à estratégia focal, ou seja, variando as recompensas que um indivíduo de outro fenótipo recebe ao interagir com um indivíduo com a estratégia focal. Enquanto isso, este trabalho propõe a alteração dos elementos da linha referente a essa estratégia, denotando $v > 1 \in 0 < d < 1$ como parâmetros para identificar as recompensas obtidas por um indivíduo com a estratégia focal na interação com outro com o qual ele possui, respectivamente, uma vantagem ou desvantagem.

| (a) Estratégia focal ${\cal O}$ | | | (b) Estratégia focal ${\cal B}$ | | | | (c) Estratégia focal \boldsymbol{Y} | | | | | |
|---------------------------------|-----|-----|---------------------------------|---|---|-----|---------------------------------------|--|---|-----|---|--------------|
| | 0 | B | $ \mathbf{Y} $ | | 0 | В | \mathbf{Y} | | | 0 | В | \mathbf{Y} |
| 0 | 1 | v | d | 0 | 1 | 2 | 0.5 | | 0 | 1 | 2 | 0.5 |
| В | 0.5 | 1 | 2 | В | d | 1 | v | | в | 0.5 | 1 | 2 |
| \mathbf{Y} | 2 | 0.5 | 1 | Y | 2 | 0.5 | 1 | | Y | v | d | 1 |
| Fonte: elaborado pelo autor. | | | | | | | | | | | | |

Tabela 7 – Matrizes de recompensas com estratégias focais $O, B \in Y$.

Nota-se que a matriz de recompensas da Tabela 6 é obtida ao substituir v = 2e d = 0.5 em qualquer uma dessas estratégias focais. Os cálculos para determinar os pontos de equilíbrio e demonstrar que a coexistência dos três fenótipos é o único ponto de equilíbrio não trivial utilizando essas matrizes são apresentados no Apêndice A.1. Além disso, como pode ser observado na Tabela 8, as matrizes para as três estratégias focais são idênticas ao alterar a ordem dos fenótipos.

Tabela 8 – Forma alternativa das matrizes de recompensas com estratégias focais $B \in Y$.

| (a) E | Estraté | gia foc | al B | (b) l | (b) Estratégia focal \boldsymbol{Y} | | | | |
|---------------------------------|---------|---------|--------|-------|---------------------------------------|-----|---|--|--|
| | В | Y | 0 | | $ \mathbf{Y} $ | 0 | B | | |
| В | 1 | v | d | Y | 1 | v | d | | |
| \mathbf{Y} | 0.5 | 1 | 2 | 0 | 0.5 | 1 | 2 | | |
| 0 | 2 | 0.5 | 1 | В | 2 | 0.5 | 1 | | |
| Transfer als been de mele auton | | | | | | | | | |

Fonte: elaborado pelo autor.

Assim, os pontos de equilíbrio de coexistência para as estratégias focais O, B e Y são expressos, respectivamente, pelas Equações (2.8), (2.9) e (2.10). Pode-se observar que as proporções fenotípicas da estratégia focal e dos fenótipos contra os quais a estratégia focal possui vantagem ou desvantagem são as mesmas nos três casos.

$$\overline{f_O} = \frac{4v - 2d}{10v - 8d + 5}, \qquad \overline{f_B} = \frac{10 - 6d}{10v - 8d + 5}, \qquad \overline{f_Y} = \frac{6v - 5}{10v - 8d + 5}.$$
 (2.8)

$$\overline{f_O} = \frac{6v - 5}{10v - 8d + 5}, \qquad \overline{f_B} = \frac{4v - 2d}{10v - 8d + 5}, \qquad \overline{f_Y} = \frac{10 - 6d}{10v - 8d + 5}. \tag{2.9}$$

$$\overline{f_O} = \frac{10 - 6d}{10v - 8d + 5}, \qquad \overline{f_B} = \frac{6v - 5}{10v - 8d + 5}, \qquad \overline{f_Y} = \frac{4v - 2d}{10v - 8d + 5}.$$
(2.10)

Substituindo v = 2 e d = 0.5 em qualquer uma dessas equações, encontramos o ponto de equilíbrio de coexistência $\overline{f_O} = \overline{f_B} = \overline{f_Y} = \frac{1}{3}$ para a matriz apresentada na Tabela 6. Salienta-se que, como é demonstrado no Apêndice A.1, não existe nenhum ponto de equilíbrio para esse conjunto de matrizes, considerando 0 < d < 1 e v > 1, em que apenas 2 fenótipos sobrevivem.

Para calcular a estabilidade de um ponto de equilíbrio, precisamos encontrar a matriz Jacobiana associada ao sistema de equações que determinam as proporções fenotípicas na geração seguinte. O equilíbrio será estável se todos os autovalores da Jacobiana avaliada nesse ponto possuírem módulo menor do que 1 (EDELSTEIN-KESHET, 2005). A matriz Jacobiana J associada a esse sistema é apresentada na Equação (2.11).

$$J = \begin{pmatrix} \frac{\partial f_{O,t+1}}{\partial f_{O,t}} & \frac{\partial f_{O,t+1}}{\partial f_{B,t}} & \frac{\partial f_{O,t+1}}{\partial f_{Y,t}} \\ \frac{\partial f_{B,t+1}}{\partial f_{O,t}} & \frac{\partial f_{B,t+1}}{\partial f_{B,t}} & \frac{\partial f_{B,t+1}}{\partial f_{Y,t}} \\ \frac{\partial f_{Y,t+1}}{\partial f_{O,t}} & \frac{\partial f_{Y,t+1}}{\partial f_{B,t}} & \frac{\partial f_{Y,t+1}}{\partial f_{Y,t}} \end{pmatrix}$$
(2.11)

Ao somar as três linhas da Jacobiana, temos uma linha com as derivadas de $f_{O,t+1} + f_{B,t+1} + f_{Y,t+1}$ em relação a $f_{O,t}$, $f_{B,t}$ e $f_{Y,t}$. Como a primeira expressão é a soma de todas as proporções fenotípicas na geração t + 1, segue que ela é igual a 1, ou seja, constante. Assim, todas as derivadas são iguais a 0 e a soma das três linhas da Jacobiana é uma linha nula, portanto seu determinante é 0 para qualquer ponto de equilíbrio. Como os autovalores de uma matriz A são os valores λ tais que $det(A - \lambda I) = 0$ e sabemos que 0 = det(A) = det(A - 0I), segue que 0 é sempre um dos autovalores. Portanto, um ponto de equilíbrio será estável se os módulos dos dois outros autovalores da matriz Jacobiana avaliada nesse ponto forem menores do que 1.

Embora seja possível determinar os critérios de estabilidade partindo dessa análise, uma simplificação pode ser realizada para obter as mesmas condições com uma quantidade significativamente menor de cálculos. Partindo da relação $f_{O,t} + f_{B,t} + f_{Y,t} = 1$, podemos reescrever $f_{Y,t} = 1 - f_{O,t} - f_{B,t}$ e substituir essa expressão no cálculo dos *fitnesses* e dos valores de $f_{O,t+1}$ e $f_{B,t+1}$. Dessa forma, teremos que $f_{Y,t+1} = 1 - f_{O,t+1} - f_{B,t+1}$ e o sistema de três equações e três variáveis se reduz a um sistema com apenas duas equações e variáveis. A matriz Jacobiana desse sistema simplificado é apresentada na Equação (2.12).

$$J = \begin{pmatrix} \frac{\partial f_{O,t+1}}{\partial f_{O,t}} & \frac{\partial f_{O,t+1}}{\partial f_{B,t}} \\ \frac{\partial f_{B,t+1}}{\partial f_{O,t}} & \frac{\partial f_{B,t+1}}{\partial f_{B,t}} \end{pmatrix}$$
(2.12)

Além disso, para um sistema de duas equações e duas variáveis, não é necessário calcular os autovalores para determinar a estabilidade de um ponto de equilíbrio. Nesse caso, os autovalores da Jacobiana possuem módulo menor que 1 e, portanto, o ponto de equilíbrio \overline{P} é estável sempre que a Equação (2.13) for satisfeita (EDELSTEIN-KESHET, 2005), no qual tr(A) representa o traço da matriz A, que é a soma dos elementos da diagonal principal, det(A) é o determinante da matriz A e $J(\overline{P})$ é a matriz Jacobiana avaliada no ponto de equilíbrio \overline{P} .

$$\left| tr\left(J(\overline{P})\right) \right| < det(J(\overline{P})) + 1 < 2 \tag{2.13}$$

De acordo com os cálculos e o Código-fonte 1, em MATLAB[®], apresentados no Apêndice A.2, no qual é realizada a simplificação do sistema de três para apenas duas variáveis, observamos que os pontos de equilíbrio com apenas um fenótipo são sempre instáveis e o equilíbrio de coexistência das três estratégias é estável, para qualquer uma das estratégias focais, sempre que $d > \frac{v+5}{9v-4}$, relação que é obtida para satisfazer a segunda relação da Equação (2.13), em que o determinante avaliado no ponto de equilíbrio deve ser menor do que 1. Assim, a região azul acima da curva apresentada na Figura 6 representa os conjuntos de parâmetros que levam a um sistema em que a coexistência é estável.

Figura 6 – Região de estabilidade para as estratégias focais.



Fonte: elaborado pelo autor.

Nota-se que o ponto A, definido por v = 2 e d = 0.5, está sobre a curva $d = \frac{v+5}{9v-4}$, portanto não se pode garantir a estabilidade do ponto de equilíbrio obtido com a matriz da Tabela 6. Além disso, o ponto de equilíbrio será estável para o conjunto de parâmetros definido pelo ponto B, com v = 4 e d = 0.8, e será instável para os pontos C, $D \in E$, com v = 1.5 e d = 0.5, v = 2 e d = 0.2 e v = 2.5 e d = 0.2, respectivamente.

Ao considerar as observações de Sinervo e Clobert (2003) de que os indivíduos com manchas azuis cooperam uns com os outros e possuem um *fitness* mais alto quando estão próximos e que os indivíduos de fenótipo laranja possuem *fitnesses* menores quando estão próximos devido à competição entre eles, uma variação inédita da matriz de recompensas será adotada e denominada de matriz de recompensas com estratégia de cooperação. Para isso, são alterados dois elementos da diagonal principal da Tabela 6, tomando $1 \le v < 2$ para as interações entre lagartos de fenótipo azul, representando a vantagem deles ao cooperar, e $0 < d \leq 1$ para as interações entre os com manchas laranjas, reduzindo a recompensa devido a possíveis disputas entre eles. Enquanto isso, o valor $M_{YY} = 1$ representa a recompensa intermediária obtida na interação entre lagartos de fenótipo amarelo. A matriz com apenas essas alterações é apresentada na Tabela 9.

Tabela 9 – Matriz de recompensas inicial com estratégia de cooperação.

| | 0 | В | Y | |
|-----|-----|-----|-----|--|
| 0 | d | 2 | 0.5 | |
| В | 0.5 | v | 2 | |
| Y | 2 | 0.5 | 1 | |
| . 1 | | | | |

Fonte: elaborado pelo autor.

Cabe salientar que a restrição v < 2 foi adotada para que tenhamos $M_{BY} > M_{BB}$, que é um dos critérios que caracteriza a dinâmica pedra-papel-tesoura. Por outro lado, se não fosse realizada nenhuma alteração na matriz da Tabela 9, a relação $M_{OO} > M_{OY}$ não seria válida para $0 < d \leq 0.5$ e não teríamos uma dinâmica pedra-papel-tesoura. Uma possível solução seria limitar $0.5 < d \leq 1$ para que a desigualdade seja sempre satisfeita, porém resultados interessantes foram obtidos nas simulações com 0 < d < 0.5 e, portanto, optamos por adotar $M_{OY} = 0$ para que as condições da dinâmica pedra-papel-tesoura sejam válidas em todo o intervalo $0 < d \leq 1$. Assim, a matriz proposta pode ser observada na Tabela 10.

Tabela 10 – Matriz de recompensas com estratégia de cooperação.

| | 0 | В | $ \mathbf{Y} $ | |
|---|-----|-----|----------------|--|
| 0 | d | 2 | 0 | |
| В | 0.5 | v | 2 | |
| Y | 2 | 0.5 | 1 | |
| | | | | |

Fonte: elaborado pelo autor.

Utilizando essa matriz de recompensas, conforme calculado no Apêndice A.3, temos novamente os equilíbrios triviais (1,0,0), (0,1,0) e (0,0,1) e um equilíbrio de coexistência dos três fenótipos. Algo inédito nesse modelo é que, com condições específicas, surge um ponto de equilíbrio de coexistência de apenas dois morfos, o laranja e o azul.

O ponto de equilíbrio de coexistência dimórfica é biologicamente viável, ou seja, temos $\overline{f_O} > 0$, $\overline{f_B} > 0$ e $\overline{f_Y} = 0$ somente quando 0 < d < 0.5 e $1 \le v < 2$. Dessa forma, as proporções fenotípicas de lagartos com manchas majoritariamente laranjas e azuis são definidas pela Equação (2.14), na qual $\overline{f_Y} = 0$.

$$\overline{f_O} = \frac{4 - 2v}{5 - 2v - 2d}, \qquad \overline{f_B} = \frac{1 - 2d}{5 - 2v - 2d}.$$
 (2.14)

O ponto de equilíbrio de coexistência das três estratégias, no qual todos os fitnesses são iguais, com essa nova variação é apresentado na Equação (2.15). Esse ponto faz sentido biológico somente quando $v < \frac{13-2d}{8-4d}$, como é calculado no Apêndice A.3.

$$\overline{f_O} = \frac{4v+4}{4vd-4v-6d+31}, \ \overline{f_B} = \frac{14-4d}{4vd-4v-6d+31}, \ \overline{f_Y} = \frac{4vd-8v-2d+13}{4vd-4v-6d+31}.$$
(2.15)

Na Figura 7, as regiões acima e à esquerda da curva amarela $v = \frac{13-2d}{8-4d}$ representam os conjuntos de parâmetros tais que todas as proporções fenotípicas do equilíbrio de coexistência trimórfica são positivas, enquanto as regiões abaixo da reta azul d = 0.5 representam os pontos em que a coexistência apenas dos morfos laranja e azul é biologicamente viável. Dessa maneira, o único equilíbrio não trivial possível na região (I) é a coexistência dos três morfos, na região (III) podemos ter apenas a coexistência dos fenótipos laranja e azul e na região (II) temos ambos os pontos de equilíbrio.

Figura 7 – Regiões de viabilidade biológica dos pontos de equilíbrio.



Fonte: elaborado pelo autor.

A estabilidade de cada um dos pontos de equilíbrio é calculada no Apêndice A.4 com auxílio do Código-fonte 2, no qual se confirma novamente que os equilíbrios triviais, em que apenas uma estratégia sobrevive, são sempre instáveis. Na Figura 8, a região amarela, que satisfaz $v > \frac{13-2d}{8-4d}$, representa os conjuntos de parâmetros em que a coexistência dos morfos azul e laranja é estável e a região azul, que é limitada superiormente pela função implícita $8v^2d^2 - 56v^2d - 8vd^2 + 56v^2 + 8d^2 + 38vd - 119v - 74d + 119 = 0$, representa os pontos em que a coexistência trimórfica é estável.

Figura 8 – Regiões de estabilidade dos pontos de equilíbrio de coexistência dimórfica e trimórfica.



Fonte: elaborado pelo autor.

Serão realizadas simulações nas quais a coexistência dos três morfos é estável, para os pontos A, com v = 1.2 e d = 0.4, e B, com v = 1.7 e d = 0.3, em que a coexistência dimórfica é estável, para o ponto C, com v = 1.8 e d = 0.2, em que a estabilidade não é garantida, para o ponto D sobre a curva $v = \frac{13-2d}{8-4d}$, com v = 1.7 e d = 0.125, e nas quais nenhum ponto de equilíbrio é estável, para os pontos O, com v = 1 e d = 1, e E, com v = 1.6 e d = 0.5.

Uma adaptação simples que poderia ser implementada para modelar a interação apenas entre uma estratégia mais agressiva e outra cooperadora, como ocorre no dilema do prisioneiro ou no jogo falcão-pombo por exemplo, seria excluir a estratégia Y da matriz representada na Tabela 10. Com isso, os pontos de equilíbrio $(\overline{f_O}, \overline{f_B})$ para essa dinâmica seriam os triviais, $(1,0) \in (0,1)$, juntamente com o equilíbrio não trivial determinado pela Equação (2.14). Considerando as restrições $0 < d \leq 1$ e $1 \leq v < 2$ nesse cenário, como é calculado no Apêndice A.4.1, a coexistência do morfo dominante laranja e do morfo cooperador azul seria estável para 0 < d < 0.5 e o sistema convergiria para o ponto de equilíbrio trivial (1,0) sempre que $0.5 \leq d \leq 1$, divergindo do resultado obtido ao considerar os três morfos, que é apresentado na Figura 8.

2.1.1 Simulações

Nesta seção serão apresentados os resultados das simulações do modelo fenotípico não espacial para os conjuntos de parâmetros definidos nas Figuras 6 e 8. As condições iniciais utilizadas para cada simulação, exceto quando mencionado algo diferente, são arbitrariamente definidas como $f_{O,0} = 0.25$, $f_{B,0} = 0.35$ e $f_{Y,0} = 0.4$ e são expostos os resultados das primeiras 100 gerações. É importante destacar que as condições iniciais afetam principalmente o estado transitório e não causam uma mudança qualitativa nos resultados a longo prazo, desde que todas as proporções iniciais sejam positivas.

A evolução ao longo do tempo das proporções fenotípicas utilizando os parâmetros v = 2 e d = 0.5 com estratégia focal O, que corresponde ao ponto A da Figura 6, pode ser observada na Figura 9(a), onde as linhas tracejadas representam o ponto de equilíbrio $\overline{f_O} = \overline{f_B} = \overline{f_Y} = \frac{1}{3}$. Enquanto isso, a trajetória dos pontos $(f_{O,t}, f_{B,t}, f_{Y,t})$ no espaço de fase é representada pelos pontos verdes na Figura 9(b), em que o ponto azul corresponde às proporções iniciais (0.25, 0.35, 0.4) e a estrela vermelha é o ponto de equilíbrio de coexistência $(\frac{1}{3}, \frac{1}{3}, \frac{1}{3})$.





Fonte: elaborado pelo autor.

Nota-se que esse ponto de equilíbrio não é estável para o conjunto de parâmetros adotado, uma vez que as proporções fenotípicas oscilam de maneira cíclica em torno do ponto de equilíbrio. Cabe salientar ainda que a matriz de recompensas desse caso é a apresentada na Tabela 6, sendo idêntica para as três estratégias focais. Portanto, essa oscilação ocorreria para simulações com qualquer uma das estratégias focais. Os resultados para o ponto B da Figura 6, com v = 4 e d = 0.8, e estratégia focal O são apresentados na Figura 10, em que as linhas tracejadas da Figura 10(a) correspondem às proporções do ponto de equilíbrio e este ponto também é representado pela estrela vermelha da Figura 10(b), de forma semelhante ao que é apresentado na Figura 9 e será adotado para as demais simulações.





Fonte: elaborado pelo autor.

É possível observar, tanto na Figura 10(a) quanto na Figura 10(b), que as proporções fenotípicas oscilam um pouco, mas convergem para o ponto de equilíbrio, confirmando que esse conjunto de parâmetros realmente resulta em um ponto de equilíbrio estável. Para constatar que as diferentes estratégias focais são equivalentes para esse primeiro modelo, os resultados utilizando a estratégia focal *B* para esse mesmo ponto, e considerando $f_{B,0} = 0.25$, $f_{Y,0} = 0.35$ e $f_{O,0} = 0.4$, e a estratégia focal *Y*, iniciando com $f_{Y,0} = 0.25$, $f_{O,0} = 0.35$ e $f_{B,0} = 0.4$, podem ser observados nas Figuras 11(a) e 11(b), respectivamente.

Figura 11 – Simulações com estratégias focais $B \in Y$ para o ponto B (v = 4, d = 0.8) da Figura 6.



Fonte: elaborado pelo autor.

De fato, os resultados apresentados nas Figuras 10(a), 11(a) e 11(b) são equivalentes, portanto as demais simulações dessa seção serão realizadas apenas com a estratégia focal O e os resultados são análogos para as demais estratégias. Considerando v = 1.5 e d = 0.5, que representa o ponto C da Figura 6, as proporções fenotípicas divergem e se afastam do ponto de equilíbrio, como pode ser observado na Figura 12.





Fonte: elaborado pelo autor.

De forma semelhante, os pontos D, com v = 2 e d = 0.2, e E, com v = 2.5 e d = 0.2, da Figura 6 também resultam em pontos de equilíbrio instáveis, nos quais as oscilações aumentam sua amplitude e fazem com que as proporções fenotípicas se afastem do ponto de equilíbrio. Como o espaço de fase seria semelhante ao apresentado na Figura 12(b), apenas as evoluções temporais das proporções fenotípicas para esses dois pontos são apresentadas na Figura 13.

Figura 13 – Simulações com estratégia focal O para os pontos D (v = 2, d = 0.2) e E (v = 2.5, d = 0.2) da Figura 6.



Fonte: elaborado pelo autor.

Utilizando a estratégia de cooperação, os pontos de equilíbrio de coexistência dos três morfos obtidos a partir dos conjuntos de parâmetros representados pelos pontos $A \in B$ da Figura 8 são estáveis. Assim, as simulações com $v = 1.2 \in d = 0.4 \in \text{com } v = 1.7$
e d = 0.3 podem ser observadas na Figura 14, na qual o sistema oscilou um pouco mais e foram necessárias 200 gerações para confirmar a estabilidade.

Figura 14 – Simulações com estratégia de cooperação para os pontos A (v = 1.2, d = 0.4) e B (v = 1.7, d = 0.3) da Figura 8.



Fonte: elaborado pelo autor.

Enquanto isso, utilizando v = 1.8 e d = 0.2, que representa o ponto C da Figura 8, o ponto de equilíbrio estável é o da coexistência apenas dos morfos laranja e azul. Dessa forma, é possível observar que a proporção do fenótipo amarelo converge para 0 e, na Figura 15(b), o sistema converge para o ponto de equilíbrio que fica no plano onde somente f_O e f_B são não nulas.

Figura 15 – Simulação com estratégia de cooperação para o ponto C (v = 1.8, d = 0.2) da Figura 8.



Fonte: elaborado pelo autor.

Os resultados obtidos a partir dos pontos O, $D \in E$ da Figura 8 não possuem novidades qualitativas. Portanto, as evoluções temporais das proporções fenotípicas com $v = 1 \in d = 1$, com $v = 1.7 \in d = 0.125 \in \text{com } v = 1.6 \in d = 0.5$ são apresentadas na Figura 16, na qual são simuladas 200 gerações para esse último caso. Nota-se que o ponto *D* resulta em um ponto de equilíbrio estável mesmo estando sobre a curva $v = \frac{13-2d}{8-4d}$ e os pontos *O* e *E* representam matrizes com pontos de equilíbrio instáveis, ratificando a região de estabilidade apresentada na Figura 8.

Figura 16 – Simulações com estratégia de cooperação para os pontos O(v = 1, d = 1), D(v = 1.7, d = 0.125) e E(v = 1.6, d = 0.5) da Figura 8.



Fonte: elaborado pelo autor.

2.2 Modelo fenotípico espacial

Para representar a dinâmica considerando a distribuição espacial dos lagartos, foi construído um autômato celular $N \times N$, que corresponde a um modelo com uma grade espacial discreta, na qual cada elemento da grade possui um conjunto finito de estados e há um conjunto de regras que determina a evolução desses estados de forma discreta no tempo (WOLFRAM, 1982; SCHÖNFISCH, 1995). Desse modo, o modelo pode ser entendido como uma matriz $N \times N$ em que cada elemento determina se aquela posição, que será chamada de sítio, está vazia ou é habitada por um lagarto de fenótipo laranja, azul ou amarelo. A evolução dos estados nesse modelo será regida pela dinâmica de interação dos lagartos.

A distribuição inicial dos indivíduos é feita considerando uma densidade inicial arbitrária $\rho_0 = 0.9$ e probabilidades iniciais de um lagarto ter fenótipo laranja, azul ou amarelo iguais a $p_O = 0.25$, $p_B = 0.35$ ou $p_Y = 0.4$, utilizando os mesmos valores do modelo não espacial. Assim, na geração 0, cada sítio possui uma probabilidade ρ_0 de estar inicialmente ocupado por um lagarto e, se isso ocorrer, o lagarto possui probabilidades p_O , p_B e p_Y de ter manchas majoritariamente laranjas, azuis ou amarelas. Adotando N = 40, a distribuição inicial que será utilizada em todas as simulações é apresentada na Figura 17, na qual sítios de cor branca estão vazios e as demais cores representam o fenótipo do lagarto que habita este sítio.



Figura 17 – Distribuição inicial utilizada em todas as simulações.

Fonte: elaborado pelo autor.

No início de cada geração, exceto a primeira, cada lagarto possui uma probabilidade μ de morrer e deixar o sítio vazio. Para determinar as interações entre os lagartos de diferentes fenótipos, será utilizada principalmente a vizinhança de Moore, apresentada na Figura 18(b), que considera que os vizinhos do sítio marcado em azul são os 8 sítios mais próximos, marcados em vermelho (HOEKSTRA; KROC; SLOOT, 2010). Para analisar a influência da vizinhança nos resultados, serão utilizadas também as vizinhanças de Von Neumann e de Moore estendida, representadas nas Figuras 18(a) e 18(c), e que admitem como vizinhos os 4 ou 24 indivíduos mais próximos, respectivamente.



Fonte: elaborado pelo autor.

São utilizadas duas condições de contorno: periódicas e com valores fixos (DEUTSCH; DORMANN, 2005). Com as condições de contorno periódicas, os indivíduos

que estão na fronteira esquerda do domínio espacial podem interagir com os indivíduos que estão na fronteira direita assim como os indivíduos que estão na fronteira superior podem interagir com os que estão na fronteira inferior e vice-versa, fazendo com que a região possa ser vista como um toro. Para as condições de contorno com valores fixos, que denominamos simplesmente condições de contorno fixas, considera-se que a região além da fronteira é inóspita aos lagartos e está sempre vazia.

Se um indivíduo é cercado por sítios vazios, nesse modelo espacial, então seu fitness é igual a zero, pois não há nenhum lagarto com o qual ele possa interagir. Caso contrário, o fitness de um indivíduo é definido como a média das recompensas obtidas nas interações com todos os lagartos de sítios vizinhos não vazios. Por exemplo, utilizando a matriz de recompensa com estratégia focal O, representada pela Tabela 7(a), o fitness de um lagarto de fenótipo azul cujos vizinhos são dois lagartos com manchas amarelas, um de fenótipo laranja e um sítio vazio é dado por $W = \frac{2+2+0.5}{3} = \frac{4.5}{3} = 1.5$.

Optou-se por realizar a média das recompensas para considerar que pode ser mais vantajoso ter um sítio vazio na vizinhança, em que o indivíduo pode gerar um descendente, do que ter um vizinho contra o qual se possui uma desvantagem. No exemplo anterior, se em vez de possuir um sítio vazio em sua vizinhança, o lagarto com manchas azuis fosse cercado por dois lagartos de fenótipo amarelo e dois de fenótipo laranja, seu fitness seria reduzido para $W = \frac{2+2+0.5+0.5}{4} = \frac{5}{4} = 1.25$, o que se justifica devido à inclusão de um indivíduo na vizinhança contra o qual ele possui uma desvantagem.

Por outro lado, se o *fitness* fosse definido como a soma das recompensas obtidas na interação com os vizinhos, o indivíduo exemplificado anteriormente teria um *fitness* W = 2 + 2 + 0.5 = 4.5 no caso em que sua vizinhança é composta por um sítio vazio, dois lagartos com manchas amarelas e um de fenótipo laranja e seu *fitness* aumentaria para W = 2 + 2 + 0.5 + 0.5 = 5 se os quatro sítios fossem ocupados por dois morfos amarelos e dois laranjas, o que não parece condizente com a realidade. Outra possibilidade que poderia ser adotada para utilizar apenas a soma das recompensas seria o uso de valores negativos nas matrizes de recompensas para indicar essas desvantagens.

Considerando um indivíduo na fronteira, representado pelo sítio azul na Figura 19, os vizinhos que estão dentro do domínio utilizando a vizinhança de Von Neumann com condições de contorno periódicas e com valores fixos, respectivamente, são representados pelos sítios vermelhos nas Figuras 19(a) e 19(b). Nota-se que esse último caso pode ser entendido como uma redução no número de vizinhos dos indivíduos que estão na fronteira, uma vez que eles não ganham recompensas na interação com esses sítios inóspitos e também não podem gerar descendentes neles.



Figura 19 – Condições de contorno.

Fonte: elaborado pelo autor.

Para considerar o processo de reprodução, são sorteados N^2 sítios por geração, para que cada sítio seja sorteado em média uma vez por geração. Para cada sítio ocupado sorteado, é realizado o cálculo do *fitness* do indivíduo desse sítio e de seus vizinhos. Embora se saiba que os lagartos se reproduzem de forma sexuada e que, devido às possíveis combinações de genótipos, o filho pode ter um fenótipo diferente do que de seus pais, esta primeira abordagem considera que o filho sempre possuirá o fenótipo do indivíduo de maior *fitness* entre o indivíduo sorteado e seus vizinhos. Esse processo pode ser caracterizado como uma reprodução assexuada com seleção forte, já que é sempre o indivíduo de maior *fitness* que determina o fenótipo do filho e este é basicamente uma cópia desse pai, semelhante ao que foi realizado por Nowak e May (1992).

Dessa forma, se o *fitness* do indivíduo sorteado for maior ou igual do que o de todos os seus vizinhos, ele gerará um descendente com seu fenótipo. Caso contrário, o vizinho de maior *fitness* da vizinhança (se houver mais de um vizinho com esse *fitness* máximo, escolhe-se um deles aleatoriamente) gerará um filho com o seu próprio fenótipo.

Esse modelo conta com sobreposição de gerações e o filho pode ocupar um sítio vazio, fazendo com que a população total de lagartos aumente uma unidade, ou um sítio que estava ocupado por um indivíduo de baixo *fitness*, o que representaria a morte deste indivíduo devido a uma competição por espaço, por exemplo, e a população total permanece a mesma. Assim, no caso em que o indivíduo sorteado possui o maior *fitness*, um vizinho aleatório é escolhido e, se houver algum sítio vazio na vizinhança de um deles, ambos permanecem vivos e o descendente ocupa um desses espaços, ou, caso contrário, o filho ocupa o sítio desse vizinho de *fitness* baixo. Por outro lado, quando o indivíduo sorteado não possui o maior *fitness*, o filho com o fenótipo do vizinho de maior *fitness* ocupa um sítio vazio das vizinhanças do indivíduo sorteado ou desse vizinho, se houver, senão o descendente ocupa o sítio do indivíduo sorteado.

Após os N^2 sorteios, definimos $P_{O,t}$, $P_{B,t}$, $P_{Y,t}$ e $P_t = P_{O,t} + P_{Y,t} + P_{B,t}$ como o número de lagartos com fenótipo laranja, azul, amarelo e a população total, respectivamente, na geração t. Finalmente, definimos as proporções fenotípicas da geração como $f_{I,t} = \frac{P_{I,t}}{P_t}$, para cada $I \in \{O, B, Y\}$.

Cabe salientar que, como esse modelo é probabilístico, não existe um ponto de equilíbrio. Ainda assim, espera-se verificar se as proporções fenotípicas obtidas com esse modelo se aproximam do ponto de equilíbrio de coexistência do modelo não espacial, uma vez que a coexistência no modelo não espacial ocorre quando todos os *fitnesses* referentes aos fenótipos são iguais.

2.2.1 Simulações

Nesta seção serão apresentadas as simulações do modelo fenotípico espacial abordando diferentes vizinhanças e condições de contorno, com o intuito de investigar sua influência nos resultados obtidos. A distribuição inicial de sítios vazios e de fenótipos dos diferentes lagartos pode ser observada na Figura 17. Os resultados serão analisados, em cada uma das simulações, considerando as primeiras 100 gerações.

Para evitar repetições no texto e que as legendas das figuras sejam muito extensas, deve-se considerar que são utilizadas condições de contorno periódicas e a vizinhança de Moore sempre que não for explicitado algo diferente disso. Dessa maneira, as distribuições espaciais dos lagartos nas gerações 10, 50 e 100 com essas condições para o ponto A da Figura 6 com estratégia focal O, que corresponde à matriz da Tabela 6, podem ser observadas na Figura 20.

Figura 20 – Distribuições espaciais com estratégia focal O para o ponto $A \; (v=2, d=0.5)$ da Figura 6.



Fonte: elaborado pelo autor.

Pode-se notar que não são formados grandes grupos de indivíduos utilizando essa matriz de recompensas, portanto a utilização de condições de contorno fixas não geraria uma diferença considerável nessas distribuições. De qualquer forma, a análise das diferentes condições de contorno será realizada nas simulações com estratégia de cooperação, que utilizam a Tabela 10. Inicialmente, para analisar a influência da vizinhança nos resultados, as evoluções temporais das proporções fenotípicas para esse mesmo ponto utilizando as diferentes vizinhanças com condições de contorno periódicas são apresentadas na Figura 21.

Figura 21 – Simulações utilizando diferentes vizinhanças com estratégia focal O para o ponto A (v = 2, d = 0.5) da Figura 6.



Fonte: elaborado pelo autor.

É importante salientar novamente que esse modelo é probabilístico, portanto não há a convergência para um ponto de equilíbrio. Entretanto, observa-se que, mesmo o ponto de equilíbrio do modelo fenotípico não espacial $(\overline{f_O}, \overline{f_B}, \overline{f_Y}) = (\frac{1}{3}, \frac{1}{3}, \frac{1}{3})$ não sendo estável para esse conjunto de parâmetros, as proporções fenotípicas nesse modelo espacial parecem se aproximar desse ponto de equilíbrio do primeiro modelo. Para validar esse resultado minimizando a influência das oscilações iniciais, observamos que as médias das proporções dos três morfos nas últimas 50 gerações $(\overline{f_{O,t}}, \overline{f_{B,t}}, \overline{f_{Y,t}})$ para as vizinhanças de Von Neumann, Moore e Moore estendida são, respectivamente, (0.339, 0.326, 0.335), (0.333, 0.331, 0.336) e (0.331, 0.336, 0.333). Outro detalhe que pode ser observado, tanto graficamente quanto pela diferença nos limites dos eixos y, é que a amplitude das oscilações diminui ao aumentar o tamanho da vizinhança. Os resultados para as diferentes vizinhanças utilizando v = 4 e d = 0.8 com estratégia focal O, que corresponde ao ponto B da Figura 6, são apresentados na Figura 22.





Fonte: elaborado pelo autor.

Na Figura 22(a), observa-se que as oscilações com a vizinhança de Von Neumann são bastante relevantes, uma vez que a proporção do fenótipo amarelo alcança valores próximos de 0.8 e 0.9 diversas vezes enquanto a proporção no equilíbrio é de $\overline{f_Y} = \frac{6v-5}{10v-8d+5} \approx$ 0.492. Além disso, pode-se notar que as oscilações nas três vizinhanças não acontecem exatamente sobre o ponto de equilíbrio do modelo não espacial (0.373, 0.135, 0.492), porém ocorrem próximo a esse ponto especialmente para as vizinhanças maiores, uma vez que as médias das proporções nas últimas 50 gerações para as vizinhanças de Moore e de Moore estendida são (0.309, 0.11, 0.58) e (0.402, 0.108, 0.49). Para analisar os resultados de um ponto de equilíbrio que era instável para o primeiro modelo, as simulações considerando v = 1.5 e d = 0.5, que é o ponto C da Figura 6, são apresentadas na Figura 23.

Figura 23 – Simulações utilizando diferentes vizinhanças com estratégia focal O para o ponto C (v = 1.5, d = 0.5) da Figura 6.



Fonte: elaborado pelo autor.

Essas simulações indicam que as proporções fenotípicas com o modelo fenotípico espacial geralmente se aproximam do ponto de equilíbrio do primeiro modelo apresentado, independentemente de o ponto ser estável ou não no modelo não espacial. Para esse conjunto de parâmetros, as proporções médias das últimas 50 gerações para as vizinhanças de Von Neumann, de Moore e de Moore estendida são (0.352, 0.392, 0.256), (0.306, 0.454, 0.241) e (0.283, 0.478, 0.239) e o ponto de equilíbrio do modelo não espacial é definido por (0.312, 0.438, 0.25). Além disso, as observações realizadas para as Figuras 21 e 22 seguem válidas para essas simulações, indicando que oscilações com menores amplitudes ocorrem ao utilizar vizinhanças maiores.

Uma última análise da influência da vizinhança nesse modelo será realizada por meio de simulações que consideram uma vizinhança que será denominada infinita, na qual os vizinhos de um indivíduo correspondem a todos os outros sítios da grade. Dessa forma, o *fitness* de cada indivíduo sorteado na etapa de reprodução é calculado em relação a todos os demais lagartos e o fenótipo do descendente será o do indivíduo com maior *fitness* em toda a população. As primeiras 10 gerações para os três conjuntos de parâmetros analisados podem ser observadas na Figura 24.

Figura 24 – Simulações utilizando uma vizinhança infinita com estratégia focal O para os pontos A (v = 2, d = 0.5), B (v = 4, d = 0.8) e C (v = 1.5, d = 0.5) da Figura 6.



Fonte: elaborado pelo autor.

É possível notar que as três simulações convergem rapidamente para os pontos de equilíbrios representados pelas linhas tracejadas, confirmando as relações observadas de que as proporções fenotípicas do modelo espacial se aproximam do equilíbrio de coexistência do modelo não espacial e que oscilações menores são observadas com vizinhanças maiores. De fato, a média das proporções nas 5 últimas gerações para os pontos $A, B \in C$ são, respectivamente, (0.334, 0.333, 0.333), (0.374, 0.134, 0.492) e (0.312, 0.44, 0.248), valores quase idênticos aos pontos de equilíbrio apresentados.

Assim, conclui-se que o número finito de indivíduos na vizinhança e o teor probabilístico do modelo espacial são os responsáveis pelas oscilações e pela média das proporções fenotípicas não coincidir exatamente com o ponto de equilíbrio do modelo não espacial. Na prática, a utilização da vizinhança infinita retira as dependências espaciais, fazendo com que os lagartos ocupando os N^2 sítios possam interagir com qualquer outro indivíduo e que todos os lagartos de mesmo fenótipo possuam também o mesmo *fitness*.

Para finalizar a análise com estratégia focal O, as simulações com vizinhança de Moore para v = 2 e d = 0.2 e para v = 2.5 e d = 0.2, como indicado pelos pontos De E da Figura 6, são apresentadas na Figura 25. Desse modo, observa-se que todas as simulações com estratégias focais se aproximam do ponto de equilíbrio encontrado para o modelo não espacial.

Figura 25 – Simulações com estratégia focal O para os pontos D (v = 2, d = 0.2) e E (v = 2.5, d = 0.2) da Figura 6.



Fonte: elaborado pelo autor.

As simulações que resultam na coexistência das três espécies utilizando a estratégia de cooperação são apresentadas na Figura 26 e correspondem aos resultados obtidos para os pontos O, $A \in E$ da Figura 8, em que $v = 1 \in d = 1$, $v = 1.2 \in d = 0.4$ e $v = 1.6 \in d = 0.5$, respectivamente. Novamente, nota-se que as proporções fenotípicas resultantes são próximas do equilíbrio do primeiro modelo.

Figura 26 – Simulações com estratégia de cooperação para os pontos O(v = 1, d = 1), A(v = 1.2, d = 0.4) e E(v = 1.6, d = 0.5) da Figura 8.



Fonte: elaborado pelo autor.

As simulações com estratégia de cooperação para os pontos $B, C \in D$ da Figura 8, nos quais v = 1.7 e d = 0.3, v = 1.8 e d = 0.2 e v = 1.7 e d = 0.125, resultam na coexistência apenas dos fenótipos laranja e azul, como pode ser observado na Figura 27. O primeiro resultado interessante está no fato de que a simulação não espacial para o ponto B, apresentada na Figura 14(b), resulta na coexistência dos três morfos, porém a proporção de indivíduos com manchas amarelas é bastante reduzida inicialmente, o que faz com que o morfo amarelo seja extinto nesse modelo espacial.

Figura 27 – Simulações com estratégia de cooperação para os pontos B (v = 1.7, d = 0.3), C (v = 1.8, d = 0.2) e D (v = 1.7, d = 0.125) da Figura 8.



Fonte: elaborado pelo autor.

Além disso, observa-se que as proporções do fenótipo azul são bem maiores do que as esperadas quando restam apenas os dois morfos, o que é um indício de que a cooperação dos lagartos com manchas azuis faz com que eles se beneficiem mais neste modelo que considera a disposição espacial dos indivíduos do que no modelo não espacial. Dessa maneira, as distribuições espaciais na geração 100 para os três pontos analisados são apresentadas na Figura 28.

Figura 28 – Distribuições espaciais na geração 100 com estratégia de cooperação para os pontos B (v = 1.7, d = 0.3), C (v = 1.8, d = 0.2) e D (v = 1.7, d = 0.125) da Figura 8.



(b) Ponto C



Fonte: elaborado pelo autor.





De fato, o aumento das recompensas das interações entre indivíduos com manchas azuis e a redução das recompensas entre lagartos de fenótipo laranja faz com que a maioria dos lagartos de fenótipo azul se concentrem em grandes grupos e os com manchas laranjas sejam observados em faixas mais estreitas, indicando a desvantagem destes em estarem próximos e a vantagem daqueles. Para analisar também a influência das condições de contorno nesse modelo, as evoluções temporais das proporções fenotípicas e as distribuições espaciais na geração 100 para os mesmos pontos com condições de contorno fixas são apresentadas, respectivamente, nas Figuras 29 e 30.

Figura 29 – Simulações com condições de contorno fixas e estratégia de cooperação para os pontos B (v = 1.7, d = 0.3), C (v = 1.8, d = 0.2) e D (v = 1.7, d = 0.125) da Figura 8.



Fonte: elaborado pelo autor.

Figura 30 – Distribuições espaciais na geração 100 com condições de contorno fixas e estratégia de cooperação para os pontos B (v = 1.7, d = 0.3), C (v = 1.8, d = 0.2) e D (v = 1.7, d = 0.125) da Figura 8.



De forma geral, não são observadas diferenças significativas entre as simulações com condições de contorno periódicas e as com condições fixas. Em ambos os casos, é possível notar grandes grupos de indivíduos com manchas azuis e uma proporção fenotípica do morfo azul maior do que o valor esperado pelo modelo não espacial. A principal diferença consiste na formação de faixas com o morfo laranja próximo às fronteiras nas simulações com condições de contorno fixas.

Uma primeira abordagem para que existam regiões com os três morfos e regiões com apenas um ou dois morfos consiste na utilização de diferentes matrizes de recompensa em partes específicas do território. Desse modo, na Figura 31 são apresentadas as gerações 10, 50 e 100 de uma simulação com condições de contorno fixas em que as matrizes de recompensas utilizadas nas metades superior e inferior do território correspondem, respectivamente, aos pontos $O \in B$ da Figura 8, no qual temos a estratégia de cooperação com v = 1 e d = 1 na região superior e v = 1.7 e d = 0.3 na região inferior.

Figura 31 – Distribuições espaciais com condições de contorno fixas e regiões com matrizes de recompensas distintas.



Fonte: elaborado pelo autor.

Embora essa simulação resulte em uma distribuição na qual a região superior apresenta a coexistência dos três fenótipos e a região inferior consiste majoritariamente nos morfos laranja e azul, a separação entre as duas regiões é bem demarcada e a mudança da matriz de recompensas é abrupta. Assim, uma outra abordagem, que permite que a transição ocorra de forma gradual, consiste na variação da matriz de recompensas de forma linear.

Notamos inicialmente que as únicas mudanças entre as matrizes de recompensas apresentadas estão nas recompensas de interação entre lagartos de fenótipo laranja, M_{OO} , e entre lagartos de fenótipo azul, M_{BB} . Para a matriz do ponto O, ambas as interações geram uma recompensa 1, enquanto para o ponto B a recompensa é d = 0.3 = 1 - 0.7para os morfos laranjas e v = 1.7 = 1 + 0.7 para os azuis.

Portanto, consideramos que na linha 0, que corresponde à primeira linha da distribuição espacial, temos a matriz referente ao ponto O da Figura 8 com estratégia de agregação e a cada linha abaixo dessa há um decréscimo ou acréscimo de $\frac{1}{40}$ nos elementos M_{OO} e M_{BB} para a matriz de recompensas associada. Assim, a matriz de recompensas para um indivíduo que está na linha i é apresentada na Tabela 11.

| | 0 | В | Y |
|---|--------------------|--------------------|---|
| 0 | $1 - \frac{i}{40}$ | 2 | 0 |
| в | 0.5 | $1 + \frac{i}{40}$ | 2 |
| Y | 2 | 0.5 | 1 |

Tabela 11 – Matriz de recompensas variando linearmente no espaço.

Fonte: elaborado pelo autor.

É importante salientar que, como temos 40 linhas e a contagem inicia na linha 0, a última linha corresponde a i = 39, no qual temos $M_{OO} = 1 - \frac{39}{40} = 0.025$ e $M_{BB} = 1 + \frac{39}{40} = 1.975$, portanto a recompensa de um lagarto com fenótipo azul ainda é maior na interação com um lagarto com manchas amarelas do que com outro de manchas azuis e a recompensa do morfo laranja é maior na interação com outro de mesmo fenótipo do que com um lagarto de manchas amarelas, respeitando as desigualdades da dinâmica pedra-papel-tesoura.

Além disso, como o intuito dessa análise é realizar uma variação gradual da matriz de recompensas, não faz sentido utilizar condições de contorno periódicas, uma vez que nesse caso haveria uma conexão entre as regiões superior e inferior do território, que apresentam matrizes de recompensas muito diferentes. Dessa maneira, as distribuições espaciais nas gerações 10, 50 e 100 utilizando a matriz de recompensas da Tabela 11 e condições de contorno fixas podem ser observadas na Figura 32.





E possível notar que há uma redução progressiva da quantidade de indivíduos com manchas amarelas na garganta ao longo do território, até que apenas os morfos laranja e azul sobrevivam próximo à fronteira inferior da região. Uma abordagem adicional que será considerada consiste na introdução de uma barreira geográfica, que pode representar um rio, uma montanha ou até mesmo uma falha geológica, e, independentemente das condições de contorno adotadas, não permite a passagem de indivíduos. Para exemplificar,

as populações da subespécie *Uta stansburiana elegans*, representadas pela cor verde na Figura 4, se distribuem numa região com formato semelhante a um "U" invertido devido à sua separação pelo golfo da Califórnia.

Dessa forma, a barreira geográfica que será implementada nas simulações faz com que a região habitável também possua esse formato de "U" invertido. Na Figura 33 é apresentada uma simulação com condições de contorno fixas, matriz de recompensas variando linearmente no espaço e com uma barreira geográfica, representada pela região preta, que vai da linha 8 até a última linha e ocupa cerca de $\frac{1}{3}$ das colunas, iniciando na coluna 13 e encerrando na 26. Observa-se que ocorre uma concentração ainda maior de lagartos com fenótipo azul na região inferior e a coexistência dos três morfos permanece na região superior.





Fonte: elaborado pelo autor.

2.3 Modelo fenotípico com especiação

Esse modelo é muito semelhante ao apresentado na seção 2.2, também sendo composto por um autômato celular $N \times N$ no qual cada sítio pode estar vazio ou ocupado por um lagarto de fenótipo laranja, azul ou amarelo. Além disso, são utilizadas as mesmas condições de contorno, vizinhanças, mortalidade no início de cada geração e o cálculo das proporções fenotípicas também é o mesmo. A principal diferença é que será realizada uma implementação do processo de especiação semelhante à apresentada na seção 1.3.1. Assim, cada lagarto, além de ser representado por seu fenótipo, possui um genoma com B = 100genes bialélicos, em que cada gene pode ser 0 ou 1.

Por se tratar de um modelo simplificado, o fenótipo de um descendente ainda será determinado de acordo com o fenótipo do indivíduo de maior *fitness* da vizinhança, como em uma reprodução assexuada, porém o seu genoma será gerado por meio da segregação alélica e mutação dos genomas de seus dois pais, por meio de uma reprodução sexuada. Na versão genotípica desse modelo, tanto o fenótipo quanto o genoma dos filhos serão resultantes de uma reprodução sexuada.

Como explicado na seção 1.3.1, a distância de Hamming entre dois genomas bialélicos é calculada contando quantas posições deles possuem genes distintos. Dessa forma, definimos G = 0.05B = 5 como a distância genética máxima entre dois genomas para que os lagartos possam reproduzir, ou seja, dois lagartos de genoma $G_1 \in G_2$ conseguem reproduzir entre si se, e somente se, $d_H(G_1, G_2) \leq G$.

Para calcular o *fitness* de cada lagarto, multiplicamos a recompensa que ele receberia na interação com um vizinho por um fator de atenuação que decresce à medida que a distância genética entre ambos os indivíduos aumenta, com o intuito de priorizar interações entre lagartos geneticamente semelhantes. Dessa maneira, na interação entre indivíduos com genomas $G_1 \in G_2$, tomamos $x = d_H(G_1, G_2)$ e definimos $p(x) = e^{-\frac{x^2}{2\delta^2}}$ como esse fator de atenuação, no qual consideramos $\delta = 2G = 10$. O gráfico da função p(x) é apresentado na Figura 34.

Figura 34 – Fator de atenuação das recompensas.



Fonte: elaborado pelo autor.

Semelhantemente ao que é realizado no modelo anterior, são sorteados N^2 sítios em cada geração para que os lagartos possam se reproduzir e, para cada sítio ocupado, realizam-se os cálculos dos *fitnesses* do indivíduo e de seus vizinhos fazendo as médias das recompensas obtidas na interação de cada lagarto com seus sítios vizinhos não vazios, no qual o elemento da matriz de recompensas é multiplicado pelo termo de atenuação apresentado. Se o indivíduo possuir um *fitness* maior ou igual do que todos os demais, ele tentará se reproduzir para gerar um descendente com seu fenótipo com um vizinho aleatório. Caso contrário, a tentativa de reprodução ocorrerá com o vizinho de maior *fitness* para gerar um filho com o fenótipo desse vizinho. Além disso, será adotada uma Após a escolha dos dois indivíduos e do possível fenótipo do filho, é necessário determinar se a reprodução ocorrerá de fato e, se ela acontecer, em qual sítio ficará o descendente de ambos e qual será seu genoma. Se a distância de Hamming entre os genomas de ambos os indivíduos for maior que G, a reprodução não ocorre. Caso contrário, eles se reproduzem e o filho ocupa um sítio vazio se houver algum na vizinhança de um dos dois pais. Se não houver sítios vazios na vizinhança de nenhum deles, o filho ocupa o sítio do pai com menor *fitness*. Quanto ao genoma do descendente, ele é obtido por meio da segregação alélica dos genomas dos pais e, em seguida, cada gene possui uma probabilidade de mutação de acordo com a taxa $\mu_g = 0.001$.

Neste modelo, adotaremos a definição de espécies como grupos que estão isolados reprodutivamente entre si (MAYR, 1999). Assim, no final de cada geração, após todos os sorteios e tentativas de reprodução, poderia ser realizada a diferenciação das espécies para determinar o número de grupos reprodutivamente isolados. Entretanto, para reduzir o custo computacional, essa diferenciação será realizada a cada 10 gerações nas simulações apresentadas na seção 2.3.1.

Para isso, ao final de cada 10 gerações, é sorteado um lagarto que irá compor a primeira espécie e define-se que qualquer indivíduo que possa se reproduzir com ele, ou seja, que a distância de Hamming entre ambos os genomas seja menor ou igual a *G*, também será da mesma espécie. Em seguida, esse processo é repetido com todos os lagartos que foram adicionados à espécie até que os indivíduos que não foram selecionados não possam se relacionar com nenhum dos indivíduos dessa espécie. Após isso, outro indivíduo é sorteado para definir uma nova espécie e o mesmo processo é realizado até que cada indivíduo esteja caracterizado com a sua espécie.

2.3.1 Simulações

Nesta seção serão apresentados os principais resultados obtidos com o modelo fenotípico com especiação. Desse modo, cada simulação representa a evolução de 5000 gerações para as matrizes que representam o ponto A, com v = 2 e d = 0.5, da Figura 6 com estratégia focal O, o ponto B, com v = 1.7 e d = 0.3, da Figura 8 com estratégia de cooperação ou a matriz de recompensas que varia linearmente conforme apresentado na Tabela 11. A distribuição inicial dos fenótipos é a mesma apresentada na Figura 17 e os genomas de todos os indivíduos são compostos inicialmente apenas por genes 0.

Serão analisadas as influências das condições de contorno, do tamanho da vizinhança e da inserção de uma barreira geográfica. Quando não for mencionado, serão

consideradas condições de contorno periódicas e a vizinhança de Moore. Os resultados mostrando a distribuição espacial da população serão apresentados como na Figura 35(c), que engloba a apresentação das espécies e fenótipos em uma única imagem por meio da utilização de cores diferentes para as espécies e da escrita do fenótipo O, B ou Y de cada lagarto em um sítio ocupado.

Considerando o ponto A da Figura 6 com estratégia focal O, que corresponde à matriz inicialmente utilizada da Tabela 6, não ocorre um processo significativo de especiação com condições de contorno periódicas. Dessa forma, as distribuições espaciais dos fenótipos e espécies na geração 5000 da simulação com condições de contornos fixas são apresentadas na Figura 35, ilustrando também que a Figura 35(c) sintetiza todas as informações exibidas nas Figuras 35(a) e 35(b).

Figura 35 – Distribuições espaciais na geração 5000 com condições de contorno fixas e estratégia focal O para o ponto A (v = 2, d = 0.5) da Figura 6.



Fonte: elaborado pelo autor.

Embora as condições de contorno não exercessem uma influência significativa no modelo sem especiação, é possível observar a formação de diversas espécies ao considerar condições de contorno fixas, enquanto a especiação não ocorreu com condições de contorno periódicas. Na Figura 36(a), que representa a distribuição espacial dos indivíduos na geração 800, percebe-se que, usualmente, as novas espécies começam a se diversificar próximo das fronteiras. As proporções fenotípicas ao longo das 5000 gerações são apresentadas na Figura 36(b).

Nas simulações, é comum que um único indivíduo ou um grupo muito pequeno torne-se reprodutivamente isolado de todos os outros, resultando em uma "espécie" composta por apenas um ou pouquíssimos indivíduos, como é o caso do lagarto na linha 6 e coluna 0 da Figura 35(c), por exemplo. Dessa forma, denominamos espécies significativas aquelas formadas por pelo menos 5 indivíduos, e a evolução do número de espécies significativas para essa simulação é apresentada na Figura 36(c).





Fonte: elaborado pelo autor.

É possível notar que, apesar de 17 das 23 espécies significativas na geração 5000 serem monomórficas, as médias das proporções dos fenótipos laranja, azul e amarelo nas últimas 2000 gerações são, respectivamente, 0.319, 0.329 e 0.352. Esses valores indicam que, mesmo ao considerar o processo de especiação, o sistema oscila em torno do equilíbrio do modelo não espacial. Além disso, o número de espécies significativas, após um crescimento inicial, parece variar em torno de 20, tendo uma média de 19.5 espécies nas últimas 2000 gerações. Considerando a mesma barreira geográfica apresentada anteriormente, o resultado das simulações com condições de contorno periódicas para a matriz de recompensas da Tabela 6 pode ser observado na Figura 37, na qual são apresentadas as distribuições espaciais nas gerações 900 e 5000, assim como a quantidade de espécies significativas ao longo das gerações.

Figura 37 – Simulação com barreira geográfica e estratégia focal O para o ponto A (v = 2, d = 0.5) da Figura 6.



Fonte: elaborado pelo autor.

Ao considerar condições de contorno periódicas, observa-se na Figura 37(a) que várias espécies começam a surgir em regiões próximas à barreira geográfica. Na última geração, temos 18 espécies significativas, sendo que as 4 espécies compostas por mais indivíduos são trimórficas, 3 são dimórficas e 11 são monomórficas. A média de espécies significativas nas últimas 2000 gerações é 13.48. Os resultados com a mesma matriz de recompensas e barreira geográfica, mas com condições de contorno fixas, são apresentados na Figura 38.

Figura 38 – Simulação com barreira geográfica, condições de contorno fixas e estratégia focal O para o ponto A (v = 2, d = 0.5) da Figura 6.



Fonte: elaborado pelo autor.

Ao adotar tanto condições de contorno fixas quanto a inserção de uma barreira geográfica, o processo de especiação se inicia ainda mais rapidamente e 12 espécies significativas já são encontradas na geração 500, enquanto existem 14 na geração 5000 e uma média de 14.8 espécies significativas nas últimas 2000 gerações. Assim como nas Figuras 35(c) e 37(b), todas as espécies com menos de 40 indivíduos na geração 5000 são monomórficas.

Para analisar a influência da vizinhança nesse modelo com especiação, foram realizadas simulações de 5000 gerações com as vizinhanças de Von Neumann e de Moore estendida para os 4 possíveis cenários utilizando a matriz de recompensas da Tabela 6, com condições de contorno periódicas ou fixas e com ou sem a barreira geográfica. Nenhuma das simulações com a vizinhança de Moore estendida resultou na formação de outra espécie significativa e em todas as simulações com a vizinhança de Von Neumann foram encontradas mais espécies do que nas mesmas simulações com a vizinhança de Moore. Esse resultado é ilustrado na Figura 39, que corresponde à simulação com vizinhança de Von Neumann, condições de contorno periódicas e sem barreira geográfica.





Fonte: elaborado pelo autor.

Na Figura 39(a), observa-se que a especiação ocorre na vizinhança de Von Neumann sem a necessidade de uma barreira geográfica ou de condições de contorno fixas, porém é importante notar que a maioria expressiva das espécies geradas é monomórfica. Nas últimas 2000 gerações, a média de espécies significativas é 21.38. A quantidade de espécies significativas ao longo das gerações para as outras três simulações com a vizinhança de Von Neumann são apresentadas na Figura 40.

Figura 40 – Número de espécies significativas nas simulações com vizinhança de Von Neumann e estratégia focal O para o ponto A (v = 2, d = 0.5) da Figura 6.



Fonte: elaborado pelo autor.

Utilizando a vizinhança de Von Neumann, os números médios de espécies significativas nas últimas 2000 gerações para as simulações referentes às Figuras 40(a), 40(b) e 40(c) são, respectivamente, 25.4, 16.32 e 17.1. Por outro lado, com a vizinhança de Moore esses valores são 15.47, 13.48 e 14.8, reforçando que um número maior de espécies é obtido ao utilizar uma vizinhança menor. Os gráficos apresentados na Figura 41 ilustram

a quantidade de espécies significativas com 1, 2 ou 3 morfos ao longo das gerações para as simulações com condições de contorno periódicas. Os resultados para as simulações com condições de contorno fixas são semelhantes e, portanto, não serão exibidos.

Figura 41 – Diversidade fenotípica das espécies nas simulações com condições de contorno periódicas e estratégia focal O para o ponto A (v = 2, d = 0.5) da Figura 6.



Fonte: elaborado pelo autor.

Ao calcular a média das últimas 2000 gerações, verifica-se que 3.93 das 13.48 espécies significativas na simulação com a vizinhança de Moore são trimórficas, representando aproximadamente 30%. Enquanto isso, os três morfos são encontrados em apenas cerca de 10% das espécies significativas nas simulações com a vizinhança de Von Neumann, sendo 2.42 das 21.38 espécies na simulação sem barreira geográfica e 1.59 das 16.32 ao considerar a barreira. Independentemente disso, é importante salientar que as médias das últimas 2000 gerações para quaisquer das proporções fenotípicas apresentadas na Figura 42 estão no intervalo [0.32, 0.35], ou seja, o sistema de fato oscila em torno do ponto de equilíbrio em que todas as proporções fenotípicas são iguais a $\frac{1}{3}$.

Figura 42 – Proporções fenotípicas nas simulações com condições de contorno periódicas e estratégia focal O para o ponto A (v = 2, d = 0.5) da Figura 6.



Fonte: elaborado pelo autor.

maneira geral, uma correlação entre o número de indivíduos em uma espécie e a quantidade de morfos presentes nela. Isso sugere que espécies pequenas tendem a ser monomórficas, enquanto espécies trimórficas geralmente são maiores. Assim, para concluir a análise relacionada ao ponto A da Figura 6, os dados da geração 5000 das 7 simulações que resultaram em especiação foram utilizados para criar o gráfico da Figura 43.

Figura 43 – Correlação entre quantidade de indivíduos e de morfos em uma espécie.



Fonte: elaborado pelo autor.

Cada ponto rosa representa o número de indivíduos e de morfos de uma espécie em uma das simulações. A reta verde, definida pela equação y = 48.8x - 6.37, representa a regressão linear, em que y corresponde ao número de indivíduos em uma espécie e x é o número de morfos em uma espécie. O coeficiente angular positivo aponta para uma correlação positiva entre as variáveis, sendo confirmado pelo cálculo do coeficiente de correlação de Pearson, que resulta em 0.712. Assim, podemos concluir que há, de fato, uma correlação forte e positiva entre essas variáveis.

Utilizando a matriz de recompensas com estratégia de cooperação representada pelo ponto B da Figura 8, onde v = 1.7 e d = 0.3, observa-se a coexistência apenas dos morfos laranja e azul em simulações espaciais sem considerar a especiação. Ao incorporar esse processo, a taxa de mutação μ_g introduz alguns indivíduos de fenótipo amarelo ao longo das gerações, mas a população continua predominantemente composta pelos morfos laranja e azul. O resultado para essa matriz com condições de contorno periódicas pode ser observado na Figura 44.





Fonte: elaborado pelo autor.

Ao considerar as últimas 2000 gerações, são observadas, em média, 14.39 espécies significativas por geração, das quais mais de 60% são dimórficas e todas as monomórficas são formadas apenas pelo fenótipo azul. A simulação com condições de contorno fixas é apresentada na Figura 45, resultando em uma média de 15.47 espécies significativas nas últimas 2000 gerações, sendo que mais de $\frac{2}{3}$ dessas espécies são dimórficas. Em ambos os casos, menos de 5% das espécies significativas geradas possuem os três morfos.

Figura 45 – Simulação com condições de contorno fixas e estratégia de cooperação para o ponto B (v = 1.7, d = 0.3) da Figura 8.



Fonte: elaborado pelo autor.

Como a análise para outras vizinhanças e a introdução de uma barreira geográfica já foram realizadas para o ponto A da Figura 6, essas modificações não serão implementadas para este ponto para evitar que o texto se torne muito repetitivo. Portanto, as proporções fenotípicas para ambas as simulações com estratégia de cooperação para o ponto B, com v = 1.7 e d = 0.3, são apresentadas na Figura 46. É possível observar, para esse conjunto de parâmetros, uma proporção ainda maior de indivíduos com fenótipo azul do que nos outros modelos fenotípicos propostos, correspondendo a uma proporção média nas últimas 2000 gerações de 0.883 na simulação com condições de contorno periódicas e 0.815 com condições de contorno fixas.

Figura 46 – Proporções fenotípicas nas simulações com estratégia de cooperação para o ponto B (v = 1.7, d = 0.3) da Figura 8.



Fonte: elaborado pelo autor.

Finalmente, considerando a matriz de recompensas variando linearmente no espaço, de acordo com a Tabela 11, não serão analisadas as condições de contorno periódicas nem as variações na vizinhança ou a introdução de uma barreira geográfica. Assim, o resultado obtido com condições de contorno fixas é apresentado na Figura 47, no qual é observada apenas uma grande espécie na região inferior, composta majoritariamente pelos morfos laranja e azul, e espécies menores com 1, 2 ou 3 morfos na região superior.

Figura 47 – Simulação com condições de contorno fixas e matriz de recompensas variando linearmente no espaço.



Fonte: elaborado pelo autor.

A média de espécies significativas nas últimas 2000 gerações para essa simu-

lação é de apenas 8.86 espécies por geração, sendo que a média do número de espécies monomórficas, dimórficas e trimórficas nesse intervalo é de, respectivamente, 3.76, 1.98 e 3.11. As proporções dos fenótipos laranja, azul e amarelo dessa simulação, apresentadas na Figura 48, possuem médias ao longo das últimas 2000 gerações iguais a, respectivamente, 0.325, 0.562 e 0.113. É importante destacar que, mesmo com a ocorrência do processo de especiação e a matriz não sendo constante em todo o espaço, as proporções fenotípicas da simulação parecem oscilar em torno deste ponto encontrado.

Figura 48 – Proporções fenotípicas na simulação com matriz de recompensas variando linearmente no espaço.



Fonte: elaborado pelo autor.

3 Modelos genotípicos

Neste capítulo serão apresentados os modelos genotípicos, que consideram as relações de dominância entre os alelos o, $b \in y$. Visto que as estratégias O, $B \in Y$ se referem aos lagartos machos e os modelos não consideram uma distinção de sexo ou idade entre os indivíduos, iremos considerar que indivíduos com genótipo oo, oy e ob apresentam fenótipo laranja, indivíduos $yy \in yb$ possuem manchas majoritariamente amarelas e o fenótipo azul é obtido exclusivamente com o genótipo bb.

3.1 Modelo genotípico não espacial

Seguindo a formulação proposta por Barreto (2017), as proporções genotípicas de lagartos com genótipo *oo*, *oy*, *ob*, *yy*, *yb* e *bb* na geração *t* são denotadas como, respectivamente, $g_{oo,t}$, $g_{oy,t}$, $g_{ob,t}$, $g_{yy,t}$, $g_{yb,t}$ e $g_{bb,t}$, sendo necessário que $g_{oo,t} + g_{oy,t} + g_{ob,t} + g_{yy,t} + g_{yb,t} + g_{bb,t} = 1$. Nesse modelo, as proporções fenotípicas podem ser calculadas somando as proporções dos genótipos que determinam cada um dos fenótipos. Assim, as proporções de indivíduos com fenótipos O, B ou Y na geração t são dadas pela Equação (3.1).

$$f_{O,t} = g_{oo,t} + g_{oy,t} + g_{ob,t}, \qquad f_{B,t} = g_{bb,t}, \qquad f_{Y,t} = g_{yy,t} + g_{yb,t}.$$
(3.1)

Além disso, é possível calcular a frequência de cada um dos alelos na população. Dessa maneira, as proporções dos alelos o, $b \in y$ na geração t podem ser calculadas de acordo com a Equação (3.2).

$$a_{o,t} = g_{oo,t} + \frac{1}{2}g_{oy,t} + \frac{1}{2}g_{ob,t},$$

$$a_{b,t} = g_{bb,t} + \frac{1}{2}g_{ob,t} + \frac{1}{2}g_{yb,t},$$

$$a_{y,t} = g_{yy,t} + \frac{1}{2}g_{oy,t} + \frac{1}{2}g_{yb,t}.$$

(3.2)

Por se tratarem de proporções, é importante salientar que em toda geração t valem as relações $\sum_{I} f_{I,t} = \sum_{i,j} g_{ij,t} = \sum_{i} a_{i,t} = 1$, no qual $I \in \{O, B, Y\}$ e $i, j \in \{o, b, y\}$. A primeira relação pode ser obtida somando as proporções apresentadas na Equação (3.1), a segunda é obtida somando as relações da Equação (3.2) e a igualdade com 1 decorre da definição das proporções genotípicas.

Nesse modelo genotípico, o *fitness* é calculado de forma bem semelhante ao que ocorre para o modelo fenotípico, realizando a média ponderada das recompensas obtidas na interação de um indivíduo com fenótipo I com cada um dos fenótipos e os pesos sendo as proporções fenotípicas. Desse modo, definimos que o *fitness* referente ao genótipo

ij, que determina um fenótipo I, é dado pela Equação (3.3), para cada $i, j \in \{o, b, y\}$ e $J \in \{O, B, Y\}$.

$$W_{ij,t} = W_{I,t} = \sum_{J} M_{IJ} f_{J,t}$$
 (3.3)

O fitness médio pode ser calculado tanto como a média ponderada dos fitnesses referentes a cada fenótipo ou a cada genótipo, para os quais os pesos seriam, respectivamente, as proporções fenotípicas ou genotípicas. Essas formulações, que são equivalentes, são apresentadas na Equação (3.4), na qual $I \in \{O, B, Y\}$ e $i, j \in \{o, b, y\}$.

$$W_{t} = \sum_{I} f_{I,t} W_{I,t} = \sum_{i,j} g_{ij,t} W_{ij,t}$$
(3.4)

Para o modelo fenotípico, foi possível determinar simplesmente que $f_{I,t+1} = f_{I,t} \frac{W_{I,t}}{W_t}$, uma vez que todo filho com fenótipo I possui um pai com o mesmo fenótipo. Analogamente, poderia-se supor que $g_{ij,t+1} = g_{ij,t} \frac{W_{ij,t}}{W_t}$ resultaria em um modelo genotípico semelhante. O principal problema dessa formulação está no fato de que ela considera que o aumento ou decréscimo de um genótipo depende apenas de seu próprio *fitness*, não considerando que esse genótipo pode ser obtido a partir da reprodução de indivíduos com outros genótipos. Além disso, se uma proporção genotípica fosse inicialmente nula, ela permaneceria sempre nula por meio dessa formulação, o que não é condizente com a realidade.

Dessa maneira, ao invés de determinar que essa formulação resultaria diretamente nas proporções genotípicas da geração seguinte, vamos denominá-las como variáveis auxiliares, que representam uma seleção de acordo com o *fitness*, por meio da Equação (3.5), para cada $i, j \in \{o, b, y\}$.

$$\tilde{g}_{ij,t} = g_{ij,t} \ \frac{W_{ij,t}}{W_t} \tag{3.5}$$

Considerando que um indivíduo de genótipo ij pode fornecer qualquer um dos alelos para seu descendente com igual probabilidade, as variáveis auxiliares $\tilde{g}_{ij,t}$ podem então ser utilizadas para calcular as proporções alélicas da geração seguinte, resultando na Equação (3.6).

$$a_{o,t+1} = \tilde{g}_{oo,t} + \frac{1}{2}\tilde{g}_{oy,t} + \frac{1}{2}\tilde{g}_{ob,t},$$

$$a_{b,t+1} = \tilde{g}_{bb,t} + \frac{1}{2}\tilde{g}_{ob,t} + \frac{1}{2}\tilde{g}_{yb,t},$$

$$a_{y,t+1} = \tilde{g}_{yy,t} + \frac{1}{2}\tilde{g}_{oy,t} + \frac{1}{2}\tilde{g}_{yb,t}.$$

(3.6)

É importante verificar que a soma das proporções ainda seja igual a 1 para que elas mantenham seu significado matemático e biológico, ou seja, a soma das equações apresentadas na Equação (3.6) deve ser igual a 1.

$$\begin{aligned} a_{o,t+1} + a_{b,t+1} + a_{y,t+1} &= \tilde{g}_{oo,t} + \tilde{g}_{oy,t} + \tilde{g}_{ob,t} + \tilde{g}_{bb,t} + \tilde{g}_{yy,t} + \tilde{g}_{yb,t} \\ &= (g_{oo,t} + g_{oy,t} + g_{ob,t}) \frac{W_{O,t}}{W_t} + g_{bb,t} \frac{W_{B,t}}{W_t} \\ &+ (g_{yy,t} + g_{yb,t}) \frac{W_{Y,t}}{W_t} \\ &= f_{O,t} \frac{W_{O,t}}{W_t} + f_{B,t} \frac{W_{B,t}}{W_t} + f_{Y,t} \frac{W_{Y,t}}{W_t} \\ &= \frac{W_{O,t} f_{O,t} + W_{B,t} f_{B,t} + W_{Y,t} f_{Y,t}}{W_t} \\ &= \frac{W_t}{W_t} = 1 \end{aligned}$$

Assim, é possível obter as proporções genotípicas na geração t + 1 ao considerar que as proporções alélicas correspondem às probabilidades de ocorrência de cada alelo. Dessa forma, para que seja formado um genótipo *oo*, por exemplo, é necessário que ambos os alelos sejam *o*, o que ocorre com probabilidade $(a_{o,t+1})^2$. Para formar um genótipo *oy*, por outro lado, é possível que o primeiro alelo seja *o* e o segundo *y* ou o inverso, portanto a probabilidade é $2a_{o,t+1} a_{y,t+1}$. Portanto, as proporções genotípicas são definidas de acordo com a Equação (3.7).

$$g_{ij,t+1} = \begin{cases} (a_{i,t+1})^2, & \text{se } i = j \\ 2a_{i,t+1} \ a_{j,t+1}, & \text{se } i \neq j \end{cases}$$
(3.7)

Sabendo que a relação $a_{o,t+1} + a_{b,t+1} + a_{y,t+1} = 1$ é satisfeita, é possível também demonstrar que $g_{oo,t+1} + g_{oy,t+1} + g_{ob,t+1} + g_{yy,t+1} + g_{yb,t+1} + g_{bb,t+1} = 1$.

$$\begin{split} \sum_{i,j} g_{ij,t+1} &= (a_{o,t+1})^2 + 2a_{o,t+1} \ a_{y,t+1} + 2a_{o,t+1} \ a_{b,t+1} + (a_{y,t+1})^2 + 2a_{y,t+1} \ a_{b,t+1} + (a_{b,t+1})^2 \\ &= (a_{o,t+1})^2 + a_{o,t+1} \ a_{y,t+1} + a_{o,t+1} \ a_{b,t+1} + (a_{b,t+1})^2 + a_{o,t+1} \ a_{b,t+1} + a_{y,t+1} \ a_{b,t+1} \\ &+ (a_{y,t+1})^2 + a_{o,t+1} \ a_{y,t+1} + a_{y,t+1} \ a_{b,t+1} \\ &= a_{o,t+1}(a_{o,t+1} + a_{y,t+1} + a_{b,t+1}) + a_{b,t+1}(a_{b,t+1} + a_{o,t+1} + a_{y,t+1}) \\ &+ a_{y,t+1}(a_{y,t+1} + a_{o,t+1} + a_{b,t+1}) \\ &= a_{o,t+1} \cdot 1 + a_{b,t+1} \cdot 1 + a_{y,t+1} \cdot 1 \\ &= a_{o,t+1} + a_{b,t+1} + a_{y,t+1} = 1 \end{split}$$

Nota-se ainda que a relação apresentada na Equação (3.2) permanece válida para t + 1, como é demonstrado na Equação (3.8) para $a_{o,t+1}$ e pode ser feito analogamente para $a_{b,t+1} \in a_{y,t+1}$.

$$g_{oo,t+1} + \frac{1}{2}g_{oy,t+1} + \frac{1}{2}g_{ob,t+1} = (a_{o,t+1})^2 + \frac{1}{2} \cdot 2a_{o,t+1} a_{y,t+1} + \frac{1}{2} \cdot 2a_{o,t+1} a_{y,t+1}$$
$$= (a_{o,t+1})^2 + a_{o,t+1} a_{y,t+1} + a_{o,t+1} a_{b,t+1}$$
$$= a_{o,t+1}(a_{o,t+1} + a_{y,t+1} + a_{b,t+1})$$
$$= a_{o,t+1}$$
(3.8)

A partir disso, conclui-se que são válidas as relações da Equação (3.9).

$$a_{o,t+1} = g_{oo,t+1} + \frac{1}{2}g_{oy,t+1} + \frac{1}{2}g_{ob,t+1},$$

$$a_{b,t+1} = g_{bb,t+1} + \frac{1}{2}g_{ob,t+1} + \frac{1}{2}g_{yb,t+1},$$

$$a_{y,t+1} = g_{yy,t+1} + \frac{1}{2}g_{oy,t+1} + \frac{1}{2}g_{yb,t+1}.$$

(3.9)

Para as proporções fenotípicas, elas são novamente obtidas a partir das somas das proporções genotípicas que correspondem a cada um dos fenótipos, como pode ser observado na Equação (3.10), e a relação $f_{O,t+1} + f_{B,t+1} + f_{Y,t+1} = 1$ é trivial.

$$f_{O,t+1} = g_{oo,t+1} + g_{oy,t+1} + g_{ob,t+1}, \quad f_{B,t+1} = g_{bb,t+1}, \quad f_{Y,t+1} = g_{yy,t+1} + g_{yb,t+1}. \quad (3.10)$$

Finalmente, para determinar os pontos de equilíbrio, devemos encontrar os pontos tais que $g_{ij,t+1} = g_{ij,t} = \overline{g_{ij}}$ para cada $i, j \in \{o, b, y\}$. Para que isso ocorra, obtemos a partir das Equações (3.2) e (3.9) que é necessário que $a_{i,t+1} = a_{i,t} = \overline{a_i}$ para cada $i \in \{o, b, y\}$, e, a partir das Equações (3.1) e (3.10), é necessário que $f_{I,t+1} = f_{I,t} = \overline{f_I}$ para cada $I \in \{O, B, Y\}$. Assim, a condição necessária para que tenhamos $a_{o,t+1} = a_{o,t}$ é apresentada na Equação (3.11).

$$a_{o,t+1} = a_{o,t}$$

$$\tilde{g}_{oo,t} + \frac{1}{2}\tilde{g}_{oy,t} + \frac{1}{2}\tilde{g}_{ob,t} = g_{oo,t} + \frac{1}{2}g_{oy,t} + \frac{1}{2}g_{ob,t}$$

$$\left(g_{oo,t} + \frac{1}{2}g_{oy,t} + \frac{1}{2}g_{ob,t}\right)\frac{W_{O,t}}{W_t} = g_{oo,t} + \frac{1}{2}g_{oy,t} + \frac{1}{2}g_{ob,t}$$

$$\left(g_{oo,t} + \frac{1}{2}g_{oy,t} + \frac{1}{2}g_{ob,t}\right)\left(\frac{W_{O,t}}{W_t} - 1\right) = 0$$
(3.11)

Denominando $\overline{W_I}$ o *fitness* relativo a cada estratégia $I \in \{O, B, Y\}$ e \overline{W} o *fitness* médio no ponto de equilíbrio, temos que a Equação (3.11) é válida em um ponto de equilíbrio quando $\overline{g_{oo}} + \frac{1}{2}\overline{g_{oy}} + \frac{1}{2}\overline{g_{ob}} = 0$, o que só ocorre quando $\overline{g_{oo}} = \overline{g_{oy}} = \overline{g_{ob}} = 0$, uma vez que todos esses termos são não negativos, ou $\frac{\overline{W_O}}{W} - 1 = 0$, ou seja, $\overline{W_O} = \overline{W}$. Dessa forma, a primeira condição para que tenhamos um ponto de equilíbrio é que $\overline{W_O} = \overline{W}$ ou $\overline{f_O} = 0$. Analogamente, a condição para que tenhamos $a_{y,t+1} = a_{y,t}$ em um ponto de

equilíbrio é apresentada na Equação (3.12).

$$a_{y,t+1} = a_{y,t}$$

$$\tilde{g}_{yy,t} + \frac{1}{2}\tilde{g}_{oy,t} + \frac{1}{2}\tilde{g}_{yb,t} = g_{yy,t} + \frac{1}{2}g_{oy,t} + \frac{1}{2}g_{yb,t}$$

$$\left(g_{yy,t} + \frac{1}{2}g_{yb,t}\right) \frac{W_{Y,t}}{W_t} + \frac{1}{2}g_{oy,t} \frac{W_{O,t}}{W_t} = \left(g_{yy,t} + \frac{1}{2}g_{yb,t}\right) + \frac{1}{2}g_{oy,t}$$

$$\left(g_{yy,t} + \frac{1}{2}g_{yb,t}\right) \left(\frac{W_{Y,t}}{W_t} - 1\right) + \frac{1}{2}g_{oy,t} \left(\frac{W_{O,t}}{W_t} - 1\right) = 0$$

$$(3.12)$$

Como sabemos que no ponto de equilíbrio temos $\overline{g_{oy}} = 0$ ou $\overline{W_O} = \overline{W}$, essa relação pode ser simplificada para $(\overline{g_{yy}} + \frac{1}{2}\overline{g_{yb}}) (\frac{\overline{W_Y}}{\overline{W}} - 1) = 0$, ou seja, novamente temos as relações $\overline{g_{yy}} = \overline{g_{yb}} = 0$, ou seja, $\overline{f_Y} = 0$ ou $\frac{\overline{W_Y}}{\overline{W}} - 1 = 0$, que implica em $\overline{W_Y} = \overline{W}$. Finalmente, a última relação pode ser obtida a partir da condição $a_{b,t+1} = a_{b,t}$ no ponto de equilíbrio, que é apresentada na Equação (3.13).

$$a_{b,t+1} = a_{b,t}$$

$$\tilde{g}_{bb,t} + \frac{1}{2}\tilde{g}_{ob,t} + \frac{1}{2}\tilde{g}_{yb,t} = g_{bb,t} + \frac{1}{2}g_{ob,t} + \frac{1}{2}g_{yb,t}$$

$$g_{bb,t} \frac{W_{B,t}}{W_t} + \frac{1}{2}g_{ob,t} \frac{W_{O,t}}{W_t} + \frac{1}{2}g_{yb,t} \frac{W_{Y,t}}{W_t} + = g_{bb,t} + \frac{1}{2}g_{ob,t} + \frac{1}{2}g_{yb,t}$$

$$g_{bb,t} \left(\frac{W_{B,t}}{W_t} - 1\right) + \frac{1}{2}g_{ob,t} \left(\frac{W_{O,t}}{W_t} - 1\right) + \frac{1}{2}g_{yb,t} \left(\frac{W_{Y,t}}{W_t} - 1\right) = 0$$
(3.13)

A partir das relações encontradas por meio das Equações (3.11) e (3.12), nota-se que os dois últimos termos são nulos em qualquer ponto de equilíbrio, restando apenas a relação $\overline{g_{bb}}\left(\frac{\overline{W_B}}{W}-1\right) = 0$, ou seja, temos $\overline{g_{bb}} = 0$, que implica em $\overline{f_B} = 0$, ou $\overline{W_B} = \overline{W}$. Dessa maneira, é possível notar que as condições são exatamente as mesmas que as obtidas para o modelo fenotípico não espacial, apresentadas na Equação (2.7). Portanto, as proporções fenotípicas dos pontos de equilíbrio para o modelo genotípico são as mesmas do modelo fenotípico.

Os cálculos para determinar as proporções alélicas $(\overline{a_o}, \overline{a_b}, \overline{a_y})$ de um ponto de equilíbrio são mostrados no Apêndice B.1 e as fórmulas obtidas podem ser observadas na Equação (3.14). Reescrevendo a Equação (3.7) no ponto de equilíbrio, obtemos também a Equação (3.15).

$$\overline{a_o} = 1 - \sqrt{\overline{f_B} + \overline{f_Y}}, \qquad \overline{a_b} = \sqrt{\overline{f_B}}, \qquad \overline{a_y} = \sqrt{\overline{f_B} + \overline{f_Y}} - \sqrt{\overline{f_B}}. \qquad (3.14)$$

$$\overline{g_{ij}} = \begin{cases} (\overline{a_i})^2, & \text{se } i = j \\ 2 \ \overline{a_i} \ \overline{a_j}, & \text{se } i \neq j \end{cases}$$
(3.15)

Utilizando as matrizes com estratégias focais apresentadas na Tabela 7, temos que as proporções fenotípicas $(\overline{f_O}, \overline{f_B}, \overline{f_Y})$ dos três equilíbrios triviais são (1, 0, 0), (0, 1, 0) e (0, 0, 1). As proporções fenotípicas do ponto de equilíbrio não trivial para as estratégias

focais $O, B \in Y$ são as mesmas apresentadas, respectivamente, nas Equações (2.8), (2.9) e (2.10), e correspondem ao ponto em que $\overline{W_O} = \overline{W_B} = \overline{W_Y} = \overline{W}$.

As proporções alélicas do ponto de equilíbrio de coexistência para as matrizes com estratégias focais $O, B \in Y$ podem ser observadas nas Equações (3.16), (3.17) e (3.18), respectivamente.

$$\overline{a_o} = 1 - \sqrt{\frac{6v - 6d + 5}{10v - 8d + 5}}, \quad \overline{a_b} = \sqrt{\frac{10 - 6d}{10v - 8d + 5}}, \quad \overline{a_y} = \sqrt{\frac{6v - 6d + 5}{10v - 8d + 5}} - \sqrt{\frac{10 - 6d}{10v - 8d + 5}}.$$
 (3.16)

$$\overline{a_o} = 1 - \sqrt{\frac{4v - 8d + 10}{10v - 8d + 5}}, \quad \overline{a_b} = \sqrt{\frac{4v - 2d}{10v - 8d + 5}}, \quad \overline{a_y} = \sqrt{\frac{4v - 8d + 10}{10v - 8d + 5}} - \sqrt{\frac{4v - 2d}{10v - 8d + 5}}.$$
(3.17)

$$\overline{a_o} = 1 - \sqrt{\frac{10v - 2d - 5}{10v - 8d + 5}}, \quad \overline{a_b} = \sqrt{\frac{6v - 5}{10v - 8d + 5}}, \quad \overline{a_y} = \sqrt{\frac{10v - 2d - 5}{10v - 8d + 5}} - \sqrt{\frac{6v - 5}{10v - 8d + 5}}.$$
 (3.18)

Embora exista uma semelhança nas proporções fenotípicas em cada um dos modelos, uma vez que, por exemplo, $\overline{f_O}$ com estratégia focal O é igual a $\overline{f_B}$ com estratégia focal B e a $\overline{f_Y}$ com estratégia focal Y, o mesmo não ocorre para as proporções alélicas e genotípicas. Assim, as diferentes estratégias focais determinam modelos genotípicos qualitativamente diferentes.

De forma semelhante ao que foi realizado na seção 2.1, é necessário calcular a matriz Jacobiana referente ao sistema de equações que determinam as proporções da geração seguinte. Como a Equação (3.6) apresenta as proporções alélicas da geração t + 1 em função de variáveis auxiliares formadas por termos da geração t, o sistema de equações será construído a partir destas proporções, porém também poderiam ser usadas as proporções fenotípicas ou genotípicas. Além disso, sabendo que $a_{y,t} = 1 - a_{o,t} - a_{b,t}$ podemos novamente ter um sistema de apenas duas equações. Assim, expressões de $a_{o,t+1}$ e $a_{b,t+1}$ que dependem apenas de termos da geração t são apresentadas nas Equações (3.19) e (3.20).

$$a_{o,t+1} = \tilde{g}_{oo,t} + \frac{1}{2}\tilde{g}_{oy,t} + \frac{1}{2}\tilde{g}_{ob,t}$$

$$a_{o,t+1} = g_{oo,t} \frac{W_{oo,t}}{W_t} + \frac{1}{2}g_{oy,t} \frac{W_{oy,t}}{W_t} + \frac{1}{2}g_{ob,t} \frac{W_{ob,t}}{W_t}$$

$$a_{o,t+1} = (a_{o,t})^2 \frac{W_{O,t}}{W_t} + \frac{1}{2} \cdot 2a_{o,t} a_{y,t} \frac{W_{O,t}}{W_t} + \frac{1}{2} \cdot 2a_{o,t} a_{b,t} \frac{W_{O,t}}{W_t}$$

$$a_{o,t+1} = a_{o,t} \frac{W_{O,t}}{W_t} (a_{o,t} + a_{y,t} + a_{b,t})$$

$$a_{o,t+1} = a_{o,t} \frac{W_{O,t}}{W_t}$$
(3.19)

$$a_{b,t+1} = \tilde{g}_{bb,t} + \frac{1}{2}\tilde{g}_{ob,t} + \frac{1}{2}\tilde{g}_{yb,t}$$

$$a_{b,t+1} = g_{bb,t} \frac{W_{bb,t}}{W_t} + \frac{1}{2}g_{ob,t} \frac{W_{ob,t}}{W_t} + \frac{1}{2}g_{yb,t} \frac{W_{yb,t}}{W_t}$$

$$a_{b,t+1} = (a_{b,t})^2 \frac{W_{B,t}}{W_t} + \frac{1}{2} \cdot 2a_{o,t} a_{b,t} \frac{W_{O,t}}{W_t} + \frac{1}{2} \cdot 2a_{y,t} a_{b,t} \frac{W_{Y,t}}{W_t}$$

$$a_{b,t+1} = \frac{a_{b,t}}{W_t} (a_{b,t}W_{B,t} + a_{o,t}W_{O,t} + a_{y,t}W_{Y,t})$$

$$a_{b,t+1} = \frac{a_{b,t}}{W_t} (a_{b,t}W_{B,t} + a_{o,t}W_{O,t} + (1 - a_{o,t} - a_{b,t})W_{Y,t})$$
(3.20)

A matriz Jacobiana referente ao sistema de equações das proporções alélicas é apresentada na Equação (3.21). Como o sistema obtido possui apenas duas equações, assim como no modelo fenotípico não espacial, a estabilidade pode ser calculada por meio da Equação (2.13), em que são necessários apenas o determinante e o traço da matriz Jacobiana avaliada nos pontos de equilíbrio.

$$J = \begin{pmatrix} \frac{\partial a_{o,t+1}}{\partial a_{o,t}} & \frac{\partial a_{o,t+1}}{\partial a_{b,t}} \\ \frac{\partial a_{b,t+1}}{\partial a_{o,t}} & \frac{\partial a_{b,t+1}}{\partial a_{b,t}} \end{pmatrix}$$
(3.21)

Os Códigos-fontes 3, 4 e 5, elaborados no MATLAB[®] e apresentados no Apêndice B.2, foram utilizados para calcular o determinante e o traço da matriz Jacobiana para os pontos de equilíbrio de cada uma das estratégias focais. A partir desses resultados, o software Wolfram Mathematica[®] foi utilizado para verificar em que condições as relações dadas pela Equação (2.13) eram satisfeitas. Assim, constatou-se novamente que todos os pontos de equilíbrio triviais (1,0,0), (0,1,0) e (0,0,1) são instáveis e foi possível obter a região de estabilidade do ponto de equilíbrio de coexistência dos três morfos para cada uma das estratégias focais.

O modelo fenotípico é estável, para qualquer uma das estratégias focais, para os conjuntos de parâmetros acima da curva verde apresentada na Figura 49, determinada pela equação $d = \frac{v+5}{9v-4}$. Enquanto isso, o modelo genotípico é estável para as estratégias focais O, B ou Y, respectivamente, nas regiões acima das curvas laranja, azul ou amarela. Não foram obtidas soluções explícitas para essas três curvas, mas elas podem ser determinadas implicitamente ao igualar o determinante da matriz Jacobiana avaliada no equilíbrio de coexistência trimórfica a 1, o que corresponde aos conjuntos de parâmetros que separam as regiões em que a segunda relação da Equação (2.13) é satisfeita ou não.



Figura 49 – Regiões de estabilidade para as diferentes estratégias focais.

Fonte: elaborado pelo autor.

A área azul da Figura 49 representa os conjuntos de parâmetros em que todos os modelos não espaciais são estáveis, a região verde representa as combinações em que o modelo fenotípico não é estável e o modelo genotípico é estável para pelo menos uma estratégia focal e a área amarela corresponde aos pontos em que o modelo fenotípico é estável e o modelo genotípico com estratégia focal Y não é. É possível notar que os modelos genotípicos, de forma geral, são estáveis em uma região consideravelmente maior do que o modelo fenotípico, resultado que é consistente com o obtido por Barreto (2017) na sua formulação das estratégias focais. Os pontos A, B, C, D e E são os mesmos já apresentados na Figura 6 e utilizados no modelo fenotípico, enquanto o ponto F, no qual v = 1.15 e d = 1, será adotado apenas para ilustrar a situação em que, para a estratégia focal Y, o modelo fenotípico é estável para um conjunto de parâmetros que o genotípico não é.

O Código-fonte 6, exibido no Apêndice B.2, foi utilizado para calcular o traço e o determinante das matrizes Jacobianas associadas aos pontos de equilíbrio considerando a matriz de recompensas com estratégia de cooperação, apresentada na Tabela 10. Com o auxílio do Wolfram Mathematica[®], foi possível concluir que os pontos de equilíbrio triviais também são sempre instáveis. Além disso, observou-se que a região de estabilidade do ponto de coexistência dos morfos laranja e azul coincide com a do modelo fenotípico não espacial. Essa região é representada pela área amarela na Figura 50, limitada pela curva verde com a equação $v = \frac{13-2d}{8-4d}$. O ponto de equilíbrio de coexistência dos três morfos é estável tanto para os modelos fenotípico quanto genotípico na região azul, entre as curvas verde e azul. Por outro lado, o equilíbrio é estável apenas no modelo genotípico na área verde, situada entre as curvas azul e laranja, evidenciando que esse modelo amplia a região de estabilidade.





Fonte: elaborado pelo autor.

A expressão da curva azul foi apresentada na seção 2.1 e a curva laranja pode ser obtida implicitamente igualando o determinante da matriz Jacobiana avaliada no equilíbrio de coexistência trimórfica a 1. A expressão da curva verde, que foi calculada no Apêndice A.4 para o modelo fenotípico, foi obtida nesse modelo genotípico por meio da igualdade na primeira relação da Equação (2.13) tanto para o ponto de equilíbrio de coexistência dimórfica quanto para o de coexistência trimórfica, tendo o módulo do traço da Jacobiana avaliada nesses pontos igual ao seu determinante somado com 1. Todos os pontos representados na Figura 50 são os mesmos utilizados no modelo fenotípico e apresentados na Figura 8.

3.1.1 Simulações

Nesta seção serão apresentadas as simulações referentes ao modelo genotípico não espacial, com condições iniciais compostas por apenas indivíduos homozigotos, ou seja, $g_{oy,0} = g_{ob,0} = g_{yb,0} = 0$. De forma semelhante ao que foi realizado para o modelo fenotípico, será considerado $g_{oo,0} = 0.25$, $g_{bb,0} = 0.35$ e $g_{yy,0} = 0.4$ em todas as simulações com estratégia focal O ou estratégia de cooperação. Será adotado $g_{oo,0} = 0.4$, $g_{bb,0} = 0.25$ e $g_{yy,0} = 0.35$ ao utilizar a estratégia focal B e $g_{oo,0} = 0.35$, $g_{bb,0} = 0.4$ e $g_{yy,0} = 0.25$ ao utilizar a estratégia focal Y.

As evoluções das proporções fenotípicas, genotípicas e alélicas ao longo de 500 gerações para o conjunto de parâmetros com estratégia focal O representado pelo ponto A da Figura 49, com v = 2 e d = 0.5, são apresentadas nas Figuras 51(a), 51(b) e 51(c), respectivamente. O ponto de equilíbrio de coexistência é representado pelas linhas

tracejadas em cada um dos gráficos.

Figura 51 – Simulação com estratégia focal O para o ponto $A \ (v=2, d=0.5)$ da Figura 49.



Fonte: elaborado pelo autor.

Já nessa primeira simulação, nota-se que há uma diferença qualitativa entre os modelos fenotípico e genotípico, uma vez que esse ponto, que não era estável para o primeiro modelo, passa a ser estável ao considerar os genótipos e as relações de dominância entre os alelos. Além disso, enquanto as estratégias focais geravam resultados análogos no modelo fenotípico, o mesmo não ocorre para esse modelo genotípico. Dessa forma, nas Figuras 52, 53 e 54 são apresentadas as simulações de 100 gerações com estratégias focais $O, B \in Y$ para o ponto B da Figura 49, com v = 4 e d = 0.8.

Figura 52 – Simulação com estratégia focal ${\cal O}$ para o ponto ${\cal B}~(v=4,d=0.8)$ da Figura 49.



Fonte: elaborado pelo autor.




Fonte: elaborado pelo autor.





Fonte: elaborado pelo autor.

É possível observar que, embora as proporções fenotípicas do ponto de equilíbrio sejam análogas, as proporções genotípicas e alélicas são bem diferentes para os três modelos. Assim, os resultados com cada estratégia focal são únicos e podem até apresentar estabilidades diferentes. No caso do ponto B da Figura 49, que já era estável para o modelo fenotípico, a estabilidade se mantém para todas as estratégias focais. Entretanto, ao considerar o ponto C, com v = 1.5, d = 0.5 e que gera um ponto de equilíbrio instável no primeiro modelo, apenas a estratégia focal B resulta em um equilíbrio estável nesse modelo genotípico, como é apresentado nas simulações de 1000 gerações com as três estratégias focais nas Figuras 55, 56 e 57.





Fonte: elaborado pelo autor.





Fonte: elaborado pelo autor.





Fonte: elaborado pelo autor.

Como a convergência das proporções fenotípicas, genotípicas e alélicas está intimamente relacionada, a estabilidade pode ser analisada apenas por meio da evolução temporal das proporções fenotípicas. Assim, os resultados de 1000 gerações apenas das proporções fenotípicas dos pontos D e E da Figura 49, com v = 2 e d = 0.2 e v = 2.5 e d = 0.2, com as três estratégias focais são apresentados nas Figuras 58 e 59.

Figura 58 – Simulações com as três estratégias focais para o ponto D~(v=2,d=0.2)da Figura 49.



Fonte: elaborado pelo autor.

Figura 59 – Simulações com as três estratégias focais para o ponto E (v = 2.5, d = 0.2) da Figura 49.



Fonte: elaborado pelo autor.

Mesmo os pontos C, $D \in E$ da Figura 49 sendo instáveis para o modelo fenotípico não espacial, observamos que no modelo genotípico o ponto C é estável com a estratégia focal B, o ponto D é estável com a estratégia focal Y e o ponto E é estável com as estratégias $O \in Y$. Os resultados apresentados até o momento indicam que, de forma geral, as simulações do modelo genotípico geram mais resultados estáveis do que o modelo fenotípico. Entretanto, como foi evidenciado ao apresentar a Figura 49, existe uma região em que o ponto de equilíbrio deve ser estável para o modelo fenotípico e não ser estável para o modelo genotípico com estratégia focal Y. Dessa forma, as proporções fenotípicas ao longo de 1000 gerações das simulações para ambos os modelos não espaciais considerando o ponto F, em que v = 1.15 e d = 1, com estratégia focal Y são apresentadas na Figura 60, na qual se observa que de fato apenas a simulação do modelo fenotípico é estável.

Figura 60 – Simulações com estratégia focal Y para o ponto F (v = 1.15, d = 1) da Figura 49 para ambos os modelos não espaciais.



(a) Ponto A



(b) Ponto B



Fonte: elaborado pelo autor.

O resultado de 200 gerações das simulações com estratégia de cooperação para os conjuntos de parâmetros representados pelos pontos $A \in B$ da Figura 50, com $v = 1.2 \in d = 0.4 \in v = 1.7 \in d = 0.3$, são apresentados na Figura 61.

Figura 61 – Simulações com estratégia de cooperação para os pontos A (v = 1.2, d = 0.4) e B (v = 1.7, d = 0.3) da Figura 50.



Fonte: elaborado pelo autor.

Assim como no modelo fenotípico não espacial, os pontos $A \in B$ da Figura 50 com estratégia de cooperação resultam em um ponto de equilíbrio estável de coexistência dos três morfos. Da mesma maneira, como pode ser observado nas 100 gerações representadas na Figura 62, os pontos $C \in D$, com $v = 1.8 \in d = 0.2 \in v = 1.7 \in d = 0.125$, apresentam resultados semelhantes em ambos os modelos, convergindo para o ponto de coexistência apenas dos morfos laranja e azul.

Figura 62 – Simulações com estratégia de cooperação para os pontos C (v = 1.8, d = 0.2) e D (v = 1.7, d = 0.125) da Figura 50.



Fonte: elaborado pelo autor.

No modelo fenotípico não espacial, as simulações obtidas com os pontos O, no qual v = 1 e d = 1, e E, no qual v = 1.6 e d = 0.5, da Figura 50 com estratégia de cooperação não convergem para nenhum ponto de equilíbrio. Nas simulações de 200 ou 500 gerações apresentadas na Figura 63, pode-se observar que o mesmo ocorre para o ponto Ono modelo genotípico, porém o ponto de equilíbrio de coexistência se torna estável para o ponto E.

Figura 63 – Simulações com estratégia de cooperação para os pontos $O(v = 1, d = 1) \in E$ (v = 1.6, d = 0.5) da Figura 50.

(b) Ponto E

(a) Ponto O



Fonte: elaborado pelo autor.

3.2 Modelo genotípico espacial

A formulação deste modelo é muito semelhante à realizada na seção 2.2, porém cada sítio do autômato celular $N \times N$ pode estar vazio ou ocupado por um lagarto com um dos seis possíveis genótipos, *oo*, *oy*, *ob*, *yy*, *yb* ou *bb*. Com exceção disso, a distribuição inicial de fenótipos, a taxa de mortalidade, as vizinhanças, as condições de contorno e o cálculo das proporções fenotípicas são idênticos aos já apresentados. O fenótipo de um indivíduo é determinado seguindo as relações de dominância dos alelos, ou seja, genótipos com pelo menos um alelo *o* representam o fenótipo laranja, genótipos *yy* e *yb* resultam no fenótipo amarelo e *bb* determina o fenótipo azul.

Além disso, considera-se que os lagartos são inicialmente homozigotos, portanto os indivíduos com fenótipo laranja que podem ser observados na Figura 17 possuem genótipo oo, os com manchas azuis são bb e o fenótipo amarelo é inicialmente representado apenas pelo genótipo yy. Com isso, $g_{oy,0} = g_{ob,0} = g_{yb,0} = 0$. No final de cada geração, utilizamos P_t que já foi definido como a população de lagartos na geração t e definimos também $P_{oo,t}, P_{oy,t}, P_{ob,t}, P_{yy,t}, P_{yb,t}$ e $P_{bb,t}$ como o número de lagartos com genótipos oo, oy, ob, yy, yb e bb, respectivamente, nessa geração. Desse modo, as proporções genotípicas da geração t são dadas pela expressão $g_{ij,t} = \frac{P_{ij,t}}{P_t}$, para cada $i, j \in \{o, b, y\}$, e as proporções alélicas são definidas de acordo com a Equação (3.2).

No mais, a principal diferença entre o modelo fenotípico espacial e esse genotípico está no processo de reprodução, uma vez que nesse caso temos uma reprodução sexuada, em que o genótipo do filho é gerado tomando um alelo de cada um dos pais. Dessa forma, em cada um dos N^2 sorteios, o indivíduo sorteado será um dos pais. Se esse indivíduo possuir um *fitness* maior do que todos os seus vizinhos, a reprodução ocorre com um vizinho selecionado aleatoriamente, ou, caso contrário, a reprodução acontece com o vizinho de maior *fitness*. Se houver sítios vazios na vizinhança de um dos dois pais, o filho ocupa um desses sítios, senão ele ocupa o sítio do pai de menor *fitness*.

Para ilustrar esse processo, consideremos, por exemplo, a reprodução entre indivíduos de genótipo bb e oy, que exibem fenótipos azul e laranja, respectivamente. O descendente obrigatoriamente herdará um alelo b do primeiro pai e pode herdar um alelo o ou y do segundo, apresentando um genótipo ob ou yb e fenótipo laranja ou amarelo. Observa-se, portanto, que a reprodução entre um indivíduo de fenótipo azul e outro de fenótipo laranja pode gerar um filho com fenótipo amarelo, algo que jamais ocorre no modelo puramente fenotípico.

3.2.1 Simulações

Nesta seção serão apresentadas as simulações do modelo genotípico espacial, utilizando a distribuição inicial de fenótipos apresentada na Figura 17 e com todos

indivíduos sendo inicialmente homozigotos. Dessa maneira, as proporções fenotípicas, genotípicas e alélicas das 100 primeiras gerações utilizando a vizinhança de Moore, condições de contorno periódicas e a matriz da Tabela 6, que corresponde ao ponto A da Figura 49, com v = 2 e d = 0.5, podem ser observadas na Figura 64.

Figura 64 – Simulação com estratégia focal O para o ponto A (v = 2, d = 0.5) da Figura 49.



Fonte: elaborado pelo autor.

Pode-se notar que as proporções referentes ao fenótipo laranja são um pouco maiores do que as demais, mesmo essa matriz gerando recompensas análogas para os três fenótipos e resultando em um ponto de equilíbrio do modelo não espacial no qual as três proporções fenotípicas são iguais. Essa diferença, portanto, indica que a dominância do alelo o em relação aos alelos b e y possibilita uma certa vantagem para o morfo laranja nesse modelo não determinístico.

Cabe salientar que o fenótipo azul é apresentado exclusivamente por indivíduos com genótipo bb, enquanto os outros fenótipos possuem duas ou três representações possíveis. Assim, de forma geral, a proporção de alelos b precisa ser maior do que as de alelos o ou y para que as proporções fenotípicas dos três morfos sejam semelhantes.

Para evitar que os resultados sejam repetitivos, não serão abordados todos os pontos das Figuras 49 e 50. Portanto, a análise da influência da vizinhança nesse modelo espacial se dará por meio das simulações com diferentes vizinhanças para o ponto C da Figura 49, com v = 1.5 e d = 0.5, e que apresenta um equilíbrio de coexistência instável no modelo genotípico não espacial com estratégia focal O. Assim, as simulações de 100 gerações para esse ponto com vizinhanças de Von Neumann, Moore e Moore estendida podem ser observadas, respectivamente, nas Figuras 65, 66 e 67.

Figura 65 – Simulação com vizinhança de Von Neumann e estratégia focal O para o ponto C (v = 1.5, d = 0.5) da Figura 49.



Fonte: elaborado pelo autor.

Figura 66 – Simulação com vizinhança de Moore e estratégia focal O para o ponto C(v = 1.5, d = 0.5) da Figura 49.



Fonte: elaborado pelo autor.

Figura 67 – Simulação com vizinhança de Moore estendida e estratégia focal O para o ponto C (v = 1.5, d = 0.5) da Figura 49.



Fonte: elaborado pelo autor.

É possível notar que as proporções novamente se aproximam dos pontos de equilíbrio obtidos para o modelo não espacial e que vizinhanças maiores geram resultados com menores oscilações. Os resultados de 50 gerações para esse mesmo conjunto de parâmetros utilizando uma vizinhança infinita, que são exibidos na Figura 68, reforçam essas observações.

Figura 68 – Simulação com vizinhança infinita e estratégia focal O para o ponto C (v = 1.5, d = 0.5) da Figura 49.



Fonte: elaborado pelo autor.

Embora todas as proporções estejam próximas às proporções do ponto de equilíbrio, os genótipos heterozigotos com um alelo b parecem oscilar em valores um pouco maiores do que as proporções do equilíbrio. Nota-se que isso também ocorre para a simulação de 50 gerações com vizinhança infinita e estratégia focal O para o ponto E da Figura 49, com v = 2.5 e d = 0.2, apresentada na Figura 69. Essa observação pode ser justificada ao considerar os altos valores da proporção de alelos b em ambos os casos e o fato de que o descendente gerado por um indivíduo de fenótipo azul com outro de fenótipo laranja ou amarelo sempre apresenta pelo menos um alelo b, o que propicia esse elevado número de indivíduos com genótipo ob ou yb.

Figura 69 – Simulação com vizinhança infinita e estratégia focal O para o ponto E (v = 2.5, d = 0.2) da Figura 49.



Fonte: elaborado pelo autor.

Com a estratégia de cooperação, serão analisados os pontos da Figura 50 que resultam na coexistência apenas dos morfos laranja e azul para pelo menos um dos modelos anteriores, ou seja, os pontos B, com v = 1.8 e d = 0.2, C, com v = 1.7 e d = 0.3, e D, com v = 1.7 e d = 0.125. Os resultados de 100 gerações para o ponto B são apresentados na Figura 70.

Figura 70 – Simulação com estratégia de cooperação para o ponto B~(v=1.7,d=0.3)da Figura 50.



Fonte: elaborado pelo autor.

Pode-se observar que, assim como no modelo fenotípico espacial, esse modelo genotípico resulta na coexistência apenas dos morfos laranja e azul, ao contrário do que é obtido para os dois modelos não espaciais. Por outro lado, enquanto a proporção de lagartos com manchas azuis é maior do que a do ponto de equilíbrio do modelo não espacial para o modelo fenotípico espacial, os lagartos com manchas laranjas apresentam uma proporção maior neste modelo genotípico, o que reforça o impacto da dominância do alelo o em relação aos demais. Na Figura 71, são apresentadas as proporções ao longo de 100 gerações para o ponto C com estratégia de cooperação.

Figura 71 – Simulação com estratégia de cooperação para o ponto C (v = 1.8, d = 0.2) da Figura 50.



Fonte: elaborado pelo autor.

A média das proporções do fenótipo azul nas últimas 50 gerações para essa simulação é 0.768, enquanto a média para esse mesmo conjunto de parâmetros no modelo fenotípico espacial resulta em 0.863. Sabendo que a proporção do fenótipo azul no equilíbrio do modelo não espacial para esse ponto é $\overline{f_B} = 0.6$, observa-se que a cooperação do morfo azul possibilita uma vantagem nos modelos espaciais, porém essa vantagem é reduzida nos modelos genotípicos, uma vez que os lagartos de fenótipo laranja são beneficiados pela dominância do alelo *o*. A simulação referente ao ponto *D* pode ser observada na Figura 72.

Figura 72 – Simulação com estratégia de cooperação para o ponto D~(v=1.7,d=0.125)da Figura 50.



Fonte: elaborado pelo autor.

De forma semelhante ao que ocorre para as simulações do ponto C, a média das proporções do fenótipo azul nas últimas 50 gerações para o modelo fenotípico espacial é de 0.73 enquanto no genotípico esse valor é reduzido para 0.608, porém ainda é um valor mais alto do que o do equilíbrio dos modelos não espaciais, em que $\overline{f_B} = 0.556$. Por fim, utilizando a matriz da Tabela 11, em que as recompensas variam linearmente no espaço, as distribuições espaciais após 100 gerações com condições de contorno fixas podem ser observadas na Figura 73. As cores referentes a cada um dos genótipos são as mesmas apresentadas na Figura 72(b).





Fonte: elaborado pelo autor.

Assim como no modelo fenotípico espacial, essa simulação resulta em uma faixa inferior composta apenas pelos morfos laranja e azul. Um resultado semelhante é obtido ao inserir uma barreira geográfica, como é apresentado na Figura 74, no qual se observa que é ainda mais rara a ocorrência do morfo amarelo na região inferior do território considerado.







Fonte: elaborado pelo autor.

3.3 Modelo genotípico com especiação

Este último modelo une as formulações apresentadas nas Seções 2.3 e 3.2, sendo composto por um autômato celular $N \times N$, no qual cada sítio pode estar vazio ou ocupado por um lagarto com um dos seis possíveis genótipos e que possui um genoma composto por B = 100 genes bialélicos, em que todos os genes são inicialmente iguais a 0. A distribuição

inicial dos fenótipos é a mesma apresentada na Figura 17 e todos os indivíduos possuem genótipo homozigoto inicialmente.

No mais, a mortalidade no início de cada geração, as vizinhanças, as condições de contorno, os cálculos das proporções fenotípicas, genotípicas e alélicas, o cálculo do *fitness* multiplicando as recompensas pelo fator de atenuação apresentado na Figura 34, o processo de diferenciação das espécies, a reprodução considerando a herança de um alelo do genótipo de cada um dos pais, a segregação alélica nos genomas e a mutação dos genes são idênticos aos que foram apresentados para os modelos anteriores.

Desse modo, em cada um dos N^2 sorteios que determinam o processo de reprodução, é calculado o *fitness* do indivíduo e de seus vizinhos, no qual a recompensa obtida na interação entre dois lagartos de genoma G_1 e G_2 é multiplicada pelo fator de atenuação $e^{-\frac{(d_H(G_1,G_2))^2}{2\delta^2}}$. Se o indivíduo possuir o maior *fitness* da vizinhança, ele sorteia um vizinho aleatório para tentar se reproduzir, senão o vizinho de maior *fitness* é escolhido. Novamente, a reprodução ocorre apenas se a distância de Hamming entre os genomas de ambos os lagartos for menor ou igual a G.

Caso dois indivíduos se reproduzam, o genótipo do descendente é obtido tomando um alelo do genótipo de cada um dos seus pais com uma probabilidade de mutação de $\mu_g = 0.001$ para cada um dos alelos, enquanto o genoma do filho é obtido por meio da segregação alélica dos genomas de ambos os pais seguido por uma probabilidade de mutação em cada gene de $\mu_g = 0.001$. Se houver sítios vazios na vizinhança de algum dos pais, o descendente ocupa um desses sítios, senão ele ocupa o lugar do pai de menor fitness. A diferenciação das espécies é realizada ao final de cada 10 gerações conforme explicado na seção 2.3.

3.3.1 Simulações

Nesta seção, serão apresentadas as simulações do modelo genotípico com especiação. Da mesma forma que na seção 2.3.1, serão realizadas simulações de 5000 gerações utilizando as matrizes de recompensas associadas ao ponto A da Figura 49, com estratégia focal O, v = 2 e d = 0.5, e ao ponto B da Figura 50, com estratégia de cooperação, v = 1.7e d = 0.3, além da matriz de recompensas que varia linearmente no espaço, apresentada na Tabela 11.

As distribuições espaciais dos indivíduos em uma determinada geração serão apresentadas como na Figura 75(c), que combina as informações de espécies e genótipos em uma única imagem. As cores de cada célula indicam a espécie do indivíduo enquanto os genótipos são representados pelas letras O, B ou Y em tamanhos variados. O genótipo *oo* é representado pela maior letra O, o genótipo *oy* pela segunda maior letra O e a menor letra O simboliza o genótipo *ob*. A maior letra Y representa o genótipo *yy*, a menor letra Y equivale ao genótipo yb e a letra B corresponde ao genótipo bb.

Considerando as simulações com estratégia focal O para o ponto A da Figura 49, em que v = 2 e d = 0.5, os genótipos na geração 5000 com condições de contorno periódicas e vizinhança de Moore podem ser observados na Figura 75(a) e as diferentes espécies formadas são apresentadas na Figura 75(b). Além disso, de forma semelhante ao que foi realizado para o modelo fenotípico com especiação, na Figura 75(c) são apresentados simultaneamente os genótipos e as espécies de cada um dos lagartos.

Figura 75 – Distribuições espaciais na geração 5000 com estratégia focal O para o ponto A (v = 2, d = 0.5) da Figura 49.



Fonte: elaborado pelo autor.

É possível observar que há a formação de diversas espécies mesmo com condições de contorno periódicas e diversas delas são compostas por dois ou três morfos distintos, o que não ocorre para essa matriz no modelo fenotípico. Na geração 5000, por exemplo, existem 26 espécies significativas, das quais 15 são trimórficas. As proporções fenotípicas, o número de espécies significativas e a quantidade de espécies significativas com 1, 2 ou 3 morfos ao longo das gerações para essa simulação são apresentadas na Figura 76.

Figura 76 – Simulação com estratégia focal O para o ponto A (v = 2, d = 0.5) da Figura 49.



Fonte: elaborado pelo autor.

Ao analisar a média das últimas 2000 gerações, observa-se que a proporção do fenótipo laranja mantém-se aproximadamente em 0.531 enquanto as proporções médias dos fenótipos azul e amarelo são, respectivamente, 0.237 e 0.232, reforçando a predominância do morfo laranja nos modelos que incorporam a dominância do alelo *o*. Nesse mesmo intervalo, há uma média de 24.88 espécies significativas por geração, sendo 9.26 delas monomórficas, 4.67 dimórficas e 10.95 trimórficas. Nas simulações do modelo fenotípico com a vizinhança de Moore, as espécies compostas pelos três morfos correspondiam a cerca de 30% das espécies significativas, enquanto com a vizinhança de Von Neumann esse valor era de aproximadamente 10%. Para essa simulação do modelo genotípico, a proporção de espécies trimórficas apresenta um aumento expressivo, representando aproximadamente 44% do número de espécies significativas.

Neste modelo, o processo de especiação ocorreu em todas as simulações do ponto A com estratégia focal O realizadas com as vizinhanças de Von Neumann e de Moore, seja com as condições de contorno periódicas ou fixas e com ou sem a barreira geográfica. Já para a vizinhança de Moore estendida, só foram formadas espécies significativas na simulação com condições de contorno fixas e com barreira geográfica, evidenciando ainda mais a influência desses dois fatores na ocorrência de especiação. Para ilustrar os resultados obtidos com as diferentes vizinhanças, as simulações com condições de contorno fixas e com barreira geográfica para o ponto A da Figura 49 podem ser observadas nas Figuras 77, 78 e 79, respectivamente, para as vizinhanças de Von Neumann, de Moore e de Moore estendida.

Figura 77 – Simulação com vizinhança de Von Neumann, barreira geográfica, condições de contorno fixas e estratégia focal O para o ponto A (v = 2, d = 0.5) da Figura 49.



Fonte: elaborado pelo autor.





Fonte: elaborado pelo autor.

Figura 79 – Simulação com vizinhança de Moore estendida, barreira geográfica, condições de contorno fixas e estratégia focal O para o ponto A (v = 2, d = 0.5) da Figura 49.



Fonte: elaborado pelo autor.

A utilização da vizinhança de Von Neumann resulta no maior número de espécies significativas, com uma média de 28.34 nas últimas 2000 gerações, das quais a grande maioria apresenta apenas um morfo e cerca de 15% são trimórficas. Para a vizinhança de Moore, há um número médio de 21.75 espécies significativas nesse período, sendo que mais de 35% delas são compostas pelos três morfos. Por fim, a média de espécies significativas ao utilizar a vizinhança de Moore estendida é de apenas 6.24 nas últimas 2000 gerações e elas possuem os três morfos em mais de 95% dos casos. Na geração 5000 com essa vizinhança, por exemplo, todas as espécies significativas são trimórficas.

Ao utilizar a vizinhança de Moore estendida, é possível observar na Figura 80 que todas as proporções sofrem poucas variações ao longo das gerações. Além disso, a média das proporções dos fenótipos laranja, azul e amarelo nas últimas 2000 gerações são, respectivamente, 0.37, 0.333 e 0.297, que é um valor muito mais próximo do equilíbrio em que todos os fenótipos correspondem a um terço da população do que o resultado obtido para a vizinhança de Moore com condições de contorno periódicas e sem a barreira geográfica, apresentado na Figura 76(a). Dessa forma, a utilização de vizinhanças maiores parece reduzir a vantagem obtida pelos indivíduos com pelo menos um alelo o em seu genótipo.

Figura 80 – Evolução temporal das proporções com vizinhança de Moore estendida, barreira geográfica, condições de contorno fixas e estratégia focal O para o ponto A (v = 2, d = 0.5) da Figura 49.



Fonte: elaborado pelo autor.

Analogamente ao que foi realizado no modelo fenotípico com especiação, a Figura 81 engloba a quantidade de indivíduos e de morfos nas espécies obtidas na geração 5000 para todas as simulações em que ocorreu especiação para a matriz referente ao ponto A da Figura 49, com estratégia focal O, v = 2 e d = 0.5. Ao todo, foram consideradas 9 simulações, sendo que para as vizinhanças de Von Neumann e de Moore foram adotadas condições de contorno fixas ou periódicas e a presença ou não da barreira geográfica, enquanto a única simulação que resultou em mais de uma espécie significativa para a vizinhança de Moore estendida foi a com condições de contorno fixas e com barreira



Figura 81 – Correlação entre quantidade de indivíduos e de morfos em uma espécie.

Fonte: elaborado pelo autor.

A reta verde, que representa a regressão linear de todos os pontos, possui equação y = 32.66x - 1.48, em que x e y são, respectivamente, a quantidade de morfos e de indivíduos em uma espécie. O coeficiente de correlação de Pearson para essas duas variáveis é de 0.616, o que indica uma correlação positiva moderada entre elas.

Ao considerar a matriz de recompensas referente ao ponto B da Figura 50 com estratégia de cooperação, em que v = 1.7 e d = 0.3, pode-se observar na Figura 82 que há apenas três indivíduos com fenótipo amarelo na geração 5000 e os morfos azul e laranja coexistem na maior parte das espécies ao longo das gerações. Nas últimas 2000 gerações, existem em média 17.28 espécies significativas e menos de 15% delas são monomórficas.

Figura 82 – Simulação com estratégia de cooperação para o ponto B da Figura 50.



Fonte: elaborado pelo autor.

As proporções fenotípicas, genotípicas e alélicas no decorrer das 5000 gerações dessa simulação são apresentadas na Figura 83. A proporção média do fenótipo azul

nas últimas 2000 gerações é 0.656, que é um valor mais alto do que o esperado pelo equilíbrio do modelo não espacial, 0.524, porém é bem menor do que os valores obtidos no modelo fenotípico com especiação, que ultrapassam 0.8. Esses resultados reforçam a vantagem obtida pelo morfo cooperador azul nos modelos espaciais ao utilizar a estratégia de cooperação ao mesmo tempo que indicam que esta vantagem é reduzida nos modelos genotípicos, devido à dominância do alelo o em relação aos demais, que beneficia o morfo laranja.

Figura 83 – Evolução temporal das proporções com estratégia de cooperação para o ponto B (v = 1.7, d = 0.3) da Figura 50.



Fonte: elaborado pelo autor.

Por fim, ao considerar a matriz de recompensas da Tabela 11, na qual há uma variação espacial das recompensas M_{OO} e M_{BB} , pode-se observar na simulação apresentada na Figura 84 que ocorre a coexistência dos três morfos principalmente na metade superior da região. Na geração 5000, existem duas espécies na região inferior compostas predominantemente pelos morfos laranja e azul.

Figura 84 – Simulação com condições de contorno fixas e matriz de recompensas variando linearmente no espaço.



Fonte: elaborado pelo autor.

Enquanto o número médio de espécies significativas nas últimas 2000 gerações

foi de 8.86 para o modelo fenotípico, esta simulação resultou em uma média de 16.26 espécies significativas por geração. Assim como em todas as outras simulações apresentadas, a quantidade de espécies significativas foi maior no modelo genotípico com especiação do que no modelo fenotípico. Além disso, a proporção de espécies trimórficas também é maior neste caso, correspondendo a cerca de 40% das espécies significativas na geração 5000 da simulação apresentada na Figura 84 enquanto essa proporção era de aproximadamente 35% na simulação fenotípica apresentada na Figura 47.

4 Considerações finais

Neste trabalho foram propostos três modelos fenotípicos e três modelos genotípicos com o intuito de descrever a interação dos lagartos da espécie *Uta stansburiana* por meio de uma dinâmica pedra-papel-tesoura. Através de cálculos e simulações, foram encontrados em ambos os modelos não espaciais pontos de coexistência estáveis com dois ou três morfos e até mesmo situações em que nenhum dos pontos de equilíbrio era estável. Enquanto isso, independentemente da estabilidade do ponto de equilíbrio no modelo não espacial, notou-se que os resultados para os modelos espaciais geralmente se aproximam desses pontos de equilíbrio.

Para o modelo fenotípico não espacial, as três estratégias focais resultam em modelos equivalentes, no qual o único equilíbrio não trivial, que corresponde à coexistência dos três morfos, é estável para os mesmos conjuntos de parâmetros. A estratégia de cooperação, por outro lado, possibilita a existência de dois equilíbrios não triviais, que se referem à coexistência trimórfica ou apenas dos morfos laranja e azul.

Ao considerar o modelo genotípico não espacial, nota-se que os modelos para cada uma das estratégias focais passam a ser qualitativamente distintos e a região de estabilidade dos pontos de equilíbrio é ampliada, porém existe uma pequena região em que o ponto de equilíbrio é estável no modelo fenotípico e é instável no modelo genotípico com estratégia focal Y, como pode ser observado nas simulações apresentadas na Figura 60. Além disso, existem conjuntos de parâmetros que resultam em pontos de equilíbrios instáveis com as estratégias focais no modelo fenotípico e que levam a um equilíbrio estável para uma, duas ou três estratégias focais no genotípico. De forma semelhante, a região de estabilidade dos pontos de equilíbrio ao considerar a estratégia de cooperação é maior no modelo genotípico.

Considerando as simulações não espaciais para os pontos apresentados na Figura 49, que se referem às três estratégias focais, observamos que tanto as simulações para o ponto A, em que o equilíbrio de coexistência não é estável para o modelo fenotípico, quanto para o ponto B, que já representa um equilíbrio estável nesse modelo, resultam em uma coexistência estável para as três estratégias focais no modelo genotípico. Enquanto isso, os pontos de equilíbrio obtidos com as matrizes referentes aos pontos C, $D \in E$ são instáveis no modelo fenotípico e são estáveis para pelo menos uma das estratégias focais no genotípico. Já para o ponto F, o ponto de equilíbrio é instável ao considerar o modelo genotípico com estratégia focal Y e é estável com as demais estratégias ou no modelo fenotípico.

Ao analisar os conjuntos de parâmetros com estratégia de cooperação, repre-

sentados na Figura 50, pode-se observar que ambos os modelos não espaciais convergem para o equilíbrio de coexistência dos três morfos para os pontos $A \in B$ e para o equilíbrio de coexistência apenas dos morfos laranja e azul para os pontos $C \in D$. Nota-se ainda que as simulações para o ponto O não convergem em nenhum dos modelos não espaciais, enquanto para o ponto E a convergência para a coexistência trimórfica ocorre apenas no modelo genotípico.

Analisando os resultados obtidos com os modelos espaciais sem especiação, é possível observar que as diferentes condições de contorno e a inserção de barreiras geográficas não geram diferenças significativas. Por outro lado, a utilização de vizinhanças maiores resulta em simulações com menos oscilação nas proporções, como é ratificado com as simulações com vizinhança infinita, que se aproximam muito dos pontos de equilíbrio dos modelos não espaciais.

Além disso, os modelos espaciais com estratégia de cooperação resultaram em proporções maiores de indivíduos com fenótipo azul nos casos de dimorfismo com o morfo laranja, o que indica que a cooperação espacial desses indivíduos os beneficia de uma forma que não consegue ser descrita pelo modelo não espacial. Ao considerar a relação de dominância entre os alelos, o modelo genotípico espacial favorece o morfo laranja, fazendo com que as proporções deste fenótipo sejam maiores do que no modelo fenotípico espacial.

Nas simulações dos modelos espaciais com estratégias focais, os resultados se aproximam do ponto de equilíbrio de coexistência dos três morfos no modelo fenotípico e há uma proporção um pouco maior do morfo laranja no modelo genotípico. Ao considerar os modelos espaciais com a estratégia de cooperação, nota-se que as simulações referentes ao ponto B resultam na coexistência apenas dos morfos laranja e azul, mesmo que o ponto de equilíbrio do modelo não espacial represente a coexistência estável dos 3 morfos. A coexistência dimórfica também é obtida nas simulações considerando os pontos $C \in D$ e, para os demais conjuntos de parâmetros, as simulações de ambos os modelos espaciais resultam na coexistência dos três morfos.

Nos modelos que consideram a especiação, a utilização de condições de contorno fixas ou a introdução de uma barreira geográfica favorecem a ocorrência desse processo. Para o modelo fenotípico com a vizinhança de Moore e a matriz da Tabela 6, que corresponde ao ponto A com estratégia focal O, por exemplo, a especiação só ocorreu na presença de pelo menos um desses fatores. Já no modelo genotípico, a única simulação com a vizinhança de Moore estendida que resultou na formação de espécies significativas para essa matriz considerava tanto as condições de contorno fixas quanto a inserção de uma barreira geográfica.

A quantidade média de espécies significativas parece estabilizar, apresentando pequenas oscilações após um transiente inicial. De maneira semelhante, as proporções fenotípicas (assim como as genotípicas e alélicas no modelo genotípico) também exibem poucas variações após o transiente, mesmo com a ocorrência de mutações e a formação de diversas espécies. Além disso, há uma correlação positiva entre o número de indivíduos e a quantidade de morfos presentes em uma espécie, como é destacado nas Figuras 43 e 81.

Com a vizinhança de Von Neumann, o processo de especiação ocorre com mais facilidade e gera um grande número de espécies significativas, porém com uma proporção pequena de espécies trimórficas. À medida que o tamanho da vizinhança aumenta, nota-se que a ocorrência da especiação se torna cada vez mais rara, e que, quando ela acontece, é formada uma quantidade cada vez menor de espécies, porém há uma maior proporção de espécies com os três morfos.

A implementação do modelo genotípico com especiação promoveu a ocorrência do processo de especiação em cenários em que ele não se concretizava no modelo fenotípico. Além disso, de maneira geral, o modelo genotípico resulta em um maior número de espécies significativas e uma proporção mais elevada de espécies significativas com três morfos em comparação com o modelo fenotípico.

Trabalhos anteriores conjecturaram que a dinâmica das fêmeas fosse fundamental para a manutenção de um dimorfismo em lagartos *Uta stansburiana* (BARRETO, 2017), mas a utilização da matriz de recompensas com estratégia de cooperação, apresentada na Tabela 10, possibilitou a coexistência estável dos morfos laranja e azul em todos os modelos propostos, sem haver distinção entre machos e fêmeas. Esse resultado inédito está alinhado com as observações de Corl et al. (2010), que indicam a ausência do morfo amarelo em todas as populações de lagartos *Uta stansburiana* que não apresentam trimorfismo. A estratégia de cooperação, a variação da matriz de recompensas no espaço e a utilização de uma barreira geográfica foram abordagens adotadas com o intuito de compreender os mecanismos que podem levar à distribuição espacial desses lagartos apresentada na Figura 4 e a sua influência no processo de especiação.

De forma geral, foram propostos seis modelos para representar a dinâmica dos lagartos *Uta stansburiana* e foram analisadas diversas variações, como o uso de diferentes matrizes de recompensas, parâmetros, vizinhanças, condições de contorno e as abordagens mencionadas no parágrafo anterior. A partir disso, conclui-se que o nível de detalhes considerado pode gerar uma grande influência nos resultados obtidos, portanto os pressupostos e limitações de cada modelo devem ser sempre considerados com cuidado.

Referências

AGUIAR, M. A. M. D.; BARANGER, M.; BAPTESTINI, E.; KAUFMAN, L.; BAR-YAM, Y. Global patterns of speciation and diversity. *Nature*, Nature Publishing Group UK London, v. 460, n. 7253, p. 384–387, 2009. Citado na página 22.

ALONZO, S. H.; SINERVO, B. Mate choice games, context-dependent good genes, and genetic cycles in the side-blotched lizard, *Uta stansburiana*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, Springer, v. 49, p. 176–186, 2001. Citado na página 16.

AXELROD, R. *The Evolution of Cooperation*. New York: Basic, 1984. Citado na página 18.

BARRETO, W. P. Teoria de jogos e genética de populações: um estudo de dinâmica de populações guiado por competição e cooperação entre indivíduos polimórficos. Tese (Doutorado) — Universidade Estadual de Campinas, 2017. Citado 7 vezes nas páginas 11, 12, 25, 27, 63, 70 e 95.

BERTA, A.; SUMICH, J. L.; KOVACS, K. M. Chapter 6 - evolution and geography. In: BERTA, A.; SUMICH, J. L.; KOVACS, K. M. (Ed.). *Marine Mammals (Third Edition)*. Third edition. San Diego: Academic Press, 2015. p. 131–166. ISBN 978-0-12-397002-2. Disponível em: https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/B9780123970022000065. Citado na página 22.

BOEUF, B. J. L. Male-male competition and reproductive success in elephant seals. *American Zoologist*, Oxford University Press UK, v. 14, n. 1, p. 163–176, 1974. Citado na página 10.

BOLNICK, D. I.; FITZPATRICK, B. M. Sympatric speciation: models and empirical evidence. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, Annual Reviews, v. 38, p. 459–487, 2007. Citado na página 22.

BUSH, G. L. Modes of animal speciation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, Annual Reviews 4139 El Camino Way, PO Box 10139, Palo Alto, CA 94303-0139, USA, v. 6, n. 1, p. 339–364, 1975. Citado na página 22.

BUZATTO, B. A.; MACHADO, G. Male dimorphism and alternative reproductive tactics in harvestmen (Arachnida: Opiliones). *Behavioural Processes*, Elsevier, v. 109, p. 2–13, 2014. Citado na página 10.

CASE, N. *The evolution of trust.* 2017. Online. Acesso em: 05/08/2023, https://ncase.me/trust/. Citado na página 20.

CORL, A.; DAVIS, A. R.; KUCHTA, S. R.; SINERVO, B. Selective loss of polymorphic mating types is associated with rapid phenotypic evolution during morphic speciation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, National Acad Sciences, v. 107, n. 9, p. 4254–4259, 2010. Citado 5 vezes nas páginas 11, 15, 16, 17 e 95.

DEUTSCH, A.; DORMANN, S. *Mathematical modeling of biological pattern formation*. [S.l.]: Springer, 2005. Citado na página 39. DIECKMANN, U.; DOEBELI, M. On the origin of species by sympatric speciation. *Nature*, Nature Publishing Group UK London, v. 400, n. 6742, p. 354–357, 1999. Citado na página 22.

EDELSTEIN-KESHET, L. *Mathematical models in biology*. [S.l.]: SIAM, 2005. Citado na página 29.

FORD, E. B. Polymorphism. *Biological Reviews*, Wiley Online Library, v. 20, n. 2, p. 73–88, 1945. Citado 2 vezes nas páginas 10 e 14.

GAVRILETS, S.; LI, H.; VOSE, M. D. Patterns of parapatric speciation. *Evolution*, Blackwell Publishing Inc Malden, USA, v. 54, n. 4, p. 1126–1134, 2000. Citado 2 vezes nas páginas 11 e 22.

GRANT, P. R. Speciation and the adaptive radiation of Darwin's finches: the complex diversity of Darwin's finches may provide a key to the mystery of how intraspecific variation is transformed into interspecific variation. *American Scientist*, JSTOR, v. 69, n. 6, p. 653–663, 1981. Citado na página 22.

_____. Ecology and evolution of Darwin's finches (Princeton Science Library Edition). In: *Ecology and Evolution of Darwin's Finches (Princeton Science Library Edition).* [S.l.]: Princeton University Press, 2017. Citado na página 22.

HAMMERSTEIN, P.; SELTEN, R. Game theory and evolutionary biology. *Handbook of game theory with economic applications*, Elsevier, v. 2, p. 929–993, 1994. Citado 2 vezes nas páginas 11 e 18.

HARKEY, G. A.; SEMLITSCH, R. D. Effects of temperature on growth, development, and color polymorphism in the ornate chorus frog *Pseudacris ornata*. *Copeia*, JSTOR, p. 1001–1007, 1988. Citado na página 10.

HIGGS, P. G.; DERRIDA, B. Stochastic models for species formation in evolving populations. *Journal of Physics A: Mathematical and General*, IOP Publishing, v. 24, n. 17, p. L985, 1991. Citado na página 23.

_____. Genetic distance and species formation in evolving populations. Journal of molecular evolution, Springer, v. 35, p. 454–465, 1992. Citado na página 24.

HOEKSTRA, A. G.; KROC, J.; SLOOT, P. M. Simulating complex systems by cellular automata. [S.l.]: Springer, 2010. Citado na página 39.

HOSKIN, C. J.; HIGGIE, M.; MCDONALD, K. R.; MORITZ, C. Reinforcement drives rapid allopatric speciation. *Nature*, Nature Publishing Group UK London, v. 437, n. 7063, p. 1353–1356, 2005. Citado na página 22.

KOCHER, T. D. Adaptive evolution and explosive speciation: the cichlid fish model. *Nature Reviews Genetics*, Nature Publishing Group UK London, v. 5, n. 4, p. 288–298, 2004. Citado na página 23.

LAMOTTE, M. Polymorphism of natural populations of *Cepaea nemoralis*. In: COLD SPRING HARBOR LABORATORY PRESS. *Cold spring harbor symposia on quantitative biology*. [S.I.], 1959. v. 24, p. 65–86. Citado na página 10.

LANCASTER, L. T.; MCADAM, A. G.; HIPSLEY, C. A.; SINERVO, B. R. Frequency-dependent and correlational selection pressures have conflicting consequences for assortative mating in a color-polymorphic lizard, *Uta stansburiana. The American Naturalist*, University of Chicago Press Chicago, IL, v. 184, n. 2, p. 188–197, 2014. Citado na página 15.

LUENBERGER, D. G. *Dynamic Systems*. [S.l.]: J. Wiley Sons, 1979. Citado na página 27.

MAYR, E. Speciation and macroevolution. *Evolution*, JSTOR, v. 36, n. 6, p. 1119–1132, 1982. Citado na página 22.

_____. Systematics and the origin of species, from the viewpoint of a zoologist. [S.l.]: Harvard University Press, 1999. Citado 2 vezes nas páginas 22 e 53.

_____. *Principles of systematic zoology.* [S.l.]: Scientific Publishers, 2015. Citado na página 17.

MEYER, A.; KOCHER, T. D.; BASASIBWAKI, P.; WILSON, A. C. Monophyletic origin of Lake Victoria cichlid fishes suggested by mitochondrial DNA sequences. *Nature*, Nature Publishing Group UK London, v. 347, n. 6293, p. 550–553, 1990. Citado na página 23.

MYERSON, R. B. *Game theory: analysis of conflict.* [S.l.]: Harvard university press, 1991. Citado na página 18.

NASH, J. Non-cooperative games. Annals of mathematics, JSTOR, p. 286–295, 1951. Citado na página 19.

NEUMANN, J. V.; MORGENSTERN, O. Theory of games and economic behavior. In: *Theory of games and economic behavior*. [S.l.]: Princeton university press, 1944. Citado na página 18.

NOWAK, M. A.; MAY, R. M. Evolutionary games and spatial chaos. *Nature*, Nature Publishing Group UK London, v. 359, n. 6398, p. 826–829, 1992. Citado na página 41.

OLIVEIRA, R. F.; TABORSKY, M.; BROCKMANN, H. J. Alternative reproductive tactics: an integrative approach. [S.l.]: Cambridge University Press, 2008. Citado na página 10.

PARKER, W. S.; PIANKA, E. R. Comparative ecology of populations of the lizard *Uta* stansburiana. *Copeia*, JSTOR, p. 615–632, 1975. Citado na página 13.

PIANKA, E. R. Convexity, desert lizards, and spatial heterogeneity. *Ecology*, Wiley Online Library, v. 47, n. 6, p. 1055–1059, 1966. Citado na página 13.

POUNDSTONE, W. Prisoner's dilemma: John von Neumann, game theory, and the puzzle of the bomb. [S.l.]: Anchor, 1993. Citado na página 18.

ROWLAND, J. M.; EMLEN, D. J. Two thresholds, three male forms result in facultative male trimorphism in beetles. *Science*, American Association for the Advancement of Science, v. 323, n. 5915, p. 773–776, 2009. Citado na página 10.

SALZBURGER, W. Understanding explosive diversification through cichlid fish genomics. *Nature Reviews Genetics*, Nature Publishing Group UK London, v. 19, n. 11, p. 705–717, 2018. Citado na página 23.

SATO, A.; O'HUIGIN, C.; FIGUEROA, F.; GRANT, P. R.; GRANT, B. R.; TICHY, H.; KLEIN, J. Phylogeny of Darwin's finches as revealed by mtDNA sequences. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, National Acad Sciences, v. 96, n. 9, p. 5101–5106, 1999. Citado na página 23.

SCHÖNFISCH, B. Propagation of fronts in cellular automata. *Physica D: Nonlinear Phenomena*, Elsevier, v. 80, n. 4, p. 433–450, 1995. Citado na página 38.

SÉGUREL, L.; THOMPSON, E. E.; FLUTRE, T.; LOVSTAD, J.; VENKAT, A.; MARGULIS, S. W.; MOYSE, J.; ROSS, S.; GAMBLE, K.; SELLA, G. et al. The ABO blood group is a trans-species polymorphism in primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, National Acad Sciences, v. 109, n. 45, p. 18493–18498, 2012. Citado na página 10.

SINERVO, B. Runaway social games, genetic cycles driven by alternative male and female strategies, and the origin of morphs. *Microevolution Rate, Pattern, Process*, Springer, p. 417–434, 2001. Citado na página 16.

SINERVO, B.; CLOBERT, J. Morphs, dispersal behavior, genetic similarity, and the evolution of cooperation. *Science*, American Association for the Advancement of Science, v. 300, n. 5627, p. 1949–1951, 2003. Citado 2 vezes nas páginas 15 e 30.

SINERVO, B.; HEULIN, B.; SURGET-GROBA, Y.; CLOBERT, J.; MILES, D. B.; CORL, A.; CHAINE, A.; DAVIS, A. Models of density-dependent genic selection and a new rock-paper-scissors social system. *The American Naturalist*, The University of Chicago Press, v. 170, n. 5, p. 663–680, 2007. Citado na página 11.

SINERVO, B.; LICHT, P. Proximate constraints on the evolution of egg size, number, and total clutch mass in lizards. *Science*, American Association for the Advancement of Science, v. 252, n. 5010, p. 1300–1302, 1991. Citado na página 13.

SINERVO, B.; LIVELY, C. M. The rock–paper–scissors game and the evolution of alternative male strategies. *Nature*, Nature Publishing Group UK London, v. 380, n. 6571, p. 240–243, 1996. Citado 5 vezes nas páginas 11, 13, 14, 15 e 25.

SINERVO, B.; MILES, D. B.; FRANKINO, W. A.; KLUKOWSKI, M.; DENARDO, D. F. Testosterone, endurance, and Darwinian fitness: natural and sexual selection on the physiological bases of alternative male behaviors in side-blotched lizards. *Hormones and Behavior*, Elsevier, v. 38, n. 4, p. 222–233, 2000. Citado 2 vezes nas páginas 10 e 14.

SINERVO, B.; SVENSSON, E.; COMENDANT, T. Density cycles and an offspring quantity and quality game driven by natural selection. *Nature*, Nature Publishing Group UK London, v. 406, n. 6799, p. 985–988, 2000. Citado na página 13.

SLATKIN, M. Pleiotropy and parapatric speciation. *Evolution*, JSTOR, p. 263–270, 1982. Citado na página 22.

SMITH, J. M.; PARKER, G. A. The logic of asymmetric contests. *Animal behaviour*, Elsevier, v. 24, n. 1, p. 159–175, 1976. Citado na página 20.

SMITH, J. M.; PRICE, G. R. The logic of animal conflict. *Nature*, Nature Publishing Group UK London, v. 246, n. 5427, p. 15–18, 1973. Citado na página 20.

TINKLE, D. W. Population structure and reproduction in the lizard *Uta stansburiana* stejnegeri. American Midland Naturalist, JSTOR, p. 206–234, 1961. Citado na página 13.

_____. The life and demography of the side-blotched lizard, *Uta stansburiana*. University of Michigan Museum of Zoology, 1967. Citado na página 13.

TURELLI, M.; BARTON, N. H.; COYNE, J. A. Theory and speciation. *Trends in ecology* & evolution, Elsevier, v. 16, n. 7, p. 330–343, 2001. Citado na página 22.

TURNER, F. B.; HODDENBACH, G. A.; MEDICA, P. A.; LANNOM, J. R. The demography of the lizard, *Uta stansburiana* Baird and Girard, in southern Nevada. *The Journal of Animal Ecology*, JSTOR, p. 505–519, 1970. Citado na página 13.

TURNER, F. B.; MEDICA, P. A.; SMITH, D. D. Reproduction and survivorship of the lizard, *Uta stansburiana*, and the effects of winter rainfall, density and predation on these processes. *Reports of 1973 Progress*, US International Biological Program, Desert Biome, Utah State University, Logan, Utah, v. 3, n. Research Memorandum 74-26, 1974. Citado na página 13.

UPTON, D. E.; MURPHY, R. W. Phylogeny of the side-blotched lizards (Phrynosomatidae: *Uta*) based on mtDNA sequences: support for a midpeninsular seaway in Baja California. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, Elsevier, v. 8, n. 1, p. 104–113, 1997. Citado na página 13.

VERHEYEN, E.; SALZBURGER, W.; SNOEKS, J.; MEYER, A. Origin of the superflock of cichlid fishes from Lake Victoria, East Africa. *Science*, American Association for the Advancement of Science, v. 300, n. 5617, p. 325–329, 2003. Citado na página 23.

WAGGENER, B.; WAGGENER, W. N. *Pulse code modulation techniques*. [S.I.]: Springer Science & Business Media, 1995. Citado na página 23.

WANG, Z.; XU, B.; ZHOU, H.-J. Social cycling and conditional responses in the rock-paper-scissors game. *Scientific reports*, Nature Publishing Group UK London, v. 4, n. 1, p. 5830, 2014. Citado na página 22.

WOLFRAM, S. Cellular automata as simple self-organizing systems. [S.l.], 1982. Citado na página 38.

YAMAMOTO, F.-i.; CLAUSEN, H.; WHITE, T.; MARKEN, J.; HAKOMORI, S.-i. Molecular genetic basis of the histo-blood group ABO system. *Nature*, Nature Publishing Group UK London, v. 345, n. 6272, p. 229–233, 1990. Citado na página 10.

ZANI, P. A.; STEIN, S. J. Field and laboratory responses to drought by common side-blotched lizards (*Uta stansburiana*). *Journal of Arid Environments*, Elsevier, v. 154, p. 15–23, 2018. Citado na página 13.

APÊNDICE A – Cálculos do modelo fenotípico

A.1 Pontos de equilíbrio com estratégia focal

Inicialmente, serão encontrados os pontos de equilíbrio considerando a estratégia focal O. Entretanto, os resultados são análogos para as estratégias focais $B \in Y$, como será abordado no final deste apêndice considerando também a reescrita das matrizes de recompensas, que é apresentada na Tabela 8.

Conforme já mencionado, os pontos de equilíbrio $(\overline{f_O}, \overline{f_B}, \overline{f_Y})$ satisfazem as relações $\overline{f_I}\left(1 - \frac{\overline{W_I}}{\overline{W}}\right) = 0$ para todo $I \in \{O, B, Y\}$, no qual os *fitnesses* relativos a cada estratégia e o *fitness* médio são calculados de acordo com as seguintes equações:

$$\overline{W_O} = \overline{f_O} + v \ \overline{f_B} + d \ \overline{f_Y}$$

$$\overline{W_B} = 0.5 \ \overline{f_O} + \overline{f_B} + 2 \ \overline{f_Y}$$

$$\overline{W_Y} = 2 \ \overline{f_O} + 0.5 \ \overline{f_B} + \overline{f_Y}$$

$$\overline{W} = \overline{f_O} \ \overline{W_O} + \overline{f_B} \ \overline{W_B} + \overline{f_Y} \ \overline{W_Y}$$

Assim, para cada uma das estratégias I devemos ter $\overline{f_I} = 0$ ou $\overline{W_I} = \overline{W}$. Dessa maneira, obtemos diretamente os três pontos de equilíbrio triviais: (1, 0, 0), no qual $\overline{W} = 1 \overline{W_O} + 0 \overline{W_B} + 0 \overline{W_Y} = \overline{W_O}$, (0, 1, 0), no qual $\overline{W} = \overline{W_B}$, e (0, 0, 1), no qual $\overline{W} = \overline{W_Y}$.

Para haver a coexistência de apenas dois fenótipos, é necessário que os *fitnesses* de duas estratégias sejam iguais quando a proporção fenotípica da terceira estratégia for nula. Entretanto, devido à dinâmica pedra-papel-tesoura, uma das duas estratégias sempre terá vantagem contra outra e, portanto, terá um maior *fitness*.

Se $\overline{f_O} = 0$, por exemplo, teremos que $\overline{W_B} = \overline{f_B} + 2 \ \overline{f_Y} > 0.5 \ \overline{f_B} + \overline{f_Y} = \overline{W_Y}$. Analogamente, $\overline{W_O} > \overline{W_B}$ quando $\overline{f_Y} = 0$ e $\overline{W_Y} > \overline{W_O}$ quando $\overline{f_B} = 0$, ao considerarmos que v > 1 e 0 < d < 1.

Dessa forma, o único ponto de equilíbrio não trivial possível é o da coexistência dos três fenótipos, que ocorre quando $\overline{W_O} = \overline{W_B} = \overline{W_Y} = \overline{W}$. Assim, podemos reescrever o sistema para esse ponto de equilíbrio:

$$\overline{f_O} + v \ \overline{f_B} + d \ \overline{f_Y} = \overline{W}$$

$$0.5 \ \overline{f_O} + \overline{f_B} + 2 \ \overline{f_Y} = \overline{W}$$

$$2 \ \overline{f_O} + 0.5 \ \overline{f_B} + \overline{f_Y} = \overline{W}$$

De acordo com a regra de Cramer, o sistema é possível e determinado, admitindo solução única, se o determinante D da matriz de coeficientes for não nulo. Nesse caso, denominando D_{f_I} o determinante da matriz obtida substituindo, na matriz de coeficientes, a coluna referente aos coeficientes de $\overline{f_I}$ pela coluna dos termos independentes, a solução de cada variável é dada por $\overline{f_I} = \frac{D_{f_I}}{D}$. Assim,

$$D = \begin{vmatrix} 1 & v & d \\ 0.5 & 1 & 2 \\ 2 & 0.5 & 1 \end{vmatrix} = 1 + 4v + 0.25d - 1 - 2d - 0.5v$$
$$= 3.5v - 1.75d = \frac{14v - 7d}{4} = \frac{7(2v - d)}{4}$$

$$D_{f_O} = \begin{vmatrix} \overline{W} & v & d \\ \overline{W} & 1 & 2 \\ \overline{W} & 0.5 & 1 \end{vmatrix} = \overline{W}(1 + 2v + 0.5d - 1 - d - v)$$
$$= \overline{W}(v - 0.5d) = \frac{\overline{W}(2v - d)}{2}$$

$$D_{f_B} = \begin{vmatrix} 1 & \overline{W} & d \\ 0.5 & \overline{W} & 2 \\ 2 & \overline{W} & 1 \end{vmatrix} = \overline{W}(1 + 4 + 0.5d - 2 - 2d - 0.5)$$
$$= \overline{W}(2.5 - 1.5d) = \frac{\overline{W}(5 - 3d)}{2}$$

$$D_{f_Y} = \begin{vmatrix} 1 & v & \overline{W} \\ 0.5 & 1 & \overline{W} \\ 2 & 0.5 & \overline{W} \end{vmatrix} = \overline{W}(1 + 2v + 0.25 - 2 - 0.5v - 0.5)$$
$$= \overline{W}(1.5v - 1.25) = \frac{\overline{W}(6v - 5)}{4}$$

Como $D = \frac{7(2v-d)}{4}$ e sabemos que v > d, o determinante D é sempre diferente de 0 e o sistema possui solução única. Assim, podemos obter expressões para $\overline{f_O}, \overline{f_B}$ e $\overline{f_Y}$:

$$\overline{f_O} = \frac{D_{f_O}}{D} = \frac{\overline{W(2v-d)}}{\frac{2}{7(2v-d)}} = \frac{\overline{W}(2v-d)}{2} \frac{4}{7(2v-d)} = \frac{2\overline{W}}{7}$$

$$\overline{f_B} = \frac{D_{f_B}}{D} = \frac{\overline{W(5-3d)}}{\frac{2}{7(2v-d)}} = \frac{\overline{W}(5-3d)}{2} \frac{4}{7(2v-d)} = \frac{\overline{W}(10-6d)}{7(2v-d)}$$

$$\overline{f_Y} = \frac{D_{f_Y}}{D} = \frac{\overline{W(6v-5)}}{\frac{4}{7(2v-d)}} = \frac{\overline{W}(6v-5)}{4} \frac{4}{7(2v-d)} = \frac{\overline{W}(6v-5)}{7(2v-d)}$$

Partindo da relação $\overline{f_O} + \overline{f_B} + \overline{f_Y} = 1$, pode-se encontrar o valor de \overline{W} .

$$\overline{f_O} + \overline{f_B} + \overline{f_Y} = 1$$

$$\frac{2\overline{W}}{7} + \frac{\overline{W}(10 - 6d)}{7(2v - d)} + \frac{\overline{W}(6v - 5)}{7(2v - d)} = 1$$

$$\frac{2\overline{W}(2v - d) + \overline{W}(10 - 6d) + \overline{W}(6v - 5)}{7(2v - d)} = 1$$

$$\overline{W}$$

$$\overline{7(2v - d)} (4v - 2d + 10 - 6d + 6v - 5) = 1$$

$$\overline{W}$$

$$\overline{7(2v - d)} (10v - 8d + 5) = 1$$

$$\overline{W} = \frac{7(2v - d)}{10v - 8d + 5}$$

Finalmente, podemos obter uma expressão para cada uma das variáveis apenas em função de $v \in d$, encontrando assim o ponto de equilíbrio de coexistência das três estratégias.

$$\overline{f_O} = \frac{2\overline{W}}{7} = \frac{2\frac{7(2v-d)}{10v-8d+5}}{7} = \frac{4v-2d}{10v-8d+5}$$

$$\overline{f_B} = \frac{\overline{W}(10-6d)}{7(2v-d)} = \frac{\frac{7(2v-d)}{10v-8d+5}(10-6d)}{7(2v-d)} = \frac{10-6d}{10v-8d+5}$$

$$\overline{f_Y} = \frac{\overline{W}(6v-5)}{7(2v-d)} = \frac{\frac{7(2v-d)}{10v-8d+5}(6v-5)}{7(2v-d)} = \frac{6v-5}{10v-8d+5}$$

Para as estratégias focais $B \in Y$, os resultados obtidos são completamente análogos. Reescrevendo ambos os sistemas de equações de forma conveniente, seguindo a Tabela 8, obtemos os sistemas com estratégias focais $B \in Y$ apresentados, respectivamente, nas Equações (A.1) e (A.2).

$$\overline{f_B} + v \ \overline{f_Y} + d \ \overline{f_O} = \overline{W_B}$$

$$0.5 \ \overline{f_B} + \overline{f_Y} + 2 \ \overline{f_O} = \overline{W_Y}$$

$$2 \ \overline{f_B} + 0.5 \ \overline{f_Y} + \overline{f_O} = \overline{W_O}$$
(A.1)

$$\overline{f_Y} + v \ \overline{f_O} + d \ \overline{f_B} = \overline{W_Y}$$

$$0.5 \ \overline{f_Y} + \overline{f_O} + 2 \ \overline{f_B} = \overline{W_O}$$

$$2 \ \overline{f_Y} + 0.5 \ \overline{f_O} + \overline{f_B} = \overline{W_B}$$
(A.2)

Esses sistemas são equivalentes ao sistema resolvido, portanto as soluções para o equilíbrio de coexistência com estratégias focais $B \in Y$ são apresentadas, respectivamente nas Equações (A.3) e (A.4).

$$\overline{f_B} = \frac{4v - 2d}{10v - 8d + 5}, \qquad \overline{f_Y} = \frac{10 - 6d}{10v - 8d + 5}, \qquad \overline{f_O} = \frac{6v - 5}{10v - 8d + 5}.$$
(A.3)
$$\overline{f_V} = \frac{4v - 2d}{10v - 6d}, \qquad \overline{f_O} = \frac{6v - 5}{10v - 8d + 5}.$$
(A.3)

$$\overline{f_Y} = \frac{4v - 2d}{10v - 8d + 5}, \qquad \overline{f_O} = \frac{10 - 6d}{10v - 8d + 5}, \qquad \overline{f_B} = \frac{6v - 5}{10v - 8d + 5}.$$
 (A.4)

A.2 Estabilidade dos equilíbrios com estratégia focal

Da mesma forma como foi feito no Apêndice A.1, os cálculos serão realizados considerando a estratégia focal O e os resultados são análogos para as outras duas estratégias focais. Os *fitnesses* do sistema original são descritos pelas seguintes equações:

$$W_{O,t} = f_{O,t} + v f_{B,t} + df_{Y,t}$$

$$W_{B,t} = 0.5 f_{O,t} + f_{B,t} + 2f_{Y,t}$$

$$W_{Y,t} = 2f_{O,t} + 0.5 f_{B,t} + f_{Y,t}$$

Para simplificar a resolução, realiza-se a substituição $f_{Y,t} = 1 - f_{O,t} - f_{B,t}$:

$$W_{O,t} = f_{O,t} + v f_{B,t} + d(1 - f_{O,t} - f_{B,t}) = d + (1 - d) f_{O,t} + (v - d) f_{B,t}$$

$$W_{B,t} = 0.5 f_{O,t} + f_{B,t} + 2(1 - f_{O,t} - f_{B,t}) = 2 - 1.5 f_{O,t} - f_{B,t}$$

$$W_{Y,t} = 2 f_{O,t} + 0.5 f_{B,t} + (1 - f_{O,t} - f_{B,t}) = 1 + f_{O,t} - 0.5 f_{B,t}$$

Finalmente, podemos calcular o *fitness* médio sem que ele dependa diretamente de $f_{Y,t}$:

$$\begin{split} W_t &= W_{O,t} f_{O,t} + W_{B,t} f_{B,t} + W_{Y,t} f_{Y,t} \\ &= W_{O,t} f_{O,t} + W_{B,t} f_{B,t} + W_{Y,t} (1 - f_{O,t} - f_{B,t}) \\ &= (d + (1 - d) f_{O,t} + (v - d) f_{B,t}) f_{O,t} + (2 - 1.5 f_{O,t} - f_{B,t}) f_{B,t} \\ &+ (1 + f_{O,t} - 0.5 f_{B,t}) (1 - f_{O,t} - f_{B,t}) \\ &= df_{O,t} + (1 - d) (f_{O,t})^2 + (v - d) f_{O,t} f_{B,t} + 2 f_{B,t} - 1.5 f_{O,t} f_{B,t} - (f_{B,t})^2 \\ &+ 1 - f_{O,t} - f_{B,t} + f_{O,t} - (f_{O,t})^2 - f_{O,t} f_{B,t} - 0.5 f_{B,t} + 0.5 f_{O,t} f_{B,t} + 0.5 (f_{B,t})^2 \\ &= 1 + df_{O,t} + 0.5 f_{B,t} + (v - d - 2) f_{O,t} f_{B,t} - d(f_{O,t})^2 - 0.5 (f_{B,t})^2 \end{split}$$

Antes de determinar a matriz Jacobiana, serão calculadas as derivadas parciais de $W_{O,t}$, $W_{B,t}$ e W_t em relação a $f_{O,t}$ e $f_{B,t}$.

$$\begin{aligned} \frac{\partial W_{O,t}}{\partial f_{O,t}} &= 1 - d, \qquad \frac{\partial W_{O,t}}{\partial f_{B,t}} = v - d, \\ \frac{\partial W_{B,t}}{\partial f_{O,t}} &= -1.5, \qquad \frac{\partial W_{B,t}}{\partial f_{B,t}} = -1, \\ \frac{\partial W_t}{\partial f_{O,t}} &= d + (v - d - 2)f_{B,t} - 2df_{O,t}, \qquad \frac{\partial W_t}{\partial f_{B,t}} = 0.5 + (v - d - 2)f_{O,t} - f_{B,t} \end{aligned}$$

Para o sistema simplificado, com apenas duas equações e as variáveis $f_{O,t}$ e $f_{B,t}$, a matriz Jacobiana é definida da seguinte forma:

$$J = \begin{pmatrix} \frac{\partial f_{O,t+1}}{\partial f_{O,t}} & \frac{\partial f_{O,t+1}}{\partial f_{B,t}} \\ \frac{\partial f_{B,t+1}}{\partial f_{O,t}} & \frac{\partial f_{B,t+1}}{\partial f_{B,t}} \end{pmatrix}$$

Assim, cada um dos termos será analisado separadamente por meio da substituição das expressões de $f_{O,t+1}$, $f_{B,t+1}$ e as derivadas parciais calculadas anteriormente. Serão utilizadas as regras do produto e do quociente na derivação, quando necessário, e a forma final ainda poderá apresentar as expressões $W_{O,t}$, $W_{B,t}$ e W_t , que serão substituídas na análise de cada ponto de equilíbrio.

$$\begin{aligned} \frac{\partial f_{O,t+1}}{\partial f_{O,t}} &= \frac{\partial \left(f_{O,t} \frac{W_{O,t}}{W_t}\right)}{\partial f_{O,t}} \\ &= \frac{\partial f_{O,t}}{\partial f_{O,t}} \frac{W_{O,t}}{W_t} + f_{O,t} \frac{\partial \left(\frac{W_{O,t}}{W_t}\right)}{\partial f_{O,t}} \\ &= \frac{W_{O,t}}{W_t} + f_{O,t} \frac{\frac{\partial W_{O,t}}{\partial f_{O,t}} W_t - W_{O,t}}{(W_t)^2} \frac{\partial W_t}{\partial f_{O,t}} \\ &= \frac{W_{O,t}}{W_t} + f_{O,t} \frac{(1-d)W_t - (d+(v-d-2)f_{B,t} - 2df_{O,t})W_{O,t}}{(W_t)^2} \end{aligned}$$

$$\frac{\partial f_{O,t+1}}{\partial f_{B,t}} = \frac{\partial \left(f_{O,t} \frac{W_{O,t}}{W_t}\right)}{\partial f_{B,t}}$$

$$= \frac{\partial f_{O,t}}{\partial f_{B,t}} \frac{W_{O,t}}{W_t} + f_{O,t} \frac{\partial \left(\frac{W_{O,t}}{W_t}\right)}{\partial f_{B,t}}$$

$$= 0 + f_{O,t} \frac{\frac{\partial W_{O,t}}{\partial f_{B,t}} W_t - W_{O,t} \frac{\partial W_t}{\partial f_{B,t}}}{(W_t)^2}$$

$$= f_{O,t} \frac{(v-d)W_t - (0.5 + (v-d-2)f_{O,t} - f_{B,t})W_{O,t}}{(W_t)^2}$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial f_{B,t+1}}{\partial f_{O,t}} &= \frac{\partial \left(f_{B,t} \frac{W_{B,t}}{W_t}\right)}{\partial f_{O,t}} \\ &= \frac{\partial f_{B,t}}{\partial f_{O,t}} \frac{W_{B,t}}{W_t} + f_{B,t} \frac{\partial \left(\frac{W_{B,t}}{W_t}\right)}{\partial f_{O,t}} \\ &= 0 + f_{B,t} \frac{\frac{\partial W_{B,t}}{\partial f_{O,t}} W_t - W_{B,t} \frac{\partial W_t}{\partial f_{O,t}}}{(W_t)^2} \\ &= f_{B,t} \frac{-1.5W_t - (d + (v - d - 2)f_{B,t} - 2df_{O,t})W_{B,t}}{(W_t)^2} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial f_{B,t+1}}{\partial f_{B,t}} &= \frac{\partial \left(f_{B,t} \frac{W_{B,t}}{W_t} \right)}{\partial f_{B,t}} \\ &= \frac{\partial f_{B,t}}{\partial f_{B,t}} \frac{W_{B,t}}{W_t} + f_{B,t} \frac{\partial \left(\frac{W_{O,t}}{W_t} \right)}{\partial f_{B,t}} \\ &= \frac{W_{B,t}}{W_t} + f_{B,t} \frac{\frac{\partial W_{B,t}}{\partial f_{B,t}} W_t - W_{B,t}}{(W_t)^2} \frac{\partial W_t}{\partial f_{B,t}} \\ &= \frac{W_{B,t}}{W_t} + f_{B,t} \frac{-W_t - (0.5 + (v - d - 2)f_{O,t} - f_{B,t})W_{B,t}}{(W_t)^2} \end{aligned}$$

Ao avaliar a matriz Jacobiana em um ponto de equilíbrio $(\overline{f_O}, \overline{f_B})$, no qual os *fitnesses* do fenótipo laranja, azul e o médio são dados por $\overline{W_O}$, $\overline{W_B}$ e \overline{W} , temos as seguintes expressões para cada um dos seus elementos:

$$J_{1,1}(\overline{f_O}, \overline{f_B}) = \frac{\overline{W_O}}{\overline{W}} + \overline{f_O} \frac{(1-d)\overline{W} - (d+(v-d-2)\overline{f_B} - 2d \overline{f_O})\overline{W_O}}{(\overline{W})^2}$$

$$J_{1,2}(\overline{f_O}, \overline{f_B}) = \overline{f_O} \frac{(v-d)\overline{W} - (0.5 + (v-d-2)\overline{f_O} - \overline{f_B})\overline{W_O}}{(\overline{W})^2}$$

$$J_{2,1}(\overline{f_O}, \overline{f_B}) = \overline{f_B} \frac{-1.5\overline{W} - (d+(v-d-2)\overline{f_B} - 2d \overline{f_O})\overline{W_B}}{(\overline{W})^2}$$

$$J_{2,2}(\overline{f_O}, \overline{f_B}) = \frac{\overline{W_B}}{\overline{W}} + \overline{f_B} \frac{-\overline{W} - (0.5 + (v-d-2)\overline{f_O} - \overline{f_B})\overline{W_B}}{(\overline{W})^2}$$

Agora, analisaremos os 4 possíveis pontos de equilíbrio, que se referem a sobrevivência de apenas um morfo ou a coexistência dos três fenótipos. Em cada caso, o ponto $(\overline{f_O}, \overline{f_B})$ é estável se todos os autovalores de $J(\overline{f_O}, \overline{f_B})$ possuírem módulo menor do que 1, o que é equivalente à Equação (A.5).

$$|tr(J(\overline{f_O}, \overline{f_B}))| < det(J(\overline{f_O}, \overline{f_B})) + 1 < 2$$
(A.5)

• **Ponto** (1,0) - somente o fenótipo laranja

Para esse ponto de equilíbrio, temos as seguintes proporções fenotípicas e *fitnesses*:

$$\overline{f_O} = 1, \quad \overline{f_B} = 0.$$

$$\overline{W_O} = d + (1-d)\overline{f_O} + (v-d)\overline{f_B} = d + (1-d) + 0 = 1$$

$$\overline{W_B} = 2 - 1.5\overline{f_O} - \overline{f_B} = 2 - 1.5 - 0 = 0.5$$

$$\overline{W} = 1 + d\overline{f_O} + 0.5\overline{f_B} + (v-d-2)\overline{f_O} \ \overline{f_B} - d(\overline{f_O})^2 - 0.5(\overline{f_B})^2$$

$$= 1 + d + 0 + 0 - d - 0 = 1$$

Dessa forma, a Jacobiana é

$$J(1,0) = \begin{pmatrix} 2 & 1.5 \\ 0 & 0.5 \end{pmatrix}$$

Em uma matriz triangular, o determinante é obtido calculando o produto dos elementos da diagonal principal. Assim, o polinômio característico dessa matriz será

$$\det\left(\begin{pmatrix}2 & 1.5\\0 & 0.5\end{pmatrix} - \begin{pmatrix}\lambda & 0\\0 & \lambda\end{pmatrix}\right) = \det\begin{pmatrix}2-\lambda & 1.5\\0 & 0.5-\lambda\end{pmatrix} = (2-\lambda)(0.5-\lambda)$$

As raízes desse polinômio característico, que correspondem aos autovalores, são $\lambda_1 = 2 \text{ e } \lambda_2 = 0.5$. De forma geral, para qualquer matriz triangular, os elementos da diagonal principal são os autovalores dessa matriz. Como temos $\lambda_1 > 1$, esse ponto de equilíbrio nunca é estável.

• Ponto (0,1) - somente o fenótipo azul

Para esse ponto de equilíbrio, temos as seguintes proporções fenotípicas e fitnesses:

$$\overline{f_O} = 0, \quad \overline{f_B} = 1.$$

$$\overline{W_O} = d + (1-d)\overline{f_O} + (v-d)\overline{f_B} = d + 0 + v - d = v$$

$$\overline{W_B} = 2 - 1.5\overline{f_O} - \overline{f_B} = 2 - 0 - 1 = 1$$

$$\overline{W} = 1 + d\overline{f_O} + 0.5\overline{f_B} + (v - d - 2)\overline{f_O} \ \overline{f_B} - d(\overline{f_O})^2 - 0.5(\overline{f_B})^2$$

$$= 1 + 0 + 0.5 + 0 - 0 - 0.5 = 1$$

Dessa forma, a Jacobiana é

$$J(0,1) = \begin{pmatrix} v & 0\\ 0.5 - v & 0.5 \end{pmatrix}$$

De forma semelhante, como temos uma matriz triangular, os autovalores são $\lambda_1 = v$ e $\lambda_2 = 0.5$. Como definimos v > 1, segue que $\lambda_1 > 1$ e esse ponto de equilíbrio nunca é estável com as condições impostas.

• **Ponto** (0,0) - somente o fenótipo amarelo

Para esse ponto de equilíbrio, temos as seguintes proporções fenotípicas e *fitnesses*:

$$\overline{f_O} = 0, \quad \overline{f_B} = 0.$$

$$\overline{W_O} = d + (1-d)\overline{f_O} + (v-d)\overline{f_B} = d$$

$$\overline{W_B} = 2 - 1.5\overline{f_O} - \overline{f_B} = 2$$

$$\overline{W} = 1 + d\overline{f_O} + 0.5\overline{f_B} + (v-d-2)\overline{f_O} \ \overline{f_B} - d(\overline{f_O})^2 - 0.5(\overline{f_B})^2 = 1$$

Dessa forma, a Jacobiana é

$$J(0,0) = \begin{pmatrix} d & 0\\ 0 & 2 \end{pmatrix}$$

Os autovalores dessa matriz triangular são $\lambda_1 = d \in \lambda_2 = 2$. Como $\lambda_2 > 1$, segue que esse ponto de equilíbrio nunca é estável.

• Ponto $\left(\frac{4v-2d}{10v-8d+5}, \frac{10-6d}{10v-8d+5}\right)$ - coexistência dos três morfos

Para esse ponto de equilíbrio, as proporções fenotípicas e *fitnesses* foram calculados no Apêndice A.1 e são definidos por:

$$\overline{f_O} = \frac{4v - 2d}{10v - 8d + 5}, \quad \overline{f_B} = \frac{10 - 6d}{10v - 8d + 5}$$

$$\overline{W_O} = \overline{W_B} = \overline{W} = \frac{7(2v - d)}{10v - 8d + 5}$$

O fato de que todos os *fitnesses* são iguais resulta em várias simplificações no cálculo da Jacobiana, uma vez que todos os termos dos numeradores estão sendo multiplicados por $\overline{W_O}$, $\overline{W_B}$ ou \overline{W} e podem ser simplificados com o \overline{W} do denominador.

$$J_{1,1}(\overline{f_O}, \overline{f_B}) = 1 + \overline{f_O} \frac{1 - d - (d + (v - d - 2)\overline{f_B} - 2d \overline{f_O})}{\overline{W}}$$
$$= 1 + \overline{f_O} \frac{1 - 2d + 2d \overline{f_O} - (v - d - 2)\overline{f_B}}{\overline{W}}$$

$$J_{1,2}(\overline{f_O}, \overline{f_B}) = \overline{f_O} \frac{v - d - (0.5 + (v - d - 2)\overline{f_O} - \overline{f_B})}{\overline{W}}$$
$$= \overline{f_O} \frac{v - d - 0.5 + \overline{f_B} - (v - d - 2)\overline{f_O}}{\overline{W}}$$

$$J_{2,1}(\overline{f_O}, \overline{f_B}) = \overline{f_B} \frac{-1.5 - (d + (v - d - 2)\overline{f_B} - 2d \overline{f_O})}{\overline{W}}$$
$$= \overline{f_B} \frac{-1.5 - d + 2d\overline{f_O} - (v - d - 2)\overline{f_B}}{\overline{W}}$$

$$J_{2,2}(\overline{f_O}, \overline{f_B}) = 1 + \overline{f_B} \frac{-1 - (0.5 + (v - d - 2)\overline{f_O} - \overline{f_B})}{\overline{W}}$$
$$= 1 + \overline{f_B} \frac{-1.5 + \overline{f_B} - (v - d - 2)\overline{f_O}}{\overline{W}}$$
Assim, vamos calcular o traço da matriz Jacobiana:

$$\begin{aligned} tr(J(\overline{f_O}, \overline{f_B})) &= 1 + \overline{f_O} \ \frac{1 - 2d + 2d \ \overline{f_O} - (v - d - 2) \overline{f_B}}{\overline{W}} \\ &+ 1 + \overline{f_B} \ \frac{-1.5 + \overline{f_B} - (v - d - 2) \overline{f_O}}{\overline{W}} \\ &= 2 + \frac{\overline{f_O} - 2d \ \overline{f_O} + 2d (\overline{f_O})^2 - 2(v - d - 2) \overline{f_O} \ \overline{f_B} - 1.5 \overline{f_B} + (\overline{f_B})^2}{\overline{W}} \\ &= \frac{2\overline{W} + \overline{f_O} - 2d \ \overline{f_O} - 1.5 \overline{f_B} - 2(v - d - 2) \overline{f_O} \ \overline{f_B} + 2d (\overline{f_O})^2 + (\overline{f_B})^2}{\overline{W}} \\ &= \frac{2 + 2d \ \overline{f_O} + \overline{f_B} + 2(v - d - 2) \overline{f_O} \ \overline{f_B} - 2d (\overline{f_O})^2 - (\overline{f_B})^2}{\overline{W}} \\ &+ \frac{\overline{f_O} - 2d \overline{f_O} - 1.5 \overline{f_B} - 2(v - d - 2) \overline{f_O} \ \overline{f_B} + 2d (\overline{f_O})^2 + (\overline{f_B})^2}{\overline{W}} \\ &= \frac{2 + \overline{f_O} - 2d \overline{f_O} - 1.5 \overline{f_B} - 2(v - d - 2) \overline{f_O} \ \overline{f_B} + 2d (\overline{f_O})^2 + (\overline{f_B})^2}{\overline{W}} \\ &= \frac{2 + \overline{f_O} - 0.5 \overline{f_B}}{\overline{W}} \\ &= \frac{2 + \overline{f_O} - 0.5 \overline{f_B}}{\overline{W}} \\ &= \frac{2 + \frac{4v - 2d}{10v - 8d + 5} - 0.5 \ \frac{10 - 6d}{10v - 8d + 5}}{\frac{7(2v - d)}{10v - 8d + 5}} \\ &= \frac{20v - 16d + 10 + 4v - 2d - 5 + 3d}{10v - 8d + 5} \ \frac{10v - 8d + 5}{7(2v - d)} \\ &= \frac{24v - 15d + 5}{7(2v - d)} \end{aligned}$$

De forma semelhante, podemos substituir as expressões de $\overline{f_O}$, $\overline{f_B}$ e \overline{W} para calcular o determinante da Jacobiana avaliada nesse ponto. Assim,

$$det(J(\overline{f_O}, \overline{f_B})) = \frac{100v - 41d - 18vd + 10}{49(2v - d)}$$

Os cálculos do determinante foram omitidos por serem muito extensos, mas o resultado obtido pode ser confirmado por meio do algoritmo elaborado no MATLAB[®] apresentado no Código-fonte 1, que também pode ser utilizado para calcular a matriz Jacobiana, além de seu traço, determinante e autovalores, avaliada nos outros três pontos de equilíbrio apenas alterando as proporções fenotípicas representadas no código por "fo" e "fb".

Código-fonte 1 – Código do MATLAB® para cálculo da estabilidade do modelo fenotípico com estratégia focal ${\cal O}$

```
1 % Calcula o determinante, o traco e os autovalores da
      matriz Jacobiana do modelo fenotipico com estrategia
      focal O para qualquer ponto de equilibrio
2
  syms v d fo fb W Wo Wb Wy;
3
4
5
   eq = [fo*Wo/W; fb*Wb/W]; % define o sistema de equacoes
6
  Wo = fo+v*fb+d*(1-fo-fb); % define os fitnesses de acordo
7
       com a matriz de recompensas escolhida
  Wb = 0.5*fo+fb+2*(1-fo-fb);
8
  Wy = 2*fo+0.5*fb+1*(1-fo-fb);
9
  W = fo * Wo + fb * Wb + (1 - fo - fb) * Wy;
10
11
12
   eq = subs(eq); % substitui os fitnesses no sistema
13
14
   J = jacobian(eq, [fo fb]); % monta a matriz Jacobiana
15
16 fo = (4*v-2*d)/(10*v-8*d+5); % proporcoes fenotipicas do
      ponto de equilibrio
   fb = (10-6*d)/(10*v-8*d+5);
17
18
  J1 = simplify(subs(J)) % substitui o ponto de equilibrio
19
      e simplifica a expressao
20
21
   Det = simplify(det(J1)) % calcula o determinante da
      Jacobiana no ponto de equilibrio
22
   Tr = simplify(trace(J1)) % calcula o traco
  val = eig(J1) % calcula os autovalores
23
```

As expressões dos autovalores para esse ponto de equilíbrio não são simples. Assim, para calcular o módulo do traço da Jacobiana avaliada no ponto de equilíbrio, notamos que 2v - d > 0 e que 24v - 15d + 5 > 0, uma vez que v > d > 0. Desse modo, vamos calcular a primeira desigualdade da relação $|tr(J(\overline{f_O}, \overline{f_B}))| < det(J(\overline{f_O}, \overline{f_B})) + 1 < 2$:

$$\begin{aligned} |tr(J(\overline{f_O},\overline{f_B}))| &< det(J(\overline{f_O},\overline{f_B})) + 1 \\ \frac{24v - 15d + 5}{7(2v - d)} &< \frac{100v - 41d - 18vd + 10}{49(2v - d)} + 1 \\ \frac{24v - 15d + 5}{7(2v - d)} &< \frac{198v - 90d - 18vd + 10}{49(2v - d)} \\ \frac{49(2v - d)}{7(2v - d)}(24v - 15d + 5) &< 198v - 90d - 18vd + 10 \\ 7(24v - 15d + 5) - 198v + 90d + 18vd - 10 &< 0 \\ 18vd - 30v - 15d + 25 &< 0 \\ 6v(3d - 5) - 5(3d - 5) &< 0 \\ (6v - 5)(3d - 5) &< 0 \end{aligned}$$

Como v > 1, temos que 6v - 5 é sempre positivo. Por outro lado, 0 < d < 1 faz com que tenhamos 3d < 3 e, portanto, 3d - 5 < 0. Dessa maneira, sempre teremos o produto de (6v - 5) > 0 por (3d - 5) < 0, que resulta em um número negativo, portanto essa condição é sempre válida.

Por outro lado, calculemos agora $det(J(\overline{f_O}, \overline{f_B})) + 1 < 2$:

$$det(J(\overline{f_O}, \overline{f_B})) + 1 < 2$$

$$\frac{100v - 41d - 18vd + 10}{49(2v - d)} < 1$$

$$100v - 41d - 18vd + 10 < 49(2v - d)$$

$$100v - 41d - 18vd + 10 - 98v + 49d < 0$$

$$-18vd + 2v + 8d + 10 < 0$$

$$8d - 18vd < -10 - 2v$$

$$d(8 - 18v) < -2(v + 5)$$

$$d > \frac{-2(v + 5)}{8 - 18v}$$

$$d > \frac{v + 5}{9v - 4}$$

Nota-se que houve uma inversão no sinal após a divisão por 8-18v, pois esse número é negativo. Desse modo, como a outra relação é válida sempre, concluímos que a condição para que o ponto de coexistência dos três morfos seja estável é $d > \frac{v+5}{9v-4}$.

A.3 Pontos de equilíbrio com estratégia de cooperação

De forma semelhante ao que foi realizado para a estratégia focal O, devemos ter $\overline{f_I} = 0$ ou $\overline{W_I} = \overline{W}$ para cada uma das estratégias $I \in \{O, B, Y\}$. Além disso, os fitnesses de cada fenótipo e o *fitness* médio com estratégia de cooperação são dados por:

$$\overline{W_O} = d \overline{f_O} + 2 \overline{f_B} + 0 \overline{f_Y}$$

$$\overline{W_B} = 0.5 \overline{f_O} + v \overline{f_B} + 2 \overline{f_Y}$$

$$\overline{W_Y} = 2 \overline{f_O} + 0.5 \overline{f_B} + \overline{f_Y}$$

$$\overline{W} = \overline{f_O} \overline{W_O} + \overline{f_B} \overline{W_B} + \overline{f_Y} \overline{W_Y}$$

Novamente, temos os três pontos de equilíbrio triviais nos quais resta apenas um fenótipo: (1, 0, 0), (0, 1, 0) e (0, 0, 1). Nesse caso, porém, é possível a coexistência de apenas dois morfos. Enquanto $\overline{f_O} = 0$ leva a $\overline{W_B} = v \overline{f_B} + 2 \overline{f_Y} > 0.5 \overline{f_B} + \overline{f_Y} = \overline{W_Y}$ e $\overline{f_B} = 0$ leva a $\overline{W_Y} = 2 \overline{f_O} + \overline{f_Y} > d \overline{f_O} = \overline{W_O}$, algo inédito ocorre quando $\overline{f_Y} = 0$. Para $0.5 \leq d \leq 1$, de fato temos $\overline{W_O} = d \overline{f_O} + 2 \overline{f_B} > 0.5 \overline{f_O} + v \overline{f_B} = \overline{W_B}$, uma vez que $1 \leq v < 2$, mas o mesmo não ocorre necessariamente quando 0 < d < 0.5.

Dessa forma, a coexistência dos morfos laranja e azul é possível sempre que 0 < d < 0.5, como será analisado por meio da regra de Cramer. Para esse ponto de equilíbrio, no qual $\overline{f_Y} = 0$, temos o seguinte sistema de equações e determinantes:

$$d f_{O} + 2 f_{B} = W$$

$$0.5 \overline{f_{O}} + v \overline{f_{B}} = \overline{W}$$

$$D = \begin{vmatrix} d & 2 \\ 0.5 & v \end{vmatrix} = vd - 1$$

$$D_{f_{O}} = \begin{vmatrix} \overline{W} & 2 \\ \overline{W} & v \end{vmatrix} = \overline{W}(v - 2)$$

$$D_{f_{B}} = \begin{vmatrix} d & \overline{W} \\ 0.5 & \overline{W} \end{vmatrix} = \overline{W}(d - 0.5) = \frac{\overline{W}(2d - 1)}{2}$$

Considerando que $D\neq 0,$ como será confirmado sob as restrições $1\leqslant v<2$ e0< d<0.5,as soluções são definidas por:

$$\overline{f_O} = \frac{D_{f_O}}{D} = \frac{W(v-2)}{vd-1}$$
$$\overline{f_B} = \frac{D_{f_B}}{D} = \frac{\overline{W}(2d-1)}{vd-1} = \frac{\overline{W}(2d-1)}{2(vd-1)}$$

Para encontrar o valor de \overline{W} , podemos utilizar a relação $\overline{f_O} + \overline{f_B} + \overline{f_Y} = 1$.

$$\frac{\overline{W}(v-2)}{vd-1} + \frac{\overline{W}(2d-1)}{2(vd-1)} + 0 = 1$$

$$\frac{\overline{W}}{2(vd-1)}(2v-4+2d-1) = 1$$

$$\frac{\overline{W}}{2(vd-1)}(2v+2d-5) = 1$$

$$\overline{W} = \frac{2(vd-1)}{2v+2d-5}$$

Por fim, os valores de $\overline{f_O}$ e $\overline{f_B}$ são

$$\overline{f_O} = \frac{\frac{2(vd-1)}{2v+2d-5}(v-2)}{vd-1} = \frac{2v-4}{2v+2d-5}$$
$$\overline{f_B} = \frac{\frac{2(vd-1)}{2v+2d-5}(2d-1)}{2(vd-1)} = \frac{2d-1}{2v+2d-5}$$

Como v < 2, temos que 2v - 4 < 0, ou seja, o numerador de $\overline{f_O}$ é negativo. Portanto, para que essa proporção fenotípica tenha sentido biológico, é necessário que o denominador também seja negativo, afim de que tenhamos $\overline{f_O} > 0$. Desse modo, temos a restrição 2v + 2d - 5 < 0. A partir dela, notamos que o denominador de $\overline{f_B}$ também será negativo e, portanto, o numerador também deverá ser. Assim, temos também a restrição 2d - 1 < 0, que implica em d < 0.5, como comentado anteriormente.

Notamos ainda que, quando 0 < d < 0.5 e $1 \le v < 2$, a expressão 2v + 2d - 5 é sempre negativa, uma vez que 2v < 4 e 2d < 1, portanto 2v + 2d < 4 + 1 = 5. Além disso, multiplicando essas restrições de v e d, obtemos também que $vd < 2 \cdot 0.5 = 1$, portanto vd < 1 e o determinante D da matriz de coeficientes nunca é igual a 0, confirmando que esse sistema é possível e determinado. Concluindo a análise desse ponto de equilíbrio, podemos alterar o sinal do numerador e do denominador para que ambos sejam positivos, resultando nas proporções fenotípicas do equilíbrio apresentadas na Equação (A.6).

$$\overline{f_O} = \frac{4 - 2v}{5 - 2v - 2d}, \qquad \overline{f_B} = \frac{1 - 2d}{5 - 2v - 2d}, \qquad \overline{f_Y} = 0.$$
 (A.6)

Por fim, temos também o ponto de equilíbrio da coexistência dos três morfos, no qual podemos reescrever o sistema ao considerar que $\overline{W_O} = \overline{W_B} = \overline{W_Y} = \overline{W}$.

$$d \overline{f_O} + 2 \overline{f_B} + 0 \overline{f_Y} = \overline{W}$$

$$0.5 \overline{f_O} + v \overline{f_B} + 2 \overline{f_Y} = \overline{W}$$

$$2 \overline{f_O} + 0.5 \overline{f_B} + \overline{f_Y} = \overline{W}$$

Esse sistema também pode ser resolvido utilizando a regra de Cramer.

$$D = \begin{vmatrix} d & 2 & 0 \\ 0.5 & v & 2 \\ 2 & 0.5 & 1 \\ = vd - d + 7 \end{vmatrix} = vd + 8 + 0 - d - 0 - 1$$
$$= vd - d + 7$$
$$D_{f_0} = \begin{vmatrix} \overline{W} & 2 & 0 \\ \overline{W} & v & 2 \\ \overline{W} & 0.5 & 1 \\ = \overline{W}(v + 1) \end{vmatrix}$$
$$D_{f_B} = \begin{vmatrix} d & \overline{W} & 0 \\ 0.5 & \overline{W} & 2 \\ 2 & \overline{W} & 1 \end{vmatrix} = \overline{W}(d + 4 + 0 - 2d - 0 - 0.5)$$
$$= \overline{W}(3.5 - d) = \frac{\overline{W}(7 - 2d)}{2}$$

$$D_{f_Y} = \begin{vmatrix} d & 2 & W \\ 0.5 & v & \overline{W} \\ 2 & 0.5 & \overline{W} \end{vmatrix} = \overline{W}(vd + 4 + 0.25 - 1 - 2v - 0.5d)$$
$$= \overline{W}(vd - 2v - 0.5d + 3.25) = \frac{\overline{W}(4vd - 8v - 2d + 13)}{4}$$

Como D = vd - d + 7, é necessário mostrar que $vd - d + 7 \neq 0$ para que o sistema admita solução única. Assim, nota-se que $vd - d + 7 = d(v - 1) + 7 \ge 7$, uma vez que $d(v - 1) \ge 0$ já que d > 0 e $v \ge 1$. Como 7 > 0, segue que vd - d + 7 é sempre positivo para $1 \le v < 2$, ou seja, o determinante D nunca é igual a 0 e o sistema é possível e determinado.

Dessa maneira, podemos utilizar os determinantes calculados para obter as proporções fenotípicas.

$$\overline{f_O} = \frac{D_{f_O}}{D} = \frac{W(v+1)}{vd-d+7}$$
$$\overline{f_B} = \frac{D_{f_B}}{D} = \frac{\frac{\overline{W}(7-2d)}{2}}{vd-d+7} = \frac{\overline{W}(7-2d)}{2(vd-d+7)}$$
$$\overline{f_Y} = \frac{D_{f_Y}}{D} = \frac{\frac{\overline{W}(4vd-8v-2d+13)}{4}}{vd-d+7} = \frac{\overline{W}(4vd-8v-2d+13)}{4(vd-d+7)}$$

O fitness médio é encontrado por meio da relação $\overline{f_O} + \overline{f_B} + \overline{f_Y} = 1;$

$$\overline{f_O} + \overline{f_B} + \overline{f_Y} = 1$$

$$\frac{4\overline{W}(v+1) + 2\overline{W}(7-2d) + \overline{W}(4vd - 8v - 2d + 13)}{4(vd - d + 7)} = 1$$

$$\overline{W}$$

$$\frac{\overline{W}}{4(vd - d + 7)}(4v + 4 + 14 - 4d + 4vd - 8v - 2d + 13) = 1$$

$$\overline{W}$$

$$\frac{\overline{W}}{4(vd - d + 7)}(4vd - 4v - 6d + 31) = 1$$

$$\overline{W} = \frac{4(vd - d + 7)}{4vd - 4v - 6d + 31}$$

Enfim, as proporções fenotípicas do ponto de equilíbrio de coexistência dos três morfos são encontradas substituindo o valor de \overline{W} nas expressões de $\overline{f_O}$, $\overline{f_B} \in \overline{f_Y}$.

$$\overline{f_O} = \frac{\overline{W}(v+1)}{vd-d+7} = \frac{\frac{4(vd-d+7)}{4vd-4v-6d+31}(v+1)}{vd-d+7} = \frac{4v+4}{4vd-4v-6d+31}$$

$$\overline{f_B} = \frac{\frac{4(vd-d+7)}{4vd-4v-6d+31}(7-2d)}{2(vd-d+7)} = \frac{14-4d}{4vd-4v-6d+31}$$

$$\overline{f_Y} = \frac{\frac{4(vd-d+7)}{4vd-4v-6d+31}(4vd-8v-2d+13)}{4(vd-d+7)} = \frac{4vd-8v-2d+13}{4vd-4v-6d+31}$$

Analisando o denominador, observa-se que $4vd - 4v - 6d + 31 = 4d(v-1) - 4v - 2d + 31 \ge 31 - 4v - 2d$. Mais uma vez, como $1 \le v < 2 \ge 0 < d \le 1$, esse termo é sempre positivo. Assim, tanto o numerador quanto o denominador de $\overline{f_O} \ge \overline{f_B}$ são positivos sob as condições impostas, então ambas as proporções fenotípicas fazem sentido biológico. Portanto, é necessário que o numerador de $\overline{f_Y}$ seja positivo para que o ponto de equilíbrio seja biologicamente viável. Nota-se que utilizamos $\overline{f_Y} > 0$ ao invés de $\overline{f_Y} \ge 0$ pois queremos que esse ponto seja de coexistência dos três fenótipos.

$$4vd - 8v - 2d + 13 > 0$$

$$13 - 2d > 8v - 4vd$$

$$13 - 2d > v(8 - 4d)$$

$$\frac{13 - 2d}{8 - 4d} > v$$

Cabe salientar ainda que a divisão por 8-4d não altera o sinal da desigualdade pois 8-4d > 0. Portanto, conclui-se que esse ponto de equilíbrio está bem definido como um conjunto de proporções fenotípicas somente quando $v < \frac{13-2d}{8-4d}$.

A.4 Estabilidade dos equilíbrios com estratégia de cooperação

Analogamente ao que foi realizado no Apêndice A.2, o sistema será simplificado para apenas duas equações e variáveis. Originalmente, seguindo a matriz de recompensas da Tabela 10, os *fitnesses* de cada fenótipo são dados por:

$$W_{O,t} = df_{O,t} + 2f_{B,t} + 0f_{Y,t}$$
$$W_{B,t} = 0.5f_{O,t} + vf_{B,t} + 2f_{Y,t}$$
$$W_{Y,t} = 2f_{O,t} + 0.5f_{B,t} + f_{Y,t}$$

Realizando a substituição $f_{Y,t} = 1 - f_{O,t} - f_{B,t}$, obtemos:

$$W_{O,t} = df_{O,t} + 2f_{B,t}$$

$$W_{B,t} = 0.5f_{O,t} + vf_{B,t} + 2(1 - f_{O,t} - f_{B,t}) = 2 - 1.5f_{O,t} + (v - 2)f_{B,t}$$

$$W_{Y,t} = 2f_{O,t} + 0.5f_{B,t} + (1 - f_{O,t} - f_{B,t}) = 1 + f_{O,t} - 0.5f_{B,t}$$

Desse modo, o fitness médio pode ser calculado em função de $f_{O,t}$ e $f_{B,t}$:

$$W_{t} = W_{O,t}f_{O,t} + W_{B,t}f_{B,t} + W_{Y,t}f_{Y,t}$$

$$= W_{O,t}f_{O,t} + W_{B,t}f_{B,t} + W_{Y,t}(1 - f_{O,t} - f_{B,t})$$

$$= (df_{O,t} + 2f_{B,t})f_{O,t} + (2 - 1.5f_{O,t} + (v - 2)f_{B,t})f_{B,t}$$

$$+ (1 + f_{O,t} - 0.5f_{B,t})(1 - f_{O,t} - f_{B,t})$$

$$= d(f_{O,t})^{2} + 2f_{O,t}f_{B,t} + 2f_{B,t} - 1.5f_{O,t}f_{B,t} + (v - 2)(f_{B,t})^{2}$$

$$+ 1 - f_{O,t} - f_{B,t} + f_{O,t} - (f_{O,t})^{2} - f_{O,t}f_{B,t} - 0.5f_{B,t} + 0.5f_{O,t}f_{B,t} + 0.5(f_{B,t})^{2}$$

$$= 1 + 0.5f_{B,t} + (d - 1)(f_{O,t})^{2} + (v - 1.5)(f_{B,t})^{2}$$

As derivadas parciais de $W_{O,t}$, $W_{B,t}$ e W_t em relação a $f_{O,t}$ e $f_{B,t}$ podem ser calculadas separadamente para facilitar a substituição na matriz Jacobiana.

$$\frac{\partial W_{O,t}}{\partial f_{O,t}} = d, \quad \frac{\partial W_{O,t}}{\partial f_{B,t}} = 2,$$
$$\frac{\partial W_{B,t}}{\partial f_{O,t}} = -1.5, \quad \frac{\partial W_{B,t}}{\partial f_{B,t}} = v - 2,$$
$$\frac{\partial W_t}{\partial f_{O,t}} = 2(d-1)f_{O,t},$$
$$\frac{\partial W_t}{\partial f_{B,t}} = 0.5 + (2v - 3)f_{B,t}.$$

A Jacobiana do sistema simplificado é definida da seguinte forma:

$$J = \begin{pmatrix} \frac{\partial f_{O,t+1}}{\partial f_{O,t}} & \frac{\partial f_{O,t+1}}{\partial f_{B,t}} \\ \frac{\partial f_{B,t+1}}{\partial f_{O,t}} & \frac{\partial f_{B,t+1}}{\partial f_{B,t}} \end{pmatrix}$$

Assim, podemos calcular as expressões de cada um dos elementos da Jacobiana, no qual notamos que os cálculos para cada elemento são idênticos aos apresentados no Apêndice A.2 com exceção da última linha, na qual se realiza a substituição das derivadas parciais de $W_{O,t}$, $W_{B,t}$ ou W_t .

$$\begin{aligned} \frac{\partial f_{O,t+1}}{\partial f_{O,t}} &= \frac{\partial \left(f_{O,t} \frac{W_{O,t}}{W_t}\right)}{\partial f_{O,t}} \\ &= \frac{\partial f_{O,t}}{\partial f_{O,t}} \frac{W_{O,t}}{W_t} + f_{O,t} \frac{\partial \left(\frac{W_{O,t}}{W_t}\right)}{\partial f_{O,t}} \\ &= \frac{W_{O,t}}{W_t} + f_{O,t} \frac{\frac{\partial W_{O,t}}{\partial f_{O,t}} W_t - W_{O,t} \frac{\partial W_t}{\partial f_{O,t}}}{(W_t)^2} \\ &= \frac{W_{O,t}}{W_t} + f_{O,t} \frac{dW_t - (2(d-1)f_{O,t})W_{O,t}}{(W_t)^2} \end{aligned}$$

$$\frac{\partial f_{O,t+1}}{\partial f_{B,t}} = \frac{\partial \left(f_{O,t} \frac{W_{O,t}}{W_t}\right)}{\partial f_{B,t}} \\
= \frac{\partial f_{O,t}}{\partial f_{B,t}} \frac{W_{O,t}}{W_t} + f_{O,t} \frac{\partial \left(\frac{W_{O,t}}{W_t}\right)}{\partial f_{B,t}} \\
= 0 + f_{O,t} \frac{\frac{\partial W_{O,t}}{\partial f_{B,t}} W_t - W_{O,t}}{(W_t)^2} \frac{\partial W_t}{\partial f_{B,t}} \\
= f_{O,t} \frac{2W_t - (0.5 + (2v - 3)f_{B,t})W_{O,t}}{(W_t)^2}$$

$$\frac{\partial f_{B,t+1}}{\partial f_{O,t}} = \frac{\partial \left(f_{B,t} \frac{W_{B,t}}{W_t}\right)}{\partial f_{O,t}}$$

$$= \frac{\partial f_{B,t}}{\partial f_{O,t}} \frac{W_{B,t}}{W_t} + f_{B,t} \frac{\partial \left(\frac{W_{B,t}}{W_t}\right)}{\partial f_{O,t}}$$

$$= 0 + f_{B,t} \frac{\frac{\partial W_{B,t}}{\partial f_{O,t}} W_t - W_{B,t} \frac{\partial W_t}{\partial f_{O,t}}}{(W_t)^2}$$

$$= f_{B,t} \frac{-1.5W_t - (2(d-1)f_{O,t})W_{B,t}}{(W_t)^2}$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial f_{B,t+1}}{\partial f_{B,t}} &= \frac{\partial \left(f_{B,t} \frac{W_{B,t}}{W_t}\right)}{\partial f_{B,t}} \\ &= \frac{\partial f_{B,t}}{\partial f_{B,t}} \frac{W_{B,t}}{W_t} + f_{B,t} \frac{\partial \left(\frac{W_{O,t}}{W_t}\right)}{\partial f_{B,t}} \\ &= \frac{W_{B,t}}{W_t} + f_{B,t} \frac{\frac{\partial W_{B,t}}{\partial f_{B,t}} W_t - W_{B,t}}{(W_t)^2} \frac{\partial W_t}{\partial f_{B,t}} \\ &= \frac{W_{B,t}}{W_t} + f_{B,t} \frac{(v-2)W_t - (0.5 + (2v-3)f_{B,t})W_{B,t}}{(W_t)^2} \end{aligned}$$

Ao avaliar a matriz Jacobiana em um ponto de equilíbrio $(\overline{f_O}, \overline{f_B})$, no qual os *fitnesses* do fenótipo laranja, azul e o médio são denotados por $\overline{W_O}$, $\overline{W_B}$ e \overline{W} , temos as seguintes expressões para cada um dos seus elementos:

$$J_{1,1}(\overline{f_O}, \overline{f_B}) = \frac{\overline{W_O}}{\overline{W}} + \overline{f_O} \ \frac{d \ \overline{W} + 2(1-d)\overline{f_O} \ \overline{W_O}}{(\overline{W})^2}$$

$$J_{1,2}(\overline{f_O}, \overline{f_B}) = \overline{f_O} \ \frac{2\overline{W} - (0.5 + (2v-3)\overline{f_B})\overline{W_O}}{(\overline{W})^2}$$

$$J_{2,1}(\overline{f_O}, \overline{f_B}) = \overline{f_B} \ \frac{-1.5\overline{W} + 2(1-d)\overline{f_O} \ \overline{W_B}}{(\overline{W})^2}$$

$$J_{2,2}(\overline{f_O}, \overline{f_B}) = \frac{\overline{W_B}}{\overline{W}} + \overline{f_B} \ \frac{(v-2)\overline{W} - (0.5 + (2v-3)\overline{f_B})\overline{W_B}}{(\overline{W})^2}$$

Podemos então analisar a estabilidade de todos os 5 pontos de equilíbrio, que correspondem a coexistência trimórfica ou dimórfica ou a sobrevivência de apenas um dos três morfos. Em cada caso, a relação para que o ponto de equilíbrio seja estável é apresentada na Equação (A.7).

$$|tr(J(\overline{f_O}, \overline{f_B}))| < det(J(\overline{f_O}, \overline{f_B})) + 1 < 2$$
(A.7)

• **Ponto** (1,0) - somente o fenótipo laranja

Para esse ponto de equilíbrio, temos as seguintes proporções fenotípicas e fitnesses:

$$\overline{f_O} = 1, \quad \overline{f_B} = 0.$$

$$\overline{W_O} = d \overline{f_O} + 2\overline{f_B} = d \cdot 1 + 2 \cdot 0 = d$$

$$\overline{W_B} = 2 - 1.5\overline{f_O} + (v - 2)\overline{f_B} = 2 - 1.5 \cdot 1 + 0(v - 2) = 0.5$$

$$\overline{W} = 1 + 0.5\overline{f_B} + (d - 1)(\overline{f_O})^2 + (v - 1.5)(\overline{f_B})^2 = 1 + 0 + (d - 1) + 0 = d$$

Dessa forma, a Jacobiana é

$$J(1,0) = \begin{pmatrix} \frac{2}{d} & \frac{1.5}{d} \\ 0 & \frac{0.5}{d} \end{pmatrix}$$

Novamente, temos uma matriz triangular e os autovalores são os elementos da diagonal principal, $\lambda_1 = \frac{2}{d} e \lambda_2 = \frac{0.5}{d}$. Como d < 1, segue que $\frac{2}{d} > 1$, portanto $\lambda_1 > 1$ e esse ponto de equilíbrio nunca é estável com as condições impostas.

• Ponto (0,1) - somente o fenótipo azul

Para esse ponto de equilíbrio, temos as seguintes proporções fenotípicas e fitnesses:

$$\overline{f_O} = 0, \quad \overline{f_B} = 1.$$

$$\overline{W_O} = d \overline{f_O} + 2\overline{f_B} = d \cdot 0 + 2 \cdot 1 = 2$$

$$\overline{W_B} = 2 - 1.5\overline{f_O} + (v - 2)\overline{f_B} = 2 - 1.5 \cdot 0 + 1(v - 2) = v$$

$$\overline{W} = 1 + 0.5\overline{f_B} + (d - 1)(\overline{f_O})^2 + (v - 1.5)(\overline{f_B})^2 = 1 + 0.5 + 0 + v - 1.5 = v$$

Dessa forma, a Jacobiana é

$$J(0,1) = \begin{pmatrix} \frac{2}{v} & 0\\ \frac{-1.5}{v} & \frac{0.5}{v} \end{pmatrix}$$

Os autovalores são $\lambda_1 = \frac{2}{v} e \lambda_2 = \frac{0.5}{v}$. Como v < 2, segue que $\frac{2}{v} > 1$ e, portanto, $\lambda_1 > 1$ implica em esse ponto de equilíbrio nunca ser estável.

• **Ponto** (0,0) - somente o fenótipo amarelo

Para esse ponto de equilíbrio, temos as seguintes proporções fenotípicas e fitnesses:

$$\overline{f_O} = 0, \quad \overline{f_B} = 0.$$

$$\overline{W_O} = d \overline{f_O} + 2\overline{f_B} = d \cdot 0 + 2 \cdot 0 = 0$$

$$\overline{W_B} = 2 - 1.5\overline{f_O} + (v - 2)\overline{f_B} = 2 - 1.5 \cdot 0 + 0(v - 2) = 2$$

$$\overline{W} = 1 + 0.5\overline{f_B} + (d - 1)(\overline{f_O})^2 + (v - 1.5)(\overline{f_B})^2 = 1 + 0 + 0 + 0 = 1$$

Dessa forma, a Jacobiana é

$$J(0,0) = \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 2 \end{pmatrix}$$

Os autovalores são $\lambda_1 = 0$ e $\lambda_2 = 2$. Como $\lambda_2 > 1$, segue que esse ponto de equilíbrio nunca é estável com as condições impostas.

 J_2

• Ponto $\left(\frac{4-2v}{5-2v-2d}, \frac{1-2d}{5-2v-2d}\right)$ - coexistência dos morfos laranja e azul

Para esse ponto de equilíbrio ser biologicamente viável, devemos ter 0 < d < 0.5. As proporções fenotípicas e *fitnesses*, com exceção de $\overline{W_Y}$, foram calculados no Apêndice A.3 e são definidos por:

$$\overline{f_O} = \frac{4-2v}{5-2v-2d}, \quad \overline{f_B} = \frac{1-2d}{5-2v-2d}, \quad \overline{f_Y} = 0.$$
$$\overline{W_O} = \overline{W_B} = \overline{W} = \frac{2(1-vd)}{5-2v-2d}.$$

Como os fitnesses $\overline{W_O}$, $\overline{W_B}$ e \overline{W} são iguais, podemos realizar diversas simplificações na matriz Jacobiana.

$$J_{1,1}(\overline{f_O}, \overline{f_B}) = 1 + \overline{f_O} \frac{d + 2(1 - d)\overline{f_O}}{\overline{W}}$$

$$= 1 + \frac{\overline{f_O}}{\overline{W}} (d + 2(1 - d) \overline{f_O})$$

$$J_{1,2}(\overline{f_O}, \overline{f_B}) = \overline{f_O} \frac{2 - (0.5 + (2v - 3)\overline{f_B})}{\overline{W}}$$

$$= \frac{\overline{f_O}}{\overline{W}} (1.5 + (3 - 2v)\overline{f_B})$$

$$J_{2,1}(\overline{f_O}, \overline{f_B}) = \overline{f_B} \frac{-1.5 + 2(1 - d)\overline{f_O}}{\overline{W}}$$

$$= \frac{\overline{f_B}}{\overline{W}} (-1.5 + 2(1 - d)\overline{f_O})$$

$$g_2(\overline{f_O}, \overline{f_B}) = 1 + \overline{f_B} \frac{(v - 2) - (0.5 + (2v - 3)\overline{f_B})}{\overline{W}}$$

$$= 1 + \frac{\overline{f_B}}{\overline{W}} (v - 2.5 + (3 - 2v)\overline{f_B})$$

Assim, vamos calcular o traço da matriz Jacobiana utilizando também a expressão $\overline{W} = 1 + 0.5\overline{f_B} + (d-1)(\overline{f_O})^2 + (v-1.5)(\overline{f_B})^2$, que se refere ao cálculo do *fitness* médio realizado no início deste apêndice.

$$tr(J(\overline{f_O}, \overline{f_B})) = 1 + \overline{f_O} \frac{d + 2(1 - d) \overline{f_O}}{\overline{W}} + 1 + \overline{f_B} \frac{v - 2.5 + (3 - 2v)\overline{f_B}}{\overline{W}}$$
$$= \frac{2 + \overline{f_B} + 2(d - 1)(\overline{f_O})^2 + (2v - 3)(\overline{f_B})^2}{\overline{W}}$$
$$+ \frac{d \overline{f_O} + 2(1 - d)(\overline{f_O})^2 + (v - 2.5)\overline{f_B} + (3 - 2v)(\overline{f_B})^2}{\overline{W}}$$
$$= \frac{2 + d \overline{f_O} + (v - 1.5)\overline{f_B}}{\overline{W}}$$

Substituindo as expressões de $\overline{f_O}$, $\overline{f_B} \in \overline{W}$, encontramos:

$$tr(J(\overline{f_O}, \overline{f_B})) = \frac{-8vd - 6v + 6d + 17}{4(1 - vd)}$$

De forma semelhante, pode-se calcular o determinante da Jacobiana avaliada nesse ponto para obter:

$$det(J(\overline{f_O}, \overline{f_B})) = \frac{32v^2d + 8vd^2 - 8v^2 - 8d^2 - 102vd + 17v + 68d}{8(1 - vd)^2}$$

Para confirmar esses cálculos, foi elaborado em MATLAB[®] o Código-fonte 2, no qual é possível calcular a matriz Jacobiana, o traço, o determinante e os autovalores para qualquer um dos pontos de equilíbrio com estratégia de cooperação.

Código-fonte 2 – Código do MATLAB[®] para cálculo da estabilidade do modelo fenotípico com estratégia de cooperação

```
1
   % Calcula o determinante, o traco e os autovalores da
      matriz Jacobiana do modelo fenotipico com estrategia
      de cooperacao para qualquer ponto de equilibrio
2
3
   syms v d fo fb W Wo Wb Wy;
4
   eq = [fo*Wo/W; fb*Wb/W]; % define o sistema de equacoes
5
6
   Wo = d*fo+2*fb+0*(1-fo-fb); % define os fitnesses de
7
      acordo com a matriz de recompensas escolhida
  Wb = 0.5*fo+v*fb+2*(1-fo-fb);
8
  Wy = 2*fo+0.5*fb+1*(1-fo-fb);
9
   W = fo * Wo + fb * Wb + (1 - fo - fb) * Wy;
11
   eq = subs(eq); % substitui os fitnesses
12
13
14
   J = jacobian(eq, [fo fb]); % monta a matriz Jacobiana
15
  fo = (4-2*v)/(5-2*v-2*d); % proporcoes fenotipicas do
16
      ponto de equilibrio
   fb = (1-2*d)/(5-2*v-2*d);
17
18
   J1 = simplify(subs(J)) % substitui o ponto de equilibrio
19
      e simplifica a expressao
20
```

```
21 Det = simplify(det(J1)) % calcula o determinante da
Jacobiana no ponto de equilibrio
```

```
22 Tr = simplify(trace(J1)) % calcula o traco
```

```
23 val = eig(J1) % calcula os autovalores
```

Devido à simplicidade da expressão dos autovalores para esse modelo, não será necessário realizar as substituições do traço e do determinante nas relações $|tr(J(\overline{f_O}, \overline{f_B}))| < det(J(\overline{f_O}, \overline{f_B})) + 1 < 2$. Dessa forma, os autovalores da matriz Jacobiana nesse ponto de equilíbrio são $\lambda_1 = \frac{17-8v-2d}{4(1-vd)}$ e $\lambda_2 = \frac{-4vd+v+4d}{2(1-vd)}$.

De $1 \le v < 2$ e 0 < d < 0.5, segue que 8v < 16 e 2d < 1, portanto 8v + 2d < 17e 17 - 8v - 2d > 0, mostrando que o numerador de λ_1 é sempre positivo. Além disso, v < 2 e d < 0.5 resultam também em vd < 1, ou seja, 1 - vd > 0, portanto os denominadores de ambos os autovalores também são positivos. Por fim, o numerador -4vd + v + 4d pode ser reescrito como -4vd + 2v - v + 4d - 2 + 2 = 2v(-2d + 1) - v - 2(-2d + 1) + 2 = (2v - 2)(1 - 2d) + 2 - v. Como $v \ge 1$ e d < 0.5, temos que $2v - 2 \ge 0$ e 1 - 2d > 0. Dessa forma, segue que $-vd + v + 4d \ge 2 - v > 0$, pois v < 2. Assim, todos os termos nos numeradores e denominadores são positivos.

A partir disso, basta calcular quando o módulo de cada um desses autovalores é menor do que ou igual a 1.

$$\begin{aligned} \left| \frac{17 - 8v - 2d}{4(1 - vd)} \right| &< 1\\ 17 - 8v - 2d &< 4 - 4vd\\ 4vd - 8v - 2d + 13 &< 0\\ v(4d - 8) &< 2d - 13\\ v &> \frac{2d - 13}{4d - 8}\\ v &> \frac{13 - 2d}{8 - 4d} \end{aligned}$$

Cabe salientar que ocorre uma mudança no sinal da desigualdade ao dividir ambos os lados por 4d - 8, uma vez que esse termo é negativo ao considerar d < 0.5. Portanto, uma condição para que esse ponto de equilíbrio seja estável é $v > \frac{13-2d}{8-4d}$. Por outro lado, calculemos agora a condição para $|\lambda_2| < 1$:

$$\begin{aligned} |-4vd + v + 4d2(1 - vd)| &< 1 \\ -4vd + v + 4d &< 2 - 2vd \\ -2vd + v + 4d - 2 &< 0 \\ v(1 - 2d) &< 2 - 4d \\ v &< \frac{2 - 4d}{1 - 2d} \\ v &< 2 \end{aligned}$$

No cálculo referente a λ_2 não houve inversão do sinal pois d < 0.5 implica em 2d < 1, ou seja, 1 - 2d > 0. Com isso, concluímos que o ponto de equilíbrio de coexistência dos morfos laranja e azul é estável para todo 0 < d < 0.5 sempre que $\frac{13-2d}{8-4d} < v < 2$.

• Ponto
$$\left(\frac{4v+4}{4vd-4v-6d+31}, \frac{14-4d}{4vd-4v-6d+31}\right)$$
 - coexistência dos três morfos

Para esse ponto de equilíbrio, as proporções fenotípicas e *fitnesses* foram calculados no Apêndice A.3 e são definidos por:

$$\overline{f_O} = \frac{4v+4}{4vd-4v-6d+31}, \quad \overline{f_B} = \frac{14-4d}{4vd-4v-6d+31}$$
$$\overline{W_O} = \overline{W_B} = \overline{W} = \frac{4(vd-d+7)}{4vd-4v-6d+31}$$

O fato de que todos os *fitnesses* são iguais resulta nas mesmas simplificações no cálculo da Jacobiana que foram obtidas para o ponto de equilíbrio de coexistência dos apenas dos morfos laranja e azul.

$$J_{1,1}(\overline{f_O}, \overline{f_B}) = 1 + \frac{\overline{f_O}}{\overline{W}} \left(d + 2(1-d) \ \overline{f_O} \right)$$

$$J_{1,2}(\overline{f_O}, \overline{f_B}) = \frac{\overline{f_O}}{\overline{W}} (1.5 + (3-2v)\overline{f_B})$$

$$J_{2,1}(\overline{f_O}, \overline{f_B}) = \frac{\overline{f_B}}{\overline{W}} (-1.5 + 2(1-d)\overline{f_O})$$

$$J_{2,2}(\overline{f_O}, \overline{f_B}) = 1 + \frac{\overline{f_B}}{\overline{W}} (v - 2.5 + (3-2v)\overline{f_B})$$

$$tr(J(\overline{f_O}, \overline{f_B})) = \frac{2+d \ \overline{f_O} + (v - 1.5)\overline{f_B}}{\overline{W}}$$

Substituindo as expressões de $\overline{f_O}$, $\overline{f_B}$ e \overline{W} no traço da matriz, obtemos que:

$$tr(J(\overline{f_O}, \overline{f_B})) = \frac{8vd + 6v - 2d + 41}{4(vd - d + 7)}$$

De forma semelhante, pode-se calcular o determinante da Jacobiana avaliada nesse ponto para obter:

$$det(J(\overline{f_O}, \overline{f_B})) = \frac{56v^2d - 8vd^2 - 56v^2 + 74vd + 119v - 38d + 273}{8(vd - d + 7)^2}$$

O Código-fonte 2 também pode ser utilizado, alterando as proporções fenotípicas no equilíbrio, para verificar que o traço e o determinante obtidos para este ponto de equilíbrio estão corretos.

Assim, para calcular o módulo do traço da Jacobiana avaliada no ponto de equilíbrio, notamos que tanto o numerador 8vd + 6v - 2d + 41 quanto a expressão vd - d + 7

no denominador são positivos ao considerar $0 < d \leq 1$ e $1 \leq v < 2$, uma vez que 8vd + 6v - 2d + 41 > -2d + 41 > -2 + 41 > 39 > 0 e $vd - d + 7 = d(v-1) + 7 \geq 7 > 0$. Como os cálculos são bem extensos, serão apresentados brevemente os passos para determinar as condições em que vale a primeira desigualdade da relação $|tr(J(\overline{f_O}, \overline{f_B}))| < det(J(\overline{f_O}, \overline{f_B})) + 1 < 2$:

$$\begin{aligned} |tr(J(\overline{f_0},\overline{f_B}))| &< det(J(\overline{f_0},\overline{f_B})) + 1 \\ \frac{8vd + 6v - 2d + 41}{4(vd - d + 7)} &< \frac{56v^2d - 8vd^2 - 56v^2 + 74vd + 119v - 38d + 273}{8(vd - d + 7)^2} + 1 \\ (8vd + 6v - 2d + 41) \cdot 2(vd - d + 7) &< 56v^2d - 8vd^2 - 56v^2 + 74vd \\ &+ 119v - 38d + 273 + 8(vd - d + 7)^2 \\ 8v^2d^2 - 44v^2d + 4vd^2 + 56v^2 - 4d^2 - 4vd - 35v + 40d - 91 < 0 \\ (2d - 7)(v + 1)(4vd - 8v - 2d + 13) < 0 \end{aligned}$$

Como $d \leq 1$, temos que $2d \leq 2$ e, com isso, 2d - 7 < 0. Por outro lado, $v \geq 1$ implica em v + 1 > 0. Dessa maneira, para que o produto dos três termos seja negativo, devemos ter 4vd - 8v - 2d + 13 > 0. Assim,

$$\begin{array}{rcl} 4vd - 8v - 2d + 13 &> 0 \\ v(4d - 8) &> 2d - 13 \\ v &< \frac{2d - 13}{4d - 8} \\ v &< \frac{13 - 2d}{8 - 4d} \end{array}$$

A mudança no sinal da desigualdade após a divisão por 4d - 8 decorre do fato que esse termo é negativo. Assim, uma condição para que esse ponto de equilíbrio seja estável é $v < \frac{13-2d}{8-4d}$, que é exatamente a condição para que tenhamos $\overline{f_Y} > 0$ e o ponto seja biologicamente viável. Por outro lado, calculemos agora $Det(J(\overline{f_O}, \overline{f_B})) + 1 < 2$, ou seja, $Det(J(\overline{f_O}, \overline{f_B})) < 1$:

$$Det(J(\overline{f_O}, \overline{f_B})) < 1$$

$$\frac{56v^2d - 8vd^2 - 56v^2 + 74vd + 119v - 38d + 273}{8(vd - d + 7)^2} < 1$$

$$56v^2d - 8vd^2 - 56v^2 + 74vd + 119v - 38d + 273 < 8(vd - d + 7)^2$$

$$-8v^2d^2 + 56v^2d + 8vd^2 - 56v^2 - 8d^2 - 38vd + 119v + 74d - 119 < 0$$

$$8v^2d^2 - 56v^2d - 8vd^2 + 56v^2 + 8d^2 + 38vd - 119v - 74d + 119 > 0$$

O gráfico da função implícita $8v^2d^2 - 56v^2d - 8vd^2 + 56v^2 + 8d^2 + 38vd - 119v - 74d + 119 = 0$ é representado pela curva azul da Figura 8. Substituindo v = 1.2 e d = 0.4, que corresponde ao ponto A dessa figura, observamos que a expressão possui um valor positivo de 14.81, portanto a região de estabilidade do ponto de equilíbrio de coexistência trimórfica ocorre abaixo dessa curva e acima da curva descrita por $v = \frac{13-2d}{8-4d}$.

A.4.1 Estabilidade ao considerar apenas duas estratégias

Ao considerar apenas as estratégias laranja e azul, o sistema pode ser simplificado para uma equação de apenas uma variável ao realizar a substituição $f_{B,t} = 1 - f_{O,t}$. Os *fitnesses* de cada fenótipo e o *fitness* médio são dados por:

$$\begin{split} W_{O,t} &= df_{O,t} + 2(1 - f_{O,t}) = 2 + (d - 2)f_{O,t} \\ W_{B,t} &= 0.5f_{O,t} + v(1 - f_{O,t}) = v + (0.5 - v)f_{O,t} \\ W_t &= W_{O,t}f_{O,t} + W_{B,t}(1 - f_{O,t}) \\ &= (2 + (d - 2)f_{O,t})f_{O,t} + (v + (0.5 - v)f_{O,t})(1 - f_{O,t}) \\ &= 2f_{O,t} + (d - 2)(f_{O,t})^2 + v - vf_{O,t} + (0.5 - v)f_{O,t} - (0.5 - v)(f_{O,t})^2 \\ &= v + (2.5 - 2v)f_{O,t} + (v + d - 2.5)(f_{O,t})^2 \end{split}$$

Além disso, nota-se que $\frac{\partial W_{O,t}}{\partial f_{O,t}} = d - 2$ e $\frac{\partial W_t}{\partial f_{O,t}} = 2.5 - 2v + (2v + 2d - 5)f_{O,t}$. Por conter apenas uma variável, a matriz Jacobiana do sistema simplificado é definida da seguinte forma:

$$J = \left(\frac{\partial f_{O,t+1}}{\partial f_{O,t}}\right)$$

Essa expressão pode ser reescrita utilizando as regras da derivada de um produto e de um quociente, de forma análoga ao que foi realizado nas seções A.2 e A.4:

$$\begin{aligned} \frac{\partial f_{O,t+1}}{\partial f_{O,t}} &= \frac{\partial \left(f_{O,t} \frac{W_{O,t}}{W_t}\right)}{\partial f_{O,t}} \\ &= \frac{\partial f_{O,t}}{\partial f_{O,t}} \frac{W_{O,t}}{W_t} + f_{O,t} \frac{\partial \left(\frac{W_{O,t}}{W_t}\right)}{\partial f_{O,t}} \\ &= \frac{W_{O,t}}{W_t} + f_{O,t} \frac{\frac{\partial W_{O,t}}{\partial f_{O,t}} W_t - W_{O,t} \frac{\partial W_t}{\partial f_{O,t}}}{(W_t)^2} \\ &= \frac{W_{O,t}}{W_t} + f_{O,t} \frac{(d-2)W_t - (2.5 - 2v + (2v + 2d - 5)f_{O,t})W_{O,t}}{(W_t)^2} \end{aligned}$$

Dessa forma, iremos calcular a matriz Jacobiana para os diferentes valores de $\overline{f_O}$ nos pontos de equilíbrio.

• Ponto em que $\overline{f_O} = 1$ - somente o fenótipo laranja

Para esse ponto de equilíbrio, temos os seguintes fitnesses:

$$\overline{W_O} = d \overline{f_O} + 2(1 - \overline{f_O}) = d \cdot 1 + 2 \cdot 0 = d$$

$$\overline{W} = v + (2.5 - 2v)\overline{f_O} + (v + d - 2.5)(\overline{f_O})^2 = v + 2.5 - 2v + v + d - 2.5 = d$$

Dessa forma, a Jacobiana é

$$J(1) = \left(1 + 1 \frac{(d-2)d - (2.5 - 2v + 2v + 2d - 5)d}{d^2}\right)$$
$$= \left(1 + \frac{(d-2) - (2d - 2.5)}{d}\right) = \left(\frac{d+d-2 - 2d + 2.5}{d}\right) = \left(\frac{0.5}{d}\right)$$

Como a matriz possui apenas um elemento, o autovalor é $\lambda_1 = \frac{0.5}{d}$. Dessa forma, esse ponto de equilíbrio é estável somente quando $|\lambda_1| < 1$, o que ocorre quando $\left|\frac{0.5}{d}\right| < 1 \rightarrow d > 0.5$.

• Ponto em que $\overline{f_O} = 0$ - somente o fenótipo azul

Para esse ponto de equilíbrio, temos os seguintes fitnesses:

$$\overline{W_O} = d \overline{f_O} + 2(1 - \overline{f_O}) = d \cdot 0 + 2 \cdot 1 = 2$$

$$\overline{W} = v + (2.5 - 2v)\overline{f_O} + (v + d - 2.5)(\overline{f_O})^2 = v + 0 + 0 = v$$

Dessa forma, a Jacobiana é

$$J(0) = \left(\frac{2}{v} + 0 \; \frac{(d-2)v - 2(2.5 - 2v + 2v + 2d - 5)}{v^2}\right) = \left(\frac{2}{v}\right)$$

Para esse caso, o autovalor é $\lambda_1 = \frac{2}{v}$ e, como v < 2, segue que $\frac{2}{v} > 1$. Portanto, $\lambda_1 > 1$ implica em esse ponto de equilíbrio nunca ser estável.

• Ponto em que $\overline{f_O} = \frac{4-2v}{5-2v-2d}$ - coexistência dos morfos laranja e azul Para esse ponto de equilíbrio, que só é biologicamente viável quando 0 < d < 0.5, temos os seguintes *fitnesses*:

$$\overline{W_O} = d \overline{f_O} + 2(1 - \overline{f_O}) = d \frac{4 - 2v}{5 - 2v - 2d} + 2 \frac{1 - 2d}{5 - 2v - 2d} = \frac{2(1 - vd)}{5 - 2v - 2d}$$
$$\overline{W} = v + (2.5 - 2v)\overline{f_O} + (v + d - 2.5)(\overline{f_O})^2 = \frac{2(1 - vd)}{5 - 2v - 2d}$$

Dessa forma, a Jacobiana é

$$J\left(\frac{4-2v}{5-2v-2d}\right) = \left(1 + \frac{4-2v}{5-2v-2d} \frac{(d-2) - (2.5 - 2v + (2v + 2d - 5)\overline{f_0})}{\overline{W}}\right)$$
$$= \left(1 + \frac{2(2-v)}{5-2v-2d} \frac{(d-2) - (2.5 - 2v + 2v - 4)}{\frac{2(1-vd)}{5-2v-2d}}\right)$$
$$= \left(1 + \frac{2(2-v)}{5-2v-2d}(d-0.5) \frac{5-2v-2d}{2(1-vd)}\right)$$
$$= \left(1 + \frac{(2-v)(d-0.5)}{1-vd}\right) = \left(\frac{1-vd+2d-vd-1+0.5v}{1-vd}\right)$$
$$= \left(\frac{-2vd+2d+0.5v}{1-vd}\right)$$

Para esse caso, o autovalor é $\lambda_1 = \frac{-2vd + 2d + 0.5v}{1 - vd}$ e o numerador pode ser reescrito como -2vd + 2d + 0.5v = 0.5v - vd + 2d - vd = 0.5v(1 - 2d) + d(2 - v), que é um termo positivo, uma vez que 1 - 2d > 0 pois d < 0.5 e 2 - v > 0 pois v < 2. Finalmente, basta apenas verificar quando o módulo desse autovalor é menor do que 1:

$$\left| \frac{-2vd + 2d + 0.5v}{1 - vd} \right| < 1 -2vd + 2d + 0.5v < 1 - vd -vd + 2d + 0.5v - 1 < 0 v(0.5 - d) < 1 - 2d v < \frac{1 - 2d}{0.5 - d} v < 2$$

A divisão por 0.5 - d não altera o sinal da desigualdade pois esse ponto só existe para d < 0.5, fazendo com que esse termo seja positivo. Portanto, o autovalor possui módulo menor do que 1 sempre que v < 2, ou seja, esse ponto de equilíbrio é estável sempre que 0 < d < 0.5 e $1 \le v < 2$.

APÊNDICE B – Cálculos do modelo genotípico

B.1 Proporções alélicas dos pontos de equilíbrio

Para um ponto de equilíbrio, as proporções fenotípicas $\overline{f_O}$, $\overline{f_B}$ e $\overline{f_Y}$ podem ser escritas em função das proporções genotípicas do ponto de equilíbrio por meio das Equações (B.1), (B.2) e (B.3).

$$\overline{f_O} = \overline{g_{oo}} + \overline{g_{oy}} + \overline{g_{ob}}$$
 (B.1)

$$\overline{f_B} = \overline{g_{bb}} \tag{B.2}$$

$$\overline{f_Y} = \overline{g_{yy}} + \overline{g_{yb}} \tag{B.3}$$

De forma semelhante, as proporções genotípicas podem ser escritas em função das proporções alélicas por meio das Equações (B.4), (B.5), (B.6), (B.7), (B.8) e (B.9).

$$\overline{g_{oo}} = (\overline{a_o})^2 \tag{B.4}$$

$$\overline{g_{oy}} = 2 \overline{a_o} \overline{a_y} \tag{B.5}$$

$$\overline{g_{ob}} = 2 \overline{a_o} \overline{a_b} \tag{B.6}$$

$$\overline{g_{yy}} = (\overline{a_y})^2 \tag{B.7}$$

$$\overline{g_{yb}} = 2 \overline{a_y} \overline{a_b} \tag{B.8}$$

$$\overline{g_{bb}} = (\overline{a_b})^2 \tag{B.9}$$

A partir das Equações (B.2) e (B.9), é possível obter uma relação entre $\overline{a_b}$ e $\overline{f_B}$.

$$(\overline{a_b})^2 = \overline{f_B}$$

$$\overline{a_b} = \sqrt{\overline{f_B}}$$
 (B.10)

Como devemos ter $\overline{a_b} \ge 0$, desconsideramos a solução $\overline{a_b} = -\sqrt{\overline{f_B}}$. A partir das Equações (B.3), (B.7), (B.8) e (B.10), é possível obter uma relação entre $\overline{a_y}$, $\overline{f_B}$ e $\overline{f_Y}$.

$$(\overline{a_y})^2 + 2 \ \overline{a_y} \ \overline{a_b} = \overline{f_Y}$$

$$(\overline{a_y})^2 + 2 \ \overline{a_b} \ \overline{a_y} - \overline{f_Y} = 0$$

$$\overline{a_y} = \frac{-2 \ \overline{a_b} \pm \sqrt{4 \ (\overline{a_b})^2 - 4(-\overline{f_Y})}}{2}$$

$$= \frac{-2 \ \overline{a_b} \pm \sqrt{4[(\overline{a_b})^2 + \overline{f_Y}]}}{2}$$

$$= \frac{-2 \ \overline{a_b} \pm 2\sqrt{4[(\overline{a_b})^2 + \overline{f_Y}]}}{2}$$

$$= \frac{-2 \ \overline{a_b} \pm 2\sqrt{(\overline{a_b})^2 + \overline{f_Y}}}{2}$$

$$= \pm \sqrt{(\overline{a_b})^2 + \overline{f_Y}} - \overline{a_b}$$

$$= \pm \sqrt{\overline{f_B} + \overline{f_Y}} - \sqrt{\overline{f_B}}$$

Na última linha, desconsideramos a solução $\overline{a_y} = -\sqrt{\overline{f_B} + \overline{f_Y}} - \sqrt{\overline{f_B}}$ pois devemos ter $\overline{a_y} \ge 0$ para que essa proporção tenha sentido biológico. Por fim, podemos utilizar as Equações (B.1), (B.4), (B.5) e (B.6) para obter a expressão de $\overline{a_o}$ em função das proporções fenotípicas no equilíbrio.

$$(\overline{a_o})^2 + 2 \ \overline{a_o} \ \overline{a_y} + 2 \ \overline{a_o} \ \overline{a_b} = \overline{f_o}$$

$$2 \ (\overline{a_o})^2 + 2 \ \overline{a_o} \ \overline{a_y} + 2 \ \overline{a_o} \ \overline{a_b} - (\overline{a_o})^2 = \overline{f_o}$$

$$2 \ \overline{a_o} \ (\overline{a_o} + \overline{a_y} + \overline{a_b}) - (\overline{a_o})^2 = \overline{f_o}$$

$$2 \ \overline{a_o} \cdot 1 - (\overline{a_o})^2 = \overline{f_o}$$

$$(\overline{a_o})^2 - 2 \ \overline{a_o} + \overline{f_o} = 0$$

$$\overline{a_o} = \frac{2 \pm \sqrt{4 - 4\overline{f_o}}}{2}$$

$$= \frac{2 \pm 2\sqrt{1 - \overline{f_o}}}{2}$$

$$= 1 \pm \sqrt{1 - \overline{f_o}}$$

$$= 1 \pm \sqrt{\overline{f_B} + \overline{f_Y}}$$

$$= 1 - \sqrt{\overline{f_B} + \overline{f_Y}}$$

Na última linha, desconsideramos a solução $\overline{a_o} = 1 + \sqrt{\overline{f_B} + \overline{f_Y}}$ pois devemos ter $\overline{a_o} \leq 1$. Dessa forma, as expressões para as proporções alélicas em função das proporções fenotípicas no ponto de equilíbrio podem ser observadas na Equação (B.11).

$$\overline{a_o} = 1 - \sqrt{\overline{f_B} + \overline{f_Y}}, \qquad \overline{a_b} = \sqrt{\overline{f_B}}, \qquad \overline{a_y} = \sqrt{\overline{f_B} + \overline{f_Y}} - \sqrt{\overline{f_B}}.$$
 (B.11)

B.2 Estabilidade dos equilíbrios nos modelos genotípicos

Código-fonte 3 – Código do MATLAB[®] para cálculo da estabilidade do modelo genotípico com estratégia focal O

```
1 % Calcula o determinante e o traco da matriz Jacobiana do
      modelo genotipico com estrategia focal O para qualquer
      ponto de equilibrio
2
3
  syms v d fo fb W Wo Wb Wy ao ab;
4
   eq = [ao*Wo/W; ab/W*(ab*Wb+ao*Wo+(1-ao-ab)*Wy)]; % define o
5
      sistema de equacoes
6
7
  fo = 2*ao-ao^2;
8 \text{ fb} = ab^2;
9
10 Wo = 1*fo+v*fb+d*(1-fo-fb); % define os fitnesses de acordo
      com a matriz de recompensas escolhida
  Wb = 0.5*fo+1*fb+2*(1-fo-fb);
11
  Wy = 2*fo+0.5*fb+1*(1-fo-fb);
12
13 W = fo*Wo+fb*Wb+(1-fo-fb)*Wy;
14
  eq = subs(eq) % substitui os fitnesses
15
16
17 J = jacobian(eq, [ao ab]) % monta a matriz Jacobiana
18
19 fo = (4*v-2*d)/(10*v-8*d+5); % proporcoes fenotipicas do
      ponto de equilibrio
20 fb = (10-6*d)/(10*v-8*d+5);
21
22 ao = 1 - sqrt(1-fo);
23 \text{ ab} = \text{sqrt(fb)};
24
25 J1 = simplify(subs(J)) % substitui o ponto de equilibrio e
      simplifica a expressao
26
27 Det = simplify(det(J1)); % calcula o determinante da
      Jacobiana
28 Tr = simplify(trace(J1)); % calcula o traco da Jacobiana
```

Código-fonte 4 – Código do MATLAB[®] para cálculo da estabilidade do modelo genotípico com estratégia focal B

```
1 % Calcula o determinante e o traco da matriz Jacobiana do
      modelo genotipico com estrategia focal B para qualquer
      ponto de equilibrio
2
3 syms v d fo fb W Wo Wb Wy ao ab;
4
5
  eq = [ao*Wo/W; ab/W*(ab*Wb+ao*Wo+(1-ao-ab)*Wy)]; % define o
      sistema de equacoes
6
7 fo = 2*ao-ao^2;
8 \text{ fb} = ab^2;
9
10 Wo = 1*fo+2*fb+0.5*(1-fo-fb); % define os fitnesses de acordo
       com a matriz de recompensas escolhida
11 Wb = d*fo+1*fb+v*(1-fo-fb);
12 Wy = 2*fo+0.5*fb+1*(1-fo-fb);
13 W = fo*Wo+fb*Wb+(1-fo-fb)*Wy;
14
15 eq = subs(eq) % substitui os fitnesses
16
17 J = jacobian(eq, [ao ab]) % monta a matriz Jacobiana
18
19 fo = (6*v-5)/(10*v-8*d+5); % proporcoes fenotipicas do ponto
      de equilibrio
20 fb = (4*v-2*d)/(10*v-8*d+5);
21
22 ao = 1 - sqrt(1-fo);
23 \text{ ab} = \text{sqrt(fb)};
24
25 J1 = simplify(subs(J)) % substitui o ponto de equilibrio e
      simplifica a expressao
26
27 Det = simplify(det(J1)); % calcula o determinante da
      Jacobiana
28 Tr = simplify(trace(J1)); % calcula o traco da Jacobiana
```

Código-fonte 5 – Código do MATLAB[®] para cálculo da estabilidade do modelo genotípico com estratégia focal Y

```
1 % Calcula o determinante e o traco da matriz Jacobiana do
      modelo genotipico com estrategia focal Y para qualquer
      ponto de equilibrio
 2
3 syms v d fo fb W Wo Wb Wy ao ab;
4
5
  eq = [ao*Wo/W; ab/W*(ab*Wb+ao*Wo+(1-ao-ab)*Wy)]; % define o
      sistema de equacoes
6
7 fo = 2*ao-ao^2;
8 \text{ fb} = ab^2;
9
10 Wo = 1*fo+2*fb+0.5*(1-fo-fb); % define os fitnesses de acordo
       com a matriz de recompensas escolhida
11 Wb = 0.5*fo+1*fb+2*(1-fo-fb);
12 Wy = v*fo+d*fb+1*(1-fo-fb);
13 W = fo*Wo+fb*Wb+(1-fo-fb)*Wy;
14
15 eq = subs(eq) % substitui os fitnesses
16
17 J = jacobian(eq, [ao ab]) % monta a matriz Jacobiana
18
19 fo = (10-6*d)/(10*v-8*d+5); % proporcoes fenotipicas do ponto
       de equilibrio
20 fb = (6*v-5)/(10*v-8*d+5);
21
22 \text{ ao} = 1 - \text{sqrt}(1-fo);
23 \text{ ab} = \text{sqrt(fb)};
24
25 J1 = simplify(subs(J)) % substitui o ponto de equilibrio e
      simplifica a expressao
26
27 Det = simplify(det(J1)); % calcula o determinante da
      Jacobiana
28 Tr = simplify(trace(J1)); % calcula o traco da Jacobiana
```

Código-fonte 6 – Código do MATLAB[®] para cálculo da estabilidade do modelo genotípico com estratégia de cooperação

```
1 % Calcula o determinante e o traco da matriz Jacobiana do
      modelo genotipico com estrategia de cooperacao para
      qualquer ponto de equilibrio
2
3 syms v d fo fb W Wo Wb Wy ao ab;
4
5
  eq = [ao*Wo/W; ab/W*(ab*Wb+ao*Wo+(1-ao-ab)*Wy)]; % define o
      sistema de equacoes
6
7 fo = 2*ao-ao^2;
8 \text{ fb} = ab^2;
9
10 Wo = d*fo+2*fb+0*(1-fo-fb); % define os fitnesses de acordo
      com a matriz de recompensas escolhida
11 Wb = 0.5*fo+v*fb+2*(1-fo-fb);
12 Wy = 2*fo+0.5*fb+1*(1-fo-fb);
13 W = fo*Wo+fb*Wb+(1-fo-fb)*Wy;
14
15 eq = subs(eq) % substitui os fitnesses
16
17 J = jacobian(eq, [ao ab]) % monta a matriz Jacobiana
18
19 fo = (4*v+4)/(4*v*d-4*v-6*d+31); % proporcoes fenotipicas do
      ponto de equilibrio de coexistencia trimorfica
20 fb = (14-4*d)/(4*v*d-4*v-6*d+31);
21
22 \text{ ao} = 1 - \text{sqrt}(1-fo);
23 \text{ ab} = \text{sqrt(fb)};
24
25 J1 = simplify(subs(J)) % substitui o ponto de equilibrio e
      simplifica a expressao
26
27 Det = simplify(det(J1)); % calcula o determinante da
      Jacobiana
28 Tr = simplify(trace(J1)); % calcula o traco da Jacobiana
```