

UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS
Instituto de Ciências Exatas
Programa de Pós-graduação em Física

Ian Magalhães Braga

**CAMINHOS DA EVOLUÇÃO: aplicações de teoria dos jogos, probabilidade e
cálculo estocástico**

Belo Horizonte
2024

Ian Magalhães Braga

CAMINHOS DA EVOLUÇÃO: aplicações de teoria dos jogos, probabilidade e cálculo estocástico

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Física do Instituto de Ciências Exatas da Universidade Federal de Minas Gerais como requisito parcial para a obtenção do grau de Doutor em Ciências.

Orientador: Prof. Dr. Lucas Lages Wardil

Belo Horizonte
2024

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)

B813c Braga, Ian Magalhães.
Caminhos da evolução: aplicações de teoria dos jogos, probabilidade e cálculo estocástico / Ian Magalhães Braga. – 2024.
88 f. : il.

Orientador: Lucas Lages Wardil.
Tese (doutorado) – Universidade Federal de Minas Gerais,
Departamento de Física.
Bibliografia: f. 67-72.

1. Evolução. 2. Teoria dos jogos. 3. Probabilidade. 4. Processo estocástico.
I. Título. II. Wardil, Lucas Lages. III. Universidade Federal de Minas Gerais,
Departamento de Física.

CDU – 575.8+53 (043)



UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS EXATAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM FÍSICA

FOLHA DE APROVAÇÃO

A presente tese, intitulada "**Caminhos da evolução: aplicações de teoria dos jogos, probabilidade e cálculo estocástico**" de autoria de **IAN MAGALHÃES BRAGA** submetida à Comissão Examinadora, abaixo-assinada, foi aprovada para obtenção do grau de **DOUTOR EM CIÊNCIAS**, em onze de abril de 2024.

Belo Horizonte, 11 de abril de 2024.

Prof. Lucas Lages Wardil
Dickman
Orientador do estudante
Física/UFMG
Departamento de Física/UFMG

Prof. Ronald
Departamento de

Prof. Armando Gil Magalhães Neves
Departamento de Matemática/UFMG
Rossendorf

Prof. Ricardo Martinez Garcia
Helmholtz-Zentrum Dresden-

Prof. Mendeli Henning Vainstein
Instituto de Física/UFRGS



Documento assinado eletronicamente por **Ricardo Martinez Garcia, Usuário Externo**, em 15/04/2024, às 12:27, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Mendeli Henning Vainstein, Usuário Externo**, em 16/04/2024, às 08:28, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Armando Gil Magalhaes Neves, Professor do Magistério Superior**, em 16/04/2024, às 09:59, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Lucas Lages Wardil, Professor do Magistério Superior**, em 17/04/2024, às 12:34, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Ronald Dickman, Professor do Magistério Superior**, em 22/04/2024, às 10:20, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site https://sei.ufmg.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0, informando o código verificador **3181969** e o código CRC **585039C0**.

Referência: Processo nº 23072.221784/2024-45

SEI nº 3181969

Agradecimentos

Agradeço à minha mãe Solange Magalhães e ao meu pai Marcus Braga, sem os quais eu jamais estaria aqui, em todos os sentidos que essa afirmação pode ter.

Agradeço à minha namorada, Samille Rodrigues, que tanto me apoia nos meus sonhos.

Agradeço ao meu professor Lucas Wardil, que me guiou por um labirinto confuso, me ajudando a encontrar as saídas.

Agradeço ao professor Emmanuel Pereira, por tantas palavras de inspiração.

Agradeço à UFMG, palco do conhecimento que me foi ofertado.

Agradeço ao Tico, à Panda...

...e à Moana, pela luz.

Resumo

A famosa citação “Nada na biologia faz sentido, exceto sob a luz da evolução”, de Theodosius Dobzhansky, resume com perfeição o enorme poder explanatório da teoria da evolução, frente aos incontáveis fenômenos da biologia que vemos na atualidade, ou deixados em registro fóssil. Desde que foi proposta, independentemente por Darwin e Wallace, a teoria é considerada como a melhor maneira de explicar a diversidade da vida na Terra. As evidências de que todos os seres vivos tem uma origem em comum só se acumulam no decorrer do tempo. Hoje, o campo de pesquisa nessa área é mais interdisciplinar do que nunca, contando com biólogos, físicos, matemáticos e cientistas da computação. A abordagem que adotamos na nossa tese é a descrição da evolução por meio de modelos matemáticos, envolvendo equações de taxa determinísticas e, principalmente, modelos estocásticos, onde os parâmetros de interesse seguem uma distribuição de probabilidades. Primeiramente, nós estudamos a dinâmica do replicador acrescida da teoria dos jogos para estudar a evolução, respondendo a uma questão interessante acerca da escalada de agressividade em conflitos entre animais, e depois fazemos uma extensão da famosa equação do replicador para o caso onde uma população de presas com dois tipos distintos evolui na presença de predadores. Em seguida, nós usamos o processo de Moran para estudar um modelo de seleção de grupos original, com o intuito de explicar a emergência da cooperação. É possível mostrar que, mesmo perdendo para os desertores no mesmo grupo, os cooperadores podem ter vantagem no nível populacional, e terem probabilidade de próxima de 1 de dominar a população. Por fim, nós propomos um modelo matemático simples que engloba os três princípios básicos da evolução: hereditariedade, mutação e seleção. Mostramos como é possível obter as variações demográficas de uma característica na população em termos das variações no nível reprodutivo, e também como prever o caminho evolutivo de uma dada característica no longo prazo, dado o caminho evolutivo inicial. Em outras palavras, apresentamos um modelo que tem como objetivo prever a evolução de forma precisa e compreensível.

Palavras-chave: Dinâmica evolucionária; teoria dos jogos; probabilidade aplicada; cálculo estocástico.

Abstract

The famous quote “Nothing in biology makes sense, except in the light of evolution”, by Theodosius Dobzhansky, perfectly encapsulates the tremendous explanatory power of the theory of evolution in the face of the countless biological phenomena we observe today, or find preserved in the fossil record. Since it was independently proposed by Darwin and Wallace, the theory has been considered the best way to explain the diversity of life on Earth. The evidence that all living beings share a common origin only continues to accumulate over time. Today, research in this area is more interdisciplinary than ever, involving biologists, physicists, mathematicians, and computer scientists. The approach we take is to try to describe evolution through mathematical models, involving deterministic rate equations, but primarily through stochastic models, where the parameters of interest follow probability distributions. In Chapter 2, we study the replicator dynamics and introduce game theory into the study of evolution, addressing an interesting question about the escalation of aggression in animal conflicts. In Chapter 3, we extend the famous replicator equation to the case where a population of prey with two distinct types evolves in the presence of predators. In Chapter 4, we delve deeply into the Moran process so that we can use it in Chapter 5 to study an original group selection model, aiming to explain the emergence of cooperation. It is possible to show that, even losing to defectors within the same group, cooperators may have an overall advantage and have a probability close to 1 of dominating the population. Finally, in Chapter 6, we propose a simple mathematical model that encompasses the three basic principles of evolution: heredity, mutation, and selection. We demonstrate how it is possible to obtain demographic variations of a trait in the population in terms of variations at the reproductive level, and also how to predict the evolutionary path of a given trait in the long term, given the initial evolutionary path. In other words, we propose a model that aims to predict evolution.

Keywords: Evolutionary dynamics; game theory; applied probability; stochastic calculus.

Sumário

1	INTRODUÇÃO	9
2	A TEORIA DE JOGOS E A EQUAÇÃO DO REPLICADOR	12
2.1	Equação do replicador	12
2.2	Teoria dos jogos	13
3	A EQUAÇÃO DO REPLICADOR DEPENDENTE DE PREDADORES	17
3.1	Introdução	17
3.2	Equação do replicador dependente de predadores	19
3.3	Análise	22
3.4	Exemplo: Atratividade	23
3.5	Apêndice	24
4	O PROCESSO DE MORAN	26
4.1	Evolução neutra	26
4.2	Fórmula exata para a probabilidade de fixação	31
4.3	Aproximação para a probabilidade de fixação	32
4.3.1	Expansão de Kramers-Moyal	32
4.3.2	Equação Liouville	34
4.3.3	Equação de Fokker-Planck	35
4.3.4	Equação de Itô	37
4.3.5	Probabilidade de fixação	38
4.4	Comparação entre a fórmula exata e a aproximação	40
5	QUANDO A ESTOCASTICIDADE LEVA À COOPERAÇÃO	43
5.1	Introdução	43
5.2	Modelo	44
5.3	Resultados e análise	46
5.3.1	Limite determinístico	46
5.3.2	Probabilidade de fixação	47
5.4	Discussão	50
6	DINÂMICA ADAPTATIVA DE NASCIMENTO-MORTE	52
6.1	Introdução	52
6.2	Modelo	53
6.3	Varição demográfica	53
6.4	Dinâmica adaptativa	57

6.5	Variância em torno do ótimo	60
6.6	Discussão	62
7	CONCLUSÃO	63
	REFERÊNCIAS	66
	 APÊNDICES	 72
	APÊNDICE A – EQUAÇÃO DE FOKKER-PLANCK	73
A.1	Fórmula de Itô	73
A.2	Equação de Fokker-Planck	74
A.3	Equação de Fokker-Planck de trás para frente	75
	 APÊNDICE B – TRABALHOS EM DINÂMICA SOCIAL	 77
B.1	Invasão de um contrato social ótimo	77
B.2	Evolução estocástica de memes ruins	80
	 APÊNDICE C – TRABALHOS PUBLICADOS	 83
C.1	The predator-dependent replicator dynamics	83
C.2	When stochasticity leads to cooperation	84
C.3	Invasion of optimal social contracts	85
C.4	Stochastic evolution of bad memes	86
C.5	Trial of evolution: death-birth adaptive dynamics	87

1 Introdução

Darwin foi o primeiro a notar a trama intrincada por trás da história da evolução das espécies e a nos igualar aos outros animais. Mas foi Dawkins quem afirmou [33] que nós não somos nem mesmo as unidades básicas da seleção, e sim os genes. A informação genética transmitida de geração em geração por complexas cadeias de moléculas seria a maior expressão da vida nesse planeta, ao passo que nós, animais, seríamos apenas as suas descartáveis máquinas de propagação:

Somos máquinas de sobrevivência – veículos robóticos cegamente programados para preservar as moléculas egoístas conhecidas como genes. Esta é uma verdade que ainda me enche de espanto... mas nós, sozinhos na Terra, podemos rebelar-nos contra a tirania dos replicadores [33].

É possível, então, esquecer todos os animais por um momento, e descrever a teoria da evolução em apenas um parágrafo:

Em um ambiente com matéria e energia, sendo a matéria de variados tipos e se organizando de incontáveis maneiras, surgiu um objeto capaz de fazer cópias de si mesmo, e as fez aos montes. Acontece que as cópias copiavam a capacidade de fazer cópias, e suas cópias fizeram cópias. Todavia, nem todas eram iguais, a capacidade de fazer cópias não era perfeita, algumas eram um pouco maiores, outras menores, mais, ou menos estáveis em determinadas condições, e como a matéria e a energia eram limitadas, não era possível para todos os diferentes tipos de cópias continuarem fazendo cópias no mesmo ritmo, sendo selecionadas para existir, depois de um certo tempo, apenas as melhores cópias em perpetuar cópias.

Na verdade, talvez possamos resumir esse processo que vem moldando a vida na terra há bilhões de anos em apenas três palavras: hereditariedade, mutação e seleção. É só isso. Essa é a ideia por detrás da resposta a uma das perguntas mais importantes da ciência, e talvez a mais pessoal de todas: de onde viemos? Essa simples ideia, no entanto, contrasta com a estupefaciente variedade de formas de vida, e de maneiras de levar a vida. Esses mesmos três princípios moldaram uma ameba e um camaleão, levaram a vida do pólo norte ao pólo sul, dos topos das montanhas ao fundo do mar, em forma de urso, girassol, albatroz, polvo e carrapato. Mas para além das complexas e exuberantes formas que a vida tomou nesse processo, no seu cerne, a evolução é apenas um processo matemático.

Um dos primeiros trabalhos a matematizar a vida foi o influente Ensaio sobre o Princípio da População [2], onde Malthus propõem que, dado recursos ilimitados, uma população com taxa de crescimento positiva iria crescer exponencialmente rumo ao infinito. O trabalho foi fonte de inspiração para próprio Darwin:

Não há exceção à regra que, se todo ser se multiplicasse naturalmente e não fosse destruído, em breve a terra seria coberta pela descendência de um só par. O próprio homem, que se reproduz tão lentamente, veria seu número dobrado a cada vinte e cinco anos, e, nesta proporção, em menos de mil anos não haveria espaço suficiente no globo onde se conservasse de pé [3].

A noção óbvia da limitação do planeta, somada à exponencialidade do crescimento quando deixado sem limites, levou Darwin a entender a causa da seleção natural, ou, como ele preferia chamar, *struggle for existence*. A teoria da evolução começa, portanto, a partir da compreensão matemática da replicação da vida. Porém, por mais de um século os esforços para ir além e compreender as causas e efeitos por trás dos três preceitos básicos da evolução ficaram quase que exclusivamente a cargo dos biólogos.

Um dos primeiros matemáticos a tentar modelar a evolução foi Ronald Fisher. Ele explicou o motivo de nem sempre ser possível atingir um estado ótimo evolucionário devido a ótimos locais que possam estar pelo caminho da evolução, fazendo com que a população fique presa em uma dada configuração localmente estável (tal como no análogo da energia potencial em mecânica) [6]. Algumas décadas mais tarde, John Maynard Smith foi o primeiro a introduzir conceitos de teoria dos jogos para analisar situações em que o sucesso dos tipos dependem da frequência dos demais tipos na população [7]. Por exemplo, porque existe um limite na escalada de agressividade em disputas por acesso reprodutivo entre machos? Uma simples análise evolutiva do jogo Hawk-or-Dove explica por que ser mais agressivo nem sempre é vantajoso.

A incorporação da teoria dos jogos, no entanto, deixou outras questões em aberto, a mais peculiar de todas sendo conhecida como o *paradoxo da cooperação*. Isto é, como pode a seleção natural, tão voraz e individualista, fazer emergir na natureza indivíduos altamente cooperativos como as abelhas, capazes até de darem a vida pelo grupo? O jogo do Dilema do Prisioneiro mostra claramente que desertar é um equilíbrio, no sentido de que, se cooperar e desertar são as duas únicas ações possível, a melhor resposta é sempre desertar, independente do que o oponente fizer. Para resolver esse “paradoxo” foi preciso uma matemática um pouco mais elaborada. A primeira explicação razoável veio com o influente trabalho de Hamilton [60] e sua famosa regra de seleção de parentesco $b/c > 1/r$. Essa regra diz que se a razão benefício custo for maior do que o inverso de um certo “grau de parentesco”, a cooperação é sustentável. Alguns anos mais tarde, vários físicos foram atraídos para esse problema dando contribuições importantes. Por exemplo,

usando técnicas avançadas de física estatística, os autores em [37] conseguiram mostrar que quando uma população está estruturada em uma rede com interações limitadas a k vizinhos a cooperação pode ser favorável caso $b/c > k$.

Nessa tese, iremos usar técnicas matemáticas modernas da teoria dos jogos, da probabilidade e do cálculo estocástico, para discutir com profundidade várias questões interessantes envolvendo a dinâmica da evolução. Iremos partir de modelos simples e obteremos importantes resultados analíticos, que muito esclarecem sobre a teoria que lança luz sobre a vida. Ainda, tentaremos propor um modelo geral partindo dos três preceitos básicos da evolução na tentativa de prever os seus desdobramentos. Será possível prever a evolução?

É o que vamos tentar.

2 A teoria de jogos e a equação do replicador

2.1 Equação do replicador

A primeira pergunta que iremos responder é porque na natureza as disputas reprodutivas entre machos quase nunca escalam para violência. É claro que existem brigas sangrentas, como no caso dos elefantes marinhos (Figura 1), mas para boa parte dos animais, como os cervos, as disputas são muito mais cautelosas (Figura 2).



Figura 1 – Elefantes-marinhos competem brutalmente. Fonte [83].



Figura 2 – Cervos competem de maneira cortês. Fonte [84].

Suponha que existam dois tipos de machos na população, A e B . O tipo A é mais agressivo e escala a briga até o final. Já o tipo B é mais passivo e foge caso o adversário queira escalar. Suponha que esses dois tipos tenham, respectivamente, aptidões reprodutivas f_A e f_B . As equações que descrevem a quantidade de indivíduos de cada um dos tipos na população N_A e N_B são dadas por

$$\frac{dN_A}{dt} = f_A N_A - N_A \frac{N_A + N_B}{K}$$

$$\frac{dN_B}{dt} = f_B N_B - N_B \frac{N_A + N_B}{K},$$

onde ambos os tipos sofrem a mesma competição logística representada pelo termo $1/K$, pois são da mesma espécie e diferem apenas no comportamento reprodutivo.

Nós estamos interessados nas frequências relativas de cada um dos tipos na população. Então, definimos $x_A = N_A/(N_A + N_B)$, $x_B = N_B/(N_A + N_B)$ e $f = f_A x_A + f_B x_B$. Após algumas manipulações obtemos o sistema

$$\frac{dx_A}{dt} = x_A (f_A - f)$$

$$\frac{dx_B}{dt} = x_B (f_B - f),$$

conhecido na literatura como a *dinâmica do replicador* [9]. É fácil ver que se $f_A > f_B$ o tipo A domina a população, enquanto que se $f_A < f_B$ quem domina é o tipo B . Você poderia pensar, então, que o tipo mais agressivo vai dominar a população, já que ele leva vantagem na disputa contra o tipo B . Porém, quando um macho A encontra outro A , ambos correm sério risco de se ferir, inviabilizando futuras tentativas de reprodução, enquanto que dois machos B não se machucam e um deles acaba saindo vencedor do confronto sem correr nenhum risco. Isso quer dizer que, se você vai enfrentar um macho B , certamente é melhor ser agressivo e garantir o prêmio, mas, se vai enfrentar um macho A , então é melhor ser passivo e não escalar, pois o bônus reprodutivo não compensa os possíveis custos. Logo, temos que $f_A > f_B$ se houverem muitos machos B na população. Se houverem muitos machos A é perigoso ser agressivo e $f_A < f_B$. Isso significa que, para modelar corretamente essa situação, as aptidões reprodutivas não podem ser constantes, mas, sim, depender das frequências relativas de cada um dos tipos na população. É aí que entra a teoria dos jogos.

2.2 Teoria dos jogos

A teoria de jogos é uma ramo da matemática aplicada que estuda situações em que os indivíduos escolhem diferentes ações para tentar maximar o ganho levando em consideração que todos os envolvidos estão tentando fazer o mesmo. Basicamente, um jogo é composto por um conjunto de estratégias e um conjunto de funções que determinam o ganho de cada indivíduo (o ganho depende das estratégias de todos os indivíduos). A partir de hipóteses sobre a racionalidade dos envolvidos e o tipo de informações disponíveis, a teoria deriva uma série de predições, entre elas, o famoso conceito de equilíbrio de Nash [80].

John Maynard Smith foi quem mapeou o formalismo da teoria de jogos à teoria da evolução, dando origem à teoria evolutiva de jogos. Basicamente, mapeia-se as estratégias

aos fenótipos (com base hereditária) e os ganhos do jogo à aptidão reprodutiva. Assim, as interações entre os indivíduos de uma população são chamadas de jogos.

Consideremos a interação entre dois machos disputando o acasalamento com uma fêmea. O macho que conseguir acasalar com a fêmea tem um valor v acrescido na sua aptidão reprodutiva. Há dois tipos de machos: o agressivo (Gavião) e o passivo (Pombo). Esse jogo é chamado de jogo Gavião-Pombo. Se um Gavião (agressivo) interage com um Pombo (passivo) ele tem um ganho v . Mas se dois machos agressivos se encontram na disputa, o que perde o confronto sai ferido, e, como ele fica inviabilizado de procurar por novas oportunidades, talvez para sempre, ele paga um custo c na sua aptidão reprodutiva, com $v < c$. Portanto, dizemos que o ganho de um Gavião interagindo com um Gavião é $(v - c)/2$, onde levamos em conta que ambos tem a mesma chance de ganhar e saírem feridos. Por outro lado, se um Pombo interage com um Pombo, ele tem um ganho $v/2$, e, se um Pombo interage com um Gavião, o ganho do Pombo é 0. Fica claro que é sempre melhor fazer o contrário do que o adversário, o que indica uma possível situação de coexistência.

Game theory: Hawk-or-dove dynamics

	Hawk	Dove
Hawk	$(v - c)/2$	v
Dove	0	$v/2$

$$v < c$$



Figura 3 – O jogo Gavião-Pombo modela a escalada de agressividade nas disputas reprodutivas entre machos. Fonte [85].

Comumente, um modelo da teoria evolutiva de jogos começa com uma matriz de ganho geral

$$\begin{array}{c} A \quad B \\ A \begin{pmatrix} a & b \end{pmatrix} \\ B \begin{pmatrix} c & d \end{pmatrix} \end{array}$$

onde a primeira linha mostra os ganhos de um indivíduo A e a segunda linha mostra os ganhos de um indivíduo B . Por exemplo, quando um indivíduo A interage com um B , o primeiro ganha b e o segundo ganha c . Suponha que a população é bem misturada, isto é, que um indivíduo tenha probabilidade x_A de interagir com um A e probabilidade x_B de

interagir com um B . As aptidões reprodutivas dos indivíduos são dadas por

$$f_A = 1 + \delta(ax_A + bx_B)$$

$$f_B = 1 + \delta(cx_A + dx_B),$$

onde δ mede a importância que as interações tem para o sucesso reprodutivo da espécie, $ax_A + bx_B$ é o ganho médio dos indivíduos do tipo A e $cx_A + dx_B$ é o ganho médio dos indivíduos do tipo B .

Substituindo f_A e f_B na equação do replicador e tomando $x_B = 1 - x_A$, temos

$$\frac{dx_A}{dt} = \delta x_A (1 - x_A) [(a - b - c + d)x_A + b - d].$$

Essa equação tem quatro dinâmicas diferentes dependendo das relações de ordem entre os coeficientes da mesma coluna da matriz de ganho. Um esquema é mostrado na Figura 4.

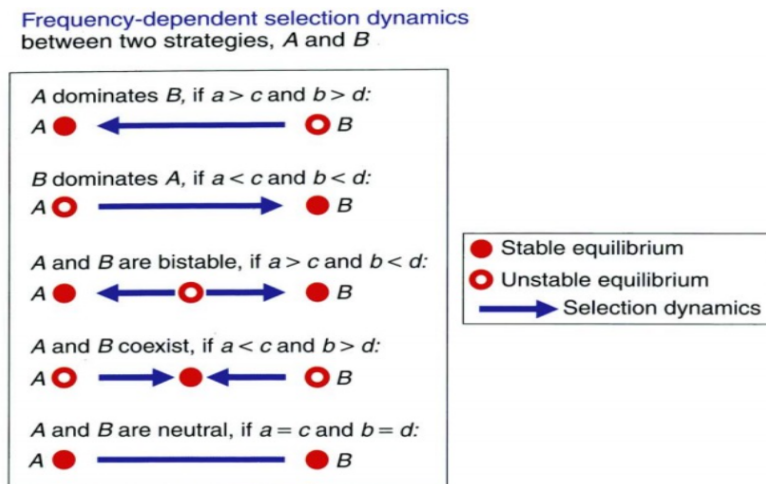


Figure 4.4 There are five possibilities for the selection dynamics between two strategies: (i) A dominates B , (ii) B dominates A , (iii) A and B are bistable, (iv) A and B coexist in a stable equilibrium, and (v) A and B are neutral variants of each other.

Figura 4 – Existem cinco dinâmicas possíveis dadas as relações de ordem entre os coeficientes da mesma coluna. Fonte [8].

Se $a \geq c$ e $b \geq d$, com alguma das desigualdades estrita, então x_A sempre tem derivada positiva, e em algum momento teremos $x_A = 1$ e $x_B = 0$. Dizemos que A domina B . Se $a \leq c$ e $b \leq d$, também com alguma das desigualdades estrita, ocorre o contrário, e nesse caso B domina A . Se $a > c$ e $b < d$, ambos os tipos podem dominar a população, dependendo da condição inicial. Nesse cenário o sistema tem um ponto de equilíbrio instável $x_A^* = (d - b)/(a - b - c + d)$, o tipo A dominando se $x_A(0) > x_A^*$ e o tipo B dominando se $x_A(0) < x_A^*$. Por fim, se $a < c$ e $b > d$, os dois tipos coexistem na população, uma vez que nesse caso o ponto de equilíbrio x_A^* é estável.

O jogo Gavião-Pombo se encaixa no último caso em que há coexistência entre as estratégias na população. Quanto maior for o custo da briga, menor será a fração

de indivíduos agressivos no equilíbrio, e devemos esperar que muitos confrontos não escalem para a violência. Todavia, é claro que isso também depende do valor associado à reprodução. Quanto maior v , mais vale a pena ser agressivo, e por isso não é supressa que os elefantes-marinhos lutem sem parcimônia enquanto os cervos disputam de maneira cortês. Em cada confronto os cervos estão disputando apenas uma fêmea, enquanto que os elefantes-marinhos competem por haréns com até 50 fêmeas [12].

3 A equação do replicador dependente de predadores

Este trabalho, dos autores Ian Braga e Lucas Wardil, foi publicado na revista *Journal of Physics A: Mathematical and Theoretical*, em Dezembro de 2021, com o título *The predator-dependent replicator dynamics*.

3.1 Introdução

Um dos primeiros modelos sobre dinâmica de populações data da teoria de crescimento dos coelhos proposta por Fibonacci [1]. Todavia, foi a observação de que a população iria crescer em progressão geométrica enquanto a comida crescia em progressão aritmética que chamou atenção para a dinâmica de populações [2]. A introdução do chamado termo logístico melhorou a aplicabilidade dos modelos, influenciando fortemente o trabalho de Darwin [3]. A conexão entre o mecanismo da evolução proposta por Darwin e Wallace [3,4], com a unidade de seleção, o gene, investigado por Mendel [5], foi desenvolvida por Fisher [6]. O seu trabalho seguiu em diversas direções, sendo uma de especial interesse para nós: a introdução da teoria dos jogos na dinâmica evolucionária, feita por John Maynard Smith [7].

A teoria dos jogos evolucionária mapeia os conceitos de estratégia e ganho da teoria dos jogos aos conceitos de fenótipo e sua aptidão reprodutiva [8]. A dinâmica do replicador, introduzida por Taylor e Jonker [9], e assim nomeada por Schuster e Sigmund [10], é uma ferramenta simples para analisar a competição entre dois tipos de uma mesma espécie. O ganho obtido nas interações entre indivíduos é o que determina o crescimento per capita de cada tipo. A ideia de quase-espécie é geralmente associada a essa teoria porque pequenas variações do material genético podem mudar completamente o fenótipo, criando diferentes tipos de indivíduos de uma mesma espécie [13].

A dinâmica do replicador assume que o ambiente é constante. Todavia, a interação entre o ambiente e a dinâmica evolucionária geralmente é importante [14]. Por exemplo, em [15] a dinâmica tradicional do replicador com aptidões dependentes das frequências de cada tipo é analisada com uma matriz de ganho cujos valores mudam dependendo de fatores ambientais. Esses fatores podem ser recursos disponíveis, oportunidade de reprodução ou mesmo tomada de risco. Em [16], os autores estudam um modelo estocástico onde os efeitos ambientais são capturados por um parâmetro que varia no tempo e que influencia as probabilidades de morte e reprodução dos indivíduos. Nesse trabalho é possível modelar como um habitat que varia pode modificar o estado ótimo de alguma característica em

particular. Por exemplo, plantas com sementes grandes que estocam reservas metabólicas geralmente são melhores em se estabelecer em períodos de extrema competição, enquanto as plantas com sementes menores, mas produzidas em maior quantidade, tem maior chance de colonizar um novo habitat durante uma expansão rápida [17]. Finalmente, em [14] os autores fazem uma revisão de trabalhos que exploram a relação entre as dinâmicas ecológicas e evolucionárias e concluem que em muitas situações, provavelmente na maioria delas, as escalas de tempo das dinâmicas ecológicas e reprodutivas são as mesmas, em contraste com senso comum de que a evolução ocorre muito lentamente se comparada com as mudanças ecológicas. De fato, eles propõe uma analogia a famosa frase de Dobzhansky, sugerindo que “nada na evolução ou na ecologia faz sentido, se não sobre a luz uma da outra”.

Nesse trabalho nós estamos interessado em entender como as interações entre predadores e presas podem influenciar as mudanças evolutivas das presas, e em como as mudanças evolutivas modificam o balanço ecológico entre predadores e presas. É sabido que a presença de predadores é importante para definir os rumos da evolução [18]. De fato, Darwin notou que as cores vistosas da cauda do pavão, apesar de o ajudarem na reprodução, também podiam atrair predadores [19]. Aqui nós investigamos a evolução de dois alelos concorrentes em uma população de presas cuja dinâmica está acoplada com a dos predadores. Existem apenas duas espécies, o predador e a presa, com a presa podendo ser de dois tipos.

A análise de modelos de duas presas e um predador tem uma extensa literatura [20–24], com o foco principal na descrição ecológica da interação entre três espécies. Nesses trabalhos as taxas de reprodução e predação são sempre constantes. Aqui nós analisamos o caso onde as taxas de reprodução e predação dependem das frequências relativas dos tipos de presas na população. Nos termos da teoria dos jogos, dizemos que as presas jogam dois jogos: um que define a aptidão reprodutiva, e outro que define a qualidade da defesa contra os predadores. Assim, nós analisamos uma dinâmica do replicador com uma matriz de ganho que depende de um fator ambiental [15]. No nosso caso, o fator é o número de predadores. Como nós obtemos uma equação análoga, nós chamamos nossa equação de *equação do replicador dependente de predadores*.

Nós fornecemos uma análise geral da equação e ilustramos os resultados com um exemplo interessante, um caso em que existem duas presas com diferentes visuais, um mais atrativo do que o outro tanto para parceiros em potencial quanto para predadores. Nós mostramos que pode haver um polimorfismo estável das presas e também que elas podem diminuir sua taxa de predação coexistindo. Existem evidências empíricas que o polimorfismo nas presas pode diminuir o sucesso dos predadores [25, 26].

3.2 Equação do replicador dependente de predadores

Vamos considerar um modelo de dois tipos de presas interagindo com um predador. As premissas do modelo são:

- Na ausência de predadores e em populações monomórficas, a única presa cresce logisticamente.
- Na ausência de predadores e em populações polimórficas, as taxas de crescimento são dependentes das frequências relativas.
- A taxa de predação também depende das frequências relativas.
- Na ausência de presas os predadores são extintos.
- O crescimento dos predadores depende da disponibilidade das presas.

Sejam X_A e X_B o número de presas de cada um dos tipos A e B , respectivamente, e $x_A = X_A/(X_A + X_B)$ e $x_B = X_B/(X_A + X_B)$ as frequências relativas de cada tipo na população e Y o número de predadores. O sistema de equações diferenciais é dado por

$$\begin{aligned}\frac{dX_A}{dt} &= X_A \left[f_A(x_A, x_B) - \frac{X_A + X_B}{K} - f'_A(x_A, x_B)Y \right] \\ \frac{dX_B}{dt} &= X_B \left[f_B(x_A, x_B) - \frac{X_A + X_B}{K} - f'_B(x_A, x_B)Y \right] \\ \frac{dY}{dt} &= Y [-\beta + \gamma f'_A(x_A, x_B)X_A + \gamma f'_B(x_A, x_B)X_B],\end{aligned}\quad (3.1)$$

onde $f_A(f_B)$ e $f'_A(f'_B)$ são respectivamente as taxas de crescimento e captura da presa A (B). Vale ressaltar que a notação “f-linha” é usada apenas para tornar f diferente de f' , isto é, o “f-linha” não se refere à derivada de f . A capacidade logística do ambiente é escalada por K , β é a taxa de morte dos predadores e γ é a eficiência dos predadores no consumo das presas.

O novo aspecto do nosso modelo, se comparado com os modelos de duas presas e um predador convencionais, é que as taxas de crescimento e predação dependem das frequências relativas de cada um dos tipos na população.

Nós definimos o nosso modelo em termos dos conceitos da teoria dos jogos onde as presas jogam dois jogos, um que influencia as taxas de reprodução, cuja matriz de ganho é dada por

$$\begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix}, \quad (3.2)$$

e outro que influencia as taxas de predação, com matriz de ganho dada por

$$\begin{pmatrix} a' & b' \\ c' & d' \end{pmatrix}. \quad (3.3)$$

Assumindo que as presas interagem em uma população bem misturada, o ganho médio do tipo A e do tipo B na reprodução é dada por $ax_A + bx_B$ e $cx_A + dx_B$, respectivamente. Já o ganho da predação é dado por $a'x_A + b'x_B$ e $c'x_A + d'x_B$. Note que no jogo da predação é melhor ter um ganho menor.

Em uma primeira aproximação nós podemos assumir que os jogos contribuem linearmente para as taxas de reprodução e predação, de forma que temos

$$\begin{aligned} f_A &= r + \delta(ax_A + bx_B) \\ f'_A &= p + \delta(a'x_A + b'x_B) \\ f_B &= r + \delta(cx_A + dx_B) \\ f'_B &= p + \delta(c'x_A + d'x_B), \end{aligned}$$

onde r é a taxa básica de reprodução, p é a taxa básica de predação e δ é a magnitude da força de seleção. Como nós estamos lidando com dois tipos de uma mesma espécie, as taxas de reprodução e predação não diferem muito, e na prática δ é uma quantidade pequena.

Ainda, nós podemos simplificar a análise matemática notando que

$$f_A = r + \delta(ax_A + bx_B) = (r + \delta a)x_A + (r + \delta b)x_B,$$

de forma que nós podemos absorver os parâmetros r , p e δ na matriz de ganho fazendo as mudanças $(r + \delta a) \rightarrow a$, $(r + \delta b) \rightarrow b$, $(p + \delta a') \rightarrow a'$, $(p + \delta b') \rightarrow b'$, $(r + \delta c) \rightarrow c$, $(r + \delta d) \rightarrow d$, $(p + \delta c') \rightarrow c'$ e $(p + \delta d') \rightarrow d'$. As taxas de reprodução e predação ficam escritas então

$$\begin{aligned} f_A &= ax_A + bx_B \\ f'_A &= a'x_A + b'x_B \\ f_B &= cx_A + dx_B \\ f'_B &= c'x_A + d'x_B. \end{aligned}$$

Substituindo essas expressões no sistema (3.1) nós obtemos o sistema de equações diferenciais

$$\begin{aligned} \frac{dX_A}{dt} &= X_A \left[\frac{aX_A + bX_B}{X_A + X_B} - \frac{X_A + X_B}{K} - \frac{a'X_A + b'X_B}{X_A + X_B} Y \right] \\ \frac{dX_B}{dt} &= X_B \left[\frac{cX_A + dX_B}{X_A + X_B} - \frac{X_A + X_B}{K} - \frac{c'X_A + d'X_B}{X_A + X_B} Y \right] \\ \frac{dY}{dt} &= Y \left[-\beta + \gamma \frac{a'X_A + b'X_B}{X_A + X_B} X_A + \gamma \frac{c'X_A + d'X_B}{X_A + X_B} X_B \right]. \end{aligned} \quad (3.4)$$

Enfatizamos que os coeficientes da matriz de jogos a , b , c e d são taxas de reprodução efetivas, que não diferem muito entre si, o mesmo valendo para os coeficientes de predação.

Isto é, as presas A e B tem sempre taxas de reprodução e predação similares, mas essas taxas variam levemente quando a composição da população varia entre proporções de A e B . Ainda assim, veremos que pequenas variações nos coeficientes podem resultar em previsões distintas e não triviais sobre a coexistência dos tipos no longo prazo.

Nós também podemos definir as aptidões efetivas das presas, isso é, a resultante das interações entre as presas nas disputas reprodutivas e na evasão de predadores. Elas são

$$\begin{aligned}\tilde{f}_A &= \tilde{a}x_A + \tilde{b}x_B \\ \tilde{f}_B &= \tilde{c}x_A + \tilde{d}x_B,\end{aligned}$$

onde $\tilde{a} = a - a'Y$, $\tilde{b} = b - b'Y$, $\tilde{c} = c - c'Y$ e $\tilde{d} = d - d'Y$ são os coeficientes de ganho dependente de predadores.

Assim, a projeção das órbitas do sistema (3.4) no simplex definido por $x_A + x_B = 1$ nos fornece as equações

$$\begin{aligned}\frac{dx_A}{dt} &= x_A(\tilde{f}_A - \phi) \\ \frac{dx_B}{dt} &= x_B(\tilde{f}_B - \phi),\end{aligned}\tag{3.5}$$

onde $\phi = x_A\tilde{f}_A + x_B\tilde{f}_B$ é a aptidão média das presas. Como $x_B = 1 - x_A$ nós podemos definir $x = x_A$ tal que

$$\frac{dx}{dt} = x(1-x) \left[(\tilde{a} - \tilde{b} - \tilde{c} + \tilde{d})x + \tilde{b} - \tilde{d} \right],\tag{3.6}$$

que é a *equação do replicador dependente de predadores*. A forma dessa equação é análoga a equação do replicador, com a matriz de ganho dada por

$$\begin{pmatrix} \tilde{a} & \tilde{b} \\ \tilde{c} & \tilde{d} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a - a'Y & b - b'Y \\ c - c'Y & d - d'Y \end{pmatrix}.\tag{3.7}$$

A diferença da dinâmica tradicional do replicador é que os elementos da matriz de ganho não são constantes, mas dependem do número de predadores.

Alguns casos triviais podem ser rapidamente analisados. Primeiro, na ausência de predadores, $Y = 0$, ou se as presas tiverem as mesmas taxas de captura, $a' = b' = c' = d'$, as presas jogam apenas o jogo reprodutivo, e a equação clássica do replicador é recuperada. Nesse caso, a análise é a mesma da escolha racional da teoria dos jogos, e a dinâmica é completamente descrita pelos coeficientes de ganho da matriz do jogo de reprodução 3.2. Se $a > c$ e $b > d$, o ponto $x = 1$ é um atrator global, isso é, o tipo A sempre domina a população; se $a > c$ e $b < d$, então existe um equilíbrio interno instável, convergindo para $x = 0$ ou $x = 1$; se $a < c$ e $b > d$ os pontos $x = 0$ e $x = 1$ são instáveis e o ponto

$x^* = (d - b)/(a - b - c + d)$ é um equilíbrio estável; se $a < c$ e $b < d$ o ponto $x = 0$ é um atrator global, o tipo B domina a população.

O segundo caso trivial é quando ambas as presas tem taxas de reprodução iguais $a = b = c = d$, isso é, nesse caso a dinâmica é totalmente governada pela matriz de ganho da predação (3.3). A análise é análoga porém com as desigualdades invertidas, dado que esses ganhos contam de forma negativa nas aptidões efetivas dos tipos de presas.

O terceiro caso trivial é quando o número de predadores é constante, o que pode acontecer caso a dinâmica dos predadores não dependa muito das duas presas. A análise aqui também é equivalente ao primeiro caso, mas com os coeficientes da matriz de ganho trocados pelos da matriz efetiva (3.7).

3.3 Análise

No caso geral a população de predadores co-evolui com a população de presas, e a matriz de ganho tem uma dependência temporal no número de predadores. Já que existem 4 diferentes classes de jogos para reprodução e predação então existem 16 combinações possíveis de jogos, mostradas na Figura 5.

Se os jogos de predação e reprodução são da mesma classe, como nos casos 1, 6, 11 e 16, então a dinâmica é trivial. Nos outros casos, o jogo muda durante a evolução do sistema e a análise é não trivial. Dai, a principal questão é sobre qual as condições para a persistência de dois tipos de presas com os predadores.

O sistema dinâmico que nós estamos analisando é um exemplo das equações mais gerais de Kolmogorov, para as quais condições de persistência podem ser derivadas [24], como mostrado no apêndice. Para o nosso sistema, as condições de persistência são dadas por

$$(i) \quad (bd' - b'd)\gamma K + (b'/d' - 1)\beta > 0 \quad (3.8)$$

$$(ii) \quad (ca' - c'a)\gamma K + (c'/a' - 1)\beta > 0. \quad (3.9)$$

Isso é, para termos coexistência dos dois tipos de presas ambas as condições devem ser satisfeitas. Nós ressaltamos que essas são condições suficientes, mas não necessárias. Isoladamente, a condição (i) garante que a presa A não é extinta, e a condição (ii) garante o mesmo para a presa B . Se a capacidade logística for grande o suficiente as condições podem ser simplificadas para

$$\begin{aligned} (i) \quad & (bd' - b'd)\gamma K > 0 \\ (ii) \quad & (ca' - c'a)\gamma K > 0. \end{aligned} \quad (3.10)$$

Analisando as condições simplificadas nós vemos que pode haver coexistência em todos os

nenhuma chance para o tipo B . Todavia, se os predadores estão presentes, o tipo menos atrativo pode coexistir com o mais atrativo caso as condições (3.8) e (3.9) sejam satisfeitas, que é o caso ilustrado na Figura 6. Note que, nesse exemplo, ambos os jogos de reprodução e predação são jogos de dominância. Ainda assim, dado que as condições (3.8) e (3.9) são satisfeitas, existe coexistência. Conseqüentemente, se houverem duas cores distintas, por exemplo, uma mais atrativa para parceiros em potencial, mas também para predadores, pode haver coexistência de presas polimórficas. Mais ainda, nesse exemplo ambas as presas tem uma menor taxa de predação coexistindo do que vivendo em populações monomórficas. Logo, nesse caso, a coexistência estável de presas polimórficas pode diminuir o sucesso dos predadores. Evidências empíricas sugerem o mesmo [25, 26].

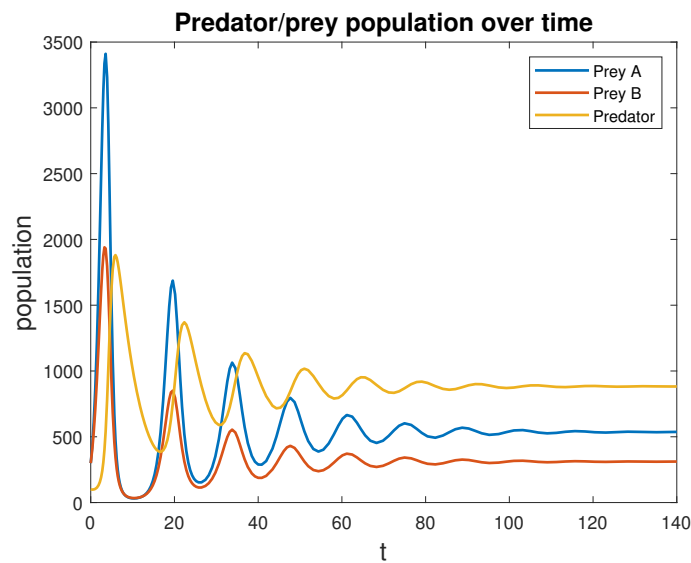


Figura 6 – Presas polimórficas. Mesmo que os dois jogos sejam de dominância, na presença de predadores ambos os tipos coexistem, dado que as condições (i) e (ii) são satisfeitas. Ainda, nesse caso a taxa de predação de ambas as presas é diminuída pela presença uma da outra. Os parâmetros são $a = b = 1.2$, $c = d = 1$, $a' = 0.0013$, $b' = 0.0012$, $c' = 0.001$, $d' = 0.0011$, $\gamma = \beta = 0.2$ e $K = 10000$.

3.5 Apêndice

Nosso sistema é um caso especial das equações de Kolmogorov [24]:

$$\begin{aligned} \frac{dX_A}{dt} &= X_A F_A(X_A, X_B, Y) \\ \frac{dX_B}{dt} &= X_B F_B(X_A, X_B, Y) \\ \frac{dY}{dt} &= Y G(X_A, X_B, Y) \end{aligned} \quad (3.11)$$

com condições iniciais $X_A(0) > 0$, $X_B(0) > 0$, e $Y(0) > 0$; F_A , F_B , e G diferenciáveis. Para conectar nosso modelo nós interpretamos as duas primeiras equações como determinando a dinâmica das presas e a terceira a dinâmica dos predadores.

Seja E_0 a origem, E_A o equilíbrio da presa A sozinha e E_B o equilíbrio da presa B sozinha. Como provado em [24], as condições gerais para a persistência dos três tipos são dadas por

(H1) F_A, F_B, G são C^1 em (X_A, X_B, Y) .

(H2) Todas as soluções do sistema são limitadas.

(H3) E_A e E_B são pontos de equilíbrio hiperbólicos.

(H4) Interior a cada plano de coordenadas existe no máximo um equilíbrio, que é instável na direção positiva ortogonal ao plano, e ao redor do qual não existem órbitas periódicas.

(H5) A origem $E_0 = (0, 0, 0)$ é instável na direção das presas e estável na direção dos predadores.

Nós mostramos que nosso sistema satisfaz todas as condições e, em particular, a hipótese (H4) é satisfeita para nosso modelo se as condições não triviais

$$(i) \quad (bd' - b'd)\gamma K + (b'/d' - 1)\beta > 0 \quad (3.12)$$

$$(ii) \quad (ca' - c'a)\gamma K + (c'/a' - 1)\beta > 0 \quad (3.13)$$

forem satisfeitas.

4 O processo de Moran

4.1 Evolução neutra

Os ancestrais dos morcegos enxergavam bem, mas quando passaram a viver nas cavernas a evolução guiou para a formação de morcegos sem visão, Figura 7. Isso quer dizer que enxergar é uma desvantagem adaptativa? A evolução passou milhões de anos selecionando para viver os bichos com a visão o mais acurada possível, criou a partir de uma tentativa e erro incansável uma legítima câmera com decodificação imediata no cérebro, para depois dizer que o melhor é não enxergar, só porque o animal talvez não precise muito da visão? Muitos biólogos argumentam que a visão é custosa, e por isso quando perde a serventia ela se torna um fardo, assim como qualquer outro tipo de atrofia tão comum na natureza, como os braços do T-rex. Aqui iremos argumentar contra essa hipótese, mostrando a partir de um modelo matemático simples e elegante que a visão, e qualquer outra característica, não precisa ser uma desvantagem para sumir, pelo contrário, precisa ser uma vantagem para persistir.



Figura 7 – Os morcegos perderam a visão quando seus ancestrais passaram a viver nas cavernas. Fonte [86].

Outra questão interessante, muito cara para a evolução, é a determinação dos tempos de separação de duas linhagens na árvore da vida, Figura 8. Uma forma de se fazer isso é através do registro fóssil. Mas, além dessa técnica depender de que nós encontremos os fósseis, seria muito bom ter uma outra maneira de calcular esses tempos para podermos comparar com as datações radioativas. E existe, é conhecido como relógio molecular, e o seu princípio de funcionamento também é explicado com o modelo que estudaremos a

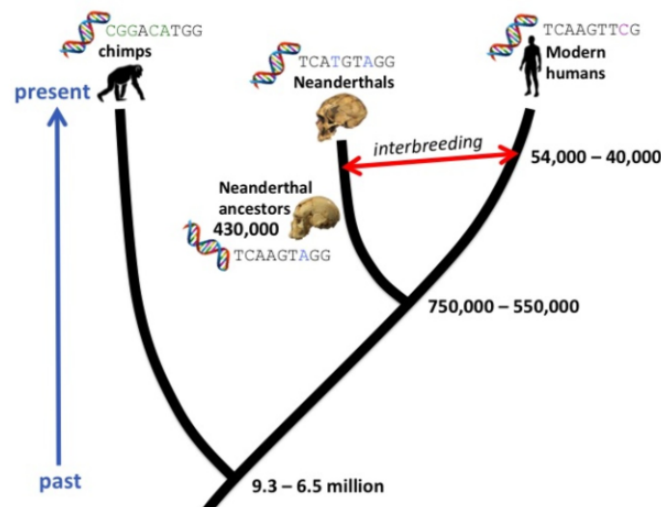


Figura 8 – Podemos usar o DNA para construir um relógio molecular que nos dá o tempo de separação entre diferentes linhagens. Fonte [87].

seguir.

O *processo de Moran* [11] descreve a evolução de uma população constante de tamanho N . É um modelo estocástico, ou seja, a morte e a reprodução dos indivíduos se dá probabilisticamente, e, portanto, o modelo engloba de forma mais realista a dinâmica da natureza. A evolução é inerentemente estocástica, e veremos aqui como é importante levar em conta essa estocasticidade para descrever corretamente os seus caminhos.

Tome uma população de tamanho constante N com dois tipos distintos A e B . Podemos descrever o modelo apenas pelo número N_A de indivíduos do tipo A , já que $N_B = N - N_A$. O conjunto dos possíveis estados do sistema é $N_A = \{0, 1, 2, \dots, N\}$. A cada rodada um indivíduo é escolhido para morrer e outro para reproduzir. Na Figura 9 mostramos uma ilustração desse processo, onde geralmente denominamos o mutante como o tipo A e o residente como o tipo B . Supondo que os indivíduos A e B são escolhidos para morrer ao acaso, e são escolhidos para reproduzir com probabilidade proporcional a suas aptidões f_A e f_B , nós temos quatro situações possíveis:

- Com probabilidade $\frac{f_A}{f} \left(\frac{N_A}{N}\right)^2$ um indivíduo A é escolhido para morrer e para reproduzir, a variável N_A não muda.
- Com probabilidade $\frac{f_B}{f} \left(\frac{N-N_A}{N}\right)^2$ um indivíduo B é escolhido para morrer e para reproduzir, a variável N_A não muda.
- Com probabilidade $\frac{f_B}{f} \frac{N_A(1-N_A)}{N^2}$ um indivíduo A é escolhido para morrer e um B para reproduzir, N_A transita para $N_A - 1$.

- Com probabilidade $\frac{f_A}{f} \frac{N_A(1-N_A)}{N^2}$ um indivíduo A é escolhido para reproduzir e um B para morrer, N_A transita para $N_A + 1$,

onde $f = f_A \frac{N_A}{N} + f_B \frac{N_B}{N}$ é a aptidão média da população.

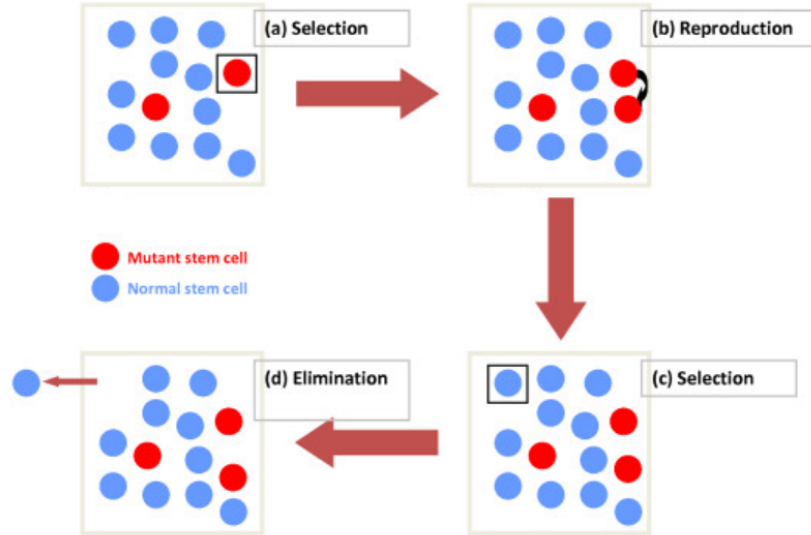


Figura 9 – O processo de Moran: a cada rodada um indivíduo é escolhido probabilisticamente para morrer e outro para reproduzir, mantendo a população constante. Fonte [88].

Definimos também as probabilidades de transição $p_{N_A \rightarrow N_A+1}$, $p_{N_A \rightarrow N_A-1}$ e $p_{N_A \rightarrow N_A}$, do estado N_A para os estados $N_A + 1$, $N_A - 1$ e N_A , respectivamente, e daí

$$p_{N_A \rightarrow N_A+1} = \frac{f_A}{f} \frac{N_A(1-N_A)}{N^2}$$

$$p_{N_A \rightarrow N_A-1} = \frac{f_B}{f} \frac{N_A(1-N_A)}{N^2}$$

$$p_{N_A \rightarrow N_A} = \frac{f_A}{f} \left(\frac{N_A}{N}\right)^2 + \frac{f_B}{f} \left(\frac{N-N_A}{N}\right)^2.$$

Aqui já é possível perceber algo importante sobre esse modelo: a fixação é um evento certo. Isto quer dizer que todos os estados do sistema são transientes, com exceção dos estados $N_A = 0$ e $N_A = N$. Portanto, depois de um certo tempo, todos os indivíduos vivos vão descender de apenas um, como ilustrado na Figura 10.

O nosso interesse é calcular a probabilidade de fixação do mutante A na população. Para isso definimos a variável x_i , que é a probabilidade de atingir o estado $N_A = N$ partindo do estado $N_A = i$. É fácil ver que essa probabilidade obedece a equação recursiva

$$x_0 = 0$$

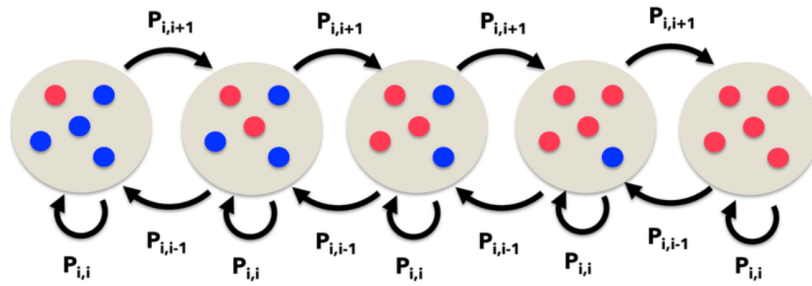


Figura 10 – Fixação no processo de Moran: depois de um certo tempo toda a população desce de apenas um indivíduo. Fonte [89].

$$x_i = p_{i \rightarrow i-1} x_{i-1} + p_{i \rightarrow i} x_i + p_{i \rightarrow i+1} x_{i+1}$$

$$x_N = 1.$$

Antes de resolver essa equação para o caso geral, vamos supor que os dois tipos tem exatamente a mesma aptidão, ou seja, $f_A = f_B$, e daí nós temos que $p_{i \rightarrow i-1} = p_{i \rightarrow i+1}$ e $p_{i \rightarrow i} = 1 - 2p_{i \rightarrow i-1}$, e substituindo na equação recursiva obtemos

$$x_{i+1} - x_i = x_i - x_{i-1},$$

ou seja, o incremento da probabilidade de fixação é o mesmo para todos os estados, e isso só é possível se

$$x_i = \frac{i}{N}.$$

Como a população é finita, depois de um certo tempo todos indivíduos serão descendentes de um único indivíduo. Como não há diferença na escolha para morte ou reprodução, cada indivíduo tem probabilidade $1/N$ de tomar a população, de forma que, havendo i indivíduos do tipo A , esse tipo terá probabilidade $1/N$ de ser fixado. Ou seja, se surgir uma mutação de um alelo A em apenas um indivíduo, esse alelo terá uma probabilidade de $1/N$ de tomar a população, mesmo sendo idêntico fenotipicamente ao alelo B . Isso é o que chamamos de seleção neutra.

Usando um sistema de equações bem semelhante é fácil mostrar que o tempo médio para todos os indivíduos descenderem de apenas um no processo de Moran neutro é simplesmente $\tau = N(N - 1)$ [34]. Como os indivíduos vivem em média N unidades de tempo, já que tem probabilidade $1/N$ de serem escolhidos para morrer, então devemos esperar em média $N - 1$ gerações para ver uma fixação. Isso quer dizer que o tempo médio de fixação de uma mutação neutra é observável, principalmente dadas as gigantescas escalas de tempo da evolução, e devemos contar com a seleção de mutações neutras, principalmente em espécies com populações pequenas.

Isso explica a perda da visão nos animais das cavernas. O mecanismo da visão é complexo e intrincado, inúmeras partes devem funcionar perfeitamente. A visão exige uma cooperação entre vários genes, cada um formando, por exemplo, a lente ocular, a retina, as células fotossensíveis, a transmissão para o cérebro etc. Caso apenas uma dessas partes seja mal formada devido à uma mutação genética, o animal perde a visão. Suponha que a taxa de mutação em alguma parte do acervo genético que codifica a visão seja dada por m . Uma mutação dessas aparece na população a cada $1/m$ unidades de tempo, e como agora ela é neutra, já que o indivíduo vive sem luz, tem uma probabilidade de fixação de $1/N$ e precisamos de em média N mutações para que haja uma fixação. Contando também o tempo para essa fixação acontecer, precisamos esperar em média

$$t = \frac{N}{m} + N(N - 1)$$

unidades de tempo para que toda a população fique cega. Se a visão for neutra, ela não pode persistir.

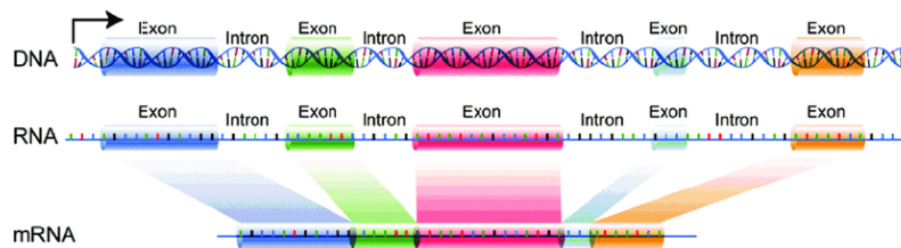


Figura 11 – Os introns nos fornecem uma maneira de construir um relógio molecular. Fonte [90].

Essa mesma análise nos mostra como construir um relógio molecular. O DNA tem vários fragmentos conhecidos como introns que não tem nenhum papel na decodificação de proteínas, como mostrado na Figura 11. Isso quer dizer que qualquer mutação nessa parte do DNA pode ser assumida como neutra, e o nosso modelo se aplica. Assumindo que a taxa de mutação nos introns é m , e supondo que ela é muito pequena $m \ll 1/N$, o tempo médio para uma fixação é aproximadamente N/m . Se duas linhagens com populações de mesmo tamanho tem n bases distintas, podemos assumir que $n/2$ aconteceram em cada uma, e daí o tempo médio de separação das duas espécies é simplesmente

$$t = \frac{nN}{2m}.$$

Esse modelo nos ensina uma lição importante. A seleção natural não é necessariamente uma força que existe para mudar os seres vivos. Na maior parte do tempo ela é uma força que mantém os seres vivos precisamente como eles estão. Exemplos dessa conservação são o crocodilo, ou o tubarão. Esses animais mantiveram praticamente a mesma conformação por milhões de anos não porque a seleção não atuou neles, mas sim

porque suas formas mortíferas são tão perfeitamente adaptadas que qualquer mudança é ruim, e a seleção atua fortemente para que as futuras gerações sejam o mais parecidas o possível com as anteriores. Sem a lembrança constante da seleção, a mutação corrompe qualquer mecanismo construído pela evolução.

4.2 Fórmula exata para a probabilidade de fixação

Agora vamos encontrar uma fórmula da probabilidade de fixação x_i para taxas de transição arbitrárias. Lembrando, nossas equações são

$$x_i = 0$$

$$x_i = p_{i \rightarrow i-1}x_{i-1} + (1 - p_{i \rightarrow i+1} - p_{i \rightarrow i-1})x_i + p_{i \rightarrow i+1}x_{i+1}$$

$$x_N = 1.$$

Primeiro definimos as variáveis $y_i = x_i - x_{i-1}$, para $i = 1, \dots, N$, e notamos que

$$\sum_{i=1}^N y_i = x_1 - x_0 + x_2 - x_1 + \dots + x_N - x_{N-1} = x_N - x_0 = 1.$$

Além disso, é fácil ver da equação recursiva que

$$x_{i+1} - x_i = \frac{p_{i \rightarrow i-1}}{p_{i \rightarrow i+1}} (x_i - x_{i-1}),$$

ou seja,

$$y_{i+1} = \gamma_i y_i,$$

onde definimos $\gamma_i = \frac{p_{i \rightarrow i-1}}{p_{i \rightarrow i+1}}$. Com essa definição nós vemos que

$$y_1 = x_1,$$

$$y_2 = \gamma_1 x_1,$$

$$y_3 = \gamma_1 \gamma_2 x_1,$$

...

$$y_N = \gamma_1 \dots \gamma_{N-1} x_1,$$

e daí escrevemos

$$\sum_{i=1}^N y_i = x_1 + \sum_{j=1}^{N-1} \prod_{k=1}^j \gamma_k x_1 = 1,$$

obtendo

$$x_1 = \frac{1}{1 + \sum_{j=1}^{N-1} \prod_{k=1}^j \gamma_k}.$$

Analogamente nós temos que

$$x_i = \sum_{j=1}^i y_j = x_1 \left(1 + \sum_{j=1}^{i-1} \prod_{k=1}^j \gamma_k \right),$$

e substituindo x_1 nós obtemos

$$x_i = \frac{1 + \sum_{j=1}^{i-1} \prod_{k=1}^j \gamma_k}{1 + \sum_{j=1}^{N-1} \prod_{k=1}^j \gamma_k}.$$

Essa é uma expressão fechada para quaisquer taxas de transição. Voltando ao caso particular do processo de Moran e tomando sem perda de generalidade $f_A = r$ e $f_B = 1$, nós obtemos

$$\gamma_i = \frac{p_{i \rightarrow i-1}}{p_{i \rightarrow i+1}} = \frac{f_B}{f_A} = \frac{1}{r},$$

de onde obtemos que a probabilidade de fixação de i indivíduos do tipo A na população é dada por

$$x_i = \frac{1 - \frac{1}{r^i}}{1 - \frac{1}{r^N}}.$$

Se um mutante desvantajoso ($r < 1$) invade a população, é fácil ver que no limite $N \rightarrow \infty$ a sua probabilidade de fixação é nula, $x_1 \rightarrow 0$. Todavia, fato curioso consiste em perceber que não há garantia que um mutante vantajoso ($r > 1$) domine a população no limite $N \rightarrow \infty$. Nesse caso a probabilidade de fixação é dada por

$$x_1 = 1 - \frac{1}{r}.$$

4.3 Aproximação para a probabilidade de fixação

Quando as taxas de transição são mais complicadas, como no caso da teoria dos jogos, e não é possível obter fórmulas simplificadas para a probabilidade de fixação através do método exato. Nessa secção vamos deduzir uma aproximação para a probabilidade de fixação que nos será muito útil quando formos estudar o paradoxo da cooperação. Essa dedução completa pode ser encontrada combinando técnicas aprendidas em [58, 65], mas colocamos aqui a fim de deixar o texto mais autocontido.

4.3.1 Expansão de Kramers-Moyal

Tome uma equação mestra do tipo

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial t} P(N_A, t) &= W^+(N_A - 1)P(N_A - 1, t) + W^-(N_A + 1)P(N_A + 1, t) \\ &- \left[W^+(N_A) + W^-(N_A) \right] P(N_A, t), \end{aligned} \quad (4.1)$$

onde $W^+(N_A)$ e $W^-(N_A)$ representam as taxas de transição, isto é, as probabilidades de transição por unidade de tempo.

A equação mestra é um sistema de equações diferenciais em t , uma para cada valor de N_A , sendo que cada uma depende das probabilidades de $N_A + 1$ e $N_A - 1$, ou seja, são equações diferenciais acopladas, o que torna sua solução exata uma tarefa quase impossível. Todavia, no caso especial onde N é grande nós podemos fazer algumas aproximação que nos permitem obter informação.

Uma das formas de analisar a equação mestra é através da expansão de Kramers-Moyal. Considerando o processo de Moran, suponhamos um regime onde $N \gg 1$, e apliquemos a mudança de variáveis $x = N_A/N$ à equação mestra (4.2). Logo,

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial t} P(x, t) &= W^+ \left(x - \frac{1}{N} \right) P \left(x - \frac{1}{N}, t \right) + W^- \left(x + \frac{1}{N} \right) P \left(x + \frac{1}{N}, t \right) \\ &- \left[W^+(x) + W^-(x) \right] P(x, t). \end{aligned}$$

Nesse regime, é aceitável tratar x como uma variável contínua, $x \in [0, 1]$. Porém, a medida em que N aumenta, a probabilidade $P(N_A, t)$ tende a zero, como esperado para um evento pontual. Por isso, precisamos definir a densidade de probabilidade

$$\rho(x, t) = NP(x, t),$$

que, no limite $N \rightarrow \infty$ assumirá um valor finito não nulo. Note que estamos dividindo o intervalo $[0, 1]$ em N sub-intervalos de tamanho $1/N$ e assumindo que a probabilidade de se encontrar a variável em x no tempo t é $P(x, t) = \frac{1}{N}\rho(x, t)$. Como $\frac{1}{N}$ é muito pequeno, $\rho(x, t)$ é aproximadamente constante dentro do intervalo, mantendo a consistência das definições. Com essa nova definição obtém-se

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial t} \rho(x, t) &= W^+ \left(x - \frac{1}{N} \right) \rho \left(x - \frac{1}{N}, t \right) + W^- \left(x + \frac{1}{N} \right) \rho \left(x + \frac{1}{N}, t \right) \\ &- \left[W^+(x) + W^-(x) \right] \rho(x, t). \end{aligned} \quad (4.2)$$

Agora fica claro o motivo dessa mudanças de variáveis. Se $\rho(x)$, $W^+(x)$ e $W^-(x)$ são funções de uma variável real x , nós podemos expandi-las em séries de Taylor. As taxas de transição geralmente são funções bem comportadas, de forma que essa expansão não é nenhum problema, e o mesmo esperamos da densidade de probabilidade. Expandindo os produtos $W^+ \left(x - \frac{1}{N} \right) \rho \left(x - \frac{1}{N}, t \right)$ e $W^- \left(x + \frac{1}{N} \right) \rho \left(x + \frac{1}{N}, t \right)$ em torno de x , obtém-se, de maneira compacta

$$\begin{aligned} W^+ \left(x - \frac{1}{N} \right) \rho \left(x - \frac{1}{N}, t \right) &= e^{-\frac{1}{N} \frac{\partial}{\partial x}} \left[W^+(x) \rho(x, t) \right] \\ W^- \left(x + \frac{1}{N} \right) \rho \left(x + \frac{1}{N}, t \right) &= e^{\frac{1}{N} \frac{\partial}{\partial x}} \left[W^-(x) \rho(x, t) \right], \end{aligned}$$

e substituindo na equação mestra obtemos

$$\frac{\partial}{\partial t} \rho(x, t) = \left(e^{-\frac{1}{N} \frac{\partial}{\partial x}} - 1 \right) \left[W^+(x) \rho(x, t) \right] + \left(e^{\frac{1}{N} \frac{\partial}{\partial x}} - 1 \right) \left[W^-(x) \rho(x, t) \right], \quad (4.3)$$

que é conhecida como expansão de Kramers-Moyal.

4.3.2 Equação Liouville

A expansão de Kramers-Moyal, equação (4.3), é uma série com infinitas derivadas do lado direito da equação. Porém, os termos contém potências de $1/N$, o que nos convida a analisar a possibilidade de truncamento da série. De fato, se $N \gg 1$ então a contribuição dos termos de ordem maior em $1/N$ têm pouca importância e podemos, em uma boa aproximação, desconsiderá-los. Mantendo apenas o termo de ordem $1/N$ obtemos

$$\frac{\partial}{\partial t} \rho(x, t) = -\frac{1}{N} \frac{\partial}{\partial x} \left[\left(W^+(x) - W^-(x) \right) \rho(x, t) \right],$$

onde o fator $1/N$ é a escala da passagem de tempo. Ele indica que a variação da densidade de probabilidade é tão mais lenta quanto maior for o N . Podemos, então, reescalar o tempo, e obtemos

$$\frac{\partial}{\partial t} \rho(x, t) = -\frac{\partial}{\partial x} \left[\left(W^+(x) - W^-(x) \right) \rho(x, t) \right], \quad (4.4)$$

que é uma equação de Liouville.

A equação de Liouville possui uma fácil interpretação. Suponhamos que a distribuição de probabilidades esteja concentrada em uma trajetória $y(t)$, isto é,

$$\rho(x, t) = \delta(x - y(t)),$$

e que a evolução da trajetória $y(t)$ seja determinada pelas taxas de transição, isto é,

$$\frac{dy}{dt} = W^+(y) - W^-(y).$$

Portanto,

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial t} \rho(x, t) &= \frac{\partial}{\partial t} \delta(x - y(t)) \\ &= \frac{\partial}{\partial y} \delta(x - y(t)) \frac{dy}{dt} \\ &= -\frac{\partial}{\partial x} \left[\frac{dy}{dt} \delta(x - y(t)) \right] \\ &= -\frac{\partial}{\partial x} \left[\left(W^+(y) - W^-(y) \right) \delta(x - y(t)) \right] \\ &= -\frac{\partial}{\partial x} \left[\left(W^+(x) - W^-(x) \right) \delta(x - y(t)) \right] \\ &= -\frac{\partial}{\partial x} \left[\left(W^+(x) - W^-(x) \right) \rho(x, t) \right], \end{aligned}$$

ou seja, a densidade de probabilidade $\delta(x - y(t))$ satisfaz a equação e, nesse limite, x segue uma trajetória determinística dada pela equação de taxa

$$\frac{dx}{dt} = W^+(x) - W^-(x).$$

Esse resultado é exatamente o que nós esperaríamos pela lei dos grandes números pois, quanto maior o número de indivíduos, mais próxima a evolução da variável aleatória de sua média. De fato, o incremento médio $\langle dx \rangle$ nada mais é do que

$$\langle dx \rangle = \left[\frac{1}{N} W^+(x) - \frac{1}{N} W^-(x) \right] dt,$$

ou, reescalando o tempo,

$$\frac{\langle dx \rangle}{dt} = W^+(x) - W^-(x).$$

Quanto maior o valor de N , maiores serão os desvios da variável aleatória N_A . Porém, esses desvios serão da ordem de \sqrt{N} , enquanto que a proporção de indivíduos do tipo A , dada por $x = N_A/N$, é inversamente proporcional a N , ou seja, com o aumento de N os desvios fazem cada vez menos diferença na proporção. Por isso quando $N \rightarrow \infty$ esperamos que a proporção x evolua deterministicamente.

4.3.3 Equação de Fokker-Planck

Já para levarmos em conta a natureza probabilística do sistema, uma abordagem válida é manter os termos de ordem $1/N$ na equação mestra com tempo reescalado. Fazendo isso obtém-se

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial t} \rho(x, t) &= -\frac{\partial}{\partial x} \left[(W^+(x) - W^-(x)) \rho(x, t) \right] \\ &+ \frac{\partial^2}{\partial x^2} \left[\frac{1}{2N} (W^+(x) + W^-(x)) \rho(x, t) \right], \end{aligned}$$

que é conhecida como equação de Fokker-Planck.

A equação de Fokker-Planck pode ser vista como uma equação de continuidade para a quantidade de probabilidade

$$\frac{\partial}{\partial t} \rho(x, t) = -\frac{\partial}{\partial x} J(x, t),$$

onde

$$J(x, t) = (W^+(x) - W^-(x)) \rho(x, t) - \frac{\partial}{\partial x} \left[\frac{1}{N} (W^+(x) + W^-(x)) \rho(x, t) \right]$$

é a densidade de corrente de probabilidade. Essa equação será de muita utilidade por nós, pois é uma aproximação que nos permite enxergar efeitos estocásticos no sistema.

Note que podemos reescrever a equação de Fokker-Planck na forma

$$\frac{\partial}{\partial t}\rho(x, t) = -\frac{\partial}{\partial x} [A(x)\rho(x, t)] + \frac{\partial^2}{\partial x^2} \left[\frac{1}{2}B(x)\rho(x, t) \right], \quad (4.5)$$

onde

$$A(x) = W^+(x) - W^-(x)$$

e

$$B(x) = \frac{1}{N} (W^+(x) + W^-(x)).$$

Como o sistema é markoviano, essa equação também é obedecida pela probabilidade condicional $\rho(x, t|x_0, t_0)$, isto é,

$$\frac{\partial}{\partial t}\rho(x, t|x_0, t_0) = -\frac{\partial}{\partial x} [A(x)\rho(x, t|x_0, t_0)] + \frac{\partial^2}{\partial x^2} \left[\frac{1}{2}B(x)\rho(x, t|x_0, t_0) \right].$$

Essa probabilidade nada mais é do que $\rho(x, t)$ sujeita à condição inicial $\rho(x, t_0) = \delta(x - x_0)$.

Já sabemos que $A(x)$ corresponde ao drift determinístico do sistema conforme mostrado com a equação de Liouville. Para ganharmos uma intuição sobre o significado de $B(x)$, podemos fazer $A = 0$ e $B(x) = B$, com B constante. Assim a equação (4.5) torna-se

$$\frac{\partial}{\partial t}\rho(x, t|x_0, t_0) = \frac{1}{2}B \frac{\partial^2}{\partial x^2}\rho(x, t|x_0, t_0),$$

que é simplesmente uma equação de difusão, ou equação de calor, cuja solução é facilmente encontrada utilizando-se a teoria de Fourier, e é dada por

$$\rho(x, t|x_0, t_0) = \frac{1}{\sqrt{2\pi B(t-t_0)}} e^{-\frac{1}{2(t-t_0)B}(x-x_0)^2}.$$

Comparando com a distribuição normal,

$$f(x) = \frac{1}{\sqrt{2\pi\sigma^2}} e^{-\frac{1}{2\sigma^2}(x-\mu)^2},$$

onde μ é o valor médio e σ^2 é a variância, nós vemos que para a nossa equação x_0 é o valor médio e $(t-t_0)B$ é a variância.

Supondo um pequeno acréscimo no tempo Δt , de forma que $A(x) \approx A(x_0)$ e $B(x) \approx B(x_0)$, nós podemos esperar que a evolução da densidade de probabilidade, nesse pequeno intervalo de tempo, seja aproximada por

$$\rho(x, t_0 + \Delta t|x_0, t_0) \approx \frac{1}{\sqrt{2\pi B(x_0)\Delta t}} e^{-\frac{1}{2B(x_0)\Delta t}(x-x_0-A(x_0)\Delta t)^2}.$$

Ou seja, o valor médio do incremento Δx no intervalo Δt é aproximado por $\langle \Delta x \rangle = A(x_0)\Delta t$, como vimos da equação de Liouville, com variância aproximada por $B(x_0)\Delta t$, como vimos pela equação de difusão.

4.3.4 Equação de Itô

Um processo estocástico X_t pode ser pensado como uma função de t que, para cada t , assume um valor aleatório dado pela distribuição de probabilidade $\rho(x, t)$. Seria então possível então obter uma equação diferencial que representasse a evolução temporal da variável aleatória X_t de forma que a distribuição de probabilidade obedecesse à $\rho(x, t)$? A resposta é sim, e pode ser fornecida pelo cálculo de Itô [65].

No cálculo estocástico dizemos que o incremento de X_t no tempo t é dado por

$$dX_t = A(X_t)dt + \sqrt{B(X_t)}dW_t,$$

onde $A(X_t)$ representa a parte determinística da equação, dW_t é uma variável aleatória, conferindo um ruído infinitesimal que segue a distribuição de probabilidades do movimento browniano e $\sqrt{B(X_t)}$ é a intensidade desse ruído.

As propriedades de dW_t são simplesmente as do incremento no movimento browniano. Primeiramente, temos que $\langle dW_t \rangle = 0$. Em segundo, temos a propriedade markoviana, isto é, se $t \neq t'$ temos $\langle dW_t dW_{t'} \rangle = 0$. Em terceiro, temos que dW_t tem variância igual à dt , isto é, $\langle dW_t^2 \rangle = dt$. Portanto,

$$\begin{aligned} \langle dX_t \rangle &= \left\langle A(X_t)dt + \sqrt{B(X_t)}dW_t \right\rangle \\ &= \langle A(X_t)dt \rangle \\ &= A(X_t)dt \end{aligned}$$

e

$$\begin{aligned} \text{Var}(dX_t) &= \langle dX_t^2 \rangle - \langle dX_t \rangle^2 \\ &= \left\langle \left(A(X_t)dt + \sqrt{B(X_t)}dW_t \right)^2 \right\rangle - \langle A(X_t)dt \rangle^2 \\ &= \left\langle (A(X_t)dt)^2 + 2A(X_t)\sqrt{B(X_t)}dW_t + B(X_t)dW_t^2 \right\rangle - \langle A(X_t)dt \rangle^2 \\ &= \langle (A(X_t)dt)^2 \rangle + \left\langle 2A(X_t)\sqrt{B(X_t)}dW_t \right\rangle + \langle B(X_t)dW_t^2 \rangle - \langle A(X_t)dt \rangle^2 \\ &= B(X_t) \langle dW_t^2 \rangle \\ &= B(X_t)dt, \end{aligned}$$

de onde podemos reconhecer que a equação de Fokker-Planck:

$$\frac{\partial}{\partial t} \rho(x, t|x_0, t_0) = -\frac{\partial}{\partial x} [A(x)\rho(x, t|x_0, t_0)] + \frac{\partial^2}{\partial x^2} \left[\frac{1}{2}B(x)\rho(x, t|x_0, t_0) \right],$$

cuja evolução em um pequeno intervalo de tempo Δt é da forma

$$\rho(x, t_0 + \Delta t|x_0, t_0) \approx \frac{1}{\sqrt{2\pi B(x_0)\Delta t}} e^{\frac{1}{2B(x_0)\Delta t}(x-x_0-A(x_0)\Delta t)^2}.$$

Essa função descreve a evolução da densidade de probabilidade associada ao acréscimo aleatório:

$$dX_t = A(X_t)dt + \sqrt{B(X_t)}dW_t,$$

onde $A(X_t)$ é a função que representa a variação pelo drift determinístico e $\sqrt{B(X_t)}$ a intensidade da variação por efeitos aleatórios.

Em suma, a uma equação de Fokker-Planck corresponde uma equação de Itô, e vice-versa.

4.3.5 Probabilidade de fixação

O nosso objetivo é calcular a probabilidade de fixação do tipo A em função da fração inicial x de indivíduos do tipo A na população. Seja X nossa variável aleatória, onde $X \in [a, b]$ e $X = a$ e $X = b$ são os dois destinos possíveis para a população depois de um longo tempo. Por exemplo, no processo de Moran temos $X \in [0, 1]$, onde $X = 1$ é o estado correspondente à fixação de A e $X = 0$ à fixação de B . A abordagem que usaremos consiste em calcular o valor esperado e a variância de dX e, a partir daí descrever o processo por uma equação de Itô do tipo

$$dX = A(X)dt + \sqrt{B(X)}dW.$$

Uma vez que tivermos $A(X)$ e $B(X)$, o método para calcular a probabilidade de fixação é padrão. Associada a esse processo de Itô está a equação de Fokker-Planck

$$\frac{\partial}{\partial t}P(x, t|x_0, t_0) = -\frac{\partial}{\partial x} \left(A(x)P(x, t|x_0, t_0) - \frac{1}{2} \frac{\partial}{\partial x} B(x)P(x, t|x_0, t_0) \right),$$

onde

$$J(x, t|x_0, t_0) = A(x)P(x, t|x_0, t_0) - \frac{1}{2} \frac{\partial}{\partial x} B(x)P(x, t|x_0, t_0)$$

pode ser vista como a densidade de corrente de probabilidade, que satisfaz à equação de continuidade:

$$\frac{\partial}{\partial t}P(x, t|x_0, t_0) + \frac{\partial}{\partial x}J(x, t|x_0, t_0) = 0.$$

Chamamos de $\pi_b(x, t)$ a probabilidade da variável escapar pela fronteira b a partir de um tempo t em diante, começando na posição $X = x$. Como toda probabilidade que flui por b escapa, nós temos que

$$\pi_b(x, t) = \int_t^\infty J(b, t'|x, 0)dt',$$

e, da definição,

$$\pi_b(x, t) = \int_t^\infty \left(A(b)P(b, t'|x, 0) - \frac{1}{2} \frac{\partial}{\partial b} B(b)P(b, t'|x, 0) \right) dt'.$$

No Apêndice A nós mostramos que a probabilidade condicional $P(x, t|x_0, t_0)$ também satisfaz a equação de Fokker-Planck de trás para frente, dada por

$$\frac{\partial}{\partial t_0} P(x, t|x_0, t_0) = -A(x_0) \frac{\partial}{\partial x_0} P(x, t|x_0, t_0) - \frac{1}{2} B(x_0) \frac{\partial^2}{\partial x_0^2} P(x, t|x_0, t_0).$$

Para um processo homogêneo nós temos

$$P(x, t|x_0, 0) = P(x, 0|x_0, -t),$$

de onde sai que

$$\frac{\partial}{\partial t} P(x, t|x_0, 0) = A(x_0) \frac{\partial}{\partial x_0} P(x, t|x_0, 0) + \frac{1}{2} B(x_0) \frac{\partial^2}{\partial x_0^2} P(x, t|x_0, 0).$$

Isso significa que $P(b, t'|x, 0)$ satisfaz a equação

$$\frac{\partial}{\partial t'} P(b, t'|x, 0) = A(x) \frac{\partial}{\partial x} P(b, t'|x, 0) + \frac{1}{2} B(x) \frac{\partial^2}{\partial x^2} P(b, t'|x, 0).$$

Aplicando o operador $\left(A(x) \frac{\partial}{\partial x} + \frac{1}{2} B(x) \frac{\partial^2}{\partial x^2}\right)$ aos dois lados da igualdade

$$\pi_b(x, t) = \int_t^\infty dt' \left(A(b) - \frac{1}{2} \frac{\partial}{\partial b} B(b) \right) P(b, t'|x, 0),$$

nós obtemos

$$\begin{aligned} \left(A(x) \frac{\partial}{\partial x} + \frac{1}{2} B(x) \frac{\partial^2}{\partial x^2} \right) \pi_b(x, t) &= \int_t^\infty dt' \left(A(b) - \frac{1}{2} \frac{\partial}{\partial b} B(b) \right) \frac{\partial}{\partial t'} P(b, t'|x, 0) \\ &= \int_t^\infty dt' \frac{\partial}{\partial t'} J(b, t'|x, 0) \\ &= J(b, \infty|x, 0) - J(b, t|x, 0) \\ &= -J(b, t|x, 0), \end{aligned}$$

onde $J(b, \infty|x, 0) = 0$, já que, depois de suficiente tempo, é certo que a variável terá atingido uma das fronteiras, não havendo mais fluxo de corrente de probabilidade.

Por fim, nós tomamos $t = 0$ para calcular a probabilidade de fixação em b à partir do tempo inicial em diante, que pode ser chamada simplesmente de probabilidade de fixação, e com isso obtemos

$$\left(A(x) \frac{\partial}{\partial x} + \frac{1}{2} B(x) \frac{\partial^2}{\partial x^2} \right) \pi_b(x, 0) = 0,$$

uma vez que $J(b, 0|x, 0) = 0$ para $b \neq x$, já que $P(b, 0|x, 0) = \delta(x - b)$.

Portanto, temos que resolver a equação

$$A(x) \frac{\partial}{\partial x} \pi_b(x, 0) + \frac{1}{2} B(x) \frac{\partial^2}{\partial x^2} \pi_b(x, 0) = 0,$$

sujeita às condições de contorno

$$\pi_b(a, 0) = 0$$

$$\pi_b(b, 0) = 1.$$

Para resolvê-la tomamos $\frac{\partial}{\partial x} \pi_b(x, 0) = \pi_b'(x, 0)$ e daí

$$\frac{2A(x)}{B(x)} \pi_b'(x, 0) + \frac{\partial}{\partial x} \pi_b'(x, 0) = 0,$$

dando

$$\pi_b'(x, 0) = C e^{-\int \frac{2A(x)}{B(x)} dx},$$

onde a constante de integração é absorvida por C . Logo,

$$\pi_b(x, 0) = C \int e^{-\int \frac{2A(x)}{B(x)} dx} dx.$$

Para satisfazer $\pi_b(a, 0) = 0$, tomamos

$$\pi_b(x, 0) = C \int_a^x e^{-\int \frac{2A(x')}{B(x')} dx'} dx',$$

e, para satisfazer $\pi_b(b, 0) = 1$, a escolha de C deve ser

$$C = \frac{1}{\int_a^b e^{-\int \frac{2A(x')}{B(x')} dx'} dx'}$$

de onde sai que

$$\pi_b(x, 0) = \frac{\int_a^x e^{-\int \frac{2A(x')}{B(x')} dx'} dx'}{\int_a^b e^{-\int \frac{2A(x')}{B(x')} dx'} dx'}.$$

4.4 Comparação entre a fórmula exata e a aproximação

Tomando $f_A = r$, $f_B = 1$ nas taxas de transição do processo de Moran nós obtemos

$$W^+(x) = x(1-x)r$$

$$W^-(x) = x(1-x),$$

e a equação de Liouville fica

$$\frac{\partial}{\partial t} \rho(x, t) = -\frac{\partial}{\partial x} [x(1-x)(r-1)\rho(x, t)].$$

Como mostrado anteriormente, essa equação corresponde à dinâmica determinística da equação

$$\frac{dx}{dt} = x(1-x)(r-1),$$

que é a equação do replicador.

Poderíamos pensar, a princípio, que a conclusão sobre a fixação do mutante vantajoso A contrasta com a conclusão que obtivemos pela fórmula exata no limite em que $N \rightarrow \infty$. Isso porque na dinâmica do replicador não importa o quão pequena seja a fração de indivíduos do tipo A inicialmente na população, sua frequência relativa irá sempre aumentar até atingir $x = 1$. Logo, no limite em que $N \rightarrow \infty$, nós poderíamos esperar que a probabilidade de fixação do tipo com maior aptidão tendesse para 1, e não para $1 - 1/r$.

Todavia, para fazermos a expansão de Kramers-Moyal nós tivemos que tratar $x = N_A/N$ como variável contínua. Quando tratamos da probabilidade de fixação de apenas um indivíduo vantajoso A em uma população com $N \gg 1$ indivíduos, apenas pelo caráter discreto do sistema estamos lidando com efeitos fortemente estocásticos. Por exemplo, ele pode ser escolhido para morrer logo em princípio, sem antes ter sido escolhido para reproduzir. Agora, se existe uma fração inicial significativa de indivíduos A é muito improvável que todos os A sejam escolhidos para morrer sem em contrapartida serem escolhidos para reproduzir, uma vez que sua escolha para reprodução é favorável.

Para podermos garantir que os mutantes vão tomar a população pela equação do replicador, nós precisamos que uma fração inicial $x(0) = \epsilon$ seja introduzida no sistema, donde temos

$$\frac{dx(0)}{dt} = \epsilon(1 - \epsilon)(r - 1) > 0.$$

Mas para tomar $x(0) = \epsilon > 0$, no limite de $N \rightarrow \infty$ nós fizemos a suposição que o número de indivíduos mutantes no instante inicial $N_A(0)$ também é infinito, uma vez que $x(0) = N_A(0)/N$. O que nós fazemos para demonstrar a equivalência dos modelos é escrever a equação exata

$$x_\epsilon = \frac{1 - \frac{1}{r\epsilon N}}{1 - \frac{1}{rN}},$$

onde $\epsilon = N_A/N$, e tomar os limites $N_A \rightarrow \infty$ e $N \rightarrow \infty$ mantendo ϵ constante, de onde vemos que

$$x_\epsilon \rightarrow 1$$

independente de quão pequena seja a fração inicial ϵ , ou seja, os mutantes vantajosos tomam a população com probabilidade 1, de acordo com a equação do replicador.

Por fim, gostaríamos de comparar a fórmula exata para a probabilidade de fixação com a aproximação obtida na seção anterior. Essa comparação tem que ser feita no limite em que $N \gg 1$, já que essa condição é necessária para se obter a equação de Fokker-Planck.

A probabilidade de fixação do tipo A em função da fração inicial x de indivíduos do tipo A é aproximada por

$$\phi_A(x) = \frac{\int_0^x e^{-\int \frac{2A(x')}{B(x')} dx'} dx}{\int_0^1 e^{-\int \frac{2A(x')}{B(x')} dx'} dx'}$$

onde

$$A(x) = W^+(x) - W^-(x)$$

e

$$B(x) = \frac{1}{N} (W^+(x) + W^-(x)).$$

Para o caso de aptidão constante, com $f_A = r$ e $f_B = 1$, nós temos

$$A(x) = (r - 1)x(1 - x)$$

e

$$B(x) = \frac{1}{N}(r + 1)x(1 - x)$$

e daí é fácil conferir que

$$\phi_A(x) = \frac{1 - e^{-2\frac{r-1}{r+1}xN}}{1 - e^{-2\frac{r-1}{r+1}N}}.$$

Escrevendo a fórmula exata para a probabilidade de fixação em termos da fração inicial x nós temos

$$\phi_A^{exato}(x) = \frac{1 - r^{-xN}}{1 - r^{-N}}.$$

Para compará-las é útil separar em dois casos. Primeiro, se $r = 1 + \delta$, com δ não tão pequeno, em particular $\delta \gg 1/N$, nós temos

$$\phi_A(x) \approx 1$$

$$\phi_A^{exato}(x) \approx 1,$$

ou seja, no limite em que a população é grande, $N \gg 1$, qualquer fração $x > 0$ de invasores vantajosos tem probabilidade próxima de 1 de tomar o ambiente.

Todavia, se δ for muito pequeno, de ordem menor que $1/N$, os mutantes não são tão vantajosos assim, e o processo fica mais parecido com a seleção neutra, onde $f_A = f_B$. Nesse caso, a probabilidade de fixação dos mutantes vantajosos não é necessariamente próxima de 1, mesmo com N grande, por tanto devemos conferir a validade da nossa aproximação. Tomando $r = 1 + \delta$ com δ pequeno nós temos

$$\begin{aligned} \phi_A(x) &= \frac{1 - e^{-2\frac{r-1}{r+1}xN}}{1 - e^{-2\frac{r-1}{r+1}N}} \\ &= \frac{1 - e^{-2\frac{\delta}{2+\delta}xN}}{1 - e^{-2\frac{\delta}{2+\delta}N}} \\ &\approx \frac{1 - (e^\delta)^{-xN}}{1 - (e^\delta)^{-N}} \\ &\approx \frac{1 - (1 + \delta)^{-xN}}{1 - (1 + \delta)^{-N}} \\ &\approx \frac{1 - r^{-xN}}{1 - r^{-N}}, \end{aligned}$$

e no limite de populações grandes a nossa aproximação concorda com o resultado exato.

5 Quando a estocasticidade leva à cooperação

Este trabalho, dos autores Ian Braga e Lucas Wardil, foi publicado na revista *Physical Review E*, em Julho de 2022, com o título *When stochasticity leads to cooperation*. Este trabalho também ganhou o prêmio de melhor apresentação no V-Workshop da Pós da Física na UFMG, em Dezembro de 2021.

5.1 Introdução

O problema de explicar a emergência da cooperação pela seleção natural tem sido atacado recentemente com vários modelos microscópicos que jogam luz sobre esse fenômeno aparentemente paradoxal [35–38, 38–44]. Afinal, o cooperador arca com um custo reprodutivo para beneficiar outros indivíduos em um mundo de intensa competição. A maioria dos autores concorda que as restrições espaciais que delimitam o raio das interações dos indivíduos podem favorecer a evolução da cooperação, aumentando a viscosidade da população [45]. Neste trabalho, nós argumentamos que a natureza estocástica da dinâmica evolucionária também pode ser um dos fatores chave que permitem o florescimento da cooperação [35, 46–48].

Para ilustrar o problema da cooperação, vamos considerar uma colônia de bactérias ancestrais vivendo em um ambiente com um recurso em potencial, mas que não pode ser metabolizado. Se aparecer em uma bactéria uma mutação que promova a síntese de uma nova enzima que pode ser liberada para quebrar o recurso, ela é uma mutação vantajosa? A primeira vista pode soar que sim, porém, se a enzima for compartilhada como um bem público, a bactéria mutante irá arcar com todos os custos energéticos de produzi-la, enquanto as não mutantes se beneficiam do recurso sem ter que arcar com nenhum custo. Assim, a bactéria não mutante continua, em média, se reproduzindo mais, impedindo a disseminação da nova mutação cooperativa. A bactéria *saccharomyces cerevisiae* enfrenta esse dilema, e não produz uma enzima necessária para a digestão da sucrose, usando uma estratégia de desertora para proliferação [49]. Porém, se é tão difícil a evolução da cooperação, como explicar a emergência dos seres multicelulares [50]? Ou o enorme sucesso dos insetos eusociais [51], com apenas as formigas correspondendo a 15 – 20% da biomassa de todos os animais terrestres [52]?

Baseada na ideia de que a cooperação pode ser vantajosa porque grupos com mais cooperadores são melhor selecionados, a teoria da seleção de grupos é tida como um dos mecanismos que promovem a cooperação. Todavia, essa teoria recebeu muito descrédito da academia [53]. A principal crítica é que a seleção de grupos é uma força evolucionária muito menos relevante que a seleção individual [54]. Trabalhos subsequentes mostraram, no

entanto, que estruturas de grupos podem sustentar a cooperação [35,55], mas novos críticos sugeriram que a seleção de grupos, e outros modelos com interações entre vizinhos, eram apenas abordagens distintas da teoria da seleção de parentesco [56]. Essas críticas também foram contestadas, já que uma má interpretação do conceito de parentesco geralmente é necessária para fazer tais ligações [57].

Neste trabalho nós investigamos a estocasticidade, típica de dinâmicas evolucionárias, em uma população estruturada em grupos. Nós mostramos que é a estocasticidade, e não a viscosidade criada pela estrutura da população, que é o principal mecanismo mantenedor da cooperação. Nós usamos técnicas modernas de processos estocásticos para derivar uma fórmula simples para a probabilidade de fixação dos cooperadores para qualquer fração inicial e força de seleção. Nós concluímos que para a cooperação ser vantajosa é necessário apenas que uma desigualdade similar a regra de Hamilton seja satisfeita: $b/c > k$, onde b é o bônus da cooperação, c é seu custo e k é aproximadamente o número de indivíduos no grupo. Mais interessante, nós mostramos que a cooperação pode ser selecionada apenas devido as flutuações estocásticas do sistema, que podem ser observadas mesmo no limite de populações infinitas. De fato, no limite de populações infinitas com grupos finitos os cooperadores podem ter probabilidade 1 de dominar o ambiente.

5.2 Modelo

O resultado analítico do nosso trabalho é baseado no processo de Moran com N indivíduos [58]. A população é dividida em n grupos do mesmo tamanho, e as aptidões reprodutivas dos indivíduos são determinadas pelas interações que eles tem com os indivíduos do mesmo grupo. Na Figura 12 nós mostramos uma ilustração esquemática de um processo real que pode ser aproximado pelo processo de Moran em uma população estruturada em grupos.

A cada instante de tempo, um indivíduo da população é escolhido aleatoriamente para morrer. Suponha que esse indivíduo pertença ao grupo i . Então, outro indivíduo é escolhido para reproduzir com probabilidade proporcional a sua aptidão. Esse indivíduo vem do grupo i com probabilidade proporcional a μ_{ii} , e vem do grupo j com probabilidade proporcional a μ_{ij} . Existem dois tipos de indivíduos, A e B . Sejam N_{Ai} e N_{Bi} o número de indivíduos dos tipos A e B no grupo i , respectivamente, e sejam F_{Ai} e F_{Bi} as aptidões de cada um dos tipos no grupo i . Note que existem apenas n variáveis independentes, devido ao vínculo $N_{Ai} + N_{Bi} = N/n$.

Seja $P(\mathbf{N}, t)$ a probabilidade da população estar no estado $\mathbf{N} = (N_{A1}, \dots, N_{An})$ no

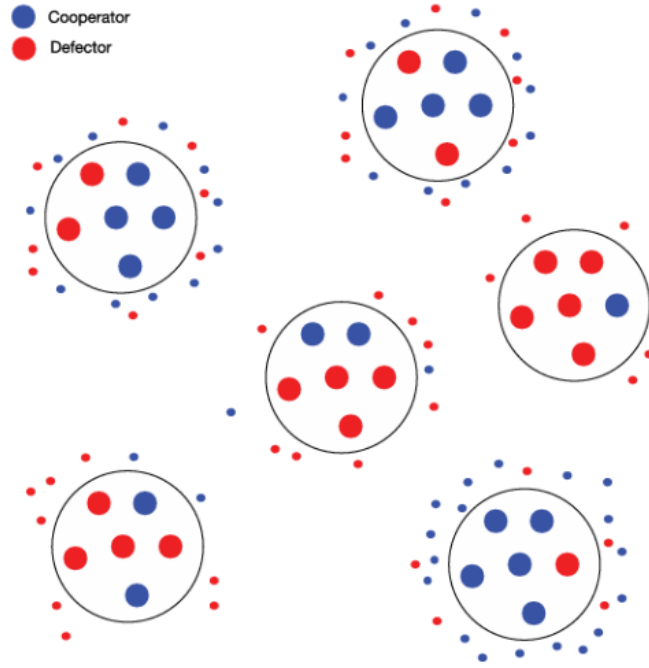


Figura 12 – Seleção em uma população dividida em grupos. Os indivíduos vivem em grupos do mesmo tamanho e produzem esporos que estão prontos para florescer assim que encontram um lugar disponível. Eventualmente, esporos de um grupo chegam em outro. Por tanto existem duas forças evolucionárias concorrentes: um desertor sempre produz mais esporos do que um cooperador do mesmo grupo, mas grupos com mais cooperadores produzem mais esporos do que grupos com mais desertores. Nosso objetivo é estabelecer esse limiar entre as duas forças concorrentes, e revelar assim o papel da estocasticidade.

tempo t . Essa probabilidade obedece a equação mestra

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial t} P(\mathbf{N}, t) &= \sum_i T_i^+ (N_{Ai} - 1) P(N_{Ai} - 1, t) \\ &+ \sum_i T_i^- (N_{Ai} + 1) P(N_{Ai} + 1, t) \\ &- \sum_i (T_i^+(\mathbf{N}) + T_i^-(\mathbf{N})) P(\mathbf{N}, t), \end{aligned} \quad (5.1)$$

com taxas de transição dadas por

$$\begin{aligned} T_i^+ &= \frac{1}{Z} \frac{N_{Bi}}{N} \sum_j \mu_{ij} \frac{N_{Aj}}{N} F_{Aj} \\ T_i^- &= \frac{1}{Z} \frac{N_{Ai}}{N} \sum_j \mu_{ij} \frac{N_{Bj}}{N} F_{Bj}, \end{aligned}$$

onde Z é um fator de normalização. As taxa de migração são definidas como $\mu_{ij} = 1$ para $i = j$ e $\mu_{ij} = \mu$ para $i \neq j$. Para $\mu = 0$ um lugar vazio em um grupo sempre é ocupado por indivíduos do mesmo grupo, para $\mu = 1$ todos os grupos tem a mesma probabilidade de

ocupar um lugar vazio e para $\mu \rightarrow \infty$ o lugar é sempre ocupado por indivíduos de outro grupo.

5.3 Resultados e análise

5.3.1 Limite determinístico

Definindo a fração A_i de indivíduos na população como $x_i = N_{A_i}/N$ e o vetor de estado como $\mathbf{x} = (x_1, \dots, x_n)$, nós podemos escrever

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial t} P(\mathbf{x}, t) &= \sum_i T_i^+ \left(x_i - \frac{1}{N} \right) P \left(x_i - \frac{1}{N}, t \right) \\ &+ \sum_i T_i^- \left(x_i + \frac{1}{N} \right) P \left(x_i + \frac{1}{N}, t \right) \\ &- \sum_i \left(T_i^+(\mathbf{x}) + T_i^-(\mathbf{x}) \right) P(\mathbf{x}, t). \end{aligned}$$

Assumindo que N é grande o suficiente para que possamos tratar x_i como uma variável contínua e $\rho(\mathbf{x}, t) = NP(\mathbf{x}, t)$ como uma distribuição de probabilidade, nós podemos tomar a expansão de Kramers-Moyal da equação mestra:

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial t} \rho(\mathbf{x}, t) &= \sum_i \left(1 - e^{-\frac{1}{N} \frac{\partial}{\partial x_i}} \right) T_i^+(\mathbf{x}) \rho(\mathbf{x}, t) \\ &+ \sum_i \left(1 - e^{\frac{1}{N} \frac{\partial}{\partial x_i}} \right) T_i^-(\mathbf{x}) \rho(\mathbf{x}, t). \end{aligned}$$

Mantendo apenas os dois primeiros termos e reescalando o tempo, $\tau = t/N$, nós chegamos na equação de Fokker-Planck:

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial \tau} \rho(\mathbf{x}, \tau) &= - \sum_i \frac{\partial}{\partial x_i} (T_i^+(\mathbf{x}) - T_i^-(\mathbf{x})) \rho(\mathbf{x}, \tau) \\ &+ \frac{1}{2N} \sum_i \frac{\partial^2}{\partial x_i^2} (T_i^+(\mathbf{x}) + T_i^-(\mathbf{x})) \rho(\mathbf{x}, \tau), \end{aligned}$$

da qual nós podemos prontamente obter o processo de Itô que descreve nosso sistema, que é:

$$dx_i(\tau) = (T_i^+ - T_i^-)d\tau + \sqrt{\frac{T_i^+ + T_i^-}{N}} dB_i(\tau), \quad (5.2)$$

onde $dB_i(\tau)$ é a variável aleatória Browniana.

Nós gostaríamos de ver se os cooperadores podem se espalhar e dominar o ambiente mesmo tendo desvantagens locais contra os desertores. Por tanto nós tomamos a análise tradicional da teoria dos jogos com a matriz de ganho dada por

$$\begin{pmatrix} b - c & -c \\ b & 0 \end{pmatrix},$$

onde b é o bônus da cooperação e c é o custo associado.

Supondo que cada grupo é bem misturado, e que cada indivíduo interage com os demais com a mesma probabilidade, os ganhos médios dos indivíduos A e B no grupo i podem ser dados por

$$\begin{aligned} f_{Ai} &= (b - c)nx_i + (-c)(1 - nx_i) = bnx_i - c \\ f_{Bi} &= bnx_i + 0(1 - nx_i) = bnx_i, \end{aligned} \quad (5.3)$$

onde nx_i é a fração de cooperadores e $(1 - nx_i)$ é a fração de desertores no grupo i . As aptidões médias dos indivíduos no grupo i são então dadas por

$$F_{Ai} = 1 + bnx_i - c \quad (5.4)$$

$$F_{Bi} = 1 + bnx_i, \quad (5.5)$$

onde nós escolhemos 1 como aptidão base sem perda de generalidade.

Claramente, nós devemos ter $c < 1$ para evitar probabilidades negativas e $b > c$ para a cooperação fazer sentido.

Primeiro vamos olhar para a equação de Itô no limite $N \rightarrow \infty$ para desprezarmos o coeficiente de difusão. O sistema de equações diferenciais determinístico é dado por

$$\begin{aligned} dx_i(\tau) &= \frac{\gamma\mu}{1 + (b - c)x} \left[\sum_j \frac{1}{n} (1 + bnx_j)(x_j - x_i) \right] d\tau \\ &\quad - \frac{\gamma c}{1 + (b - c)x} \left(\frac{1}{n} - x_i \right) \sum_j \mu_{ij} x_j d\tau, \end{aligned}$$

onde $x = \sum_i x_i$ e $\gamma = n/[1 + \mu(n - 1)]$. Nesse limite a análise é trivial. O primeiro termo traz as variáveis uma para perto da outra e se torna nulo quando $x_i = x_j$ para todos i, j . O segundo termo é sempre negativo, diminuindo o valor de x_i . Logo, o único equilíbrio, que é um atrator global, é o ponto $x_i = 0$ para todo i . Os desertores vencem.

Agora nós levantamos duas questões. Primeiro, populações são sempre de tamanho finito. Segundo, essa análise determinística não diz o que acontece se também o número de grupos for infinito, isto é, se $n \rightarrow \infty$.

5.3.2 Probabilidade de fixação

Nós vimos que o primeiro termo da descrição estocástica na equação (5.2) é um drift determinístico que aproxima as variáveis uma da outra. Logo, nós podemos assumir que, após um curto período de relaxação, é válida a aproximação $x_i \approx x/n$ para todo i . Nós usamos esse fato para descrever o sistema em termos apenas da fração total de cooperadores x . Dai nós podemos usar a fórmula para probabilidade de fixação em termos uma variável aleatória $x \in [0, 1]$ sujeitas as transições $T^+(x) = \sum_i T_i^+$ e $T^-(x) = \sum_i T_i^-$,

com condição inicial x_0 [65]. Note que x_0 é a fração inicial total de cooperadores na população. Essa probabilidade é dada por

$$\phi_A(x_0) = \frac{\int_0^{x_0} e^{-\int \frac{2A(x')}{B(x')} dx'} dx'}{\int_0^1 e^{-\int \frac{2A(x')}{B(x')} dx'} dx'}, \quad (5.6)$$

onde $A(x) = T^+(x) - T^-(x)$ e $B(x) = (T^+(x) + T^-(x))/N$.

A fórmula na equação (5.6) é válida para quaisquer valores de c . Todavia, para obtermos uma condição simples para o limiar da cooperação, nós tomamos a aproximação $c \ll 1$, que mostraremos ser consistente com a região de parâmetros de nosso interesse. Sob essas aproximações nós temos

$$B(x) = \frac{2x(1-x)}{N} \quad (5.7)$$

e

$$A(x) = \frac{\mu\gamma b/2}{1+(b-c)x} \sum_{i,j} (x_j - x_i)^2 - \frac{cx(1-x)}{1+(b-c)x}, \quad (5.8)$$

onde nós também aproximamos $x_i = x/n$ no segundo termo de $A(x)$. Como discutido, em uma descrição determinística as variáveis x_i se tornam iguais logo que o sistema é iniciado. Todavia, nós não podemos fazer essa aproximação no primeiro termo de $A(x)$ porque nós obteríamos zero, e perderíamos completamente o efeito positivo para a cooperação induzido pelas diferenças entre os x_i 's (note que o primeiro termo de $A(x)$ é sempre positivo). Em uma população com grupos de tamanho finito, é muito improvável que todos os grupos tenham sempre as mesmas frações de cooperadores. Logo, dependendo da magnitude dessas flutuações estocásticas, o primeiro termo de $A(x)$ pode acabar contrabalanceando a taxa negativa devido ao custo da cooperação c .

O próximo passo é aproximar o valor de $(x_j - x_i)^2$ como $\langle (x_j - x_i)^2 \rangle$ para simplificar a soma no primeiro termo da equação (5.8). Note que nós não podemos negligenciar o custo da cooperação em (5.8) porque nós não sabemos quão pequeno ele é comparado com $\langle (x_j - x_i)^2 \rangle$. Sabemos também que essa distância média quadrática deve ser atingida rapidamente, devido ao efeito determinístico que faz as variáveis caminharem juntas. Logo, nós assumimos que as flutuações em x_i e x_j são fracas e não correlacionadas, de forma que nós temos

$$\begin{aligned} \langle (x_j - x_i)^2 \rangle &= \langle x_j^2 \rangle + \langle x_i^2 \rangle - 2\langle x_j x_i \rangle \\ &= \langle x_j^2 \rangle - \left(\frac{x}{n}\right)^2 + \langle x_i^2 \rangle - \left(\frac{x}{n}\right)^2 \\ &= 2Var(x_i). \end{aligned}$$

Agora nós precisamos apenas de calcular $Var(x_i)$. Note que nós começamos o sistema com a mesma fração de cooperadores em todos os grupos, $x_i(0) = x/n$ para todo i , uma vez que esse meta-equilíbrio é atingido logo que o sistema é iniciado.

Para calcular $Var(x_i)$, nós voltamos à descrição estocástica de Itô (5.2). Nós tomamos $(1 + bx_j) = (1 + bx)$ e $c = 0$ para termo do drift e $x_i = x/n$ para o termo de difusão, de forma que nosso processo estocástico pode ser aproximado por

$$dx_i(\tau) = \mu\gamma \left(\frac{x}{n} - x_i \right) d\tau + \sqrt{\frac{2x(1-x)}{nN}} dB(\tau),$$

onde nós consideramos x como constante no pequeno intervalo de tempo necessário para a variável atingir sua máxima variância. Nós também fazemos a mudança $x' = x/n - x_i$ para obtermos

$$dx' = -\mu\gamma x' d\tau + \sqrt{\frac{2x(1-x)}{nN}} dB(\tau),$$

onde nós podemos tomar $-dB(\tau) = dB(\tau)$ sem mudança no processo. Essa equação é facilmente resolvida usando a fórmula de Itô, resultando em

$$x'(\tau) = e^{-\mu\gamma\tau} \int_0^\tau e^{\mu\gamma t} \sqrt{\frac{2x(1-x)}{nN}} dB(t),$$

onde $x'(0) = 0$ dado que $x_i(0) = x/n$. A variância de x_i é apenas

$$\begin{aligned} \langle (x_i(\tau) - x/n)^2 \rangle &= \langle (x'(\tau))^2 \rangle \\ &= e^{-2\mu\gamma\tau} \frac{2x(1-x)}{nN} \int_0^\tau e^{2\mu\gamma t} \langle dB(t)^2 \rangle \\ &= \frac{1}{\mu\gamma nN} x(1-x)(1 - e^{-2\mu\gamma\tau}). \end{aligned}$$

onde nós usamos que $\langle dB(t)^2 \rangle = dt$. Como previamente discutido, a variância atinge seu valor máximo em um tempo muito curto. Dai podemos tomar $Var(x_i) \approx x(1-x)/\mu\gamma Nn$, e nossa estimativa para a distância média quadrática entre as variáveis x_i e x_j é simplesmente

$$\langle (x_j - x_i)^2 \rangle \approx 2x(1-x)/\mu\gamma Nn.$$

Usando essas aproximações nós obtemos a fórmula simplificada

$$\phi_A(x_0) = \frac{(1 + (b-c)x_0)^{(\alpha+1)} - 1}{(1 + (b-c))^{(\alpha+1)} - 1}, \quad (5.9)$$

onde $\alpha = [-b(n-1) + cN]/(b-c)$. É interessante notar que a probabilidade de fixação não depende de μ . Existe um balanço: por um lado, o aumento de μ aumenta o efeito cooperativo no primeiro termo de $A(x)$; por outro lado, diminui a distancia média quadrática na mesma proporção.

A fórmula teórica (5.9) concorda muito bem com os resultados das simulações para altas taxas de migração ($\mu > 0.5$), como mostrado na Figura 13.

Finalmente, para obter uma equação para o limiar que permite aos cooperadores uma maior probabilidade de fixação nós temos que analisar a concavidade da função na

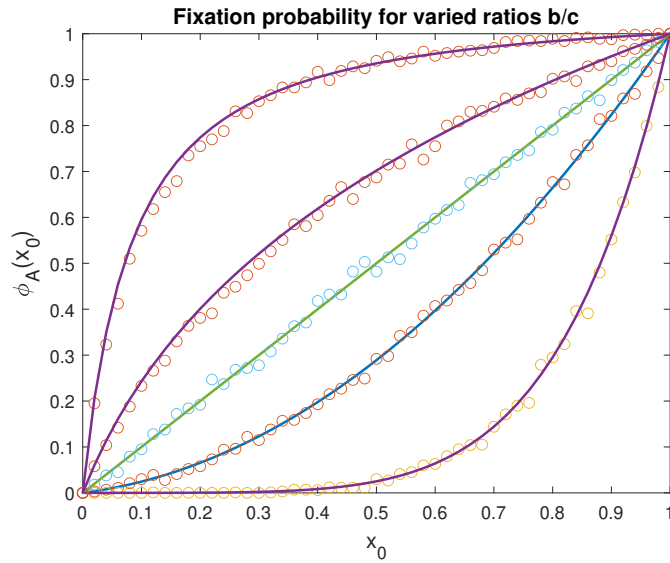


Figura 13 – Probabilidade de fixação dos cooperadores. O eixo x é a fração inicial de cooperadores na população, com todos os grupos iniciados com a mesma fração. A curva do meio é o caso neutro $b = c = 0$, acima da qual os cooperadores tem vantagem e abaixo da qual os desertores tem vantagem. A expressão teórica (5.9) é mostrada em linhas contínuas e a simulação em bolinhas. Os parâmetros são $N = 400$, $n = 8$, $\mu = 1$, $b = 10$ e os valores de c , de cima para baixo, são $c = 0.12$, $c = 0.155$, $c = 0.2$ e $c = 0.3$.

equação (5.9). É fácil ver que para os cooperadores terem vantagem é necessário que a segunda derivada da função na equação (5.9) seja negativa. Ela é dada por

$$\frac{\partial^2 \phi_A(x_0)}{\partial^2 x_0} = \frac{(b-c)^2(\alpha+1)\alpha(1+(b-c)x_0)^{(\alpha-1)}}{(1+(b-c))^{\alpha+1} - 1}.$$

Dai nós devemos ter

$$\frac{b}{c} > \frac{N}{n-1}. \quad (5.10)$$

Se a condição (5.10) for satisfeita, nós dizemos que a seleção favorece os cooperadores [59].

Para $n = 1$ o lado direito da condição (5.10) diverge, o que é esperado uma vez que a cooperação não tem nenhuma chance em um grupo bem misturado. Para N e n grandes, essa condição se aproxima para $b/c > k$, onde $k = N/n$ é o número de indivíduos no mesmo grupo. Logo, nós recuperamos uma condição similar a regra de Hamilton [60]. Espantosamente, no limite $N, n \rightarrow \infty$ com $k = const$ os cooperadores tem probabilidade 1 de tomar o ambiente se a condição (5.10) for satisfeita.

5.4 Discussão

Finalmente, vamos comparar nosso resultado com trabalhos prévios. Primeiro, nossa análise joga luz na discussão ente seleção de grupos e seleção de parentesco. Apesar

de as duas abordagens algumas vezes darem resultados semelhantes para o limiar da cooperação [38, 56], os mecanismos são completamente distintos. A cooperação guiada pela seleção de parentesco é devido ao fato que parentes próximos interagem mais uns com os outros. É compreensível entender a cooperação induzida nos modelos de interações entre vizinhos em grafos como uma variação da seleção de parentesco [39, 61], dado que os cooperadores interagem mais frequentemente com cooperadores como uma consequência da viscosidade da população [37]. Todavia, no nosso modelo não é a viscosidade que sustenta a cooperação, mas a competição entre os grupos para mandar mais migrantes para colonizar o ambiente. De fato, nós mostramos que o limiar para a cooperação não depende da taxa de migração, e os cooperadores ainda podem ser vantajosos no limite $\mu \rightarrow \infty$, onde um novo indivíduo em um grupo sempre vem de outro grupo.

O papel da estocasticidade fica ainda mais evidente se nós tomarmos $dB_i = 0$ na equação (5.2). Nesse cenário determinístico a cooperação não pode ser sustentada para nenhum tamanho de população N e razão b/c . Depois de um curto tempo de relaxação, os grupos tem a mesma proporção de cooperadores, encerrando com a competição entre eles. Dado que a cooperação pode ser induzida pela viscosidade mesmo em modelos determinísticos [45, 62, 63], os efeitos estocásticos devem influenciar significativamente a promoção da cooperação. Ainda, é comumente afirmado que a regra $b/c > k$ para a evolução da cooperação em grafos é uma consequência da linearidade introduzida pela seleção fraca [57, 64]. No nosso modelo essa regra simples vale para qualquer força de seleção.

Finalmente, nossa análise sugere que, além do correlação positiva entre cooperadores interagindo em uma rede, a natureza estocástica da dinâmica evolucionária pode ser um mecanismo chave para o sucesso dos cooperadores. Em [35] os autores analisam uma versão similar do nosso modelo, mas com a regra de evolução de Wright-Fisher, e encontram uma condição similar para o limiar da cooperação $b/c > k$. Eles propõem uma explicação intuitiva: “Os grupos que são inicialmente tomados por acaso por cooperadores crescem mais do que os outros grupos, e mesmo que a fração de cooperadores nesses grupos decline, o número absoluto de cooperadores na geração seguinte pode acabar aumentando“. O mesmo acontece com nosso modelo, onde a cooperação só pode ser vantajosa porque alguns grupos podem ter mais cooperadores que outros por acaso, o que pode aumentar a quantidade total de cooperadores na população devido a competição indireta entre os grupos. Portanto, nós afirmamos que a estocasticidade é um mecanismo chave para promover a cooperação em populações estruturadas em grupos, dado que as flutuações que por acaso beneficiam os cooperadores tem muito mais impacto do que as que beneficiam os desertores.

6 Dinâmica adaptativa de nascimento-morte

Esse trabalho, dos autores Ian Braga, Emmanuel Pereira e Lucas Wardil, cujo título é *Trial of evolution: death-birth adaptive dynamics* está em processo de submissão.

6.1 Introdução

Seleção natural é o processo pelo qual as espécies se adaptam aos seus ambientes [66–68]. Em 1970, Lewontin introduziu uma abordagem teórica clara e concisa para entender o processo evolutivo [69]. Essa abordagem abrange três princípios-chave. Primeiro, dentro de uma população, os indivíduos exibem uma ampla gama de características físicas, traços biológicos e comportamentos, resultando no que é chamado de variação fenotípica. Segundo, vários fenótipos experimentam diferentes níveis de sobrevivência e sucesso reprodutivo em diferentes ambientes, dando origem ao conceito de aptidão diferencial. Terceiro, existe uma conexão entre os traços herdados dos pais e aqueles transmitidos para os descendentes, moldando suas contribuições para as gerações futuras e indicando a herdabilidade da aptidão.

O conceito de aptidão geralmente se concentra na noção de que, em um ambiente particular, os indivíduos com maior aptidão têm mais probabilidade de transmitir seus genótipos para a próxima geração [70–72]. No entanto, a aptidão não é uma característica inerente e diretamente mensurável dos organismos. Ao contrário de traços como peso e cor, que podem ser definidos sem exigir um entendimento biológico mais profundo. O conceito de aptidão deve ser integrado a um modelo matemático que explique as mudanças evolutivas. Quando divorciado do contexto da seleção natural, a aptidão perde sua interpretação. O autor em [70] vai ainda mais longe ao argumentar que, em vez de aptidão, a base da teoria evolutiva deveria ser um processo evolutivo de nascimento e morte com as taxas de nascimento e morte explicitamente definidas.

Na biologia evolutiva, o processo de Moran é significativo, pois revela os detalhes intrincados do processo evolutivo, partindo de fenômenos microscópicos simples: eventos de nascimento e morte [73–75], conforme foi apresentado no capítulo 5. Tipicamente, o processo de Moran considera a competição entre diferentes alelos dentro de uma população. Por exemplo, dois tipos distintos de indivíduos, A e B , cada um com seus respectivos valores de aptidão, f_A e f_B . Mas a aptidão também pode ser considerada como uma função contínua de um traço fenotípico X , que pode denotar características como o tamanho de uma bactéria, a taxa de produção de enzimas ou a contagem de cílios, por exemplo. Neste caso, $f(x)$ seria a aptidão de um indivíduo com $X = x$.

Nós partimos da hipótese de que a evolução de um traço métrico, denotado como X , é governada por uma função de aptidão $f = f(x)$ que representa o peso de probabilidade de um indivíduo com valor de traço x se reproduzir. Esta abordagem teórica é comumente referida como dinâmica adaptativa [76–79]. A equação canônica da dinâmica adaptativa foi inicialmente derivada por Dieckmann e Law em seu trabalho seminal [77]. Em nosso estudo, estendemos a análise realizada por esses autores considerando a evolução de uma população polimórfica. Mostramos que, ao estudar a trajetória evolutiva de um traço, podemos obter uma função que descreve as probabilidades de reprodução associadas a esse traço. Além disso, ao assumir que variações ocorrem dentro de cada evento de reprodução, podemos comparar a variação demográfica observada na população com as variações no nível de reprodução e validar nossas previsões teóricas. Por fim, demonstramos que a variação demográfica desempenha um papel crucial em impulsionar a seleção.

6.2 Modelo

Nosso modelo consiste em uma população de tamanho fixo N evoluindo por meio de um processo de Moran. Em cada unidade de tempo, um indivíduo, denotado como i , é selecionado aleatoriamente para morrer, enquanto outro indivíduo, denotado como j , é selecionado para se reproduzir e ocupar o lugar vago de i . A seleção de j ocorre com uma probabilidade proporcional à sua aptidão, f_j . O estado da população é descrito por um vetor de estado $\mathbf{x} = (x_1, \dots, x_N)$, representando os valores dos traços de cada indivíduo na população. A aptidão é caracterizada por uma função de aptidão $f_j = f(x_j)$. O traço de um recém-nascido é definido como $x_j + \sigma\xi$, onde σ é o parâmetro de variação no nível de reprodução e ξ é uma variável aleatória Gaussiana [81] centrada em zero ($\langle \xi \rangle = 0$) com variância unitária ($\langle \xi^2 \rangle = 1$). Uma ilustração esquemática desse processo é apresentada na Figura 14.

6.3 Variação demográfica

O primeiro foco deste trabalho será calcular o valor da variação demográfica da população. Para isso vamos nos voltar para o cenário fundamental da seleção neutra. Ou seja, assumimos que $f(x) = \text{const}$ e todos os indivíduos têm a mesma probabilidade $1/N$ de serem escolhidos para se reproduzir a cada passo de tempo, independentemente de seu valor de traço. Nossa pergunta é: dada uma população de tamanho N e o parâmetro de variação no nível reprodutivo σ , quanto se espera que um x_i escolhido aleatoriamente varie em relação ao valor médio do traço na população?

Isso é, definindo $x = (1/N) \sum_i x_i$, queremos calcular

$$\text{Var}(x_i) = \langle (x_i - x)^2 \rangle.$$

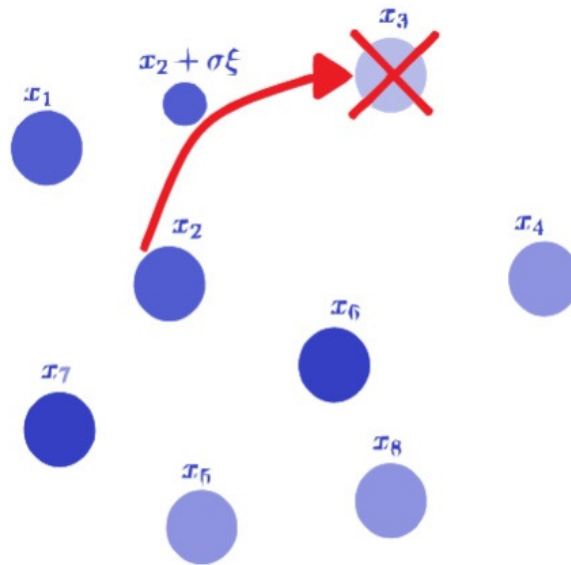


Figura 14 – Ilustração do processo adaptativo de nascimento-morte para uma população de tamanho $N = 8$. Cada indivíduo j é caracterizado por um traço numérico x_j e dá origem a recém-nascidos com traços ligeiramente diferentes $x_j + \sigma\xi$. Em um passo de tempo Δt , um indivíduo é escolhido aleatoriamente para morrer ($i = 3$) e outro é escolhido para se reproduzir ($j = 2$) com uma probabilidade proporcional à sua aptidão.

Primeiro, assumamos que $\sigma = 0$. Independentemente da configuração inicial $\mathbf{x}(0)$, espera-se que, após um tempo finito, tenhamos $Var(x_i) = 0$, já que esperamos que algum indivíduo j atinja a fixação após um tempo finito, ou seja, todos os indivíduos descendem de j e a população terá para sempre o mesmo valor de traço x_j . Isso é hereditariedade sem mutação. Portanto, se houver variação na população, ela deve vir das variações que constantemente surgem no nível reprodutivo $\sigma\xi$, e a variância deve ser limitada pelo número médio de diferentes variáveis independentes que se encontram em qualquer um dos estados transitórios da população. Para simplificar, suponhamos que todos os indivíduos comecem com o mesmo valor de traço $x_i = 0$. Nossa abordagem é acompanhar a evolução de todas as variações aleatórias $\sigma\xi$ que surgem em cada evento de reprodução.

Dado uma unidade de tempo, ocorre um evento de nascimento-morte e uma nova variável aleatória independente $\sigma\xi$ surge em algum ponto. Como as variáveis aleatórias são todas independentes, podemos mostrar que a contribuição de uma nova variável $\sigma\xi$ para a variância $Var(x_i)$ depende apenas do número n de indivíduos que carregam essa variável, independentemente das posições específicas, como ilustrado na Figura 15. Essa

contribuição é dada por

$$\begin{aligned} v(n) &= \frac{n}{N} \left\langle \left(\sigma\xi - \frac{n}{N} \sigma\xi \right)^2 \right\rangle + \frac{N-n}{N} \left\langle \left(0 - \frac{n}{N} \sigma\xi \right)^2 \right\rangle \\ &= \frac{n(N-n)}{N^2} \sigma^2. \end{aligned}$$

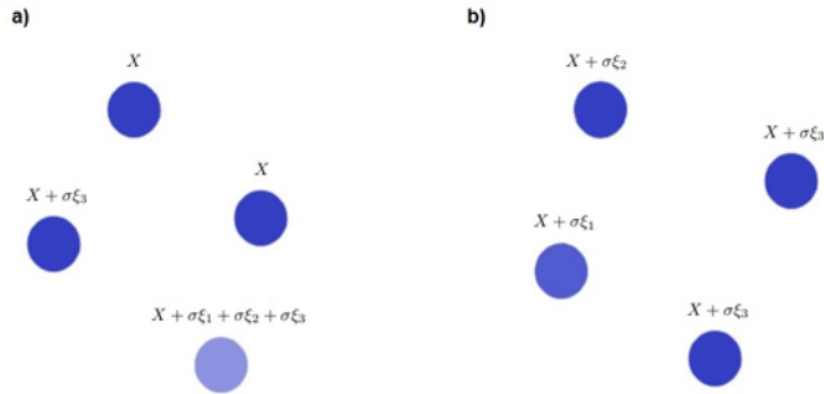


Figura 15 – Ambas as populações a) e b) têm a mesma variância. Apesar de estarem distribuídas de maneiras diferentes, em ambas as situações existem duas variações aleatórias independentes em um indivíduo ($\sigma\xi_1$ e $\sigma\xi_2$) e uma variação aleatória independente em dois indivíduos ($\sigma\xi_3$). Como as variáveis ξ_j são todas independentes, a variância para um indivíduo escolhido aleatoriamente é a mesma em ambos os casos, e precisamos apenas somar as contribuições de todas as variáveis $\sigma\xi$ que estão em um dos estados transitórios da população.

Observe que a contribuição para a variância é zero quando $n = 0$ ou $n = N$. Portanto, uma vez que uma nova variável aleatória $\sigma\xi$ surge, ela contribuirá para a variância apenas quando estiver em um dos estados transitórios $n = 1, \dots, N - 1$, e uma vez que atinge a fixação, às vezes dominando a população, mas mais provavelmente por ser extinta, essa variável nunca mais contribuirá para a variância novamente.

Também definimos $t(n)$ como o tempo esperado que uma variável $\sigma\xi$ recentemente criada passa exatamente em n indivíduos, dado que começou em um indivíduo. Como a taxa de criação de novas variáveis aleatórias é de uma por unidade de tempo, após um tempo de relaxamento, esperamos ter em média $t(n)$ variáveis aleatórias distintas e independentes ocupando n indivíduos. Portanto, a variância em relação à média pode ser expressa simplesmente por

$$\text{Var}(x_i) = \sum_{n=1}^{N-1} t(n)v(n). \quad (6.1)$$

Nosso problema agora resume-se a calcular o tempo esperado $t(n)$ que uma mutação neutra começando em um indivíduo passa em n indivíduos antes da fixação (consideramos

o tipo A como os indivíduos que carregam a nova variável $\sigma\xi$ e o tipo B aqueles que não carregam). As taxas de transição neutras são dadas por: $T^+(n) = n(N-n)/N^2$, $T^-(n) = n(N-n)/N^2$ e $T^0(n) = n^2/N^2 + (N-n)^2/N^2$.

Primeiro, definimos $P_k(l)$ para $l \leq k$ como a probabilidade de alcançar o estado k começando do estado l . Essa probabilidade obedece a $P_k(0) = 0$, $P_k(k) = 1$ e a relação recursiva

$$P_k(l) = T^+(l)P_k(l+1) + T^-(l)P_k(l-1) + T^0(l)P_k(l).$$

É fácil mostrar com a mesma técnica utilizada na capítulo 4 que

$$P_k(l) = \frac{l}{k}.$$

Para definir $P_k(l)$ para $l \geq k$, reconhecemos que o processo de Moran neutro é simétrico por permutação dos tipos mutante e residente, então temos

$$P_k(l) = P_{N-k}(N-l) = \frac{N-l}{N-k}$$

para $l \geq k$.

Suponha que o sistema comece no estado l . Em cada unidade de tempo, o sistema tem uma probabilidade de transição de $T^+(l) + T^-(l)$, então devemos esperar, em média, $t_l = 1/(T^+(l) + T^-(l)) = N^2/2l(N-l)$ unidades de tempo para o sistema sair do estado l . Agora precisamos calcular a probabilidade do sistema retornar ao estado l uma vez que ele sai. Isso é dado por

$$\begin{aligned} p_l &= \frac{1}{2}P_l(l-1) + \frac{1}{2}P_l(l+1) \\ &= \frac{2lN - 2l^2 - N}{2l(N-l)}. \end{aligned}$$

A probabilidade de o sistema não retornar ao estado l é então

$$\begin{aligned} \tilde{p}_l &= 1 - p_l \\ &= \frac{N}{2l(N-l)}, \end{aligned}$$

e devemos esperar que, em média, o sistema precise de $1/\tilde{p}_l = 2l(N-l)/N$ oportunidades para sair do estado l e não retornar, de modo que o sistema retorna em média $2l(N-l)/N - 1$ vezes ao estado l antes de ser fixado. Contando também a primeira ocasião, já que o sistema inicia no estado l , podemos dizer que o sistema deve permanecer no estado l em média $2l(N-l)/N$ vezes por uma média de $t_l = N^2/2l(N-l)$ unidades de tempo. Então, devemos esperar que o sistema passe em média $t_l/\tilde{p}_l = N$ unidades de tempo no estado l antes de ser fixado.

É uma conclusão interessante que o tempo esperado que o sistema permanece em l , dado que inicia em l , é independente do estado específico l , e é, em média, simplesmente

N passos. Por um lado o sistema permanece mais tempo retido nos estados mais próximos da fronteira, mas quando sai tem menos probabilidade de retornar à eles. Finalmente, queremos calcular $t(n)$, o tempo esperado que o sistema permanece no estado n dado que ele inicia no estado 1. Se o sistema nunca alcança o estado n , o tempo esperado que ele passa lá é 0, e se alcança, o tempo esperado que ele passa lá é N , então temos simplesmente

$$t(n) = 0(1 - P_n(1)) + NP_n(1) = N/n.$$

Substituindo $v(n)$ e $t(n)$ na equação (6.1), obtemos

$$\text{Var}(x_i) = \frac{(N-1)\sigma^2}{2}. \quad (6.2)$$

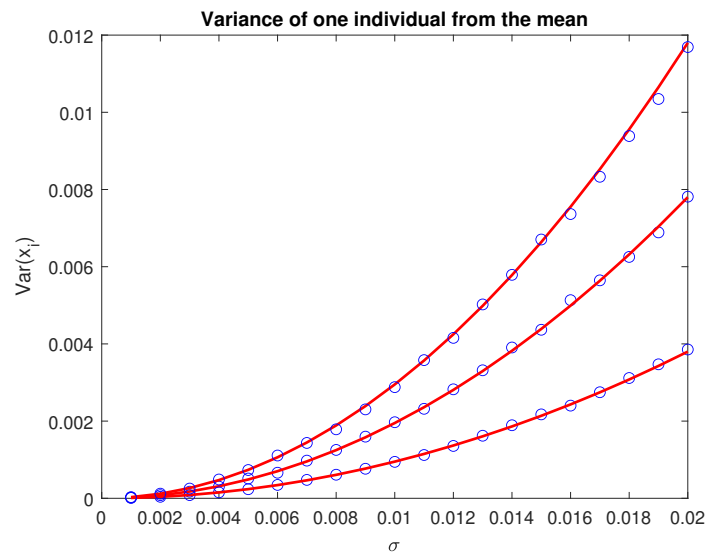


Figura 16 – Variância de um indivíduo em relação à média. O eixo x é o valor de σ e o eixo y é o valor médio da variância de x_i em relação à média x . Os tamanhos populacionais são $N = 20$, $N = 40$ e $N = 60$ (da curva inferior para a superior) e a condição inicial foi $x_i(0) = 0$ para todos os i . Os pontos azuis mostram as simulações de Monte Carlo e a linha vermelha representa as previsões analíticas dadas pela equação (6.2).

Esta fórmula nos permite observar o estado da população \mathbf{x} em algum momento específico e usar a variância de x_i para estimar o parâmetro de variação da reprodução σ , assim como a medida de σ pode ser usada para estimar a variância demográfica na população. Uma comparação das previsões analíticas dadas pela equação (6.2) com simulações de Monte Carlo é mostrada na Figura 16.

6.4 Dinâmica adaptativa

Na segunda parte deste trabalho, vamos propor uma equação estocástica que seja adequada para aproximar nosso modelo no cenário razoável em que a variação no nível de

reprodução é pequena em comparação com os valores típicos do traço, $\sigma\sqrt{(N-1)/2} \ll x$, de modo que tenhamos $|x_i - x_j| \ll x$ para os indivíduos i e j que compartilham o ambiente ao mesmo tempo.

Uma vez que os indivíduos em cada posição i são escolhidos para morrer com probabilidade $1/N$ por unidade de tempo Δt , o tempo médio de vida dos indivíduos é $N\Delta t$ e escolhemos $dt = N\Delta t$ como nossa unidade de tempo. A evolução das variáveis x_i pode ser descrita pelo sistema de equações diferenciais estocásticas

$$dx_i = \sum_j \frac{f(x_j)}{F(\mathbf{x})} (x_j - x_i) dt + \sigma\sqrt{N-1} dB_i, \quad (6.3)$$

onde $F(\mathbf{x}) = \sum_k f(x_k)$ é a normalização e dB_i é o incremento aleatório Browniano, com $\langle dB_i \rangle = 0$ e $\langle dB_i^2 \rangle = dt$.

Tomando o valor esperado dos dois lados nós temos

$$\langle dx_i \rangle = \sum_j \frac{f(x_j)}{F(\mathbf{x})} (x_j - x_i) dt,$$

e o primeiro termo da equação (6.3) fica claro. É o valor esperado da mudança das variáveis x_i em um episódio de substituição. Se i morreu, a probabilidade de um indivíduo j ser escolhido para substituí-lo é $f(x_j)/F(\mathbf{x})$, e assumindo uma cópia perfeita ($\langle \sigma\xi \rangle = 0$), a mudança que ela causa no local i é apenas $(x_j - x_i)$. Assim, se negligenciarmos completamente a estocasticidade, o sistema é governado pelo conjunto de equações determinísticas

$$dx_i = \sum_j \frac{f(x_j)}{F(\mathbf{x})} (x_j - x_i) dt.$$

É fácil ver que estas equações aproximam as variáveis umas das outras e, após se tornarem iguais, temos $dx_i = 0$ para todos i . A conclusão é: após um pequeno período de relaxamento, não haverá mais evolução. Isso é o que deveríamos esperar. Na ausência de variação nos eventos de reprodução, eventualmente cada indivíduo se tornaria idêntico, levando a uma falta de variabilidade na qual a seleção poderia operar.

O segundo termo na equação (6.3) leva em conta a variação demográfica mantida pelas flutuações estocásticas nos eventos de reprodução. Para vermos que essa é a escolha correta, fazemos a aproximação de seleção neutra $f(x_i)/F(\mathbf{x}) \approx 1/N$, de modo que a equação (6.3) se torna

$$dx_i = (x - x_i) dt + \sigma\sqrt{N-1} dB_i.$$

Esta equação estocástica é chamada de *processo de Ornstein-Uhlenbeck de reversão à média*. Fazemos a mudança de variáveis $x' = x - x_i$, o que nos dá

$$dx' = -x' + \sigma\sqrt{N-1} dB,$$

e esta equação pode ser facilmente resolvida usando a fórmula de Itô, com a mesma abordagem utilizada no capítulo 5. Sua solução é

$$x'(\tau) = e^{-\tau} \int_0^\tau e^t \sigma \sqrt{N-1} dB(t),$$

onde tomamos a condição inicial $x' = 0$. A variância de $x_i(\tau)$ em relação à média é então

$$\langle (x - x_i(\tau))^2 \rangle = \frac{(N-1)\sigma^2}{2} (1 - e^{-2\tau}),$$

e após um curto período de relaxamento ela se torna aproximadamente constante sendo dada por $Var(x_i) = (N-1)\sigma^2/2$, de acordo com o cálculo exato (6.2).

Agora vamos analisar a evolução de x . Temos que

$$\begin{aligned} dx &= \frac{1}{N} \sum_i dx_i \\ &= \frac{1}{N} \sum_{ij} \frac{f(x_j)}{F(\mathbf{x})} (x_j - x_i) dt + \frac{\sigma \sqrt{N-1}}{N} \sum_i dB_i \\ &= \frac{1}{F(\mathbf{x})} \sum_j f(x_j) (x_j - x) dt + \sigma \sqrt{\frac{N-1}{N}} dB. \end{aligned}$$

Fazendo a aproximação de que $x_i \approx x$, podemos definir $F(\mathbf{x}) \approx Nf(x)$. No entanto, para a função de aptidão dentro da soma, a aproximação $x_i \approx x$ não é suficiente, pois o termo determinístico se cancelaria. Assim, tomamos $f(x_j) = f(x) + f'(x)(x_j - x)$, expandindo $f(x_j)$ em primeira ordem em torno de x , e obtemos

$$dx = \frac{1}{Nf(x)} \sum_j f'(x)(x_j - x)^2 dt + \sigma \sqrt{\frac{N-1}{N}} dB.$$

Finalmente, substituímos o valor médio calculado na equação (6.2), $(x_j - x)^2 \approx Var(x_j) = (N-1)\sigma^2/2$, para obter

$$dx = \frac{(N-1)\sigma^2}{2} \frac{f'(x)}{f(x)} dt + \sigma \sqrt{\frac{N-1}{N}} dB. \quad (6.4)$$

Nós chamamos essa equação de *dinâmica adaptativa de nascimento-morte*.

Com a equação (6.4), podemos prever o caminho evolutivo médio de um traço se nos for dada a função de aptidão. Tomando o valor esperado de ambos os lados, temos

$$\langle dx \rangle = \frac{1}{2} (N-1) \sigma^2 \frac{f'(x)}{f(x)} dt. \quad (6.5)$$

Uma comparação do caminho evolutivo médio previsto pela equação (6.5) com simulações de Monte Carlo é mostrada na Figura 17.

Agora, suponha que temos um caminho evolutivo real a partir do qual podemos obter alguma função de ajuste $g(x)$ que descreva os dados $\langle dx \rangle / dt$. Então, temos

$$g(x) = \frac{1}{2} (N-1) \sigma^2 \frac{f'(x)}{f(x)}.$$

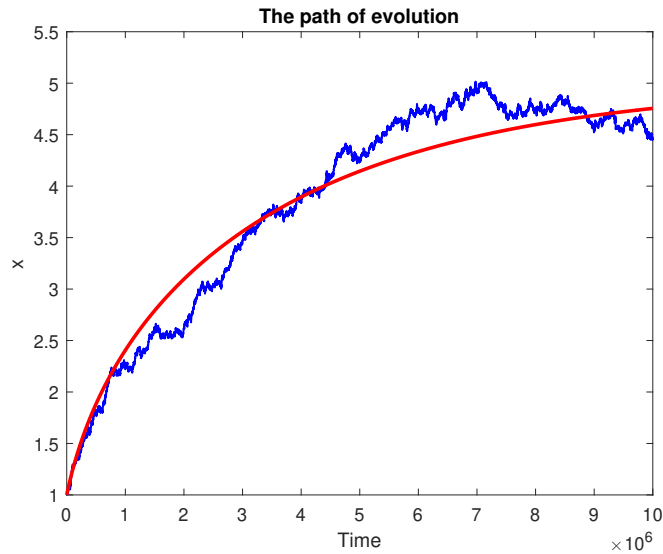


Figura 17 – O caminho da evolução. Aqui mostramos um caminho típico para a evolução de alguma característica em uma população passando por um processo de nascimento-morte. O eixo x é o tempo dado em unidades Δt e o eixo y é o valor médio x . Os parâmetros são $N = 100$, $f(x) = 10x - x^2$, $\sigma = 0.0025$ e a condição inicial foi $x_i(0) = 1$ para todos os i . A linha azul mostra as simulações e a linha vermelha é a previsão analítica dada pela equação (6.5).

Rearranjando os termos e integrando com relação a dx dos dois lados nós obtemos

$$f = C \exp \left(\frac{2}{(N-1)\sigma^2} \int g(x) dx \right),$$

onde C é uma constante de integração. Assim, recuperamos a aptidão teórica $f(x)$ a partir de uma função de ajuste adequada $g(x)$ do caminho evolutivo médio, e com essa aptidão podemos prever a evolução contínua do traço.

6.5 Variância em torno do ótimo

Na última parte deste trabalho, vamos usar a nossa equação (6.4) para fazer uma previsão muito interessante. Em geral, esperamos que uma função de aptidão que descreva a evolução de um traço real tenha algum x^* para o qual essa função seja um máximo. De fato, um bom candidato para uma função de aptidão é $f(x) = \alpha x^a - \beta x^b$, onde $a < 1$ é um parâmetro decrescente de vantagem para o crescimento de x , $b > 1$ é um parâmetro crescente de custo devido ao crescimento de x , e α, β escalam a magnitude desses dois efeitos. Esta função tem um equilíbrio estável em $x^* = (\alpha a / \beta b)^{1/(b-a)}$. Agora, suponha uma população que já alcançou esse equilíbrio, ou seja, o crescimento de x se estabiliza e ele oscila em torno de algum valor ótimo que chamaremos de x^* . Você espera que x oscile mais ou menos em relação a x^* se aumentarmos o valor de σ ?

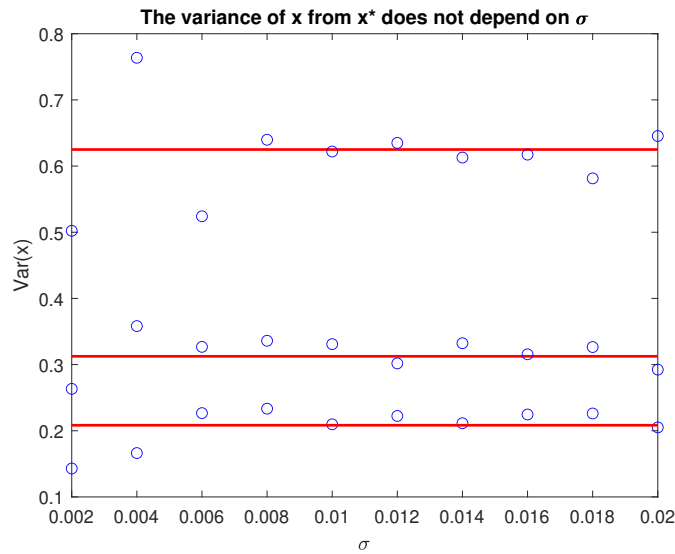


Figura 18 – A variância da média para o equilíbrio não depende de σ . O eixo x representa o valor de σ e o eixo y representa o valor de $Var(x)$. Os parâmetros são $N = 60$, $N = 40$ e $N = 20$ (da curva inferior para a superior), $f(x) = 10x - x^2$ e a condição inicial foi $x_i(0) = x^*$ para todos i . Os pontos azuis mostram as simulações e as linhas vermelhas representam a previsão analítica dada pela equação (6.6). Embora a variância não dependa de σ , é necessário mais tempo para a média convergir quando σ é pequeno.

Linearizando a equação (6.4) em torno de x^* , tomando $f(x) = f(x^*)$ e $f'(x) = f''(x)(x - x^*)$ (lembrando que $f'(x^*) = 0$ e $f''(x^*) < 0$), obtemos

$$dx = \frac{1}{2}(N - 1)\sigma^2 \frac{|f''(x^*)|}{f(x^*)}(x^* - x)dt + \sigma \sqrt{\frac{N - 1}{N}}dB.$$

Agora, essa é precisamente a equação de Ornstein-Uhlenbeck de reversão à média, que já resolvemos. Podemos mostrar pelo mesmo método que

$$Var(x) = \frac{f(x^*)}{N|f''(x^*)|}. \quad (6.6)$$

Portanto, a resposta é que a variância da média x em relação ao equilíbrio x^* não é afetada pelas variações estocásticas σ no processo de reprodução. Ao chegar a essa conclusão, torna-se compreensível. Por um lado, aumentar as variações σ introduz mais estocasticidade ao sistema, mas também intensifica o processo de seleção, que conduz a média em direção ao equilíbrio. Esses dois efeitos se compensam, resultando na previsão de que σ não deve influenciar a variância de x . Na Figura 18, variamos σ e comparamos as previsões da equação (6.6) com simulações de Monte Carlo.

6.6 Discussão

A principal contribuição de nosso trabalho é fornecer um método direto para calcular uma função de aptidão hipotética com base em uma trajetória evolutiva empírica de um traço específico dentro de uma população assexuada. Essa função deve nos permitir fazer previsões sobre a evolução subsequente de longo prazo do traço. Consideramos uma população altamente polimórfica, e essa perspectiva nos permite desenvolver um modelo quantitativo que possibilita a estimativa do parâmetro de variação no nível de reprodução por meio de uma observação macroscópica da população. Consequentemente, nosso modelo fornece meios para caracterizar e compreender quantitativamente a evolução de um traço métrico em uma população. Isso se torna possível quando obtemos os parâmetros preditivos mais cruciais: um associado à mutação, σ , e outro à seleção, $f(x)$. Finalmente, obtivemos uma previsão muito interessante em relação à flutuação do valor médio de um traço em torno do valor ótimo: aumentar as flutuações nos eventos de reprodução, σ , não afeta as flutuações de x em torno do valor ótimo, porque o aumento na intensidade da seleção compensa o aumento nas flutuações reprodutivas.

7 Conclusão

Nesta tese nós vimos como a matemática nos ajuda a responder inúmeras perguntas nada triviais sobre a evolução da vida: porque os conflitos entre animais nem sempre escalam para a violência? Por que predadores tem um sucesso reduzido quando caçam presas polimórficas? Como é possível saber a distância de separação entre duas linhagens com base no DNA? Porque os animais perdem a visão quando vão morar nas cavernas? Como é possível a seleção natural, tão individualista, levar à criação de animais cooperativos como as formigas e abelhas, ou mesmo de seres multicelulares? Por fim, sendo a evolução um algoritmo matemático, seria possível prever os seus desdobramentos?

No Capítulo 2, nós deduzimos a equação do replicador a partir de um simples modelo logístico de dinâmica de populações. Em seguida, introduzimos os conceitos da teoria dos jogos no modelo, com o intuito de analisar a evolução de dois tipos distintos cujas interações definem de maneira significativa suas aptidões reprodutivas. Essa análise nos permitiu entender porque na maioria das vezes as disputas entre machos por acesso reprodutivo não escalam para a violência na natureza. Embora os machos agressivos ganhem nas disputas contra machos passivos, eles correm sério risco de se ferirem nas disputas com outros machos agressivos, já os machos passivos, que disputam de maneira cortês entre si, tem acesso ao mesmo bônus reprodutivo sem arcar com nenhum custo.

No Capítulo 3, nós propomos uma abordagem original para estudar um modelo eco-evolucionário, em particular, levamos em conta a influência da dinâmica de predador-presa na evolução de dois tipos distintos de presas da mesma espécie. Nós obtivemos uma versão da equação do replicador, que chamamos de *equação do replicador dependente de predadores*, onde o número de predadores é um parâmetro livre nos coeficientes da matriz de ganho, introduzindo uma dependência temporal na equação do replicador. Nós usamos um teorema profundo de sistemas dinâmicos para verificar em que condições as duas presas podem coexistir com os predadores, e assim conseguimos analisar um exemplo interessante onde uma presa com visual mais atrativo coexiste com outra com visual menos atrativo, a mais atrativa tendo vantagem na reprodução e desvantagem na predação. Mostramos que a introdução dos predadores nesse sistema pode induzir ao polimorfismo estável das presas, e que os predadores podem ter uma taxa de captura menor convivendo com as duas presas do que com cada uma delas separadamente.

No Capítulo 4, nós introduzimos o processo de Moran, um modelo microscópico simples onde eventos de nascimento e morte acontecem probabilisticamente. Nós calculamos a probabilidade de fixação de uma mutação neutra na população, e com essa análise nós fomos capazes de explicar porque é esperado que a evolução guie para a atrofia de partes

do corpo que perdem a função, como no caso da visão dos animais que vivem nas cavernas. Também mostramos com a mesma análise o princípio de funcionamento de um relógio molecular. Ainda, nós obtivemos a probabilidade de fixação de uma mutação dadas taxas de transição arbitrárias tanto por uma fórmula exata quanto por uma aproximação, na qual usamos diversas técnicas avançadas de processos estocásticos. Tal aproximação foi muito importante no nosso trabalho seguinte.

No Capítulo 5, nós propomos um modelo de seleção de grupos original com o intuito de estudar a evolução da cooperação na natureza. No nosso modelo, os desertores sempre ganham dos cooperadores do mesmo grupo, mas os grupos com mais cooperadores mandam mais migrantes para tentar colonizar a população. Vimos como é possível obter a probabilidade de fixação dos cooperadores com as técnicas desenvolvidas no capítulo anterior aliadas à um pouco de criatividade. Obtivemos uma regra semelhante a regra de Hamilton para a seleção da cooperação, $b/c > k$, e vimos que os cooperadores só podem ser vantajosos nesse modelo devido às flutuações estocásticas intrínsecas do processo, uma vez que a competição entre os grupos só acontece quando eles tem frações distintas de cooperadores entre si. De fato, mostramos que no limite termodinâmico, com $N, n \rightarrow \infty$ e $N/n = const$, os cooperadores podem ter probabilidade 1 de tomar o ambiente mesmo perdendo em todos os grupos, mostrando que as flutuações estocásticas permanecem vivas nesse limite.

No capítulo 6, nós propomos um modelo simples e original que engloba os três princípios básicos da evolução com base no processo de Moran. Isso é, estudamos a evolução de uma característica métrica X em um processo de nascimento-morte para uma população de tamanho N , onde essa característica está sujeita a uma seleção guiada pela função aptidão $f(x)$, sendo que em cada reprodução a característica é copiada com uma variação de intensidade média σ . A reprodução do tipo $x_i \rightarrow x_i + \sigma\xi$ indica a hereditariedade e a mutação no nosso modelo, e a função $f(x)$ que define os pesos de probabilidade de reprodução é o que modela a seleção. Nós obtivemos a variação demográfica média da população com base nas variações parentais σ , e com isso conseguimos prever a evolução da característica média x da população com a nossa *dinâmica adaptativa de nascimento-morte*. Em suma, nós conseguimos, para esse modelo idealizado, prever o caminho da evolução.

Por fim, é importante dizer que, durante o doutorado, eu tive a oportunidade de trabalhar na intersecção de dois campos do conhecimento com os quais eu tenho uma particular ligação.

Desde pequeno, a teoria da evolução foi o que me trouxe para a ciência, ou melhor, os dinossauros. O fascínio pela natureza sempre foi a chama mais significativa em mim, o que me faz gostar do universo a ponto de querer entendê-lo. De todas as questões que a ciência moderna nos responde, a que me pegou pela primeira vez foi quando a evolução me contou sobre a minha história. Foi quando eu soube da luta pela qual eu passei para

estar aqui, e quando eu descobri que era, afinal, primo dos dinossauros.

Todavia, a minha matéria preferida na escola e na faculdade sempre foi a matemática. Em particular, o estudo das probabilidades, a ciência de se obter informações do acaso. Eu cheguei a cursar um ano de Biologia na Unicamp, em 2013, mas depois ingressei no curso de Física na UFMG em 2014, onde pude aprender muita matemática e construir a minha vida acadêmica.

Quando tive a oportunidade de trabalhar com o Professor Dr. Lucas Wardil aplicando métodos modernos de física estatística no estudo da evolução, eu pude unir a minha maior especialidade, a matemática, com o estudo da ciência que sempre me despertou a maior curiosidade, a evolução. Essa tese é o resultado dessa união.

Nós concluímos esse trabalho com a sensação de termos realizado uma importante contribuição para a ciência da evolução, demonstrando o poder das ferramentas modernas da física estatística na compreensão de questões nada triviais da dinâmica da vida, e até, em algum sentido, a sua possível predicabilidade.

A vida sempre foi a minha maior fonte de motivação, a evolução, precursora de toda a minha inspiração.

É até difícil de acreditar. Eu existo!

Referências

- [1] Bacar N. 2009 *Histoires de mathématiques et de populations*. Le Sel et le Fer. Cassini. Citado na página 17.
- [2] Malthus T. 1798 *An Essay on the Principle of Population*. London: J. Johnson. Citado 2 vezes nas páginas 10 e 17.
- [3] Darwin C. 1859 *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*. London: Murray. or the Preservation of Favored Races in the Struggle for Life. Citado 2 vezes nas páginas 10 e 17.
- [4] Wallace AR. 2008 *On the tendency of varieties to depart indefinitely from the original type*. eBooks @ Adelaide. Adelaide: The University of Adelaide Library. Citado na página 17.
- [5] Abbott S, Fairbanks D. 2016 Experiments on Plant Hybrids by Gregor Mendel. *Genetics* **204**, 407–422. Citado na página 17.
- [6] Fisher R. 1922 Darwinian evolution of mutations.. *The Eugenics review* **14**, 31–34. Citado 2 vezes nas páginas 10 e 17.
- [7] Maynard Smith J. 1974 The theory of games and the evolution of animal conflicts. *Journal of Theoretical Biology* **47**, 209–221. Citado 2 vezes nas páginas 10 e 17.
- [8] Nowak M. 2006 *Evolutionary Dynamics: Exploring the Equations of Life*. Harvard University Press. Citado 2 vezes nas páginas 15 e 17.
- [9] Taylor PD, Jonker LB. 1978 Evolutionary stable strategies and game dynamics. *Mathematical Biosciences* **40**, 145–156. Citado 2 vezes nas páginas 13 e 17.
- [10] Schuster P, Sigmund K. 1983 Replicator dynamics. *Journal of Theoretical Biology* **100**, 533–538. Citado na página 17.
- [11] Moran PAP. *Random processes in genetics*. Mathematical Proceedings of the Cambridge Philosophical Society. 1958;54(1):60-71. doi:10.1017/S0305004100033193 Citado na página 27.
- [12] Elephant seal fact sheet, January, 21, 2022, PBS, <https://www.pbs.org/wnet/nature/blog/elephant-seal-fact-sheet/> Citado na página 16.
- [13] Eigen M, McCaskill J, Schuster P. 1988 Molecular quasi-species. *The Journal of Physical Chemistry* **92**, 6881–6891. Citado na página 17.

- [14] Pelletier F, Garant D, Hendry A. 2009 Eco-evolutionary dynamics. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **364**, 1483–1489. Citado 2 vezes nas páginas 17 e 18.
- [15] Tilman AR, Plotkin JB, Akçay E. 2020 Evolutionary games with environmental feedbacks. *Nature Communications* **11**, 915. Citado 2 vezes nas páginas 17 e 18.
- [16] Meyer I, Shnerb NM. 2020 Evolutionary dynamics in fluctuating environment. *Phys. Rev. Research* **2**, 023308. Citado na página 17.
- [17] Smith CC, Fretwell SD. 1974 The Optimal Balance between Size and Number of Offspring. *The American Naturalist* **108**, 499–506. Citado na página 18.
- [18] Fussmann GF, Loreau M, Abrams PA. 2007 Eco-evolutionary dynamics of communities and ecosystems. *Functional Ecology* **21**, 465–477. Citado na página 18.
- [19] Darwin C. 1964 *On the origin of species by means of natural selection*. Cambridge-London. Reprinted in Harvard University Press. Citado na página 18.
- [20] Sharma S, Samanta G. 2014 Dynamical Behaviour of A Two Prey and One Predator System. *Differential Equations and Dynamical Systems* **22**. Citado na página 18.
- [21] Korobeinikov A, Wake G. 1999 Global properties of the three-dimensional predator-prey Lotka-Volterra systems. *JAMDS* **3**, 155–162. Citado na página 18.
- [22] Tripathi JP, Abbas S, Thakur M. 2014 Local and global stability analysis of a two prey one predator model with help. *Communications in Nonlinear Science and Numerical Simulation* **19**, 3284–3297. Citado na página 18.
- [23] Adamu H. 2018 Mathematical analysis of predator-prey model with two preys and one predator. *Journal of Applied Sciences* **5**, 17–23. Citado na página 18.
- [24] Freedman H, Waltman P. 1984 Persistence in models of three interacting predator-prey populations. *Mathematical Biosciences* **68**, 213–231. Citado 4 vezes nas páginas 18, 22, 24 e 25.
- [25] Karpestam E, Merilaita S, Forsman A Natural levels of colour polymorphism reduce performance of visual predators searching for camouflaged prey. *Biological Journal of the Linnean Society* **112**, 546–555. Citado 2 vezes nas páginas 18 e 24.
- [26] Karpestam E, Merilaita S, Forsman A. 2016 Colour Polymorphism Protects Prey Individuals and Populations Against Predation. *Scientific Reports* **6**, 22122. Citado 2 vezes nas páginas 18 e 24.

- [27] Prost S, Armstrong EE, Nylander J, Thomas GWC, Suh A, Petersen B, Dalen L, Benz BW, Blom MPK, Palkopoulou E, Ericson PGP, Irestedt M. 2019 Comparative analyses identify genomic features potentially involved in the evolution of birds-of-paradise. *GigaScience* **8**. giz003. Citado na página 23.
- [28] Schulte-Hostedde AI, Millar JS, Gibbs HL. 2004 Sexual selection and mating patterns in a mammal with female-biased sexual size dimorphism. *Behavioral Ecology* **15**, 351–356. Citado na página 23.
- [29] Clutton-Brock T, McAuliffe K. 2009 Female Mate Choice in Mammals. *The Quarterly Review of Biology* **84**, 3–27. PMID: 19326786. Citado na página 23.
- [30] Duarte R, Stevens M, Flores A. 2018 The adaptive value of camouflage and colour change in a polymorphic prawn. *Scientific Reports* **8**. Citado na página 23.
- [31] Price T, Green S, Troscianko J, Tregenza T, Stevens M. 2019 Background matching and disruptive coloration as habitat-specific strategies for camouflage. *Scientific Reports* **9**. Citado na página 23.
- [32] Vignieri SN, Larson JG, Hoekstra HE The selective advantage of crypsis in mice. *Evolution* **64**, 2153–2158. Citado na página 23.
- [33] Dawkins R. 1976 *The Selfish Gene*. Oxford University Press, Oxford, UK. Citado 2 vezes nas páginas 9 e 77.
- [34] Philipp M Altrock and Arne Traulsen, *Fixation times in evolutionary games under weak selection* 2009 New J. Phys. 11 013012 Citado na página 29.
- [35] J.A. Fletcher, and M. Zwick, *J. Theor. Biol.* **228**, 3, 303–313 (2004). Citado 3 vezes nas páginas 43, 44 e 51.
- [36] Q. Su, A. McAvoy, L. Wang, and M.A. Nowak, *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **116**, 51, 25398–25404 (2019). Citado na página 43.
- [37] H. Ohtsuki, C. Hauert, E. Lieberman, and M. A. Nowak, *Nature* **441**, 502–505 (2006). Citado 3 vezes nas páginas 11, 43 e 51.
- [38] A. Grafen, *J. Evol. Biol.* **20**, 6, 2278–2283 (2007). Citado 2 vezes nas páginas 43 e 51.
- [39] G. Szabo and G. Fath, (2007) *Phys. Rep.* **446**, 97 (2007). Citado 2 vezes nas páginas 43 e 51.
- [40] L. Lehmann, L. Keller and D. Sumpter, *J. Evol. Biol.* **20** (2007). Citado na página 43.

- [41] T. Corina, H. Ohtsuki, T. Antal, F. Fu and M. Nowak, *J. Theor. Biol.* **259**, 570-581 (2009). Citado na página 43.
- [42] P. Altrock, A. Traulsen and M. Nowak, *Phys. Rev. E* **95**, 22407 (2017). Citado na página 43.
- [43] M. Assaf, M. Mobilia and E. Roberts, *Phys. Rev. Lett.* **111**, 238101 (2013). Citado na página 43.
- [44] Qi Su, L. Aming, L. Wang and H. Stanley, *Proc. R. Soc. B* **286** (2019). Citado na página 43.
- [45] J. Mitteldorf and D. S. Wilson, *J. Theor. Biol.* **204**, 481 (2000). Citado 2 vezes nas páginas 43 e 51.
- [46] J. H Gillespie, *Genetics* **76**, 3, 601 (1974). Citado na página 43.
- [47] B. Houchmandzadeh. M. Vallade, *Evol Biol* **12**, 61 (2012). Citado na página 43.
- [48] B. Houchmandzadeh, *BioSystems* **127**, 60-66 (2014). Citado na página 43.
- [49] D. Greig and M. Travisano, *Proc. Royal Soc. B* **271**, S25 (2004). Citado na página 43.
- [50] S. A. West, R. M. Fisher, A. Gardner, and E. T. Kiers, *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **112**, 10112 (2015). Citado na página 43.
- [51] E. O. Wilson and B. Holldobler, *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **102**, 13367 (2005). Citado na página 43.
- [52] T. R. Schultz, *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **97**, 14028 (2000). Citado na página 43.
- [53] D. S. Wilson and E. O. Wilson, *Q. Rev. Biol* **82**, 327 (2007). Citado na página 43.
- [54] G. C. Williams *Adaptation and Natural Selection: A Critique of Some Current Evolutionary Thought* Princeton University Press, 1996. Citado na página 43.
- [55] D. S. Wilson, *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **72**, 143 (1975). Citado na página 44.
- [56] L. Lehmann, L. Keller, S. West, and D. Roze, *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **104**, 6736 (2007). Citado 2 vezes nas páginas 44 e 51.
- [57] C. E. Tarnita, E. O. Wilson, and M. A. Nowak, *Nature* **466**, 1057–1062 (2010). Citado 2 vezes nas páginas 44 e 51.
- [58] A. Traulsen, J. C. Claussen, and C. Hauert, *Phys. Rev. Lett.* **95**, 238701 (2005). Citado 2 vezes nas páginas 32 e 44.

- [59] C. Taylor, D. Fudenberg, A. Sasaki, and M. A. Nowak, *Bull. Math. Biol.* **66**, 1621 (2004). Citado na página 50.
- [60] W.D. Hamilton, *J. Theor. Biol.* **7**, 1-16 (1964). Citado 2 vezes nas páginas 10 e 50.
- [61] P. D. Taylor, T. Day, and G. Wild, *Nature* **447**, 469 (2007). Citado na página 51.
- [62] M. A. Nowak and R. M. May, *Nature* **359**, 826 (1992). Citado na página 51.
- [63] T. Pfeiffer, S. Schuster, and S. Bonhoeffer, *Science* **292**, 504 (2001). Citado na página 51.
- [64] C. E. Tarnita, H. Ohtsuki, T. Antal, F. Fu, and M. A. Nowak, *J. Theor. Biol.* **259**, 570 (2009). Citado na página 51.
- [65] C. W. Gardiner *Handbook of Stochastic Methods* (Springer, 1985) **259**, 570. Citado 4 vezes nas páginas 32, 37, 48 e 73.
- [66] C. Darwin, 2011 *The origin of species*. HarperCollins Publishers. Citado na página 52.
- [67] R. Dawkins, 1976 *The selfish gene*. Oxford University Press, Oxford, UK. Citado na página 52.
- [68] F. Dercole, and S. Rinaldi, 2008 *Analysis of evolutionary processes: The adaptive dynamics approach and its applications*. Princeton University Press. Citado na página 52.
- [69] R. C. Lewontin, *The units of selection*, *Annual Review of Ecology and Systematics*, **1:1**, 1-18 (1970). Citado na página 52.
- [70] M. Doebeli, and Y. Ispolatov, *Towards a mechanistic foundation of evolutionary theory*, *Elife* **6**, e23804 (2017). Citado na página 52.
- [71] T. F. Hansen, *Fitness in evolutionary biology*, Preprints.org, **2018040271** (2018). Citado na página 52.
- [72] S. Mills, and J. Beatty, *The Propensity Interpretation of Fitness*, *Philosophy of Science*, **46**, 2 (1979). Citado na página 52.
- [73] I. Braga I, L. Wardil, *When stochasticity leads to cooperation* *Phys Rev E.* **106**, 014112 (2022). Citado na página 52.
- [74] A. Traulsen, J. C. Claussen, and C. Hauert, *Coevolutionary Dynamics: From Finite to Infinite Populations* *Phys. Rev. Lett.* **95**, 238701 (2005). Citado na página 52.

- [75] H. Ohtsuki, C. Hauert, E. Lieberman, and M. A. Nowak, *A Simple Rule for the Evolution of Cooperation on Graphs and Social Networks* Nature **441**, 502–505 (2006). Citado na página 52.
- [76] R. Lande and A. J. Stevan, *The Measurement of Selection on Correlated Characters*, Evolution, **37**, 6, 1210-26 (1983). Citado na página 53.
- [77] U. Dieckmann, and R. Law, *The dynamical theory of coevolution: a derivation from stochastic ecological processes*, J. Math. Biology, **34**, 579-612 (1996). Citado na página 53.
- [78] B. Allen, M. Nowak, and U. Dieckmann, *Adaptive Dynamics with Interaction Structure*, The American Naturalist, **181**, 6, 139-163 (2013). Citado na página 53.
- [79] K. Page, M. Nowak, *Unifying evolutionary dynamics*, J Theor Biol., **219**, 1, 93-98 (2002). Citado na página 53.
- [80] Nash, John. *Non-Cooperative Games.*” *Annals of Mathematics*, JSTOR **54**, no. 2, 1951, pp. 286–95. Citado na página 13.
- [81] Para valores grandes de N , nossas descobertas permanecem verdadeiras para quaisquer variáveis ξ distribuídas de forma idêntica, desde que a média $\langle \xi \rangle$ seja igual a 0 e o segundo momento $\langle \xi^2 \rangle$ seja igual a 1. Citado na página 53.
- [82] <https://www.saberatualizado.com.br/2019/12/principais-argumentos-criacionistas.html> Nenhuma citação no texto.
- [83] <https://www.youtube.com/watch?app=desktop&v=VXdjnH1okds> Citado na página 12.
- [84] <https://www.europosters.eu/red-deer-fight-f12650418> Citado na página 12.
- [85] <https://www.pnas.org/doi/10.1073/pnas.161058798> Citado na página 14.
- [86] <https://www.eurekalert.org/news-releases/540582> Citado na página 26.
- [87] <https://www.sapiens.org/biology/molecular-clocks/> Citado na página 27.
- [88] <https://www.researchgate.net/publication/51199294> Citado na página 28.
- [89] <https://www.researchgate.net/publication/287250196> Citado na página 29.
- [90] <https://www.researchgate.net/publication/236034669> Citado na página 30.

Apêndices

APÊNDICE A – Equação de Fokker-Planck

Um livro de apoio indispensável para nosso trabalho foi [65], onde são estudados vários problemas de natureza estocástica, e formalizadas muitas das nossas ferramentas. Por exemplo, no capítulo 3 a equação de Fokker-Planck é deduzida à partir da equação de Chapman-Kolmogorov, e no capítulo 4 é demonstrada a sua ligação com o cálculo de Itô. É, então, com propósito didático, que apresentamos deduções não rigorosas da equação de Fokker-Planck e da sua versão de trás para frente, equações fundamentais para a obtenção dos nossos resultados.

A.1 Fórmula de Itô

Suponha uma função $F(X_t, t)$, que depende da variável aleatória X_t , cuja a evolução temporal é dada por

$$dX_t = A(X_t)dt + \sqrt{B(X_t)}dW_t.$$

O incremento $dF(X_t, t)$ é

$$dF(X_t, t) = F(X_t + dX_t, t + dt) - F(X_t, t).$$

Supondo que $F(X_t + dX_t, t + dt)$ é bem comportada, expandimos em séries de Taylor, em torno de (X_t, t)

$$\begin{aligned} F(X_t + dX_t, t + dt) &= F(X_t, t) + \frac{\partial}{\partial t}F(X_t, t)dt + \frac{\partial}{\partial x}F(X_t, t)dX_t + \frac{\partial}{\partial t} \frac{\partial}{\partial x}F(X_t, t)dtdX_t \\ &+ \frac{1}{2} \frac{\partial^2}{\partial t^2}F(X_t, t)dt^2 + \frac{1}{2} \frac{\partial^2}{\partial x^2}F(X_t, t)dX_t^2 + \dots \end{aligned}$$

Substituindo $dX_t = A(X_t)dt + \sqrt{B(X_t)}dW_t$ obtemos

$$\begin{aligned} F(X_t + dX_t, t + dt) &= F(X_t, t) + \frac{\partial}{\partial t}F(X_t, t)dt + \frac{\partial}{\partial x}F(X_t, t) \left(A(X_t)dt + \sqrt{B(X_t)}dW_t \right) \\ &+ \frac{\partial}{\partial t} \frac{\partial}{\partial x}F(X_t, t)dt \left(A(X_t)dt + \sqrt{B(X_t)}dW_t \right) + \frac{1}{2} \frac{\partial^2}{\partial t^2}F(X_t, t)dt^2 \\ &+ \frac{1}{2} \frac{\partial^2}{\partial x^2}F(X_t, t) \left(A(X_t)dt + \sqrt{B(X_t)}dW_t \right)^2 + \dots \end{aligned}$$

excluindo todos os termos menores que dt , e fazendo a troca $dW_t^2 \rightarrow dt$, nós obtemos

$$\begin{aligned} dF(X_t, t) &= \left(\frac{\partial}{\partial t}F(X_t, t) + A(X_t) \frac{\partial}{\partial x}F(X_t, t) + \frac{1}{2}B(X_t) \frac{\partial^2}{\partial x^2}F(X_t, t) \right) dt \\ &+ \sqrt{B(X_t)} \frac{\partial}{\partial x}F(X_t, t)dW_t, \end{aligned}$$

que é a formula de Itô. Por fim, integrado de um tempo inicial t_0 até t , saímos com sua forma integral

$$F(X_t, t) = F(X_{t_0}, t_0) + \int_{t_0}^t \left(\frac{\partial}{\partial t'} F(X_{t'}, t') + A(X_{t'}) \frac{\partial}{\partial x} F(X_{t'}, t') + \frac{1}{2} B(X_{t'}) \frac{\partial^2}{\partial x^2} F(X_{t'}, t') \right) dt' \\ + \int_{t_0}^t \sqrt{B(X_{t'})} \frac{\partial}{\partial x} F(X_{t'}, t') dW_{t'}$$

A.2 Equação de Fokker-Planck

Seja Z_t uma variável aleatória, que evolui segundo a equação de Itô

$$dZ_t = A(Z_t)dt + \sqrt{B(Z_t)}dW_t,$$

cuja posição no tempo inicial t_0 é x_0 . Ou seja, ela é descrita por uma densidade de probabilidade condicional do tipo $P(z, t|x_0, t_0)$.

Aplicamos a fórmula de Itô para a função $F(Z_t, t) = \delta(Z_t - x)$, onde x é um dos valores possíveis de Z_t , e saímos com

$$\delta(Z_t - x) = \delta(Z_{t_0} - x) + \int_{t_0}^t \left(A(Z_{t'}) \frac{\partial}{\partial z} \delta(Z_{t'} - x) + \frac{1}{2} B(Z_{t'}) \frac{\partial^2}{\partial z^2} \delta(Z_{t'} - x) \right) dt' \\ + \int_{t_0}^t \sqrt{B(Z_{t'})} \frac{\partial}{\partial z} \delta(Z_{t'} - x) dW_{t'}.$$

Mas sabemos, que $Z_{t_0} = x_0$, ou seja, $\delta(Z_{t_0} - x) = \delta(x - x_0)$, que por sua vez nada mais é do que a distribuição de probabilidades em t_0 , $P(x, t_0|x_0, t_0)$. Dai nós escrevemos

$$\delta(Z_t - x) - P(x, t_0|x_0, t_0) = \int_{t_0}^t \left(A(Z_{t'}) \frac{\partial}{\partial z} \delta(Z_{t'} - x) + \frac{1}{2} B(Z_{t'}) \frac{\partial^2}{\partial z^2} \delta(Z_{t'} - x) \right) dt' \\ + \int_{t_0}^t \sqrt{B(Z_{t'})} \frac{\partial}{\partial z} \delta(Z_{t'} - x) dW_{t'}.$$

Agora nós tomamos o valor esperado dos dois lados da equação. Do lado esquerdo temos

$$\langle \delta(Z_t - x) - P(x, t_0|x_0, t_0) \rangle = \langle \delta(Z_t - x) \rangle - \langle P(x, t_0|x_0, t_0) \rangle \\ = \int_{-\infty}^{\infty} \delta(z - x) P(z, t|x_0, t_0) dz + P(x, t_0|x_0, t_0) \\ = P(x, t|x_0, t_0) - P(x, t_0|x_0, t_0),$$

que pode ser escrito

$$P(x, t|x_0, t_0) - P(x, t_0|x_0, t_0) = \int_{t_0}^t \frac{\partial}{\partial t'} P(x, t|x_0, t_0) dt'.$$

Para o segundo termo do lado direito temos

$$\left\langle \int_{t_0}^t \sqrt{B(X_{t'})} \frac{\partial}{\partial z} \delta(Z_{t'} - x) dW_{t'} \right\rangle = 0,$$

uma vez que a integral é no sentido de Itô, cujo intervalo escolhido é não antecipante.

Dai nós ficamos com

$$\begin{aligned}
\int_{t_0}^t \frac{\partial}{\partial t'} P(x, t|x_0, t_0) dt' &= \left\langle \int_{t_0}^t \left(A(Z_{t'}) \frac{\partial}{\partial z} \delta(Z_{t'} - x) + \frac{1}{2} B(Z_{t'}) \frac{\partial^2}{\partial z^2} \delta(Z_{t'} - x) \right) dt' \right\rangle \\
&= \int_{-\infty}^{\infty} \left[\int_{t_0}^t \left(A(z) \frac{\partial}{\partial z} \delta(z - x) + \frac{1}{2} B(z) \frac{\partial^2}{\partial z^2} \delta(z - x) \right) \right] P(z, t'|x_0, t_0) dt' dz \\
&= \int_{t_0}^t \int_{-\infty}^{\infty} A(z) P(z, t'|x_0, t_0) \frac{\partial}{\partial z} \delta(z - x) dz dt' \\
&+ \int_{t_0}^t \int_{-\infty}^{\infty} \frac{1}{2} B(z) P(z, t'|x_0, t_0) \frac{\partial^2}{\partial z^2} \delta(z - x) dz dt' \\
&= \int_{t_0}^t [A(z) P(z, t'|x_0, t_0) \delta(z - x)]_{-\infty}^{\infty} dt' \\
&- \int_{t_0}^t \int_{-\infty}^{\infty} \delta(z - x) \frac{\partial}{\partial z} (A(z) P(z, t|x_0, t_0)) dz dt' \\
&+ \int_{t_0}^t \left[\frac{1}{2} B(z) P(z, t'|x_0, t_0) \frac{\partial}{\partial z} \delta(z - x) \right]_{-\infty}^{\infty} dt' \\
&- \int_{t_0}^t \left[\frac{1}{2} \frac{\partial}{\partial z} (B(z) P(z, t'|x_0, t_0)) \delta(z - x) \right]_{-\infty}^{\infty} dt' \\
&+ \int_{t_0}^t \int_{-\infty}^{\infty} \frac{1}{2} \delta(z - x) \frac{\partial}{\partial z^2} (B(z) P(z, t'|x_0, t_0)) dz dt',
\end{aligned}$$

onde nós invertemos à ordem de integração e em seguida fizemos três integrais por partes, para tirar as derivadas das funções delta.

Por fim, como $\frac{\partial}{\partial z} \delta(z - x)$ e $\delta(z - x)$ se anulam nos intervalos $\pm\infty$, o que sobra é

$$\begin{aligned}
\int_{t_0}^t \frac{\partial}{\partial t'} P(x, t|x_0, t_0) dt' &= - \int_{t_0}^t \int_{-\infty}^{\infty} \delta(z - x) \frac{\partial}{\partial z} (A(z) P(z, t|x_0, t_0)) dz dt' \\
&+ \int_{t_0}^t \int_{-\infty}^{\infty} \frac{1}{2} \delta(z - x) \frac{\partial}{\partial z^2} (B(z) P(z, t'|x_0, t_0)) dz dt' \\
&= - \int_{t_0}^t \left[\frac{\partial}{\partial x} (A(x) P(x, t|x_0, t_0)) + \frac{\partial^2}{\partial x^2} \left(\frac{1}{2} B(x) P(x, t|x_0, t_0) \right) \right] dt',
\end{aligned}$$

ou, simplesmente,

$$\frac{\partial}{\partial t'} P(x, t|x_0, t_0) = - \frac{\partial}{\partial x} (A(x) P(x, t|x_0, t_0)) + \frac{1}{2} \frac{\partial^2}{\partial x^2} (B(x) P(x, t|x_0, t_0)),$$

que nada mais é do que a equação de Fokker-Planck.

A.3 Equação de Fokker-Planck de trás para frente

Agora escolhermos $F(Z_\tau, \tau) = P(x, t|Z_\tau, \tau)$ para ser nossa função aleatória, onde a variável aleatória Z_τ é a posição em que se estava no tempo τ . Aplicando a fórmula de Itô

temos

$$\begin{aligned} P(x, t|Z_{t'}, t') &= P(x, t|Z_{t'_0}, t'_0) + \int_{t'_0}^{t'} \frac{\partial}{\partial \tau} P(x, t|Z_\tau, \tau) d\tau + \int_{t'_0}^{t'} A(Z_\tau) \frac{\partial}{\partial z} P(x, t|Z_\tau, \tau) d\tau \\ &+ \int_{t'_0}^{t'} \frac{1}{2} B(Z_\tau) \frac{\partial^2}{\partial z^2} P(x, t|Z_\tau, \tau) d\tau + \int_{t'_0}^{t'} \sqrt{B(Z_\tau)} \frac{\partial}{\partial z} P(x, t|Z_\tau, \tau) dW_\tau. \end{aligned}$$

Novamente tomamos o valor esperado dos dois lados, usando que

$$\left\langle \int_{t'_0}^{t'} \sqrt{B(Z_\tau)} \frac{\partial}{\partial z} P(x, t|Z_\tau, \tau) dW_\tau \right\rangle = 0,$$

e saímos com

$$\begin{aligned} \int_{-\infty}^{\infty} P(x, t|z, t') P(z, t') dz &= \int_{-\infty}^{\infty} P(x, t|z, t'_0) P(z, t'_0) dz + \int_{-\infty}^{\infty} \int_{t'_0}^{t'} \frac{\partial}{\partial \tau} P(x, t|z, \tau) P(z, \tau) d\tau dz \\ &+ \int_{-\infty}^{\infty} \int_{t'_0}^{t'} A(z) \frac{\partial}{\partial z} P(x, t|z, \tau) P(z, \tau) d\tau dz \\ &+ \int_{-\infty}^{\infty} \int_{t'_0}^{t'} \frac{1}{2} B(z) \frac{\partial^2}{\partial z^2} P(x, t|z, \tau) P(z, \tau) d\tau dz. \end{aligned}$$

Agora, como estamos trabalhando com distribuições markovianas, nós temos que

$$\int_{-\infty}^{\infty} P(x, t|z, t') P(z, t') dz = P(x, t) = \int_{-\infty}^{\infty} P(x, t|z, t'_0) P(z, t'_0) dz,$$

não importamos se estamos integrando sobre todas as posições iniciais possíveis no tempo t' ou no tempo t'_0 , e daí

$$\int_{-\infty}^{\infty} \int_{t'_0}^{t'} \left(\frac{\partial}{\partial \tau} P(x, t|z, \tau) + A(z) \frac{\partial}{\partial z} P(x, t|z, \tau) + \frac{1}{2} B(z) \frac{\partial^2}{\partial z^2} P(x, t|z, \tau) \right) P(z, \tau) d\tau dz = 0,$$

o que só é verdade para qualquer distribuição de probabilidades da posição inicial $P(z, \tau)$ se o integrando for nulo, ou seja, se for verdade que

$$\frac{\partial}{\partial \tau} P(x, t|z, \tau) = -A(z) \frac{\partial}{\partial z} P(x, t|z, \tau) - \frac{1}{2} B(z) \frac{\partial^2}{\partial z^2} P(x, t|z, \tau),$$

e essa é a equação de Fokker-Planck de trás para frente.

APÊNDICE B – Trabalhos em dinâmica social

A dinâmica da evolução é um aspecto matemático geral do universo, e não diz respeito apenas a evolução da vida. O próprio Dawkins define em seu livro [33] a palavra *meme* para se referir à unidade básica da evolução no mundo das ideias. Isso é, o meme seria um análogo do gene, só que ao invés de armazenar informação em cadeias intrincadas compostas por bases nitrogenadas em dupla-hélice, os memes usam nossos cérebro como hardware. Os princípios da evolução se aplicam da mesma forma, já que o que evolui não são os corpos, ou os átomos, mas sim a informação.

Durante o meu doutorado, nós também atacamos dois problemas em dinâmica social. Vamos discutir brevemente sobre esses trabalhos aqui, apenas no intuito chamar atenção dos artigos para leitores possivelmente interessados.

O primeiro trabalho, dos autores Alessandra Lutz, Marco Antonio Amaral, Ian Braga e Lucas Wardil, foi publicado na revista *Games*, em Maio de 2023, com o título *Invasion of optimal social contracts*.

O segundo trabalho, dos autores Ian Braga e Lucas Wardil, foi publicado na revista *Physical Review E*, em Dezembro de 2023, com o título *Stochastic evolution of bad memes*.

B.1 Invasão de um contrato social ótimo

O modelo proposto busca estudar a evolução de uma nova norma social em uma população já tomada por uma norma social concorrente. Nos termos da teoria dos jogos, essa dinâmica é entendida pelo jogo de codominância, isso é, a melhor estratégia para um indivíduo tomar é aquela que já é maioria na população, mesmo que no outro equilíbrio o resultado global seja mais vantajoso.

A proposta do modelo é que, embora a busca pela conformidade seja muito influente na tomada de decisão dos indivíduos na população em geral, é possível que em um grupo focal menor, onde as ligações são mais fortes, a originalidade seja mais valorizada, o que é modelado classicamente pelo jogo de coexistência, onde é sempre melhor fazer o contrário do que a maioria. Logo, um dos jogos é definido pesado por um parâmetro que mede a influência do jogo no status do indivíduo. Nós encontramos condições analíticas que mostram uma janela não trivial da força relativa entre os jogos que permite a população tomar a nova norma social.

A ideia é simples. Caso o peso do jogo de codominância jogado globalmente seja muito maior do que peso do jogo de coexistência jogado localmente, então o jogo efetivo é de codominância e a nova norma não pode emergir. Caso o peso do jogo de coexistência jogado localmente seja muito maior, então a nova norma até consegue entrar na população, mas continua coexistindo com a anterior, pois o jogo de coexistência define o jogo efetivo. Todavia, para uma janela não trivial de razão entre a intensidade dos jogos, o jogo efetivo pode se tornar o de dominância da nova norma social, implicando que ela consegue invadir e dominar a população mesmo começando com uma fração pequena. Esse resultado é encontrado para a modelagem determinística do modelo estocástico proposto.

Em pesquisas com foco simulacional os modelos tendem a ser muito complexos, de forma a capturar mais aspectos possíveis da realidade. Todavia, no limite de grande números as equações determinísticas podem dar um bom indicativo do que acontece no modelo. Esse é o caso aqui, e a minha contribuição para essa pesquisa foi parafrasear o modelo realista em uma descrição estocástica mais simplificada, e a partir dela mostrar que a fração dos tipos em cada um dos grupos tende a se igualar depois de um curto período de relaxação. Com essa aproximação a intensidade efetiva dos jogos também depende do número de grupos, e por tanto o número de grupos aos quais um indivíduo pertence se torna o fator que abre a janela não trivial para a dominância da nova norma social. Na figura 19 podemos ver a janela onde a dominação da nova norma social se torna possível. Também vemos que para populações menores a aproximação determinística não é tão satisfatória, e a população não é de fato dominada pela nova norma social, mas a janela ainda é perceptível.

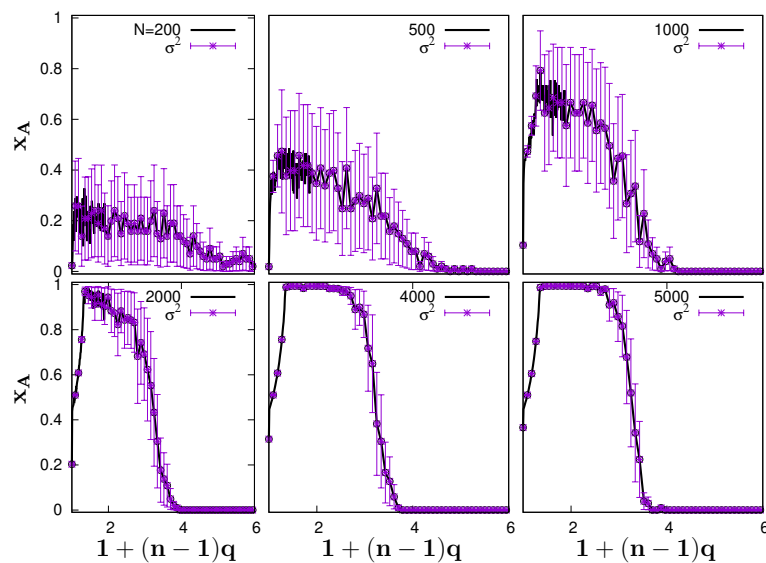


Figura 19 – Comparações para diferentes tamanhos da fração de equilíbrio de x_A em função do número esperado de grupos por agente, $\tilde{q} = 1 + (n - 1)q$. Aqui, o número de grupo é $n = 10$, a fração inicial de A é $x_A(0) = 0.01$ e os parâmetros dos jogos SH e SD são $T = 0.5$, $S = -0.1$, $T' = 2$ e $S' = 0.5$.

A minha contribuição para o trabalho é resumida logo abaixo.

Seja N_{Ai} o número de indivíduos do tipo A para os quais o grupo i é o grupo focal. Se n é o número de grupos, cada grupo tem N/n indivíduos, e N_{Ai} vai de 0 para N/n . Sejam $(a, b, c, d) = (1, -\delta, 1 - r, 0)$ os coeficientes da matriz de ganho do jogo da codominância e $(a', b', c', d') = (1 + \alpha, -\delta + \alpha\delta', 1 - r + \alpha(1 + r'), 0)$ a soma dos jogos de coexistência e codominância, ou seja, o jogo global jogado dentro do grupo focal.

Na nossa aproximação supomos que cada indivíduo do grupo focal i tem probabilidade q de pertencer a cada um dos $n - 1$ grupos restantes, já que pelas definições do modelo ele pertence certamente a uma fração q deles. Seja $x_i = N_{Ai}/N$, com $0 \leq x_i \leq 1/n$ sendo a fração total de indivíduos Ai na população. Já que os indivíduos nos grupos interagem com mesma probabilidade entre si, os ganhos médios dos indivíduos A e B pertencentes ao mesmo grupo focal i podem ser aproximados por

$$\begin{aligned}\pi_{Ai} &= a'nx_i + b'(1 - nx_i) + q \sum_{j \neq i} anx_i + b(1 - nx_i) \\ \pi_{Bi} &= c'nx_i + d'(1 - nx_i) + q \sum_{j \neq i} cnx_i + d(1 - nx_i).\end{aligned}$$

O próximo passo é aproximar as taxas de transição. Todos os indivíduos tem a mesma probabilidade, a cada passo, de serem escolhidos para mudar de estratégia. Logo, um indivíduo Ai tem probabilidade x_i de ser escolhido, e um indivíduo Bi tem probabilidade $(1/n - x_i)$. Ainda, como cada indivíduo é certamente ligado a um indivíduo do mesmo grupo, a probabilidade dele comparar sua estratégia com um indivíduo Ai é proporcional a x_i , e com um indivíduo Bi é proporcional a $(1/n - x_i)$. Para os grupos não focais, a probabilidade de um indivíduo do grupo i comparar sua estratégia com um indivíduo Aj , ou Bj , é proporcional a qx_j , ou a $q(1/n - x_j)$, respectivamente. Logo, as taxas de transição do sistema podem ser aproximadas por

$$\begin{aligned}T_i^+ &= \frac{1}{Z} \left(\frac{1}{n} - x_i \right) \sum_j q_{ij} x_j \frac{1}{1 + e^{\pi_{Bi} - \pi_{Aj}}} \\ T_i^- &= \frac{1}{Z} x_i \sum_j q_{ij} \left(\frac{1}{n} - x_j \right) \frac{1}{1 + e^{\pi_{Ai} - \pi_{Bj}}},\end{aligned}$$

onde $q_{ii} = 1$, $q_{ij} = q$ para $i \neq j$, e Z é um fator de normalização. Para populações muito grandes o sistema é predominantemente guiado pelo termo de drift, então o modelo pode ser aproximado pelo sistema de equações determinísticas:

$$\begin{aligned}\frac{dx_i}{d\tau} &= \sum_j q_{ij} \left[\frac{\frac{1}{n}(x_j - x_i) + \left(\frac{1}{n} - x_i\right) x_j e^{\pi_{Ai} - \pi_{Bj}}}{(1 + e^{\pi_{Ai} - \pi_{Bj}})(1 + e^{\pi_{Bi} \pi_{Aj}})} \right. \\ &\quad \left. - \frac{\left(\frac{1}{n} - x_j\right) x_i e^{\pi_{Bi} - \pi_{Aj}}}{(1 + e^{\pi_{Ai} - \pi_{Bj}})(1 + e^{\pi_{Bi} - \pi_{Aj}})} \right],\end{aligned}$$

onde nós reescalamos o tempo.

Finalmente, nós podemos ver que se $\pi_{A_i} \approx \pi_{B_j}$ para todos i, j , que é o caso no regime de seleção fraca, então $e^{\pi_{B_i} - \pi_{A_j}} \approx 1$ para todos i, j e o conjunto de equações trás a variáveis uma para perto da outra em primeira ordem. A razão é que se $x_i < x_j$, então em primeira ordem o termo $(x_j - x_i)$ contribui positivamente para a equação, com o oposto ocorrendo se $x_i > x_j$. Logo, o efeito global é que as variáveis x_i vão evoluir perto uma da outra para todo i . Dessa forma, nós podemos descrever o sistema em termos apenas da fração total de indivíduos do tipo A , $x = \sum_i x_i$, já que podemos tomar a aproximação $x_i \approx x/n$ depois de um pequeno tempo de relaxação.

B.2 Evolução estocástica de memes ruins

Em 1976 Richard Dawkins publicou seu clássico livro *O Gene Egoísta*, onde, para além de uma nova perspectiva sobre o processo evolutivo centrada na seleção de replicador, ele propõe um análogo da unidade de seleção do DNA, o gene, porém no ramo das ideias, o qual ele chamou de *meme*. Ele diz:

"Exemplos de memes são melodias, ideias, frases prontas, modas, jeitos de se fazerem potes o construírem arcos. Da mesma forma que os genes se propagam no pool genético passando de um corpo para outro via óvulos e espermatozoides, os memes se propagam no pool memético passando de um cérebro para o outro, por um processo que, em um sentido amplo, nós podemos chamar de imitação."

Hoje em dia a palavra meme é comum no vocabulário das pessoas ao redor de todo o mundo, então nós podemos dizer que ele foi muito bem sucedido em espalhar um novo meme na população.

Uma variedade de memes são criados todos os dias pelos indivíduos, a maioria deles nunca é notado por uma quantidade significativa de pessoas, mas as vezes um novo meme pode emergir na população e tomar um longo tempo antes de ser completamente esquecido. Nesse trabalho nós propomos uma maneira original de sistematizar a dinâmica de memes que são constantemente criados, transmitidos e esquecidos na nossa sociedade. Nós derivamos uma fórmula para o número de memes presentes em uma população que pode ser bem misturada, ou dividida em grupos conectados.

Nossa principal motivação em elaborar esse modelo pode ser resumida pela seguinte questão: você já esteve em dúvida se estava propagando alguma ideia A , não por que era uma boa ideia, mas porque todo mundo no seu grupo também propagava a ideia A ? Mais ainda, você já sentiu que a maioria das pessoas do seu grupo também tem dúvida acerca do valor da ideia A , mas continuam propagando para se manter em conformidade com o restante?

Esse sentimento é comum para muitas pessoas, e o propósito desse trabalho é

investigar a evolução desses memes ruins em nossos grupos. Nós introduzimos o fator social, que mede a intensidade da conformidade buscada por humanos nas suas interações. Nós mostramos como essa característica da nossa espécie pode levar a evolução de memes ruins, principalmente em sociedades divididas, e em como a estocasticidade intrínseca de pequenos grupos pode ser responsável pelo sucesso dos memes ruins.

Suponha que um novo meme A apareça em um indivíduo da população. Um indivíduo do tipo A é um que propaga esse meme, e um indivíduo do tipo B é um que o nega. O primeiro passo da nossa descrição é definir o que significa dizer que um meme A é um meme ruim. Para isso nós definimos um parâmetro $a > 0$, que nós chamamos de qualidade do meme. Ele é o peso de probabilidade que um indivíduo tem de imitar um portador do meme A , que deve ser comparado com a peso base de probabilidade 1. Por exemplo, se $a = 1$ então um indivíduo que esteja avaliando sua opinião tem a mesma chance de imitar um indivíduo A , aceitando o meme, ou um indivíduo B , negando o meme. Já se $a = 0.1$, então ele tem 10 vezes menos chances de aceitar o meme A do que de negá-lo. Nós chamamos os memes com $a < 1$ os *memes ruins*, e eles são tão piores quanto mais a for próximo de zero. Nós também definimos o termo social s , que mede o bônus de conformidade social nos grupos. A probabilidade que um indivíduo tem de ser imitado é proporcional a s vezes a fração de indivíduos do grupo que concordam com ele, independente de ser aceitando ou negando o meme.

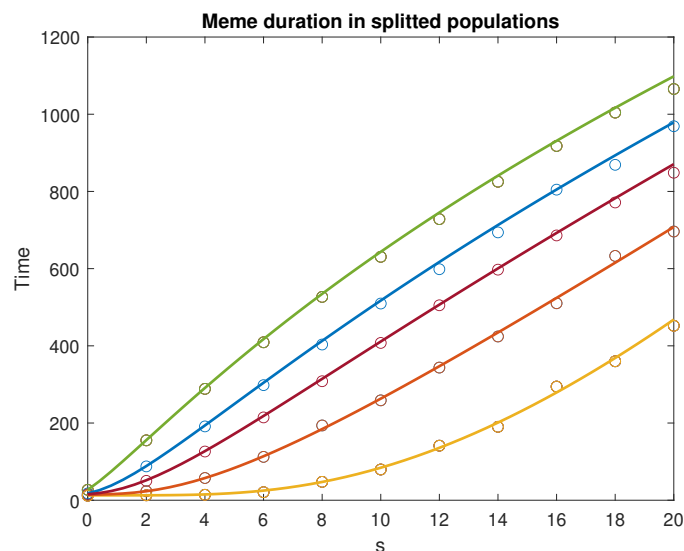


Figura 20 – Tempo médio de duração de um meme ruim em populações divididas. O eixo y representa o tempo de extinção e o eixo x representa o termo social s . Os parâmetros são $N = 12$, $a = 0.1$, $\gamma = 0.01$, $\mu = 0.001$. As curvas mostram os resultados para diferentes valores de n : 1, 2, 3, 4 e 6 (de baixo para cima). Note que memes ruins duram muito mais tempo em populações divididas e para termos sociais elevados.

Na Figura 20, nós mostramos o cálculo do tempo médio que um meme muito ruim,



$a = 0.1$, fica em uma população com 12 indivíduos divididos em 1, 2, 3, 4 ou 6 grupos pouco conectados. Também comparamos a nossa solução analítica com simulações de Monte Carlo. Observamos que o termo social de pressão pela conformidade, s , aumenta em ordens de grandeza o tempo médio de extinção de um meme muito ruim, que caso contrário seria rapidamente eliminado. Além disso, o efeito é ampliado quanto mais fragmentada é a população. A explicação é devida à estocasticidade intrínseca aos pequenos grupos. Para superar a barreira inicial da conformidade social, o meme precisa fazer uma ascensão estocástica convencendo até $1/2$ do grupo. Esse evento improvável se torna mais provável se os grupos forem menores, permitindo que o meme entre aos poucos na população. Uma vez que um meme ruim tem sorte, os termos sociais elevados garantirão à ele uma longa duração.

APÊNDICE C – Trabalhos publicados

C.1 The predator-dependent replicator dynamics

IOP Publishing Journal of Physics A: Mathematical and Theoretical
 J. Phys. A: Math. Theor. **55** (2022) 025601 (16pp) <https://doi.org/10.1088/1751-8121/ac40e4>


The predator-dependent replicator dynamics

Ian Braga*  and **Lucas Wardil** 

Departamento de Física, Universidade de Minas Gerais, 31270-901, Belo Horizonte
 MG, Brazil

E-mail: ianbraga@gmail.com

Received 28 June 2021, revised 29 November 2021
 Accepted for publication 7 December 2021
 Published 22 December 2021


 CrossMark

Abstract
 Ecological interactions are central to understanding evolution. For example, Darwin noticed that the beautiful colours of the male peacock increase the chance of successful mating. However, the colours can be a threat because of the increased probability of being caught by predators. Eco-evolutionary dynamics takes into account environmental interactions to model the process of evolution. The selection of prey types in the presence of predators may be subjected to pressure on both reproduction and survival. Here, we analyze the evolutionary game dynamics of two types of prey in the presence of predators. We call this model *the predator-dependent replicator dynamics*. If the evolutionary time scales are different, the number of predators can be assumed constant, and the

Figura 21 – Primeiro trabalho publicado: Equação do replicador dependente de predadores.

C.2 When stochasticity leads to cooperation

PHYSICAL REVIEW E **106**, 014112 (2022)

When stochasticity leads to cooperation

Ian Braga[✉] and Lucas Wardil[✉]

Departamento de Física, Universidade Federal de Minas Gerais, 31270-901 Belo Horizonte, Minas Gerais, Brazil

 (Received 4 April 2022; accepted 17 June 2022; published 12 July 2022)

The evolution of cooperation has gained more attention after Smith introduced game theory in the study of evolutionary biology. Subsequent works have extensively explained this phenomenon, consistently showing the importance of spatial structure for the evolution of cooperation. Here we analyze the effect of stochasticity on the evolution of cooperation in group-structured populations. We find a simple formula for the fixation probability of cooperators and show that cooperation can be favored by selection if a condition similar to Hamilton's rule is satisfied, which is also valid for strong selection and high migration. In fact, cooperation can be favored even in the absence of population viscosity and in the limit of an infinite number of finite-size groups. We discuss the importance of stochastic fluctuations in helping cooperation. We argue that this may be a general principle because fluctuations favoring the cooperators are often much more impactful than those favoring the defectors.

DOI: [10.1103/PhysRevE.106.014112](https://doi.org/10.1103/PhysRevE.106.014112)

I. INTRODUCTION

The problem of explaining the emergence of cooperation by natural selection has been addressed recently with some microscopic models that shed much light on this apparently paradoxical phenomenon [1, 2]. After all, the cooperators

in promoting cooperation. However, it has received some discredit in the academy [19]. The main criticism is that group selection is an evolutionary force much weaker than individual selection [20]. Although subsequent works showed that group structure could favor cooperation [1, 21], later

Figura 22 – Segundo trabalho publicado: Quando a estocasticidade leva à cooperação.

C.3 Invasion of optimal social contracts



Article

Invasion of Optimal Social Contracts

Alessandra F. Lütz ^{1,*}, Marco Antonio Amaral ², Ian Braga ¹ and Lucas Wardil ¹

¹ Departamento de Física, Universidade de Minas Gerais, Belo Horizonte 31270-901, Brazil

² Instituto de Humanidades, Artes e Ciências, Universidade Federal do Sul da Bahia, Teixeira de Freitas 45988-058, Brazil; marcoantonio.amaral@cpf.ufsb.edu.br

* Correspondence: sandflutz@gmail.com

Abstract: The stag-hunt game is a prototype for social contracts. Adopting a new and better social contract is usually challenging because the current one is already well established and stable due to sanctions imposed on non-conforming members. Thus, how does a population shift from the current social contract to a better one? In other words, how can a social system leave a locally optimum configuration to achieve a globally optimum state? Here, we investigate the effect of promoting diversity on the evolution of social contracts. We consider group-structured populations where individuals play the stag-hunt game in all groups. We model the diversity incentive as a snowdrift game played in a single focus group where the individual is more prone to adopting a deviant norm. We show that a moderate diversity incentive is sufficient to change the system dynamics, driving the population over the stag-hunt invasion barrier that prevents the global optimum being reached. Thus, an initial fraction of adopters of the new, better norm can drive the system toward the optimum social contract. If the diversity incentive is not too large, the better social contract is the new equilibrium and remains stable even if the incentive is turned off. However, if the incentive is large, the population is trapped in a mixed equilibrium and the better social norm can only be reached if the incentive is turned off after the equilibrium is reached. The results are obtained using Monte Carlo simulations and analytical approximation methods.

Keywords: game theory; social norms; social dynamics



Figura 23 – Terceiro trabalho publicado: Invasão de um contrato social ótimo.


C.4 Stochastic evolution of bad memes

PHYSICAL REVIEW E **108**, 064103 (2023)

Stochastic evolution of bad memes

Ian Braga[✉] and Lucas Wardil[✉]

Departamento de Física, Universidade Federal de Minas Gerais, 31270-901 Belo Horizonte MG, Brazil

 (Received 24 March 2023; revised 11 July 2023; accepted 13 October 2023; published 4 December 2023)

Dawkins introduced a groundbreaking concept suggesting that humans, similar to other animals, operate as gene-propagating machines. Following in his footsteps, Blackmore posits that humans might distinguish themselves from other animals by also serving as specialized meme-replicating machines. Here we introduce a mathematical model that examines the impact of social conformity on the propagation of bad memes (memes with low intrinsic appeal). We state the *meme equations*, which give us the number of different kinds of memes living in the population and its total amount. We show that, unlike a virus, bad memes have a very low probability of initially spreading. However, as memes are produced in large numbers, some will eventually experience a stochastic rise and persist for extended periods, aided by social conformism within groups. We develop analytical approximations to calculate the mean time taken for memes to become extinct and the mean time spent in each population state. These approximations enable us to apply the meme equations to conduct a qualitative analysis.

DOI: [10.1103/PhysRevE.108.064103](https://doi.org/10.1103/PhysRevE.108.064103)

I. INTRODUCTION

The term “meme” was introduced by Dawkins in the final section of his influential book, *The Selfish Gene* [1]. Dawkins proposes an analogous of the DNA information unit, the gene, but in the realm of ideas: “Examples of memes are tunes,

birthday, wearing specific accessories, using cutlery during meals, nightly prayers, or playing chess. Moreover, the contagion mechanism is different. While virus spread as a cascade of infections, not all memes spread in this way. In [15], it was show that only a few very popular memes spread like

Activate

Figura 24 – Quarto trabalho publicado: Evolução estocástica de memes ruins.

C.5 Trial of evolution: death-birth adaptive dynamics

Trial of evolution: death-birth adaptive dynamics

Ian Braga,¹ Emmanuel Pereira,¹ and Lucas Wardil¹

¹Departamento de Física, Universidade de Minas Gerais, 31270-901, Belo Horizonte MG, Brazil
(Dated: January 27, 2024)

Here, we derive an stochastic adaptive dynamics from the microscopic death-birth process by explicitly modelling the trait variation from offspring to parent in each reproductive event, and thus accounting for a highly polymorphic population. This generalization allows us to construct a quantitative model that can be subjected to empirical testing. Our mathematical analyses yields a formula for estimating the trait variation in the reproductive step solely by observing the current trait variation in the population. Additionally, we provide a straightforward approach to obtain the fitness function associated with a particular trait by examining its actual evolutionary trajectory, which may subsequently be utilized to predict the ongoing evolution of the trait.

Natural selection is the process by which species adapt to their environments [1, 2]. In 1970, Lewontin introduced a clear and concise theoretical framework to understand the evolutionary process [3]. This framework encompasses three key principles: First, within a population, individuals exhibit a diverse range of physical characteristics, biological traits, and behaviors, resulting in what is termed phenotypic variation. Second, various phenotypes experience distinct levels of survival and reproductive success across varying environments, thereby giving rise to the concept of differential fitness. Third, a connection exists between the traits inherited from parents and those passed on to offspring, shaping their contributions to future generations and indicating the heritability of fitness.

The concept of fitness typically centers on the notion

alized as a continuous function of a phenotypic trait X , which may denote features like a bacterium's size, enzyme production rate, or the count of cilia, for instance. In this case, $f(x)$ would be the fitness of an individual with $X = x$.

We start with the hypothesis that the evolution of a metric trait, denoted as X , is governed by a fitness function $f = f(x)$ that represent the probability weight of an individual with trait value x reproducing. This theoretical framework is commonly referred to as adaptive dynamics [4, 5]. The canonical equation of adaptive dynamics was initially derived by Dieckmann and Law in their seminal work [6]. In our study, we extend the analysis conducted by these authors considering the evolution of a polymorphic population. We show that, by studying the evolutionary trajectory of a trait we can

Figura 25 – Quinto trabalho, em processo de submissão: O caminho da evolução: dinâmica adaptativa de nascimento-morte.