

Universidade Federal de Minas Gerais  
Instituto de Ciências Exatas  
Programa de Pós-Graduação em Matemática

**Eliza Maria Ferreira**

**Probabilidades de fixação assintóticas para o  
processo de Moran com duas estratégias e o  
processo de Moran para três estratégias**

Belo Horizonte  
2019

Eliza Maria Ferreira

**Probabilidades de fixação assintóticas para o  
processo de Moran com duas estratégias e o  
processo de Moran para três estratégias**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação  
em Matemática da Universidade Federal de Minas  
Gerais como requerimento para obtenção do  
título de Doutor em Matemática.

Orientador: Armando Gil Magalhães Neves

Belo Horizonte  
2019

# Agradecimentos

Agradeço primeiramente a Deus por iluminar meu caminho e amparar meu espírito nos momentos de angústia.

Agradeço aos meus pais, Edimar e Edineia, pela disponibilidade e por me ensinarem a importância do descanso, principalmente nos momentos mais atribulados.

Aos meus irmãos, Alexandre e Fabiana, pela amizade e carinho.

Ao Augusto, que enche de alegria e inspiração os meus dias.

Agradeço, de um modo geral, a toda minha família e amigos, pelas orações e palavras de ânimo tão necessárias.

Ao meu orientador, Armando Gil Magalhães Neves, pela amizade, pela dedicação a este trabalho e pelos tantos momentos de aprendizagem e amadurecimento intelectuais e acadêmicos que me proporcionou.

À banca examinadora pela presença e pela atenção dedicada a este trabalho.

Aos meus professores pelas contribuições em minha formação.

À Universidade Federal de Lavras, pelo afastamento concedido a mim, que contribuiu significativamente para a conclusão deste trabalho.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - CAPES, pelo apoio financeiro.

E por fim, faço um agradecimento especial a todas as pessoas que me incentivaram e que me fizeram acreditar que sempre é possível ir mais longe.

“A verdadeira viagem de descobrimento não consiste em procurar novas paisagens,  
mas em ter novos olhos.”  
(Marcel Proust)

# Resumo

Neste trabalho apresentaremos um estudo sobre o processo de Moran [14] para duas e três estratégias. Começaremos apresentando uma breve revisão sobre a Teoria de Jogos Evolutiva e os Processos de Nascimento e Morte, incluindo os principais resultados presentes na literatura acerca do processo de Moran para duas estratégias. Apresentaremos também alguns resultados de nossa autoria sobre processos de nascimento e morte. Seguiremos com um estudo da dinâmica populacional no processo de Moran com duas estratégias, quando o tamanho  $N$  da população tende a infinito, buscando fazer uma analogia com o caso determinístico. Apresentaremos resultados originais que mostram que quando  $N$  é grande o suficiente apenas 5 dos 8 cenários evolutivos classificados em [25] podem ocorrer. Também estudaremos o processo de Moran para três estratégias. Mostraremos que no processo de Moran com três estratégias, as probabilidades de fixação são dadas como solução de um sistema de equações lineares e não por uma fórmula exata, como no caso de duas estratégias. Apresentaremos resultados gerais, de nossa autoria, baseados em acoplamento de cadeias de Markov, que nos fornecerão cotas superiores e inferiores para as probabilidades de fixação. Apresentaremos também alguns resultados particulares originais, considerando o comportamento das aptidões em algumas regiões específicas. Por fim, utilizaremos os resultados apresentados acerca do processo de Moran para três estratégias para tentar entender, do ponto de vista estocástico, o problema da evolução da cooperação tratado em [21].

**Palavras-chave:** Probabilidades de Fixação. Probabilidades de Fixação Assintóticas. Processos de Nascimento e Morte. Processo de Moran para três estratégias.

# Abstract

In this work we present a study on the Moran process [14] for two and three strategies. We begin by presenting a brief review on Evolutionary Game Theory and Birth-Death Processes, including the main results in the literature on the Moran process for two strategies. We also present some results of our authorship on birth-death processes. We continue with a study of the population dynamics in the Moran process with two strategies, when the size  $N$  of the population tends to infinity, seeking to make an analogy with the deterministic case. We present original results that show that when  $N$  is large enough just 5 out of the 8 evolutionary scenarios classified in [25] can occur. We also study the Moran process for three strategies. We will show that in the Moran process with three strategies, the fixation probabilities are given as a solution of a system of linear equations and not by an exact formula, as in the case of two strategies. We present general results, based on Markov chain coupling, that provide us with upper and lower bounds for the fixation probabilities. We also present some original particular results, considering the behavior of the fitnesses in some specific regions. Finally, we use the results presented on the Moran process for three strategies to try to understand, from the stochastic point of view, the problem of the evolution of cooperation treated in [21].

**Key-words:** Fixation Probabilities. Asymptotics of Fixation Probabilities. Birth-Death Processes. Moran process for three strategies.

# Sumário

<b>1</b>	<b>Introdução</b>	<b>9</b>
<b>2</b>	<b>Alguns conceitos sobre a Teoria de Jogos Evolutiva e Processos de Nascimento e Morte</b>	<b>13</b>
2.1	Alguns conceitos básicos sobre teoria de jogos evolutiva . . . . .	13
2.2	Processos de nascimento e morte - definição . . . . .	15
2.2.1	Probabilidade de fixação . . . . .	17
2.3	O Processo de Moran . . . . .	20
2.3.1	Os cenários evolutivos . . . . .	23
2.4	Alguns resultados sobre processos de nascimento e morte . . . . .	28
<b>3</b>	<b>Probabilidades de fixação assintóticas para o processo de Moran com grandes populações</b>	<b>33</b>
3.1	O problema e alguns resultados preliminares . . . . .	33
3.2	Probabilidades de fixação assintóticas . . . . .	41
3.2.1	O cenário $B \leftarrow \rightarrow A$ . . . . .	48
3.2.2	O cenário $B \rightarrow \leftarrow A$ . . . . .	67
3.2.3	Os cenários $B \rightarrow \rightarrow A$ E $B \leftarrow \leftarrow A$ . . . . .	72
<b>4</b>	<b>Processo de Moran com três estratégias</b>	<b>75</b>
4.1	Definição e notação para o processo de Moran com três estratégias . .	76
4.2	Acoplamento e resultados gerais . . . . .	83
4.3	Resultados relacionados a equilíbrios de Nash estritos . . . . .	94
4.4	A evolução do cooperação com três estratégias do ponto de vista estocástico . . . . .	100
<b>5</b>	<b>Conclusões</b>	<b>109</b>





# Capítulo 1

## Introdução

A *Teoria de Jogos* é um ramo da matemática que se caracteriza por estudar situações onde dois ou mais jogadores escolhem racionalmente suas ações de modo a maximizar seus ganhos ou minimizar suas perdas. Essa teoria se desenvolveu após a publicação do livro *Theory of games and economic behavior* escrito por John von Neumann e Oskar Morgenstern, [15], com a finalidade de resolver problemas relacionados à economia. Mais tarde, a publicação do artigo *The logic of animal conflict* por John Maynard Smith e George R. Price, veja [13], alavancou o estudo da aplicação da teoria de jogos à evolução de algumas espécies. No artigo citado os autores associaram o ganho de cada indivíduo com sua capacidade de reprodução e introduziram a ideia de *estratégias evolutivamente estáveis*. O conceito de estratégias evolutivamente estáveis foi formalizado mais tarde em [24]. A *Teoria de Jogos Evolutiva* teve então sua criação atribuída a John Maynard Smith.

Na Teoria de Jogos Evolutiva considera-se uma situação (no caso um jogo) em que os indivíduos de uma população de tamanho infinito interagem aleatoriamente uns com os outros e cada interação gera uma “recompensa” para os indivíduos envolvidos. Os tipos de indivíduos na população são geralmente referidos como as *estratégias* adotadas pelos indivíduos. O sucesso no jogo está relacionado à maior capacidade de se reproduzir. E a capacidade de reprodução de um indivíduo está relacionada à sua aptidão. Esta aptidão depende do tipo de indivíduo (ou estratégia) e também da frequência dos mesmos na população, e são especificadas através de uma *matriz de pagamento*.

Originalmente, a Teoria de Jogos Evolutiva foi desenvolvida para estudar a dinâmica determinística em populações infinitas [12, 26]. O sistema de EDOs que quantifica essa dinâmica, introduzido por Taylor e Jonker [26] é chamado a *dinâmica do replicador*. Uma aplicação importante dessa abordagem é o estudo de modelos

para a evolução da cooperação, [20, 21].

Em 1992 Nowak e Sigmund publicaram um experimento computacional feito com 100 tipos de indivíduos, cada um adotando uma estratégia dentro da classe das chamadas *estratégias reativas* para o dilema do prisioneiro infinitamente repetido (IRPD), veja [20]. Eles resolveram a dinâmica do replicador de forma numérica para essa população. Nesse experimento, dentre as 100 estratégias reativas consideradas, apenas três se destacaram: a ALLD (indivíduos que nunca cooperam), a ATFT (*almost tit-for-tat*) e a GTFT (*generous tit-for-tat*). E a vencedora foi a estratégia GTFT, que dentre as três estratégias que se destacaram, é a mais “generosa”, isto é, a estratégia que mais reage com cooperação.

Em 2016, o experimento de Nowak e Sigmund ganhou uma versão simplificada, mas matematicamente rigorosa, no problema da evolução da cooperação estudado em [21]. Mais especificamente, os autores de [21] realizaram um estudo sobre a dinâmica determinística em uma população com três tipos de indivíduos adotando apenas estratégias reativas do tipo das que obtiveram destaque no experimento de Nowak e Sigmund. Eles provaram, dentre outros resultados, que o resultado do experimento de Nowak e Sigmund é válido desde que o grau de generosidade da estratégia do tipo GTFT não seja muito grande, isto é, desde que a probabilidade de reagir com uma cooperação tendo recebido uma traição não seja maior que um dado limiar que os autores chamaram de  $q_{GTFT}$ .

Para estudar a evolução temporal em populações finitas, os modelos estocásticos evolutivos mais conhecidos são o Processo de Moran e o Processo de Wright-Fisher. Uma característica muito importante destes dois processos estocásticos evolutivos para populações finitas é que com probabilidade 1 haverá *fixação* de um único tipo de indivíduo em um intervalo de tempo finito, ver [1].

O processo de Moran [14] foi proposto por Patrick Moran em 1958 e ficou conhecido como um modelo estocástico, a tempo discreto, para a evolução genética de uma população de tamanho finito fixo. Inicialmente este modelo foi utilizado em populações onde apenas dois tipos de alelos, digamos  $A$  e  $B$ , estão competindo por dominância. No modelo proposto por Patrick Moran considera-se que a reprodução seja do tipo assexuada e supõe-se que não haja mutações. A dinâmica populacional no processo de Moran é definida por dois sorteios independentes a cada unidade de tempo: um indivíduo é sorteado para se reproduzir e um indivíduo é sorteado, para morrer.

Já o processo de Wright-Fisher recebe esse nome devido a Sewall Wright e Ronald Aylmer Fisher, que junto com John B. S. Haldane fundaram, por volta de 1930, o campo da matemática conhecido hoje como Genética de Populações. O processo de Wright-Fisher também é um modelo conhecido para a evolução temporal, a tempo discreto, das frequência de genes numa população de tamanho finito. Assim como

no processo de Moran, o processo de Wright-Fisher considera o tipo de reprodução assexuada.

A principal diferença entre os dois modelos está na dinâmica populacional. No processo de Wright-Fisher, a cada unidade de tempo a população é inteiramente renovada e passa a ser inteiramente composta por uma nova geração. Já no processo de Moran, uma renovação inteira da população pode não ser observada, mesmo depois de  $N$  unidades de tempo. Uma vantagem do processo de Moran é a possibilidade de obter resultados exatos para a probabilidade de fixação em populações com indivíduos de apenas dois tipos.

Inicialmente o processo de Moran foi utilizado em casos onde a aptidão dos indivíduos depende apenas do tipo de indivíduos e não da frequência desses indivíduos na população. Em 2004 [19, 25] essa teoria foi estendida à Teoria de Jogos Evolutiva [13, 12, 16], onde a aptidão dos indivíduos depende também da frequência dos mesmos na população.

Devido à natureza aleatória do processo de Moran, o resultado do processo evolutivo nem sempre é a fixação do mais apto. Percebendo isso, os autores de [25] concluíram que seria preciso uma etapa de complexidade adicional, em relação à dinâmica determinística, para classificar a dinâmica estocástica de uma população. Em seu trabalho, os autores criaram um sistema de classificação para a dinâmica estocástica que leva em consideração não somente a comparação entre as aptidões dos indivíduos para a população infinita, mas também a comparação das probabilidades de fixação de um único mutante com as mesmas probabilidades para o *caso neutro* do processo de Moran [16]. Usando esse sistema de classificação, o principal resultado apresentado em [25] revela a existência de 8 cenários evolutivos para a dinâmica estocástica, contra somente 4 referentes à dinâmica determinística.

A classificação para o processo de Moran com 2 estratégias apresentada em [25] também foi tratada em [6]. O artigo citado, dentre outros resultados, associa a cada um dos 8 cenários evolutivos uma forma precisa para os gráficos das probabilidades de fixação.

Neste trabalho utilizaremos o processo de Moran para estudar a dinâmica estocástica em populações suficientemente grandes com dois tipos de indivíduos e também estudar a dinâmica estocástica em populações com três tipos de indivíduos.

O leitor encontrará no Capítulo 2 um pequeno resumo sobre alguns conceitos da Teoria de Jogos que utilizaremos neste trabalho e uma breve revisão sobre os processos de nascimento e morte, enfatizando o processo de Moran. Apresentaremos também o principal resultado tratado em [25] que traz a classificação dos cenários evolutivos possíveis. Neste capítulo incluímos também a Seção 2.4 que contém alguns resultados originais sobre processos de nascimento e morte, que serão importantes na

demonstração de outros resultados que serão apresentados nos capítulos subsequentes.

No Capítulo 3 estudaremos o que acontece com os cenários evolutivos classificados em [25] quando a população é grande, buscando fazer uma analogia com o caso determinístico onde  $N = \infty$ . Algo parecido já foi feito em [2], mas apresentaremos aqui uma versão mais rigorosa obtendo alguns resultados que não aparecem no artigo citado. Na Seção 3.1 apresentaremos uma descrição do problema e alguns resultados gerais presentes na literatura. A principal contribuição deste capítulo vem dos Teoremas 3.14, 3.18 e 3.19 apresentados na Seção 3.2, a partir dos quais é possível fazer, em alguns casos, uma analogia com a dinâmica determinística do replicador. Todos os demais resultados apresentados nesta seção são originais e foram utilizados para provar os três teoremas citados.

No Capítulo 4 estudaremos o processo de Moran para populações com três tipos de indivíduos. Na Seção 4.1 definiremos formalmente um processo de Moran para três estratégias e mostraremos que as probabilidades de fixação nesse caso são dadas como solução de um sistema de equações lineares e não mais por uma fórmula explícita, como no caso de duas estratégias. Embora esse resultado já tenha aparecido em [28], daremos a ele um tratamento com mais rigor matemático. Uma das principais contribuições deste capítulo vem dos resultados gerais e particulares baseados no acoplamento de cadeias de Markov apresentados nas Seções 4.2 e 4.3. A outra contribuição importante está na aplicação dos resultados obtidos nas seções anteriores juntamente com um resultado numérico para estudar o problema da evolução da cooperação tratado em [21] do ponto de vista estocástico. Com exceção da Proposição 4.9, todos os demais resultados apresentados nas seções 4.2, 4.3 e 4.4, são originais.

Por fim, no Capítulo 5 apresentaremos nossas conclusões a respeito do trabalho desenvolvido e apresentado nos capítulos anteriores.

## Capítulo 2

# Alguns conceitos sobre a Teoria de Jogos Evolutiva e Processos de Nascimento e Morte

Neste capítulo apresentaremos um resumo contendo alguns conceitos sobre a Teoria de Jogos, juntamente com os principais resultados acerca dos processos de nascimento e morte. Daremos uma atenção especial ao processo de Moran para duas estratégias e apresentaremos na Seção 2.4, alguns resultados próprios sobre processos de nascimento e morte.

### 2.1 Alguns conceitos básicos sobre teoria de jogos evolutiva

A Teoria de Jogos Evolutiva caracteriza-se por estudar situações em que os indivíduos de uma população de tamanho infinito interagem uns com os outros e cada uma dessas interações gera uma “recompensa” para cada um dos indivíduos envolvidos. Geralmente nos referimos a cada tipo de indivíduo como a estratégia adotada pelo mesmo.

A recompensa que cada indivíduo recebe é dada por uma *matriz de pagamento*. Num jogo com  $n$  tipos de estratégias a matriz de pagamento  $M = (m_{ij})$  será uma matriz  $n \times n$  onde o elemento  $m_{ij}$  corresponde à recompensa que um indivíduo do tipo  $i$  recebe ao interagir com um indivíduo do tipo  $j$ .

O sucesso de um jogador (indivíduo) que adota uma determinada estratégia está diretamente relacionado à sua capacidade de reprodução, que chamaremos de *aptidão*.

As aptidões de cada indivíduo dependem do tipo de indivíduo e da frequência de cada tipo de indivíduo na população e são especificadas em termos da matriz de pagamento. Mais especificamente, se a frequência dos indivíduos na população é dada por  $x = (x_1, x_2, \dots, x_n)$  onde  $x_i$  é a frequência dos indivíduos do tipo  $i$ , portanto  $x_i \geq 0$  e  $\sum_{i=1}^n x_i = 1$ , então a aptidão de um indivíduo do tipo  $i$  com  $i = 1, \dots, n$ , segundo [12], é dada por

$$F_i(x) = \sum_{j=1}^n x_j m_{ij}. \quad (2.1)$$

As estratégias na teoria de jogos podem ser classificadas como *estratégias puras* e *estratégias mistas*. Se assumirmos a existência de  $n$  estratégias puras então uma *estratégia mista* consiste em adotar a estratégia pura  $i$  com probabilidade  $p_i$ , onde  $i = 1, 2, \dots, n$ ,  $p_i \geq 0$  e  $\sum_{i=1}^n p_i = 1$ . O conjunto de todas as estratégias possíveis é dado pelo simplexo

$$S_n = \{(p_1, p_2, \dots, p_n) \in \mathbb{R}^n : p_i \geq 0 \text{ e } \sum_{i=1}^n p_i = 1\}.$$

Os vetores  $e_i \in \mathbb{R}^n$ , com  $i = 1, 2, \dots, n$ , são as estratégias puras de  $S_n$ .

Se  $M = (m_{ij})$ ,  $n \times n$ , é a matriz de pagamento das estratégias puras de  $S_n$  então a recompensa que um indivíduo que adota a estratégia mista  $p = (p_1, \dots, p_n)$  recebe ao interagir com um indivíduo que adota a estratégia  $q = (q_1, \dots, q_n)$  é dada por:

$$p.Mq = \sum_{i,j=1}^n m_{ij} p_i q_j.$$

Um dos conceitos mais importantes da Teoria de Jogos é o de *equilíbrio de Nash*. Uma estratégia  $q \in S_n$  é um equilíbrio de Nash se  $p.Mq \leq q.Mq$  para todo  $p \in S_n$ . Se  $p.Mq < q.Mq$  para todo  $p \neq q$  então  $q$  é um *equilíbrio de Nash estrito* e, neste caso,  $q$  deve ser uma estratégia pura, ver [12]. Em outras palavras,  $q \in S_n$  é um equilíbrio Nash se for a melhor estratégia contra si mesma. Se considerarmos um jogo com  $n$  estratégias puras e matriz de pagamento  $M = (m_{ij})_{i,j=1}^n$ , então a estratégia  $i$  será um equilíbrio de Nash se  $m_{ii} \geq m_{ji}$  para todo  $j$ . Se  $m_{ii} > m_{ji}$  para todo  $j \neq i$ , então  $i$  é um equilíbrio de Nash estrito.

A Teoria de Jogos Evolutiva teve sua criação atribuída a John Maynard Smith. No artigo *The logic of animal conflict*, veja [13], Smith e Price introduziram a ideia de estratégias evolutivamente estáveis, ESS. Formalmente, uma estratégia  $q \in S_n$  é uma *estratégia evolutivamente estável* se para todo  $p \in S_n$  com  $p \neq q$  existe  $\epsilon(p) > 0$  tal que se  $0 < \epsilon < \epsilon(p)$  então

$$p.M(\epsilon p + (1 - \epsilon)q) < q.M(\epsilon p + (1 - \epsilon)q).$$

Pode-se provar que sob a dinâmica do replicador, a ser descrita adiante, uma minoria de uma estratégia qualquer não consegue invadir uma população de uma estratégia ESS. Na Seção 3.2, introduziremos um análogo para o conceito de ESS para populações finitas.

É fácil ver que equilíbrio de Nash estrito implica em estratégia evolutivamente estável, que implica em equilíbrio de Nash (veja [12] para mais detalhes).

Para descrever a evolução das frequências de estratégias na população usa-se a *dinâmica do replicador*, proposta por Taylor e Jonker [26] em 1978. Consideremos uma população de tamanho infinito onde cada indivíduo adota apenas uma dentre as  $n$  estratégias possíveis. A frequência dos indivíduos que adotam a estratégia  $i$  é dada por  $x_i$  e a matriz de pagamento das estratégias é dada pela matriz  $M = (m_{ij})_{i,j=1}^n$ . Suponha que  $x = (x_1, x_2, \dots, x_n)$  é o estado atual da população, que a aptidão de um indivíduo que adota a estratégia  $i$  é  $F_i$  dada em (2.1) e que a aptidão média é dada por

$$\phi(x) = \sum_{i=1}^n x_i F_i(x).$$

As frequências  $x_i$ ,  $i = 1, 2, \dots, n$  são soluções do sistema de EDOs:

$$\dot{x}_i = x_i(F_i(x) - \phi(x)). \quad (2.2)$$

Para terminar esta seção, enunciaremos sem demonstrar um resultado que relaciona os equilíbrios de Nash, com a equação do replicador. Este resultado pode ser encontrado em [12].

**Teorema 2.1.** 1. Se  $\hat{x} \in S_n$  é um equilíbrio de Nash, então  $\hat{x}$  é um ponto de equilíbrio da dinâmica do replicador.

2. Se  $\hat{x} \in S_n$  é o conjunto  $\omega$ -limite de alguma órbita no interior de  $S_n$ , então  $\hat{x}$  é um equilíbrio de Nash.

3. Se  $\hat{x} \in S_n$  é um equilíbrio estável da dinâmica do replicador, então  $\hat{x}$  é um equilíbrio de Nash.

4. Se  $\hat{x}$  é um equilíbrio de Nash estrito, então é um equilíbrio assintoticamente estável da dinâmica do replicador.

## 2.2 Processos de nascimento e morte - definição

Começaremos esta seção lembrando alguns conceitos sobre cadeias de Markov, pois usaremos esses conceitos em seguida.

Uma *cadeia de Markov a tempo discreto* é definida como um conjunto de variáveis aleatórias  $X_n$ ,  $n = 0, 1, 2, \dots$  com o mesmo espaço de estados enumerável  $S$  e que satisfazem as seguintes propriedades:

- Propriedade Markoviana

$$P(X_n = i_n | X_0 = i_0, X_1 = i_1, \dots, X_{n-1} = i_{n-1}) = P(X_n = i_n | X_{n-1} = i_{n-1}),$$

- Invariância temporal

$$P(X_n = i | X_{n-1} = j) = P(X_1 = i | X_0 = j).$$

Os estados de uma cadeia de Markov podem ser classificados como *transientes*, *recorrentes* ou *absorventes*. Se  $i \in S$  é um estado transiente, então entrando neste estado, a probabilidade de nunca retornar a esse mesmo estado é positiva. Se  $i \in S$  é um estado recorrente, então entrando nesse estado, a cadeia retornará a ele com probabilidade 1. Em outras palavras um estado é recorrente se, e só se, não é transiente. Por fim, se  $i \in S$  é um estado absorvente, então a probabilidade de transição desse estado para qualquer outro estado da cadeia é nula. Um estado absorvente é um caso particular de estado recorrente.

**Proposição 2.2.** *Seja  $(X_n)_{n=0}^\infty$  uma cadeia de Markov com espaço de estados finito  $S$  e seja  $\Omega$  o espaço amostral de todas as trajetórias da cadeia. Suponha que exista em  $S$  um subconjunto não vazio  $A$  de estados absorventes e que todos os demais estados sejam transientes. Então, com probabilidade 1, serão absorvidas todas as trajetórias que começam em um estado transiente.*

**Demonstração:** Para provar este resultado mostraremos que o conjunto das trajetórias que começam em um dado estado transiente e nunca são absorvidas tem probabilidade zero. Se  $i \in S \setminus A$  definimos  $N_i = \cap_{n=1}^\infty \{w \in \Omega | X_0(w) = i, X_n(w) \notin A\}$ , e provaremos que  $P(N_i) = 0$ .

Seja  $f_j^n$  a probabilidade da cadeia que está em  $j$  retornar a  $j$  pela primeira vez em  $n$  passos. Então  $q_j = 1 - \sum_{n=1}^\infty f_j^n$  é a probabilidade da cadeia que está em  $j$  nunca retornar a  $j$ .

Tome  $i \in S \setminus A$ , observe que, como  $i$  é um estado transiente,  $q_i > 0$ . Seja  $Y_i$  o número de retornos a  $i$  de uma trajetória que passou em  $i$ . Então,  $P(Y_i = n) = (1 - q_i)^n q_i$ . E

$$\begin{aligned} P(Y_i = \infty) &= 1 - P(Y_i < \infty) \\ &= 1 - \sum_{n=0}^{\infty} P(Y_i = n) \\ &= 1 - q_i \sum_{n=0}^{\infty} (1 - q_i)^n = 1 - q_i \frac{1}{1 - (1 - q_i)} = 0. \end{aligned} \quad (2.3)$$



Ou seja, a probabilidade de voltar infinitas vezes a um estado transiente é nula.

Se  $w \in N_i$ , então  $Y_j(w) = \infty$  para algum  $j \in S \setminus A$ . De fato, se  $Y_j(w) < \infty$  para todo  $j \in S \setminus A$ , então como  $S \setminus A$  é finito, o número de vezes em que a cadeia passaria pelos estados de  $S \setminus A$  seria também finito e, portanto, a trajetória  $w$  seria absorvida. Mas isso contradiz o fato de  $w$  pertencer a  $N_i$ . Portanto  $N_i \subseteq \cup_{j \in S \setminus A} \{w \in \Omega | Y_j(w) = \infty\}$ . Logo,

$$P(N_i) \leq P(\cup_{j \in S \setminus A} \{w \in \Omega | Y_j(w) = \infty\}) \leq \sum_{j \in S \setminus A} P(Y_j = \infty) = 0.$$

■

Podemos agora definir os processos de nascimento e morte.

Embora existam outras definições na literatura, nesta tese adotaremos a seguinte:

**Definição 2.3.** *Um processo de nascimento e morte é uma cadeia de Markov a tempo discreto e espaço de estados  $S$  finito,  $S = \{0, 1, 2, \dots, N\}$ , onde  $A = \{0, N\}$  é o conjunto dos estados absorventes e para todo  $i \in S \setminus A$ , as únicas probabilidades de transição possíveis são de  $i$  para si mesmo, ou de  $i$  para  $i \pm 1$ , sendo positivas essas últimas.*

As transições de  $i$  para  $i + 1$  são chamadas de *nascimento* e as de  $i$  para  $i - 1$  são chamadas de *morte*.

É fácil ver que, com a definição acima, todos os estados da cadeia em  $S \setminus A$  são transientes. A Proposição 2.2 é aplicável e dela decorre que todas as trajetórias que começam em um estado transiente serão absorvidas, depois de um período de tempo suficientemente longo. Esse fenômeno é o que chamamos de *fixação*. Algo importante a se perguntar nesse momento é com qual probabilidade a fixação ocorre em cada um dos estados absorventes e como o estado inicial da população pode afetar esta probabilidade. Este será o tema da nossa próxima seção.

### 2.2.1 Probabilidade de fixação

Vimos na seção anterior que, a menos que estejamos em um estado absorvente, temos somente três tipos de transições possíveis para o passo seguinte e as transições do estado  $i$  para os estados  $i \pm 1$  são positivas. Sendo assim, a matriz de transição do processo de nascimento e morte é tridiagonal. Por esse motivo, como veremos a seguir, podemos encontrar uma fórmula explícita e exata para as probabilidades de fixação, [14, 16].

Definiremos por  $a_i$  e  $b_i$  as probabilidades de nascimento e morte no estado  $i \in S$ . Em termos matemáticos, se  $X_n$  denota o estado no instante de tempo  $n$ , então

$$a_i = P(X_{n+1} = i + 1 | X_n = i) \quad (2.4)$$

e

$$b_i = P(X_{n+1} = i - 1 | X_n = i) . \quad (2.5)$$

Observe que sendo absorventes os estados 0 e  $N$ ,  $a_0 = 0$  e  $b_N = 0$ .

Vamos calcular a probabilidade de fixação  $\pi_i$  no estado  $N$ , quando o estado inicial da população é  $i$ . Claramente, como  $\pi_0 = 0$  e  $\pi_N = 1$ , resta calcular o valor de  $\pi$  nos demais estados.

Definiremos

$$r_i = \frac{a_i}{b_i} , \quad (2.6)$$

a razão entre as probabilidades de nascimento e morte.

Considerando que há somente três possibilidades de transição a partir de um estado  $i \in \{1, 2, \dots, N - 1\}$ , é fácil ver que

$$\pi_i = b_i \pi_{i-1} + a_i \pi_{i+1} + (1 - b_i - a_i) \pi_i . \quad (2.7)$$

De onde segue que  $a_i(\pi_{i+1} - \pi_i) - b_i(\pi_i - \pi_{i-1}) = 0$ . Definindo agora

$$d_i = \pi_i - \pi_{i-1} , \quad (2.8)$$

temos que  $a_i(d_{i+1}) - b_i(d_i) = 0$  e então

$$\begin{aligned} d_{i+1} &= \frac{b_i}{a_i} d_i \\ &= r_i^{-1} d_i , \end{aligned} \quad (2.9)$$

com  $r_i$  como em (2.6). Pela definição de processo de nascimento e morte,  $a_i$  e  $b_i$  são positivos para todo  $i \in S \setminus \{0, N\}$ , logo  $r_i > 0$  para todo  $i \in \{1, 2, \dots, N - 1\}$ . De (2.8) e (2.9),

$$\begin{aligned} d_1 &= \pi_1 - \pi_0 = \pi_1 \\ d_2 &= r_1^{-1} \pi_1 \\ d_3 &= r_2^{-1} r_1^{-1} \pi_1 \\ &\vdots \\ d_N &= \left( \prod_{k=1}^{N-1} r_k^{-1} \right) \pi_1 . \end{aligned} \quad (2.10)$$

E, se por um lado,

$$\sum_{i=1}^N d_i = \sum_{i=1}^N (\pi_i - \pi_{i-1}) = \pi_N - \pi_0 = 1 ,$$

por outro lado,

$$\sum_{i=1}^N d_i = \left( 1 + \sum_{j=1}^{N-1} \prod_{k=1}^j r_k^{-1} \right) \pi_1 .$$

De onde concluímos que

$$\pi_1 = \frac{1}{1 + \sum_{j=1}^{N-1} \prod_{k=1}^j r_k^{-1}} . \quad (2.11)$$

Ainda, novamente de (2.8) e de (2.10),

$$\begin{aligned} \pi_2 &= d_2 + \pi_1 = (1 + r_1^{-1})\pi_1 \\ \pi_3 &= d_3 + \pi_2 = (1 + r_1^{-1} + r_1^{-1}r_2^{-1})\pi_1 \\ &\vdots \\ \pi_i &= \left( 1 + \sum_{j=1}^{i-1} \prod_{k=1}^j r_k^{-1} \right) \pi_1 . \end{aligned} \quad (2.12)$$

Finalmente, de (2.11) e (2.12), a probabilidade de fixação  $\pi_i$  [9, 14, 16], é dada por

$$\pi_i = \frac{1 + \sum_{j=1}^{i-1} \prod_{k=1}^j r_k^{-1}}{1 + \sum_{j=1}^{N-1} \prod_{k=1}^j r_k^{-1}} , \quad (2.13)$$

onde o numerador no lado direito é igual a 1, se  $i = 1$ .

Além da fixação no estado  $N$ , pode nos interessar também a fixação no estado 0. E para isso definiremos um *processo dual* de nascimento e morte. No processo dual cada estado  $j$  da cadeia original passa a ser identificado como estado  $N - j$  na cadeia dual. Usaremos  $\bar{\pi}_i$  para denotar a probabilidade de fixação do processo dual no estado  $N$  partindo do estado  $i$ , onde os estados  $i$  e  $N$  são os estados da cadeia dual. Em termos do processo de nascimento e morte original,  $\bar{\pi}_i$  é a probabilidade de fixação no estado 0 partindo do estado  $N - i$ , ou seja,

$$\bar{\pi}_i = 1 - \pi_{N-i} . \quad (2.14)$$

Também as probabilidades de nascimento,  $\bar{a}_i$ , e morte,  $\bar{b}_i$ , no processo dual podem ser escritas em termos das probabilidades de nascimento e morte do processo original.

Note, por exemplo, que a probabilidade de passar do estado  $i$  para o estado  $i + 1$  no processo dual é equivalente à probabilidade de passar do estado  $N - i$  para o estado  $N - i - 1$  no processo de nascimento e morte. Então  $\bar{a}_i = b_{N-i}$  e  $\bar{b}_i = a_{N-i}$ . De onde segue que

$$\bar{r}_i = \frac{\bar{a}_i}{\bar{b}_i} = \frac{1}{r_{N-i}}. \quad (2.15)$$

A fórmula exata para  $\bar{\pi}_i$  é análoga a (2.13) e dada por

$$\bar{\pi}_i = \frac{1 + \sum_{j=1}^{i-1} \prod_{k=1}^j \bar{r}_k^{-1}}{1 + \sum_{j=1}^{N-1} \prod_{k=1}^j \bar{r}_k^{-1}}. \quad (2.16)$$

## 2.3 O Processo de Moran

Moran [14] introduziu em 1958 um processo estocástico para evolução de uma população de tamanho finito fixo  $N$  e dois tipos de indivíduos,  $A$  e  $B$ . Uma vantagem do processo de Moran sobre outros modelos bem estudados, por exemplo o de Wright-Fisher, é a possibilidade de cálculo exato de quantidades como as probabilidades de fixação.

No processo de Moran considera-se o tempo como sendo discreto e a cada unidade de tempo são realizados, simultaneamente, dois sorteios independentes que irão descrever a dinâmica populacional do processo. Um indivíduo é escolhido aleatoriamente e de forma uniforme dentre os demais para morrer e um indivíduo é escolhido, também de forma aleatória, porém não necessariamente uniforme, para se reproduzir. O sorteio de reprodução leva em consideração as aptidões de cada tipo (discutiremos mais esse assunto logo adiante). Note que a realização simultânea dos dois sorteios garante que a população permaneça constante no tempo. Inicialmente o processo de Moran foi utilizado em casos onde a aptidão dos indivíduos dependia apenas do tipo de indivíduo considerado. Em 2004, inspirados na Teoria de Jogos Evolutiva, Taylor et al [19, 25] estenderam essa teoria ao caso em que as aptidões dependem do tipo do indivíduo e da frequência dos mesmos na população. Assim é comum nos referirmos aos indivíduos do tipo  $A$ , por exemplo, como indivíduos que adotam a estratégia  $A$ .

Introduzimos uma *hipótese de ausência de mutações*: cada indivíduo que se reproduz produz um descendente de tipo idêntico ao seu. Essa hipótese nos permite olhar para o processo de Moran como um processo de nascimento e morte onde os estados absorventes são os estados em que a população é inteiramente de um único tipo. Mais especificamente, podemos identificar cada estado  $i \in S$  pelo número de indivíduos do tipo  $A$  na população. Assim o estado 1 retrata uma população com apenas 1 indivíduo do tipo  $A$  e  $N - 1$  indivíduos do tipo  $B$ . As probabilidades de

nascimento,  $a_i$ , e morte,  $b_i$ , serão dadas pelo resultado dos sorteios de reprodução e morte.

Voltando aos sorteios de reprodução, no processo de Moran a escolha do indivíduo que irá se reproduzir depende da aptidão de cada indivíduo. Essa aptidão, no formalismo de Taylor et al [19], que utilizaremos ao longo desta tese, é calculada em termos de uma matriz de pagamento, do tamanho da população e de um parâmetro  $w$  conhecido como *intensidade de seleção* e, em geral, depende do número de indivíduos de cada tipo na população. No processo de Moran consideramos que todos os indivíduos interagem igualmente com todos os outros, com exceção de si próprios. Cada uma dessas interações gera uma “recompensa” para os indivíduos envolvidos. E são essas recompensas que constituem o que estamos chamando de *matriz de pagamento*. No caso de duas estratégias, a matriz de pagamento será uma matriz  $M = (m_{ij})$ ,  $2 \times 2$ , onde o elemento  $m_{ij}$  indica o “pagamento” que recebe um indivíduo do tipo  $i$  ao interagir com um indivíduo do tipo  $j$ . Para garantir a coerência entre as notações indexaremos os indivíduos dos tipos  $A$  e  $B$  como tipos 1 e 2, respectivamente.

As *aptidões*  $f_i$  de um indivíduo do tipo  $A$  e  $g_i$  de um indivíduo do tipo  $B$ , quando a população é composta por  $i$  indivíduos do tipo  $A$ , são definidas como em [19] por

$$f_i = 1 - w + w \left[ m_{11} \frac{i-1}{N-1} + m_{12} \frac{N-i}{N-1} \right] \quad (2.17)$$

e

$$g_i = 1 - w + w \left[ m_{21} \frac{i}{N-1} + m_{22} \frac{N-i-1}{N-1} \right], \quad (2.18)$$

onde  $w \in [0, 1]$ . Note que quanto maior for o parâmetro de intensidade de seleção  $w$  mais a matriz de pagamento da teoria de jogos influencia no cálculo das aptidões.

Definimos também a aptidão total da população por

$$S_i = if_i + (N-i)g_i. \quad (2.19)$$

Assim é natural que a probabilidade de sortear um indivíduo do tipo  $A$  para a reprodução seja  $\frac{if_i}{S_i}$ . Da suposição de ser uniforme o sorteio de morte, a probabilidade de sortear um indivíduo do tipo  $B$  para morrer é  $\frac{(N-i)g_i}{S_i}$ . E como os sorteios de nascimento e morte são independentes, a probabilidade de passar do estado  $i$  para o estado  $i+1$ , isto é, a probabilidade de nascimento, será dada por

$$a_i = \frac{if_i}{S_i} \frac{N-i}{N}. \quad (2.20)$$

Analogamente, a probabilidade de passar de  $i$  para  $i-1$ , ou probabilidade de morte, será

$$b_i = \frac{(N-i)g_i}{S_i} \frac{i}{N}. \quad (2.21)$$

Para o cálculo da probabilidade de fixação podemos substituir as expressões acima para  $a_i$  e  $b_i$  em (2.6), e obtemos

$$r_i = \frac{f_i}{g_i}, \quad (2.22)$$

a ser usada em (2.13).

Se, no entanto, estivermos interessados na fixação da estratégia  $B$ , usamos a probabilidade de fixação no estado  $N$  do processo dual de nascimento e morte, definida na seção anterior. Isto é,  $\bar{\pi}_i$  dada em (2.16) pode ser usada para calcular a probabilidade de fixação de  $B$  partindo do estado  $i$ , onde  $i$  indica a quantidade de indivíduos do tipo  $B$ .

Definimos a matriz de pagamento dual de forma que os indivíduos  $B$  sejam do tipo 1 e os  $A$  do tipo 2. Assim,

$$\bar{M} = \begin{pmatrix} \bar{m}_{11} & \bar{m}_{12} \\ \bar{m}_{21} & \bar{m}_{22} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} m_{22} & m_{21} \\ m_{12} & m_{11} \end{pmatrix}. \quad (2.23)$$

A aptidão dual dos indivíduos de tipo 1 é

$$\begin{aligned} \bar{f}_i &= 1 - w + w \left( \frac{\bar{m}_{11}}{N-1} \frac{i-1}{N-1} + \frac{\bar{m}_{12}}{N-1} \frac{N-i}{N-1} \right) \\ &= 1 - w + w \left( m_{22} \frac{i-1}{N-1} + m_{21} \frac{N-i}{N-1} \right) \\ &= g_{N-i}. \end{aligned} \quad (2.24)$$

Analogamente,

$$\bar{g}_i = f_{N-i}. \quad (2.25)$$

De (2.24) e (2.25) segue que  $\bar{a}_i = b_{N-i}$ ,  $\bar{b}_i = a_{N-i}$  e  $\bar{r}_i = \frac{\bar{f}_i}{\bar{g}_i} = \frac{1}{r_{N-i}}$  como já era esperado. Substituindo  $\bar{r}_i = \frac{\bar{f}_i}{\bar{g}_i}$  em (2.16) temos a fórmula exata para a probabilidade de fixação de  $B$ .

Embora a probabilidade de fixação seja expressa em termos de uma fórmula explícita, sua forma não parece muito intuitiva. E isso se reflete na grande quantidade de trabalhos publicados a fim de entender melhor o processo de Moran para duas estratégias, por exemplo [25, 2, 5, 8, 6]. Mas em alguns casos especiais é possível se ter uma ideia mais clara, simples e completa do comportamento qualitativo da probabilidade de fixação.

Vejamos o caso em que temos *aptidões independentes da frequência*. Para que as aptidões sejam independentes da frequência, ou seja, não dependam da quantidade de indivíduos de cada tipo na população, os coeficientes da matriz de pagamento

devem satisfazer  $m_{11} = m_{12}$  e  $m_{21} = m_{22}$ . Assim os indivíduos dos tipos  $A$  e  $B$  terão aptidões independentes do número  $i$  de indivíduos do tipo  $A$ , que podemos denotar por  $f$  e  $g$ , respectivamente. A razão  $r_i$  também será constante e igual a  $f/g$  e (2.13) será a divisão entre as somas de duas progressões geométricas de razão  $r^{-1} = g/f$ . Somando as progressões, obtemos

$$\pi_i = \frac{1 - r^{-i}}{1 - r^{-N}}. \quad (2.26)$$

Outro caso em que (2.13) assume uma forma bem simples é no *caso neutro*. No caso neutro todos os elementos da matriz de pagamento são iguais, ou a intensidade de seleção  $w$  é nula, fazendo com que a aptidão de cada indivíduo seja constante e igual a 1. Sendo assim  $r_i$  dada em (2.22) também será constante e igual a 1. E, portanto, (2.13) fornece

$$\pi_i = \frac{i}{N}. \quad (2.27)$$

### 2.3.1 Os cenários evolutivos

Em [25] os autores introduziram o processo de Moran com aptidões dependentes da frequência e classificaram, como será mostrado nesta seção, os possíveis cenários evolutivos.

Antes de tentarmos entender a classificação dos cenários evolutivos do processo de Moran para duas estratégias, é interessante relembrar a classificação dos cenários da dinâmica determinística para duas estratégias. Isso porque, embora a Teoria de Jogos Evolutiva tenha sido desenvolvida, a princípio, para estudar a dinâmica determinística em populações infinitas, [26, 12], com a extensão do processo de Moran passou também a ser utilizada em populações finitas. Então, é de se esperar que a dinâmica determinística tenha alguma influência na dinâmica estocástica.

Na dinâmica determinística para duas estratégias, à parte o caso neutro, em que trivialmente as aptidões das estratégias são constantes, existem 4 cenários possíveis que são determinados em termos dos equilíbrios de Nash e por vezes são denominados *cenários de invasão*, ver [29]. Como vimos na Seção 2.1, a estratégia  $i$  é um equilíbrio de Nash, se  $m_{ii} \geq m_{ji}$ . Se a desigualdade que acabamos de mencionar for estrita para  $j \neq i$ , dizemos que a estratégia  $i$  é um equilíbrio de Nash estrito. Os 4 cenários da dinâmica determinística com duas estratégias são dados abaixo.

- **Dominância de  $A$ .** Ocorre quando apenas a estratégia  $A$  é um equilíbrio de Nash. Neste caso, mostra-se facilmente que os indivíduos  $A$  são mais aptos que os  $B$  independentemente da frequência  $x$  dos indivíduos de tipo  $A$ . Todas as órbitas da dinâmica do replicador com  $x(0) \in (0, 1]$  são tais que  $x(t) \xrightarrow{t \rightarrow \infty} 1$ .

- Dominância de  $B$ . Ocorre quando apenas a estratégia  $B$  é um equilíbrio de Nash. Análogo dual do cenário acima.
- Coexistência estável. Ocorre quando nenhuma das estratégias  $A$  e  $B$  é um equilíbrio de Nash. Neste caso, pode-se ver que a população toda de tipo  $A$ , ou de tipo  $B$  são equilíbrios instáveis da dinâmica do replicador. Existe em  $(0, 1)$  um ponto de equilíbrio estável que atrai todas as órbitas da dinâmica do replicador com  $x(0) \in (0, 1)$ .
- Biestabilidade. Ocorre quando ambas as estratégias  $A$  e  $B$  são equilíbrios de Nash estritos. Neste caso, a população toda de tipo  $A$ , ou de tipo  $B$  são equilíbrios assintoticamente estáveis da dinâmica do replicador. Existe  $x^* \in (0, 1)$ , ponto de equilíbrio instável da dinâmica do replicador. Todas as órbitas da dinâmica do replicador com  $x(0) < x^*$  são atraídas para o equilíbrio em 0 e todas com  $x(0) > x^*$  são atraídas para o equilíbrio em 1.

Os cenários possíveis para a dinâmica do replicador para três estratégias foram estudados primeiro em [24] e, de forma mais completa, em [4]. Essa última classificação compreende 47 diagramas de fase, mostrando como, no caso determinístico, a Teoria de Jogos Evolutiva para somente três estratégias é bastante mais rica do que para somente duas.

Diferentemente do caso determinístico em que, num jogo, uma estratégia “vantajosa” sempre vence, no processo de Moran pode acontecer de um novo tipo de indivíduo aparecer em uma população uniforme e ele não conseguir a fixação, mesmo sendo mais apto. Isso se deve ao caráter aleatório do processo de Moran. Em poucos passos temporais o indivíduo do novo tipo e todos os seus descendentes, quando existirem, podem ser sorteados para morrer e então serão extintos da população. Para levar em consideração a natureza aleatória do processo de Moran, os autores de [25] notaram que precisariam de uma etapa adicional de complexidade para classificar a dinâmica populacional do processo de Moran. Em seu trabalho, os autores então levam em consideração não apenas se as estratégias  $A$  e  $B$  são ou não equilíbrios de Nash, mas também se as probabilidades de fixação de um único indivíduo de cada tipo na população são maiores ou menores que as respectivas probabilidades de fixação no caso neutro. Eles notaram também a importância do tamanho da população no resultado final da evolução.

Para entender melhor como funciona o esquema de classificação apresentado em [25], definiremos como no trabalho citado, as probabilidades de fixação  $\rho_A \equiv \pi_1$  de um único indivíduo  $A$ , em uma população de  $N - 1$  indivíduos do tipo  $B$  e  $\rho_B \equiv 1 - \pi_{N-1}$  de um único indivíduo  $B$ , numa população com  $N - 1$  indivíduos do tipo  $A$ .



Como já mencionamos, o esquema de classificação apresentado em [25] compara as probabilidades de fixação que acabamos de definir com o caso neutro do processo de Moran. Para o processo de Moran neutro com estratégias do tipo  $A$  e  $B$ , como podemos ver em (2.27), temos

$$\rho_A = \rho_B = 1/N . \quad (2.28)$$

Mais especificamente, os autores de [25] levaram em consideração os sinais de  $r_1 - 1$ ,  $r_{N-1} - 1$ ,  $\rho_A - 1/N$  e  $\rho_B - 1/N$ . Os dois primeiros sinais caracterizam a *dinâmica de invasão* relativa à dinâmica determinística, e os dois últimos sinais caracterizam o que os autores chamaram de *dinâmica de substituição*.

Veja que  $r_1 - 1 > 0$  se, e só se,  $f_1 > g_1$ . Em termos da matriz de pagamento  $r_1 - 1 > 0$  se, e só se,  $m_{12} > m_{21} \frac{1}{N-1} + m_{22} \frac{N-2}{N-1}$ . Portanto, desde que  $N$  seja grande o suficiente, dizer que  $r_1 - 1 > 0$  é equivalente a dizer que  $B$  não é um equilíbrio de Nash e  $r_1 - 1 < 0$  é equivalente a dizer que  $B$  é um equilíbrio de Nash.

Analogamente, se  $N$  é grande o suficiente,  $r_{N-1} - 1 > 0$  equivale a dizer que  $A$  é um equilíbrio de Nash e  $r_{N-1} - 1 < 0$  que  $A$  não é um equilíbrio de Nash.

A combinação dos sinais de  $r_1 - 1$  e  $r_{N-1} - 1$  nos permite classificar a dinâmica determinística. Veja por exemplo que se tivermos  $r_1 - 1 > 0$  e  $r_{N-1} - 1 < 0$  então, se  $N$  é grande o suficiente, nem  $B$  e nem  $A$  são equilíbrios de Nash. Nesse caso, como vimos no início desta seção, o cenário de invasão é a coexistência estável.

Na notação de [25] e [2] foram usadas setas simples superiores para identificar a dinâmica de invasão e setas duplas inferiores para identificar a dinâmica de substituição. Neste texto também utilizaremos essa notação. As setas simples superiores levam em consideração a comparação de aptidões entre os indivíduos, já as setas duplas inferiores levam em consideração a comparação entre as probabilidades de fixação de um único indivíduo na população e o caso neutro.

Na prática, denotaremos por  $B \rightarrow A$  a situação em que  $r_1 - 1 > 0$  e diremos que, nesse caso, *a seleção natural favorece a invasão da população B por um único mutante A*. Caso tivéssemos  $r_1 - 1 < 0$  a notação seria  $B \leftarrow A$ . Note que, dessa forma, a notação para o cenário de coexistência estável é  $B \rightarrow \leftarrow A$ . Levando em conta os sinais que determinam a probabilidade de fixação de um único indivíduo, denotaremos por  $B \Rightarrow A$  a situação em que  $\rho_A - 1/N > 0$  e diremos, nesse caso, que *a seleção natural favorece a substituição de B por A*. Para  $\rho_A - 1/N > 0$  a notação é  $B \Leftarrow A$ . De maneira análoga para os possíveis sinais de  $\rho_B - 1/N$ .

Para um exemplo ilustrativo completo consideremos  $r_1 > 1$ ,  $r_{N-1} < 1$ ,  $\rho_A > 1/N$ ,  $\rho_B < 1/N$ . Nesse caso, a seleção natural favorece a invasão de  $B$  por  $A$  e a invasão de  $A$  por  $B$ , também favorece a substituição de  $B$  por  $A$ , mas se opõe à substituição de  $A$  por  $B$  e a notação para essa situação é  $B \overset{\rightarrow}{\Rightarrow} \overset{\leftarrow}{\Leftarrow} A$ .

Cada combinação dos sinais de  $r_1 - 1$ ,  $r_{N-1} - 1$ ,  $\rho_A - 1/N$  e  $\rho_B - 1/N$  descreve um possível cenário evolutivo. Assim como na classificação da dinâmica determinística, os casos em que alguma das quantidades mencionadas é nula são desconsiderados. Um resultado importante abordado em [25] é que apenas 8 das 16 combinações de sinais (ou setas) podem, de fato, ocorrer. Veja o teorema abaixo.

**Teorema 2.4.** *Entre os 16 cenários evolutivos combinatoriamente possíveis para o processo de Moran com duas estratégias, apenas 8 podem ocorrer:*

$$B \rightrightarrows A \text{ e } B \leftleftarrows A, \quad (2.29)$$

$$B \rightrightarrows A, B \leftleftarrows A \text{ e } B \rightleftarrows A, \quad (2.30)$$

e por fim

$$B \rightleftarrows A, B \leftleftarrows A \text{ e } B \leftleftarrows A. \quad (2.31)$$

A prova que veremos a seguir é a que está em [6], e é uma simplificação da prova original apresentada em [25].

**Demonstração:** Começaremos esta demonstração mostrando que se a dinâmica de invasão é  $B \leftarrow A$  então, necessariamente, teremos  $\rho_A < \frac{1}{N}$  e  $\rho_B > \frac{1}{N}$ , ou seja, o  $B \leftarrow A$  implica  $B \leftleftarrows A$ .

Os sinais que identificam o cenário são  $r_1 < 1$  e  $r_{N-1} < 1$ . Note que a aptidão relativa definida por (2.22) é uma função monótona de  $i$ , como se vê facilmente através do fato de que o sinal da derivada de (2.22) em relação a  $i$  é independente de  $i$ . Logo, neste caso,  $r_i < 1$  para todo  $i \in \{1, 2, \dots, N-1\}$ .

Como

$$\rho_A = \pi_1 = \frac{1}{1 + \sum_{j=1}^{N-1} \prod_{i=1}^j r_i^{-1}},$$

o fato de  $r_i$  ser menor que 1 para todo  $i$  implica em  $\sum_{j=1}^{N-1} \prod_{i=1}^j r_i^{-1} > \sum_{j=1}^{N-1} \prod_{i=1}^j 1 = N-1$ . De onde segue que  $\rho_A < \frac{1}{N}$ .

Também, de (2.14), (2.15) e (2.16)

$$\rho_B = 1 - \pi_{N-1} = \bar{\pi}_1 = \frac{1}{1 + \sum_{j=1}^{N-1} \prod_{i=1}^j r_{N-i}},$$

o que nos dá  $\rho_B > \frac{1}{N}$ , já que  $\sum_{j=1}^{N-1} \prod_{i=1}^j r_{N-i} < N-1$ . Analogamente se mostra que  $B \rightarrow A$  implica  $B \rightrightarrows A$ .

Mostraremos agora que  $B \rightarrow A$  implica  $B \rightrightarrows A$ ,  $B \leftleftarrows A$  ou  $B \rightleftarrows A$ .

No cenário  $B \rightarrowleftarrow{A}$  temos  $r_1 > 1$  e  $r_{N-1} < 1$ . Devido à monotonicidade da função  $r$ , segue que  $r_i$  é decrescente em  $i$ . Seja

$$\ell \equiv \max\{j; r_j \geq 1\} \quad \text{e} \quad \ell' \equiv \max\{j; r_{N-j} \leq 1\}.$$

Defina  $H_i = \prod_{j=1}^i \frac{1}{r_j}$  e  $H'_i = \prod_{j=1}^i r_{N-j}$ . É fácil ver que

$$H_{N-1} = \frac{1}{H'_{N-1}}. \quad (2.32)$$

Também é verdade que

$$H_1 \geq H_2 \geq \dots \geq H_\ell < H_{\ell+1} \leq \dots \leq H_{N-1} \quad (2.33)$$

e

$$H'_1 \geq H'_2 \geq \dots \geq H'_{\ell'} < H'_{\ell'+1} \leq \dots \leq H'_{N-1} \quad (2.34)$$

Ainda, com esta notação podemos reescrever  $\rho_A$  e  $\rho_B$  como

$$\rho_A = \frac{1}{1 + \sum_{i=1}^{N-1} H_i} \quad \text{e} \quad \rho_B = \frac{1}{1 + \sum_{i=1}^{N-1} H'_i}. \quad (2.35)$$

Vamos supor que  $\rho_A < \frac{1}{N}$ . Então, de (2.35) segue que  $\sum_{i=1}^{N-1} H_i > N - 1$  e daí  $H_i > 1$ , para algum  $i$ . Como  $H_1 < 1$ , segue de (2.33) que  $i$  deve ser maior ou igual a  $\ell + 1$  e portanto  $H_{N-1} > 1$ . Usando agora (2.32), temos  $H'_{N-1} < 1$ .  $H'_1$  também é menor que 1 e (2.34), nesse caso, implica  $H'_i < 1$  para todo  $i$ , que por sua vez implica  $\sum_{i=1}^{N-1} H'_i < N - 1$ , que implica  $\rho_B > \frac{1}{N}$ .

Com o mesmo raciocínio mostramos que  $\rho_B < \frac{1}{N}$  implica  $\rho_A > \frac{1}{N}$ .

Provamos que se temos o cenário de invasão  $B \rightarrowleftarrow{A}$ , então é impossível ocorrer  $B \rightleftarrows A$ , mas podem ocorrer  $B \rightarrowrightleftarrows A$  e  $B \rightleftarrows A$ . O cenário  $B \rightarrowrightleftarrows A$  não é proibido e sua existência pode ser vista através de exemplos.

Com argumentos similares, mostra-se que se o cenário de invasão for  $B \leftrightarrow A$  é impossível ter simultaneamente  $\rho_A > \frac{1}{N}$  e  $\rho_B < \frac{1}{N}$ . Deixamos essa parte ao leitor interessado. ■

A classificação acima para o processo de Moran com 2 estratégias também foi tratada em [6]. Esse trabalho associa a cada um dos 8 cenários evolutivos uma forma precisa para os gráficos das probabilidades de fixação. Outros resultados também abordados neste trabalho, e que veremos no Capítulo 3, são fórmulas assintóticas para as probabilidades de fixação no limite  $N \rightarrow \infty$ . Como consequência dessas fórmulas, mostraremos que alguns dos cenários evolutivos não podem acontecer para populações suficientemente grandes.

## 2.4 Alguns resultados sobre processos de nascimento e morte

Nesta seção apresentaremos alguns resultados originais que apareceram em [10] e que serão utilizados na demonstração de outros resultados que aparecerão no Capítulo 4. No entanto, são resultados gerais sobre processos de nascimento e morte e que podem ser demonstrados usando apenas as ideias que já apareceram neste texto. Por esse motivo decidimos incluir esta seção neste capítulo.

No primeiro resultado iremos comparar as probabilidades de fixação de dois processos de nascimento e morte nos quais a razão entre o nascimento e a morte em cada estado é sempre maior em um dos processos.

**Proposição 2.5.** *Considere dois processos de nascimento e morte com o mesmo conjunto de estados  $S = \{0, 1, 2, \dots, N\}$ . Sejam  $r_i \equiv a_i/b_i$  a razão de nascimento e morte no primeiro processo e  $s_i \equiv a'_i/b'_i$  a razão de nascimento e morte no segundo processo. Sejam também  $\pi_i$  e  $\pi'_i$  as respectivas probabilidades de fixação dos dois processos no estado  $N$ . Se  $r_i > s_i$  para  $i = 1, 2, \dots, N - 1$ , então  $\pi_i > \pi'_i$  para todo  $i \in S \setminus \{0, N\}$ .*

**Demonstração:** Este resultado nada mais é que a comparação entre duas probabilidades de fixação. Temos uma fórmula exata e explícita, (2.13), para as mesmas, mas como já mencionamos, ela não é muito intuitiva e da forma como está não nos diz muita coisa sobre o comportamento qualitativo da probabilidade de fixação. Então, para poder mostrar esse resultado, começaremos reescrevendo a expressão (2.13) para  $\pi_i$  e para  $\pi'_i$  a fim de conseguir comparar melhor essas duas funções em termos da aptidão relativa. Sendo assim,  $\pi_i$  pode ser reescrita como

$$\begin{aligned} \pi_i &= \frac{1 + \sum_{j=1}^{i-1} \prod_{k=1}^j r_k^{-1}}{1 + \sum_{j=1}^{N-1} \prod_{k=1}^j r_k^{-1}} = \frac{1 + \sum_{j=1}^{i-1} \prod_{k=1}^j r_k^{-1}}{1 + \sum_{j=1}^{i-1} \prod_{k=1}^j r_k^{-1} + \sum_{j=i}^{N-1} \prod_{k=1}^j r_k^{-1}} \\ &= \frac{1}{1 + \frac{\sum_{j=i}^{N-1} \prod_{k=1}^j r_k^{-1}}{1 + \sum_{j=1}^{i-1} \prod_{k=1}^j r_k^{-1}}}. \end{aligned}$$

E apenas substituindo  $r_k$  por  $s_k$  na expressão acima, temos uma expressão análoga para  $\pi'_i$ , ou seja,

$$\pi'_i = \frac{1}{1 + \frac{\sum_{j=i}^{N-1} \prod_{k=1}^j s_k^{-1}}{1 + \sum_{j=1}^{i-1} \prod_{k=1}^j s_k^{-1}}}.$$

Definimos

$$d_i = \frac{\sum_{j=i}^{N-1} \prod_{k=1}^j r_k^{-1}}{1 + \sum_{j=1}^{i-1} \prod_{k=1}^j r_k^{-1}}$$

e  $d'_i$  a expressão análoga com  $s_k$  no lugar de  $r_k$ . E então mostrar que  $\pi_i > \pi'_i$  é equivalente a mostrar que  $d'_i > d_i$ . Note que

$$\begin{aligned} d'_i - d_i &= \frac{\left(\sum_{j=i}^{N-1} \prod_{k=1}^j s_k^{-1}\right) \left(1 + \sum_{j=1}^{i-1} \prod_{k=1}^j r_k^{-1}\right) - \left(\sum_{j=i}^{N-1} \prod_{k=1}^j r_k^{-1}\right) \left(1 + \sum_{j=1}^{i-1} \prod_{k=1}^j s_k^{-1}\right)}{\left(1 + \sum_{j=1}^{i-1} \prod_{k=1}^j r_k^{-1}\right) \left(1 + \sum_{j=1}^{i-1} \prod_{k=1}^j s_k^{-1}\right)} \\ &= \frac{\sum_{j=i}^{N-1} \left(\prod_{k=1}^j s_k^{-1} - \prod_{k=1}^j r_k^{-1}\right)}{\left(1 + \sum_{j=1}^{i-1} \prod_{k=1}^j r_k^{-1}\right) \left(1 + \sum_{j=1}^{i-1} \prod_{k=1}^j s_k^{-1}\right)} \\ &+ \frac{\left(\sum_{j=i}^{N-1} \prod_{k=1}^j s_k^{-1}\right) \left(\sum_{j=1}^{i-1} \prod_{k=1}^j r_k^{-1}\right) - \left(\sum_{j=i}^{N-1} \prod_{k=1}^j r_k^{-1}\right) \left(\sum_{j=1}^{i-1} \prod_{k=1}^j s_k^{-1}\right)}{\left(1 + \sum_{j=1}^{i-1} \prod_{k=1}^j r_k^{-1}\right) \left(1 + \sum_{j=1}^{i-1} \prod_{k=1}^j s_k^{-1}\right)}. \end{aligned}$$

Como  $s_k^{-1} > r_k^{-1} > 0$  para todo  $k$ , é fácil ver que tanto o numerador quanto o denominador do primeiro termo da última expressão são positivos. Resta mostrar que o numerador do segundo termo da expressão acima também é positivo, uma vez que o denominador o é. Expandindo as somas e produtos do numerador do segundo termo e reagrupando de forma conveniente temos

$$\begin{aligned} &\left(\sum_{j=i}^{N-1} \prod_{k=1}^j s_k^{-1}\right) \left(\sum_{j=1}^{i-1} \prod_{k=1}^j r_k^{-1}\right) - \left(\sum_{j=i}^{N-1} \prod_{k=1}^j r_k^{-1}\right) \left(\sum_{j=1}^{i-1} \prod_{k=1}^j s_k^{-1}\right) = \\ &[(s_1^{-1} s_2^{-1} \cdots s_i^{-1}) + \cdots + (s_1^{-1} s_2^{-1} \cdots s_{N-1}^{-1})](r_1^{-1} + r_1^{-1} r_2^{-1} + \cdots + r_1^{-1} r_2^{-1} \cdots r_{i-1}^{-1}) \\ &- [(r_1^{-1} r_2^{-1} \cdots r_i^{-1}) + \cdots + (r_1^{-1} r_2^{-1} \cdots r_{N-1}^{-1})](s_1^{-1} + s_1^{-1} s_2^{-1} + \cdots + s_1^{-1} s_2^{-1} \cdots s_{i-1}^{-1}) = \\ &r_1^{-1} s_1^{-1} [(s_2^{-1} \cdots s_i^{-1} - r_2^{-1} \cdots r_i^{-1}) + \cdots + (s_2^{-1} \cdots s_{N-1}^{-1} - r_2^{-1} \cdots r_{N-1}^{-1})] + \\ &r_1^{-1} r_2^{-1} s_1^{-1} s_2^{-1} [(s_3^{-1} \cdots s_i^{-1} - r_3^{-1} \cdots r_i^{-1}) + \cdots + (s_3^{-1} \cdots s_{N-1}^{-1} - r_3^{-1} \cdots r_{N-1}^{-1})] \\ &+ \cdots + \\ &r_1^{-1} \cdots r_{i-1}^{-1} s_1^{-1} \cdots s_{i-1}^{-1} [(s_i^{-1} \cdots s_i^{-1} - r_i^{-1} \cdots r_i^{-1}) + \cdots + (s_i^{-1} \cdots s_{N-1}^{-1} - r_i^{-1} \cdots r_{N-1}^{-1})] \end{aligned}$$

Assim o numerador em questão pode ser reescrito como:

$$\sum_{j=1}^{i-1} \left(\prod_{k=1}^j r_k^{-1} s_k^{-1}\right) \sum_{\ell=1}^{N-i} \left(\prod_{m=j+1}^{N-\ell} s_m^{-1} - \prod_{m=j+1}^{N-\ell} r_m^{-1}\right).$$

E agora é possível ver com clareza que esse termo também é positivo, e então concluímos essa demonstração. ■

O próximo resultado se refere a um tipo especial de probabilidade de fixação, onde colocamos uma restrição para a cadeia de Markov sobre o espaço de estados considerado.

**Proposição 2.6.** *Considere um processo de nascimento e morte com espaço de estados  $S = \{0, 1, 2, \dots, N\}$ . Se  $r_i$  é razão de nascimento e morte no estado  $i$  e  $i^* \in \{1, 2, \dots, N-1\}$  é algum estado fixo, então a probabilidade  $\pi_{i \setminus i^*}$  do processo começar no estado  $i > i^*$  e se fixar no estado  $N$  sem nunca passar pelo estado  $i^*$  é*

$$\pi_{i \setminus i^*} = \frac{1 + \sum_{\ell=1}^{i-i^*-1} \prod_{k=1}^{\ell} r_{i^*+k}^{-1}}{1 + \sum_{\ell=1}^{N-i^*-1} \prod_{k=1}^{\ell} r_{i^*+k}^{-1}}. \quad (2.36)$$

**Demonstração:** A demonstração deste resultado é simples, bastando ao leitor observar que podemos obter (2.36) de (2.13) apenas trocando a condição de contorno  $\pi_0 = 0$  por  $\pi_{i^* \setminus i^*} = 0$  e o conjunto de estados  $\{0, 1, 2, \dots, N\}$  por  $\{i^*, i^* + 1, \dots, N\}$ . ■

A seguir apresentaremos uma adaptação da Proposição 2.5 para a probabilidade de fixação  $\pi_{i^* \setminus i^*}$  definida na Proposição 2.6. Omitiremos sua demonstração por se tratar apenas de uma repetição da demonstração já apresentada na Proposição 2.5.

**Proposição 2.7.** *Considere dois processos de nascimento e morte com o mesmo conjunto de estados  $S = \{0, 1, 2, \dots, N\}$ . Sejam  $r_i \equiv a_i/b_i$  e  $s_i \equiv a'_i/b'_i$  suas respectivas razões de nascimento e morte. Suponha que existe  $i^*$  tal que  $r_i > s_i$  para  $i = i^* + 1, i^* + 2, \dots, N-1$ . Se  $\pi_{i \setminus i^*}$  e  $\pi'_{i \setminus i^*}$  denotam as probabilidades de fixação no estado  $N$  com a condição adicional de que o processo nunca passe pelo estado  $i^*$ , como na Proposição 2.6, então  $\pi_{i \setminus i^*} > \pi'_{i \setminus i^*}$  para todo  $i \in \{i^* + 1, i^* + 2, \dots, N-1\}$ .*

Alguns dos principais resultados que veremos neste trabalho surgiram do nosso interesse em entender o comportamento das probabilidades de fixação de uma determinada estratégia quando o tamanho da população tende a infinito mas a frequência dessa estratégia é mantida fixa. Por essa razão, definiremos a seguir a probabilidade de fixação no estado  $N$  em termos da fração de indivíduos  $x$  e do tamanho da população. Assim, se  $x \in [0, 1]$ , definimos

$$\Pi_N(x) = \pi_{[Nx]}, \quad (2.37)$$

onde  $[Nx]$  denota o inteiro mais próximo a  $Nx$ . Ainda nessa mesma linha definimos

$$\Pi_{N \setminus x^*}(x) \equiv \pi_{[Nx] \setminus [Nx^*]}, \quad (2.38)$$

com  $\pi_{[Nx] \setminus [Nx^*]}$  definida como em (2.36).

O teorema a seguir é o primeiro resultado que apresentaremos utilizando a definição (2.37).

**Teorema 2.8.** *Suponha que para valores de  $N$  suficientemente grandes temos, bem definida, uma família de processos de nascimento e morte com razões de nascimento e morte  $r_i^{(N)}$  e probabilidades de fixação  $\pi_i^{(N)}$ ,  $i = 1, 2, \dots, N - 1$ . Se existirem  $s > 1$  e  $x^* \in (0, 1)$ , tais que para  $N$  grande o suficiente e  $i > Nx^*$  temos  $r_i^{(N)} > s$ , então*

$$\lim_{N \rightarrow \infty} \Pi_N(x) = 1$$

para  $x > x^*$ .

**Demonstração:** Consideremos um processo de nascimento e morte com aptidão  $s_i = s$  independente da frequência. Denotaremos por  $\pi'_i$  sua probabilidade de fixação. Agora consideremos também  $\pi'_{i \setminus i^*}$  como na Proposição 2.7.

De (2.36), temos

$$\pi'_{i \setminus i^*} = \frac{1 + \sum_{\ell=1}^{i-i^*-1} s^{-\ell}}{1 + \sum_{\ell=1}^{N-i^*-1} s^{-\ell}}.$$

Somando as progressões geométricas segue que

$$\pi'_{i \setminus i^*} = \frac{1 - s^{-(i-i^*)}}{1 - s^{-(N-i^*)}}.$$

Suponha que  $x > x^*$  e tome  $N$  grande o suficiente de modo que  $[Nx] > [Nx^*]$ . É fácil ver que  $[Nx] > [Nx^*]$  implica  $\frac{[Nx]}{N} > x^*$  e assim  $r_{[Nx]}^{(N)} > s$ . Podemos então usar a Proposição 2.7 de onde concluimos que  $\pi_{[Nx] \setminus [Nx^*]}^{(N)} > \pi'_{[Nx] \setminus [Nx^*]}$ . Obviamente,  $\pi_{[Nx]}^{(N)} \geq \pi_{[Nx] \setminus [Nx^*]}^{(N)}$ . Logo

$$\pi_{[Nx]}^{(N)} > \frac{1 - s^{-([Nx] - [Nx^*])}}{1 - s^{-(N - [Nx^*])}}.$$

Como  $s > 1$ , tomando o limite  $N \rightarrow \infty$  segue que  $\pi_{[Nx]}^{(N)} \rightarrow 1$ . ■

O próximo resultado é uma versão do Teorema 2.8 para a probabilidade de extinção de uma estratégia, mas não é completamente análogo ao mesmo. As demonstrações dos dois Teoremas são basicamente iguais, por isso deixaremos a cargo do leitor provar este resultado.

**Teorema 2.9.** *Suponha que para valores de  $N$  grandes o suficientes temos uma família de processos de nascimento e morte bem definida com razões de nascimento e morte  $r_i^{(N)}$  e probabilidades de fixação  $\pi_i^{(N)}$ ,  $i = 1, 2, \dots, N - 1$ . Se existirem  $0 < s < 1$  e  $x^* \in (0, 1)$  tais que para  $N$  grande o suficiente e  $i > Nx^*$  temos  $r_i^{(N)} < s$ , então*

$$\lim_{N \rightarrow \infty} \Pi_{N \setminus x^*}(x) = 0$$

para  $x > x^*$ .

Uma razão técnica que faz com que os Teoremas 2.8 e 2.9 não sejam totalmente análogos é o uso da desigualdade  $\pi_{[Nx]}^{(N)} \geq \pi_{[Nx] \setminus [Nx^*]}^{(N)}$  na demonstração do primeiro teorema. Essa desigualdade ainda é válida no segundo teorema, porém embora possamos mostrar que  $\pi_{[Nx] \setminus [Nx^*]}^{(N)}$  tende para 0 quando  $N \rightarrow \infty$ , isso não garante que  $\pi_{[Nx]}^{(N)}$  tende a 0 também. Mas por outro lado,  $\pi_{[Nx] \setminus [Nx^*]}^{(N)} \xrightarrow{N \rightarrow \infty} 1$  implica  $\pi_{[Nx]}^{(N)} \xrightarrow{N \rightarrow \infty} 1$ .

O leitor, neste ponto, pode se perguntar se usando outras técnicas não seria possível mostrar um resultado totalmente análogo ao Teorema 2.8, ou seja, que  $\Pi_N(x) \rightarrow 0$  para  $x > x^*$ . E a resposta é não. Um processo de Moran com duas estratégias onde nenhuma delas é um equilíbrio de Nash pode satisfazer as hipóteses do Teorema 2.9 e ainda assim, sob certas condições adicionais, ter  $\lim_{N \rightarrow \infty} \pi_{[Nx]}^{(N)} = 1$ . Falaremos mais sobre isto na Subseção 3.2.2 do Capítulo 3.



# Capítulo 3

## Probabilidades de fixação assintóticas para o processo de Moran com grandes populações

Neste capítulo estudaremos o que acontece com os cenários evolutivos classificados em [25] quando a população é grande, buscando fazer uma analogia com o caso determinístico. Embora os autores do artigo citado tenham notado a importância do tamanho da população no resultado final da evolução, o caso em que a população é suficientemente grande não recebe nenhum tratamento diferenciado em seu trabalho. Mostraremos que quando o tamanho  $N$  da população é suficientemente grande apenas 5 dos 8 cenários evolutivos podem ocorrer.

### 3.1 O problema e alguns resultados preliminares

As probabilidades de fixação para populações grandes é algo que tem chamado a atenção de alguns autores, resultando em trabalhos bastante relevantes. Alguns resultados interessantes são baseados em fórmulas assintóticas para a probabilidade de fixação, onde o ponto principal é a identificação de uma determinada soma com uma soma de Riemann e sua substituição pela integral equivalente quando tomamos o limite de  $N \rightarrow \infty$ . Os autores de [2] foram os pioneiros na utilização dessa ideia e, embora não tenham feito uma aproximação rigorosa, seu trabalho traz, dentre outros, resultados assintóticos qualitativamente corretos para as probabilidades de fixação  $\rho_A$  e  $\rho_B$ .

Já em [5] podemos ver uma teoria rigorosa acerca de uma determinada classe de processos de nascimento e morte, que incluem o processo de Moran. Os autores

mostraram que nesses processos, as probabilidades de fixação assintóticas, obtidas quando tomamos  $N \rightarrow \infty$ , são dadas em termos da integral mencionada anteriormente e que chamaram de *potencial de aptidão*. Seu trabalho traz vários resultados interessantes onde a intensidade de seleção,  $w$ , depende do tamanho da população. Mas o caso em que  $w$  independe de  $N$ , que é o que estudamos, não pertence à classe de processos de nascimento e morte considerada pelos autores.

A teoria que veremos neste capítulo também é baseada em fórmulas assintóticas para  $\pi_i$ , onde mantemos fixa a fração inicial  $i/N$  de indivíduos do tipo  $A$  e consideramos  $N \rightarrow \infty$ . Em nosso trabalho também consideramos um termo que aparece quando trocamos uma soma de Riemann por uma integral e ao qual nos referiremos como “erro de continuação”. Esse termo em geral não tende a 0 quando  $N \rightarrow \infty$  e levar em conta os erros de continuação é um dos motivos pelos quais apresentaremos resultados não obtidos em [2] e [5].

Para dar início ao estudo do comportamento assintótico das probabilidades de fixação no limite  $N \rightarrow \infty$  veremos alguns resultados preliminares que usaremos no decorrer deste trabalho. Começaremos enunciando, para referência futura nessa tese, o clássico Teorema de Taylor com resto de Lagrange.

**Teorema 3.1** (Fórmula de Taylor com resto de Lagrange). *Seja  $f$  uma função  $n + 1$  vezes derivável no intervalo  $I$  e sejam  $a, x \in I$ . Então existe  $\xi$  pertencente ao intervalo aberto de extremos  $a$  e  $x$  tal que:*

$$f(x) = \sum_{k=0}^n \frac{f^{(k)}(a)}{k!} (x-a)^k + \frac{f^{(n+1)}(\xi)}{(n+1)!} (x-a)^{n+1}. \quad (3.1)$$

A demonstração deste resultado pode ser encontrada em [11] ou em qualquer outro livro de cálculo.

O próximo resultado que enunciaremos aqui é uma forma generalizada do lema de Riemann-Lebesgue. Este lema, em sua forma original, é muito utilizado na teoria das séries e transformadas de Fourier e sua demonstração, como veremos, é apenas uma adaptação da prova do resultado original.

**Lema 3.2** (Riemann-Lebesgue generalizado). *Seja  $p$  uma função contínua nos intervalos  $(n, n + 1)$ ,  $n \in \mathbb{Z}$ , limitada e 1-periódica com  $\int_0^1 p(x)dx = 0$ . Seja  $f$  uma função em  $L^1([0, \infty))$ . Então*

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \int_0^{\infty} p(tx) f(x) dx = 0.$$

**Demonstração:** Vamos supor inicialmente que  $f(x) = \chi_{(a,b)}(x)$  seja a função

característica do intervalo  $(a, b) \in [0, \infty)$ , isto é,

$$\chi_{(a,b)}(x) = \begin{cases} 1 & \text{se } x \in (a, b) \\ 0 & \text{se } x \notin (a, b) \end{cases} .$$

Então

$$\int_0^\infty f(x)p(tx)dx = \int_a^b p(tx)dx = \frac{1}{t} \int_{ta}^{tb} p(u)du .$$

Na última passagem fizemos a mudança de variável  $u = tx$ . Da periodicidade de  $p$  e do fato de  $\int_0^1 p(x)dx = 0$  segue que  $|\int_{ta}^{tb} p(u)du| \leq \int_0^1 |p(u)|du$ , que é limitada. Logo

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \int_0^\infty f(x)p(tx)dx = \lim_{t \rightarrow \infty} \int_a^b p(tx)dx = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \int_{ta}^{tb} p(u)du = 0 . \quad (3.2)$$

Suponhamos agora que  $f(x)$  seja uma função simples, isto é, uma combinação linear finita de funções características de intervalos finitos. Mais especificamente,  $f(x) = \sum_{i=1}^N c_i \chi_{(a_i, b_i)}(x)$ . Então

$$\int_0^\infty f(x)p(tx)dx = \sum_{i=1}^N c_i \int_{a_i}^{b_i} p(tx)dx .$$

De (3.2),

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \int_0^\infty f(x)p(tx)dx = \lim_{t \rightarrow \infty} \sum_{i=1}^N c_i \int_{a_i}^{b_i} p(tx)dx = 0 . \quad (3.3)$$

Finalmente, tomemos  $f$  uma função  $L^1$  integrável em  $[0, \infty)$ . Como o conjunto das funções simples é denso em  $L^1$ , dado  $\epsilon > 0$  existe uma função simples  $g$  tal que

$$\|f - g\|_{L^1([0, \infty))} = \int_0^\infty |f(x) - g(x)|dx < \frac{\epsilon}{2M} , \quad (3.4)$$

onde  $M = \max_{x \in [0, 1]} |p(x)|$ . Pela definição de limite aplicada a (3.3), existe um  $T \in \mathbb{N}$  tal que para todo  $t > T$  temos

$$\left| \int_0^\infty g(x)p(tx)dx \right| < \frac{\epsilon}{2} . \quad (3.5)$$

Usando as propriedades das integrais,

$$\int_0^\infty f(x)p(tx)dx = \int_0^\infty (f(x) - g(x))p(tx)dx + \int_0^\infty g(x)p(tx)dx .$$

Tomando  $t > T$ , e usando desigualdade triangular, (3.4) e (3.5) temos

$$\begin{aligned} \left| \int_0^\infty f(x)p(tx)dx \right| &\leq \int_0^\infty |f(x) - g(x)||p(tx)|dx + \left| \int_0^\infty g(x)p(tx)dx \right| \\ &\leq M \int_0^\infty |f(x) - g(x)|dx + \left| \int_0^\infty g(x)p(tx)dx \right| < \epsilon . \end{aligned}$$

Como  $\epsilon$  é arbitrário segue que

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \int_0^\infty f(x)p(tx)dx = 0 .$$

■

A seguir veremos a fórmula de Euler-Maclaurin. Segundo [3], Euler descobriu uma primeira versão da fórmula em 1736 e a generalizou um tempo depois. Maclaurin, por sua vez, estava trabalhando na mesma fórmula de maneira independente e a publicou em 1742 em seu *Treatise of Fluxions*. Por esse motivo alguns autores se referem ao resultado como fórmula de Euler-Maclaurin.

**Teorema 3.3** (Fórmula de Euler-Maclaurin). *Seja  $f$  uma função de classe  $C^{2m+1}$  em  $[0, n]$ ,  $m \geq 0$  e  $n \in \mathbb{N}$ . Então*

$$\begin{aligned} \sum_{k=0}^n f(k) &= \int_0^n f(x) dx + \frac{1}{(2m+1)!} \int_0^n P_{2m+1}(x) f^{(2m+1)}(x) dx \\ &+ \sum_{r=1}^m \frac{B_{2r}}{(2r)!} [f^{(2r-1)}(n) - f^{(2r-1)}(0)] + \frac{1}{2}(f(n) + f(0)) , \quad (3.6) \end{aligned}$$

onde os  $P_k$  são as funções periódicas de Bernoulli e  $B_k$  são os números de Bernoulli.

**Demonstração:** Começaremos esta demonstração provando o caso  $m = 0$  e seguiremos com um argumento de indução em  $m$ . Tomando  $m = 0$ , devemos mostrar que se  $f$  é uma função de classe  $C^1$  em  $[0, n]$ , com  $n \in \mathbb{N}$ , então

$$\sum_{k=0}^n f(k) = \int_0^n f(x) dx + \int_0^n P_1(x) f'(x) dx + \frac{1}{2}(f(n) + f(0)) .$$

É fácil ver que

$$\sum_{k=0}^n f(k) - \int_0^n f(x) dx = \sum_{k=0}^{n-1} \int_k^{k+1} (f(k) - f(x)) dx + f(n).$$

Usando integração por partes,

$$\begin{aligned} \int_k^{k+1} (f(k) - f(x)) dx &= (f(k) - f(x))(x + c_k)|_k^{k+1} + \int_k^{k+1} (x + c_k) f'(x) dx \\ &= (f(k) - f(k+1))(k+1 + c_k) + \int_k^{k+1} (x + c_k) f'(x) dx, \end{aligned}$$

onde  $c_k$  são constantes arbitrárias que podemos escolher de modo conveniente. Nesse caso faremos  $c_k = -k - \frac{1}{2}$ ,  $k = 0, \pm 1, \pm 2, \dots$  e definiremos a primeira função 1-periódica de Bernoulli

$$P_1(x) = \begin{cases} x - k - \frac{1}{2}, & \text{se } x \in (k, k+1), k \in \mathbb{Z} \\ 0, & \text{se } x \in \mathbb{Z} \end{cases}. \quad (3.7)$$

Note que  $P_1(x)$  é um polinômio de primeiro grau,  $x - k - \frac{1}{2}$ , no intervalo  $(k, k+1)$ ,  $k = 0, \pm 1, \pm 2, \dots$ , e é descontínua apenas nos extremos desses intervalos. Por esse motivo  $\int_k^{k+1} P_1(x) dx = \int_k^{k+1} (x - k - \frac{1}{2}) dx$ , de onde segue que,  $\forall k \in \mathbb{Z}$ ,

$$\int_k^{k+1} P_1(x) dx = 0. \quad (3.8)$$

Com a escolha de  $c_k = -k - \frac{1}{2}$ , fazemos com que  $(f(k) - f(k+1))(k+1 + c_k) = \frac{1}{2}(f(k) - f(k+1))$  e a integral  $\int_k^{k+1} (x + c_k) f'(x) dx$  não muda se trocarmos  $(x + c_k)$  por  $P_1(x)$ . Dessa forma,

$$\int_k^{k+1} (f(k) - f(x)) dx = \frac{1}{2}(f(k) - f(k+1)) + \int_k^{k+1} P_1(x) f'(x) dx.$$

Logo,

$$\begin{aligned} \sum_{k=0}^n f(k) - \int_0^n f(x) dx &= \sum_{k=0}^{n-1} \left( \frac{1}{2}(f(k) - f(k+1)) + \int_k^{k+1} P_1(x) f'(x) dx \right) + f(n) \\ &= \frac{1}{2} \sum_{k=0}^{n-1} (f(k) - f(k+1)) + \sum_{k=0}^{n-1} \int_k^{k+1} P_1(x) f'(x) dx + f(n) \\ &= \frac{1}{2}(f(0) + f(n)) + \int_0^n P_1(x) f'(x) dx, \end{aligned}$$

provando o caso  $m = 0$ .

Para provar os demais casos continuamos integrando por partes a fórmula obtida no caso  $m = 0$ . Isso é possível desde que  $f$  seja suficientemente derivável. Mas antes,

definiremos os polinômios e os números de Bernoulli, e em seguida as funções de Bernoulli.

Os polinômios de Bernoulli,  $B_k(x)$ ,  $k = 0, 1, 2, \dots$ , podem ser definidos de forma recursiva tomando  $B_0(x) = 1$  e fazendo

$$B_k(x) = k \int_0^x B_{k-1}(t) dt + d_k, \quad (3.9)$$

onde, na fórmula acima, a constante de integração  $d_k$  é escolhida de modo que

$$\int_0^1 B_k(x) dx = 0. \quad (3.10)$$

Os números de Bernoulli  $B_k$  são definidos como  $B_k = B_k(0)$ .

Já as funções de Bernoulli podem ser definidas através dos polinômios de Bernoulli como se segue:

$$P_n(x) = B_n(x - [x]), \quad \forall n \geq 2, \quad (3.11)$$

onde  $[x]$  denota o maior inteiro menor ou igual a  $x$  e a função  $x - [x]$  está sempre contida no intervalo  $[0, 1)$ . Note que, definidas dessa forma, as funções de Bernoulli são automaticamente 1-periódicas. Note também que  $B_k = P_k(0) = P_k(1)$ , se  $k \neq 1$ .

Vamos agora provar que  $P_n$  é função par se  $n$  é par e função ímpar se  $n$  é ímpar e que, apesar de  $P_1$  possuir pontos de descontinuidade,  $P_n$  é contínua em  $\mathbb{R}$  se  $n \geq 2$ . Para atestar esse fato tome a série de Fourier de  $P_1(x)$ ,

$$P_1(x) = \sum_{n=1}^{\infty} -\frac{1}{n\pi} \sin(2\pi nx).$$

Integrando termo a termo a série de Fourier de  $P_1$  encontramos a série de Fourier de cossenos para  $P_2$  e assim sucessivamente. Como  $\int_0^1 P_k(x) dx = 0$ , para todo  $k$ , o termo constante da série de Fourier a ser adicionado em cada integração, deve ser nulo. A cada integração ganha-se um fator  $1/n$  no  $n$ -ésimo coeficiente de Fourier de  $P_k$ . É fácil ver portanto, pelo teste M de Weierstrass, que a série de Fourier de  $P_k$  é uniformemente convergente em  $\mathbb{R}$  para  $P_k$ , se  $k \geq 2$ . Segue daí que, apesar das descontinuidades de  $P_1$ , todas as demais funções periódicas de Bernoulli são contínuas.

Como a série de Fourier é de senos para  $k$  ímpar e de cossenos para  $k$  par, então os  $P_k$  são funções ímpares para  $k$  ímpar e pares para  $k$  par. Uma consequência importante disto é que  $B_k = P_k(0) = P_k(1) = 0$  se  $k = 3, 5, \dots$ .

Como já havíamos mencionado, o caso  $m = 1$  é obtido do caso  $m = 0$  fazendo duas integrações por partes, o caso  $m = 2$  é obtido do caso  $m = 1$  fazendo mais duas

integrações por partes e assim sucessivamente. Mostraremos a seguir o caso  $m = 1$ . Integrando por partes  $\int_0^n P_1(x)f'(x) dx$  temos:

$$\begin{aligned} \sum_{k=0}^n f(k) - \int_0^n f(x) dx &= \frac{1}{2}(f(0) + f(n)) + \int_0^n P_1(x)f'(x) dx \\ &= \frac{1}{2}(f(0) + f(n)) + \frac{1}{2}P_2(x)f'(x)|_0^n - \frac{1}{2} \int_0^n P_2(x)f''(x) dx \\ &= \frac{1}{2}(f(0) + f(n)) + \frac{1}{2}B_2(f'(n) - f'(0)) - \frac{1}{2} \int_0^n P_2(x)f''(x) dx , \end{aligned}$$

onde usamos que  $\int P_1(x) dx = \frac{1}{2}P_2(x)$ , veja (3.9) e (3.11), e  $P_2(n) = P_2(0) = B_2(0) = B_2$ . Integrando por partes pela segunda vez, temos

$$\begin{aligned} \sum_{k=0}^n f(k) - \int_0^n f(x) dx &= \frac{1}{2}(f(0) + f(n)) + \frac{1}{2}B_2(f'(n) - f'(0)) - \frac{1}{2} \int_0^n P_2(x)f''(x) dx \\ &= \frac{1}{2}(f(0) + f(n)) + \frac{1}{2}B_2(f'(n) - f'(0)) - \frac{1}{6}P_3(x)f''(x)|_0^n \\ &\quad + \frac{1}{6} \int_0^n P_3(x)f^{(3)}(x) dx \\ &= \frac{1}{2}(f(0) + f(n)) + \frac{1}{2}B_2(f'(n) - f'(0)) - \frac{1}{3!}B_3(f''(n) - f''(0)) \\ &\quad + \frac{1}{3!} \int_0^n P_3(x)f^{(3)}(x) dx \\ &= \frac{1}{2}(f(0) + f(n)) + \frac{1}{2}B_2(f'(n) - f'(0)) + \frac{1}{3!} \int_0^n P_3(x)f^{(3)}(x) dx . \end{aligned}$$

Na segunda integração por partes usamos que  $\int P_2(x) dx = \frac{1}{3}P_3(x)$  e  $P_3(n) = P_3(0) = B_3(0) = B_3 = 0$ . E isso prova a fórmula para o caso  $m = 1$ .

O argumento geral da indução é imediato e deixado a cargo do leitor, onde, como acima, são feitas duas integrações por partes para passar de  $m$  para  $m + 1$ . ■

A seguir enunciaremos o teorema sobre o Método de Laplace. A demonstração deste resultado pode ser encontrada em [22] e será omitida, uma vez que não será diretamente utilizada. Somente uma versão para somas será utilizada e demonstrada em nossos resultados.

Antes de enunciarmos o teorema introduziremos algumas notações a serem usadas neste trabalho sobre relações assintóticas entre funções. Está subentendido que quando falamos de limite assintótico estamos considerando que este limite é alcançado quando  $N \rightarrow \infty$ , onde  $N$  é o número de indivíduos da população. Adotando as mesmas convenções de [22], dizemos que duas funções  $f$  e  $g$  são assintóticas se

$\lim_{N \rightarrow \infty} f(N)/g(N) = 1$  e denotamos isto por  $f \sim g$ . Escrevemos  $f = o(g)$  se  $f(N)/g(N) \rightarrow 0$ , quando  $N \rightarrow \infty$  e  $f = O(g)$  se  $|f(N)/g(N)|$  é limitado quando  $N \rightarrow \infty$ .

**Teorema 3.4** (Método de Laplace). *Considere a integral dada por:*

$$I(x) = \int_a^b e^{-xp(t)} q(t) dt .$$

*Vamos supor que  $a, b, p(t)$  e  $q(t)$  sejam independentes do parâmetro positivo  $x$ , com  $a$  finito,  $b > a$  finito ou infinito,  $p(t)$  real e  $q(t)$  real ou complexa. E ainda:*

1.  $p(t) > p(a)$ , para todo  $t \in (a, b)$  e para cada  $c \in (a, b)$ , o ínfimo de  $p(t) - p(a)$  em  $[c, b)$  é positivo.
2.  $p'(t)$  e  $q(t)$  são contínuas numa vizinhança de  $a$ , exceto possivelmente em  $a$ .
3. Quando  $t \rightarrow a+$ ,  $p(t) - p(a) \sim P(t - a)^\mu$ ,  $q(t) \sim Q(t - a)^{\lambda-1}$ . E a primeira dessas relações é diferenciável. Aqui  $P$ ,  $\mu$  e  $\lambda$  são constantes positivas (inteiras ou não) e  $Q$  é uma constante real ou complexa.
4.  $I(x)$  converge absolutamente ao longo do intervalo para todo  $x$  suficientemente grande.

Então,

$$I(x) \sim \frac{Q}{\mu} \Gamma\left(\frac{\lambda}{\mu}\right) \frac{e^{-xp(a)}}{(Px)^{\lambda/\mu}} \text{ quando } x \rightarrow \infty.$$

Na fórmula acima,  $\Gamma$  é a função Gama de Euler, isto é,  $\Gamma(x) = \int_0^\infty e^{-t} t^{x-1} dt$ .

Para ser usado mais adiante neste trabalho, definiremos também  $\mathbb{Q}_N = \{\frac{i}{N}; i \in \mathbb{Z}\}$  e continuaremos usando a notação  $[Nx]$  para denotar o número inteiro mais próximo de  $Nx$ , com  $x \in \mathbb{R}$ . Note que se  $x \in \mathbb{Q}_N$ ,  $[Nx] = Nx$ .

Como  $\frac{[Nx]}{N} = x + \delta$  com  $|\delta| \leq \frac{1}{2N}$ , exigiremos, quando necessário, que a fração  $x$  de indivíduos  $A$  na população esteja em  $\mathbb{Q}_{N_0}$ , para algum  $N_0 \in \mathbb{N}$ , e também que o limite de população infinita  $N \rightarrow \infty$  seja obtido com  $N$  sendo um múltiplo de  $N_0$ . Assim poderemos evitar pequenos efeitos possíveis causados por um  $\delta$  não nulo.



## 3.2 Probabilidades de fixação assintóticas

Nesta seção queremos estudar o que acontece com as probabilidades de fixação  $\pi_i$  num processo de Moran com duas estratégias quando o tamanho da população  $N$  tende a infinito mas a fração de indivíduos do tipo  $A$ ,  $x = \frac{i}{N}$ , é mantida constante. Em outras palavras, queremos entender o comportamento da função probabilidade de fixação  $\Pi_N$  definida em (2.37), quando  $N \rightarrow \infty$ .

Como dissemos no início deste capítulo, nosso interesse é encontrar uma fórmula assintótica para a probabilidade de fixação calculada por (2.13). E para isso vamos utilizar uma versão para somas do método de Laplace. Assim poderemos encontrar fórmulas assintóticas para o numerador e o denominador daquela fórmula para  $\pi_i$  e, conseqüentemente, uma fórmula assintótica para a probabilidade de fixação.

Veja que

$$\prod_{k=1}^j r_k^{-1} = e^{\log \prod_{k=1}^j r_k^{-1}} = e^{-\sum_{k=1}^j \log r_k} .$$

Então, definindo

$$\ell_j = - \sum_{k=1}^j \frac{1}{N} \log r_k , \quad (3.12)$$

podemos reescrever (2.13) como

$$\pi_i = \frac{1 + \sum_{j=1}^{i-1} e^{N\ell_j}}{1 + \sum_{j=1}^{N-1} e^{N\ell_j}} . \quad (3.13)$$

Note que o lado direito de (3.12) é aproximadamente uma soma de Riemann. Além do mais, usando (2.17) e (2.18) em (2.22), temos que

$$r_{[Nx]} \xrightarrow{N \rightarrow \infty} R(y) , \quad (3.14)$$

onde

$$R(y) \equiv \frac{1 - w + w[m_{11}y + m_{12}(1 - y)]}{1 - w + w[m_{21}y + m_{22}(1 - y)]} \quad (3.15)$$

e  $y = [Nx]/N$ . Com isso podemos fazer a seguinte aproximação

$$\ell_j \approx L\left(\frac{j}{N}\right) \quad (3.16)$$

onde

$$L(x) \equiv - \int_0^x \log R(t) dt . \quad (3.17)$$

E então aproximar também  $\pi_i$  como se segue

$$\pi_i \approx \frac{1 + \sum_{j=1}^{i-1} e^{NL(j/N)}}{1 + \sum_{j=1}^{N-1} e^{NL(j/N)}} . \quad (3.18)$$

Observe que para valores grandes de  $N$  as somas no numerador e no denominador da fórmula acima são dominadas pelos valores de  $j$  que maximizam a função  $L$  em  $[0, 1]$ . Conforme veremos, a posição no interior ou em uma das fronteiras de  $[0, 1]$  desse máximo varia dependendo dos sinais de  $R(0) - 1$  e  $R(1) - 1$ . De (3.14), concluímos que  $r_1 - 1$  e  $R(0) - 1$  têm sinais iguais, assim como  $r_{N-1} - 1$  e  $R(1) - 1$ , desde que  $N$  seja suficientemente grande. E com isso, a classificação dos cenários de invasão pode ser feita também com base nos sinais de  $R(0) - 1$  e  $R(1) - 1$ , desde que  $N$  seja grande o suficiente. E o máximo de  $L$  dependerá do cenário de invasão considerado. Assim como  $r$  definida em (2.22),  $R$  dada por (3.15) é uma função monótona. Basta derivar  $R(x)$  para perceber que o sinal de sua derivada independe de  $x$ . Além do mais,  $R$  é infinitamente diferenciável em  $[0, 1]$ .

A aproximação (3.18) foi usada como uma igualdade em [2] e foi com ela que os autores obtiveram seus resultados assintóticos tomando  $N \rightarrow \infty$ . Já a integral definida em (3.17), se multiplicada por  $N$  e outra constante, é exatamente o *potencial de aptidão* definido em [5]. Como as entradas  $m_{ij}$  da matriz de pagamento são positivas,  $L$  é uma função  $C^\infty$  em  $[0, 1]$ . Diferente do que está feito em [2], em nosso trabalho consideraremos também os erros que são cometidos quando trocamos  $\ell_j$  por sua aproximação  $L(\frac{j}{N})$  em (3.13).

Definiremos

$$s_i = \begin{cases} 1, & i = 1 \\ 1 + \sum_{j=1}^{i-1} e^{N\ell_j}, & i = 2, 3, \dots, N \end{cases} , \quad (3.19)$$

e assim

$$\rho_A = \pi_1 = \frac{1}{s_N} \quad (3.20)$$

e

$$\Pi_N(x) = \frac{s_{[Nx]}}{s_N} . \quad (3.21)$$

Podemos reescrever tanto o numerador quanto o denominador de (3.21) como

$$\begin{aligned} s_{[Nx]} &= 1 + \sum_{j=1}^{[Nx]-1} e^{NL(\frac{j}{N})} + \sum_{j=1}^{[Nx]-1} e^{NL(\frac{j}{N})} \left[ e^{N(\ell_j - L(\frac{j}{N}))} - 1 \right] \\ &= 1 + s_{[Nx]}^m + s_{[Nx]}^c , \end{aligned} \quad (3.22)$$

onde

$$s_{[Nx]}^c = \sum_{j=1}^{[Nx]-1} e^{NL(\frac{j}{N})} [e^{N(\ell_j - L(\frac{j}{N}))} - 1] \quad (3.23)$$

e

$$s_{[Nx]}^m = \sum_{j=1}^{[Nx]-1} e^{NL(\frac{j}{N})} . \quad (3.24)$$

O que acabamos de fazer foi dividir tanto o numerador quanto o denominador (tome  $x = 1$ ) de (3.21) em termos que poderemos estimar assintoticamente utilizando a versão para somas do método de Laplace. Chamaremos de *termo principal* o termo  $s_{[Nx]}^m$ , já que esse termo fornece, como veremos, a principal contribuição assintótica para  $s_{[Nx]}$ . Já ao termo  $s_{[Nx]}^c$ , que aparece devido à substituição de  $\ell_j$  por sua aproximação contínua  $L(\frac{j}{N})$ , chamaremos de *erro de continuação*. Termos de erro de continuação foram desprezados em [2].

Estudaremos as probabilidades de fixação assintóticas em cada um dos 4 cenários de invasão, já que o ponto de máximo de  $L$  terá um papel importante em nossas estimativas e, como veremos, sua posição depende diretamente do cenário escolhido. Antes, no entanto, apresentaremos um resultado que será útil para lidar com os termos de erro de continuação.

O fato de  $\ell_j - L(j/N)$  tender a 0 quando  $N \rightarrow \infty$  nos leva a acreditar, num primeiro momento, que  $s_{[Nx]}^c$  deve tender a 0 nesse limite. No entanto, como veremos no resultado a seguir,  $N(\ell_j - L(\frac{j}{N}))$  é limitado quando  $N \rightarrow \infty$  e, geralmente, seu limite é diferente de zero.

**Proposição 3.5.** *Seja*

$$Q(x) = \frac{1}{2} \log \frac{R(0)}{R(x)} - q(x) , \quad (3.25)$$

onde

$$q(x) = \int_0^x \left[ \frac{1 - w + wm_{22}}{1 - w + w(m_{21}t + m_{22}(1 - t))} - \frac{1 - w + wm_{11}}{1 - w + w(m_{11}t + m_{12}(1 - t))} \right] dt . \quad (3.26)$$

Tome também  $x \in [0, 1] \cap \mathbb{Q}_{N_0}$  para algum  $N_0 \in \mathbb{N}$ . Se  $N = mN_0$ ,  $m \in \mathbb{N}$ , então  $N(\ell_{[Nx]} - L(x)) = Q(x) + O\left(\frac{1}{N}\right)$ . Consequentemente  $N(\ell_{[Nx]} - L(x))$  converge para  $Q(x)$  quando  $m \rightarrow \infty$ .

Antes de demonstrar este resultado, vejamos o motivo de adicionarmos as hipóteses de  $x \in \mathbb{Q}_{N_0}$  para algum  $N_0$  e  $N$  ser um múltiplo de  $N_0$ .

Para  $x \in [0, 1]$  podemos escrever

$$N(\ell_{[Nx]} - L(x)) = N \left( \ell_{[Nx]} - L \left( \frac{[Nx]}{N} \right) \right) + N \left( L \left( \frac{[Nx]}{N} \right) - L(x) \right). \quad (3.27)$$

Fazendo uma expansão em série de Taylor em torno de  $x$  e usando o fato de que  $|\frac{[Nx]}{N} - x| \leq \frac{1}{2N}$ , vemos que se  $x \notin \mathbb{Q}_N$ , o segundo termo da soma acima pode ser estimado como

$$N \left( L \left( \frac{[Nx]}{N} \right) - L(x) \right) \approx N \left( \frac{[Nx]}{N} - x \right) L'(x), \quad (3.28)$$

que é limitado, mas em geral não tende pra 0 quando  $N \rightarrow \infty$ . No entanto as hipóteses mencionadas na Proposição 3.5, fazem com que o termo referido seja nulo. E isso deixa mais simples nosso resultado.

Vejam a seguir, na Figura 3.1, uma ilustração de como as funções  $N(\ell_{[Nx]} - L(x))$  e  $Q(x)$  se comportam num caso particular onde fixamos a matriz de pagamento. Nesta figura podemos analisar os gráficos de  $N(\ell_{[Nx]} - L(x))$  e  $Q(x)$  para  $N = 100$  e  $N = 1000$ . Observe que a diferença entre as funções  $N(\ell_{[Nx]} - L(x))$  e  $Q(x)$  é limitada mesmo quando aumentamos o valor de  $N$ , mas não tende a 0, quando  $N \rightarrow \infty$ . Quando o valor de  $N$  é grande essa diferença fica perceptível quase que exclusivamente nos pontos onde  $x \notin \mathbb{Q}_N$ . Além disso, o termo de  $N(\ell_{[Nx]} - L(x))$  responsável por essa diferença é o termo  $N(L(\frac{[Nx]}{N}) - L(x))$ , visto em (3.27). Outro detalhe interessante que podemos observar na Figura 3.1 é que nos pontos próximos ao ponto de máximo de  $L(x)$ , a diferença entre  $N(\ell_{[Nx]} - L(x))$  e  $Q(x)$  é bem pequena. Isso porque no ponto de máximo de  $L$ ,  $L'$  se anula então o termo responsável pela diferença entre as funções também se anula, ver (3.28).

Seguiremos agora com a demonstração da Proposição 3.5.

**Demonstração:** Da hipótese de  $x \in [0, 1] \cap \mathbb{Q}_{N_0}$  para algum  $N_0 \in \mathbb{N}$  e  $N = mN_0$ ,  $m \in \mathbb{N}$ , temos  $Nx = [Nx]$ .

Usando as definições de  $\ell_j$ , (3.12), e de  $L(x)$ , (3.17), podemos reescrever a expressão  $N(\ell_{Nx} - L(x))$  como

$$N(\ell_{Nx} - L(x)) = N \left[ - \sum_{k=1}^{Nx} \frac{1}{N} \left( \log r_k - \log R \left( \frac{k}{N} \right) \right) + \int_0^x \log R(t) dt - \frac{1}{N} \sum_{k=1}^{Nx} \log R \left( \frac{k}{N} \right) \right].$$

Fazendo  $t = \frac{s}{N}$ , temos que

$$\begin{aligned} N \left[ \int_0^x \log R(t) dt - \frac{1}{N} \sum_{k=1}^{Nx} \log R \left( \frac{k}{N} \right) \right] &= \int_0^{Nx} \log R \left( \frac{s}{N} \right) ds - \sum_{k=1}^{Nx} \log R \left( \frac{k}{N} \right) \\ &= \int_0^{Nx} \log R \left( \frac{s}{N} \right) ds - \sum_{k=0}^{Nx} \log R \left( \frac{k}{N} \right) + \log R(0). \end{aligned}$$

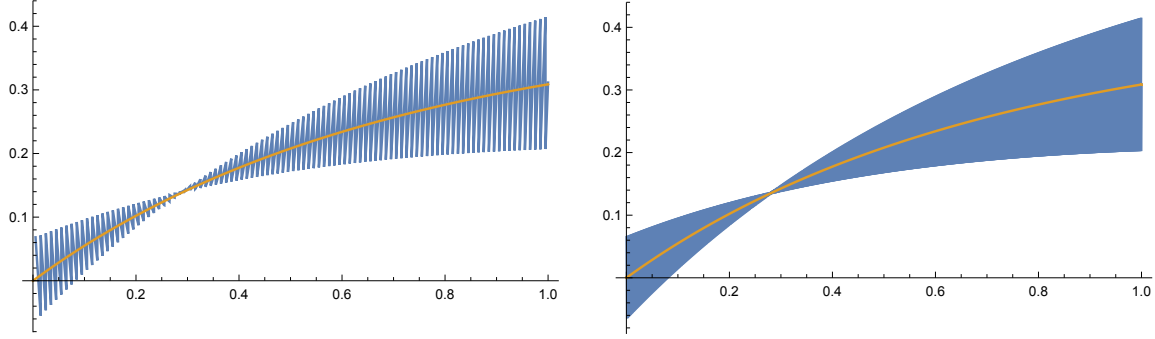


Figura 3.1: Gráficos da função  $N(\ell_{[Nx]} - L(x))$  (mostrado em azul) e da função  $Q(x)$  (mostrada em amarelo) para para  $N = 100$  (no lado esquerdo) e  $N = 1000$  (no lado direito). Os elementos utilizados na matriz de pagamento foram  $m_{11} = 9, 5$ ,  $m_{12} = 5, 1$ ,  $m_{21} = 7, 7$  e  $m_{22} = 5, 8$  e a intensidade de seleção escolhida foi  $w = 1$ . Para essa matriz específica, a função  $L(x)$  tem um máximo em  $x = 0, 28$  e o cenário de invasão é  $B \leftarrow \rightarrow A$ .

Usamos agora a fórmula de Euler-Maclaurin para  $m = 1$  na expressão acima, e obtemos

$$N \left[ \int_0^x \log R(t) dt - \frac{1}{N} \sum_{k=1}^{Nx} \log R \left( \frac{k}{N} \right) \right] = \quad (3.29)$$

$$\frac{1}{2} (\log R(0) - \log R(x)) - \frac{1}{6} \int_0^{Nx} P_3(s) \frac{d^3}{ds^3} \log R \left( \frac{s}{N} \right) ds - \frac{1}{12N} \left[ \frac{R'(x)}{R(x)} - \frac{R'(0)}{R(0)} \right].$$

Aqui usamos também que  $B_2 = P_2(0) = \frac{1}{6}$ . Fazendo  $u = \frac{s}{N}$  na integral acima e usando, em seguida, o Lema 3.2, temos

$$\frac{1}{6} \int_0^{Nx} P_3(s) \frac{d^3}{ds^3} \log R \left( \frac{s}{N} \right) ds = \frac{1}{6N^2} \int_0^x P_3(Nu) \frac{d^3}{du^3} \log R(u) du = o \left( \frac{1}{N^2} \right).$$

Logo,

$$N \left[ \int_0^x \log R(t) dt - \frac{1}{N} \sum_{k=1}^{Nx} \log R \left( \frac{k}{N} \right) \right] = \frac{1}{2} (\log R(0) - \log R(x)) + O \left( \frac{1}{N} \right). \quad (3.30)$$

Agora mostraremos que o termo  $\sum_{k=1}^{Nx} (\log r_k - \log R(\frac{k}{N}))$  pode ser escrito em termos

de  $q(x)$ , mais correções também de ordem  $O\left(\frac{1}{N}\right)$ . De (2.22) e (3.15) escrevemos

$$\begin{aligned} r_k - R\left(\frac{k}{N}\right) &= \frac{1 - w + w\left(m_{11}\frac{k}{N} + m_{12}\left(1 - \frac{k}{N}\right)\right) - \frac{1}{N}(1 - w + wm_{11})}{1 - w + w\left(m_{21}\frac{k}{N} + m_{22}\left(1 - \frac{k}{N}\right)\right) - \frac{1}{N}(1 - w + wm_{22})} \\ &\quad - \frac{1 - w + w\left(m_{11}\frac{k}{N} + m_{12}\left(1 - \frac{k}{N}\right)\right)}{1 - w + w\left(m_{21}\frac{k}{N} + m_{22}\left(1 - \frac{k}{N}\right)\right)} \\ &= \frac{1}{N} \left[ \frac{(1 - w + wm_{22})\left[1 - w + w\left(m_{11}\frac{k}{N} + m_{12}\left(1 - \frac{k}{N}\right)\right)\right]}{\left[1 - w + w\left(m_{21}\frac{k}{N} + m_{22}\left(1 - \frac{k}{N}\right)\right)\right]^2} \right. \\ &\quad \left. - \frac{(1 - w + wm_{11})\left[1 - w + w\left(m_{21}\frac{k}{N} + m_{22}\left(1 - \frac{k}{N}\right)\right)\right]}{\left[1 - w + w\left(m_{21}\frac{k}{N} + m_{22}\left(1 - \frac{k}{N}\right)\right)\right]^2} \right] + O\left(\frac{1}{N^2}\right). \end{aligned}$$

E fazendo uma expansão em série de Taylor da função log em torno de  $R\left(\frac{k}{N}\right)$  obtemos

$$\begin{aligned} \log r_k - \log R\left(\frac{k}{N}\right) &= \\ \frac{1}{N} \left( \frac{1 - w + wm_{22}}{1 - w + w\left(m_{21}\frac{k}{N} + m_{22}\left(1 - \frac{k}{N}\right)\right)} - \frac{1 - w + wm_{11}}{1 - w + w\left(m_{11}\frac{k}{N} + m_{12}\left(1 - \frac{k}{N}\right)\right)} \right) + O\left(\frac{1}{N^2}\right). \end{aligned}$$

Logo

$$\begin{aligned} \sum_{k=1}^{Nx} \left( \log r_k - \log R\left(\frac{k}{N}\right) \right) &= \\ \frac{1}{N} \sum_{k=1}^{Nx} \left( \frac{1 - w + wm_{22}}{1 - w + w\left(m_{21}\frac{k}{N} + m_{22}\left(1 - \frac{k}{N}\right)\right)} - \frac{1 - w + wm_{11}}{1 - w + w\left(m_{11}\frac{k}{N} + m_{12}\left(1 - \frac{k}{N}\right)\right)} \right) + O\left(\frac{1}{N}\right). \end{aligned}$$

Fazendo

$$f(x) = \frac{1 - w + wm_{22}}{1 - w + w(m_{21}x + m_{22}(1 - x))} - \frac{1 - w + wm_{11}}{1 - w + w(m_{11}x + m_{12}(1 - x))}$$

e usando a fórmula de Euler-Maclaurin com  $m = 0$  na soma acima, obtemos

$$\begin{aligned} \frac{1}{N} \sum_{k=1}^{Nx} f\left(\frac{k}{N}\right) &= \frac{1}{N} \left[ \int_0^{Nx} f\left(\frac{s}{N}\right) ds + \int_0^{Nx} P_1(s) \frac{d}{ds} f\left(\frac{s}{N}\right) ds + \frac{1}{2}(f(x) - f(0)) \right] \\ &= \int_0^x f(u) du + \frac{1}{N} \int_0^x P_1(Nu) \frac{d}{du} f(u) du + \frac{1}{2N}(f(x) - f(0)). \end{aligned}$$

Na última passagem acima fizemos a mudança de variável  $\frac{s}{N} = u$ . O primeiro termo na expressão acima é exatamente  $q(x)$  e, pelo Lema 3.2,

$$\frac{1}{N} \int_0^x P_1(Nu) \frac{d}{du} f(u) du = o\left(\frac{1}{N}\right).$$

Portanto

$$-\sum_{k=1}^{Nx} \left( \log r_k - \log R\left(\frac{k}{N}\right) \right) = -q(x) + O\left(\frac{1}{N}\right). \quad (3.31)$$

De (3.30) e (3.31) concluímos que

$$N(\ell_{Nx} - L(x)) = Q(x) + O\left(\frac{1}{N}\right).$$

■

Antes de começarmos o estudo das probabilidades de fixação assintóticas, definiremos os conjuntos

$$C_N = \{N(\ell_{[Nx]} - L(x)); x \in [0, 1]\} \quad (3.32)$$

que nos serão muito úteis mais adiante. Note que, devido à Proposição 3.5 e às observações feitas em (3.27) e (3.28), quando  $N \rightarrow \infty$ , o conjunto  $C_N$  é aproximado pelo conjunto  $\{Q(x) + \epsilon_x L'(x); x \in [0, 1] \text{ e } \epsilon_x \in [-\frac{1}{2}, \frac{1}{2}]\}$ . Portanto, existe um intervalo compacto  $I$  tal que  $C_N \subset I$  para todo  $N$ .

Vejam também um resultado técnico que será muito utilizado nas demonstrações dos nossos próximos resultados.

**Proposição 3.6.** *Sejam  $\ell_i$  e  $L(x)$  funções definidas como em (3.12) e (3.17), respectivamente. Então, se  $k$  e  $J$  são inteiros tais que  $k \leq J \leq N$ , existem constantes  $D_1$  e  $D_2$  independentes de  $N$  tais que*

$$\left| N\left(\ell_{J-k} - L\left(\frac{J-k}{N}\right)\right) - N\left(\ell_J - L\left(\frac{J}{N}\right)\right) \right| \leq \frac{D_1 k + D_2}{N}, \quad (3.33)$$

**Demonstração:** Pela Proposição 3.5 podemos reescrever a expressão  $N\left(\ell_{J-k} - L\left(\frac{J-k}{N}\right)\right) - N\left(\ell_J - L\left(\frac{J}{N}\right)\right)$  em termos da função  $Q$  mais correções de ordem  $O\left(\frac{1}{N}\right)$ . Mais especificamente,

$$\begin{aligned} \left| N\left(\ell_{J-k} - L\left(\frac{J-k}{N}\right)\right) - N\left(\ell_J - L\left(\frac{J}{N}\right)\right) \right| &= \left| Q\left(\frac{J-k}{N}\right) - Q\left(\frac{J}{N}\right) + O\left(\frac{1}{N}\right) \right| \\ &\leq \left| Q\left(\frac{J-k}{N}\right) - Q\left(\frac{J}{N}\right) \right| + \frac{D_2}{N}. \end{aligned}$$

Como  $Q(x)$  é uma função de classe  $C^1$ , uma expansão em série de Taylor de  $Q$  em torno de  $\frac{J}{N}$  nos dá

$$Q\left(\frac{J-k}{N}\right) - Q\left(\frac{J}{N}\right) = -Q'(\xi_k) \frac{k}{N},$$

onde  $\xi_k$  é algum valor número entre  $\frac{J-k}{N}$  e  $\frac{J}{N}$ .

Tome  $D_1 = \max_{x \in [0,1]} |Q'(x)|$ . Assim

$$\left| N \left( \ell_{J-k} - L\left(\frac{J-k}{N}\right) \right) - N \left( \ell_J - L\left(\frac{J}{N}\right) \right) \right| \leq \frac{D_1 k + D_2}{N}.$$

■

Agora sim podemos estudar as probabilidades de fixação assintóticas em cada um dos 4 cenários de invasão. Começaremos pelo cenário que consideramos mais complicado,  $B \leftrightarrow A$ . Este é único cenário em que o ponto de máximo de  $L$  ocorre no interior de  $[0, 1]$ .

### 3.2.1 O cenário $B \leftrightarrow A$

Como já mencionamos na seção anterior, os cenários de invasão podem ser caracterizados pelos sinais de  $R(0) - 1$  e  $R(1) - 1$ , desde que o tamanho da população  $N$  seja grande o suficiente. Dessa forma, para  $N$  grande, o cenário  $B \leftrightarrow A$  é caracterizado por  $R(0) < 1$  e  $R(1) > 1$ . Então, nesse cenário,  $R$  é uma função crescente em  $[0, 1]$ , pois  $R$  é monótona. Se  $R$  é crescente,  $-\log R(x)$  é decrescente em  $[0, 1]$  e portanto o máximo de  $L$ , (3.17), ocorre no ponto  $x^*$  onde  $R(x^*) = 1$ .

Como vimos, tanto o numerador quanto o denominador de (3.21) podem ser escritos em termos de um termo principal e um erro de continuação como em (3.22). Nosso objetivo é conseguir uma estimativa assintótica para cada um desses termos. Começaremos pelo erro de continuação  $s_N^c$  do denominador, que é obtido de (3.23) fazendo  $x = 1$ .

Seja  $J^* = [Nx^*]$  e

$$\delta_N = Nx^* - J^*. \quad (3.34)$$

Se  $N$  for grande o suficiente teremos  $J^* < N$  e assim podemos dividir o somatório que define  $s_N^c$  em valores de  $j = J^*$ ,  $j < J^*$  e  $j > J^*$ . Assim teremos

$$\begin{aligned} s_N^c &= e^{NL(\frac{J^*}{N})} (e^{N(\ell_{J^*} - L(\frac{J^*}{N}))} - 1) + \sum_{j=1}^{J^*-1} e^{NL(\frac{j}{N})} (e^{N(\ell_j - L(\frac{j}{N}))} - 1) \\ &+ \sum_{j=J^*+1}^{N-1} e^{NL(\frac{j}{N})} (e^{N(\ell_j - L(\frac{j}{N}))} - 1). \end{aligned} \quad (3.35)$$



Evidenciando o termo de maior contribuição assintótica  $e^{NL(x^*)}$  e fazendo uma mudança nos índices dos dois últimos termos da igualdade acima temos

$$s_N^c = e^{NL(x^*)} \left[ e^{N(L(\frac{J^*}{N})-L(x^*))} (e^{N(\ell_{J^*}-L(\frac{J^*}{N}))} - 1) + \sum_{k=1}^{J^*-1} e^{N(L(\frac{J^*-k}{N})-L(x^*))} (e^{N(\ell_{J^*-k}-L(\frac{J^*-k}{N}))} - 1) + \sum_{k=1}^{N-J^*-1} e^{N(L(\frac{J^*+k}{N})-L(x^*))} (e^{N(\ell_{J^*+k}-L(\frac{J^*+k}{N}))} - 1) \right]. \quad (3.36)$$

Veremos, a seguir, que os dois últimos termos da expressão acima tendem a  $\infty$ , quando  $N \rightarrow \infty$ , enquanto que o primeiro termo tende a  $e^{Q(x^*)} - 1$ , no mesmo limite. Isso torna o primeiro termo irrelevante em relação aos outros dois, logo esse termo não contribui para a estimativa assintótica de  $s_N^c$ .

Ainda, como  $L''(x^*)$  é negativa, a simetria aproximada em torno do ponto de máximo  $x^*$  nos permite concluir que os dois últimos termos em (3.36) serão assintoticamente iguais entre si no limite de  $N \rightarrow \infty$ . Veremos mais adiante, no Teorema 3.11, seus limites assintóticos.

Para verificar que o primeiro termo de (3.36) tende a  $e^{Q(x^*)} - 1$  notemos que, de (3.34), temos

$$L\left(\frac{J^*}{N}\right) = L\left(x^* - \frac{\delta_N}{N}\right).$$

Uma expansão em série de Taylor com resto de Lagrange de  $L(x^* - \frac{\delta_N}{N})$  em torno de  $x^*$ , nos dá

$$L\left(x^* - \frac{k + \delta_N}{N}\right) = L(x^*) - L'(x^*) \frac{k + \delta_N}{N} + \frac{L''(x^*)}{2!} \left(\frac{k + \delta_N}{N}\right)^2 - \frac{L'''(x^* - \alpha_N \frac{k + \delta_N}{N})}{3!} \frac{(k + \delta_N)^3}{N^3},$$

onde  $\alpha_N$  é algum número em  $(0, 1)$ . Claramente, temos  $L'(x^*) = -\log R(x^*) = 0$  e  $L''(x^*) = -\frac{R'(x^*)}{R(x^*)} = -R'(x^*) < 0$ , pois  $R$  é crescente. E então a expressão acima pode ser reescrita como

$$L\left(x^* - \frac{k + \delta_N}{N}\right) = L(x^*) - \frac{R'(x^*)}{2!} \frac{(k + \delta_N)^2}{N^2} - \frac{L'''(x^* - \alpha_N \frac{k + \delta_N}{N})}{3!} \frac{(k + \delta_N)^3}{N^3}. \quad (3.37)$$

Tomando  $k = 0$ , segue que

$$N(L(\frac{J^*}{N}) - L(x^*)) = -\frac{R'(x^*)}{2N} \delta_N^2 - \frac{L'''(x^* - \frac{\alpha_N \delta_N}{N})}{6N^2} \delta_N^3.$$

E então, pelo fato de  $L'''$  ser limitada em  $[0, 1]$  e de  $|\delta_N| \leq 1/2$ , ver (3.34), concluímos que  $e^{N(L(\frac{J^*}{N})-L(x^*))}$  tende a 1, quando  $N \rightarrow \infty$ . Além do mais, segue diretamente da Proposição 3.5 que  $(e^{N(\ell_{J^*}-L(\frac{J^*}{N}))} - 1)$  tende a  $e^{Q(x^*)} - 1$ , quando  $N \rightarrow \infty$ , o que conclui nossa afirmação.

Antes de enunciarmos o Teorema 3.11, que nos dará o limite assintótico de  $s_N^c$ , veremos alguns resultados que utilizaremos em sua demonstração.

**Proposição 3.7.** *Seja  $a > 0$ . Então, para qualquer inteiro não negativo  $m$ ,*

$$\sum_{k=0}^{\infty} e^{-\frac{a}{N}k^2} = \frac{1}{2} \left( \frac{\pi N}{a} \right)^{\frac{1}{2}} + \frac{1}{2} + o(N^{-m}). \quad (3.38)$$

**Demonstração:** Seja  $f(x) = e^{-\frac{a}{N}x^2}$ . Substituindo  $f(x)$  em (3.6) temos

$$\begin{aligned} \sum_{k=0}^n f(k) &= \int_0^n f(x) dx + \frac{1}{(2m+1)!} \int_0^n P_{2m+1}(x) f^{(2m+1)}(x) dx \\ &+ \sum_{r=1}^m \frac{B_{2r}}{(2r)!} [f^{(2r-1)}(n) - f^{(2r-1)}(0)] + \frac{1}{2}(f(n) + f(0)). \end{aligned}$$

É fácil ver que  $\lim_{x \rightarrow \infty} f(x) = 0$  e  $\lim_{x \rightarrow \infty} f^{(n)}(x) = 0$ , para todo inteiro  $n$  positivo. Note também que todas as derivadas de ordem ímpar de  $f(x)$  se anulam em  $x = 0$ . Ainda, como todas as derivadas de  $f$  se anulam no limite no infinito, podemos fazer  $n = \infty$  nessa expressão e então teremos

$$\begin{aligned} \sum_{k=0}^{\infty} e^{-\frac{a}{N}k^2} &= \int_0^{\infty} e^{-\frac{a}{N}x^2} dx + \frac{1}{2}f(0) + \int_0^{\infty} P_{2m+1}(x) f^{(2m+1)}(x) dx \\ &= \frac{1}{2} \left( \frac{\pi N}{a} \right)^{\frac{1}{2}} + \frac{1}{2} + \int_0^{\infty} P_{2m+1}(x) f^{(2m+1)}(x) dx. \end{aligned} \quad (3.39)$$

Na última igualdade usamos que  $\int_{-\infty}^{\infty} e^{-x^2} = \sqrt{\pi}$  e que  $e^{-\frac{a}{N}x^2}$  é uma função par.

Para concluir esta demonstração, usaremos os polinômios de Hermite  $H_n(x)$ . Os polinômios de Hermite estão relacionados com as derivadas da função  $e^{-x^2}$  da seguinte maneira:

$$\frac{d^n}{dx^n} e^{-x^2} = (-1)^n e^{-x^2} H_n(x).$$

Sendo assim, fazendo a mudança de variável  $u = \sqrt{\frac{a}{N}}x$ , segue que

$$f^{(n)}(x) = \left( \frac{a}{N} \right)^{n/2} (-1)^n e^{-\frac{a}{N}x^2} H_n\left(\sqrt{\frac{a}{N}}x\right).$$

Substituindo essa igualdade na última integral de (3.39) e fazendo novamente  $u = \sqrt{\frac{a}{N}}x$  temos

$$\sum_{k=0}^{\infty} e^{-\frac{a}{N}k^2} = \frac{1}{2} \left( \frac{\pi N}{a} \right)^{\frac{1}{2}} + \frac{1}{2} + \left( \frac{a}{N} \right)^m (-1)^{2m+1} \int_0^{\infty} P_{2m+1} \left( \sqrt{\frac{N}{a}}u \right) e^{-u^2} H_n(u) du .$$

E o resultado segue usando o Lema 3.2 na integral acima. ■

Resumidamente, o resultado apresentado na Proposição 3.7 nos diz que ao trocarmos a soma no lado esquerdo de (3.38) pela integral correspondente cometemos um erro tão próximo de  $1/2$  que para qualquer  $m > 0$ , esta diferença multiplicada por  $N^m$  ainda tende a 0.

Em nosso trabalho estamos usando a fórmula de Euler-Maclaurin para estimar o erro cometido ao trocarmos uma soma por sua integral correspondente, o que nos permite fazer algumas estimativas assintóticas. O próximo lema é mais um exemplo de estimativas que conseguimos utilizando esta fórmula.

**Lema 3.8.** (i) *Seja  $a > 0$  e  $A \in \mathbb{N}$  tal que  $\frac{A}{N} \xrightarrow{N \rightarrow \infty} 0$  e  $\frac{A^2}{N} \xrightarrow{N \rightarrow \infty} \infty$ . Então*

$$\sum_{k=A}^{\infty} e^{-\frac{a}{N}k^2} \underset{N \rightarrow \infty}{\sim} \left( \frac{1}{2} \frac{N}{a} A^{-1} \right) e^{-\frac{a}{N}A^2} . \quad (3.40)$$

(ii) *Se  $p$  é um inteiro positivo ímpar e  $a > 0$ , então*

$$\sum_{k=1}^{\infty} k^p e^{-\frac{a}{N}k^2} \underset{N \rightarrow \infty}{\sim} \frac{1}{2} \left( \frac{p-1}{2} \right)! \left( \frac{N}{a} \right)^{\frac{p+1}{2}} . \quad (3.41)$$

**Demonstração:** Como fizemos na demonstração da Proposição 3.7 usaremos novamente  $f(x) = e^{-\frac{a}{N}x^2}$  em (3.6) e  $n = \infty$  para provar a afirmação (i). Mas aqui usaremos  $m = 0$ . Assim temos

$$\sum_{k=A}^{\infty} e^{-\frac{a}{N}k^2} = \int_A^{\infty} e^{-\frac{a}{N}x^2} dx + \int_A^{\infty} P_1(x) \frac{d}{dx} e^{-\frac{a}{N}x^2} dx + \frac{1}{2} e^{-\frac{a}{N}A^2} . \quad (3.42)$$

Vamos analisar inicialmente a primeira integral na expressão acima. Esse é o termo que nos dará a contribuição assintótica que desejamos, como veremos no decorrer desta prova. Se fizermos a troca de variável  $u = \frac{a}{N}x^2$  teremos

$$\int_A^{\infty} e^{-\frac{a}{N}x^2} dx = \frac{1}{2} \left( \frac{N}{a} \right)^{1/2} \int_{\frac{aA^2}{N}}^{\infty} u^{-1/2} e^{-u} du = \frac{1}{2} \left( \frac{N}{a} \right)^{1/2} \Gamma \left( \frac{1}{2}, \frac{aA^2}{N} \right) , \quad (3.43)$$

onde  $\Gamma(s, x) \equiv \int_x^\infty u^{s-1} e^{-u} du$  é a função Gama incompleta superior. Como  $\Gamma(s, x) \stackrel{x \rightarrow \infty}{\sim} x^{s-1} e^{-x}$ , [22], e  $\frac{A^2}{N} \stackrel{N \rightarrow \infty}{\rightarrow} \infty$ , temos que

$$\int_A^\infty e^{-\frac{a}{N}x^2} dx \stackrel{N \rightarrow \infty}{\sim} \frac{1}{2} \frac{N}{a} A^{-1} e^{-\frac{a}{N}A^2}.$$

Pela definição de  $P_1$  em (3.7) temos que  $|P_1(x)| \leq 1/2$ , para todo  $x \in \mathbb{R}$ . Sendo assim,

$$\left| \int_A^\infty P_1(x) \frac{d}{dx} e^{-\frac{a}{N}x^2} dx \right| \leq \frac{1}{2} \int_A^\infty \frac{2a}{N} x e^{-\frac{a}{N}x^2} dx = \frac{1}{2} e^{-\frac{a}{N}A^2},$$

onde na última igualdade da expressão acima fizemos a mudança de variável  $u = -\frac{a}{N}x^2$ . Note que como  $\frac{A}{N} \stackrel{N \rightarrow \infty}{\rightarrow} 0$ , esse termo se torna irrelevante com relação ao primeiro e não contribui assintoticamente para nossa estimativa. Pelo mesmo motivo, o termo restante em (3.43) é assintoticamente irrelevante com relação ao primeiro. E isso prova (3.40).

Provaremos agora a afirmação (ii). Usaremos a fórmula de Euler-Maclaurin novamente, fazendo  $f(x) = x^p e^{-\frac{a}{N}x^2}$ ,  $n = \infty$  e tomando  $m = 0$ . Assim

$$\begin{aligned} \sum_{k=1}^{\infty} k^p e^{-\frac{a}{N}k^2} &= \sum_{k=0}^{\infty} k^p e^{-\frac{a}{N}k^2} = \int_0^\infty x^p e^{-\frac{a}{N}x^2} dx + \int_0^\infty P_1(x) f'(x) dx + \frac{1}{2} f(0) \\ &= \frac{1}{2} \left( \frac{N}{a} \right)^{\frac{p+1}{2}} \Gamma\left(\frac{p+1}{2}\right) + \int_0^\infty P_1(x) f'(x) dx. \end{aligned} \quad (3.44)$$

Usamos na primeira igualdade da expressão acima que  $\lim_{x \rightarrow \infty} f(x) = 0$  e fizemos a mudança de variável  $u = \frac{a}{N}x^2$  na integral  $\int_0^\infty x^p e^{-\frac{a}{N}x^2} dx$  para obter a segunda igualdade. Agora, como  $f'(x) = px^{p-1} e^{-\frac{a}{N}x^2} - \frac{2a}{N} x^{p+1} e^{-\frac{a}{N}x^2}$  e  $|P_1(x)| \leq 1/2$ , temos que

$$\begin{aligned} \left| \int_0^\infty P_1(x) f'(x) dx \right| &\leq \frac{p}{2} \int_0^\infty x^{p-1} e^{-\frac{a}{N}x^2} dx + \frac{a}{N} \int_0^\infty x^{p+1} e^{-\frac{a}{N}x^2} dx \\ &= \frac{p}{4} \left( \frac{N}{a} \right)^{\frac{p}{2}} \Gamma\left(\frac{p}{2}\right) + \frac{1}{2} \left( \frac{N}{a} \right)^{\frac{p}{2}} \Gamma\left(\frac{p+2}{2}\right). \end{aligned}$$

Os dois termos obtidos na última igualdade são ambos  $O(N^{\frac{p}{2}})$ , portanto assintoticamente nulos quando comparados ao primeiro termo de (3.44), que é  $O(N^{(p+1)/2})$ . Usando que  $\Gamma(\frac{p+1}{2}) = (\frac{p-1}{2})!$  para  $p$  ímpar, segue o resultado. ■

Veremos a seguir alguns resultados que aparecerão diretamente na demonstração do Teorema 3.11.

**Proposição 3.9.** No cenário  $B \leftarrow \rightarrow A$ ,

$$\sum_{k=[N^{2/3}]+1}^{\infty} e^{-\frac{R'(x^*)}{2N} k^2}$$

e

$$\sum_{k=[N^{2/3}]+1}^{J^*-1} e^{N(L(\frac{J^*-k}{N})-L(x^*))}$$

tendem a 0 quando  $N \rightarrow \infty$ .

**Demonstração:** Tomemos  $a = \frac{R'(x^*)}{2}$  e  $A = [N^{2/3}] + 1$ . Note que  $\frac{A}{N} \xrightarrow{N \rightarrow \infty} 0$  e  $\frac{A^2}{N} \xrightarrow{N \rightarrow \infty} \infty$ . Então, usando (3.40), obtemos

$$\sum_{k=[N^{2/3}]+1}^{\infty} e^{-\frac{R'(x^*)}{2N} k^2} \xrightarrow{N \rightarrow \infty} 0.$$

Falta mostrar que  $\sum_{k=[N^{2/3}]+1}^{J^*-1} e^{N(L(\frac{J^*-k}{N})-L(x^*))}$  tende a 0, quando  $N \rightarrow \infty$ .

Fazendo uma expansão em série de Taylor com resto de Lagrange de  $L(\frac{J^*-k}{N})$  em torno de  $x^*$  e usando a definição de  $\delta_N$  em (3.34), temos

$$N \left( L \left( \frac{J^* - k}{N} \right) - L(x^*) \right) = \frac{N}{2} L''(\xi_k) \left( \frac{J^* - k}{N} - x^* \right)^2 \leq -\frac{M}{2N} (k + \delta_N)^2,$$

onde  $\xi_k$  é um número entre  $x^*$  e  $\frac{J^*-k}{N}$  e  $-M \equiv \max_{x \in [0,1]} L''(x)$ . Note que no cenário  $B \leftarrow \rightarrow A$ ,  $L''(x) = -\frac{R'(x)}{R(x)} < 0$  para todo  $x \in [0, 1]$ , pois  $R$  é crescente neste cenário, o que nos dá  $M > 0$ . Como  $\delta_N \geq -1/2$ , temos que  $-\frac{M}{2N} (k + \delta_N)^2 \leq -\frac{M}{2N} (k - 1)^2$  e, portanto,

$$\sum_{k=[N^{2/3}]+1}^{J^*-1} e^{N(L(\frac{J^*-k}{N})-L(x^*))} \leq \sum_{k=[N^{2/3}]+1}^{J^*-1} e^{-\frac{M}{2N} (k-1)^2} = \sum_{k=[N^{2/3}] }^{J^*-2} e^{-\frac{M}{2N} (k)^2} \leq \sum_{k=[N^{2/3}] }^{\infty} e^{-\frac{M}{2N} k^2}.$$

Fazendo  $A = [N^{2/3}]$  e  $a = \frac{M}{2}$ , e usando novamente (3.40), concluímos esta demonstração.  $\blacksquare$

**Proposição 3.10.** No cenário  $B \leftarrow \rightarrow A$ ,

$$\sum_{k=1}^{[N^{2/3}]} \left[ e^{N(L(\frac{J^*-k}{N})-L(x^*))} - e^{-\frac{R'(x^*)}{2N} k^2} \right]$$

é limitado, quando  $N \rightarrow \infty$ .

**Demonstração:** De (3.34) segue que  $\frac{J^*-k}{N} = x^* - \frac{k+\delta_N}{N}$ . E então, usando a expansão de Taylor que fizemos em (3.37), temos

$$\sum_{k=1}^{[N^{2/3}]} \left[ e^{N(L(\frac{J^*-k}{N})-L(x^*))} - e^{-\frac{R'(x^*)}{2N} k^2} \right] = \sum_{k=1}^{[N^{2/3}]} e^{-\frac{R'(x^*)}{2N} k^2} \left\{ e^{-\frac{R'(x^*)}{2N} [(k+\delta_N)^2-k^2]} - \frac{L'''(x^* - \frac{\alpha_k(k+\delta_N)}{N})}{6N^2} (k+\delta_N)^3 - 1 \right\},$$

onde  $\alpha_k$  é algum número entre 0 e 1.

Agora chamemos de

$$\theta = -\frac{R'(x^*)}{2N} [(k+\delta_N)^2 - k^2] - \frac{L'''(x^* - \frac{\alpha_k(k+\delta_N)}{N})}{6N^2} (k+\delta_N)^3.$$

Se  $M' = \max_{x \in [0,1]} |L'''(x)|$  e lembrando que  $|\delta_N| \leq 1/2$  então

$$\begin{aligned} |\theta| &\leq \frac{R'(x^*)}{2N} |2\delta_N k + \delta_N^2| + \frac{|L'''(x^* - \frac{\alpha_k(k+\delta_N)}{N})|}{6N^2} |k+\delta_N|^3 \\ &\leq \frac{R'(x^*)}{N} |\delta_N| k + \frac{R'(x^*)}{2N} \delta_N^2 + \left(\frac{3}{2}\right)^3 \frac{M'}{6N^2} k^3 \\ &\leq \frac{R'(x^*)}{8N} + \frac{R'(x^*)}{2N} k + \frac{9M'}{16N^2} k^3, \end{aligned}$$

Como na soma que estamos considerando  $k < N^{2/3} + 1$ , existe uma constante  $C$  independente de  $N$  tal que  $|\theta| < C$ . Mas para todo  $a > 0$ ,

$$|e^\theta - 1| \leq \frac{e^a - 1}{a} |\theta|, \quad (3.45)$$

desde que  $|\theta| \leq a$ . Logo,

$$\begin{aligned} \left| e^{-\frac{R'(x^*)}{2N} [(k+\delta_N)^2-k^2]} + \frac{L'''(x^* - \frac{\alpha_k \delta_N}{N})}{6N^2} (k+\delta_N)^3 - 1 \right| &\leq \frac{e^C - 1}{C} |\theta| \\ &\leq \frac{e^C - 1}{C} \left( \frac{R'(x^*)}{8N} + \frac{R'(x^*)}{2N} k + \frac{9M'}{16N^2} k^3 \right). \end{aligned}$$

Utilizando essa cota temos

$$\begin{aligned} \left| \sum_{k=1}^{[N^{2/3}]} \left[ e^{N(L(\frac{J^*-k}{N})-L(x^*))} - e^{-\frac{R'(x^*)}{2N} k^2} \right] \right| &\leq \\ \frac{e^C - 1}{C} \sum_{k=1}^{[N^{2/3}]} e^{-\frac{R'(x^*)}{2N} k^2} \left( \frac{R'(x^*)}{8N} + \frac{R'(x^*)}{2N} k + \frac{9M'}{16N^2} k^3 \right) & \end{aligned}$$

De (3.38),

$$\begin{aligned} \frac{e^C - 1}{C} \frac{R'(x^*)}{8N} \sum_{k=1}^{[N^{2/3}]} e^{-\frac{R'(x^*)}{2N} k^2} &\leq \frac{e^C - 1}{C} \frac{R'(x^*)}{8N} \sum_{k=0}^{\infty} e^{-\frac{R'(x^*)}{2N} k^2} \\ &= \frac{e^C - 1}{C} \frac{R'(x^*)}{8N} \left[ \frac{1}{2} \left( \frac{2\pi N}{R'(x^*)} \right)^{\frac{1}{2}} + \frac{1}{2} + o(N^{-m}) \right], \end{aligned}$$

que converge para 0 quando  $N \rightarrow \infty$ .

Ainda, de (3.41), tomando  $a = \frac{R(x^*)}{2}$  e fazendo  $p = 1$  e  $p = 3$  temos, respectivamente,

$$\begin{aligned} \frac{e^C - 1}{C} \frac{R'(x^*)}{2N} \sum_{k=1}^{[N^{2/3}]} e^{-\frac{R'(x^*)}{2N} k^2} k &\leq \frac{e^C - 1}{C} \frac{R'(x^*)}{2N} \sum_{k=1}^{\infty} e^{-\frac{R'(x^*)}{2N} k^2} k \\ &\underset{N \rightarrow \infty}{\sim} \frac{e^C - 1}{C} \frac{R'(x^*)}{2N} \left[ \frac{1}{2} \left( \frac{2N}{R'(x^*)} \right) \right], \end{aligned}$$

e

$$\begin{aligned} \frac{e^C - 1}{C} \frac{9M'}{16N^2} \sum_{k=1}^{[N^{2/3}]} e^{-\frac{R'(x^*)}{2N} k^2} k^3 &\leq \frac{e^C - 1}{C} \frac{9M'}{16N^2} \sum_{k=1}^{\infty} e^{-\frac{R'(x^*)}{2N} k^2} k^3 \\ &\underset{N \rightarrow \infty}{\sim} \frac{e^C - 1}{C} \frac{9M'}{16N^2} \left[ \frac{1}{2} \left( \frac{2N}{R'(x^*)} \right)^2 \right], \end{aligned}$$

que são ambos limitados quando  $N \rightarrow \infty$  e isso conclui nossa demonstração.  $\blacksquare$

**Teorema 3.11.** *No cenário  $B \leftarrow \rightarrow A$ ,*

$$s_N^c \underset{N \rightarrow \infty}{\sim} \left( \frac{2\pi N}{R'(x^*)} \right)^{\frac{1}{2}} (e^{Q(x^*)} - 1) e^{NL(x^*)}. \quad (3.46)$$

**Demonstração:** Já mostramos, no início desta seção, que o primeiro termo dentro dos colchetes em (3.36) tende a  $e^{Q(x^*)} - 1$ , quando  $N \rightarrow \infty$ . Se mostrarmos então que

$$\sum_{k=1}^{J^*-1} e^{N(L(\frac{J^*-k}{N})-L(x^*))} (e^{N(\ell_{J^*-k}-L(\frac{J^*-k}{N}))} - 1) \underset{N \rightarrow \infty}{\sim} \frac{1}{2} \left( \frac{2\pi N}{R'(x^*)} \right)^{\frac{1}{2}} (e^{Q(x^*)} - 1)$$

e também

$$\sum_{k=1}^{N-J^*-1} e^{N(L(\frac{J^*+k}{N})-L(x^*))} (e^{N(\ell_{J^*+k}-L(\frac{J^*+k}{N}))} - 1) \underset{N \rightarrow \infty}{\sim} \frac{1}{2} \left( \frac{2\pi N}{R'(x^*)} \right)^{\frac{1}{2}} (e^{Q(x^*)} - 1),$$

o resultado está provado. De fato, como os dois termos acima tendem a  $\infty$  quando  $N \rightarrow \infty$  então o primeiro termo dentro dos colchetes em (3.36) não contribui para a estimativa assintótica de  $s_N^c$ .

Como já mencionamos anteriormente, as contribuições mais importantes para a estimativa assintótica de  $s_N^c$  são as parcelas nas somas acima com valores de  $k$  próximos ao ponto onde  $L$  é máxima. É pelo fato de  $x^*$  ser um máximo quadrático de  $L$ , é de se esperar que as estimativas assintóticas para ambos os termos acima sejam iguais. A demonstração para as duas fórmulas assintóticas mencionadas é a mesma e por esse motivo mostraremos apenas a primeira delas.

Como  $\frac{J^*}{N}$  é limitada para todo  $N$ , podemos supor que  $N$  seja grande o suficiente de modo que  $J^* > N^{2/3} + 1$ . Daí podemos escrever

$$\begin{aligned} & \sum_{k=1}^{J^*-1} e^{N(L(\frac{J^*-k}{N})-L(x^*))} (e^{N(\ell_{J^*-k}-L(\frac{J^*-k}{N}))} - 1) = \sum_{k=1}^{[N^{2/3}]} e^{N(L(\frac{J^*-k}{N})-L(x^*))} (e^{N(\ell_{J^*-k}-L(\frac{J^*-k}{N}))} - 1) \\ & + \sum_{k=[N^{2/3}]+1}^{J^*-1} e^{N(L(\frac{J^*-k}{N})-L(x^*))} (e^{N(\ell_{J^*-k}-L(\frac{J^*-k}{N}))} - 1). \end{aligned}$$

De (3.37), podemos ver que  $N(L(\frac{J^*-k}{N}) - L(x^*))$  pode ser aproximado, para  $k$  pequeno, por  $-\frac{R'(x^*)}{2N} (k + \delta_N)^2$ , que por sua vez é aproximadamente  $-\frac{R'(x^*)}{2N} k^2$ . Sendo assim,

$$\begin{aligned} & \sum_{k=1}^{J^*-1} e^{N(L(\frac{J^*-k}{N})-L(x^*))} (e^{N(\ell_{J^*-k}-L(\frac{J^*-k}{N}))} - 1) \tag{3.47} \\ = & \sum_{k=1}^{\infty} e^{-\frac{R'(x^*)}{2N} k^2} (e^{N(\ell_{J^*}-L(\frac{J^*}{N}))} - 1) - \sum_{k=[N^{2/3}]+1}^{\infty} e^{-\frac{R'(x^*)}{2N} k^2} (e^{N(\ell_{J^*}-L(\frac{J^*}{N}))} - 1) \\ & + \sum_{k=1}^{[N^{2/3}]} \left[ e^{N(L(\frac{J^*-k}{N})-L(x^*))} (e^{N(\ell_{J^*-k}-L(\frac{J^*-k}{N}))} - 1) - e^{-\frac{R'(x^*)}{2N} k^2} (e^{N(\ell_{J^*}-L(\frac{J^*}{N}))} - 1) \right] \\ & + \sum_{k=[N^{2/3}]+1}^{J^*-1} e^{N(L(\frac{J^*-k}{N})-L(x^*))} (e^{N(\ell_{J^*-k}-L(\frac{J^*-k}{N}))} - 1). \end{aligned}$$

Note que, devido a  $R'(x^*) > 0$ , todas as séries acima são convergentes.

Vamos fornecer estimativas assintóticas para todos os termos do lado direito da expressão acima. Começaremos com o primeiro termo no lado direito de (3.47).



Usando a Proposição 3.7 temos que

$$\begin{aligned} \sum_{k=1}^{\infty} e^{-\frac{R'(x^*)}{2N} k^2} (e^{N(\ell_{J^*} - L(\frac{J^*}{N}))} - 1) &= (e^{N(\ell_{J^*} - L(\frac{J^*}{N}))} - 1) \left( \frac{1}{2} \left( \frac{2\pi N}{R'(x^*)} \right)^{\frac{1}{2}} - \frac{1}{2} + o(N^{-m}) \right) \\ &\stackrel{N \rightarrow \infty}{\sim} (e^{Q(x^*)} - 1) \frac{1}{2} \left( \frac{2\pi N}{R'(x^*)} \right)^{\frac{1}{2}}, \end{aligned}$$

onde usamos também a Proposição 3.5 na última passagem.

No segundo termo de (3.47), usamos a Proposição 3.9. E então

$$\sum_{k=[N^{2/3}]+1}^{\infty} e^{-\frac{R'(x^*)}{2N} k^2} (e^{N(\ell_{J^*} - L(\frac{J^*}{N}))} - 1) = (e^{N(\ell_{J^*} - L(\frac{J^*}{N}))} - 1) \sum_{k=[N^{2/3}]+1}^{\infty} e^{-\frac{R'(x^*)}{2N} k^2} \stackrel{N \rightarrow \infty}{\rightarrow} 0.$$

Para analisar os termos restantes, utilizaremos o intervalo compacto  $I$  definido logo após a Proposição 3.5.

Para o quarto termo de (3.47), tomemos  $U = \max_{z \in I} |e^z - 1|$ . Assim,

$$\left| \sum_{k=[N^{2/3}]+1}^{J^*-1} e^{N(L(\frac{J^*-k}{N}) - L(x^*))} (e^{N(\ell_{J^*-k} - L(\frac{J^*-k}{N}))} - 1) \right| \leq U \sum_{k=[N^{2/3}]+1}^{J^*-1} e^{N(L(\frac{J^*-k}{N}) - L(x^*))}.$$

Pela Proposição 3.9 concluímos que o termo acima tende a 0, quando  $N \rightarrow \infty$ .

Para finalizar a demonstração mostraremos que o terceiro termo de (3.47) é limitado e, portanto, irrelevante com relação ao primeiro. Consideremos a expansão de Taylor de  $e^z - 1$  em torno de  $N(\ell_{J^*} - L(\frac{J^*}{N}))$ . Então temos que

$$\begin{aligned} e^{N(\ell_{J^*-k} - L(\frac{J^*-k}{N}))} - 1 &= e^{N(\ell_{J^*} - L(\frac{J^*}{N}))} - 1 \\ &\quad + e^{\xi_k} \left( N \left( \ell_{J^*-k} - L \left( \frac{J^* - k}{N} \right) \right) - N \left( \ell_{J^*} - L \left( \frac{J^*}{N} \right) \right) \right), \end{aligned}$$

onde  $\xi_k$  é um número entre  $N(\ell_{J^*-k} - L(\frac{J^*-k}{N}))$  e  $N(\ell_{J^*} - L(\frac{J^*}{N}))$  e portanto  $\xi_k \in I$ . Substituindo na terceira soma temos

$$\begin{aligned} &\sum_{k=1}^{[N^{2/3}]} \left[ e^{N(L(\frac{J^*-k}{N}) - L(x^*))} (e^{N(\ell_{J^*-k} - L(\frac{J^*-k}{N}))} - 1) - e^{-\frac{R'(x^*)}{2N} k^2} (e^{N(\ell_{J^*} - L(\frac{J^*}{N}))} - 1) \right] \\ &= (e^{N(\ell_{J^*} - L(\frac{J^*}{N}))} - 1) \sum_{k=1}^{[N^{2/3}]} \left[ e^{N(L(\frac{J^*-k}{N}) - L(x^*))} - e^{-\frac{R'(x^*)}{2N} k^2} \right] \\ &\quad + \sum_{k=1}^{[N^{2/3}]} e^{N(L(\frac{J^*-k}{N}) - L(x^*))} e^{\xi_k} \left( N \left( \ell_{J^*-k} - L \left( \frac{J^* - k}{N} \right) \right) - N \left( \ell_{J^*} - L \left( \frac{J^*}{N} \right) \right) \right). \end{aligned}$$

Segue da Proposição 3.10 que o primeiro termo da igualdade acima é limitado quando  $N \rightarrow \infty$ . Para concluir a demonstração mostraremos que o segundo termo da igualdade acima também é limitado, quando  $N \rightarrow \infty$ .

Como vimos na demonstração da Proposição 3.10, se  $k < N^{2/3} + 1$  existe uma constante  $C$  independente de  $N$  tal que

$$\left| -\frac{R'(x^*)}{2N} [(k + \delta_N)^2 - k^2] - \frac{L'''(x^* - \frac{\alpha_k(k + \delta_N)}{N})}{6N^2} (k + \delta_N)^3 \right| < C .$$

Então, tomando a série de Taylor de  $L(\frac{J^* - k}{N})$  em torno de  $x^*$ , veja (3.37), e usando a Proposição 3.6, temos

$$\begin{aligned} & \left| \sum_{k=1}^{[N^{2/3}]} e^{N(L(\frac{J^* - k}{N}) - L(x^*))} e^{\xi_k} \left[ N \left( \ell_{J^* - k} - L \left( \frac{J^* - k}{N} \right) \right) - N \left( \ell_{J^*} - L \left( \frac{J^*}{N} \right) \right) \right] \right| \\ & \leq \max_{z \in I} e^z \sum_{k=1}^{[N^{2/3}]} e^{-\frac{R'(x^*)}{2N} k^2} \left( e^{-\frac{R'(x^*)}{2N} [(k + \delta_N)^2 - k^2]} - \frac{L'''(x^* - \frac{\alpha_k(k + \delta_N)}{N})}{6N^2} (k + \delta_N)^3 \right) \frac{D_1 k + D_2}{N} \\ & \leq e^C \max_{z \in I} e^z \sum_{k=1}^{[N^{2/3}]} \frac{D_1 k + D_2}{N} e^{-\frac{R'(x^*)}{2N} k^2} \end{aligned}$$

Finalmente, usando (3.41) com  $p = 1$  e  $a = \frac{R'(x^*)}{2}$  e também a Proposição 3.7, temos que o termo em questão é limitado quando  $N \rightarrow \infty$ . E isso conclui nossa demonstração.  $\blacksquare$

Para estimar assintoticamente o termo principal  $s_N^m$ , usamos as mesmas ideias usadas na prova do Teorema 3.11, com a simplificação de que  $(e^{N(\ell_{J^* - k} - L(\frac{J^* - k}{N}))} - 1)$  é substituído por uma constante igual a 1. Sem repetir os detalhes, temos o resultado abaixo.

**Teorema 3.12.** *No cenário  $B \leftarrow \rightarrow A$ ,*

$$s_N^m \stackrel{N \rightarrow \infty}{\sim} \left( \frac{2\pi N}{R'(x^*)} \right)^{\frac{1}{2}} e^{NL(x^*)} . \quad (3.48)$$

Tendo obtido estimativas assintóticas para os termos não triviais do denominador de (3.21), nos resta estimar agora o numerador. Já vimos que também o numerador de (3.21) pode ser decomposto num termo principal e um termo referente ao erro de continuação. Estimaremos cada um desses termos. Como as maiores contribuições

assintóticas são dadas pelos valores de  $j$  mais próximos do máximo de  $L$ , nossa estimativa vai depender se  $x$  é maior ou menor que  $x^*$ . Se  $x < x^*$  então o máximo de  $L$  em  $[0, x]$  é alcançado no ponto de fronteira  $x$ , mas se  $x > x^*$  então o máximo de  $L$  em  $[0, x]$  continua sendo dado pelo ponto  $x^*$ . Para simplificar os resultados vamos supor que o ponto  $x$  no qual queremos estimar  $\Pi_N(x)$  está em  $\mathbb{Q}_{N_0}$  para algum  $N_0$  e que  $N$  é um múltiplo de  $N_0$ . O resultado que combina as estimativas assintóticas para o numerador e o denominador de (3.21), considerando todas as possibilidades para  $x$ , e que se converte numa fórmula assintótica para  $\Pi_N(x)$  no cenário  $B \leftrightarrow A$ , segue do Teorema 3.14. Mas antes de enunciarmos este resultado veremos uma proposição que nos será útil em sua demonstração.

**Proposição 3.13.** *Se o cenário de invasão é  $B \leftrightarrow A$  e  $x < x^*$ , então*

$$\sum_{k=1}^{Nx-1} R(x)^k \left[ e^{N(L(x-\frac{k}{N})-L(x))-k \log R(x)} - 1 \right] \xrightarrow{N \rightarrow \infty} 0.$$

**Demonstração:** Começaremos fazendo uma expansão de Taylor para  $L(x - \frac{k}{N})$  em torno de  $x$ . Assim

$$N \left( L \left( x - \frac{k}{N} \right) - L(x) \right) - k \log R(x) = \frac{k^2}{2N} L'' \left( x - \alpha_k \frac{k}{N} \right)$$

para algum  $\alpha_k \in (0, 1)$ . Se  $M = \max_{y \in [0,1]} |L''(y)|$ , tomando  $\theta = N \left( L \left( x - \frac{k}{N} \right) - L(x) \right) - k \log R(x)$ , temos que  $|\theta| \leq \frac{M}{2N} k^2$ . E como  $L''$  é negativa em  $[0, 1]$ ,  $\theta < 0$ . Agora se usarmos que  $|e^\theta - 1| < |\theta|$ , para todo  $\theta < 0$ , teremos que

$$\left| \sum_{k=1}^{Nx-1} R(x)^k \left[ e^{N(L(x-\frac{k}{N})-L(x))-k \log R(x)} - 1 \right] \right| < \frac{M}{2N} \sum_{k=1}^{\infty} k^2 R(x)^k.$$

Como  $0 < R(x) < 1$ , pois  $x < x^*$ , a última soma converge quando  $N \rightarrow \infty$  e portanto nosso resultado está provado. ■

**Teorema 3.14.** *Defina*

$$\Theta_N(x) = \frac{1}{1 - R(x)} \sqrt{\frac{R(x)R'(x^*)}{2\pi}} e^{-(q(x)-q(x^*))} \frac{e^{N(L(x)-L(x^*))}}{N^{1/2}}. \quad (3.49)$$

*Se o cenário de invasão é  $B \leftrightarrow A$ ,  $x \in \mathbb{Q}_{N_0}$  para algum  $N_0$  e  $N$  é um múltiplo de  $N_0$ , então*

$$\Pi_N(x) \sim \begin{cases} \Theta_N(x), & \text{se } x < x^* \\ 1 + \Theta_N(x), & \text{se } x > x^* \end{cases}. \quad (3.50)$$

Além disso,

$$\rho_A \sim \left( \frac{R'(x^*)}{2\pi R(0)N} \right)^{\frac{1}{2}} e^{q(x^*)} e^{-NL(x^*)} \quad (3.51)$$

e

$$\rho_B \sim \left( \frac{R'(x^*)R(1)}{2\pi N} \right)^{\frac{1}{2}} e^{(q(x^*)-q(1))} e^{-N(L(x^*)-L(1))} . \quad (3.52)$$

**Demonstração:** Pelas estimativas assintóticas que fizemos de  $s_N^c$  e  $s_N^m$  nos Teoremas 3.11 e 3.12, respectivamente, segue que

$$\begin{aligned} s_N &\stackrel{N \rightarrow \infty}{\sim} \left( \frac{2\pi N}{R'(x^*)} \right)^{\frac{1}{2}} e^{Q(x^*)} e^{NL(x^*)} \\ &= \left( \frac{2\pi R(0)N}{R'(x^*)} \right)^{\frac{1}{2}} e^{-q(x^*)} e^{NL(x^*)} . \end{aligned} \quad (3.53)$$

Consideremos primeiro o caso em que  $x < x^*$ .

Já mencionamos que se  $x < x^*$ , então o máximo de  $L$  em  $[0, x]$  ocorre no ponto  $x$ . Isso implica que nos somatórios (3.23) e (3.24) o máximo de  $L(\frac{j}{N})$  ocorre em  $j = Nx - 1$ . Evidenciando o termo máximo  $e^{NL(x)}$ , temos

$$\begin{aligned} s_{Nx}^c &= \sum_{j=1}^{Nx-1} e^{NL(\frac{j}{N})} \left[ e^{N(\ell_j - L(\frac{j}{N}))} - 1 \right] \\ &= e^{NL(x)} \sum_{k=1}^{Nx-1} e^{N(L(x - \frac{k}{N}) - L(x))} \left[ e^{N(\ell_{Nx-k} - L(x - \frac{k}{N}))} - 1 \right] . \end{aligned}$$

Se fizermos uma expansão em série de Taylor de  $L$  centrada em  $x$ , veremos que  $N(L(x - \frac{k}{N}) - L(x))$  pode ser aproximada por  $k \log R(x)$ . Usando esta aproximação escrevemos

$$\begin{aligned} s_{Nx}^c &= e^{NL(x)} \left\{ \sum_{k=1}^{\infty} R(x)^k \left[ e^{N(\ell_{Nx-L(x)})} - 1 \right] - \sum_{k=Nx}^{\infty} R(x)^k \left[ e^{N(\ell_{Nx-L(x)})} - 1 \right] \right. \\ &\quad \left. + \sum_{k=1}^{Nx-1} R(x)^k \left[ e^{N(L(x - \frac{k}{N}) - L(x)) - k \log R(x)} \left( e^{N(\ell_{Nx-k} - L(x - \frac{k}{N}))} - 1 \right) - \left( e^{N(\ell_{Nx-L(x)})} - 1 \right) \right] \right\} . \end{aligned} \quad (3.54)$$

Assim como fizemos no Teorema 3.11, que é bastante parecido, nossa ideia é estimar cada um dos termos da expressão acima.

Como  $R(x)$  é crescente no cenário que estamos considerando e para  $x < x^*$  temos  $0 < R(x) < 1$ , então a série no primeiro termo de (3.54) converge. E usando a Proposição 3.5, temos que

$$(e^{N(\ell_{Nx}-L(x))} - 1) \sum_{k=1}^{\infty} R(x)^k \xrightarrow{N \rightarrow \infty} (e^{Q(x)} - 1) \frac{R(x)}{1 - R(x)}.$$

Pela mesma razão, o segundo termo de (3.54) converge para zero quando  $N \rightarrow \infty$ .

Para analisar o terceiro termo de (3.54) usaremos o intervalo compacto  $I$  definido logo após a Proposição 3.5. Considerando a expansão de Taylor de  $e^z - 1$  em torno de  $N(\ell_{Nx} - L(x))$ , temos

$$\begin{aligned} e^{N(\ell_{Nx-k}-L(x-\frac{k}{N}))} - 1 &= e^{N(\ell_{Nx}-L(x))} - 1 \\ &\quad + e^{\xi_k} \left( N \left( \ell_{Nx-k} - L \left( x - \frac{k}{N} \right) \right) - N(\ell_{Nx} - L(x)) \right), \end{aligned}$$

onde  $\xi_k$  é um número entre  $N(\ell_{Nx-k} - L(x - \frac{k}{N}))$  e  $N(\ell_{Nx} - L(x))$ . Substituindo esta igualdade no terceiro termo em (3.54), temos

$$\begin{aligned} &\sum_{k=1}^{Nx-1} R(x)^k \left[ e^{N(L(x-\frac{k}{N})-L(x))-k \log R(x)} \left( e^{N(\ell_{Nx-k}-L(x-\frac{k}{N}))} - 1 \right) - \left( e^{N(\ell_{Nx}-L(x))} - 1 \right) \right] \\ &= \left( e^{N(\ell_{Nx}-L(x))} - 1 \right) \sum_{k=1}^{Nx-1} R(x)^k \left[ e^{N(L(x-\frac{k}{N})-L(x))-k \log R(x)} - 1 \right] \\ &\quad + \sum_{k=1}^{Nx-1} R(x)^k e^{N(L(x-\frac{k}{N})-L(x))-k \log R(x)} e^{\xi_k} \left( N \left( \ell_{Nx-k} - L \left( x - \frac{k}{N} \right) \right) - N(\ell_{Nx} - L(x)) \right). \end{aligned}$$

A Proposição 3.13 mostra que o primeiro termo da igualdade acima tende a 0, quando  $N \rightarrow \infty$ .

Para o segundo termo da expressão acima, uma expansão em série de Taylor de  $L(x - \frac{k}{N})$  em torno de  $x$  nos dá

$$N \left( L \left( x - \frac{k}{N} \right) - L(x) \right) - k \log R(x) = \frac{k^2}{2N} L''(x - \alpha_k \frac{k}{N})$$

para algum  $\alpha_k$  em  $(0, 1)$ . Como  $L''(x) < 0$  para todo  $x \in [0, 1]$ , então a exponencial de  $N \left( L \left( x - \frac{k}{N} \right) - L(x) \right) - k \log R(x)$  é menor ou igual a 1. Usando também a

Proposição 3.6 temos

$$\begin{aligned}
& \left| \sum_{k=1}^{Nx-1} R(x)^k \left[ e^{N(L(x-\frac{k}{N})-L(x))-k \log R(x)} e^{\xi_k} \left( N \left( \ell_{Nx-k} - L \left( x - \frac{k}{N} \right) \right) - N (\ell_{Nx} - L(x)) \right) \right] \right| \\
& < \max_{z \in I} e^z \sum_{k=1}^{Nx-1} R(x)^k \frac{D_1 k + D_2}{N} \\
& \leq \max_{z \in I} e^z \frac{D_1}{N} \sum_{k=1}^{\infty} k R(x)^k + \max_{z \in I} e^z \frac{D_2}{N} \sum_{k=1}^{\infty} R(x)^k
\end{aligned}$$

Como as séries acima são convergentes, concluímos que este termo tende a 0 quando  $N \rightarrow \infty$ .

Com isso provamos que para  $x < x^*$ ,

$$s_{Nx}^c \sim \frac{R(x)}{1 - R(x)} (e^{Q(x)} - 1) e^{NL(x)}. \quad (3.55)$$

Repetindo o mesmo raciocínio e trocando  $e^{N(\ell_{Nx-k} - L(x - \frac{k}{N}))}$  por 1, temos que

$$s_{Nx}^m \sim \frac{R(x)}{1 - R(x)} e^{NL(x)}. \quad (3.56)$$

Somando as estimativas assintóticas para  $s_{Nx}^c$  em (3.55) e  $s_{Nx}^m$  em (3.56) e depois dividindo pela estimativa de  $s_N$  em (3.53), obtemos, para  $x < x^*$ ,  $\Pi_N(x) \sim \Theta_N(x)$ .

Para o caso em que  $x > x^*$  o máximo de  $L$  ocorre agora em  $x^*$ . E, neste caso, recorreremos a argumentos de dualidade para obter a fórmula assintótica para  $\Pi_N(x)$ .

Se  $\bar{x} = 1 - x$  e  $\bar{x}^* = 1 - x^*$ , então  $x > x^*$  implica  $\bar{x} < \bar{x}^*$ . Análogo ao que podemos ver em (2.15),  $\bar{R}(\bar{x}) = \frac{1}{R(x)}$ . Então se  $R(x)$  é crescente,  $\bar{R}(\bar{x})$  também é. E portanto o máximo de  $\bar{L}(\bar{x}) = -\int_0^{\bar{x}} \log \bar{R}(\bar{t}) d\bar{t}$  ocorre no ponto onde  $\bar{R}(\bar{x}) = 1$ . Como  $\bar{R}(\bar{x}) = \frac{1}{R(x)}$  o máximo de  $\bar{R}$  ocorre em  $\bar{x}^*$ . Sendo assim temos que  $\bar{\Pi}_N(\bar{x}) \sim \bar{\Theta}_N(\bar{x})$ , onde  $\bar{\Theta}_N(\bar{x})$  pode ser obtida de (3.49) substituindo os termos sem barra por seus correspondentes com barra.

É fácil ver que  $\bar{L}(\bar{x}) = L(x) - L(1)$ ,  $\bar{q}(\bar{x}) = q(x) - q(1)$  e  $\bar{R}'(\bar{x}^*) = R'(x^*)$ . E então concluímos que  $\bar{\Theta}_N(\bar{x}) = -\Theta_N(x)$ .

Mas de (2.14) temos que  $\Pi_N(x) = 1 - \bar{\Pi}_N(\bar{x})$ . Então, se  $x > x^*$  temos que  $\Pi_N(x) \sim 1 - \bar{\Theta}_N(\bar{x}) = 1 + \Theta_N(x)$ .

Como  $\rho_A = 1/s_N$ , obtemos a fórmula (3.51) usando a estimativa assintótica de  $s_N$  dada por (3.53). Já a fórmula (3.52) é obtida de (3.51) notando que  $\rho_B = \bar{\rho}_A$  e usando os argumentos de dualidade como os já utilizados nesta prova. ■

Na Figura 3.2 podemos comparar o gráfico da probabilidade de fixação  $\Pi_N$ , calculada numericamente, e sua aproximação assintótica dada por (3.50). Podemos observar que quando estamos longe do ponto  $x^*$  a fórmula assintótica que obtivemos para a probabilidade de fixação aproxima muito bem  $\Pi_N$  mas, à medida em que vamos nos aproximando de  $x^*$  a aproximação assintótica vai piorando. E chega a ficar tão ruim a ponto de os valores gerados estarem fora do intervalo admissível  $[0, 1]$ .

Já na Figura 3.3 é mostrada a diferença absoluta entre a probabilidade de fixação  $\Pi_N(x)$  e sua aproximação assintótica para diferentes valores de  $N$ . Podemos observar que a região onde a probabilidade de fixação assintótica não aproxima bem a probabilidade  $\Pi_N$  vai diminuindo à medida em que aumentamos o valor de  $N$ .

Como dissemos no início deste capítulo, a probabilidade de fixação para populações grandes tem despertado o interesse de alguns autores e fórmulas assintóticas para essas probabilidades podem ser uma importante ferramenta para nos ajudar a entender melhor a dinâmica populacional nesses cenários. Prova disso é o resultado que veremos a seguir que surge como uma consequência do Teorema 3.14.

**Corolário 3.15.** *Se o cenário de invasão é  $B \leftrightarrow A$ , então para  $N$  grande o suficiente, os cenários  $B \xrightarrow{\infty} A$  e  $B \xleftarrow{\infty} A$  são descartados.*

Para demonstrar este corolário utilizaremos um resultado apresentado em [6], que enunciaremos a seguir, sem demonstrar, e então seguiremos com a demonstração do corolário já enunciado.

**Proposição 3.16.** *Considere o cenário  $B \leftrightarrow A$ . Então no cenário evolutivo  $B \xleftarrow{\infty} A$  existe um único  $\bar{i} \in \{2, \dots, N-2\}$  tal que  $\pi_i \leq i/N$  para  $i < \bar{i}$  e  $\pi_i > i/N$  para  $i \geq \bar{i}$ . E nos cenários evolutivos  $B \xleftarrow{\infty} A$  e  $B \xrightarrow{\infty} A$  temos, respectivamente,  $\pi_i < i/N$  e  $\pi_i > i/N$  para todo  $i \in \{1, 2, \dots, N-1\}$ .*

**Demonstração:** [Demonstração do Corolário 3.15] Claramente  $L(x) < L(x^*)$  para todo  $x \neq x^*$  em  $[0, 1]$ . Então, para todo  $w \in [0, 1]$  fixo,  $\Theta_N(x) \xrightarrow{N \rightarrow \infty} 0$ , desde que  $x \neq x^*$ . Logo, de (3.50), concluímos que  $\Pi_N(x) \xrightarrow{N \rightarrow \infty} 0$ , se  $x < x^*$  e  $\Pi_N(x) \xrightarrow{N \rightarrow \infty} 1$  se  $x > x^*$ . Mas, pela Proposição 3.16, o único cenário evolutivo compatível com essas probabilidades é cenário  $B \xleftarrow{\infty} A$ . ■

O que o Corolário 3.15 nos diz é que para populações suficientemente grandes os cenários  $B \xleftarrow{\infty} A$  e  $B \xrightarrow{\infty} A$  não ocorrem. Esse resultado mostra que a dinâmica do processo de Moran para valores de  $N$  grandes se comporta como no caso determinístico, onde a solução determinística da equação do replicador, no cenário de invasão  $B \leftrightarrow A$ , nos diz que  $B$  será fixado se a condição inicial é  $x < x^*$  e que  $A$  será fixado se  $x > x^*$ .

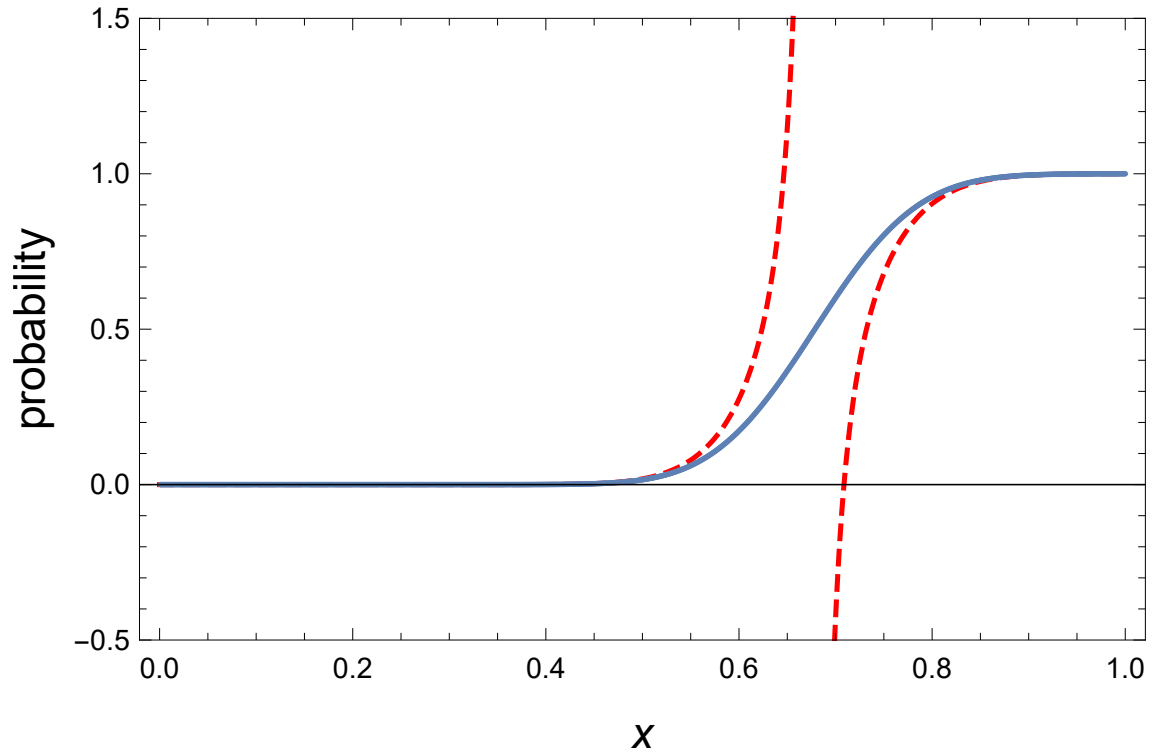


Figura 3.2: Gráficos da probabilidade de fixação de  $A$ ,  $\Pi_N(x)$ , para  $N = 1000$  (linha contínua) e sua aproximação assintótica dada por (3.50) (linha tracejada). Os elementos utilizados na matriz de pagamento foram  $m_{11} = 2,3$ ,  $m_{12} = 1,89$ ,  $m_{21} = 2,2$  e  $m_{22} = 2,1$  e a intensidade de seleção escolhida foi  $w = 1$ . Para essa matriz específica, o valor de  $x^*$  é aproximadamente 0,68 e o cenário de invasão é  $B \leftrightarrow A$ .



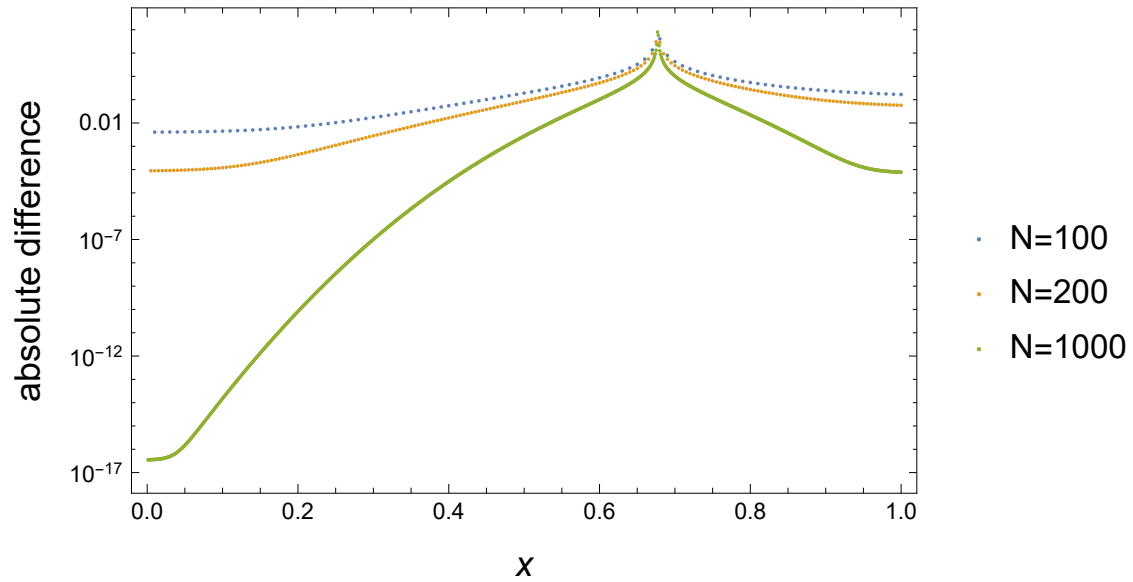


Figura 3.3: Gráficos da diferença absoluta entre a probabilidade de fixação de  $A$  e sua aproximação assintótica dada por (3.50) para diferentes valores de  $N$ . Os elementos utilizados na matriz de pagamento foram  $m_{11} = 2,3$ ,  $m_{12} = 1,89$ ,  $m_{21} = 2,2$  e  $m_{22} = 2,1$  e a intensidade de seleção escolhida foi  $w = 1$ . Para essa matriz específica, o valor de  $x^*$  é aproximadamente 0,68 e cenário de invasão é  $B \leftarrow \rightarrow A$ .

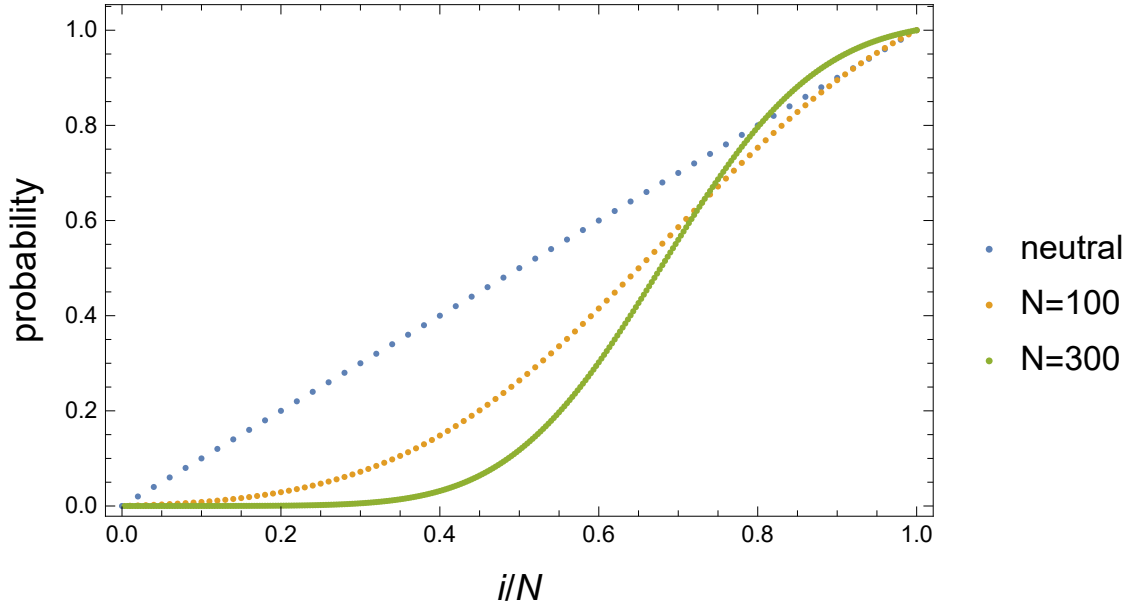


Figura 3.4: Gráficos das probabilidades de fixação de  $A$  em função da fração inicial de  $i/N$  indivíduos  $A$  na população para  $N = 100$  e  $N = 300$  e gráfico do caso neutro  $\pi_i = i/N$ . Os elementos utilizados na matriz de pagamento foram  $m_{11} = 2, 3$ ,  $m_{12} = 1, 89$ ,  $m_{21} = 2, 2$  e  $m_{22} = 2, 1$  e a intensidade de seleção escolhida foi  $w = 1$ . Tanto para  $N = 100$  quanto para  $N = 300$ , é fácil verificar que  $r_1 < 1$  e  $r_{N-1} > 1$ . Para  $N = 100$ ,  $\rho_A < 1/N$  e  $\rho_B > 1/N$ , caracterizando o cenário evolutivo  $B \xleftarrow{\neq} A$ . Já para  $N = 300$ ,  $\rho_A < 1/N$  e  $\rho_B < 1/N$ , caracterizando o cenário  $B \xleftrightarrow{\neq} A$ .

Na Figura 3.4 temos os gráficos das probabilidades de fixação de  $A$  para dois valores distintos de  $N$  e uma mesma matriz de pagamento. O gráfico da probabilidade de fixação do caso neutro é mostrado somente para comparação. Podemos ver que à medida que a população aumenta, o cenário  $B \xleftarrow{\neq} A$  desaparece dando lugar ao cenário  $B \xleftrightarrow{\neq} A$ .

O Corolário 3.15 também traz informações relevantes quando analisamos o conceito de estratégias evolutivamente estáveis em populações finitas,  $ESS_N$ .

**Definição 3.17.** *Uma estratégia pura é  $ESS_N$  se numa população de tamanho finito  $N$  a seleção se opõe tanto à invasão, quanto à substituição dessa estratégia.*

De acordo com a definição acima, numa população de indivíduos dos tipos  $A$  e  $B$ , a estratégia  $B$ , por exemplo, é  $ESS_N$  se  $r_1 < 1$  e  $\rho_A < 1/N$ , veja [16].

Do Corolário 3.15 segue que, se o cenário de invasão é o da biestabilidade,  $B \leftrightarrow A$ , tanto a estratégia  $A$  quanto a estratégia  $B$  são  $ESS_N$  desde que  $N$  seja suficientemente grande. Já para valores pequenos de  $N$ , considerando o mesmo cenário de invasão, uma, e apenas uma das estratégias, pode não ser  $ESS_N$ , veja (2.31) no Teorema 2.4.

### 3.2.2 O cenário $B \rightarrow\leftarrow A$

Para  $N$  suficientemente grande, o cenário  $B \rightarrow\leftarrow A$  é caracterizado por  $R(0) > 1$  e  $R(1) < 1$ . Como  $R(x)$  é uma função monótona de  $x$  segue que  $R(x)$  é uma função decrescente em  $[0, 1]$  e  $-\log R(x)$  uma função crescente no mesmo intervalo. Ainda  $R(0) > 1$  e  $R(1) < 1$  implicam  $-\log R(0) < 0$  e  $-\log R(1) > 0$  portanto a função  $L(x)$  possui um mínimo em  $x^* \in (0, 1)$  onde  $R(x^*) = 1$ . Mas, como já mencionamos, é o ponto de máximo que domina o cenário. E nesse caso, o máximo de  $L$  é alcançado no ponto 0 se  $L(1) < 0$ , ou no ponto 1, se  $L(1) > 0$ . Pode acontecer também de  $L(1) = 0$ , mas não trataremos desse caso particular neste trabalho.

Vejam no resultado a seguir as probabilidades de fixação assintóticas para este cenário de invasão, considerando os casos em que  $L(1) < 0$  e  $L(1) > 0$ .

**Teorema 3.18.** *Se o cenário de invasão é  $B \rightarrow\leftarrow A$ ,  $x \in (0, 1) \cap \mathbb{Q}_{N_0}$  para algum  $N_0$  e  $N$  é um múltiplo de  $N_0$ , então*

$$\Pi_N(x) \xrightarrow{N \rightarrow \infty} \begin{cases} 0, & \text{se } L(1) > 0 \\ 1, & \text{se } L(1) < 0 \end{cases}. \quad (3.57)$$

Consequentemente, para  $N$  grande o suficiente, o cenário evolutivo deve ser  $B \xrightarrow{\leftarrow} A$  se  $L(1) > 0$  ou  $B \xrightarrow{\rightarrow} A$  se  $L(1) < 0$ . O cenário  $B \xrightarrow{\leftarrow} A$  está excluído para grandes valores de  $N$ , a menos que  $L(1) = 0$ .

**Demonstração:** Consideremos primeiro o caso em que  $L(1) < 0$ . Neste caso o máximo de  $L(x)$  em  $[0, 1]$  ocorre em  $x = 0$ . Vamos estimar assintoticamente os termos  $s_{Nx}^c$  e  $s_{Nx}^m$  definidos em (3.23) e (3.24) respectivamente. Note que para  $N$  grande o suficiente, temos  $Nx - 1 > N^{\frac{1}{3}}$ , pois  $x$  é fixo. Então podemos escrever

$$\begin{aligned} s_{Nx}^c &= \sum_{j=1}^{Nx-1} e^{NL(j/N)} \left[ e^{N(\ell_j - L(\frac{j}{N}))} - 1 \right] \\ &= \sum_{j=1}^{N^{1/3}} e^{NL(j/N)} \left[ e^{N(\ell_j - L(\frac{j}{N}))} - 1 \right] + \sum_{j=N^{1/3}+1}^{Nx-1} e^{NL(j/N)} \left[ e^{N(\ell_j - L(\frac{j}{N}))} - 1 \right] \end{aligned}$$

Tomemos a expansão de Taylor de  $L(\frac{j}{N})$ , de primeira ordem, em torno de 0 com o resto de Lagrange,

$$L(j/N) = -\frac{j}{N} \log R(0) + \frac{j^2}{2N^2} L''(\alpha_j \frac{j}{N}),$$

onde  $\alpha_j \in (0, 1)$ . Substituindo essa expansão no primeiro termo da expressão anterior temos

$$\begin{aligned} s_{Nx}^c &= \sum_{j=1}^{N^{1/3}} R(0)^{-j} \left[ e^{N(\ell_1 - L(\frac{1}{N}))} - 1 \right] + \sum_{j=N^{1/3}+1}^{Nx-1} e^{NL(j/N)} \left[ e^{N(\ell_j - L(\frac{j}{N}))} - 1 \right] \\ &\quad + \sum_{j=1}^{N^{1/3}} R(0)^{-j} \left[ e^{N(L(\frac{j}{N}) + \frac{j}{N} \log R(0))} \left( e^{N(\ell_j - L(\frac{j}{N}))} - 1 \right) - \left( e^{N(\ell_1 - L(\frac{1}{N}))} - 1 \right) \right] \\ &= \left( e^{N(\ell_1 - L(\frac{1}{N}))} - 1 \right) \frac{1 - R(0)^{-N^{1/3}}}{R(0) - 1} + \sum_{j=N^{1/3}+1}^{Nx-1} e^{NL(j/N)} \left[ e^{N(\ell_j - L(\frac{j}{N}))} - 1 \right] \\ &\quad + \sum_{j=1}^{N^{1/3}} R(0)^{-j} \left[ e^{\frac{j^2}{2N} L''(\alpha_j \frac{j}{N})} \left( e^{N(\ell_j - L(\frac{j}{N}))} - 1 \right) - \left( e^{N(\ell_1 - L(\frac{1}{N}))} - 1 \right) \right]. \end{aligned}$$

Para estimar o primeiro termo da expressão acima usamos a Proposição 3.5, de onde segue que

$$\left( e^{N(\ell_1 - L(\frac{1}{N}))} - 1 \right) \frac{1 - R(0)^{-N^{1/3}}}{R(0) - 1} \xrightarrow{N \rightarrow \infty} \frac{1}{R(0) - 1} (e^{Q(0)} - 1).$$

Para estimar os demais termos usaremos novamente o intervalo compacto  $I$  definido logo após a Proposição 3.5.

Para o segundo termo da expressão para  $s_{Nx}^c$  usaremos a função  $xL(1)$  como uma cota superior para  $L$ . Note que neste caso  $L(1) < 0$ . Como  $L''(x) > 0$ , é fácil ver que  $L(x) \leq xL(1)$  em  $[0, 1]$ . Tomando  $U = \max_{z \in I} |e^z - 1|$  temos que

$$\sum_{j=N^{\frac{1}{3}}+1}^{Nx-1} e^{NL(j/N)} \left[ e^{N(\ell_j - L(\frac{j}{N}))} - 1 \right] \leq U \sum_{j=N^{\frac{1}{3}}+1}^{Nx-1} e^{NL(j/N)} \leq U \sum_{j=N^{\frac{1}{3}}+1}^{Nx-1} e^{jL(1)} \leq U \sum_{j=N^{\frac{1}{3}}+1}^{\infty} e^{jL(1)},$$

que converge para 0, quando  $N \rightarrow \infty$ .

Para o termo restante da expressão para  $s_{Nx}^c$  usaremos também a expansão de Taylor de  $e^z - 1$  em torno de  $N(\ell_1 - L(\frac{1}{N}))$ ,

$$\begin{aligned} e^{N(\ell_j - L(\frac{j}{N}))} - 1 &= e^{N(\ell_1 - L(\frac{1}{N}))} - 1 \\ &\quad + e^{\xi_j} \left( N \left( \ell_j - L \left( \frac{j}{N} \right) \right) - N \left( \ell_1 - L \left( \frac{1}{N} \right) \right) \right), \end{aligned}$$

com  $\xi_j$  sendo um número entre  $N \left( \ell_j - L \left( \frac{j}{N} \right) \right)$  e  $N \left( \ell_1 - L \left( \frac{1}{N} \right) \right)$ . Então escrevemos

$$\begin{aligned} & \sum_{j=1}^{N^{1/3}} R(0)^{-j} \left[ e^{\frac{j^2}{2N} L''(\alpha_j \frac{j}{N})} \left( e^{N(\ell_j - L(\frac{j}{N}))} - 1 \right) - \left( e^{N(\ell_1 - L(\frac{1}{N}))} - 1 \right) \right] \\ &= \left( e^{N(\ell_1 - L(\frac{1}{N}))} - 1 \right) \sum_{j=1}^{N^{1/3}} R(0)^{-j} \left[ e^{\frac{j^2}{2N} L''(\alpha_j \frac{j}{N})} - 1 \right] \\ &+ \sum_{j=1}^{N^{1/3}} R(0)^{-j} e^{\frac{j^2}{2N} L''(\alpha_j \frac{j}{N})} e^{\xi_j} \left( N \left( \ell_j - L \left( \frac{j}{N} \right) \right) - N \left( \ell_1 - L \left( \frac{1}{N} \right) \right) \right). \end{aligned}$$

Chamemos de  $\theta = \frac{j^2}{2N} L''(\alpha_j \frac{j}{N})$  e  $M \equiv \max_{x \in [0,1]} L''(x)$ . Claramente vemos que  $M$  é positivo. Como na expressão acima  $j \leq N^{1/3}$ ,

$$|\theta| \leq \frac{M}{2N^{1/3}}.$$

Então existe uma constante  $C$  independente de  $N$  tal que  $|\theta| < C$ . Logo  $|e^\theta - 1| \leq \frac{e^C - 1}{C} \frac{M}{2N^{1/3}}$ . Assim,

$$\left| \left( e^{N(\ell_1 - L(\frac{1}{N}))} - 1 \right) \sum_{j=1}^{N^{1/3}} R(0)^{-j} \left[ e^{\frac{j^2}{2N} L''(\alpha_j \frac{j}{N})} - 1 \right] \right| \leq \left( e^{N(\ell_1 - L(\frac{1}{N}))} - 1 \right) \frac{e^C - 1}{C} \frac{M}{2N^{1/3}} \sum_{j=1}^{\infty} R(0)^{-j}.$$

Como  $R(0) > 1$ , a série  $\sum_{j=1}^{\infty} R(0)^{-j}$  converge e usando a Proposição 3.5, concluímos que o termo acima tende a 0 quando  $N \rightarrow \infty$ .

Finalmente, pela Proposição 3.6

$$\begin{aligned} & \left| \sum_{j=1}^{N^{1/3}} R(0)^{-j} e^{\frac{j^2}{2N} L''(\alpha_j \frac{j}{N})} e^{\xi_j} \left( N \left( \ell_j - L \left( \frac{j}{N} \right) \right) - N \left( \ell_1 - L \left( \frac{1}{N} \right) \right) \right) \right| \\ & \leq \sum_{j=1}^{N^{1/3}} R(0)^{-j} e^{\frac{j^2}{2N} L''(\alpha_j \frac{j}{N})} e^{\xi_j} \frac{D_1(j-1) + D_2}{N} \\ & \leq \frac{D_1}{N} e^{\frac{M}{2N^{1/3}}} \max_{z \in I} e^z \sum_{j=1}^{\infty} (j-1) R(0)^{-j} + \frac{D_2}{N} e^{\frac{M}{2N^{1/3}}} \max_{z \in I} e^z \sum_{j=1}^{\infty} R(0)^{-j}, \end{aligned}$$

que converge pra 0 quando  $N \rightarrow \infty$ , uma vez que as séries acima são convergentes.

Portanto

$$s_{Nx}^c \xrightarrow{N \rightarrow \infty} \frac{1}{R(0) - 1} (e^{Q(0)} - 1) = 0, \quad (3.58)$$

já que  $Q(0) = 0$ .

Repetindo o raciocínio e trocando  $e^{N(\ell_j - L(\frac{j}{N}))} - 1$  por 1, mostramos que

$$s_{Nx}^m \xrightarrow{N \rightarrow \infty} \frac{1}{R(0) - 1}. \quad (3.59)$$

Note que as estimativas para  $s_{Nx}^c$  e  $s_{Nx}^m$  são independentes de  $x$  e então valem também para  $x = 1$ . Sendo assim  $s_{[Nx]}$  e  $s_N$  em (3.21) possuem o mesmo limite assintótico provando a segunda linha de (3.57).

Para provar a primeira linha de (3.57) usamos argumentos de dualidade como na demonstração do Teorema 3.14. Note que  $L(1) > 0$  implica  $\bar{L}(1) < 0$  e então  $\bar{\pi}_N(\bar{x}) \rightarrow 1$ , que por sua vez, implica  $\pi_N(x) \rightarrow 0$ .

Um resultado análogo à Proposição 3.16, e que também se encontra em [6], nos diz que se o cenário de invasão é  $B \rightarrow \leftarrow A$ , então no cenário evolutivo  $B \overset{\rightarrow}{\rightleftharpoons} \leftarrow A$  existe um único  $\bar{i} \in \{2, \dots, N - 2\}$  tal que  $\pi_i \geq i/N$ , para  $i < \bar{i}$  e  $\pi_i < i/N$ , para  $i \geq \bar{i}$ . E nos cenários  $B \overset{\rightarrow}{\rightleftharpoons} \rightleftharpoons A$  e  $B \leftarrow \rightleftharpoons A$  temos, respectivamente,  $\pi_i > i/N$  e  $\pi_i < i/N$  para todo  $i \in \{1, 2, \dots, N - 1\}$ . Sendo assim, para  $N$  grande, como  $\Pi_N(x)$  é próximo de 1 para todo  $x > 0$  se  $L(1) < 0$ , o único cenário compatível com o resultado mencionado é  $B \overset{\rightarrow}{\rightleftharpoons} \rightleftharpoons A$ . Analogamente se  $N$  é grande e  $L(1) > 0$ , o único cenário compatível é  $B \leftarrow \rightleftharpoons A$ . ■

Vejam na Figura 3.5 uma ilustração para o Teorema 3.18. Com uma matriz de pagamento fixada, podemos ver a mudança do cenário  $B \overset{\rightarrow}{\rightleftharpoons} \leftarrow A$  para o cenário  $B \overset{\rightarrow}{\rightleftharpoons} \rightleftharpoons A$ , quando aumentamos o valor de  $N$ . Para uma melhor comparação e identificação dos cenários evolutivos é mostrado também nessa figura o gráfico de  $\pi_i = \frac{i}{N}$ , para o caso neutro.

Diferente do caso determinístico em que a solução da equação do replicador aponta para uma coexistência estável de  $A$  e  $B$ , o Teorema 3.18 nos diz que se  $N$  é grande, dependendo do sinal de  $L(1)$  a fixação de  $A$  ou de  $B$  será muito provável. E, neste caso, a dinâmica estocástica avaliada em populações suficientemente grandes parece não se comportar exatamente como a dinâmica determinística. No entanto acreditamos que a semelhança entre o caso estocástico para  $N$  grande e o caso determinístico deva aparecer quando analisamos os tempos de fixação. Apesar de não termos apresentado nenhum resultado sobre os tempos médios de fixação, os autores de [2] afirmam que os tempos de fixação no cenário de invasão considerado apresentam um crescimento exponencial em  $N$ . Esse crescimento exponencial deve ser levado em consideração em experimentos com grandes populações reais de organismos, pois os tempos médios de fixação podem ser tão grandes que ultrapassem o tempo para o aparecimento de mutações ou a duração do experimento. Nesse caso, não poderão ser observadas as probabilidades de fixação do Teorema 3.18.

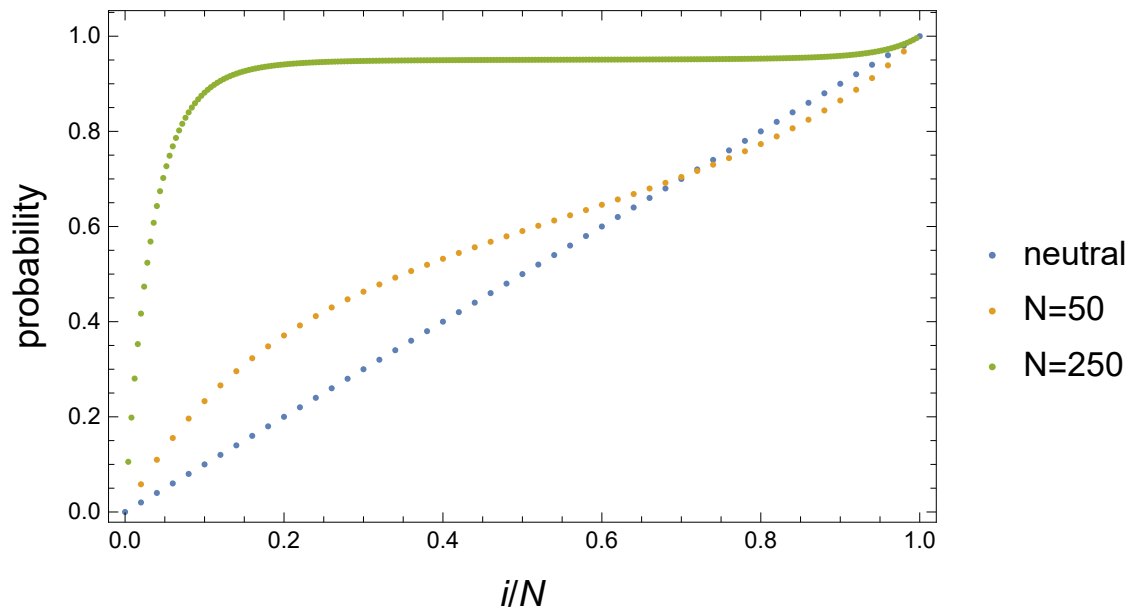


Figura 3.5: Gráfico da probabilidade de fixação de  $A$  como uma função da fração inicial  $i/N$  de indivíduos do tipo  $A$ . Os elementos utilizados na matriz de pagamento foram  $m_{11} = 2$ ,  $m_{12} = 2.1$ ,  $m_{21} = 2.2$  e  $m_{22} = 1.85$  e a intensidade de seleção escolhida foi  $w = 1$ . Tanto para  $N = 50$  quanto para  $N = 250$ ,  $r_1 > 1$  e  $r_{N-1} < 1$ . Para  $N = 50$ ,  $\rho_A > 1/N$  e  $\rho_B > 1/N$  caracterizando o cenário evolutivo  $B \overset{\rightarrow}{\rightleftharpoons} A$ . Já para  $N = 250$ ,  $\rho_A > 1/N$  e  $\rho_B < 1/N$ , caracterizando o cenário  $B \overset{\rightarrow}{\rightleftharpoons} A$ .

O Teorema 3.18 também nos diz que os processos de Moran onde o cenário de invasão é  $B \rightarrow \leftarrow A$  podem satisfazer as hipóteses da Proposição 2.9 e ainda assim terem  $\lim_{N \rightarrow \infty} \pi_{[Nx]}^{(N)} = 1$  para todo  $x \in (0, 1]$ , desde que  $L(1) < 0$ .

Outra informação relevante com relação ao cenário de invasão de coexistência estável,  $B \rightarrow \leftarrow A$ , é que nenhuma das estratégias é  $ESS_N$  independente do valor de  $N$ , já que nenhuma é resistente à invasão pela outra..

### 3.2.3 Os cenários $B \rightarrow \rightarrow A$ e $B \leftarrow \leftarrow A$

Os cenários de invasão  $B \rightarrow \rightarrow A$  e  $B \leftarrow \leftarrow A$  são os mais simples de analisar e por isso foram deixados para o final. Nestes casos tanto a dinâmica estocástica para  $N$  grande quanto a dinâmica determinística apontam para a dominância e, portanto, a fixação da estratégia mais apta. No cenário  $B \rightarrow \rightarrow A$ , apenas a estratégia  $A$  é  $ESS_N$  e no cenário  $B \leftarrow \leftarrow A$  apenas a estratégia  $B$  é  $ESS_N$ , para valores de  $N$  suficientemente grandes.

Vejamos a seguir as probabilidades de fixação assintóticas para esses dois cenários.

**Teorema 3.19.** *Se o cenário de invasão é  $B \rightarrow \rightarrow A$  ou  $B \leftarrow \leftarrow A$ ,  $x \in (0, 1) \cap \mathbb{Q}_{N_0}$  para algum  $N_0$  e  $N$  é um múltiplo de  $N_0$ , então*

$$\Pi_N(x) \xrightarrow{N \rightarrow \infty} \begin{cases} 0, & \text{se o cenário é } B \leftarrow \leftarrow A \\ 1, & \text{se o cenário é } B \rightarrow \rightarrow A \end{cases}. \quad (3.60)$$

**Demonstração:** Se o cenário é  $B \rightarrow \rightarrow A$  então  $R(0) > 1$  e  $R(1) > 1$  para  $N$  suficientemente grande. Isso implica que o máximo da função  $L(x)$  ocorre em  $x = 0$  e, mais que isso,  $L$  é decrescente em  $[0, 1]$ . Já a função  $R$  pode ser constante, crescente ou decrescente. Se  $R$  for crescente ou constante, escrevemos

$$\begin{aligned} s_{Nx}^c &= \left( e^{N(\ell_1 - L(\frac{1}{N}))} - 1 \right) \frac{1}{R(0) - 1} (1 - R(0)^{-Nx+1}) \\ &+ \left( e^{N(\ell_1 - L(\frac{1}{N}))} - 1 \right) \sum_{j=1}^{Nx-1} R(0)^{-j} \left[ e^{\frac{j^2}{2N} L''(\alpha_j \frac{j}{N})} - 1 \right] \\ &+ \sum_{j=1}^{Nx-1} R(0)^{-j} e^{\frac{j^2}{2N} L''(\alpha_j \frac{j}{N})} e^{\xi_j} \left( N \left( \ell_j - L \left( \frac{j}{N} \right) \right) - N \left( \ell_1 - L \left( \frac{1}{N} \right) \right) \right), \end{aligned}$$

e então usamos as mesmas ideias apresentadas na demonstração do Teorema 3.14.



Mas se  $R$  for decrescente, escrevemos

$$\begin{aligned}
s_{Nx}^c &= \sum_{j=1}^{N^{1/3}} R(0)^{-j} \left[ e^{N(\ell_1 - L(\frac{1}{N}))} - 1 \right] + \sum_{j=N^{1/3}+1}^{Nx-1} e^{NL(j/N)} \left[ e^{N(\ell_j - L(\frac{j}{N}))} - 1 \right] \\
&+ \sum_{j=1}^{N^{1/3}} R(0)^{-j} \left[ e^{N(L(\frac{j}{N}) + \frac{j}{N} \log R(0))} \left( e^{N(\ell_j - L(\frac{j}{N}))} - 1 \right) - \left( e^{N(\ell_1 - L(\frac{1}{N}))} - 1 \right) \right] \\
&= \left( e^{N(\ell_1 - L(\frac{1}{N}))} - 1 \right) \frac{1 - R(0)^{-N^{1/3}}}{R(0) - 1} + \sum_{j=N^{1/3}+1}^{Nx-1} e^{NL(j/N)} \left[ e^{N(\ell_j - L(\frac{j}{N}))} - 1 \right] \\
&+ \left( e^{N(\ell_1 - L(\frac{1}{N}))} - 1 \right) \sum_{j=1}^{N^{1/3}} R(0)^{-j} \left[ e^{\frac{j^2}{2N} L''(\alpha_j \frac{j}{N})} - 1 \right] \tag{3.61}
\end{aligned}$$

$$+ \sum_{j=1}^{N^{1/3}} R(0)^{-j} e^{\frac{j^2}{2N} L''(\alpha_j \frac{j}{N})} e^{\xi_j} \left( N \left( \ell_j - L \left( \frac{j}{N} \right) \right) - N \left( \ell_1 - L \left( \frac{1}{N} \right) \right) \right) \tag{3.62}$$

e aí usamos as ideias apresentadas no Teorema 3.18.

De qualquer forma, sendo  $R$  constante, crescente ou decrescente,  $s_{Nx}^c \rightarrow \frac{1}{R(0)-1} (e^{Q(0)} - 1) = 0$ . E tomando  $e^{N(\ell_j - L(\frac{j}{N}))} - 1$  constante igual a 1 segue que  $s_{Nx}^m \rightarrow \frac{1}{R(0)-1}$  para todo  $x \in [0, 1]$ . Logo  $\Pi_N(x) \rightarrow 1$ .

No cenário  $B \leftarrow\leftarrow A$ ,  $R(0) < 1$  e  $R(1) < 1$ , então  $\bar{R}(0) > 1$  e  $\bar{R}(1) > 1$  e o cenário  $B \leftarrow\leftarrow A$  se transforma por dualidade no cenário  $A \rightarrow\rightarrow B$ . Pela primeira parte desta demonstração  $\bar{\Pi}_N(\bar{x}) \rightarrow 1$ , como  $\bar{\Pi}_N(\bar{x}) = 1 - \Pi_N(x)$  segue que  $\Pi_N(x) \rightarrow 0$ . ■



## Capítulo 4

# Processo de Moran com três estratégias

Neste capítulo estudaremos o processo de Moran para populações com três tipos de indivíduos. Mais explicitamente queremos entender as probabilidades de fixação de um determinado tipo de indivíduo, ou estratégia. Veremos que diferente do caso para duas estratégias, no processo de Moran com três estratégias não temos uma fórmula exata como (2.13) para as probabilidades de fixação, ao invés disso elas são dadas como solução de um sistema de equações lineares.

O resultado acima também aparece em [28]. Dentre outros resultados que aparecem no trabalho citado, está a apresentação de uma possível classificação para a dinâmica estocástica com três estratégias. A classificação sugerida por Wang et al em [28] se baseia nas probabilidades de fixação global e local, definidas pelos autores, de um único indivíduo de determinado tipo, aparentemente buscando alguma analogia com o trabalho apresentado em [25]. Embora com resultados muito sugestivos, o trabalho de Wang et al [28] não fornece provas para os mesmos. Com relação às probabilidades de fixação para três estratégias, acrescentaremos rigor matemático a este resultado mostrando que as mesmas estão bem definidas. Mais especificamente, provaremos que o sistema linear, para as probabilidades de fixação possui uma única solução.

Ao longo deste capítulo apresentaremos também alguns resultados gerais baseados em acoplamento de cadeias de Markov. Esses resultados nos fornecerão cotas superiores e inferiores para as probabilidades de fixação. Apresentaremos também alguns resultados particulares que levam em consideração o comportamento das aptidões em algumas regiões específicas do simplexo onde os estados da cadeia estão representados. Por fim, utilizaremos o conjunto de resultados apresentados neste capítulo para entender, do ponto de vista estocástico, o problema da evolução da cooperação tratado em

[21]. No artigo citado os autores fizeram um estudo sobre a dinâmica determinística em uma população com três tipos de indivíduos adotando apenas estratégias reativas do tipo das que obtiveram destaque no experimento computacional de Nowak e Sigmund publicado em 1992, [20].

## 4.1 Definição e notação para o processo de Moran com três estratégias

Consideremos uma população de tamanho finito fixo com  $N$  indivíduos divididos em três tipos, digamos  $A$ ,  $B$  e  $C$ . Em cada unidade de tempo o estado da população será dado em termos das quantidades de indivíduos dos tipos  $A$  e  $B$ . Assim, no instante  $n \in \{0, 1, 2, \dots\}$ , o estado denotado por  $X_n = (i, j)$  representa uma quantidade de  $i$  indivíduos do tipo  $A$  e  $j$  indivíduos do tipo  $B$ . Como o tamanho da população é fixo, temos obviamente  $N - i - j$  indivíduos do tipo  $C$ . Definiremos

$$\Lambda_N = \{(i, j) : i, j \in S \text{ e } i + j \leq N\},$$

o conjunto de todos os estados da nossa população, onde  $S = \{0, 1, \dots, N\}$ . Cada um desses estados pode ser representado como nó de uma rede triangular em um triângulo equilátero unitário  $ABC$ , veja a Figura 4.1. Representaremos o estado  $(i, j) \in \Lambda_N$  como o ponto alcançado pelo vetor  $\frac{i}{N} \vec{CA} + \frac{j}{N} \vec{CB}$  a partir do vértice  $C$ . Note que, com esta convenção, os vértices do triângulo  $ABC$  representam os estados onde a população é composta por um único tipo de indivíduo. Já os lados do triângulo representam os estados onde temos apenas dois tipos de indivíduos.

Em determinados momentos, no decorrer deste capítulo, utilizaremos a representação geométrica dos estados em  $\Lambda_N$  e sempre nos referiremos aos estados da nossa população e suas representações geométricas como sinônimos.

Alguns resultados que apresentaremos mais adiante neste capítulo se referem ao comportamento da função probabilidade de fixação quando a fração de indivíduos é mantida fixa mas o tamanho da população tende ao infinito. Resultados semelhantes foram obtidos no Capítulo 3. Com esse intuito, para ser usado posteriormente, definiremos o conjunto compacto

$$\Lambda = \{(x, y) \in \mathbb{R}^2 : x \geq 0, y \geq 0, x + y \leq 1\}. \quad (4.1)$$

Nesse conjunto, o elemento  $(x, y)$  será identificado pelo ponto no triângulo  $ABC$  alcançado a partir do vértice  $C$  pelo vetor  $x \vec{CA} + y \vec{CB}$ . Note que para todo  $N$  positivo, o conjunto  $\frac{\Lambda_N}{N} = \{(\frac{i}{N}, \frac{j}{N}) : (i, j) \in \Lambda_N\}$  está contido em  $\Lambda$ .

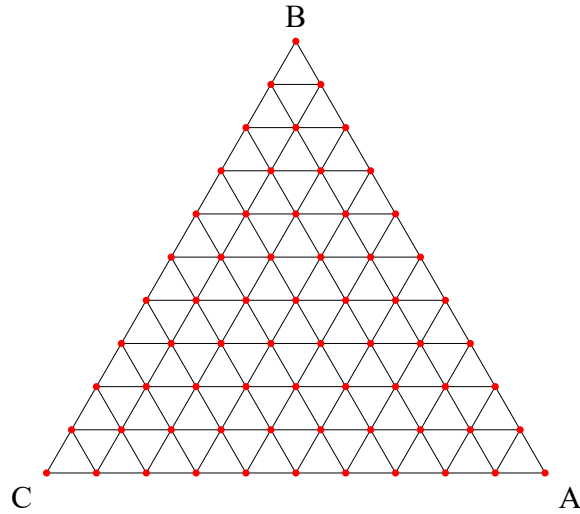


Figura 4.1: A malha triangular representa os estados de uma população no processo de Moran com estratégias  $A$ ,  $B$  e  $C$ . Neste caso, o tamanho da população é  $N = 10$ .

Como no caso de duas estratégias, o processo de Moran para três estratégias tem sua dinâmica populacional modelada por dois sorteios aleatórios e independentes. A cada unidade de tempo um indivíduo é sorteado de forma aleatória e uniforme para morrer, e um indivíduo é sorteado para se reproduzir, gerando um descendente de seu mesmo tipo. Também consideramos aqui que *não há mutações* ao longo do tempo. O sorteio de reprodução leva em consideração as aptidões dos indivíduos de forma semelhante ao caso para duas estratégias, como veremos logo adiante.

Com base na prescrição padrão da Teoria de Jogos Evolutiva, as aptidões serão calculadas em termos de uma matriz de pagamento, do parâmetro de intensidade de seleção  $w \in [0, 1]$  e do tamanho da população  $N$ . Consideramos que cada indivíduo interage igualmente com o restante da população e cada interação gera uma recompensa para os dois envolvidos. A matriz de pagamento  $M$  será uma matriz positiva  $3 \times 3$ , onde o elemento  $m_{ij} > 0$  é a recompensa que um indivíduo do tipo  $i$  recebe ao interagir com um indivíduo do tipo  $j$ . Indexaremos como indivíduos dos tipos 1, 2 e 3 os indivíduos dos tipos  $A$ ,  $B$  e  $C$  respectivamente.

Definimos então as funções de aptidão  $f, g$  e  $h$  para indivíduos dos tipos  $A, B$  e

$C$ , respectivamente, de modo análogo a (2.17) e (2.18), por

$$\begin{aligned} f_{ij} &= 1 - w + w \left[ m_{11} \frac{i-1}{N-1} + m_{12} \frac{j}{N-1} + m_{13} \frac{N-i-j}{N-1} \right] \\ g_{ij} &= 1 - w + w \left[ m_{21} \frac{i}{N-1} + m_{22} \frac{j-1}{N-1} + m_{23} \frac{N-i-j}{N-1} \right] \\ h_{ij} &= 1 - w + w \left[ m_{31} \frac{i}{N-1} + m_{32} \frac{j}{N-1} + m_{33} \frac{N-i-j-1}{N-1} \right]. \end{aligned} \quad (4.2)$$

Para serem usadas mais a adiante, definiremos também as *aptidões determinísticas*

$$\begin{aligned} F(x, y) &= 1 - w + w [m_{11}x + m_{12}y + m_{13}(1 - x - y)] \\ G(x, y) &= 1 - w + w [m_{21}x + m_{22}y + m_{23}(1 - x - y)] \\ H(x, y) &= 1 - w + w [m_{31}x + m_{32}y + m_{33}(1 - x - y)], \end{aligned} \quad (4.3)$$

onde  $(x, y) \in \Lambda$  e  $w \in [0, 1]$ . A utilização do parâmetro de intensidade de seleção  $w$  na definição das aptidões determinísticas foi introduzida por Taylor et al em 2004, [19]. Antes disso a aptidão era definida como em (2.1) no Capítulo 2 que é equivalente à definição apresentada acima quando tomamos  $w = 1$ . Observe que podemos escrever as equações (4.2) em termos de frações populacionais  $x = i/N$  e  $y = j/N$  de indivíduos dos tipos  $A$  e  $B$  e então as funções aptidões em (4.3) serão compostas por um termo independente de  $N$  mais correções que tendem a 0 quando  $N \rightarrow \infty$ . Assim podemos escrever as aptidões “estocásticas” em termos das determinísticas e vice-versa. Veja, por exemplo, que

$$\begin{aligned} f_{ij} &= 1 - w + w \frac{N}{N-1} [m_{11}x + m_{12}y + m_{13}(1 - x - y)] - \frac{w m_{11}}{N-1} \\ &= F(x, y) - \frac{w m_{11}}{N-1} + w \left( \frac{N}{N-1} - 1 \right) [m_{11}x + m_{12}y + m_{13}(1 - x - y)] \\ &= F(x, y) + O\left(\frac{1}{N}\right), \end{aligned} \quad (4.4)$$

onde  $x = i/N$ ,  $y = j/N$ . Expressões análogas valem também para  $g_{ij}$ ,  $h_{ij}$ .

Como já mencionamos, o sorteio de reprodução no processo de Moran leva em consideração as aptidões dos indivíduos. Mais especificamente, considerando o estado  $(i, j) \in \Lambda_N$ , definimos

$$S_{ij} = i f_{ij} + j g_{ij} + (N - i - j) h_{ij} \quad (4.5)$$

e, assim como em (2.20), a probabilidade de sortear um indivíduo do tipo  $A$  para se reproduzir estando no estado  $(i, j)$  será  $\frac{i f_{ij}}{S_{ij}}$ . Analogamente, para o mesmo estado,

com probabilidades  $\frac{jg_{ij}}{S_{ij}}$  e  $\frac{(N-i-j)h_{ij}}{S_{ij}}$  sorteamos respectivamente, indivíduos dos tipos  $B$  e  $C$  para se reproduzirem.

Como o sorteio de morte é uniforme, então no estado  $(i, j)$ ,  $A$  é sorteado para morrer com uma probabilidade de  $\frac{i}{N}$ . Para os tipos  $B$  e  $C$  as probabilidades de sorteio para morte nesse estado são  $\frac{j}{N}$  e  $\frac{N-i-j}{N}$ .

Como no caso do processo de Moran para duas estratégias, a evolução temporal do estado da população será uma cadeia de Markov. Veremos agora as probabilidades de transição de nossa cadeia. Note que como a cada unidade de tempo é realizado apenas um sorteio de morte e um sorteio de reprodução a quantidade de indivíduos de cada tipo pode aumentar ou diminuir de uma unidade ou permanecer constante. Portanto, estando no estado  $(i, j)$ , as únicas probabilidades de transição não nulas são de  $(i, j)$  para  $(i+1, j-1)$ ,  $(i+1, j)$ ,  $(i, j+1)$ ,  $(i, j-1)$ ,  $(i-1, j+1)$ ,  $(i-1, j)$  ou de  $(i, j)$  para  $(i, j)$ . Equivalentemente, a cada unidade de tempo, o ponto que representa um determinado estado no triângulo  $ABC$  permanece fixo ou se movimenta para um de seus 6 vizinhos mais próximos da malha triangular da Figura 4.1.

Seja  $p_{ij}^{XY}$  a probabilidade de sortear um indivíduo do tipo  $X$  para reprodução e um indivíduo do tipo  $Y$  para morte quando o estado é  $(i, j) \in \Lambda_N$ . Então a probabilidade de se passar do estado  $(i, j)$  para o estado  $(i+1, j-1)$ , por exemplo, será denotada por  $p_{ij}^{AB}$ . Como os sorteios de reprodução e morte são independentes, usando as probabilidades de reprodução e morte que acabamos de definir temos

$$p_{ij}^{AB} = \frac{if_{ij}}{S_{ij}} \frac{j}{N}. \quad (4.6)$$

Analogamente, as demais probabilidades de transição partindo do estado  $(i, j)$  são dadas por

$$\begin{aligned} p_{ij}^{BA} &= \frac{jg_{ij}}{S_{ij}} \frac{i}{N}, & p_{ij}^{AC} &= \frac{if_{ij}}{S_{ij}} \frac{N-i-j}{N}, \\ p_{ij}^{CA} &= \frac{(N-i-j)h_{ij}}{S_{ij}} \frac{i}{N}, & p_{ij}^{BC} &= \frac{jg_{ij}}{S_{ij}} \frac{N-i-j}{N}, \\ p_{ij}^{CB} &= \frac{(N-i-j)h_{ij}}{S_{ij}} \frac{j}{N} \end{aligned} \quad (4.7)$$

e

$$p_{ij}^{const} \equiv p_{ij}^{AA} + p_{ij}^{BB} + p_{ij}^{CC} = 1 - (p_{ij}^{AB} + p_{ij}^{BA} + p_{ij}^{AC} + p_{ij}^{CA} + p_{ij}^{BC} + p_{ij}^{CB}). \quad (4.8)$$

Os estados  $(0, 0)$ ,  $(0, N)$  e  $(N, 0)$  são estados absorventes da cadeia de Markov e os demais estados em  $\Lambda_N$  são estados transientes. Pela Proposição 2.2 todas as

trajetórias que começam em um estado transiente acabarão em um estado absorvente com probabilidade 1 depois de um período de tempo suficientemente longo. Em outras palavras, sempre haverá a fixação de uma das três estratégias. Uma pergunta natural a se fazer é sobre o comportamento das três funções probabilidade de fixação e como elas dependem do estado inicial da cadeia.

Vamos chamar de  $\alpha_{ij}$ ,  $\beta_{ij}$  e  $\gamma_{ij}$  as probabilidades de fixação de indivíduos dos tipos  $A$ ,  $B$  e  $C$ , respectivamente, se o estado inicial for  $(i, j)$ . Vimos que a cada unidade de tempo o estado pode assumir sete possibilidades com uma probabilidade de transição não-nula bem definida pra cada uma delas. Considerando esse fato, a probabilidade de fixação  $\alpha_{ij}$  pode ser escrita como

$$\begin{aligned} \alpha_{ij} = & p_{ij}^{AB} \alpha_{i+1,j-1} + p_{ij}^{BA} \alpha_{i-1,j+1} + p_{ij}^{AC} \alpha_{i+1,j} + p_{ij}^{CA} \alpha_{i-1,j} + p_{ij}^{BC} \alpha_{i,j+1} \\ & + p_{ij}^{CB} \alpha_{i,j-1} + p_{ij}^{const} \alpha_{ij} . \end{aligned}$$

Reorganizando os termos da expressão acima temos

$$\begin{aligned} \alpha_{ij} = & \frac{1}{1 - p_{ij}^{const}} \left[ p_{ij}^{AB} \alpha_{i+1,j-1} + p_{ij}^{BA} \alpha_{i-1,j+1} + p_{ij}^{AC} \alpha_{i+1,j} + p_{ij}^{CA} \alpha_{i-1,j} \right. \\ & \left. + p_{ij}^{BC} \alpha_{i,j+1} + p_{ij}^{CB} \alpha_{i,j-1} \right] . \end{aligned} \quad (4.9)$$

Como  $1 - p_{ij}^{const} = p_{ij}^{AB} + p_{ij}^{BA} + p_{ij}^{AC} + p_{ij}^{CA} + p_{ij}^{BC} + p_{ij}^{CB}$ , segue de (4.9) que  $\alpha_{ij}$  é uma média ponderada dos valores da mesma função nos 6 vizinhos mais próximos ao estado  $(i, j)$  na malha triangular. A mesma conclusão vale se trocarmos  $\alpha_{ij}$  por  $\beta_{ij}$  ou  $\gamma_{ij}$ . Essas mesmas relações para as probabilidades de fixação também podem ser encontradas em [28].

Para cada estado de  $\Lambda_N$  representado por um nó da malha no interior do triângulo  $ABC$  temos uma equação do tipo (4.9). Nos demais estados representados pelos pontos da malha sobre a fronteira do triângulo, os valores da função  $\alpha_{ij}$  são conhecidos. Note que uma vez atingidos os estados representados em um dos lados do triângulo, as únicas probabilidades de transição não nulas são para os estados representados pelos pontos vizinhos nesse mesmo lado do triângulo. Isso porque devido à hipótese de ausência de mutação, um indivíduo de um certo tipo só pode ser gerado por outro de seu mesmo tipo. Para os pontos no lado  $BC$ , temos

$$\alpha_{0,j} = 0 , \quad (4.10)$$

$j = 0, \dots, N$ , pois nesse lado do triângulo não temos indivíduos do tipo  $A$ . Nos demais lados da fronteira de  $ABC$ , como temos no máximo dois tipos de indivíduos,



usamos (2.13). No lado  $AB$  temos

$$\alpha_{i,N-i} = \frac{1 + \sum_{j=1}^{i-1} \prod_{k=1}^j (r_k^{AB})^{-1}}{1 + \sum_{j=1}^{N-1} \prod_{k=1}^j (r_k^{AB})^{-1}}, \quad (4.11)$$

$i = 1, 2, \dots, N$ , onde  $r_k^{AB} = \frac{f_{k,N-k}}{g_{k,N-k}}$ , é a aptidão relativa dos indivíduos do tipo  $A$  com relação aos indivíduos do tipo  $B$ . Analogamente, no lado  $AC$ ,

$$\alpha_{i,0} = \frac{1 + \sum_{j=1}^{i-1} \prod_{k=1}^j (r_k^{AC})^{-1}}{1 + \sum_{j=1}^{N-1} \prod_{k=1}^j (r_k^{AC})^{-1}}, \quad (4.12)$$

para  $i = 1, 2, \dots, N$  e com  $r_k^{AC} = \frac{f_{k,0}}{h_{k,0}}$ .

Para calcular os valores de  $\alpha_{ij}$  nos pontos da malha no interior do triângulo precisamos resolver um sistema linear com  $(N-1)(N-2)/2$  incógnitas, cujas equações são obtidas de (4.9) para cada ponto interior ao triângulo.

Em nosso problema, as equações (4.10), (4.11) e (4.12) atuam como condições de contorno de Dirichlet. Este problema tem algumas semelhanças com o problema de aproximar a solução de um problema bidimensional de Dirichlet para a equação de Laplace usando diferenças finitas, veja [23]. Na aproximação da equação de Laplace bidimensional em uma rede retangular aparece uma média aritmética simples de 4 pontos de rede vizinhos. Já em nosso problema temos uma média ponderada de 6 vizinhos.

Os problemas do cálculo para probabilidades de fixação  $\beta_{ij}$  e  $\gamma_{ij}$  são completamente análogos. Note que as probabilidades de transição que aparecem em (4.9) não mudam, independente de estarmos pensando na fixação de  $A$ ,  $B$  ou  $C$ . Portanto as equações (4.9) são exatamente as mesmas. As únicas mudanças ocorrerão nas condições de contorno (4.10), (4.11) e (4.12), pois essas sim dependem diretamente da função probabilidade de fixação considerada e devem ser substituídas por suas análogas.

A seguir mostraremos que o problema de encontrar as probabilidades de fixação para o processo de Moran com três estratégias está bem definido, pois os sistemas lineares correspondentes à fixação dos tipos  $A$ ,  $B$  e  $C$  possuem cada um, uma única solução.

Diremos que  $R \subset \Lambda_N$  é uma região conexa se para quaisquer estados  $(i_1, j_1)$  e  $(i_2, j_2)$  em  $R$  existe um caminho entre os pontos correspondentes no triângulo  $ABC$  passando somente pelas ligações da malha triangular e sem passar por pontos representando estados fora de  $R$ . Diremos também que um estado está no interior de  $R$  se o ponto que o representa tiver exatamente 6 vizinhos à distância  $1/N$  na malha e todos eles representarem estados em  $R$ . Caso contrário, diremos que é um ponto de fronteira de  $R$ .

A seguir vejamos um resultado que utilizaremos para provar a unicidade das soluções para as probabilidades de fixação. Este resultado é uma generalização de uma propriedade já bem conhecida das soluções da equação de Laplace e que neste trabalho denominamos de Propriedade do máximo e do mínimo.

**Proposição 4.1** (Propriedade do máximo e do mínimo). *Seja  $R \subset \Lambda_N$  conexo e  $\alpha$  uma solução das equações (4.9) com condições de fronteira de Dirichlet arbitrárias em  $R$ . Então o máximo e o mínimo de  $\alpha$  em  $R$  estão na fronteira de  $R$ . A mesma propriedade continua valendo para o máximo e o mínimo de  $\beta$  e  $\gamma$ .*

**Demonstração:** Suponha que a função probabilidade de fixação  $\alpha$  atinja seu máximo no estado  $(i_*, j_*)$  no interior de  $R$ .

Sabemos de (4.9) que  $\alpha_{i_*, j_*}$  é a média ponderada da função  $\alpha$  nos estados representados pelos 6 vizinhos mais próximos do ponto  $(i_*, j_*)$  em  $\Lambda_N$ , todos em  $R$ . Pela suposição de  $(i_*, j_*)$  ser um ponto de máximo de  $\alpha$ ,  $\alpha_{i_*, j_*}$  é maior ou igual a todos os valores de  $\alpha$  nos 6 vizinhos mais próximos de  $(i_*, j_*)$ . E devido ao fato de  $\alpha_{i_*, j_*}$  ser uma média desses valores,  $\alpha_{i_*, j_*}$  não pode ser estritamente maior que nenhum deles. Logo  $\alpha$  é constante em todos esses 7 estados. Repetindo este argumento para os vizinhos mais próximos dos vizinhos mais próximos, e assim sucessivamente, concluimos que se  $\alpha$  tem um máximo no interior de  $R$  então  $\alpha$  é constante em  $R$ . Nesse caso, o máximo também ocorre na fronteira de  $R$ .

Com argumentos similares mostramos que o resultado vale para o mínimo de  $\alpha$  e também para as funções  $\beta$  e  $\gamma$ . ■

Agora podemos provar a unicidade das soluções para as probabilidades de fixação.

**Teorema 4.2** (Unicidade de  $\alpha$ ,  $\beta$  e  $\gamma$ ). *O sistema linear de equações (4.9) para  $i, j \in \{1, 2, \dots, N-1\}$ ,  $i+j < N$ , com condições de contorno (4.10), (4.11) e (4.12) tem uma única solução. O mesmo vale para os sistemas análogos para  $\beta$  e  $\gamma$ .*

**Demonstração:** Ordenando de alguma forma os pontos de  $\Lambda_N$  podemos escrever o sistema linear para  $\alpha$  em forma de matriz  $EX = F$ , onde  $E$  é uma matriz quadrada de dimensão  $(N-1)(N-2)/2$  e  $F$  é uma matriz coluna que depende apenas das condições de contorno (4.10), (4.11) e (4.12) calculadas nos pontos da fronteira de  $\Lambda_N$ .

Consideremos o sistema linear homogêneo correspondente  $EX = 0$ . Afirmamos que esse sistema possui apenas a solução trivial  $X = 0$ . De fato, a condição de contorno para o sistema linear  $EX = 0$  nos diz que a  $\alpha$  é identicamente nula em todos os pontos da fronteira de  $\Lambda_N$ . Pela Proposição 4.1, tomando  $R = \Lambda_N$  temos que o máximo e o mínimo das soluções de  $EX = 0$  são iguais a 0 e portanto  $\alpha$  é identicamente nula.

Consequentemente, se o sistema  $EX = 0$  possui apenas a solução trivial,  $\det E \neq 0$ . Daí segue que  $E$  é invertível e  $EX = F$  tem uma única solução.

Para mostrar a unicidade de  $\beta$  e  $\gamma$  usamos o fato de que as probabilidades de transição presentes em (4.9) não mudam independentemente se estamos interessados na fixação de  $A$ ,  $B$  ou  $C$ . Logo a mesma matriz de coeficientes  $E$  aparece também como a matriz de coeficientes dos sistemas lineares correspondentes. ■

## 4.2 Acoplamento e resultados gerais

Vimos que as probabilidades de fixação para o processo de Moran com três estratégias podem ser calculadas através das soluções de um sistema linear e não mais de forma explícita como (2.13), no caso de duas estratégias. Isso dificulta uma análise mais detalhada do comportamento das funções probabilidade de fixação. No entanto, para ajudar a contornar este problema, mostraremos que é possível exibir cotas inferiores e superiores para as probabilidades de fixação. Essas cotas serão obtidas pelo *método de acoplamento* [7, 27].

O acoplamento é uma ferramenta para comparar duas ou mais variáveis aleatórias construindo-as simultaneamente através do mesmo dispositivo aleatório. Para uma definição mais formal nos basearemos em [27]. Vejamos a seguir algumas definições importantes:

**Definição 4.3.** *Seja  $X$  uma variável aleatória. Uma cópia de  $X$  é uma variável aleatória  $\hat{X}$  com a mesma distribuição de  $X$ . É a notação para isso é:*

$$X \stackrel{D}{=} \hat{X} .$$

**Definição 4.4.** *Um acoplamento de uma coleção de variáveis aleatórias  $X_i$  com  $i$  pertencente a algum conjunto enumerável  $I$  é uma família de variáveis aleatórias  $(\hat{X}_i : i \in I)$  onde  $\hat{X}_i$  tem a mesma distribuição de  $X_i$  para todo  $i$ .*

**Definição 4.5.** *Seja  $X$  uma variável aleatória. Dizemos que  $X$  tem função distribuição  $J$  se  $P(X \leq x) = J(x)$ ,  $x \in \mathbb{R}$ .*

Note que a função distribuição de uma variável aleatória é não decrescente.

**Definição 4.6.** *Seja  $X$  uma variável aleatória com função distribuição  $J$ . A inversa generalizada de  $J$  é definida por*

$$J^{-1}(u) = \inf\{x \in \mathbb{R} : J(x) \geq u\}$$

com  $u \in [0, 1]$ .

Vejam a seguir uma maneira de encontrar cópias de variáveis aleatórias utilizando o mesmo dispositivo aleatório.

Considere uma variável aleatória  $X$  com função distribuição  $J$ . Utilizando a definição de inversa generalizada de  $J$ , e tomando  $U$ , uma variável aleatória uniformemente distribuída em  $[0, 1]$  temos que

$$\hat{X} = J^{-1}(U)$$

é uma cópia de  $X$ .

Note que  $P(\hat{X} \leq x) = P(J^{-1}(U) \leq x) = P(U \leq J(x)) = J(x)$ , ou seja,  $X$  e  $\hat{X}$  têm de fato a mesma distribuição. Portanto, podemos obter uma cópia para qualquer variável aleatória  $Y$  utilizando a variável aleatória  $U$  uniformemente distribuída em  $[0, 1]$ .

Um resultado interessante que merece ser mencionado neste texto diz respeito à dominância estocástica, [27]. Antes de enunciá-lo vejamos mais algumas definições importantes.

**Definição 4.7.** *Sejam  $X$  e  $X'$  duas variáveis aleatórias com funções distribuição  $J$  e  $J'$  respectivamente. Se  $J(x) \geq J'(x)$  então dizemos que  $X$  é dominada estocasticamente por  $X'$  e denotamos esse fato por*

$$X \stackrel{D}{\leq} X' .$$

**Definição 4.8.** *Sejam  $X$  e  $X'$  duas variáveis aleatórias. Se  $(\hat{X}, \hat{X}')$  é um acoplamento de  $X$  e  $X'$  então dizemos que  $\hat{X}$  é dominado pontualmente por  $\hat{X}'$  se*

$$\hat{X} \leq \hat{X}' .$$

O resultado a seguir se encontra em [27].

**Proposição 4.9.** *Sejam  $X$  e  $X'$  duas variáveis aleatórias. Então  $X \stackrel{D}{\leq} X'$  se, e só se, existir um acoplamento  $(\hat{X}, \hat{X}')$  de  $X$  e  $X'$  tal que  $\hat{X} \leq \hat{X}'$ .*

**Demonstração:** Sejam  $J$  e  $J'$  as funções distribuição de  $X$  e  $X'$ , respectivamente. Se  $X \stackrel{D}{\leq} X'$  então  $J(x) \geq J'(x)$  e portanto

$$\{x \in \mathbb{R} : J'(x) \geq u\} \subseteq \{x \in \mathbb{R} : J(x) \geq u\} , \quad (4.13)$$

com  $u \in [0, 1]$ . De (4.13), segue que  $J'^{-1}(u) \geq J^{-1}(u)$ , o que implica  $J'^{-1}(U) \geq J^{-1}(U)$ , onde  $U$  é uma variável aleatória uniformemente distribuída em  $[0, 1]$ . Fazendo  $J^{-1}(U) = \hat{X}$  e  $J'^{-1}(U) = \hat{X}'$  segue a primeira implicação.

Por outro lado, se  $\hat{X} \leq \hat{X}'$  então  $\{x \in \mathbb{R} : \hat{X}' \leq x\} \subseteq \{x \in \mathbb{R} : \hat{X} \leq x\}$  de onde segue que  $P(\hat{X}' \leq x) \leq P(\hat{X} \leq x)$ , para todo  $x \in \mathbb{R}$ . Logo  $J'(x) \leq J(x)$  de onde segue a última implicação. ■

Como já dissemos no início desta seção utilizaremos o método de acoplamento para exibir cotas superiores e inferiores para as probabilidades de fixação. Mais especificamente, dado um processo de Moran com três estratégias, que chamaremos de *cadeia objetivo*, construiremos um processo de nascimento e morte como definido na Seção 2.2, que chamaremos de *cadeia de comparação*. Na cadeia de comparação a probabilidade de fixação é explicitamente calculável. As variáveis aleatórias que serão acopladas são as variáveis aleatórias que descrevem o deslocamento dos estados, em cada unidade de tempo, nas cadeias objetivo e de comparação. Sendo assim, para cada unidade de tempo teremos duas variáveis aleatórias, uma referente ao deslocamento na cadeia objetivo e outra referente ao deslocamento na cadeia de comparação. Construiremos cópias para essas variáveis aleatórias utilizando o método mencionado no início desta seção, isto é, considerando uma variável aleatória uniformemente distribuída em  $[0, 1]$ . Veremos que uma das cópias das variáveis aleatórias é sempre dominada pontualmente pela outra. E então, pela Proposição 4.9 uma das variáveis aleatórias será sempre dominada estocasticamente pela outra. Em outras palavras veremos que se uma certa estratégia é fixada em uma das cadeias, outra estratégia será fixada na outra.

Nos resultados a seguir, utilizaremos as notações já estabelecidas no Capítulo 2 para as probabilidades de transição e fixação dos processos de nascimento e morte, e as deste capítulo para os processos de Moran com três estratégias. Também introduziremos a seguinte notação

$$Z_{ij}^+ = p_{ij}^{AB} + p_{ij}^{AC} \quad \text{e} \quad Z_{ij}^- = p_{ij}^{BA} + p_{ij}^{CA} \quad (4.14)$$

para as probabilidades de aumentar ou diminuir o número de indivíduos do tipo  $A$ , respectivamente, quando o estado é  $(i, j)$ .

Apresentaremos a seguir um resultado geral sobre como encontrar cotas para as probabilidades de fixação no processo de Moran com três estratégias. Como já mencionamos, consideraremos a cadeia objetivo sendo o processo de Moran com três estratégias e a cadeia de comparação, o processo de nascimento-morte.

**Teorema 4.10.** *Considere um processo de Moran com três estratégias. Suponha que exista um processo de nascimento e morte com estados  $\{0, 1, 2, \dots, N\}$  tal que para todo  $(i, j) \in \Lambda_N$ , as probabilidades de nascimento e morte satisfazem*

$$a_i \leq Z_{ij}^+ \quad \text{e} \quad b_i \geq Z_{ij}^- \quad (4.15)$$

e também

$$a_{i-1} \leq 1 - Z_{ij}^- . \quad (4.16)$$

Se  $\alpha_{ij}$  denota a probabilidade de fixação da estratégia  $A$  e  $\pi_i$  é a probabilidade de fixação no estado  $N$  no processo de nascimento e morte, então

$$\alpha_{ij} \geq \pi_i \quad (4.17)$$

para todo  $(i, j) \in \Lambda_N$ .

Para demonstrar este resultado acoplaremos a cadeia objetivo e a cadeia de comparação. Consideraremos inicialmente que a quantidade de indivíduos do tipo  $A$  na cadeia objetivo e o estado na cadeia de comparação são os mesmos. Daí, segue do acoplamento e de (4.15) que sempre que houver um nascimento na cadeia de comparação, a quantidade de indivíduos do tipo  $A$  na cadeia objetivo aumentará e sempre que a quantidade de indivíduos do tipo  $A$  diminuir, haverá uma morte na cadeia de comparação. Já o acoplamento, juntamente com (4.16), nos garante que se o estado da cadeia de comparação é uma unidade a menos em relação à quantidade de indivíduos  $A$  na cadeia objetivo então, sempre que houver um nascimento na cadeia de comparação, a quantidade de indivíduos do tipo  $A$  na cadeia objetivo não diminui. Assim, a cada passo temporal, a quantidade de indivíduos do tipo  $A$  na cadeia objetivo será sempre maior ou igual ao estado da cadeia de comparação. E, portanto, sempre que houver fixação no estado  $N$  da cadeia de comparação haverá fixação da estratégia  $A$  na cadeia objetivo, de onde segue a cota inferior para a probabilidade de fixação. Vejamos a seguir a demonstração formal deste resultado.

**Demonstração:** As probabilidades de transição de uma cadeia de Markov partindo de um determinado estado sempre somam 1. E para qualquer estado  $(i, j) \in \Lambda_N$  de nossa cadeia objetivo temos no máximo sete transições possíveis a cada unidade de tempo. Sendo assim, para cada  $(i, j) \in \Lambda_N$  consideremos uma partição de  $[0, 1]$  em intervalos mutuamente disjuntos. Definiremos  $q_1(i, j) = p_{ij}^{AB}$ ,  $q_2(i, j) = q_1(i, j) + p_{ij}^{AC}$ ,  $q_3(i, j) = q_2(i, j) + p_{ij}^{BC}$ ,  $q_4(i, j) = q_3(i, j) + p_{ij}^{const}$ ,  $q_5(i, j) = q_4(i, j) + p_{ij}^{CB}$ ,  $q_6(i, j) = q_5(i, j) + p_{ij}^{CA} = 1 - p_{ij}^{BA}$  e partição de  $[0, 1]$  será dada por:  $I_1(i, j) = [0, q_1(i, j))$ ,  $I_k(i, j) = [q_{k-1}(i, j), q_k(i, j))$ ,  $k = 2, 3, \dots, 6$  e  $I_7(i, j) = [q_6(i, j), 1]$ . O tamanho de cada um desses intervalos é igual a uma das probabilidades de transição da cadeia. Note que  $\bigcup_{k=1}^7 I_k(i, j) = [0, 1]$ , a soma dos comprimentos de  $I_1(i, j)$  e  $I_2(i, j)$  é igual a  $Z_{ij}^+$  e a soma dos comprimentos de  $I_6(i, j)$  e  $I_7(i, j)$  é igual a  $Z_{ij}^-$ .

Também para cada  $i \in S$ , construímos uma outra partição de  $[0, 1]$  relacionada à cadeia de comparação:  $J_1(i) = [0, a_i)$ ,  $J_2(i) = [a_i, 1 - b_i)$  e  $J_3(i) = [1 - b_i, 1]$ . Aqui

também o comprimento de cada intervalo é equivalente a uma probabilidade de transição. De (4.15) concluímos que

$$J_1(i) \subset I_1(i, j) \cup I_2(i, j) \quad \text{e} \quad J_3(i) \supset I_6(i, j) \cup I_7(i, j). \quad (4.18)$$

Descreveremos o deslocamento no estado para a cadeia de comparação por  $-1$ ,  $0$  e  $1$ , onde  $-1$  indica uma morte,  $0$  permanência no estado atual e  $1$  um nascimento. E utilizaremos os vetores  $d_1 = (1, -1)$ ,  $d_2 = (1, 0)$ ,  $d_3 = (0, 1)$ ,  $d_4 = (0, 0)$ ,  $d_5 = (0, -1)$ ,  $d_6 = (-1, 0)$  e  $d_7 = (-1, 1)$  para descrever os possíveis deslocamentos no estado da cadeia objetivo. Por exemplo, o vetor  $d_1$  descreve o deslocamento do estado  $(i, j)$  para o estado  $(i + 1, j - 1)$ .

Suponhamos inicialmente que os estados iniciais das cadeias objetivo e de comparação são respectivamente  $X_0 = (i_0, j_0)$  e  $Y_0 = i_0$ . O acoplamento das cadeias objetivo e de comparação será realizado por uma sequência de cópias das variáveis aleatórias deslocamento em ambas as cadeias. Essas cópias serão calculadas em termos de uma sequência de variáveis aleatórias independentes uniformemente distribuídas  $U_1, U_2, U_3, \dots \in [0, 1]$  e irão determinar o estado de ambas as cadeias em todos os tempos subsequentes. No tempo 1 os estados de ambas as cadeias serão obtidos por deslocamentos calculados como funções de  $U_1$ , no tempo 2 por deslocamentos calculados como funções de  $U_2$ , e assim sucessivamente. A seguir veremos como exatamente esses deslocamentos são calculados.

Se o estado da cadeia objetivo no tempo  $\ell - 1$  é  $(i_{\ell-1}, j_{\ell-1})$ , então o  $\ell$ -ésimo deslocamento dessa cadeia será  $d_k$  se  $U_\ell \in I_k(i_{\ell-1}, j_{\ell-1})$ ,  $k = 1, 2, \dots, 7$ ,  $\ell = 1, 2, \dots$ . E se o estado na cadeia de comparação no tempo  $\ell - 1$  é  $i'_{\ell-1}$ ,  $\ell = 1, 2, \dots$ , então o deslocamento do estado dessa cadeia será  $1$ ,  $0$ , ou  $-1$ , respectivamente, se  $U_\ell$  está em  $J_1(i'_{\ell-1})$ ,  $J_2(i'_{\ell-1})$  ou  $J_3(i'_{\ell-1})$ . Note que a forma como os deslocamentos são calculados tanto na cadeia objetivo quanto na cadeia de comparação é coerente com as probabilidades de transição das cadeias.

Considerando os estados iniciais estipulados  $X_0 = (i_0, j_0)$  e  $Y_0 = i'_0$  com  $i'_0 = i_0$ , podemos observar que, devido (4.18), sempre que  $U_1 \in J_1(i'_0)$ , teremos  $U_1 \in I_1(i_0, j_0) \cup I_2(i_0, j_0)$  e sempre que  $U_1 \in I_6(i_0, j_0) \cup I_7(i_0, j_0)$ , teremos  $U_1 \in J_3(i'_0)$ . Isso quer dizer que, depois de uma unidade de tempo, sempre que houver um nascimento na cadeia de comparação, haverá o aumento no número de indivíduos do tipo  $A$  na cadeia objetivo e sempre que houver uma diminuição de indivíduos do tipo  $A$  na cadeia objetivo, haverá uma morte na cadeia de comparação. Observe que é possível ter aumento do número de indivíduos de tipo  $A$  sem que haja nascimento na cadeia de comparação, ou morte na cadeia de comparação sem que diminua o número de indivíduos de tipo  $A$ . Em todo caso, podemos concluir que  $i_1 \geq i'_1$ .

Usaremos o processo de indução para mostrar que  $i_k \geq i'_k$ ,  $\forall k \in \mathbb{N}$ . Já sabemos

que vale para  $k = 1$ . Suponhamos que  $i_k \geq i'_k$  para um dado  $k \in \mathbb{N}$ . Então, se  $i_k = i'_k$ , pelo mesmo raciocínio usado para mostrar que  $i_1 \geq i'_1$ , mostramos que  $i_{k+1} \geq i'_{k+1}$ . Se  $i_k \geq i'_k + 2$ , então como  $i_{k+1} \geq i_k - 1$  e  $i'_{k+1} \leq i'_k + 1$ , temos que  $i_{k+1} \geq i_k - 1 \geq i'_k + 1 \geq i'_{k+1}$ . Resta provar que se  $i_k = i'_k + 1$ , então continua valendo a desigualdade  $i_{k+1} \geq i'_{k+1}$ . Neste caso a condição (4.16) nos garante que se  $U_k \in J_1(i'_k)$  então  $U_k \in \bigcup_{t=1}^5 I_t(i_k, j_k)$  e, se  $U_k \in I_6(i_k, j_k) \cup I_7(i_k, j_k)$ , então  $U_k \in J_2(i'_k) \cup J_2(i'_k)$ . Em outras palavras, sempre que um nascimento ocorre na cadeia de comparação, o número de indivíduos do tipo  $A$  na cadeia objetivo não diminui e sempre que o número de indivíduos do tipo  $A$  diminui na cadeia objetivo, não ocorre um nascimento na cadeia de comparação. Assim continuaremos tendo  $i_{k+1} \geq i'_{k+1}$ .

Portanto, acoplando as cadeias objetivo e de comparação de acordo com suas respectivas probabilidades de transição e considerando os respectivos estados iniciais  $(i_0, j_0)$  e  $i_0$  concluímos que sempre que houver fixação no estado  $N$  na cadeia de comparação, haverá fixação da estratégia  $A$  na cadeia objetivo. Portanto  $\alpha_{i_0, j_0} \geq \pi_{i_0}$ . Como  $i_0$  é arbitrário, o teorema está provado. ■

Um resultado análogo pode ser usado para encontrar uma cota superior para a probabilidade de fixação em um processo de Moran com três estratégias.

**Teorema 4.11.** *Considere um processo de Moran com três estratégias e a mesma notação introduzida antes do Teorema 4.10. Se existir um processo de nascimento e morte com estados  $\{0, 1, 2, \dots, N\}$  tal que para todo  $(i, j) \in \Lambda_N$  as probabilidades de nascimento e morte satisfazem*

$$a_i \geq Z_{ij}^+ \quad e \quad b_i \leq Z_{ij}^- \quad (4.19)$$

e também

$$b_{i+1} \leq 1 - Z_{ij}^+, \quad (4.20)$$

então

$$\alpha_{i,j} \leq \pi_i \quad (4.21)$$

para todo  $(i, j) \in \Lambda_N$ .

Vimos então que podemos encontrar cotas inferiores e superiores para as probabilidades de fixação em um processo de Moran com três estratégias desde que tenhamos processos de nascimento e morte satisfazendo as hipóteses dos Teoremas 4.10 e 4.11. Mas isso nos leva a perguntar se de fato podemos encontrar cadeias de comparação que satisfaçam as hipóteses dos teoremas que acabamos de mencionar. Veremos a seguir que no processo de Moran com três estratégias e aptidões independentes da frequência tais cadeias de comparação existem. E embora o caso em que as aptidões são independentes da frequência seja considerado o mais simples, o resultado a seguir nos sugere uma forma de obter cadeias de comparação para os casos mais gerais.



**Teorema 4.12.** *Considere um processo de Moran para três tipos de indivíduos  $A$ ,  $B$  e  $C$  e população de tamanho  $N$ , com aptidões independentes da frequência dadas respectivamente por  $f > 0$ ,  $g > 0$  e  $h > 0$ . Suponha, sem perda da generalidade, que  $f > g > h$ . Então as seguintes cotas são válidas para todo  $(i, j) \in \Lambda_N$ :*

$$\frac{1 - \left(\frac{f}{g}\right)^{-i}}{1 - \left(\frac{f}{g}\right)^{-N}} \leq \alpha_{ij} \leq \frac{1 - \left(\frac{f}{h}\right)^{-i}}{1 - \left(\frac{f}{h}\right)^{-N}} \quad (4.22)$$

$$\frac{1 - \left(\frac{g}{f}\right)^{-j}}{1 - \left(\frac{g}{f}\right)^{-N}} \leq \beta_{ij} \leq \frac{1 - \left(\frac{g}{h}\right)^{-j}}{1 - \left(\frac{g}{h}\right)^{-N}} \quad (4.23)$$

$$\frac{1 - \left(\frac{h}{f}\right)^{-(N-i-j)}}{1 - \left(\frac{h}{f}\right)^{-N}} \leq \gamma_{ij} \leq \frac{1 - \left(\frac{h}{g}\right)^{-(N-i-j)}}{1 - \left(\frac{h}{g}\right)^{-N}}. \quad (4.24)$$

As desigualdades  $f > g > h$  no teorema acima indicam que os indivíduos do tipo  $A$  são mais aptos que os do tipo  $B$ , que por sua vez são mais aptos que os do tipo  $C$ . Nos concentremos na fixação dos indivíduos do tipo  $A$  para uma explicação intuitiva do resultado acima. Mais à frente veremos uma prova rigorosa.

Se os indivíduos do tipo  $B$  são mais aptos que os do tipo  $C$  isso nos leva a pensar que a fixação da estratégia  $A$  dada uma condição inicial  $(i, j)$  se torna mais difícil se alterarmos a condição inicial de forma a aumentar a quantidade de indivíduos do tipo  $B$ , mas mantendo fixa a quantidade de indivíduos do tipo  $A$  e, claro, o tamanho da população. Por outro lado, a fixação da estratégia  $A$  deve se tornar mais fácil se ao invés de aumentarmos os indivíduos do tipo  $B$  aumentarmos os do tipo  $C$ . Então a probabilidade de fixação de  $A$  no estado  $(i, N - i)$  deve ser um limitante inferior para  $\alpha_{ij}$  e a probabilidade de fixação de  $A$  no estado  $(i, 0)$  deve ser um limitante superior para  $\alpha_{ij}$ . As probabilidades de fixação de  $A$  nos estados  $(i, N - i)$  e  $(i, 0)$  podem ser calculadas usando (2.26) e produzem, respectivamente, as cotas inferior e superior de (4.22). As cotas inferiores e superiores em (4.23) e (4.24) podem ser calculados de forma análoga.

Para uma prova do Teorema 4.12 utilizaremos os Teoremas 4.10 e 4.11 com cadeias de comparação obtidas substituindo indivíduos de um tipo por indivíduos dos outros dois tipos.

A seguir apresentaremos um resultado que será usado na prova do Teorema 4.12 e na demonstração de outros resultados que veremos mais adiante.

**Proposição 4.13.** *Seja  $Z_{ij}^\pm$  definido como em (4.14). Então, para cada valor de  $i$  fixo, o mínimo de  $Z_{ij}^+$  e o máximo de  $Z_{ij}^-$  são atingidos com o mesmo valor de  $j$ . Também, o máximo de  $Z_{ij}^+$  e mínimo de  $Z_{ij}^-$  são atingidos com o mesmo valor de  $j$ .*

**Demonstração:** Usando as definições (4.14) e as fórmulas em (4.6) e (4.7), sabemos que

$$Z_{ij}^+ = i \frac{f_{ij}}{S_{ij}} \frac{N-i}{N} \quad \text{e} \quad Z_{ij}^- = \frac{jg_{ij} + (N-i-j)h_{ij}}{S_{ij}} \frac{i}{N} = \left(1 - i \frac{f_{ij}}{S_{ij}}\right) \frac{i}{N}.$$

Então para  $i$  fixo, vemos claramente que o mesmo valor de  $j$  que minimiza  $i \frac{f_{ij}}{S_{ij}}$  também maximiza  $1 - i \frac{f_{ij}}{S_{ij}}$ . ■

Finalmente provaremos o Teorema 4.12:

**Demonstração:** Consideremos nossa cadeia objetivo um processo de Moran com indivíduos dos tipos  $A$ ,  $B$  e  $C$  e aptidões independentes da frequência dadas respectivamente por  $f$ ,  $g$  e  $h$ . Consideremos também, como cadeia de comparação, um processo de Moran com indivíduos dos tipos  $A$  e  $B$  cujas aptidões também são independentes da frequência e dadas por  $f$  e  $g$ , respectivamente. Usaremos as notações já definidas no Capítulo 2 para processos de Moran e processos de nascimento e morte. Mais especificamente,  $a_i$  será a probabilidade de aumentar de  $i$  para  $i+1$  o número de indivíduos do tipo  $A$  na cadeia de comparação e  $b_i$  a probabilidade de diminuir de  $i$  para  $i-1$  o número de indivíduos do tipo  $A$  na mesma cadeia. Tomaremos também  $Z_{ij}^+$  e  $Z_{ij}^-$  como em (4.14), isto é as probabilidades de aumentar e diminuir o número de indivíduos do tipo  $A$  de  $i$  para  $i \pm 1$ , respectivamente, na cadeia objetivo. Assim temos que

$$\begin{aligned} a_i &= \frac{if}{if + (N-i)g} \frac{N-i}{N}, & Z_{ij}^+ &= \frac{if}{if + jg + (N-i-j)h} \frac{N-i}{N}, \\ b_i &= \frac{(N-i)g}{if + (N-i)g} \frac{i}{N}, & Z_{ij}^- &= \frac{jg + (N-i-j)h}{if + jg + (N-i-j)h} \frac{i}{N}. \end{aligned}$$

Como  $g > h$ ,  $if + (N-i)g = if + jg + (N-i-j)g \geq if + jg + (N-i-j)h$  para todo  $(i, j) \in \Lambda_N$ . Logo

$$a_i \leq Z_{ij}^+ \tag{4.25}$$

para todo  $(i, j) \in \Lambda_N$ .

Note que  $a_i = Z_{i, N-i}^+$  e  $b_i = Z_{i, N-i}^-$ . Ainda,  $a_i \leq Z_{i, j}^+$  para todo  $j = 0, 1, \dots, N-i$ . Pela Proposição 4.13 temos que  $Z_{i, N-i}^- \geq Z_{ij}^-$  para todo  $(i, j) \in \Lambda_N$ , ou seja,

$$b_i \geq Z_{ij}^- \tag{4.26}$$

para todo  $(i, j) \in \Lambda_N$ .

Mostramos então que as condições (4.15) do Teorema 4.10 são satisfeitas. Se provarmos que a condição (4.16) é verdadeira, então o limite inferior em (4.22) seguirá diretamente do Teorema 4.10.

De fato, depois de algumas manipulações algébricas, podemos ver que

$$\begin{aligned}
& 1 - Z_{ij}^- - a_{i-1} = \\
& = \frac{1}{NS_{ij}S_{i-1,N-i+1}} \left\{ i(i-1)^2 f^2 + (N-i+1)(N-i)g S_{ij} \right. \\
& + \left. if[(N-i-j)(g-h) + [(i-1)(N-i) + i]g] + [jg + (N-i-j)h]f \right\} .
\end{aligned}$$

Como todos os termos dentro das chaves na expressão acima são claramente não-negativos e o denominador  $NS_{ij}S_{i-1,N-i+1}$  é positivo, a condição (4.16) é verificada.

Todas as cotas restantes podem ser provados de maneira análoga, usando o Teorema 4.10 ou o Teorema 4.11 e trocando os tipos de indivíduos da cadeia de comparação pelos adequados a cada caso. ■

Alguns resultados que veremos neste capítulo dizem respeito às probabilidades de fixação de uma determinada estratégia quando a população é suficientemente grande. Esse foi o tema do Capítulo 3, onde estudamos o comportamento assintótico das probabilidades de fixação para duas estratégias. Nessa linha, o Teorema 4.12 possui uma consequência bem interessante sobre o comportamento das probabilidades de fixação  $\alpha$ ,  $\beta$  e  $\gamma$ , quando o tamanho da população,  $N$ , tende a infinito. Para populações grandes é de esperar que a aleatoriedade do processo de Moran não tenha um papel tão importante no resultado final da evolução. Então, se o processo de Moran for compatível com a seleção natural, apenas os indivíduos mais aptos devem sobreviver. Para entendermos melhor o comportamento das probabilidades de fixação quando a população é grande, vamos fixar as frações  $x$ ,  $y$  e  $1-x-y$  de indivíduos  $A$ ,  $B$  e  $C$  e deixar o número de indivíduos tender a infinito. De forma análoga a (2.37), dado  $(x, y) \in \Lambda$  definiremos

$$\begin{aligned}
A_N(x, y) &= \alpha_{[Nx],[Ny]} , \\
B_N(x, y) &= \beta_{[Nx],[Ny]} , \\
\Gamma_N(x, y) &= \gamma_{[Nx],[Ny]} ,
\end{aligned} \tag{4.27}$$

onde  $[z]$  denota o inteiro mais próximo a  $z$  e  $\Lambda$  é o conjunto definido em (4.1).

**Corolário 4.14.** *Considere as mesmas hipóteses do Teorema 4.12. Então, para qualquer  $(x, y) \in \Lambda$ ,  $A_N(x, y) \xrightarrow{N \rightarrow \infty} 1$ ,  $B_N(x, y) \xrightarrow{N \rightarrow \infty} 0$  e  $\Gamma_N(x, y) \xrightarrow{N \rightarrow \infty} 0$ .*

**Demonstração:** Pelo Teorema 4.12,

$$A_N(x, y) \geq \frac{1 - \left(\frac{g}{f}\right)^{[Nx]}}{1 - \left(\frac{g}{f}\right)^N} .$$

Tomando o limite  $N \rightarrow \infty$  e usando que  $f > g > 0$  segue que  $A_N(x, y) \xrightarrow{N \rightarrow \infty} 1$ . Os resultados para  $B_N$  e  $\Gamma_N$  seguem do fato de que  $A_N + B_N + \Gamma_N = 1$  e do resultado para  $A_N$ . ■

O próximo teorema é uma generalização das ideias apresentadas no Teorema 4.12 e funciona como uma “receita” geral para construir cadeias de comparação que satisfaçam as hipóteses dos Teoremas 4.10 e 4.11. No Teorema 4.12 vimos que podemos construir cadeias de comparação que cumprem bem esse papel independente do tamanho da população considerada. No resultado que veremos a seguir exigimos que o tamanho da população seja grande o suficiente. Embora não tenhamos certeza de que essa hipótese seja realmente necessária, ela é suficiente.

**Teorema 4.15.** *Considere um processo de Moran com três estratégias e as notações introduzidas no Teorema 4.10. Defina um processo de nascimento e morte de comparação com probabilidades de nascimento e morte, respectivamente dadas por*

$$a_i^{low} = \min_j Z_{ij}^+ \quad \text{e} \quad b_i^{low} = \max_j Z_{ij}^- . \quad (4.28)$$

Se  $\pi_i^{low}$  denota a probabilidade de fixação no estado  $N$  do processo de nascimento e morte de comparação e  $\alpha_{ij}$  denota a probabilidade de fixação do processo de Moran para o tipo  $A$  com estado inicial  $(i, j)$  então, para  $N$  suficientemente grande,

$$\alpha_{ij} \geq \pi_i^{low} .$$

Analogamente, se definimos um outro processo de nascimento e morte com probabilidade de fixação  $\pi_i^{up}$  tomando

$$a_i^{up} = \max_j Z_{ij}^+ \quad \text{e} \quad b_i^{up} = \min_j Z_{ij}^- , \quad (4.29)$$

então, para  $N$  suficientemente grande,

$$\alpha_{ij} \leq \pi_i^{up} .$$

**Demonstração:** Para provar que  $\alpha_{ij} \geq \pi_i^{low}$ , é suficiente mostrar que o processo de nascimento e morte definido em (4.28) satisfaz as hipóteses do Teorema 4.10 para  $N$  suficientemente grande. Da mesma forma, para provar que  $\alpha_{ij} \leq \pi_i^{up}$ , basta mostrar que o processo definido por (4.29) satisfaz as hipóteses do Teorema 4.11 para  $N$  suficientemente grande. Como as duas provas são análogas, apresentaremos apenas a primeira delas.

De (4.28), temos automaticamente  $a_i^{low} \leq Z_{ij}^+$  e  $b_i^{low} \geq Z_{ij}^-$ , para todo  $(i, j)$ . Resta mostrar então que  $a_{i-1}^{low} \leq 1 - Z_{ij}^-$  se  $N$  é grande o suficiente.

Podemos escrever

$$1 - Z_{ij}^- - Z_{i-1,j}^+ = (1 - Z_{ij}^- - Z_{ij}^+) + (Z_{ij}^+ - Z_{i-1,j}^+). \quad (4.30)$$

O primeiro termo no lado direito de (4.30),  $1 - Z_{ij}^- - Z_{ij}^+$  é a probabilidade, no estado  $(i, j)$ , de que o número de indivíduos  $A$  permaneça constante. Essa probabilidade também pode ser escrita como  $p_{ij}^{AA} + (p_{ij}^{BC} + p_{ij}^{CB} + p_{ij}^{BB} + p_{ij}^{CC})$ . Como

$$p_{ij}^{AA} = \frac{if_{ij}}{S_{ij}} \frac{i}{N},$$

$p_{AA}^{ij}$  é igual a 0 se, e só se,  $i = 0$ . Também podemos escrever

$$p_{ij}^{BC} + p_{ij}^{CB} + p_{ij}^{BB} + p_{ij}^{CC} = \frac{(N-i)[(N-i-j)h_{ij} + jg_{ij}]}{NS_{ij}},$$

que é igual a 0 se, e só se,  $i = N$ .

Fazendo  $x = i/N$  e  $y = j/N$  e usando a relação (4.4) para  $f_{ij}$  e relações análogas para  $g_{ij}$  e  $h_{ij}$ , temos

$$p_{ij}^{AA} = C_1(x, y) + O\left(\frac{1}{N}\right) \quad \text{e} \quad p_{ij}^{BC} + p_{ij}^{CB} + p_{ij}^{BB} + p_{ij}^{CC} = C_2(x, y) + O\left(\frac{1}{N}\right), \quad (4.31)$$

onde

$$C_1(x, y) = \frac{x^2 F(x, y)}{xF(x, y) + yG(x, y) + (1-x-y)H(x, y)}$$

e

$$C_2(x, y) = \frac{(1-x)(yG(x, y) + (1-x-y)H(x, y))}{xF(x, y) + yG(x, y) + (1-x-y)H(x, y)}.$$

Assim, podemos escrever

$$1 - Z_{ij}^- - Z_{ij}^+ = C_1(x, y) + C_2(x, y) + O\left(\frac{1}{N}\right).$$

Note que tanto  $C_1$  quanto  $C_2$  são funções contínuas definidas no compacto  $\Lambda$ , veja (4.1), assumindo valores em  $[0, 1]$ . Ainda, porque  $C_1(1, 0) = 1$  e  $C_2(0, y) = 1$ , então existem  $x_1, x_2 \in [0, 1]$ , com  $x_1 < x_2$  tais que  $C_2(x, y) \geq 1/2$ , se  $(x, y) \in \Lambda$ , com  $x \leq x_1$  e  $C_1(x, y) \geq 1/2$ , se  $(x, y) \in \Lambda$  com  $x \geq x_2$ . Daí segue que  $C_1(x, y) + C_2(x, y) \geq 1/2$  para todo  $(x, y) \in \Lambda$ , com  $x \in [0, x_1] \cup [x_2, 1]$ . Como  $C_1(x, y) = 0$  se, e só se,  $(x, y) = (0, y)$  e  $C_2(x, y) = 0$  se, e só se,  $(x, y) = (1, 0)$ , segue que  $C_1(x, y) + C_2(x, y) > 0$ , para todo  $(x, y) \in \Lambda$ , com  $x \in [x_1, x_2]$  e  $C_1 + C_2$  tem um valor mínimo positivo  $\mu$

nesse conjunto. Assim concluímos que se  $M$  é o mínimo de  $C_1 + C_2$  em  $\Lambda$ , então  $M \geq \min\{\mu, 1/2\}$  sendo  $M$ , portanto, positivo e independente de  $N$ . Logo, para  $N$  suficientemente grande, o mínimo em  $\Lambda_N$  de  $1 - Z_{ij}^- - Z_{ij}^+$  é positivo e não tende a 0, quando  $N \rightarrow \infty$ .

De forma análoga, escrevemos

$$Z_{ij}^+ = D(x, y) + O\left(\frac{1}{N}\right),$$

com

$$D(x, y) = \frac{x(1-x)F(x, y)}{xF(x, y) + yG(x, y) + (1-x-y)H(x, y)}.$$

E então o outro termo no lado direito de (4.30) pode ser escrito como

$$Z_{ij}^+ - Z_{i-1,j}^+ = D(x, y) - D\left(x - \frac{1}{N}, y\right) + O\left(\frac{1}{N}\right).$$

E se tomarmos  $N$  suficientemente grande, teremos

$$Z_{ij}^+ - Z_{i-1,j}^+ = \frac{1}{N} \frac{\partial D}{\partial x}(x, y) + O\left(\frac{1}{N}\right).$$

Logo  $Z_{ij}^+ - Z_{i-1,j}^+ = O\left(\frac{1}{N}\right)$ .

Como um dos termos no lado direito de (4.30) é positivo e  $O(1)$ , e o outro é  $O\left(\frac{1}{N}\right)$  segue que  $1 - Z_{ij}^- - Z_{i-1,j}^+ > 0$ , para todo  $(i, j) \in \Lambda_N$ , desde que  $N$  seja suficientemente grande. O resultado segue observando que  $a_{i-1}^{low} \leq Z_{i-1,j}^+ < 1 - Z_{ij}^-$ . ■

### 4.3 Resultados relacionados a equilíbrios de Nash estritos

Os resultados que veremos nesta seção surgem como consequência do acoplamento de cadeias de Markov. Pelo Teorema 4.15 vimos que é sempre possível construir cadeias de comparação de modo que acopladas à cadeia objetivo geram cotas superiores e inferiores para as probabilidades de fixação no processo de Moran com três estratégias. Em algumas situações, onde uma das estratégias é um equilíbrio de Nash estrito, as cotas obtidas para as probabilidades de fixação nos permitem fazer uma analogia entre o caso determinístico e o caso estocástico, quando consideramos o limite  $N \rightarrow \infty$ . Mais especificamente, se a estratégia  $A$  é um equilíbrio de Nash estrito, então o ponto  $(1, 0) \in \Lambda$  que corresponde a toda a população sendo do tipo  $A$ , é um equilíbrio

assintoticamente estável para a dinâmica do replicador, veja o Teorema 2.1. Isso significa que cada órbita da dinâmica do replicador que começa perto o suficiente do ponto  $(1, 0)$  terminará nesse ponto. Só lembrando que a estratégia  $A$  é um equilíbrio de Nash estrito se os elementos da matriz de pagamento satisfazem  $m_{11} > m_{21}$  e  $m_{11} > m_{31}$ , veja a Seção 2.1. Fazendo uma analogia a esse comportamento determinístico mostraremos que, se a estratégia  $A$  é um equilíbrio de Nash estrito, então para todo  $(x, y) \in \Lambda$  suficientemente próximo de  $(1, 0)$ , a probabilidade de fixação  $A_N(x, y) \xrightarrow{N \rightarrow \infty} 1$ .

O resultado ao qual acabamos de nos referir segue como uma consequência do seguinte resultado mais geral:

**Teorema 4.16.** *Considere um processo de Moran com três estratégias. Suponha que existam  $s > 1$ ,  $N^* \in \mathbb{N}$  e  $x^* \in [0, 1)$ , tais que  $N \geq N^*$  e  $\frac{i}{N} > x^*$  implicam*

$$\frac{Z_{ij}^+}{Z_{ij}^-} > s$$

para todo  $j \in \{0, 1, 2, \dots, N - i\}$ . Então  $\lim_{N \rightarrow \infty} A_N(x, y) = 1$  para todo  $(x, y) \in \Lambda$  com  $x > x^*$ .

**Demonstração:** Considere a cadeia de comparação definida pelo processo de nascimento e morte especificado no Teorema 4.15 por (4.28). Pela Proposição 4.13, para todo  $x \in [0, 1]$  fixo, o máximo e o mínimo em  $j$  de  $Z_{[Nx],j}^-$  e  $Z_{[Nx],j}^+$  respectivamente ocorrem no mesmo valor  $\bar{j}(x) \in \{0, 1, \dots, N - [Nx]\}$ . Então, temos

$$r_{[Nx]}^{low} \equiv \frac{a_{[Nx]}^{low}}{b_{[Nx]}^{low}} = \frac{Z_{[Nx],\bar{j}(x)}^+}{Z_{[Nx],\bar{j}(x)}^-}.$$

Agora considere  $x > x^*$  e tome  $N$  suficientemente grande de modo que  $\frac{[Nx]}{N} > x^*$  e  $N \geq N^*$ . Então  $r_{[Nx]}^{low} > s$  para todo  $x > x^*$ . Pelo Teorema 2.8, concluímos que  $\lim_{N \rightarrow \infty} \pi_{[Nx]}^{low} = 1$ , para todo  $x > x^*$  e, pelo Teorema 4.15,  $\pi_{[Nx]}^{low} \leq \alpha_{[Nx],[Ny]}$ , o que conclui esta demonstração. ■

Nos resultados que se seguem usaremos a seguinte aproximação assintótica para o termo  $Z_{ij}^+/Z_{ij}^-$  que apareceu na demonstração do Teorema 4.16,

$$R(x, y) = \frac{(1-x)F(x, y)}{yG(x, y) + (1-x-y)H(x, y)}. \quad (4.32)$$

Essa aproximação pode ser obtida fazendo  $x = i/N$  e  $y = j/N$  e então reescrevendo o termo  $Z_{ij}^+/Z_{ij}^-$  de forma análoga ao que fizemos em (4.31). Dessa forma obteremos o termo assintótico  $R(x, y)$  mais correções que tendem a 0, quando  $N \rightarrow \infty$ .

Na Proposição 4.17 a seguir faremos uma estimativa da diferença entre  $Z_{ij}^+/Z_{ij}^-$  e  $R(\frac{i}{N}, \frac{j}{N})$ .

**Proposição 4.17.** *Se  $(i, j) \in \Lambda_N$  e  $Z_{ij}^+$  e  $Z_{ij}^-$  são definidos como em (4.14) e  $R$  é dada por (4.32), então existe um  $K$  positivo tal que*

$$\left| \frac{Z_{ij}^+}{Z_{ij}^-} - R\left(\frac{i}{N}, \frac{j}{N}\right) \right| < \frac{K}{N}. \quad (4.33)$$

**Demonstração:** Usando as definições de  $Z_{ij}^+$  e  $Z_{ij}^-$  em (4.14), temos

$$\frac{Z_{ij}^+}{Z_{ij}^-} = \frac{(1 - \frac{i}{N})f_{ij}}{\frac{j}{N}g_{ij} + (1 - \frac{i}{N} - \frac{j}{N})h_{ij}}.$$

E então, usando também a definição (4.32) de  $R$ , temos

$$\begin{aligned} \frac{Z_{ij}^+}{Z_{ij}^-} - R\left(\frac{i}{N}, \frac{j}{N}\right) &= \quad (4.34) \\ &= \frac{(1 - \frac{i}{N}) \left\{ f_{ij} \left[ \frac{j}{N}G\left(\frac{i}{N}, \frac{j}{N}\right) + (1 - \frac{i}{N} - \frac{j}{N})H\left(\frac{i}{N}, \frac{j}{N}\right) \right] - F\left(\frac{i}{N}, \frac{j}{N}\right) \left[ \frac{j}{N}g_{ij} + (1 - \frac{i}{N} - \frac{j}{N})h_{ij} \right] \right\}}{\left[ \frac{j}{N}g_{ij} + (1 - \frac{i}{N} - \frac{j}{N})h_{ij} \right] \left[ \frac{j}{N}G\left(\frac{i}{N}, \frac{j}{N}\right) + (1 - \frac{i}{N} - \frac{j}{N})H\left(\frac{i}{N}, \frac{j}{N}\right) \right]} \\ &= \frac{(1 - \frac{i}{N}) \phi_{i,j,N}}{\left[ \frac{j}{N}g_{ij} + (1 - \frac{i}{N} - \frac{j}{N})h_{ij} \right] \left[ \frac{j}{N}G\left(\frac{i}{N}, \frac{j}{N}\right) + (1 - \frac{i}{N} - \frac{j}{N})H\left(\frac{i}{N}, \frac{j}{N}\right) \right]}, \quad (4.35) \end{aligned}$$

onde

$$\begin{aligned} \phi_{i,j,N} &= \left\{ f_{ij} - F\left(\frac{i}{N}, \frac{j}{N}\right) \right\} \left[ \frac{j}{N}G\left(\frac{i}{N}, \frac{j}{N}\right) + (1 - \frac{i}{N} - \frac{j}{N})H\left(\frac{i}{N}, \frac{j}{N}\right) \right] + \\ &\quad + F\left(\frac{i}{N}, \frac{j}{N}\right) \left\{ \frac{j}{N} \left[ G\left(\frac{i}{N}, \frac{j}{N}\right) - g_{ij} \right] + (1 - \frac{i}{N} - \frac{j}{N}) \left[ H\left(\frac{i}{N}, \frac{j}{N}\right) - h_{ij} \right] \right\}. \end{aligned}$$

Seja  $M_1 \equiv \inf_{N \in \mathbb{N}} \min_{(i,j) \in \Lambda_N} \{g_{ij}, h_{ij}, G(\frac{i}{N}, \frac{j}{N}), H(\frac{i}{N}, \frac{j}{N})\}$ . É fácil ver que  $M_1$  é finito e positivo, basta observar as expressões para  $g$  e  $h$  análogas a (4.4) e a continuidade das funções  $G$  e  $H$  em  $\Lambda$ . Então concluímos que o denominador de (4.35) é limitado inferiormente por  $(1 - \frac{i}{N})^2 M_1^2$ .

Queremos encontrar também uma cota superior para o numerador de (4.35). Para isso tomaremos  $M_2 \equiv \max_{(x,y) \in \Lambda} \{F(x, y), G(x, y), H(x, y)\}$ .  $M_2 > 0$ , pois as funções  $F$ ,  $G$  e  $H$  são contínuas e positivas no compacto  $\Lambda$ . Usando novamente (4.4) e as expressões análogas para  $g$  e  $h$ , podemos afirmar que existe uma constante  $c > 0$ , tal que para todo  $N \in \mathbb{N}$ ,

$$\max_{(i,j) \in \Lambda_N} \left\{ \left| F\left(\frac{i}{N}, \frac{j}{N}\right) - f_{ij} \right|, \left| G\left(\frac{i}{N}, \frac{j}{N}\right) - g_{ij} \right|, \left| H\left(\frac{i}{N}, \frac{j}{N}\right) - h_{ij} \right| \right\} < \frac{c}{N}.$$



Logo  $|\phi_{i,j,N}| < (1 - \frac{i}{N}) \frac{2cM_2}{N}$ .

Concluimos esta demonstração utilizando os limitantes obtidos para o denominador de (4.35) e para  $|\phi_{i,j,N}|$  e tomando  $K = 2c \frac{M_2}{(M_1)^2}$ . ■

A seguir apresentaremos o resultado ao qual nos referimos no início desta seção, onde fica claro a analogia entre os casos estocástico e determinístico. Nos concentraremos no caso em que a estratégia  $A$  é um equilíbrio de Nash estrito, mas resultados completamente análogos valem também para as estratégias  $B$  e  $C$ .

**Teorema 4.18.** *Considere um processo de Moran com três estratégias, tal que a estratégia  $A$  é um equilíbrio de Nash estrito. Então existe  $x^* \in [0, 1)$ , tal que  $\lim_{N \rightarrow \infty} A_N(x, y) = 1$ , para todo  $(x, y) \in \Lambda$  com  $x > x^*$ .*

**Demonstração:** Para provar este resultado mostraremos que existem,  $s$ ,  $N^*$  e  $x^*$  satisfazendo as hipóteses do Teorema 4.16. O resultado seguirá como uma consequência direta do teorema mencionado.

Se a estratégia  $A$  é um equilíbrio de Nash estrito, então  $F(1, 0) > G(1, 0)$  e  $F(1, 0) > H(1, 0)$ , veja (4.3), e, por continuidade, temos uma vizinhança de  $(1, 0)$  em  $\Lambda$  em que a aptidão determinística,  $F$ , é estritamente maior que  $G$  e  $H$ .

Tome  $x_1 = \inf\{x \in [0, 1] : F(x, y) > G(x, y) \text{ e } F(x, y) > H(x, y) \forall y \text{ tal que } (x, y) \in \Lambda\}$ . Escolha  $x^* \in (x_1, 1)$  e defina  $\Lambda^* = \{(x, y) \in \Lambda; x^* \leq x < 1\}$ .

Consideremos a aproximação assintótica de  $Z_{ij}^+/Z_{ij}^-$  definida em (4.32),

$$R(x, y) = \frac{(1-x)F(x, y)}{yG(x, y) + (1-x-y)H(x, y)}.$$

Note que  $R(x, y)$  é contínua em  $\Lambda \setminus (1, 0)$ .

Seja  $R^* = \inf_{\Lambda^*} R(x, y)$ . Afirmamos que  $R^* > 1$ .

Para mostrar a afirmação acima, defina  $S(x, y) = \min\left\{\frac{F(x, y)}{G(x, y)}, \frac{F(x, y)}{H(x, y)}\right\}$ .  $S(x, y)$  é uma função contínua definida em  $\Lambda$  e, além do mais,  $S(x, y) \leq R(x, y)$ , para todo  $(x, y) \in \Lambda \setminus (1, 0)$ . Como  $F(x, y) > G(x, y)$  e  $F(x, y) > H(x, y)$  no compacto  $\overline{\Lambda^*} = \Lambda^* \cup (1, 0)$ ,  $\inf_{\Lambda^*} R(x, y) \geq \inf_{\Lambda^*} S(x, y) \geq \min_{\overline{\Lambda^*}} S(x, y) > 1$ . E portanto  $R^* > 1$ .

Tome  $s = \frac{1}{2}(R^* + 1)$  e  $N^*$  o menor inteiro tal que  $N^* \geq \frac{K}{R^* - s}$ . Daí, de (4.33), para todo  $(i, j) \in \Lambda_N$ , com  $\frac{i}{N} > x^*$  e  $N \geq N^*$ , segue que  $\frac{Z_{ij}^+}{Z_{ij}^-} > R(\frac{i}{N}, \frac{j}{N}) - \frac{K}{N} \geq R^* - K/(\frac{K}{R^* - s}) \equiv s$ . Como todas as hipóteses do Teorema 4.16 são satisfeitas, concluimos que  $\lim_{N \rightarrow \infty} A_N(x, y) = 1$ . ■

No teorema 4.20 veremos um resultado mais fraco que seu análogo, Teorema 4.18, quando na vizinhança do ponto  $A$  a estratégia  $A$  é a menos apta, ou seja,

$F(1,0) < G(1,0)$  e  $F(1,0) < H(1,0)$ . No caso determinístico, essas hipóteses nos dizem que o vértice  $A$  do triângulo  $ABC$  é um repulsor, veja Seção 2.1 do Capítulo 2. Em uma primeira análise, isso nos levaria a conjecturar erroneamente que  $A_N(x,y) \rightarrow 0$ , quando  $N \rightarrow \infty$  para pontos  $(x,y) \in \Lambda$  suficientemente próximos de  $(1,0)$ . Vejamos a seguir um exemplo onde se vê que essa conjectura falha. Devido a essa falha, o Teorema 4.20 acaba sendo mais fraco do que se poderia esperar em uma primeira análise.

Consideremos o processo de Moran para três estratégias, cuja matriz de pagamento é dada por:

$$M = \begin{pmatrix} a & b & b \\ c & d & d \\ c & d & d \end{pmatrix}$$

com  $a, b, c$  e  $d$  positivos,  $a < c$  e  $d < b$ . Para essa matriz de pagamento é fácil ver que as aptidões dos indivíduos do tipo  $B$  e do tipo  $C$  são iguais em todos os estados da cadeia, isto é,  $g_{ij} = h_{ij}$  para todo  $(i,j) \in \Lambda_N$ . Também as aptidões determinísticas  $G(x,y)$  e  $H(x,y)$  são iguais em  $\Lambda$ . Isso significa que os indivíduos dos tipos  $B$  e  $C$  são indistinguíveis. Na prática, é como se a população fosse composta apenas por indivíduos dos tipos  $A$  e  $B$ , ou equivalentemente por indivíduos dos tipos  $A$  e  $C$ . E então as probabilidades de fixação  $\alpha_{ij}$  podem ser calculadas por (2.13). As desigualdades  $a < c$  e  $d < b$  nos dizem que nenhuma das três estratégias  $A$ ,  $B$  ou  $C$  são equilíbrio de Nash. A desigualdade  $a < c$  também implica  $F(1,0) < G(1,0) = H(1,0)$ , que por sua vez, como veremos no Teorema 4.20, implica  $Z_{ij}^+/Z_{ij}^- \leq s < 1$ , para  $i$  próximo de  $N$ . E se tomarmos  $d$  próximo o suficiente de 0, teremos  $L(1) < 0$ , veja (3.17). Logo, pelo Teorema 3.18, temos que  $\lim_{N \rightarrow \infty} A_N(x,y) = 1$  para todo  $(x,y) \in \Lambda$  com  $x > 0$ .

Antes de enunciar o próximo teorema, vamos fazer uma definição parecida com a que foi feita para processos de nascimento e morte no enunciado da Proposição 2.6. Se  $i > i^*$ , definimos  $\alpha_{ij \setminus i^*}$  como a probabilidade da estratégia  $A$  se fixar partindo do estado  $(i,j)$  sem nunca retornar aos estados  $(i^*,k)$  com  $k \in \{0, 1, \dots, N - i^*\}$ . Analogamente, para  $x > x^*$  e  $N$  grande o suficiente de modo que  $[Nx] > [Nx^*]$ , definimos  $A_{N \setminus x^*}(x,y) = \alpha_{[Nx],[Ny] \setminus [Nx^*]}$ .

Em nosso caminho ao Teorema 4.20, prosseguimos com um resultado análogo ao Teorema 4.16.

**Teorema 4.19.** *Considere um processo de Moran com três estratégias. Suponha que existam  $s \in (0,1)$ ,  $N^* \in \mathbb{N}$  e  $x^* \in [0,1)$ , tais que  $N \geq N^*$  e  $\frac{i}{N} > x^*$  implicam*

$$\frac{Z_{ij}^+}{Z_{ij}^-} < s,$$

$\forall j \in \{0, 1, \dots, N - i\}$ . Então

$$\lim_{N \rightarrow \infty} A_{N \setminus x^*}(x, y) = 0,$$

para todo  $(x, y) \in \Lambda$  com  $x > x^*$ .

A demonstração deste resultado é análoga à do Teorema 4.16 e por esse motivo será omitida neste trabalho. Mas para que fique claro ao leitor, elucidaremos as principais diferenças entre as provas dos dois resultados. Primeiramente devemos considerar o processo de nascimento e morte de comparação definido no Teorema 4.15 por (4.29) para obter cotas superiores para as probabilidades de fixação, ao invés de cotas inferiores como fizemos no Teorema 4.16. E para concluir a prova do resultado devemos usar o Teorema 2.9 seguido do Teorema 4.15.

O Teorema 4.20, abaixo, é o resultado mais próximo do que seria o análogo ao Teorema 4.18. Vejamos:

**Teorema 4.20.** *Considere um processo de Moran com três estratégias. Se  $F(1, 0) < G(1, 0)$  e  $F(1, 0) < H(1, 0)$ , então existe  $x^* \in [0, 1)$  tal que  $\lim_{N \rightarrow \infty} A_{N \setminus x^*}(x, y) = 0$ , para todo  $(x, y) \in \Lambda$ , com  $x > x^*$ .*

A demonstração deste resultado também será omitida pois se trata de uma mera repetição das ideias utilizadas na demonstração do Teorema 4.18. Mais especificamente, para provar este resultado é suficiente mostrar que existem  $x^*$ ,  $s$  e  $N^*$  satisfazendo as hipóteses do Teorema 4.19 e então usar o esse teorema. A existência de  $x^*$ ,  $s$  e  $N^*$  pode ser provada utilizando a Proposição 4.17 e as mesma ideias apresentadas no Teorema 4.18 com algumas adequações.

No último resultado desta seção, o Teorema 4.21, também trataremos do comportamento da função probabilidade de fixação numa região onde os indivíduos do tipo  $A$  são os menos aptos. No entanto, diferentemente do Teorema 4.20, agora essa região fica localizada longe do ponto correspondente à fixação da estratégia  $A$ .

**Teorema 4.21.** *Considere um processo de Moran com três estratégias. Se existir um  $x^* \in (0, 1]$  tal que  $F(x, y) < G(x, y)$  e  $F(x, y) < H(x, y)$ ,  $\forall (x, y) \in \Lambda$  com  $x \leq x^*$ , então  $\lim_{N \rightarrow \infty} A_N(x, y) = 0$ , para todo  $(x, y) \in \Lambda$  com  $x < x^*$ .*

**Demonstração:** Considere o processo de nascimento e morte de comparação definido no Teorema 4.15 por (4.29). Pela Proposição 4.13, para todo  $x \in [0, 1]$  fixo, existe algum  $\bar{j}(x) \in \{0, 1, \dots, N - [Nx]\}$ , tal que

$$r_{[Nx]}^{up} \equiv \frac{a_{[Nx]}^{up}}{b_{[Nx]}^{up}} = \frac{Z_{[Nx], \bar{j}(x)}^+}{Z_{[Nx], \bar{j}(x)}^-}.$$

Defina o conjunto compacto  $\Lambda^* = \{(x, y) \in \Lambda; x \leq x^*\}$ . Defina também  $R^* = \max_{\Lambda^*} R(x, y)$  e  $s = \frac{1}{2}(R^* + 1)$ , onde  $R(x, y)$  é dada por (4.32). Como  $F(x, y) < G(x, y)$  e  $F(x, y) < H(x, y)$  em  $\Lambda^*$ , segue que  $R^* < 1$  e  $s < 1$ .

De (4.33) temos que  $\frac{Z_{ij}^+}{Z_{ij}^-} < s$  para todo  $(i, j) \in \Lambda_N$  com  $N \geq \frac{K}{s-R^*}$  e  $\frac{i}{N} < x^*$ . Tome  $x < x^*$  e  $N$  suficientemente grande de tal modo que  $\frac{[Nx]}{N} < x^*$  e  $N \geq N^*$ , onde  $N^*$  é o menor inteiro tal que  $N^* \geq \frac{K}{s-R^*}$ . Então, para todo  $x < x^*$ ,

$$r_{[Nx]}^{up} < s < 1. \quad (4.36)$$

Usaremos agora um argumento de dualidade, como fizemos em muitos momentos para provar alguns resultados do Capítulo 3.

De (2.15) e (4.36), segue que  $\overline{r^{up}}_{N-[Nx]} > \frac{1}{s} > 1$ , para todo  $x < x^*$ . Pelo Teorema 2.8,  $\lim_{N \rightarrow \infty} \overline{\pi^{up}}_{N-[Nx]} = 1$ , para todo  $x < x^*$ . Por fim tomando o limite de  $N \rightarrow \infty$  na relação (2.14), concluímos que  $\lim_{N \rightarrow \infty} \pi_{[Nx]}^{up} = 0$ . ■

É importante lembrar que quase todos os resultados apresentados até agora referem-se à fixação da estratégia  $A$ , mas também são válidos para a fixação das estratégias  $B$  e  $C$ . Nestes casos, apenas fazemos os ajustes necessários nas hipóteses dos mesmos.

## 4.4 A evolução da cooperação com três estratégias do ponto de vista estocástico

Nesta seção usaremos alguns resultados provados até agora para compreender, do ponto de vista estocástico, alguns dos resultados obtidos em [21]. No artigo citado, os autores apresentaram resultados para a dinâmica do replicador em um modelo que explicaremos a partir de agora para a evolução da cooperação em uma população com três estratégias.

Em 1992 Nowak e Sigmund publicaram um experimento computacional feito com uma população formada por 100 tipos de indivíduos, cada um adotando uma estratégia reativa para o dilema do prisioneiro infinitamente repetido (DPIR), veja [20].

O *dilema do prisioneiro* (DP) [12], é um exemplo clássico da Teoria de Jogos onde dois jogadores podem escolher entre cooperar ou trair seu adversário e um não tem conhecimento da escolha do outro. A matriz de pagamento é dada por

$$M = \begin{pmatrix} R & S \\ T & P \end{pmatrix}, \quad (4.37)$$

onde indexamos como tipo 1 e 2 os jogadores que escolhem as estratégias cooperar e trair, respectivamente. O DP é definido por elementos da matriz de pagamento que satisfazem

$$T > R > P > S \quad \text{e} \quad R > \frac{T + S}{2} > P.$$

Se houver repetição da interação entre os indivíduos, isto é, se ambos jogam o dilema do prisioneiro mais de uma vez seguidamente, muitas estratégias são possíveis. Nessa situação, embora não tenham informações das escolhas das estratégias dos seus adversários na interação atual do dilema do prisioneiro, os jogadores sabem quais foram as estratégias utilizadas por seus oponentes na interação anterior e podem definir sua jogada atual com base nessas informações. Esse tipo de estratégia é chamada de *estratégia reativa*, [16, 17]. Uma estratégia reativa no dilema do prisioneiro repetido é uma estratégia  $S = (p, q)$  com  $p, q \in [0, 1]$  caracterizada por dois parâmetros:  $p$  (*lealdade*) e  $q$  (*perdão*). Mais especificamente,  $p$  é a probabilidade do jogador escolher cooperar tendo recebido uma cooperação do oponente na rodada anterior e  $q$  é a probabilidade do jogador escolher cooperar tendo recebido uma traição do oponente na rodada anterior.

O *dilema do prisioneiro infinitamente repetido* (DPIR) descreve uma situação em que os jogadores jogam o DP infinitas vezes. Se dois jogadores jogam o DPIR utilizando as estratégias reativas  $S = (p, q)$  e  $S' = (p', q')$ , respectivamente, com  $|(p - q)(p' - q')| \neq 1$ , então, é possível definir uma matriz de pagamento determinística para o DPIR através de uma média de infinitas interações, [16, 18].

Nowak e Sigmund resolveram a dinâmica do replicador de forma numérica para a população mencionada logo no início desta seção. No experimento de Nowak e Sigmund, dentre as 100 estratégias reativas consideradas, apenas três se destacaram. O experimento numérico feito em [20] usou uma condição inicial de frequência 1/100 para cada estratégia e, apesar disto, após pouco tempo decorrido, a frequência das estratégias próximas de  $(0, 0)$ , chamada ALLD, somavam quase toda a população. Tempo depois estratégias próximas de  $(1, 0)$ , chamadas ATFT (*almost tit-for-tat*), ganharam força e a frequência dessas estratégias chegou a atingir quase toda a população. Mas a estratégia vencedora foi a que os autores chamaram de GTFT (*generous tit-for-tat*). A primeira estratégia que se destacou, ALLD, é adotada por indivíduos que sempre traem, isto é,  $ALLD = (0, 0)$ . A segunda estratégia a se destacar é a estratégia reativa  $ATFT = (p', q')$  cujos parâmetros de lealdade  $p'$  e perdão  $q'$  são respectivamente próximos de 1 e 0. A terceira estratégia que obteve destaque no experimento, GTFT, é uma estratégia reativa do tipo  $G = (1, q)$  com  $q > q'$ . No trabalho citado,  $q = 1/3$ .

O problema da evolução da cooperação estudada em [21] é uma versão simplificada, mas matematicamente rigorosa, do experimento feito por Nowak e Sigmund em [20]. Em [21] os autores consideraram uma população com três tipos de indivíduos adotando apenas as estratégias reativas de destaque no experimento de Nowak e Sigmund, isto é, ALLD, ATFT e G. Eles observaram que as estratégias que sobrevivem pela dinâmica do replicador dependem do valor do parâmetro de perdão  $q$  dos indivíduos G. Os autores de [21] provaram para populações como a que descrevemos acima a existência de um limiar  $q_{GTFT}$  para o parâmetro de perdão  $q$  tal que se  $q < q_{GTFT}$  então o resultado do experimento de Nowak e Sigmund é válido. Mais precisamente, mostram que se  $q < q_{GTFT}$ , existe em  $\Lambda$  uma região de área não nula, tal que todas as órbitas da dinâmica do replicador que começam nessa região são tais que somente a estratégia G sobrevive quando  $t \rightarrow \infty$ . Nos referimos ao cenário onde a dinâmica determinística aponta para a sobrevivência somente da estratégia G como cenário onde acontece *evolução total da cooperação*.

Com essa breve descrição do problema podemos finalmente estudar a dinâmica estocástica para a evolução da cooperação. Começaremos considerando valores numéricos fixos para os parâmetros utilizados em [21]. Os parâmetros considerados foram tais que o parâmetro de perdão  $q$  ficou abaixo do limiar  $q_{GTFT}$  e portanto tem-se evolução total da cooperação. Com parâmetros fixados, obtemos a seguinte matriz de pagamento

$$M = \begin{pmatrix} 3.00 & 0.67 & 2.61 \\ 2.33 & 1.00 & 1.40 \\ 2.97 & 0.90 & 2.25 \end{pmatrix}, \quad (4.38)$$

onde as estratégias G, ALLD e ATFT foram respectivamente numeradas como 1, 2 e 3 na matriz de pagamento. Para simplificar a aplicação dos resultados presentes neste trabalho, a numeração acima adotada é diferente da encontrada em [21]. Lembramos que  $G = (1, q)$ ,  $ALLD = (0, 0)$  e  $ATFT = (p', q')$ , com  $p'$  próximo de 1 e  $0 < q' < q$ . Para a matriz de pagamento  $M$  em questão utilizamos  $q = 1/3$ ,  $q' = 0.1$  e  $p' = 0.9$ .

Na Figura 4.2 vemos o comportamento de algumas órbitas da dinâmica do replicador para a matriz de pagamento  $M$  considerada. Todas as informações sobre os parâmetros utilizados podem ser vistos na legenda da figura. Note que todas as órbitas abaixo daquela que une os pontos  $P_{12}$  e  $P_{23}$  convergem para a estratégia A enquanto que as órbitas acima desta mesma convergem para a estratégia B. Vemos também na Figura 4.2 representados pelas linhas vermelha, azul e verde os pontos onde as aptidões determinísticas definidas em (4.3) são iguais duas a duas. Mais explicitamente, a linha vermelha representa os pontos onde  $F = G$ , a linha azul os pontos onde  $G = H$  e a linha verde os pontos onde  $F = H$ .

Analisando a matriz de pagamento dada por (4.38) é possível concluir que as

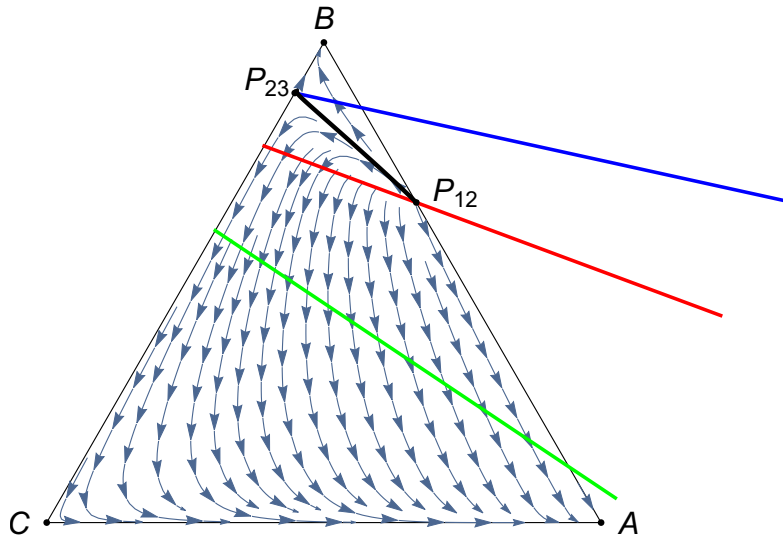


Figura 4.2: Temos aqui algumas órbitas para a dinâmica do replicador com matriz de pagamento dada por (4.38). As estratégias  $A$ ,  $B$  e  $C$  são as estratégias  $G$ ,  $ALLD$  e  $ATFT$  respectivamente. Os parâmetros para o dilema do prisioneiro (ver [21] ou [20]) são  $T = 5$ ,  $R = 3$ ,  $P = 1$ ,  $S = 0$ . Também utilizamos  $G = (1, \frac{1}{3})$ ,  $ATFT = (0.9, 0.1)$  e  $ALLD = (0, 0)$ . Os únicos equilíbrios da dinâmica são os vértices do triângulo e também os pontos  $P_{12}$  e  $P_{23}$ .  $C$  e  $P_{23}$  são pontos de sela,  $A$  e  $B$  são atratores e  $P_{12}$  é um repulsor. A linha vermelha representa o conjunto de pontos nos quais  $F = G$ . Analogamente, nos pontos representados pela linha verde temos  $F = H$  e na linha azul,  $G = H$ .

estratégias  $A$  e  $B$  são ambos equilíbrios de Nash estritos, enquanto a estratégia  $C$  não é um equilíbrio de Nash. Para nossa escolha de parâmetros, os resultados apresentados em [21] garantem que não existem pontos de equilíbrio no interior do triângulo  $ABC$ . Também podemos ver em [21] que os pontos de equilíbrios  $P_{12}$  e  $P_{23}$  são dados, respectivamente, pela interseção da linha vermelha com o lado  $AB$  do triângulo e da linha azul com o lado  $BC$ . Como a linha vermelha representa os pontos onde  $F = G$ , o ponto de equilíbrio  $P_{12}$  divide o lado  $AB$  do triângulo mostrado na Figura 4.2 de modo que nos pontos acima de  $P_{12}$  o tipo  $B$  é mais apto que o tipo  $A$  e abaixo de  $P_{12}$  o tipo  $A$  é mais apto que o tipo  $B$ . Analogamente, no lado  $BC$  o equilíbrio  $P_{23}$  é tal que nos pontos acima de  $P_{23}$ ,  $B$  é mais apto que  $C$  e abaixo de  $P_{23}$ ,  $C$  é mais apto que  $B$ . Já no lado  $AC$  do triângulo é fácil ver que  $A$  é sempre mais apto que  $C$ . Que fique claro ao leitor que nas conclusões acima, onde dizemos que uma estratégia é mais apta que a outra, estamos considerando apenas as funções de aptidão determinísticas,  $F$ ,  $G$  e  $H$ . Muito embora, as mesmas conclusões sejam válidas para as aptidões estocásticas  $f$ ,  $g$  e  $h$ , desde que o tamanho da população,  $N$ , seja suficientemente grande. Falaremos mais sobre isso logo adiante.

Ainda, olhando para a Figura 4.2, podemos ver que as linhas vermelha, azul e verde dividem o triângulo  $ABC$  em 4 regiões, em cada uma das quais existe uma relação de ordem fixa entre as aptidões. Nos pontos pertencentes à região acima da linha azul temos  $G > H > F$ , para os pontos compreendidos entre as linhas azul e vermelha temos  $H > G > F$ , já nos pontos entre as linhas vermelha e verde temos  $H > F > G$  e, por fim, nos pontos abaixo da linha verde temos  $F > H > G$ .

Seja  $x_1^*$  a fração de indivíduos  $A$  no ponto em que a linha  $F = H$  (verde) intercepta o lado  $AB$  do triângulo  $ABC$ . Pela relação de ordem entre as aptidões em cada região temos que se  $x > x_1^*$ , então  $F > G$  e  $F > H$ . E pelo Teorema 4.18 concluímos que para todo  $(x, y) \in \Lambda$  com  $x > x_1^*$ ,  $\lim_{N \rightarrow \infty} A_N(x, y) = 1$ . A região  $x > x_1^*$ , onde já sabemos que a probabilidade de fixação de  $A$  tende a 1, quando  $N \rightarrow \infty$ , está representada pela cor vermelha próxima ao vértice  $A$  no triângulo do lado esquerdo na Figura 4.3.

Analogamente, se  $y_1^*$  denota a fração de indivíduos do tipo  $B$  no ponto  $P_{23}$ , então se  $y > y_1^*$ ,  $G > H$  e  $G > F$ . Utilizando o análogo ao Teorema 4.18 para a estratégia  $B$ , concluímos que  $\lim_{N \rightarrow \infty} B_N(x, y) = 1$  para todo  $(x, y) \in \Lambda$  com  $y > y_1^*$ , isto é, para todo  $(x, y)$  na região azul no triângulo esquerdo da Figura 4.3.

Nosso objetivo é estudar a dinâmica estocástica para o problema da evolução da cooperação e esperamos ter, no limite de  $N \rightarrow \infty$ , algumas semelhanças com o caso determinístico. Se compararmos o triângulo esquerdo da Figura 4.3, com as órbitas da Figura 4.2 vemos que a região azul, onde provamos que a probabilidade de fixação de  $B$  tende a 1, representa grande parte da região onde as órbitas convergem



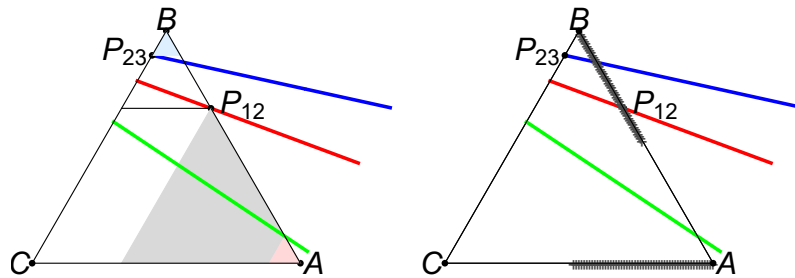


Figura 4.3: As linhas vermelha, verde e azul e os pontos  $P_{12}$  e  $P_{23}$  são os mesmos definidos na legenda da Figura 4.2. Lado esquerdo: Na região vermelha próxima ao vértice  $A$  usamos o Teorema 4.18 para provar que  $A_N(x, y)$  tende a 1 quando  $N \rightarrow \infty$ . Analogamente, por um resultado análogo ao Teorema citado, provamos que na região azul próxima ao vértice  $B$ ,  $B_N(x, y)$  tende a 1 quando  $N \rightarrow \infty$ . Com alguns argumentos numéricos provaremos que, além da região vermelha,  $\lim_{N \rightarrow \infty} A_N(x, y) = 1$  também na região cinza. Lado direito: As cruzes nos lados  $AB$  e  $AC$  indicam os pontos de mínimo em  $j$  de  $Z_{ij}^+$  calculados numericamente para cada valor fixo de  $i$ . A matriz de pagamento utilizada foi a definida em (4.38) e o tamanho da população considerado foi  $N = 200$ .

para o ponto  $B$ . No entanto, a região vermelha onde provamos que a probabilidade de fixação de  $A$  tende a 1 é muito pequena com relação à região onde as órbitas convergem para o ponto  $A$ .

Outra conclusão interessante que podemos obter é através da aplicação do Teorema 4.21. Se  $y_2^*$  denota a fração de indivíduos do tipo  $B$  no ponto  $P_{12}$ , então para todo  $y < y_2^*$  temos  $G < F$  e  $G < H$ . Utilizando o análogo ao Teorema 4.21 para a estratégia  $B$  concluímos que  $B_N(x, y) \xrightarrow{N \rightarrow \infty} 0$  para todo  $(x, y) \in \Lambda$  com  $y < y_2^*$ . Embora não possamos concluir que na região onde  $B_N(x, y) \xrightarrow{N \rightarrow \infty} 0$  a probabilidade de fixação  $A$  seja grande, este resultado, juntamente com a região onde as órbitas na Figura 4.2 convergem para o ponto  $A$ , nos faz acreditar que deve ser possível aumentar o tamanho da região onde podemos provar que  $\lim_{N \rightarrow \infty} A_N(x, y) = 1$ .

O Teorema 4.15 nos mostra que baseados na posição dos máximos e mínimos em  $j$  de  $Z_{ij}^+$  e  $Z_{ij}^-$ , podemos encontrar cadeias de comparação e então obter cotas para as probabilidades de fixação. Nem sempre é necessário saber a localização exata desses máximos e mínimos para obter resultados interessantes, veja os resultados apresentados na Seção 4.3. No entanto, como acabamos de ver, a utilização dos resultados apresentados na seção anterior, apesar de possibilitar conclusões interessantes com relação à fixação de  $B$ , deixou um pouco a desejar com relação à fixação de  $A$ . Mostraremos a seguir que usando a cota inferior do Teorema 4.15 ao invés do Teorema 4.18, podemos aumentar a região onde  $\lim_{N \rightarrow \infty} A_N(x, y) = 1$ . Mas para isso precisaremos da localização exata dos mínimos citados.

Um problema aqui é que  $Z_{ij}^+$  é uma função complicada que depende dos elementos da matriz de pagamento  $M$  e dos parâmetros  $i, j, w, N$ . Não conseguimos então localizar rigorosamente para cada  $i$  fixo o mínimo em  $j$  de  $Z_{ij}^+$ . Mesmo tomando uma aproximação determinística para simplificar a expressão de  $Z_{ij}^+$ , como fizemos algumas vezes neste trabalho, não foi possível mostrar qualquer estabilidade da localização dos mínimos de  $Z_{ij}^+$ , sob pequenas variações na matriz de pagamento. Por esse motivo optamos por não apresentar os cálculos feitos para encontrar a localização dos mínimos do limite determinístico de  $Z_{ij}^+$ , que são longos e não tão conclusivos como gostaríamos. Ao invés disso fixaremos a matriz de pagamento  $M$  dada por (4.38) e calcularemos numericamente, para uma população de tamanho  $N = 200$ , a localização do mínimo em  $j$  de  $Z_{ij}^+$  para cada  $i$  fixo. As localizações desses mínimos encontradas numericamente podem ser vistas no triângulo direito da Figura 4.3. Para valores de  $N$  maiores as posições dos mínimos, numericamente determinadas, não foram alteradas.

Se supusermos exatos os resultados numéricos obtidos, podemos aumentar a região onde a probabilidade de fixação de  $A$  tende a 1. Seja  $x_2^*$  a fração de indivíduos  $A$  no ponto  $P_{12}$  e  $x_3^*$  a fração de indivíduos  $A$  no ponto em que o ponto de mínimo de

$Z_{ij}^+$  muda do lado  $AB$  para o lado  $AC$ , veja Figura 4.3. Considere o processo de nascimento e morte de comparação definido no Teorema 4.15 por (4.28). Então, pela Proposição 4.13, se  $x_2^* < \frac{i}{N} < x_3^*$  temos que

$$a_i^{low} = Z_{i,N-i}^+ = \frac{i(N-i)f_{i,N-i}}{if_{i,N-i} + (N-i)g_{i,N-i}}$$

e

$$b_i^{low} = Z_{i,N-i}^- = \frac{i(N-i)g_{i,N-i}}{if_{i,N-i} + (N-i)g_{i,N-i}}.$$

Logo, se  $x_2^* < \frac{i}{N} < x_3^*$ ,  $r_i^{low} = a_i^{low}/b_i^{low} = f_{i,N-i}/g_{i,N-i}$ . Como  $\frac{F(\frac{i}{N}, 1-\frac{i}{N})}{G(\frac{i}{N}, 1-\frac{i}{N})} > 1$  para todo  $x > x_2^*$  (lembre que  $F > G$  nessa região), segue de (4.4) e expressões análogas para  $g$  e  $h$  que  $r_i^{low} > 1$  para todo  $i$  tal que  $x_2^* < \frac{i}{N} < x_3^*$ , desde que  $N$  seja suficientemente grande.

Se  $\frac{i}{N} \geq x_3^*$  então

$$a_i^{low} = Z_{i,0}^+ = \frac{i(N-i)f_{i,0}}{if_{i,0} + (N-i)h_{i,0}}$$

e

$$b_i^{low} = Z_{i,0}^- = \frac{i(N-i)h_{i,0}}{if_{i,0} + (N-i)h_{i,0}}.$$

Logo, como  $F > H$  em todos os pontos do lado  $AC$  do triângulo, os mesmos argumentos usados anteriormente nos permitem concluir que  $r_i^{low} = f_{i,0}/h_{i,0} > 1$  para todo  $i$  tal que  $\frac{i}{N} \geq x_3^*$ , desde que  $N$  seja grande o suficiente.

Tome  $x^* \in (x_2^*, x_3^*)$  e defina os conjuntos compactos  $C_1 = \{(x, 1-x) \in \Lambda : x^* \leq x \leq x_3^*\}$  e  $C_2 = \{(x, 0) \in \Lambda : x_3^* \leq x\}$ . Defina também  $R_1^* = \min_{C_1} \left\{ \frac{F(x,y)}{G(x,y)} \right\}$  e  $R_2^* = \min_{C_2} \left\{ \frac{F(x,y)}{H(x,y)} \right\}$  e tome  $R^* = \min\{R_1^*, R_2^*\}$ . Claramente  $R^* > 1$ . Fazendo  $s = \frac{1}{2}(R^* + 1)$  é fácil ver que se  $N$  é grande o suficiente então  $r_i^{low} > s > 1$ , para todo  $x \geq x^*$ . Do Teorema 2.8 tem-se que  $A_N(x, y) \xrightarrow{N \rightarrow \infty} 1$  para todo  $(x, y) \in \Lambda$  com  $x > x^*$ . Como  $x^*$  pode ser tomado tão próximo quanto se deseje de  $x_2^*$ , então  $A_N(x, y) \xrightarrow{N \rightarrow \infty} 1$  para todo  $(x, y) \in \Lambda$  com  $x > x_2^*$ .

Note que, considerando como exatos os resultados numéricos para os mínimos em  $j$  de  $Z_{ij}^+$ , a nova região onde temos  $A_N(x, y) \xrightarrow{N \rightarrow \infty} 1$  é dada pela união das regiões vermelha e cinza no triângulo esquerdo da Figura 4.3.



# Capítulo 5

## Conclusões

No Capítulo 2 deste trabalho, apresentamos alguns resultados sobre processos de nascimento e morte que, embora simples e intuitivos, não aparecem na literatura.

No Capítulo 3 mostramos que no processo de Moran para uma população com dois tipos de indivíduos apenas 5 dos 8 cenários evolutivos classificados em [25] podem de fato ocorrer se o tamanho da população for suficientemente grande. E embora um estudo sobre o comportamento assintótico das probabilidades de fixação já tenha aparecido em [2], neste trabalho o tratamos com mais rigor matemático. Mais especificamente, notamos que o erro cometido ao trocar uma soma por uma integral nem sempre é nulo quando a população tende a infinito e deve ser levado em consideração para encontrar uma boa aproximação assintótica para a probabilidade de fixação. Uma análise para se ter uma ideia de quão boa é a aproximação que obtivemos pode ser feita através das Figuras 3.2 e 3.3. Nelas podemos observar que a diferença entre a probabilidade de fixação  $\Pi_N$ , calculada numericamente, e a aproximação assintótica que obtivemos é muito pequena em pontos longe de  $x^*$ . E a região próxima a  $x^*$  onde a aproximação é pior, vai diminuindo à medida que o tamanho da população considerada aumenta. Os resultados apresentados neste capítulo foram publicados em outubro de 2018, veja [6].

Acreditamos que uma grande contribuição do estudo que fizemos para o processo de Moran com três estratégias no Capítulo 4 venha da ideia de utilizar acoplamento de processos estocásticos para conseguir cotas para as probabilidades de fixação. Mostramos através dos Teoremas 4.10 e 4.11 que, sob certas condições, podemos encontrar cotas inferiores e superiores para as probabilidades de fixação  $\alpha$ ,  $\beta$  e  $\gamma$ . E provamos também, no Teorema 4.15, que as hipóteses dos dois teoremas citados podem sempre ser satisfeitas. Então sempre podemos encontrar cota inferior e superior para qualquer uma das três probabilidades de fixação. Sabemos que as cotas

para as probabilidades de fixação obtidas a partir da receita geral apresentada no Teorema 4.15 podem não ser muito úteis em alguns casos. Por exemplo podemos encontrar cotas inferiores próximas de 0, ou cotas superiores próximas de 1. No entanto, a partir desta mesma receita geral conseguimos provar resultados muito interessantes. Mais especificamente, provamos que se o tamanho  $N$  da população for suficientemente grande, algumas estratégias podem se fixar ou ser extintas com uma grande probabilidade, veja Seção 4.3.

Na Seção 4.4 aplicamos os resultados obtidos a um problema concreto. Queríamos entender como era a dinâmica estocástica em um modelo de evolução da cooperação abordado em [21]. Esta aplicação mostrou primeiramente como os nossos resultados obtidos nas seções anteriores podem ser úteis, pois, de imediato, conseguimos encontrar regiões onde as probabilidades de fixação ou extinção de determinadas estratégias são grandes. Mas ao tentarmos encontrar uma região maior em que a probabilidade de fixação da estratégia  $G$  fosse grande, para uma melhor analogia com o caso determinístico, esbarramos na dificuldade de determinar os pontos de mínimo em  $j$  de  $Z_{ij}^+$ , quando  $i$  está fixo. Isso mostra a dificuldade real de se utilizar a receita do Teorema 4.15, tornando mais fracos nossos resultados.

Ao começar a trabalhar com processos de Moran para três estratégias, tínhamos um desejo otimista de obter uma classificação completa para todos os comportamentos possíveis, como a de [25] para duas estratégias, e a apresentada em [4] para a dinâmica do replicador com três estratégias. Estamos conscientes de quão longe estamos de atingir este objetivo, mas até o momento conseguimos provar muitos resultados interessantes nessa linha. Os resultados apresentados no Capítulo 4 foram submetidos a uma revista em novembro de 2018 e também estão disponíveis no arXiv, veja [10]. Acreditamos que estes resultados sejam um bom ponto de partida para impulsionar pesquisas futuras.

# Referências

- [1] L. J. S. Allen. *An introduction to stochastic processes with applications to biology*. Chapman & Hall/CRC, Boca Raton, FL, 2011.
- [2] T. Antal and I. Scheuring. Fixation of Strategies for an Evolutionary Game in Finite Populations. *B. Math. Biol.*, 68(8):1923–1944, 2006.
- [3] T. M. Apostol. An Elementary View of Euler’s Summation Formula. *Am. Math. Mon.*, 106:409 – 418, 1999.
- [4] I. Bomze. Lotka-Volterra and replicator dynamics: A two dimensional classification. *Biol. Cybern.*, 48:201–211, 1983.
- [5] F. A. C. C. Chalub and M. O. Souza. Fixation in large populations: a continuous view of a discrete problem. *J. Math. Biol.*, 72(1):283–330, 2016.
- [6] E. P. de Souza, E. M. Ferreira, and A. G. M. Neves. Fixation probabilities for the Moran process in evolutionary games with two strategies: graph shapes and large population asymptotics. *J. Math. Biol.*, *publicado online*, <https://doi.org/10.1007/s00285-018-1300-4>, 2018.
- [7] F. den Hollander. *Probability theory: the coupling method*. available at <http://websites.math.leidenuniv.nl/probability/lecturenotes/CouplingLectures.pdf>, accessed in June 8, 2018., 2012.
- [8] G. Durand and S. Lessard. Fixation probability in a two-locus intersexual selection model. *Theor. Popul. Biol.*, 109:75 – 87, 2016.
- [9] W. J. Ewens. *Mathematical population genetics. I. , Theoretical introduction*. Interdisciplinary applied mathematics. Springer, New York, 2004.
- [10] E. M. Ferreira and A. G. Neves. Fixation probabilities for the moran process with three or more strategies: general and coupling results. *arXiv preprint arXiv:1811.09552*, 2018.

- [11] H. L. Guidorizzi. *Um curso de Cálculo-Volume 1*. Rio de Janeiro. LTC–Livros Técnicos e Científicos. 5<sup>a</sup> edição, 2001.
- [12] J. Hofbauer and K. Sigmund. *Evolutionary Games and Population Dynamics*. Cambridge University Press, Cambridge, 1998.
- [13] J. Maynard Smith and G. Price. The logic of animal conflicts. *Nature*, 246:15 – 18, 1973.
- [14] P. A. P. Moran. Random processes in genetics. *P. Camb. Philos. Soc.*, 54(1):60–71, 1958.
- [15] O. Morgenstern and J. Von Neumann. *Theory of games and economic behavior*. Princeton university press, 1953.
- [16] M. Nowak. *Evolutionary Dynamics*. The Belknap of Harvard University Press, 1 edition, 2006.
- [17] M. Nowak and K. Sigmund. Game-dynamical aspects of the prisoner’s dilemma. *Appl. Math. Comput.*, 20:247–265, 1989.
- [18] M. Nowak and K. Sigmund. The evolution of stochastic strategies in the prisoner’s dilemma. *Acta Appl. Math.*, 20:247–265, 1990.
- [19] M. A. Nowak, A. Sasaki, C. Taylor, and D. Fudenberg. Emergence of cooperation and evolutionary stability in finite populations. *Nature*, 428(6983):646–650, 2004.
- [20] M. A. Nowak and K. Sigmund. Tit for tat in heterogeneous populations. *Nature*, 355:255–253, 1992.
- [21] I. Núñez Rodríguez and A. G. M. Neves. Evolution of cooperation in a particular case of the infinitely repeated prisoner’s dilemma with three strategies. *J. Math. Biol.*, 73(6):1665–1690, 2016.
- [22] F. W. J. Olver. *Asymptotics and special functions*. Academic Press, San Diego, 1974.
- [23] I. G. Petrovsky. *Lectures on partial differential equations*. Dover Publications, 1992.
- [24] J. M. Smith. *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge university press, 1982.



- [25] C. Taylor, D. Fudenberg, A. Sasaki, and M. A. Nowak. Evolutionary game dynamics in finite populations. *B. Math. Biol.*, 66(6):1621–1644, 2004.
- [26] P. D. Taylor and L. B. Jonker. Evolutionary stable strategies and game dynamics. *Math. Biosci.*, 40:145–156, 1978.
- [27] H. Thorisson. *Coupling, stationarity, and regeneration*. Springer, 2000.
- [28] J. Wang, F. Fu, L. Wang, and G. Xie. Evolutionary game dynamics with three strategies in finite populations. *arXiv preprint physics/0701315*, 2007.
- [29] C. E. Zeeman. Population dynamics from game theory. *Lect. Notes Math.*, Springer, 819:497p, 1980.