

Modelos genotípicos de polimorfismo em lagartos *Uta stansburiana* baseados no jogo pedra-papel-tesoura¹

Genotypic models of polymorphism in *Uta stansburiana* lizards based on the rock-paper-scissors game

Modelos genotípicos de polimorfismo em lagartos *Uta stansburiana* basados en el juego piedra-papel-tijera

Marcelo Cargnelutti Rossato²

Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP), Campinas, SP, Brasil

 <https://orcid.org/0000-0001-8317-4628>,  <http://lattes.cnpq.br/9638073533973400>

Marcus Aloizio Martinez de Aguiar³

Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP), Campinas, SP, Brasil

 <https://orcid.org/0000-0003-1379-7568>,  <http://lattes.cnpq.br/6114863866102325>

Resumo: Nas populações de lagartos *Uta stansburiana* ocorre um notável polimorfismo de coloração nas gargantas, com tons de laranja, amarelo e azul. Esses fenótipos são determinados por dois alelos que correspondem, cada um, a uma das possíveis cores e seguem uma relação de dominância. Dois modelos, um não espacial e outro espacial, foram desenvolvidos para analisar as interações comportamentais desses fenótipos por meio de um jogo pedra-papel-tesoura e levando em conta também os possíveis genótipos. Com o modelo não espacial foram encontrados cenários em que a coexistência dos três fenótipos era estável e em que era instável, enquanto os resultados do modelo espacial foram próximos desses equilíbrios de coexistência. Notou-se ainda uma forte influência do tamanho da vizinhança nos resultados do modelo espacial, no qual vizinhanças maiores geraram resultados menos oscilatórios e mais próximos do equilíbrio do modelo não espacial.

Palavras-chave: polimorfismo; lagarto-de-mancha-lateral; teoria dos jogos; dinâmica de populações; modelos discretos.

Abstract: In populations of lizards *Uta stansburiana* there is a notable color polymorphism in the throats, with shades of orange, yellow and blue. These phenotypes are determined by two alleles that each correspond to one of the possible colors and follow a dominance relationship. Two models, one non-spatial and the other spatial, were developed to analyze the behavioral interactions of these phenotypes through a rock-paper-scissors game and also taking possible genotypes into account. With the non-spatial model, scenarios were found in which the three phenotypes coexisted both stably and unstably, while the results of the spatial model were close to these coexistence equilibria. There was also a strong influence of neighborhood size on the results of the spatial model, in which larger neighborhoods generated less oscillatory results and closer to the equilibrium of the non-spatial model.

Keywords: polymorphism; side-blotched lizard; game theory; population dynamics; discrete models.

¹ Artigo apresentado no Encontro Regional de Matemática Aplicada e Computacional 2023 (ERMAC-RJ) & Simpósio 1ª Década do Curso de Mestrado Multidisciplinar em Modelagem Computacional em Ciência e Tecnologia (PPG-MCCT), da Universidade Federal Fluminense, Volta Redonda, Rio de Janeiro, realizado de 30 de outubro a 1 de novembro de 2023.

² **Currículo sucinto:** Graduado em Engenharia de Controle e Automação pela Universidade Federal de Santa Maria, graduado em Matemática pela Universidade Franciscana, mestre em Matemática pela Universidade Federal de Santa Maria e doutor em Matemática Aplicada pela Universidade Estadual de Campinas. **Contribuição de autoria:** Escrita – Primeira Redação, Metodologia, Software, Visualização. **Contato:** marcelocrossato@gmail.com.

³ **Currículo sucinto:** Graduado, mestre e doutor em Física pela Universidade de São Paulo. Docente da Universidade Estadual de Campinas. **Contribuição de autoria:** Administração do Projeto, Conceituação, Escrita – Revisão e Edição, Supervisão. **Contato:** aguiar@ifi.unicamp.br.



Resumen: En las poblaciones de lagartos *Uta stansburiana* ocurre un notable polimorfismo de coloración en las gargantas, con tonos de naranja, amarillo y azul. Estos fenotipos están determinados por dos alelos que corresponden, cada uno, a uno de los posibles colores y siguen una relación de dominancia. Se desarrollaron dos modelos, uno no espacial y otro espacial, para analizar las interacciones comportamentales de estos fenotipos a través de un juego de piedra, papel o tijera y teniendo en cuenta también los posibles genotipos. Con el modelo no espacial se encontraron escenarios en los que la coexistencia de los tres fenotipos era estable y en los que era inestable, mientras que los resultados del modelo espacial estuvieron cerca de estos equilibrios de coexistencia. También se observó una fuerte influencia del tamaño de la vecindad en los resultados del modelo espacial, en el que vecindades más grandes generaron resultados menos oscilatorios y más cercanos al equilibrio del modelo no espacial.

Palabras clave: polimorfismo; lagarto-de-mancha-lateral; teoría de juegos; dinámica poblacional; modelos discretos.

Data de submissão: 31 de janeiro de 2024.

Data de aprovação: 8 de abril de 2024.

1 Introdução

Os lagartos da espécie *Uta stansburiana*, popularmente conhecidos como lagartos-de-mancha-lateral, apresentam um intrigante exemplo de polimorfismo, que representa a ocorrência de múltiplos fenótipos dentro de uma mesma espécie (Ford, 1945), de coloração em sua população, que é objeto de estudo e pesquisa em ecologia evolutiva. Nesse caso específico, os lagartos apresentam variações de cor na região da garganta com manchas em tons de laranja, amarelo e azul.

A coloração das gargantas dos lagartos *Uta stansburiana* é determinada por dois alelos, que podem ser o (laranja), y (amarelo) ou b (azul), que interagem de acordo com princípios de dominância. Para os lagartos machos, o alelo o é dominante em relação aos demais e o alelo y é dominante em relação ao alelo b , portanto os indivíduos com genótipo oo , oy e ob apresentam um fenótipo de garganta laranja, enquanto yy e yb são lagartos com garganta com manchas amarelas e bb representa o fenótipo azul. Já as fêmeas apresentam o fenótipo laranja quando possuem pelo menos um alelo o e garganta com manchas amarelas nos demais casos.

Os lagartos machos com manchas laranjas na garganta geralmente são mais agressivos e dominam territórios maiores com várias fêmeas; os machos de fenótipo azul costumam defender territórios menores e com menos fêmeas; e os com manchas amarelas mimetizam as fêmeas para se infiltrar nos territórios dos demais lagartos e se reproduzir (Sinervo *et al.*, 2000).

Devido às características específicas de cada fenótipo, nota-se que a dominância dos indivíduos com manchas laranjas é derrotada pela furtividade dos de fenótipo amarelo, enquanto estes perdem para a estratégia defensiva do fenótipo azul, que por sua vez são derrotados pela estratégia agressiva dos lagartos com manchas laranjas (Sinervo; Lively, 1996). Essas estratégias comportamentais formam um ciclo de vantagem competitiva semelhante a um jogo de pedra-papel-tesoura, em que



cada fenótipo prevalece sobre o outro em um padrão cíclico.

Embora a teoria dos jogos tenha sido inicialmente utilizada para descrever o comportamento humano por meio de decisões racionais, ela vem cada vez mais sendo utilizada para analisar conflito e cooperação em plantas e animais (Hammerstein; Selten, 1994), como é o caso dos lagartos-de-mancha-lateral.

Dessa forma, o objetivo deste trabalho é estudar as interações entre lagartos da espécie *Uta stansburiana* por meio da construção de dois modelos discretos, que levam em consideração tanto a dinâmica pedra-papel-tesoura dos diferentes fenótipos quanto as relações de dominância dos alelos que compõem os genótipos de cada indivíduo.

2 Modelo não espacial da dinâmica dos lagartos

De forma semelhante ao que foi proposto por Sinervo e Lively (1996) e formulado mais recentemente por Barreto (2017), definimos $f_{O,t}$, $f_{Y,t}$ e $f_{B,t}$ como as proporções fenotípicas de lagartos com manchas laranjas, amarelas e azuis, respectivamente, na geração t . Assim, determinamos também as proporções genotípicas $g_{oo,t}$, $g_{oy,t}$, $g_{ob,t}$, $g_{yy,t}$, $g_{yb,t}$ e $g_{bb,t}$ referentes a cada um dos possíveis genótipos. Os indivíduos com pelo menos um alelo o apresentam fenótipo laranja, os genótipos yy e yb são de lagartos com manchas amarelas e o fenótipo azul é representado unicamente pelo genótipo bb . As relações dessas proporções são dadas nas equações (1),

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

Podemos determinar as proporções alélicas $a_{o,t}$, $a_{y,t}$ e $a_{b,t}$, referentes às proporções dos alelos o , y e b na população, por meio das equações (2),

$$a_{o,t} = g_{oo,t} + \frac{1}{2}g_{oy,t} + \frac{1}{2}g_{ob,t}, \quad a_{y,t} = g_{yy,t} + \frac{1}{2}g_{oy,t} + \frac{1}{2}g_{yb,t}, \quad a_{b,t} = g_{bb,t} + \frac{1}{2}g_{ob,t} + \frac{1}{2}g_{yb,t}. \quad (2)$$

Por se tratarem de proporções, cabe salientar que em toda geração t valem as relações $\sum_I f_{I,t} = \sum_{i,j} g_{ij,t} = \sum_i a_{i,t} = 1$, em que $I \in \{O, Y, B\}$ e $i, j \in \{o, y, b\}$. As interações entre lagartos de diferentes fenótipos são regidas por uma matriz de recompensas M , que é exemplificada na Tabela 1, onde o elemento M_{IJ} representa a recompensa que um indivíduo que utiliza a estratégia I ganha ao interagir com um indivíduo de estratégia J . Nesse caso, as estratégias correspondem aos fenótipos dos lagartos, portanto $I, J \in \{O, Y, B\}$.

Como os lagartos com manchas laranjas possuem vantagem quando os de fenótipo azul são



Tabela 1: Matriz de recompensas em que o elemento M_{IJ} representa a recompensa que um indivíduo que utiliza a estratégia I ganha ao interagir com um indivíduo de estratégia J

	O	Y	B
O	1	0.5	2
Y	2	1	0.5
B	0.5	2	1

Fonte: Elaboração dos autores.

comuns e desvantagem quando os com manchas amarelas são comuns, notamos que $M_{OB} > M_{OO} > M_{OY}$. De forma análoga, temos $M_{YO} > M_{YY} > M_{YB}$ e $M_{BY} > M_{BB} > M_{BO}$, de forma semelhante ao que ocorre no jogo pedra-papel-tesoura. Para cada geração t , o *fitness* $W_{ij,t}$ de um genótipo ij , que apresenta um fenótipo I , e o *fitness* médio W_t da população são determinados pelas equações (3),

$$W_{ij,t} = W_{I,t} = \sum_J M_{IJ} f_{J,t}, \quad W_t = \sum_I f_{I,t} W_{I,t}. \tag{3}$$

Para determinar as proporções da geração seguinte, definimos então $\tilde{g}_{ij,t}$ como variáveis auxiliares de acordo com a equação (4) com o intuito de aumentar as proporções dos genótipos com maior *fitness*,

$$\tilde{g}_{ij,t} = g_{ij,t} \frac{W_{ij,t}}{W_t}. \tag{4}$$

Em seguida, utilizamos esses valores para calcular as proporções alélicas da próxima geração. Assim,

$$a_{o,t+1} = \tilde{g}_{oo,t} + \frac{1}{2}\tilde{g}_{oy,t} + \frac{1}{2}\tilde{g}_{ob,t}, \quad a_{y,t+1} = \tilde{g}_{yy,t} + \frac{1}{2}\tilde{g}_{oy,t} + \frac{1}{2}\tilde{g}_{yb,t}, \quad a_{b,t+1} = \tilde{g}_{bb,t} + \frac{1}{2}\tilde{g}_{ob,t} + \frac{1}{2}\tilde{g}_{yb,t}.$$

Finalmente, as proporções genotípicas da geração seguinte são determinadas pela equação (5),

$$g_{ij,t+1} = \begin{cases} (a_{i,t+1})^2, & \text{se } i = j \\ 2 \cdot a_{i,t+1} \cdot a_{j,t+1}, & \text{se } i \neq j \end{cases} \tag{5}$$

Em um ponto de equilíbrio, a partir do qual o sistema não sofre alterações ao decorrer das gerações, denominamos para $I \in \{O, Y, B\}$ e $i, j \in \{o, y, b\}$ as proporções fenotípicas, genotípicas e alélicas como \bar{f}_I , \bar{g}_{ij} e \bar{a}_i , respectivamente, e os *fitnesses* de cada estratégia, de cada genótipo e o *fitness* médio como \bar{W}_I , \bar{W}_{ij} e \bar{W} . Analisando a equação (4), pode-se concluir que os pontos de equilíbrio desse modelo genotípico não espacial são tais que, para cada $i, j \in \{o, y, b\}$, temos



$\overline{g_{ij}} = 0$ ou $\overline{W_{ij}} = \overline{W}$. Dessa forma, para o equilíbrio de coexistência dos três fenótipos é necessário que $\overline{W_O} = \overline{W_Y} = \overline{W_B} = \overline{W}$. Para a matriz de recompensas apresentada na Tabela 1, por exemplo, isso resulta em um equilíbrio trivial em que $\overline{f_O} = \overline{f_Y} = \overline{f_B} = \frac{1}{3}$.

Para gerar resultados mais interessantes, podemos alterar a matriz de recompensas para focar em cada uma das estratégias. Dessa forma, na Tabela 2 são apresentadas essas matrizes de recompensas, onde $v > 1$ e $0 < d < 1$ representam as recompensas que um indivíduo com a estratégia focal recebe ao interagir com outro indivíduo com quem ele possui uma vantagem ou uma desvantagem, respectivamente.

Tabela 2: Matrizes de recompensas com estratégias focais *O*, *Y* e *B*

(a) Estratégia focal *O*

	O	Y	B
O	1	d	v
Y	2	1	0.5
B	0.5	2	1

(b) Estratégia focal *Y*

	O	Y	B
O	1	0.5	2
Y	v	1	d
B	0.5	2	1

(c) Estratégia focal *B*

	O	Y	B
O	1	0.5	2
Y	2	1	0.5
B	d	v	1

Fonte: Elaboração dos autores.

Dessa forma, as proporções fenotípicas dos pontos de equilíbrio de coexistência para as estratégias focais *O*, *Y* e *B* são apresentadas, respectivamente, nas equações (6), (7) e (8),

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

$$\overline{f_O} = \frac{10 - 6d}{10v - 8d + 5}, \quad \overline{f_Y} = \frac{4v - 2d}{10v - 8d + 5}, \quad \overline{f_B} = \frac{6v - 5}{10v - 8d + 5}, \quad (7)$$

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

Tomando $v = 2$ e $d = 0.5$ com qualquer uma das estratégias focais, obtemos novamente a matriz de recompensas da Tabela 1 e o equilíbrio trivial $\overline{f_O} = \overline{f_Y} = \overline{f_B} = \frac{1}{3}$. Para qualquer conjunto de parâmetros v e d , as proporções alélicas e genotípicas do ponto de equilíbrio são apresentadas, respectivamente, nas equações (9) e (10),

$$\overline{a_o} = 1 - \sqrt{\overline{f_B} + \overline{f_Y}}, \quad \overline{a_y} = \sqrt{\overline{f_B} + \overline{f_Y}} - \sqrt{\overline{f_B}}, \quad \overline{a_b} = \sqrt{\overline{f_B}}. \quad (9)$$

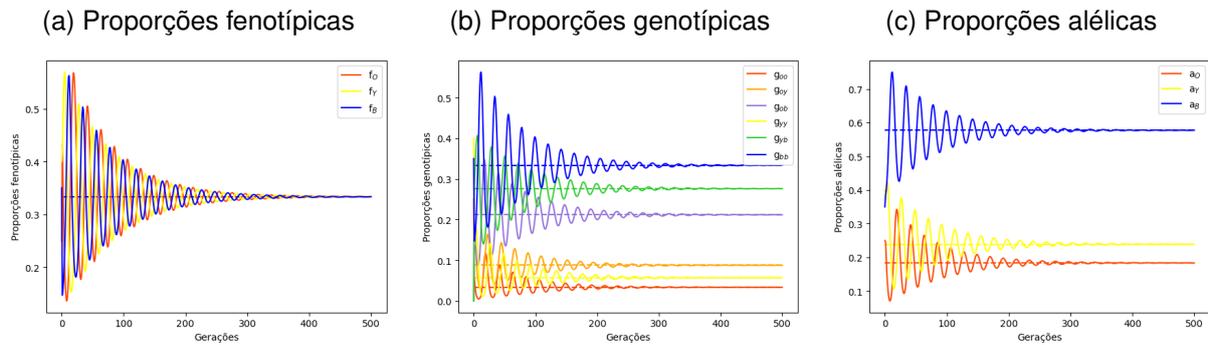
$$\overline{g_{ij}} = \begin{cases} (\overline{a_i})^2, & \text{se } i = j \\ 2 \cdot \overline{a_i} \cdot \overline{a_j}, & \text{se } i \neq j \end{cases} \quad (10)$$

Para ilustrar esse modelo, serão realizadas simulações utilizando as matrizes de recompensas



com as três estratégias focais O , Y e B , representadas na Tabela 2, com 500 gerações cada e condições iniciais $g_{oo,0} = 0.25$, $g_{yy,0} = 0.4$, $g_{bb,0} = 0.35$ e $g_{oy,0} = g_{ob,0} = g_{yb,0} = 0$. Os resultados obtidos com $v = 2$ e $d = 0.5$, em que as matrizes de todas as estratégias focais correspondem à matriz de recompensas da Tabela 1, podem ser observados na Figura 1.

Figura 1: Simulação do modelo não espacial com $v = 2$ e $d = 0.5$

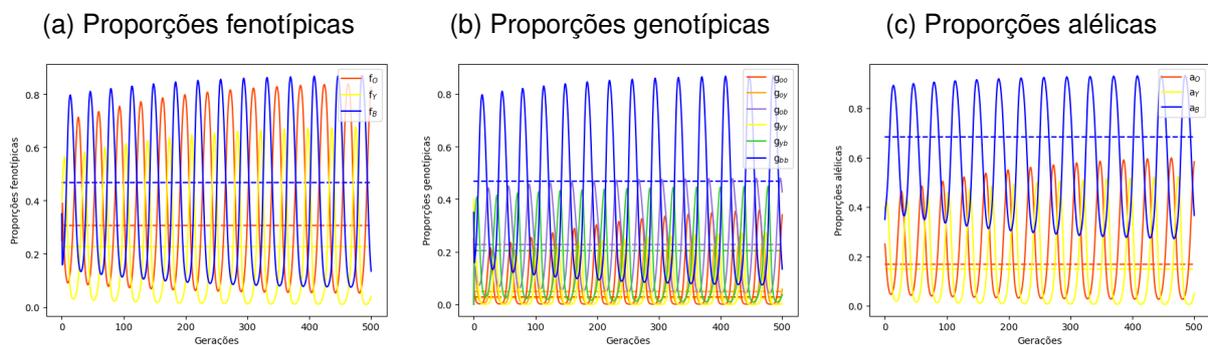


Fonte: Elaboração dos autores.

As linhas tracejadas das Figuras 1a, 1b e 1c representam, respectivamente, as proporções fenotípicas, genotípicas e alélicas do ponto de equilíbrio de coexistência dos três fenótipos, que são definidas pelas equações (6)-(10). É possível observar que as proporções oscilam inicialmente, mas convergem para o ponto de equilíbrio de coexistência, indicando que esse equilíbrio é estável para as três estratégias focais com esse conjunto de parâmetros.

Enquanto isso, ao adotar $v = 1.3$ e $d = 0.7$ são obtidas matrizes de recompensas distintas para cada uma das estratégias focais. A evolução das proporções ao longo das gerações considerando a estratégia focal O , por exemplo, pode ser observada na Figura 2.

Figura 2: Simulação do modelo não espacial com estratégia focal O com $v = 1.3$ e $d = 0.7$



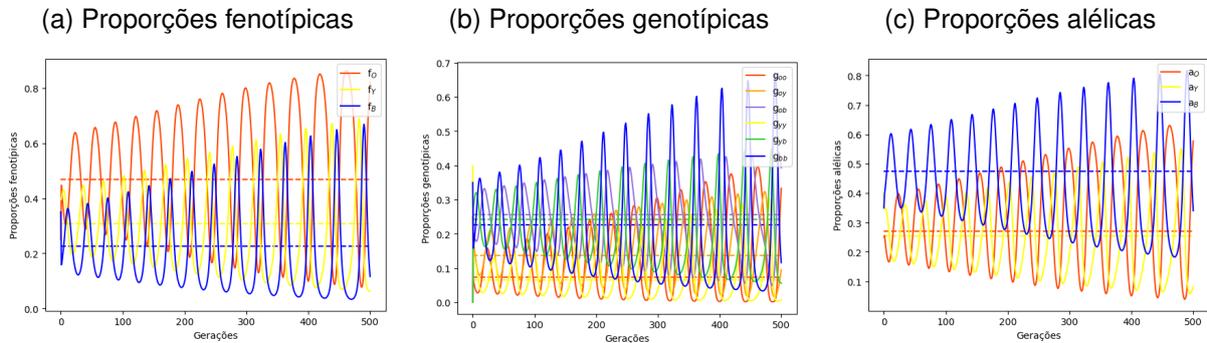
Fonte: Elaboração dos autores.

A partir das oscilações com amplitudes cada vez maiores, nota-se que o ponto de equilíbrio para esse conjunto de parâmetros é instável com a estratégia focal O . De forma semelhante, ao utilizar



os mesmos parâmetros e a estratégia focal Y , observa-se na Figura 3 que mais uma vez o sistema oscila e atinge valores cada vez mais distantes do ponto de equilíbrio ao longo das gerações.

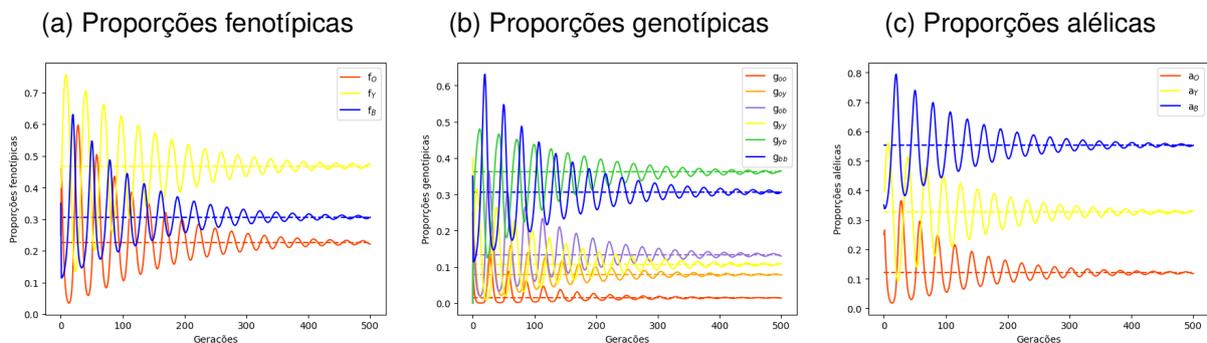
Figura 3: Simulação do modelo não espacial com estratégia focal Y com $v = 1.3$ e $d = 0.7$



Fonte: Elaboração dos autores.

Por outro lado, como é apresentado na Figura 4, os mesmos parâmetros $v = 1.3$ e $d = 0.7$ resultam em um equilíbrio estável ao considerar a estratégia focal B , uma vez que as proporções convergem para o ponto de equilíbrio no decorrer das gerações. Dessa forma, é importante salientar que, embora o conjunto de parâmetros não se altere, o modelo pode gerar resultados qualitativamente distintos ao utilizar diferentes estratégias focais.

Figura 4: Simulação do modelo não espacial com estratégia focal B com $v = 1.3$ e $d = 0.7$

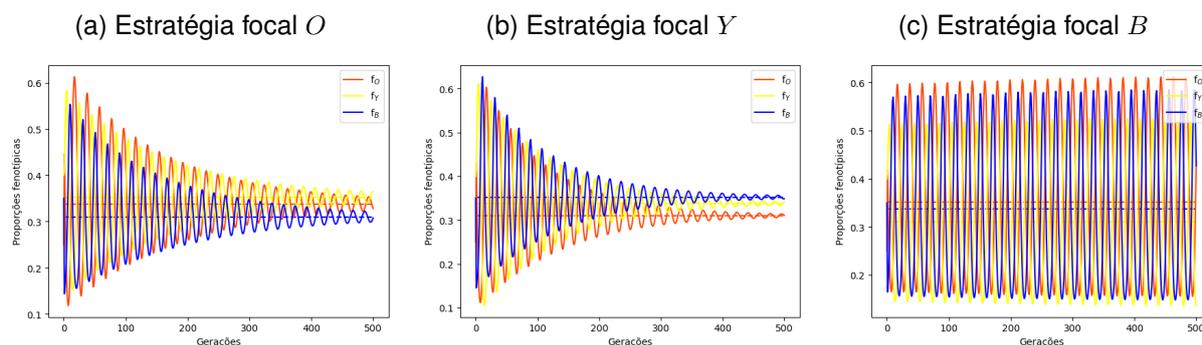


Fonte: Elaboração dos autores.

Para ilustrar ainda mais a diversidade de resultados que podem ser obtidos com as três estratégias focais ao alterar os parâmetros v e d , as proporções fenotípicas de algumas simulações são apresentadas nas Figuras 5 e 6. Na Figura 5, considerando $v = 2.5$ e $d = 0.2$, são observados pontos de equilíbrio estáveis para as estratégias focais O e Y e um equilíbrio instável para a estratégia B , enquanto na Figura 6, em que $v = 1.5$ e $d = 0.3$, são representados pontos de equilíbrios instáveis independentemente da estratégia adotada.

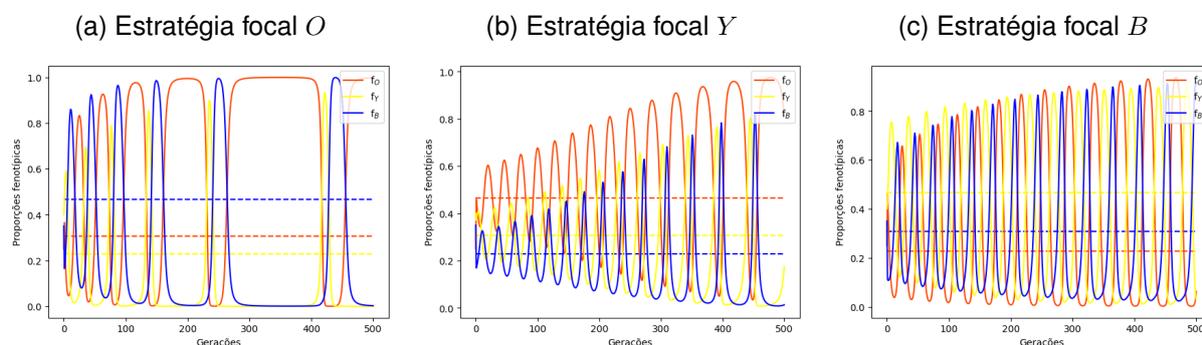


Figura 5: Simulações do modelo não espacial com diferentes estratégias focais com $v = 2.5$ e $d = 0.2$



Fonte: Elaboração dos autores.

Figura 6: Simulações do modelo não espacial com diferentes estratégias focais com $v = 1.5$ e $d = 0.3$



Fonte: Elaboração dos autores.

3 Modelo espacial da dinâmica dos lagartos

Este modelo é constituído por um autômato celular bidimensional, que é uma abordagem que integra elementos de tempo, espaço e estados discretos (Mistro, 1998). Podemos visualizar esse modelo como uma matriz de dimensões $N \times N$, onde cada elemento, referido como sítio ou célula, pode assumir um conjunto limitado de valores, que indicam que ele pode estar vazio ou ocupado por um lagarto com um dos genótipos oo , oy , ob , yy , yb ou bb .

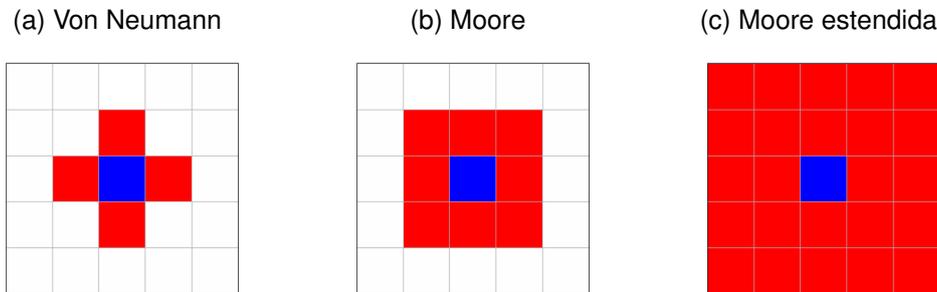
Para determinar a distribuição inicial dos indivíduos, considera-se uma densidade ρ_0 , que determina a probabilidade de cada sítio estar ocupado na primeira geração. Essa distribuição é composta inicialmente apenas por indivíduos homocigotos, então cada sítio ocupado terá probabilidades p_O , p_Y ou p_B de conter um indivíduo com genótipo oo , yy ou bb , respectivamente. Além disso, todo indivíduo pode morrer com probabilidade μ no início de cada geração, exceto a primeira, deixando o sítio vazio.

Para simular as interações entre vizinhos, é necessário definir as vizinhanças de interação. Assim, utilizamos as vizinhanças de Von Neumann, de Moore e de Moore estendida (Hoekstra; Kroc;



Sloot, 2010), ilustradas nas Figuras 7a, 7b e 7c, onde os sítios vermelhos representam os vizinhos do sítio azul. Nas fronteiras são adotadas condições de contorno periódicas.

Figura 7: Tipos de vizinhanças utilizados para simular as interações entre os indivíduos



Fonte: Elaboração dos autores.

Em cada geração, para que todo lagarto possa ter em média uma oportunidade de reprodução, são sorteados N^2 sítios. Em cada sorteio, se houver um lagarto no sítio escolhido, ele calcula o seu *fitness* e os de todos os seus vizinhos. O cálculo é realizado fazendo a média das recompensas obtidas nas interações com os sítios vizinhos não vazios com base na matriz de recompensas adotada. Ao utilizar a matriz com estratégia focal O , representada na Tabela 2a, e considerar a vizinhança de Von Neumann, por exemplo, obtém-se que o *fitness* de um indivíduo de fenótipo amarelo que possuir como vizinhos dois lagartos com manchas laranjas, um de fenótipo azul e uma célula vazia será $\frac{2+2+0.5}{3} = 1.5$.

Sempre que houver pelo menos um outro lagarto na vizinhança do indivíduo sorteado, ele irá se reproduzir. Se o seu *fitness* for maior ou igual do que o de todos os seus vizinhos, ele sorteia aleatoriamente um lagarto da sua vizinhança para reproduzir. Caso contrário, a reprodução se dará com o lagarto de maior *fitness* da vizinhança (se houver mais de um, escolhe-se um deles aleatoriamente).

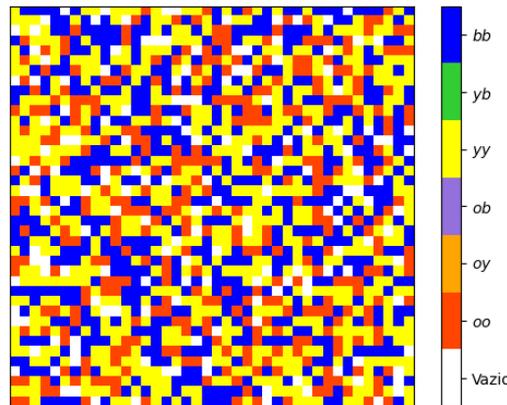
O genótipo do descendente será composto por um alelo de cada um dos pais; portanto se os pais tiverem genótipos bb e oy , por exemplo, o primeiro obrigatoriamente fornecerá um alelo b enquanto o segundo pode fornecer um alelo o ou y . Notamos, nesse caso, que a reprodução entre indivíduos de fenótipos azul e laranja, de genótipos bb e oy , pode resultar em uma cria com fenótipo amarelo, com genótipo yb por exemplo. Se houver células vazias na vizinhança de um dos dois indivíduos que estão se reproduzindo, o descendente ocupará um desses sítios. Caso contrário, a cria ocupará o sítio do indivíduo de menor *fitness* entre os dois.

Serão realizadas simulações com parâmetros semelhantes aos utilizados no modelo não espacial, com probabilidades iniciais $p_O = 0.25$, $p_Y = 0.4$ e $p_B = 0.35$. Além disso, definimos $N = 40$,



$\rho_0 = 0.9$ e $\mu = 0.1$ e a distribuição inicial utilizada em todas as simulações pode ser observada na Figura 8, na qual os quadrados brancos representam sítios vazios e os quadrados laranjas, amarelos e azuis representam, respectivamente, lagartos de genótipo oo , yy e bb .

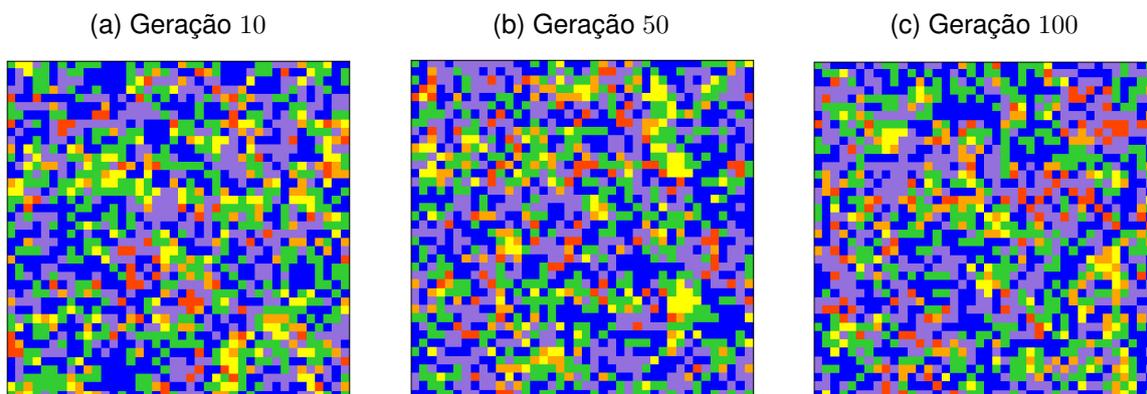
Figura 8: Distribuição espacial na geração 0 utilizando $N = 40$, $\rho_0 = 0.9$, $p_O = 0.25$, $p_Y = 0.4$ e $p_B = 0.35$, em que os quadrados brancos representam sítios vazios e os quadrados laranjas, amarelos e azuis representam, respectivamente, lagartos de genótipo oo , yy e bb



Fonte: Elaboração dos autores.

Na Figura 9 são apresentadas as distribuições dos genótipos em algumas gerações ao considerar a vizinhança de Moore com $v = 2$ e $d = 0.5$, no qual todas as estratégias focais são representadas pela matriz da Tabela 1. Complementando a descrição da legenda da Figura 8, os quadrados nas cores laranja claro, roxo e verde representam, respectivamente, lagartos com genótipo oy , ob e yb .

Figura 9: Distribuições espaciais nas gerações 10, 50 e 100 com vizinhança de Moore com $v = 2$ e $d = 0.5$, em que os quadrados nas cores laranja claro, roxo e verde representam, respectivamente, lagartos de genótipo oy , ob e yb



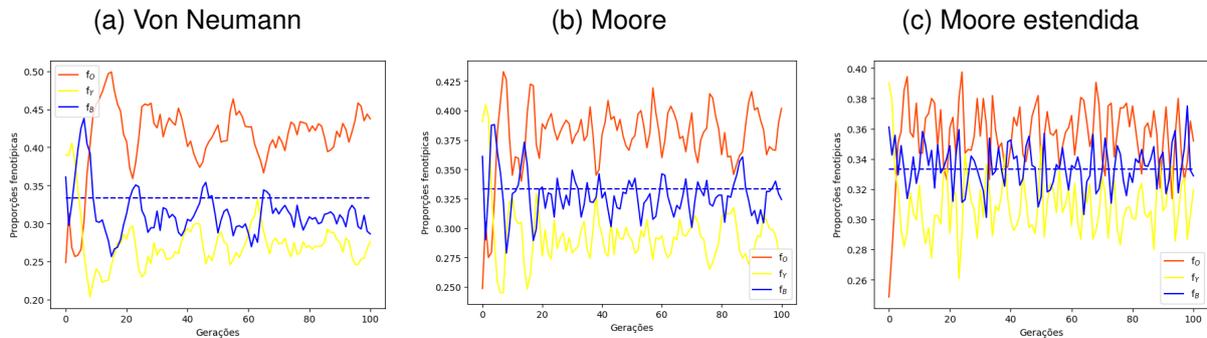
Fonte: Elaboração dos autores.

Embora seja possível identificar a composição genotípica nessas gerações, uma análise mais detalhada pode ser realizada ao considerar a evolução das proporções ao longo das gerações.



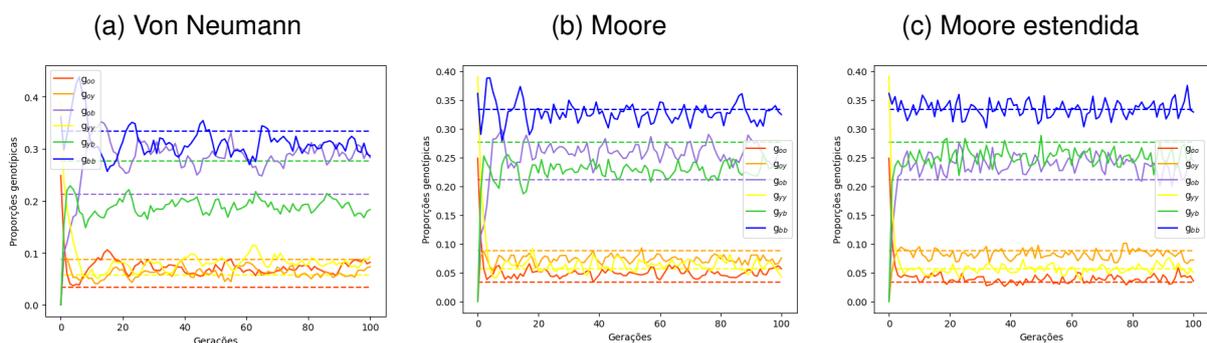
Assim, as proporções fenotípicas, genotípicas e alélicas ao longo de 100 gerações com $v = 2$ e $d = 0.5$ para as diferentes vizinhanças são apresentadas, respectivamente, nas Figuras 10, 11 e 12, em que as linhas tracejadas correspondem aos pontos de equilíbrio do modelo não espacial.

Figura 10: Proporções fenotípicas da simulação do modelo espacial com $v = 2$ e $d = 0.5$



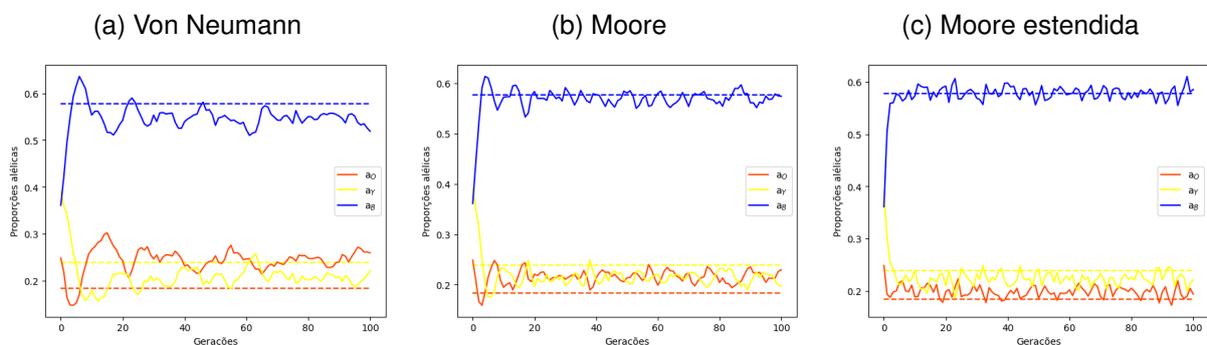
Fonte: Elaboração dos autores.

Figura 11: Proporções genotípicas da simulação do modelo espacial com $v = 2$ e $d = 0.5$



Fonte: Elaboração dos autores.

Figura 12: Proporções alélicas da simulação do modelo espacial com $v = 2$ e $d = 0.5$



Fonte: Elaboração dos autores.

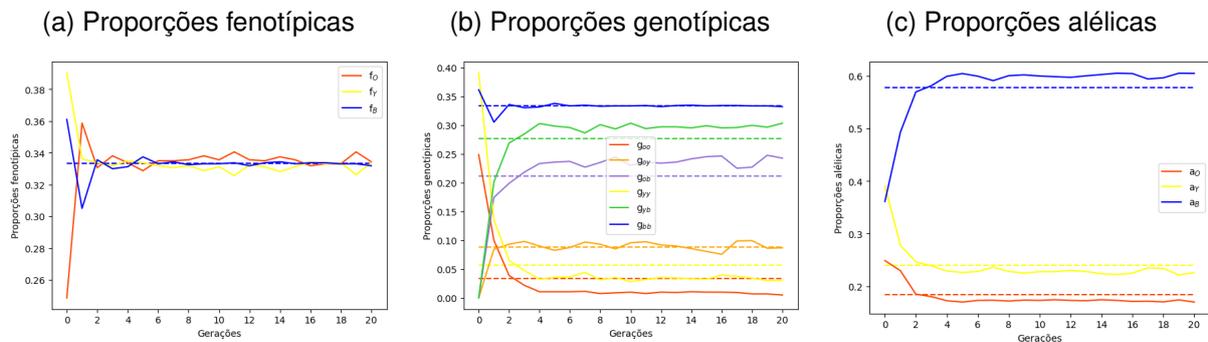
Por se tratar de um modelo probabilístico, não ocorre a convergência exata para um ponto de



equilíbrio. Entretanto, é possível observar que a proporção de indivíduos com fenótipo laranja para a vizinhança de Von Neumann é muito maior do que a do ponto de equilíbrio do modelo não espacial e, ao aumentar o tamanho da vizinhança, nota-se que os resultados se aproximam cada vez mais do equilíbrio do modelo não espacial e apresentam oscilações com amplitudes menores, como se observa principalmente nas Figuras 11 e 12.

Dessa forma, seria interessante analisar quão próximos os resultados obtidos por ambos os modelos propostos seriam ao tentar desconsiderar as dependências espaciais desse segundo modelo. Assim, na Figura 13 são apresentados os resultados das 20 primeiras gerações das simulações com $v = 2$ e $d = 0.5$ utilizando uma vizinhança infinita, ou seja, onde os *fitnesses* dos lagartos são comparados com os de todos os outros indivíduos no momento da reprodução.

Figura 13: Simulação do modelo espacial com vizinhança infinita com $v = 2$ e $d = 0.5$



Fonte: Elaboração dos autores.

Utilizando uma vizinhança infinita, as proporções fenotípicas se aproximaram rapidamente do ponto de equilíbrio do modelo não espacial, mas notou-se um aumento da proporção de alelos b , que causou o crescimento dos genótipos ob e yb e foi compensado por uma redução no número de indivíduos com genótipos oo e yy . O aumento da proporção alélica b pode ser justificado pelo fato de que, além de a maioria dos indivíduos possuírem pelo menos um alelo b no seu genótipo, todo lagarto de fenótipo azul sempre fornece um alelo b ao gerar um descendente, enquanto os com manchas amarelas ou laranjas podem fornecer dois ou três tipos de alelos.

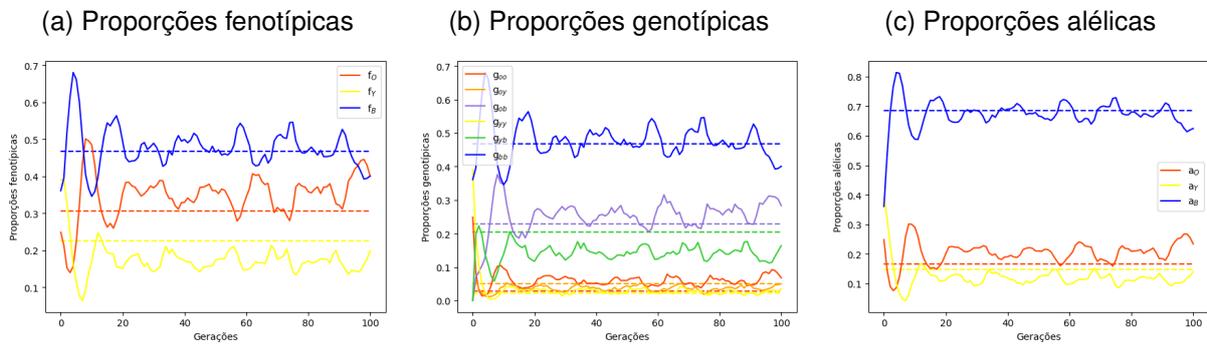
Ainda assim, nota-se que as proporções da simulação com vizinhança infinita se aproximaram muito das proporções do modelo não espacial, ratificando a semelhança entre ambos os modelos. Além disso, pode-se concluir que as oscilações observadas nas Figuras 10, 11, e 12 são causadas de fato pelo tamanho da vizinhança.

Por possuir um tamanho intermediário, as próximas simulações serão realizadas utilizando apenas a vizinhança de Moore. Portanto, os resultados utilizando $v = 1.3$ e $d = 0.7$ para a estratégia



focal O são apresentados na Figura 14.

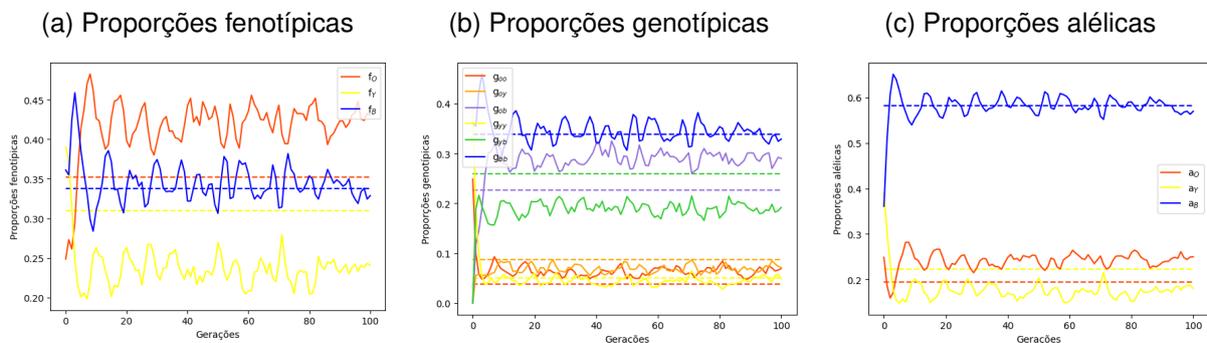
Figura 14: Simulação do modelo espacial com estratégia focal O , vizinhança de Moore, $v = 1.3$ e $d = 0.7$



Fonte: Elaboração dos autores.

É possível observar que as proporções do modelo espacial para esse conjunto de parâmetros também se aproximam do ponto de equilíbrio do modelo não espacial, mesmo este ponto sendo um equilíbrio instável no modelo não espacial. De forma semelhante, os resultados das simulações espaciais com estratégia focal B , $v = 2.5$ e $d = 0.2$ e com estratégia focal O , $v = 1.5$ e $d = 0.3$, que determinam pontos de equilíbrio instáveis para o modelo não espacial, são apresentados nas Figuras 15 e 16.

Figura 15: Simulação do modelo espacial com estratégia focal B , vizinhança de Moore, $v = 2.5$ e $d = 0.2$

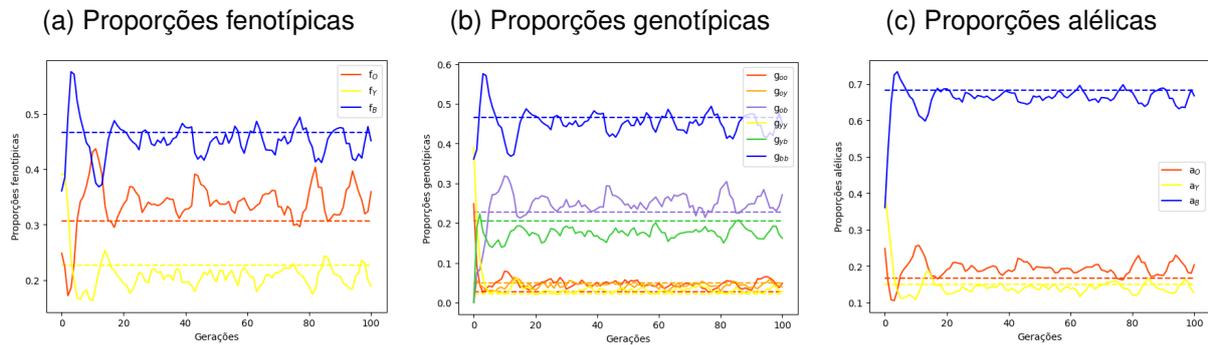


Fonte: Elaboração dos autores.

Embora as proporções da Figura 15 estejam um pouco distantes do ponto de equilíbrio de coexistência do modelo não espacial, observa-se que os resultados da Figura 16 são muito semelhantes ao equilíbrio esperado. Para confirmar a analogia entre os modelos propostos, as proporções genotípicas de simulações com vizinhança infinita adotando os parâmetros que foram utilizados para gerar as Figuras 14, 15 e 16 são apresentadas na Figura 17.



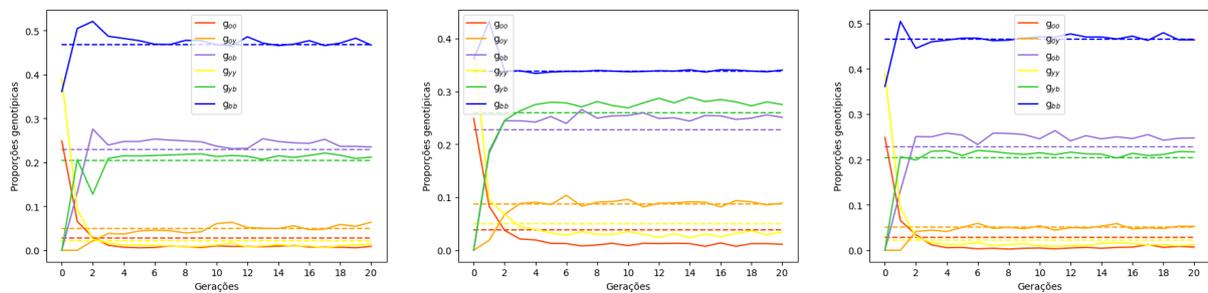
Figura 16: Simulação do modelo espacial com estratégia focal O , vizinhança de Moore, $v = 1.5$ e $d = 0.3$



Fonte: Elaboração dos autores.

Figura 17: Simulações do modelo espacial com vizinhança infinita

(a) Est. focal O , $v = 1.3$ e $d = 0.7$ (b) Est. focal B , $v = 2.5$ e $d = 0.2$ (c) Est. focal O , $v = 1.5$ e $d = 0.3$



Fonte: Elaboração dos autores.

4 Conclusões

Neste trabalho foram apresentados dois modelos discretos genotípicos para descrever a dinâmica dos lagartos da espécie *Uta stansburiana* por meio de uma representação semelhante a um jogo pedra-papel-tesoura e adotando variações nas matrizes de recompensas focando nas estratégias O , Y e B . Com o modelo não espacial, foram encontradas situações em que o ponto de equilíbrio de coexistência dos três fenótipos é estável e situações em que esse ponto é instável. Além disso, foram obtidos resultados qualitativamente distintos nas simulações com diferentes estratégias focais, em que, por exemplo, o ponto de equilíbrio para um mesmo conjunto de parâmetros poderia ser estável para todas, algumas ou nenhuma das estratégias focais.

A abordagem probabilística do modelo espacial não permite uma convergência exata para um ponto de equilíbrio, porém os resultados para todas as estratégias focais se aproximam, de forma geral, dos pontos de equilíbrio de coexistência do modelo não espacial. Foi possível notar ainda que o aumento da vizinhança faz com que as proporções das simulações sejam cada vez mais próximas desses pontos de equilíbrio, independentemente de eles serem estáveis ou instáveis no modelo



não espacial. Além disso, pode-se notar que o aumento da vizinhança reduz consideravelmente a amplitude das oscilações das proporções fenotípicas, genotípicas e alélicas ao longo das gerações.

Por fim, as proporções fenotípicas das simulações com vizinhança infinita convergiram rapidamente para o equilíbrio do modelo não espacial, enquanto as proporções genotípicas se aproximaram desse equilíbrio, mas os genótipos heterozigotos com um alelo b se sobressaíram um pouco enquanto os homozigotos oo e yy chegaram a valores um pouco menores do que no outro modelo.

Em trabalhos futuros, espera-se obter as relações que determinam os critérios de convergência para cada uma das estratégias focais no modelo não espacial.

Referências

BARRETO, W. P. **Teoria de jogos e genética de populações**: um estudo de dinâmica de populações guiado por competição e cooperação entre indivíduos polimórficos. Orientador: Marcus Aloizio Martinez de Aguiar. 2017. 75 f. Tese (Doutorado em Ciências) – Instituto de Física Gleb Wataghin, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 2017. DOI: <https://doi.org/10.47749/T/UNICAMP.2017.991872>.

FORD, E. B. Polymorphism. **Biological Reviews**. v. 20, n. 2, p. 73-88, 1945. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1945.tb00315.x>.

HAMMERSTEIN, P.; SELTEN, R. Game theory and evolutionary biology. In: AUMANN, R. J.; HART, S. (ed.). **Handbook of game theory with economic applications**. [S. l.]: Elsevier, 1994. v. 2, p. 929-993. Disponível em: <https://EconPapers.repec.org/RePEc:eee:gamchp:2-28>. Acesso em: 27 jun. 2024.

HOEKSTRA, A. G.; KROC, J.; SLOOT, P. M. A. (ed.). **Simulating complex systems by cellular automata**. [S. l.]: Springer, 2010.

MISTRO, D. C. **Modelos para dispersão de abelhas africanizadas: um zoom matemático**. Orientador: Wilson Castro Ferreira Jr. 1998. 182 f. Tese (Doutorado em Matemática Aplicada) – Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 1998. DOI: <https://doi.org/10.47749/T/UNICAMP.1998.133460>.

SINERVO, B.; LIVELY, C. M. The rock–paper–scissors game and the evolution of alternative male strategies. **Nature**. v. 380, n. 6571, p. 240-243, 1996. DOI: https://ui.adsabs.harvard.edu/link_gateway/1996Natur.380..240S/doi:10.1038/380240a0.

SINERVO, B.; MILES, D. B.; FRANKINO, W. A.; KLUKOWSKI, M.; DENARDO, D. F. Testosterone, endurance, and Darwinian fitness: natural and sexual selection on the physiological bases of alternative male behaviors in side-blotched lizards. **Hormones and Behavior**. v. 38, n. 4, p. 222-233, 2000. DOI: <https://doi.org/10.1006/hbeh.2000.1622>.



Agradecimentos

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

