

EQUILÍBRIO DE NASH E ESTRATÉGIAS EVOLUTIVAMENTE ESTÁVEIS: A TEORIA DOS JOGOS NA ECOLOGIA DE POPULAÇÕES

Paulo José A.L. de Almeida^{1}, Maja Kajin² & Marcus V. Vieira^{1,2}*

¹ Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ), Instituto de Biologia, Departamento de Ecologia, Ilha do Fundão, Caixa Postal: 68020. Rio de Janeiro, RJ, Brasil. CEP 21941-590.

² Laboratório de Vertebrados, Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ), Instituto de Biologia, Departamento de Ecologia, Ilha do Fundão, Caixa Postal: 68020. Rio de Janeiro, RJ, Brasil. CEP 21941-590

E-mails: pauloall@biologia.ufrj.br, majakajin@gmail.com, mvvieira@gmail.com

RESUMO

Modelos matemáticos nas ciências aplicadas são usados corriqueiramente, como na Economia ou na Física, quando comparamos ao uso dessa ferramenta à Ecologia. Ainda que a Ecologia tenha partido de ideias sobre a “Economia da Natureza” há uma grande tendência em se estudar seus fenômenos de forma indutiva em contraste a forma predominantemente dedutiva de outra ciência, a qual desde a “Origem das Espécies” serviu como fonte de paralelos para geração de teorias: a Ciência Econômica. A aplicação de ferramentas matemáticas dedutivas e paralelos à teoria econômica na Ecologia de Populações tem tido sucesso como é o caso do conceito das Estratégias Evolutivamente Estáveis (EEE). Quando o conceito de EEE foi apresentando, a teoria econômica que o fundamentou já era bem desenvolvida e chama-se Teoria dos Jogos. O presente estudo tem como objetivo revisar a teoria das Estratégias Evolutivamente Estáveis, através de uma abordagem econômica e biológica, buscando recuperar os conceitos principais que a fundamentaram, que caracterizam um modo dedutivo de produzir ciência. Na Teoria dos Jogos, tanto a abordagem com estratégias discretas quanto a abordagem considerando estratégias contínuas, podem ser usadas como ponto de partida para estudo de características biológicas sujeitas a seleção natural, e fornecer bases para novas hipóteses e desenhos amostrais a serem definidos para levantamentos de campo, ou estudos parametrizados. A partir da modelagem que levou ao conceito de EEE, avanços importantes foram feitos na Ecologia, em particular na Ecologia de Populações. **Palavras-chave:** Estratégias Evolutivamente Estáveis; Dilema dos Prisioneiros; jogos contínuos; jogos discretos; Ótimo de Pareto.

ABSTRACT

THE NASH EQUILIBRIUM AND THE EVOLUTIONARY STABLE STRATEGIES: THE GAME THEORY IN POPULATION ECOLOGY. Mathematical models have been extensively used in applied sciences, such as for example in Economy or in Physics, compared to the use of such tools in Ecology. The general tendency to study the phenomena from an inductive point of view in Ecology, as contrasted to other sciences, still exists despite the fact that Ecology originally emerged as an idea of ‘Economy of Nature’ and it serves as a source of common view points for establishing new theories: an economic science. The application of deductive mathematical tools and the parallels to economic theory has been successful in Population Ecology, as is the case of Evolutionary Stable Strategies (ESS), for example. When the concept of ESS was introduced, the economic theory that gave it its origins had already been well established and developed, called the Game Theory. The aim of this work is to review the Evolutionary Stable Strategies, through both economic and biological approach, attempting to recover the basic concepts that have founded these strategies and that are characteristic of a deductive manner of producing science. In the Game Theory, the approaches with both discrete and continuous strategies can be used as a point of departure to study the biological strategies subjected to natural selection, provide bases for new hypotheses, sampling designs or parametric studies. The modeling

which led to the concept of ESS has triggered some important improvements in Ecology, especially in the field of Population Ecology.

Keywords: Evolutionary Stable Strategies; The Prisoner's Dilemma; continuous game; discrete game; Pareto Optimal.

RESUMEN

EL EQUILIBRIO DE NASH Y LAS ESTRATEGIAS EVOLUTIVAMENTE ESTABLES: LA TEORÍA DE JUEGOS EN ECOLOGÍA DE POBLACIONES. A diferencia de lo que ocurre en Ecología, los modelos matemáticos son ampliamente utilizados en las ciencias aplicadas, como en Economía o en Física. La tendencia general de estudiar los fenómenos desde un punto de vista inductivo en Ecología, en contraste con la forma predominantemente deductiva de otras ciencias, aún existe a pesar del hecho que la Ecología surgió originalmente como “la Economía de la Naturaleza” y sirve como una fuente de puntos de vistas comunes para generar nuevas teorías: la Ciencia Económica. La aplicación de herramientas matemáticas deductivas y los paralelos a la teoría económica han sido exitosos en la Ecología de Poblaciones, tal es el caso de las Estrategias Evolutivamente Estables (EEE). Cuando el concepto de las EEE fue introducido, la teoría económica que le dio sus orígenes estaba bien desarrollada y se llamada Teoría de Juegos. El objetivo del presente estudio es examinar la teoría de las Estrategias Evolutivamente Estables, a través de un enfoque tanto económico como biológico, intentando recuperar los conceptos básicos que han fundado tales estrategias y caracterizan una manera deductiva de producir ciencia. En la Teoría de Juegos, las aproximaciones tanto con las estrategias discretas como con las continuas pueden ser usadas como un punto de partida para el estudio de las características biológicas sujetas a la selección natural, y proporcionar las bases para nuevas hipótesis, diseños de muestreo o estudios paramétricos. A partir de los modelos que dieron lugar al concepto de las EEE, se han logrado importantes avances en Ecología, particularmente en Ecología de Poblaciones.

Palabras clave: Estrategias Evolutivamente Estables; Dilema del Prisionero; juegos continuos; juegos discretos; Óptimo de Pareto.

INTRODUÇÃO

O estudo das populações é uma das abordagens fundamentais da Ecologia, não somente pela importância de se compreender as variações de abundância das espécies, mas também para o entendimento dos fenômenos ecológicos de escalas maiores, como comunidades e ecossistemas (Berryman 2002). Interações entre populações, diversidade de espécies e funcionamento de ecossistemas são processos em escalas diferentes, mas cada vez mais interligados (Polis *et al.* 2000, Chase & Leibold 2002, Fryxell *et al.* 2004). A Ecologia de Populações possui hoje princípios básicos estabelecidos (Berryman 2002, Berryman *et al.* 2002), mas ainda assim tem importantes questões a serem respondidas (Weisberg 2006, Rosenheim 2007, Rudolf 2007, Hastings 2008), muitas delas através da modelagem matemática (Bravo de la Parra & Poggiale 2005, Weisberg 2006, Hastings 2008).

Modelos matemáticos em outras ciências são usados corriqueiramente, como na Economia ou na

Física, quando comparadas à Ecologia (Turchin 1998). No entanto a tendência em se comparar diretamente a epistemologia da biologia à epistemologia de outras ciências, em especial a física (Heisenberg 1996, Bohr 1996, Murray 2001), pode levar a argumentos de que por ser diversa a natureza dos fenômenos (a biologia teria fenômenos mais complexos), os métodos para garantir a cientificidade da biologia devem ser também diversos. Isso pode levar a uma conclusão equivocada de que a predominância na biologia do método indutivo (versus o método dedutivo) teria relação com a natureza dos fenômenos, e não com o caráter *ad hoc* que se faz mais presente na pesquisa em biologia, em particular na ecologia desde o seu começo (Kingsland 1995, Murray 2001).

Segundo Murray, no entanto, o mundo físico é também extremamente complexo, mas os físicos tentam simplificá-lo, enquanto os biólogos não simplificam o mundo biológico. Físicos seriam “unificadores” (pessoas cuja paixão é achar princípios gerais) e biólogos seriam “diversificadores” (pessoas com paixão em explorar detalhes) (Murray 2001).

Entretanto a dicotomia apontada por Murray parece ingênua ao desconsiderar o conflito vivido e superado na própria física, no início do século XX, como expressa Poincaré no ensaio “As relações entre a física experimental e a física matemática” (Poincaré 2008, p. 223):

“A experiência é a única fonte da verdade...só ela pode nos dar a certeza... Mas se a experiência é tudo, que lugar restara para a física matemática? Que tem a física experimental a fazer com um auxiliar desse tipo, que parece inútil e, quem sabe, perigoso? ... É que não basta observar...é preciso generalizar.”

A comparação das diversas ciências à física necessariamente não hierarquiza a cientificidade delas, e surge como uma possibilidade de reflexão sobre a maturidade e grau de aproveitamento de ferramentas já desenvolvidas das ciências mais recentes em relação às mais antigas.

É interessante notar, ainda que a Ecologia tenha partido de idéias sobre a “Economia da Natureza” (expressão usada pela primeira vez por Darwin em 1859), que há uma grande tendência em se trabalhar de forma indutiva em contraste a forma predominantemente dedutiva de outra ciência, a qual desde a “Origem das Espécies” serviu como fonte de paralelos para geração de teorias: a Ciência Econômica.

Nesse sentido as perspectivas epistemológicas de Feyranband (2003) apontam para a pertinência de muitos conceitos econômicos aplicados à Ecologia, ainda que o método de abordagem dos fenômenos seja diferente:

“...Necessitamos de um padrão externo de crítica, necessitamos de pressupostos alternativos... constituindo...um mundo alternativo inteiro, necessitamos de um mundo imaginário a fim de descobrir as características do mundo real que pensamos habitar (e o qual, na verdade, talvez seja apenas outro mundo imaginário). Temos de inventar um novo sistema conceitual que suspenda os resultados de observação mais cuidadosamente estabelecidos ou entre em conflito com eles, ...e introduza percepções que não possam fazer parte do mundo perceptual existente” (Feyranband 2003, p. 48)

A aplicação de ferramentas matemáticas dedutivas e paralelos à teoria econômica (ambos através da modelagem) na Ecologia de Populações tem

tido sucesso ao lembrarmos que muitos conceitos ecológicos fundamentais partiram dessa abordagem, como por exemplo o princípio da exclusão competitiva (Hardin 1960, Gause 1934), o conceito do paradoxo do enriquecimento (Rosenzweig 1971), o nicho ecológico (Hutchinson 1958, MacArthur 1968), o forrageamento ótimo (MacArthur & Pianka 1966, Kamil *et al.* 1987) e o conceito das Estratégias Evolutivamente Estáveis (Maynard Smith & Price 1973).

As Estratégias Evolutivamente Estáveis (EEE) são um bom exemplo do crescimento da teoria ecológica a partir de paralelos e ferramentas vindas da Ciência Econômica. A teoria econômica que deu origem as EEE já era desenvolvida em 1973, quando Maynard Smith e Price lançaram o artigo seminal das EEE, essa teoria da economia chama-se Teoria dos Jogos.

A Teoria dos Jogos trata de situações em que há interações onde os agentes se comportam estrategicamente buscando obter o melhor resultado possível (Fiani 2004). No artigo “The logic of animal conflict”, Maynard & Price (1973) definiram por EEE o comportamento (ou estratégia) que será estável sob a pressão da seleção natural. Por estável eles se referiam à persistência no tempo, como, por exemplo, a estabilidade referida na primeira hipótese testada no artigo referido: observando-se que machos da mesma espécie possuem estratégias para estabelecimento de território e acasalamento que não envolvem uma luta real (isto é uma luta de vida ou morte, que os autores chamaram de “total war”), como essa estratégia é passada ao longo das gerações, já que se um macho disposto a lutar mais agressivamente poderia ter mais chances de vitória e portanto passar seus genes adiante?

O presente estudo tem como objetivo revisar a teoria das Estratégias Evolutivamente Estáveis, através de uma abordagem econômica e biológica, buscando recuperar os conceitos principais que a fundamentaram, que caracterizam um modo dedutivo de produzir ciência. Ainda que algumas revisões sobre as Estratégias Evolutivamente Estáveis já tenham sido escritas (Harman 2011, Vincent & Brown 1988, McGill & Brown 2007), alguns conceitos econômicos básicos que fundamentaram a idéia de EEE não foram diretamente apresentados, nem mesmo no artigo seminal de Maynard & Price

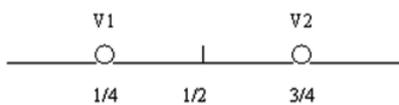
(1973), já que eles devidamente se referiram apenas a “Teoria dos Jogos” e concentraram-se em apresentar a nova aplicação da teoria à Ecologia.

A TEORIA DOS JOGOS

Os economistas John von Neumann e Oscar Morgenstern foram os criadores do termo Teoria dos Jogos ao analisarem problemas de soma zero, i.e. problemas em que para um agente ganhar o outro deve necessariamente perder, no livro “Theory of Games and Economic Behaviour” em 1944. No entanto problemas que envolviam interações entre agentes e suas estratégias já eram considerados desde o século XIX, como por exemplo os problemas de duopólio analisados por Bertrand e Cournot (Bierman & Fernandes 2011).

Para compreendermos o que é a dinâmica envolvendo interação de agentes, vamos analisar um problema de duopólio que foi apresentado por Hotelling (1929). Esse problema é ponto de partida para entendermos qual a dinâmica que os agentes se deparam para definirem suas estratégias (mais a frente veremos que espécies podem se comportar como agentes).

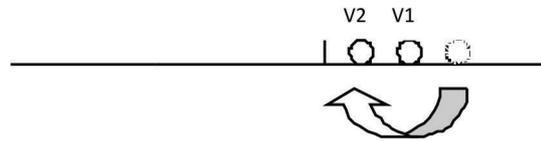
No modelo de Hotelling veremos o comportamento estratégico de dois vendedores de sorvete em uma praia unidimensional. Queremos então saber em que pontos os vendedores devem se situar para terem acesso ao maior número de potenciais compradores, partindo da premissa que os compradores irão buscar o vendedor mais próximo. Em um primeiro momento os vendedores oferecem o produto igualmente para metade da praia, assim teremos os vendedores e suas respectivas posições na reta:



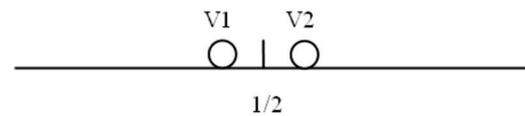
No entanto cada vendedor quer melhorar seu ganho e vendo que o outro está “parado” um deles toma a dianteira e se aproxima do outro para aumentar sua fatia de mercado (isso não significa que o bem estar geral esta aumentando, pois alguns compradores terão que andar mais para comprar sorvete). No segundo momento teremos a seguinte situação:



O segundo vendedor toma a mesma atitude para melhorar seus ganhos assim:



Após *n* movimentos ou ações (a escolha que o jogador pode fazer em um dado momento) cada vendedor estará ocupando o centro da praia e seus ganhos serão o mesmo do início, ou seja, metade da praia, sendo que os compradores do meio da praia terão a opção de comprar nos dois já que estão equidistantes aos vendedores. Nessa situação final não é mais possível aos vendedores melhorarem seus ganhos, como se pode ver:



Analisamos o problema de Hotelling passo a passo. Ainda que seja um problema simples, seria seu resultado final intuitivo desde o início? Além disso, fica claro que a estratégia ótima para um vendedor melhorar seus ganhos dependera da estratégia adotada pelo outro vendedor. Dessa forma, a Teoria dos Jogos surgiu para resolver de forma rápida problemas tão ou mais complexos que esse exemplo de duopólio, a partir de opções de estratégias para interação entre dois ou mais agentes.

INTRODUÇÃO À TERMINOLOGIA E CLASSIFICAÇÃO DE JOGOS

Na Teoria dos jogos, chama-se por estratégia um plano de ações que é específico a um determinado jogador sobre qual ação adotar em todos os momentos em que tiver que agir. Em função das estratégias adotadas, ao final do jogo, de acordo com resultado das ações de um jogador e dos demais jogadores, o jogador recebe o que chamamos de recompensa (*pay-off*). Como premissa dos jogos, considera-se que os jogadores ajam racionalmente (Fiani 2004).

Há vários tipos de jogos, que podem ser classificados quanto à simultaneidade da ação (jogos onde os agentes decidem a estratégia simultaneamente ou um em “cada rodada”), e quanto ao nível de informação dos jogadores (se os jogadores conhecem a opções de estratégia dos outros), resultando em combinações dessas formas (Fiani 2004). No entanto há uma classificação dos jogos mais geral e importante para aqueles que estão interessados na aplicação dos jogos a Teoria da EEE: a classificação dos jogos em que as estratégias podem ser do tipo discreta ou do tipo continua (Vincent & Brown 1988). Os jogos em que as estratégias são do tipo discreta são também conhecidos por jogos com matrizes e foram a primeira aplicação da teoria dos jogos à ecologia, especialmente por esse tipo de jogo ser comumente usado em Economia, na qual Maynard Smith & Price (1973) fizeram a primeira analogia aplicada às ciências biológicas.

JOGOS DISCRETOS OU JOGOS POR MATRIZES

Os problemas analisados pelos jogos discretos são aqueles onde as estratégias são do tipo [fazer, não fazer], por exemplo. Vamos inicialmente analisar esse tipo de problema, partindo da definição matemática de estratégia nesse contexto:

Conforme Fiani (2004), podemos chamar de espaço de estratégias, ou S_i^j o conjunto de estratégias que cada jogador possui. Sendo s_i^j *i*-ésima estratégia do jogador *j*:

$$S_i^j = \{s_i^j\};$$

Portanto uma combinação de estratégias pode ser feita por meio de um conjunto ordenado, onde $s^1, s^2, s^3 \dots$ são as estratégias dos jogadores 1, 2, 3 respectivamente para cada *n* jogador, ou seja:

$$S = (s^1, s^2, s^3, \dots, s^j), \text{ para } j=1, \dots, n;$$

Agora podemos apresentar a função de recompensa, que como vimos irá variar para cada jogador em função das estratégias adotadas por todos os outros jogadores.

Chamando de π_i a recompensa que o jogador *i* recebe quando o jogador 1 adota a estratégia s_1 , o jogador 2 adota a estratégia s_2 , e assim por diante, até o *j*-ésimo jogador (considerando também a própria estratégia s_i do jogador cuja função de recompensa estamos apresentando), temos que a função de

recompensa será escrita como:

$$\pi_i(s_1, s_2, \dots, s_i, \dots, s_j)$$

A partir dessas definições, podemos esclarecer que o jogo simultâneo se caracteriza para cada jogador quando eles realizam a escolha de estratégia em um único momento, coincidindo assim a sua estratégia com as ações de que dispõe. Isso é diferente de jogos sequenciais, onde as decisões de estratégias podem levar em consideração ações de outros jogadores em momentos anteriores, ou seja um jogador irá adotar uma estratégia no tempo *n* conhecendo a estratégia adotada por outro jogador no momento *n-1*. Ainda que os jogos simultâneos nos passem a idéia de que a decisão sobre a estratégia a ser adotada por cada jogador seja simultânea, basta que os jogadores não conheçam a estratégia uns dos outros no momento da decisão para que tenhamos um jogo caracterizado como simultâneo, mesmo que as decisões ocorram em tempos diferentes. O sentido de “simultâneo” é então mais lógico do que cronológico (Varian, 2006).

Solucionando jogos discretos: estratégias dominadas e o Dilema dos Prisioneiros

Considere o seguinte problema econômico (Fiani 2004), sujeito à análise pela Teoria dos Jogos: uma empresa deve decidir se lança ou não um novo produto (empresa A), enquanto sua concorrente deve decidir se aumenta ou não seu investimento em publicidade (empresa B). Imaginaremos que as suas recompensas são os lucros auferidos através da combinação dessas estratégias, e assim podemos representar a situação conforme a Tabela 1:

Tabela 1. Representação das recompensas nas possíveis combinações das estratégias, também chamada de matriz de recompensas.

Table 1. The representation of the payoffs (or recompensations) for possible strategy combinations, also called payoff matrix.

		Empresa B	
		Aumentar investimento	Não aumentar investimento
Empresa A	Lançar novo produto	5/5	7/3
	Não lançar novo produto	2/4	2/7

A matriz nos mostra, por exemplo, que se a empresa A lançar e a empresa B não aumentar, a empresa A terá uma recompensa de 7 unidades lucrativas, enquanto a empresa B de 3 unidades (como estamos nos referindo a lucro pode ser de R\$ 3 milhões).

Tendo em vista que cada empresa deve decidir sua melhor estratégia, sem saber a decisão da outra, seria possível obter a solução final (solução de equilíbrio) a partir da análise dessa matriz? Nesse caso a resposta é sim e teremos apenas um equilíbrio. Vamos entender como a partir do conceito de estratégias dominantes e dominadas.

Analisando a matriz acima a partir do ponto de vista da empresa A observamos que independente da estratégia adotada por B, a melhor estratégia é optar por {Lançar}. Qualquer que seja a estratégia adotada por B, a estratégia {Lançar} de A é **dominante** sobre {Não Lançar}, já que caso B {Aumentar} $5 > 2$, e caso B {Não aumentar} $7 > 2$. Podemos representar isso algebricamente da forma:

$\pi_i(s'_i, s_{-i}) > \pi_i(s_i, s_{-i})$, para todo s_i e todo s_{-i} ; onde: π_i é a função de recompensa do jogador i de acordo com a estratégia s_i e s_{-i} .

s'_i é a estratégia do jogador i que proporciona recompensa estritamente superior a qualquer outra estratégia que esse jogador possa adotar;

$-i$ denota o índice de todos os outros jogadores, que não i .

Nesse caso eliminamos a linha de baixo da matriz e a empresa B se depara com o cenário entre escolher ganhar 3 ou 5 (apesar de ser um jogo simultâneo, os jogadores podem analisar as possibilidades uns dos outros). Portanto a solução será {Lançar, Aumentar}. Esse tipo de análise é chamada de análise iterativa, pois permite a identificação de estratégias dominantes.

No entanto precisamos de uma forma mais geral de encontrar soluções, que permita resolver jogos onde as estratégias dominantes e dominadas não sejam possíveis de serem identificadas. O Equilíbrio de Nash - em homenagem ao matemático americano John Forbes Nash (1928) - permite encontrar estas soluções e pode ser formalizado a partir da seguinte ideia (Bierman & Fernandes 2011, Fiani 2004):

- Para que uma combinação de estratégias seja um equilíbrio de Nash é necessário que para cada s_i^* dessa combinação tenhamos que:

$$\pi_i(s_i^*, s_{-i}^*) \geq \pi_i(s_i, s_{-i}^*) \text{ , para todo } s_i \text{ e toda}$$

estratégia i , e onde “*” assinala a estratégia de equilíbrio.

De forma geral isso significa que a combinação de recompensas do equilíbrio de um agente seja “melhor” do que todas as outras estratégias que esse agente possa adotar. Esse conceito de equilíbrio engloba o conceito de estratégias dominantes e dominadas, mas vai além, pois o equilíbrio de Nash diz que o agente irá escolher a melhor estratégia para si, dado que os outros agentes também realizaram a escolha da melhor estratégia. Note que apesar de cada agente escolher a melhor estratégia para si, o resultado final necessariamente não será eficiente no sentido Paretiano (onde nenhum agente pode melhorar sem piorar o bem estar geral), ou seja, a solução conjunta dos agentes não está sendo maximizada. O Ótimo de Pareto é alcançado quando não podemos mais melhorar a situação de um agente sem piorar a de outro, assim o equilíbrio de Nash pode não ser a melhor situação possível para todos os agentes. Isso pode acontecer devido à competição (ou a falta de cooperação).

Um importante problema que ilustra essa situação, onde o equilíbrio não é uma situação ótima, é o Dilema dos prisioneiros (Kuhn 2009). Supomos que dois suspeitos foram presos pela polícia e colocados em salas separadas. Eles têm duas opções: confessar ou permanecer em silêncio. Caso um deles confesse, enquanto o outro permanece silencioso, o primeiro se livra de todas as acusações, as quais serão usadas para incriminar o outro, que vai preso. Se ambos não falarem, a polícia pode prendê-los apenas por um tempo mínimo. Porém, se os dois confessam, ambos cumprirão uma pena longa. A situação pode ser resumida abaixo conforme a Tabela 2 (Fiani 2004).

Tabela 2. Representação do Dilema dos Prisioneiros em uma matriz.
Table 2. A matrix representation of the Prisoner's Dilemma.

		Prisioneiro B	
		Nega	Delata
Prisioneiro A	Nega	Ambos são condenados a 6 meses	“A” é condenado a 10 anos; “B” sai livre
	Delata	“A” sai livre; “B” é condenado a 10 anos	Ambos são condenados a 5 anos

As informações da Tabela 2 podem ser convertidas para uma matriz de recompensas, como na Tabela 3.

Tabela 3. Matriz de recompensas do Dilema dos Prisioneiros.
Table 3. The payoff matrix of the Prisoner's Dilemma.

		Prisioneiro B	
		Nega	Delata
Prisioneiro A	Nega	(-1/2 , -1/2)	(-10 , 0)
	Delata	(0 , -10)	(-5 , -5)

Se houvesse cooperação nesse jogo a solução ({Nega, Nega}) representaria um Ótimo de Pareto. Mas, como os agentes não cooperam ou não se comunicam, eles devem adotar a melhor estratégia para si, sabendo que o outro agente também irá escolher a melhor estratégia possível.

Vamos pensar como agiria o prisioneiro A se o agente B escolher {Nega}: a melhor estratégia para A é {Delata}. E, se o prisioneiro B escolher {Delata}, a melhor estratégia para o prisioneiro A é {Delata}. Da mesma forma age o prisioneiro B. Dessa forma a solução desse caso ({Delata, Delata}) é um equilíbrio de Nash, onde os dois saem perdendo, caracterizando também esse jogo como sendo diferente de um jogo do tipo soma zero (lembre-se que jogos de soma zero foram os primeiros a serem analisados pela Teoria dos Jogos, jogos em que para um jogador ganhar o outro deve perder).

Ainda que o conceito de equilíbrio de Nash seja mais abrangente que o de estratégias dominantes e dominadas, ele também é muito exigente, pois requer que todas as estratégias de todos os agentes sejam reciprocamente as melhores a serem selecionadas. Dessa forma, pode ser que haja mais de um equilíbrio de Nash, como acontece em jogos econômicos, por exemplo. A Teoria dos Jogos em Economia assume que os agentes são racionais, conhecem a estrutura do jogo e tentam antecipar o movimento dos outros agentes. Assim, no um jogo em que há mais de um equilíbrio de Nash, pode-se determinar o equilíbrio final através do conceito conhecido como equilíbrio do Ponto Focal (Fiani 2004), onde uma análise das recompensas e das informações que os jogadores possuem irá distinguir um dos equilíbrios possíveis.

O equilíbrio em jogos vistos até agora foi analisado considerando a premissa de que os agentes são racionais e conhecem as “regras do jogo”, e assim fazem as suas escolhas. No entanto o conceito de equilíbrio de Nash também é muito útil para considerar situações onde estratégias são empregadas sem, necessariamente, haver análises humanas racionais. A biologia e, em particular a Ecologia do comportamento, se beneficiou dos desenvolvimentos da Teoria dos Jogos, especialmente do conceito de equilíbrio de Nash para desenvolver a Teoria das Estratégias Evolutivamente Estáveis.

TEORIA DOS JOGOS NA ECOLOGIA: O CONCEITO DE ESTRATÉGIAS EVOLUTIVAMENTE ESTÁVEIS

O artigo seminal das Estratégias Evolutivamente Estáveis (EEE) foi publicado em 1973 por J. Maynard Smith e G.R. Price, e começa colocando a questão de porque os combates intraespecíficos não são letais (“total war”). Pois se houvesse um indivíduo disposto a um combate “total war”, ele teria os benefícios territoriais e de acasalamento, por exemplo, e com isso mais chances de passar seus genes adiante. Com essa idéia foi lançado o conceito de EEE que, de forma geral, pode ser definido como estratégias que não podem ser “invadidas” por estratégias diferentes, ou como Maynard Smith e Price colocaram, “a strategy that will be stable under natural selection” (Maynard Smith & Price 1973 p. 15).

Nos jogos evolutivos temos que os indivíduos (organismos) são os jogadores, seu fenótipo são as estratégias e seu fitness associado são as recompensas. As regras do jogo são definidas pela natureza (Vincent & Brown 1988).

Maynard Smith e Price creditam parte do desenvolvimento da sua teoria à Teoria dos Jogos, e no decorrer do artigo usam termos e técnicas de análise econômicas, em particular de Jogos. Mas, no entanto, não definem formalmente o que é uma EEE, já que o foco do artigo era apresentar o conceito ecológico e a fundamentação biológica das estratégias evolutivamente estáveis.

Uma estratégia evolutivamente estável (s^*) é definida (Bierman & Fernandes 2011), a partir do conceito de equilíbrio de Nash, se para toda estratégia

alternativa $s_i, s_i \neq s^*$ temos que:

$$\pi_i(s_i^*, s_{-i}^*) \geq \pi_i(s_i, s_{-i}^*) \quad ; (1)$$

e se $\pi_i(s_i^*, s_{-i}^*) = \pi_i(s_i, s_{-i}^*)$,

$$\text{então } \pi_i(s_i^*, s_{-i}^*) > \pi_i(s_i, s_{-i}^*) \quad ; (2)$$

A primeira parte é a definição de equilíbrio de Nash. Então toda EEE é um equilíbrio de Nash, mas a recíproca nem sempre é verdadeira.

A segunda parte (2) é colocada para lidar com a geração de mutantes. Suponha que s_i seja uma estratégia mutante que surge em uma população onde todos os demais indivíduos adotem s^* . Se $\pi_i(s_i^*, s_{-i}^*) = \pi_i(s_i, s_{-i}^*)$, então inicialmente os indivíduos que adotam a estratégia mutante não seriam eliminados por seleção e sua abundância irá crescer até os indivíduos com estratégia mutante se tornarem uma fração maior da população. Mas se s^* for uma EEE, quando s_i for a estratégia de uma proporção grande da população, então a recompensa esperada será menor do que quando s^* era a estratégia da maior parte da população.

Em termos formais, chamando de X a proporção de indivíduos que adotam estratégias mutantes (que sem perda de generalidade vamos chamar de s') e de $1-X$ a proporção de indivíduos que adotam a estratégia s , temos que a recompensa esperada ao adotar a estratégia s é dada por:

$$E\pi(s) = X\pi(s, s') + (1-X)\pi(s, s^*)$$

Pela definição biológica de EEE (lembrando que s^* é uma EEE), e substituindo s^* e s' em s na equação acima, teremos que $E\pi(s^*) > E\pi(s')$. Ou seja, quando uma maior fração da população estiver adotando estratégias que não são evolutivamente estáveis, a recompensa esperada irá diminuir, diminuindo com isso também a fração dos genes passados adiante dos indivíduos que adotam s' , declinando então o número de indivíduos que adotam s' .

Maynard Smith e Price (1973) utilizaram uma simulação em computador para mostrar que estratégias mutantes acabam sendo eliminadas por Estratégias Evolutivamente Estáveis. Colocando de

outra forma, estratégias mais comuns de confronto na natureza tiveram sua persistência corroborada em contrapartida às estratégias que, intuitivamente, seriam hipoteticamente melhores por serem mais agressivas. Para isso consideraram na simulação a possibilidade de cinco estratégias diferentes, e a estratégia vencedora foi a de “limited war”, justificando os dados de que enfrentamentos comportamentais não são levados às últimas conseqüências.

Para exemplificarmos um exemplo através da matriz de recompensas analisaremos o problema colocado em “Sexual competition and courtship disruptions: why do male bowerbirds destroy each others bowers?” (Pruett-Jones & Pruett-Jones 1994), em que há somente duas estratégias, cada uma correspondendo a conjuntos de genes concorrentes. Nesse problema, os autores tratam do comportamento de destruição de ninho dos pássaros *bowbirds* (família Ptilonorhynchidae), onde um dos comportamentos mais característicos é a frequência e intensidade dos machos na, destruição, e o roubo de decoração dos ninhos. Esse comportamento, segundo Borgia (1986), seria devido a competição entre os machos para terem um ninho mais atrativo para as fêmeas.

Dessa forma há duas estratégias possíveis e suas características são: “saqueadores” e “guardiões”. Os saqueadores visitam ninhos e os destroem, tornado o dono do ninho destruído inapto e, portanto o “saqueador” com mais chances de passar os seus genes adiante pela diminuição da competição por fêmeas. Mas há o custo de saquear, que é o tempo perdido no saque onde ele poderia estar acasalando e, também por estar fora do ninho, o “saqueador” corre o risco de ter seu ninho estragado. Na estratégia “guardiões”, os indivíduos passam o tempo todo no ninho. Não atacando nem sendo atacados por “saqueadores”, já que sua presença inibe atividades furtivas dos outros.

Os autores (Pruett-Jones & Pruett-Jones 1994) analisaram vários ambientes de “bowerbirds” para obter parâmetros que indicassem as recompensas (*pay-offs*), e compararam a matriz de recompensas obtida a matriz do dilema dos prisioneiros. Os resultados obtidos podem ser resumidos na seguinte matriz, conforme Tabela 4 (Bierman & Fernandes 2011):

Tabela 4. Matriz de recompensas dos “bowerbirds”.
Table 4. The payoff matrix of the bowerbirds.

		Bowerbird B	
Bowerbird A	Guardar	Saquear	
Guardar	(5, 5)	(1, 10)	
Saquear	(10, 1)	(2, 2)	

A matriz se assemelha ao dilema dos prisioneiros. Saquear é uma estratégia individual melhor, independente da escolha do outro. A estratégia {(saquear, saquear)} é um equilíbrio de Nash, e, mais ainda, é uma Estratégia Evolutivamente Estável, pois caso uma estratégia mutante surja, ela logo será eliminada pelo baixo valor adaptativo, depois que se espalhar na população. Cabe notar que o equilíbrio nesse jogo evolutivo não é um Ótimo de Pareto, já que {(guardar, guardar)} traria benefícios maiores, mas isso exigiria um “acordo” entre indivíduos. Adicionalmente, podemos concluir que o fato de um equilíbrio de Nash, em particular uma EEE, não ser necessariamente um Ótimo de Pareto corrobora o conceito de evolução proposto por Gould e Lewontin (1979) e o termo exaptação (exaptation), proposto por Gould e Vrba (1982).

Os conceitos econômicos que fundamentam as EEE podem ser aplicados de forma semelhante no nível intra-específico como, por exemplo, para analisar a competição ou cooperação entre indivíduos de uma mesma espécie, já que esses comportamentos se originaram como formas de aumentar, ou o valor adaptativo ou diminuir a mortalidade na população (Berryman 2002). Assim a teoria dos jogos se mostrou também uma ferramenta apropriada para a compreensão do valor adaptativo de uma população, onde a natureza das interações entre os indivíduos é dependente da frequência com qual certos genótipos (ou fenótipos) aparecem na população (Roff 1992).

Quando um padrão comportamental e, em particular uma estratégia, torna-se dominante na população, ela dificilmente pode ser substituída por uma estratégia alternativa (Maynard Smith 1982, Roff 1992). Cada fenótipo na população tem a sua vantagem/desvantagem adaptativa ao interagir com um outro fenótipo da mesma população. E cada fenótipo (ou comportamento) pode ter a sua

recompensa determinado em uma matriz, como nos exemplos acima. Para que dois fenótipos sejam evolutivamente estáveis, o valor adaptativo dos dois fenótipos precisa ser idêntico (Roff 1992).

Newman & Caraco (1989) usaram a abordagem das EEE para analisar as bases de cooperação em uma população de pardais (*Passer domesticus*). Os autores compararam as probabilidades de penalidades impostas às diferentes estratégias entre ambientes variados. No modelo deles, os indivíduos adotando diferentes estratégias de chamados pela comida, que foram determinadas como: a) I - informantes (se o indivíduo achar alimento, chama os demais) e b) N - não informantes (o indivíduo não chama os demais e pode consumir todo o alimento sozinho). Além disso, as probabilidades de penalidades foram classificadas em quatro categorias, dependendo das estratégias dos pássaros, sendo então possível montar uma matriz de recompensas que também se assemelha a matriz do Dilema de Prisioneiro. A partir da análise usando a abordagem de equilíbrio, como no exemplo inter-específico (*bowerbird*) Newman & Caraco (1989) concluíram que a combinação de estratégias [N,N] representa uma EEE.

Nos exemplos da interação inter-específica dos pássaros *bowbirds* (família Ptilonorhynchidae), e da interação intra-específica dos pardais (*Passer domesticus*), a modelagem para análise das EEE foi feita a partir da matriz de recompensas, pois as estratégias eram do tipo discretas (como [guardar, saquear]). No entanto, poderíamos ter no contexto evolutivo “estratégias” que representassem características, como o tamanho corporal ou medidas fisiológicas, por exemplo. Tamanho corporal, assim como outros traços biológicos, são medidas contínuas (Vincent & Brown 1988) e que podem ser modeladas também através da teoria dos jogos, usando o conceito de Estratégias Evolutivamente Estáveis. Perguntas do tipo: “maiores tamanhos corporais são estratégias (fenótipos) permanentes (no sentido evolutivo) em determinada população?”, podem ser modeladas através da Teoria dos Jogos, e chamamos essa abordagem de jogos contínuos.

JOGOS CONTÍNUOS

Quando definiram inicialmente a idéia de EEE, Maynard Smith e Price usaram a abordagem da

modelagem com matrizes, conforme apresentamos acima. Essa abordagem analisa as estratégias buscando um ponto de equilíbrio (que como vimos será um equilíbrio de Nash), e pode ser empregada no artigo “The logic of animal conflict” por se tratar da análise de estratégias do tipo discreta. Mas muitas características biológicas, como morfométricas, fisiológicas e até mesmo comportamentais podem ser melhor definidas como parâmetros contínuos. Dessa forma, ao invés de analisarmos através de matrizes uma “estratégia” de [menor tamanho corporal, maior tamanho corporal] é mais realista tratar tamanho corporal como uma variável contínua. A modelagem agora deve tratar de qual será o valor ótimo de uma característica sujeita à pressão por seleção natural, ou seja, essa característica se enquadra na definição de EEE ?

Vincent e Brown apresentaram em sua revisão as condições gerais para que características/parâmetros biológicos não quantificáveis de forma discreta

(quando estivermos analisando podemos chamar de variáveis) sejam considerados EEE, que vamos resumir da seguinte forma:

Definindo com uma equação diferencial que a dinâmica nas mudanças na frequência das estratégias (p) para indivíduos que usam a estratégia u_i seja dada por (apresentada em forma vetorial, como no original, mas será explicada simplificadamente):

$$\dot{p}_i = p_i [G(u^i, \bar{u}, p, N) - \bar{G}] ;$$

onde a função G representa o *fitness* do indivíduo i levando em consideração a sua estratégia (u_i); \bar{u} representa as estratégias dos outros indivíduos, e N é o tamanho total da população; enquanto \bar{G} é a função de *fitness* médio (para mais detalhes ver Vincent & Brown 1988). Temos que para u^* ser uma Estratégia Evolutivamente Estável, então a função G deve ser maximizada em relação a u_i na equação acima. Os pontos de máximo são os “picos” Figura 1.

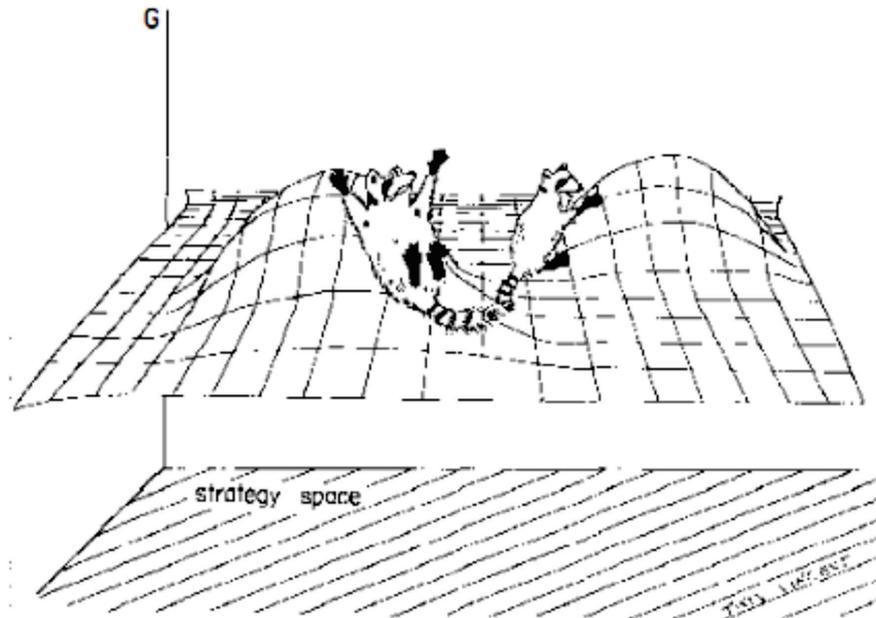


Figura 1. Essa figura ilustra de forma curiosa os pontos de máximo, onde a função é maximizada e a característica biológica analisada é estável evolutivamente. Figura extraída de Vincent & Brown (1988): “The adaptive landscape”

Figure 1. The figure shows the maximum points of the function in a curious way. At those points the analyzed biological characteristic is evolutionary stable. From Vincent & Brown (1988): “The adaptive landscape”.

A partir da abordagem de Estratégias Evolutivamente Estáveis para analisar características biológicas que são representadas como variáveis contínuas Lawlor e Maynard Smith (1976) abordaram uma questão fundamental para a Ecologia: como a disponibilidade alimentar pode afetar as composições de populações e das comunidades, tendo em vista que elas não se constituem aleatoriamente, e sim foram montadas (*assemblages*) durante o necessário tempo geológico, no qual as espécies iam se adaptando entre elas através da seleção natural.

Em “The coevolution and stability of competing species”, Lawlor e Maynard Smith (1976) usam o modelo consumidor-recurso proposto por MacArthur em 1972 para fazer uma primeira abordagem da questão em um sistema que considera um consumidor e dois recursos. A pergunta é: considerando dois recursos disponíveis, qual é o padrão ótimo de consumo no sentido evolutivo em relação a um parâmetro preestabelecido, que está sujeito a mudanças apenas em tempo evolutivo e se mantém fixo para um dado genótipo?

Vamos considerar o sistema abaixo, onde R_1 e R_2 são os recursos que possuem crescimento logístico e X o consumidor que cresce conforme consome os dois recursos.

$$\begin{aligned} \frac{1}{R_1} \frac{dR_1}{dt} &= r_1 \left(1 - \frac{R_1}{K_1} \right) - a_1 X \\ \frac{1}{R_2} \frac{dR_2}{dt} &= r_2 \left(1 - \frac{R_2}{K_2} \right) - a_2 X \\ \frac{1}{X} \frac{dX}{dt} &= a_1 w_1 R_1 + a_2 w_2 R_2 - T \end{aligned}$$

Consideremos então o parâmetro “ a ” como sendo a nossa variável evolutiva, que poderia ser a eficiência de captura do recurso ou o total de tempo relativo dedicado a diferentes habitats. Temos que $a_1 = f(a_2)$, já que essas variáveis não são independentes: se aumentamos o tempo que o consumidor gasta em um habitat, por exemplo, diminuímos o que ele gasta em outro.

A partir desse modelo podemos perguntar qual seria o padrão ótimo de consumo (a^*_1, a^*_2) para que essa estratégia seja evolutivamente estável. Quer dizer, qual a razão entre essas duas variáveis para que ela se constitua um padrão de equilíbrio que não seja sujeito

a invasões? A resposta é que o ponto de equilíbrio deve ser um ponto de máximo, o que garante também a sua estabilidade (no sentido Lyapunov (Vincent & Brown 1988)). Assim basta fazermos:

$$\frac{\partial}{\partial a_1} \left(\frac{1}{X} \frac{dX}{dt} \right)_{a^*_1, a^*_2} = 0$$

e depois de alguma álgebra obtemos:

$$\left. \frac{da_2}{da_1} \right|_{(a^*_1, a^*_2)} = - \frac{w_1 R_1^*}{w_2 R_2^*}$$

Onde w_i são parâmetros constantes (como taxa de conversão de energia por exemplo) R_i^* são os valores de equilíbrio para os recursos onde a estratégia (a^*_1, a^*_2) é uma EEE, (lembre-se que nesse ponto $\dot{R}_i = 0$, e $\dot{X} = 0$).

Reescrevendo a equação X na forma $da_2 w_2 R_2^* = -da_1 w_1 R_1^*$, Lawlor e Maynard Smith apontam para uma interpretação econômica clássica: o ótimo para estratégia (a_1, a_2) ocorre quando o retorno marginal é igual ao custo marginal. Isso pode ser visto quando ao obtermos a EEE (a^*_1, a^*_2), e onde R_1^* e R_2^* são fixos) um aumento infinitesimal em a_1 vai aumentar o consumo do recurso 1, que irá ser exatamente balanceado pela diminuição do consumo do recurso 2 pelo decréscimo infinitesimal em a_2 , já que $a_1 = f(a_2)$. Ou seja, ao aumentar a capacidade de captura do recurso 1, a capacidade de captura do recurso 2 será diminuída.

A partir da apresentação e solução do modelo acima, Lawlor e Maynard Smith partem para modelos mais complexos, mas com a mesma forma e método de solução, para responder a questão de que, se duas espécies competem por dois recursos renováveis, elas co-evoluirão para manter a sua existência equilibrada. Eles ainda consideram a competição em dois tipos de ambiente (“coarse grained” ou “fine grained”), e concluem que a co-evolução entre espécies, gerando a estabilidade da comunidade, resulta da seleção natural, agindo nos indivíduos em populações separadas, e que não é necessário que haja seleção no nível populacional ou de comunidades (Lawlor e Maynard Smith 1976).

Usando o tipo de modelagem acima apresentado (que aborda as características biológicas como variáveis contínuas), outros autores puderam avançar

na teoria ecológica (Apaloo *et al.* 2009, McGill & Brown 2007, Kotliar & Wiens, 1990), como, por exemplo, ao definir mais precisamente o conceito de estabilidade evolucionária. Tanto a abordagem de jogos com estratégias discretas quanto a de estratégias de caráter contínuas partem dos mesmos pressupostos (pode-se inclusive demonstrar que a primeira se trata de um caso especial da segunda, ver Day & Taylor, 2003). E podem ser usadas como ponto de partida para estudo de traços biológicos sujeitos à seleção natural, e fornecer bases para novas hipóteses e desenhos amostrais a serem definidos para levantamentos de campo, ou estudos parametrizados. Para isso, é necessário o passo seguinte, onde ecólogos de campo e ecólogos teóricos se comuniquem melhor (McGill & Brown 2007).

CONCLUSÃO

A modelagem matemática, seja ela aplicada à economia, à ecologia, ou à outras ciências que lidam com fenômenos que não podem ser reproduzidos infinitamente em laboratório, tem muito a oferecer, mesmo quando usam métodos dedutivos. Para isso, é importante compreender aspectos gerais dos fenômenos a serem analisados para estabelecer prioridades entre as variáveis, premissas, e restrições do modelo da forma mais realista possível.

No caso da Teoria dos Jogos aplicada à Economia, que foi o ponto de partida para elaboração da Teoria das Estratégias Evolutivamente Estáveis, uma das principais premissas é que os agentes ao estabelecerem suas preferências (e definirem suas estratégias) são agentes racionais, que estão sempre maximizando seus ganhos. Não é possível termos agentes econômicos autenticamente altruístas (ainda que essa definição *stricto sensu* possa ser apenas uma abstração) para realizar uma análise de equilíbrio de Nash, por exemplo, já que o princípio de decidir o que é melhor para si, dada as possíveis escolhas dos outros agentes, parte do pressuposto que o indivíduo pensa em si em primeiro lugar e faz escolhas baseado em uma racionalidade hierarquicamente lógica de preferências.

Quando temos a Teoria dos Jogos aplicada à Ecologia (ou de forma mais geral “Teoria Evolucionária dos Jogos”) também partimos de premissas importantes.

Analogamente aos agentes racionais na Economia, o conceito de Estratégias Evolutivamente Estáveis pressupõe que a Seleção Natural otimiza as estratégias (sejam elas comportamentais ou características como tamanho corporal), gerando sempre um ganho final maior para o agente estudado (indivíduo, espécie, etc), quando, no entanto, uma característica biológica ao mudar também pode mudar outra (e que não necessariamente para melhor) (Gould & Lewontin 1979). Contudo essas premissas ou restrições não invalidam o modelo, mas deve-se considerá-las ao se discutir os resultados da análise. Os modelos, como os aqui apresentados, criam a possibilidade de se perceber fenômenos que não são diretamente acessados apenas pela observação.

REFERÊNCIAS

- APALOO, J.; BROWN J.; VINCENT, T. 2009. Evolutionary game theory: ESS, convergence stability, and NIS. *Evolutionary Ecology Research*, 11: 489-515.
- BERRYMAN, A.A. 2002. Population: a central concept for ecology? *Oikos*, 97: 439- 442, <http://dx.doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.970314.x>
- BERRYMAN, A.A.; LIMA, M.; HAWKINS, B.A. 2002. Population regulation, emergent properties, and a requiem for density dependence. *Oikos*, 99: 600-606, <http://dx.doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.12106.x>
- BIERMAN, H.S.; FERNANDEZ, L. 2011. *Teoria dos jogos*. Pearson Education, São Paulo, SP. 432p.
- BOHR, N. 1996. *Física Atômica e Conhecimento Humano*. 2ª ed. Contraponto, Rio de Janeiro, RJ.
- BORGIA, G. 1986. Sexual selection in bowerbirds. *Scientific American*, 254:92-101, <http://dx.doi.org/10.1038/scientificamerican0686-92>
- BRAVO DE LA PARRA, J. & POGGIALE, C. 2005. Editorial-Theoretical ecology and mathematical modelling: Problems and methods. *Ecological Modelling*, 188: 1-2, <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.05.005>
- CHASE, J.M. & LEIBOLD, M.A. 2002. Spatial scale dictates the productivity–biodiversity relationship. *Nature*, 416: 427-430, <http://dx.doi.org/10.1038/416427a>

- DAY, T & TAYLOR, P. 2003. Evolutionary dynamics and stability in discrete and continuous games. *Evolutionary Ecology Research*, 5: 605-613.
- FEYERABEND, P. 2003. *Contra o Método*. Editora UNESP, 3 ed., São Paulo, SP.
- FIANI, R. 2004. *Teoria dos Jogos*. Elsevier, Rio de Janeiro, RJ. 208p.
- FRYXELL, J.F.; WILMSHURST, R; SINCLAIR, P. 2004. Predictive models of movement by Serengeti grazer. *Ecology*, 85: 2429-2435, <http://dx.doi.org/10.1890/04-0147>
- GAUSE, G.F. (1934). *The struggle for existence*. Williams & Wilkins, Baltimore. 176p.
- GOULD, S.J. & VRBA, E.S. 1982. Exaptation: a missing term in the science of form. *Paleobiology*, 8: 4-15.
- GOULD, S. J. & LEWONTIN, R. C. 1979. The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm: A Critique Of The Adaptationist Programme. *Proceedings Of The Royal Society of London, Series B*, 1161: 581-598, <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.1979.0086>
- HARDIN, G. 1960. The Competitive Exclusion Principle. *Science* 131, 1292-1297, <http://dx.doi.org/10.1126/science.131.3409.1292>
- HARMAN, O. 2011. Birth of the first ESS: George Price, John Maynard Smith, and the discovery of the lost “Antlers” paper. *Journal of Experimental Zoology*, 316:1-9, <http://dx.doi.org/10.1002/jez.b.21377>
- HASTINGS, A. 2008. Editorial-an ecological theory journal at last. *Theoretical Ecology*, 1:1-4, <http://dx.doi.org/10.1007/s12080-008-0011-7>
- HEISENBERG, W. 1996. *A Parte e o Todo*. Contraponto, 1ª ed., Rio de Janeiro, RJ. 288p.
- HOLT, R. & HUXEL, G. 2007. Alternative prey and the dynamics of intraguild predation: theoretical perspectives. *Ecology*, 88: 2706-2712, <http://dx.doi.org/10.1890/06-1525.1>
- HOTTELING, H. 1929. Stability in competition. *Economic Journal*, 36: 41-57, <http://dx.doi.org/10.2307/2224214>
- HUTCHINSON, G.E. 1958. Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 22:415-427.
- KAMIL, A.C.; KREBS, J.R. & PULLIAM, H.R. 1987. *Foraging Behavior*, Plenum Press, New York, NY. 676p., <http://dx.doi.org/10.1007/978-1-4613-1839-2>
- KOTLIAR, N. & WIENS, J. 1990. Multiple scales of patchiness and patch structure: a hierarchical framework for the study of heterogeneity. *Oikos*, 59: 253-260, <http://dx.doi.org/10.2307/3545542>
- KINGSLAND, S.E. 1995. *Modeling nature: episodes in the history of population ecology*: 2ª ed. University of Chicago Press, Chicago, IL. 315p.
- KUHN, S. 2009. Prisoner’s Dilemma. The Stanford Encyclopedia of Philosophy (Spring 2009 Edition), Edward N. Zalta (ed.), <<http://plato.stanford.edu/archives/spr2009/entries/prisoner-dilemma/>> (Acesso em 20/04/2011)
- LAWLOR, L.R. & MAYNARD SMITH, J. 1976. The Coevolution and Stability of Competing Species. *The American Naturalist*, 110: 79-99, <http://dx.doi.org/10.1086/283049>
- MACARTHUR, R.H. 1968. The theory of niche. Pp. 159-176. In: R.C. Lewontin (ed.). Population Biology and Evolution. Syracuse University Press, Syracuse, NY.
- MACARTHUR, R. H. 1972. *Geographical Ecology*. Harper & Row, New York, NY. 269p.
- MACARTHUR, R. H. & PIANKA, E. R. 1966. On the optimal use of a patchy environment. *The American Naturalist*, 100: 603-609, <http://dx.doi.org/10.1086/282454>
- MAYNARD SMITH, J. 1982. *Evolution and the theory of game*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 226p.
- MAYNARD SMITH, J. & PRICE, G. R. 1973. The logic of animal conflict. *Nature*, 146: 15-18, <http://dx.doi.org/10.1038/246015a0>
- MCGILL, B. J. & BROWN, J. S. 2007. Evolutionary game theory and adaptive dynamics of continuous traits. *Annual Reviews of Ecology, Evolution and Systematics*, 38: 403-435, <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.091704.175517>
- MURRAY, B. 2001. Are ecological and evolutionary theories scientific? *Biological Reviews*, 76: 255-289, <http://dx.doi.org/10.1017/S146479310100567X>
- NEWMAN, J.A. & CARACO, T. 1989. Co-operative and non-co-operative bases of food-calling. *Journal of Theoretical Biology*, 141: 197-209, [http://dx.doi.org/10.1016/S0022-5193\(89\)80018-9](http://dx.doi.org/10.1016/S0022-5193(89)80018-9)
- POINCARÉ, H. 2008. *Ensaio Fundamentais*. Contraponto/PUCRIO, Rio de Janeiro, RJ.
- POLIS, G.A.; SEARS, L.W.; HUXEL, D.R.; STRONG, J.M. 2000. When is a trophic cascade a trophic cascade? *Trends in Ecology and Evolution*, 15: 473-475, [http://dx.doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)01971-6](http://dx.doi.org/10.1016/S0169-5347(00)01971-6)

PRUETT-JONES, S. & PRUETT-JONES, M. 1994. Sexual competition and courtship disruptions: why do male satin bowerbirds destroy each other's bowers? *Animal Behaviour*, 47: 607-620, <http://dx.doi.org/10.1006/anbe.1994.1084>

ROFF, D.A. 1992. *The evolution of life-histories*. Routledge, Chapman & Hall, New York, NY. 264p

ROSENHEIM, J.A. 2007. Intraguild predation: new theoretical and empirical perspectives. *Ecology*, 88: 2679-2680, <http://dx.doi.org/10.1890/07-0790.1>

ROSENZWEIG, M. 1971. Paradox of enrichment: destabilization of exploitation ecosystems in ecological time. *Science*, 171: 385-387, <http://dx.doi.org/10.1126/science.171.3969.385>

RUDOLF, V. 2007. The interaction of cannibalism and omnivory: Consequences for community dynamics. *Ecology*, 88: 2697-2705, <http://dx.doi.org/10.1890/06-1266.1>

VARIAN, H. 2006. *Microeconomia. Princípios básicos - Uma abordagem moderna*. 6ª ed., Campus. 817p.

VINCENT, T.L. & BROWN, J.S. 1988. The evolution of ESS theory. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 19: 423-443, <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.es.19.110188.002231>

WEISBERG, M. 2006. Forty years of 'The Strategy': Levins on model building and idealization. *Biology and Philosophy*, 21: 623-645, <http://dx.doi.org/10.1007/s10539-006-9051-9>

TURCHIN, P. 1998. *Quantitative analysis of movement*. Sinauer Associates. Massachusetts, MA. 396p.

Submetido em 01/04/2011

Aceito em 31/11/2011