Biomatemática **26** *(2016), 1–12* ***ISSN 1679-365X***
Uma Publicação do Grupo de Biomatemática IMECC – UNICAMP

A 'lógica' por trás da seleção natural: teoria dos jogos e as Estratégias Evolutivamente Estáveis

Paulo José A.L.de Almeida[1],
Coordenação de Matemática Aplicada - LNCC, 25.651-075, Petrópolis/RJ.
Raquel Lopes Costa[2], LNCC, 25.651-075, Petrópolis/RJ.
Maja Kajin[3], Dpto. Ecologia - UERJ, 20.550-013, Rio de Janeiro/RJ
Carlos F. Palmeira[4], Dpto.Matemática, PUC, 22.451-900, Rio de Janeiro/RJ.
Marcus Vinícius Vieira[5],
Laboratório de Vertebrados, UFRJ, 21.941-902, Rio de Janeiro/RJ

Resumo. A teoria dos jogos foi desenvolvida inicialmente para tratar problemas econômicos onde haviam interações racionais entre os agentes. No entanto, aplicações dessa teoria à ecologia foram muito importantes, particularmente após a publicação do artigo seminal *The logic of animal conflict*, onde foi proposto o conceito de Estratégias Evolutivamente Estáveis. O objetivo desse estudo é realizar uma síntese dos conceitos de modelagem em ecologia baseada em teoria dos jogos, realizados a partir de Maynard Smith, com uma abordagem introdutória e interdisciplinar, partindo de ideias econômicas e avançando para temas mais aplicados como modelos que apontam para o fenômeno de seleção dependente da frequência.

Palavras-chave: *jogos evolutivos, seleção dependente da frequência, estratégias mistas, equação do replicador*

1. Introdução

A teoria dos jogos foi desenvolvida inicialmente para abordar as questões econômicas onde haviam interações racionais entre diversos agentes. Essas in-

[1]pjabreu@lncc.br
[2]quelopes@lncc.br
[3]majakajin@gmail.com
[4]fredpalm@mat.puc-rio.br
[5]mvvieira@biologia.ufr.br

terações motivam os agentes, também chamados de jogadores, a agirem estrategicamente, e foram consideradas em problemas econômicos desde o século XIX. Porém, foi somente depois de 1944, a partir do livro *Theory of Games and Economic Behaviour* escrito por John von Neumann e Oscar Morgenstern que a teoria dos jogos recebeu esse nome e surgiu como campo de pesquisa (Bierman e Fernandes, 2011). No entanto, aplicações às ciências biológicas, começaram ocorrer apenas na década de 60 do século XX, ainda que em relação a ecologia, a potencial aplicação da teoria dos jogos à essa recente ciência tenha sido antecipada por Fisher (Maynard Smith, 1982; Apaloo et al., 2009).

É interessante notar que aplicação da teoria dos jogos à ecologia não ocorreu a partir dos estudiosos em teoria dos jogos, mas sim do conceito intuitivo de interação ecológica e sua analogia com conceitos da teoria dos jogos como estratégias e recompensas por parte dos biólogos (Maynard Smith e Price, 1973). Por estratégia chama-se uma ação (ou plano de ações) específica de um determinado jogador sobre como agir em um (ou mais de um) momento(s). Em função das interações produzidas pelas estratégias de cada agente tem-se ao final do jogo o que é chamado de recompensa (*pay-off*) de cada jogador (Fiani, 2004).

A partir destes desenvolvimentos teóricos é possível se prever resultados de equilíbrio das interações e, nesse contexto, foi desenvolvido na biologia, especialmente na ecologia, o conceito de Estratégias Evolutivamente Estáveis – EEE, que tem como pano de fundo as regras da natureza para o desenrolar de um jogo evolutivo.

2. Objetivos

O objetivo deste estudo é realizar uma síntese e breve revisão dos principais conceitos de modelagem na ecologia baseada na teoria dos jogos, realizados a partir de Maynard Smith e Price (1973), com uma abordagem introdutória e interdisciplinar, partindo de ideias econômicas (a teoria dos jogos teve sua origem analisando jogos com agentes econômicos racionais), e avançando para temas mais aplicados. Ainda que outras revisões sobre o assunto já tenham sido realizadas (Vicent e Brown, 1988; McGill e Brown, 2007; Almeida et al., 2012) essa revisão se diferencia por introduzir com uma abordagem interdisciplinar temas como estratégias mistas, a equação do replicador, e a seleção dependente da frequência.

3. Jogos por matrizes e conceitos introdutórios

Os primeiros problemas tratados pela teoria dos jogos foram relacionados aos jogos de soma zero – modelados como jogos discretos ou jogos por matrizes (como *matching pennies*, e *Tit for Tat*, o famoso 'olho por olho, dente por dente', que são jogos de origem popular) (Kuhn, 2003).

Um jogo é dito do tipo matricial quando em uma interação de n jogadores cada um dispõe de m estratégias, tal que $m \in \mathbb{N}$. Seja x_i^j a *i-ésima* estratégia do jogador j e $X^j = \{x_1^j, x_2^j, ..., x_i^j, ..., x_m^j\}$ o conjunto de estratégias do jogador j. Uma combinação de estratégias pode ser feita por meio de um conjunto ordenado $(x_a^1, x_b^2, x_c^3, ...)$ onde temos uma estratégia para cada jogador, ou sejam, x_a^1 é uma estratégia do jogador 1, x_b^2 é uma estratégia do jogador 2, etc. A função de recompensa (que irá variar para cada jogador em função das estratégias adotadas por todos os outros jogadores) pode ser apresentada supondo que I seja um conjunto de índices $\{a, b, c, ...\}$. Chamamos de W_I^j a recompensa que o jogador j recebe quando o jogador 1 adota a estratégia x_{a_1}, o jogador 2 adota a estratégia x_{b_2}, e assim por diante, até o *n-esimo* jogador (considerando também a própria estratégia do jogador cuja função de recompensa estamos apresentando).

Para entender como um jogo é resolvido, o primeiro passo é entender o conceito de estratégia dominada em um jogo discreto. Para isso, consideraremos o seguinte problema econômico: duas empresas concorrentes devem decidir quanto investir no desenvolvimento de um produto, e a partir de um estudo de mercado elas estimaram seus resultados de receitas para diferentes cenários conforme a combinação de estratégias que cada uma irá adotar. Assim, por exemplo, observamos na tabela 1 que se a empresa A aumentar investimento e a empresa B não aumentar investimento, a empresa A terá uma recompensa de 7 unidades lucrativas, enquanto a empresa B de 3 unidades.

Tabela 1: Os valores em cada célula indicam quando cada empresa ganha. Sendo o primeiro valor, referente a empresa A e o segundo valor referente a empresa B.

	Empresa B	
Empresa A	Aumentar investimento	Não aumentar investimento
Aumentar investimento	5/5	7/3
Não aumentar investimento	2/4	2/7

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 desta matriz? Nesse caso a resposta é sim e teremos apenas um equilíbrio.

Independente da estratégia adotada por B, a melhor estratégia é optar por *Aumentar*. Qualquer que seja a estratégia adotada por B, a estratégia *aumentar* de A é dominante sobre a estratégia de *Não aumentar*, já que caso B *Aumentar* $5 > 2$, e caso B *Não aumentar* $7 > 2$. Podemos representar isso algebricamente da forma:

$$W_I^j({x'}_i^j, x_i^{-j}) > W_I^j(x_i^j, x_i^{-j})$$

para todo x_i^j e todo x_i^{-j} onde, W_I^j é a função de recompensa do jogador j, quando todos os jogadores usam as estratégias do multi-índice* I, como definido acima.

${x'}_i^j$ é a estratégia do jogador j que proporciona recompensa estritamente superior a qualquer outra estratégia que esse jogador possa adotar; e $-j$ denota o índice de todos os outros jogadores, que não j.

Neste caso, eliminamos a linha de baixo da matriz e a empresa B se depara com o cenário entre ganhar 3 ou 5 (apesar de ser um jogo simultâneo, os jogadores podem analisar as possibilidades uns dos outros). Portanto, a solução será (Aumentar, Aumentar). Esse tipo de análise é chamada de análise iterativa, e permite a identificação de estratégias dominantes. No entanto, há questões onde não há estratégias estritamente dominantes e mesmo assim é possível que haja soluções de equilíbrio para esses jogos. O conceito de Equilíbrio de Nash – em homenagem ao matemático americano John Forbes Nash (1928–2015), permite encontrar estas soluções e pode ser formalizado a partir da seguinte ideia: equilíbrio de Nash é um conjunto composto de uma estratégia para cada jogador tal que para o jogador j temos $W_I^j > W_{I'}^j$, onde I' é um multi índice que tem menor valor que I em todas as posições, menos na posição j. Ou seja: caso o jogador j saia do equilíbrio, sua recompensa diminui ou não se altera.

Isso significa que a combinação de recompensas do equilíbrio é tal que qualquer agente que mude de estratégia tem sua recompensa diminuída (ou não alterada). 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

*Um multi índice a qualquer é uma *n-upla* de números inteiros a_m com $m = 1, ..., n$.

estratégia (Bierman e Fernandes, 2011; Fiani, 2004), o que implica em uma situação onde os agentes não tem motivação para mudarem sua estratégia (um famoso problema que ilustra esse ponto, onde o equilíbrio não é uma estratégia dominante, é o Dilema dos Prisioneiros (Kuhn, 2003)).

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, para desenvolver e consolidar o conceito das EEE (Maynard Smith, 1982).

4. Jogos evolutivos - Estratégias Evolutivamente Estáveis

O artigo seminal das EEE foi publicado em 1973 por J. Maynard Smith e G.R. Price, e começa questionando por que os combates intraespecíficos não são letais (*total war*). Com essa ideia, 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 e Price, 1973).

Na teoria dos jogos evolutivos, os indivíduos (organismos) são os jogadores, seu fenótipo são as estratégias, e a aptidão da estratégia é a recompensa (*pay-off*) por adotá-la. As regras do jogo são definidas pela natureza (Vicent e Brown, 1988).

Maynard Smith e Price (1973) no decorrer do artigo usam ideias comuns a teoria dos jogos, no entanto, não definem matematicamente o que é uma EEE, uma vez que o foco do artigo era apresentar o conceito ecológico e evolutivo das EEE para as questões sobre combates por recursos. Mais tarde, a partir do amadurecimento do tema, Maynard Smith (1982) estabelece formalmente o conceito de EEE da seguinte forma: seja I uma Estratégia Evolutivamente Estável, e tome uma população que seja constituída, principalmente, de indivíduos que a adotam, mas uma pequena parcela p adota uma estratégia J, e seja $W0$ a aptidão antes da interação entre indivíduos, e $W(I)$, $W(J)$ sejam as aptidões correspondentes às estrategias I e J respectivamente. $E(I, J)$ representa a recompensa (*pay-off*) esperada de um indivíduo que adota I contra um indivíduo que adota J (e considere a notação similar para outras interações). Então para cada encontro em uma disputa teremos:

$$W(I) = W0 + (1-p)E(I,I) + pE(I,J)$$

e

$$W(J) = W0 + (1-p)E(J,I) + pE(J,J)$$

Supomos $W(I) > W(J)$ e $p << 1$. Para que l seja uma EEE, para todo $J \neq l$, deve valer:

$$E(I,I) > E(J,I)$$

ou

$$E(I,I) = E(J,I)$$

e

$$E(I,J) > E(J,J)$$

A primeira condição representa um equilíbrio de Nash, então toda EEE é um equilíbrio de Nash (mas a recíproca nem sempre é verdadeira).

Ainda que, em 1973, não estivessem claras todas as relações entre EEE e os conceitos estabelecidos em teoria dos jogos, Maynard Smith e Price utilizaram uma simulação em computador para mostrar que estratégias invasoras acabam sendo eliminadas pelas EEE. 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, os autores consideraram na simulação a possibilidade de cinco estratégias diferentes, e a estratégia vencedora foi a de *limited war*, justificando os dados de que muitos enfrentamentos comportamentais não são levados às últimas consequências.

Com *The logic of animal conflict*, Maynard Smith e Price (1973), o conceito de EEE foi lançado, mas ainda estava a muitos passos de se consolidar do ponto de vista teórico. Nos anos após a publicação do artigo seminal, o conceito de EEE foi criticado e revisto por vários autores (Maynard Smith e Price, 1973), o que exigiu uma nova publicação. Em 1982 (Maynard Smith 1982), o conceito de EEE estava consolidado e o modelo *Hawk x Dove* foi o modelo básico de interação ecológica de uma EEE. Trata-se de como evolui o comportamento de *escalada de agressividade* em um caso de competição por recursos, onde são possíveis dois comportamentos, a saber: *Hawk* (falcão) e *Dove* (pombo). No primeiro (*Hawk*) o indivíduo está sempre disposto a lutar. No segundo (*Dove*), o indivíduo recua se o competidor atacar (se for *Hawk*), ou divide o recurso (se o competidor também for *Dove*). Assim, essa interação pode ser representada em uma matriz (Tabela 2).

Tabela 2: Matriz de recompensas do jogo *Hawk x Dove* V é o ganho do recurso, e C o custo de um confronto (p.ex., ferimentos).

	indivíduo B	
Indivíduo A	*Hawk*	*Dove*
Halk	$\frac{1}{2}(V-C), \frac{1}{2}(V-C)$	$(V, 0)$
Dove	$(0, V)$	$(V/2, V/2)$

Em uma população infinita, onde falcão e pombo se encontram ao acaso, com geração partenogênica (premissas do modelo) tendo uma aptidão $W0$ antes dos encontros, podemos representar o desdobramento dos encontros da seguinte forma:

$$W(H) = W0 + pE(H,H) + (1-p)E(H,D)$$

e

$$W(D) = W0 + pE(D,H) + (1-p)E(D,D)$$

onde $p =$ frequência de indivíduos que adotam a estratégia *Hawk*; $W(H), W(D) =$ aptidão dos estrategistas *Hawk* e *Dove* respectivamente; $E(H,D) =$ recompensa (*pay-off*) de um indivíduo que adota estratégia *Hawk* contra um indivíduo que adota estratégia *Dove* (e considere a notação similar para outras interações).

Usaremos as recompensas definidas na matriz acima (Maynard Smith, 1982), onde a estratégia *Dove* não é uma EEE, porque $E(D,D) < E(H,D)$, ou seja, uma população de *Dove* pode ser invadida por estrategistas *Hawk*. Já a estratégia *Hawk* é EEE se $\frac{1}{2}(V-C) > 0$, ou seja $V > C$ (o recurso compensa o ferimento). Então *Hawk* é a única estratégia pura e estável. Dependendo dos valores das recompensas, em particular no caso de $C > V$, a EEE não será uma estratégia pura, e sim uma estratégia mista (quando há frações da população que adotam o comportamento *Hawk/Dove*).

Mesmo quando $C > V$ podemos determinar as frações da população (frequências) que adotam cada estratégia. Para entender como frações da população irão variar no tempo, usaremos a equação diferencial $dsH/dt = sH(1-sH)\Delta W$ (Friedman e Sinervo, 2012), também conhecida como equação do replicador†, inicialmente proposta por Taylor e Jonker (1978). Nela, o dsH/dt representa a variação da frequência da estratégia *Hawk* no tempo e ΔW representa a diferença entre as recompensas esperadas de cada estratégia ($\Delta W = W(D) - W(H)$). A partir dessa abordagem verifica-se que há apenas poucos resultados qualitativamente diferentes para a interação de uma população com duas estratégias (Friedman e Sinervo, 2012).

Uma das formas de agrupar os jogos para facilitar na identificação de padrões é a partir das semelhanças geométricas num simplexo (generalização a dimensões maiores, do triangulo no plano e do tetraedro no espaço). Um jogo do tipo *Hawk/Dove* será representado pelo simplexo da Figura 1, onde s_H e s_D são as proporções ('s' de *shares*) que a população adota para cada estratégia. Pelas definições do simplexo, s_D,s_H devem ser menores ou iguais a 1 e $s_D + s_H = 1$. Ou seja, caso $s_H = 1$ (toda a população adota *Hawk*) então $s_D = 0$, e vale o mesmo para $s_D = 1$.

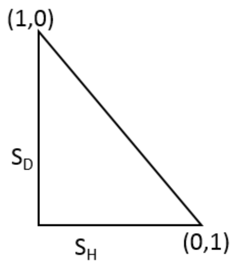

Figura 1: O simplexo relaciona as frequências das estratégias. Na hipotenusa desse triângulo estão situadas as proporções que são caracterizadas como estratégias mistas.

Para 'construir' a dinâmica do simplexo usamos os fundamentos da teoria de sistemas dinâmicos: devem-se encontrar os pontos de equilíbrio, e traçar as isoclinas para ter um esboço do fluxo. A análise da estabilidade do sistema

†A equação do replicador modela o processo de seleção natural na evolução, e supõe que os indivíduos são estrategistas puros, mas que as estratégias mistas surgem como frações da população praticando cada estratégia, ou seja uma estratégia mista é um estado da população. Ainda assim continua-se supondo que os encontros se dão ao acaso e a aptidão é representada pelas recompensas. Para mais detalhes sobre a dinâmica do replicador ver Weibull (1995)

é semelhante a usada para outro problema familiar aos ecólogos, que são os sistemas predador-presa: devem-se verificar as proximidades da singularidade, com a análise da matriz de comunidades (Jacobiano), a partir dos sinais dos autovalores. A partir da compreensão do comportamento dos jogos nos simplexos é possível propor e testar hipóteses relacionadas aos problemas ecológicos (Weibull, 1995). Esse foi o caso do importante estudo de Sinervo e Lively (1996), que aplicaram a dinâmica de um jogo à um problema ecológico real.

5. Aplicação dos jogos e conclusão

A partir do jogo popular *Rock, Paper, Scissor* (ou RPS), conhecido no Brasil popularmente pelo nome 'Joquempo', (Sinervo e Lively, 1996) concluíram que a dinâmica dos padrões de seleção sexual dos lagartos em Merced County (Califórnia) segue o modelo RPS. O jogo RPS é um jogo simultâneo, onde há três estratégias possíveis em uma mesma população: *Rock* (pedra), *Paper* (papel), *Scissor* (tesoura), que irão dar forma a uma matriz 3x3. As estratégias competem da seguinte forma: pedra ganha da tesoura ('amassando-a'); tesoura ganha do papel ('cortando-o') e papel ganha da pedra ('embrulhando-a'). A matriz de recompensa e sua analise (através do conceito de estratégias dominantes), pode ser encontrada em Weibull (1995).

De forma análoga ao simplexo *Hawk-Dove*, podemos representar o jogo RPS em um simplexo da seguinte forma:

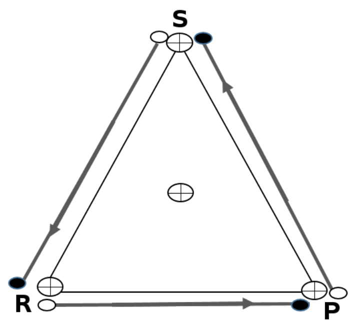

Figura 2: Esse espaço representa em 2D as dinâmicas que podem ocorrer em jogos com três estratégias do tipo RPS.Por definição, em cada aresta uma das estratégias possui frequência zero.

A região S será bi-dimensional para representar esse fluxo, já que $S = (Sr, Sp, Ss) \in R^3_+ / Sr + Sp + Ss = 1$, e se $Sr \geq 0$ e $Sp \geq 0$, então $Ss \geq 0$, o que gera um plano em $\mathbb{R}^3$.

Sinervo e Lively (1996) abordaram a questão da variação das estratégias de reprodução nos lagartos da espécie *Uta stansburiana*, que foram caracterizadas como estratégias laranja, amarelo e azul, devido à cor das suas gargantas ('papos'). Os machos laranjas são agressivos e possuem territórios maiores. Os machos amarelos imitam o comportamento das fêmeas, enquanto os machos azuis se agregam para defender seus territórios. A partir dessas estratégias básicas, verificou-se que os laranjas possuem um maior número de fêmeas à disposição, enquanto os amarelos são capazes de se infiltrar no harém dos laranjas, mas não dos azuis, já que esses se agregam para defender o território e os reconhecem. A ausência de predominância de apenas uma estratégia mórfica motivou o estudo, já que entre 1991–1995 os autores encontraram diferentes predominâncias de estratégias (medidas pela frequência da ocorrência de diferentes cores de papos). A população teve maior frequência de azuis em 1991, de laranjas em 1992, de amarelos 1993–1994, retornando ao predomínio de azul em 1995.

A dinâmica resultante da análise, foi semelhante a do jogo RPS, com laranja sendo 'pedra', amarelo sendo 'papel', e azul sendo 'tesoura', apontando as características não transitivas entre as estratégias. Assim como no jogo RPS, a não existência de um ponto único de equilíbrio (que se traduz na ocorrência de polimorfismos) nessa população é devida a variação das frequências já que nenhuma estratégia encontra uma estabilidade. Isto aponta que a seleção dependente da frequência mantém a variedade genética nas estratégias de acasalamento para os machos. Assim como no exemplo RPS, nenhuma estratégia é um ponto de equilíbrio que poderia ser caracterizada como Evolutivamente Estável.

A partir de Sinervo e Lively (1996), surgiram inúmeras publicações associando o modelo RPS a problemas ecológicos, como em questões sobre comunidades, biodiversidade e dispersão (Frean e Abraham, 2001; Kerr et al., 2002; Laird e Schamp, 2006; Karoly et al., 2005; Reichenbach et al., 2007; Mobilia, 2010).

A teoria dos jogos oferece uma linguagem formal e lógica para entender melhor a seleção natural, processos evolutivos e ecologia comportamental. Maynard consolidou em 1982 todos os principais desenvolvimentos matemáticos e biológicos realizados na área desde a publicação de seu artigo seminal em 1973. A partir de sua obra, conforme McGill e Brown (2007), o termo Estratégia Evolutivamente Estável (e o termo Dinâmica Adaptativa, que se refere a modelagem relacionada aos conceito de Estratégias Evolutivamente Estáveis) têm sido usado crescentemente, considerando quatorze principais periódicos na área de Ecologia, Evolução, e Ecologia Evolutiva, adicionalmente o tema jogos evolutivos também faz parte das pesquisas em matemática aplicada (Ding et al., 2013). Nas ciências que pesquisam os jogos evolutivos, o conceito de EEE é um conceito fundamental, e dessa forma interdisciplinar.

Agradecimentos

O primeiro autor agradece ao CNPq e a CAPES pela sua bolsa de doutorado, e ao Laboratório Nacional de Computação Científica (LNCC) pelo período de pós doutoramento com apoio de bolsa de pesquisa, quando então esse estudo pode ser concluído.

Referências

Almeida, P., Vieira, M., e Kajin, M. (2012). Equilíbrio de nash e estratégias evolutivamente estáveis: A teoria dos jogos na ecologia de populações. *Oecologia australis*, 16:117–126.

Apaloo, J., J, B., e Vicent, T. (2009). Evolutionary game theory: ESS, convergence stability, and NIS. *Evolutionary Ecology Research*, 11:489–515.

Bierman, H. e Fernandes, L. (2011). *Teoria dos jogos.* Pearson Addison Wesley, São Paulo.

Ding, Z., Wang, S., e Yang, H. (2013). Evolutionarily stable strategy and invader strategy in matrix games. *Journal of Mathematical Biology*, 66:383–397.

Fiani, R. (2004). *Teoria dos Jogos.* Elsevier, Rio de Janeiro.

Frean, M. e Abraham, E. (2001). Rock-scissors-paper and the survival of the weakest. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 268:1323–1327.

Friedman, D. e Sinervo, B. (2012). Evolutionary Games in Natural, Social and Virtual worlds.

Karoly, G., Neufeld, Z., e Scheuring, I. (2005). Rock-scissors-paper game in a chaotic flow: The effect of dispersion on the cyclic competition of microorganisms. *Journal of Theoretical Biology*, 236:12–20.

Kerr, B., Riley, M., e Feldman, M. (2002). Local dispersal promotes biodiversity in a real-life game of rock-paper-scissors. *Nature*, 418:171–174.

Kuhn, H. (2003). *Lectures on the Theory of Games*. Princeton, Massachusetts.

Laird, R. e Schamp, B. (2006). Competitive intransitivity promotes species coexistence. *American Naturalist*, 168:182–193.

Maynard Smith, J. (1982). *Evolution and the theory of game*. Press, Cambridge University, Cambridge.

Maynard Smith, J. e Price, G. R. (1973). The logic of animal conflict. *Nature*, 246:15–18.

McGill, B. J. e Brown, J. S. (2007). Evolutionary game theory and adaptive dynamics of continuous traits. *Annual Reviews of Ecology, Evolution and Systematics*, 38:403–435.

Mobilia, M. (2010). Oscillatory Dynamics in Rock-Paper-Scissors Games with Mutations. *Journal of Theoretical Biology*, 264:1–10.

Reichenbach, T., Mobilia, M., e Frey, E. (2007). Mobility promotes and jeopardizes biodiversity in rock-paper-scissors games. *Nature*, 448:1046–9.

Sinervo, B. e Lively, C. (1996). The rock-paper-scissors game and the evolution of alternative male strategies. *Nature*, 380:240–243.

Taylor, D. e Jonker, L. (1978). Evolutionarily Stable Strategies and Game Dynamics. *Mathematical Biosciences*, 40:145–156.

Vicent, T. e Brown, J. (1988). The evolution of ESS theory. *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematic*, 19:423–443.

Weibull, J. (1995). *Evolutionary Game Theory*. MIT Press, Massachusetts.