

Evolución de un rasgo cuantitativo en una población monomórfica, enfoque con formalismo de Hamilton-Jacobi.

Resumen

Reproducimos parte de los resultados expuestos en el artículo [6], enfocándonos en la evolución de un rasgo cuantitativo de una población monomórfica, y obteniendo resultados con un nuevo enfoque sobre las ecuaciones de selección-mutación utilizadas, en este caso con el formalismo de Hamilton-Jacobi.

Índice

1. ¿Qué es la Dinámica Adaptativa?	2
1.1. Adaptación y Evolución de los Sistemas Biológicos.	2
2. Conceptos Preliminares	3
2.1. <i>Chemostat</i>	3
2.2. Ecuación de Hamilton-Jacobi.	3
2.3. Motivación para Introducir la Teoría de Hamilton-Jacobi.	5
3. Modelo	6
3.1. Descripción del Entorno Biológico.	6
3.2. Sistemas de Ecuaciones de Selección-Mutación y Paso al Límite para Mutaciones.	7
3.3. Descripción Superficial del Modelo Numérico.	8
3.4. Descripción del Método numérico	8
3.4.1. Diferencias finitas	8
3.4.2. Diferencias finitas Semi-Implicito	9
3.5. Aplicación a la ecuación de Selección-Mutación	9
3.5.1. Simulación directa	9
3.5.2. Aproximación Hamilton-Jacobi	9
4. Conclusiones y Comentarios Finales	9

1. ¿Qué es la Dinámica Adaptativa?

1.1. Adaptación y Evolución de los Sistemas Biológicos.

En el estudio de los sistemas biológicos, los conceptos de adaptación y evolución son fundamentales para comprender cómo los organismos responden a su entorno y cómo estas respuestas moldean la diversidad de la vida en la Tierra. [1] La adaptación se refiere al proceso mediante el cual los organismos desarrollan características que mejoran su capacidad para sobrevivir y reproducirse en condiciones ambientales específicas. Estas características pueden ser de naturaleza física, como la presencia de pelaje grueso en animales que habitan regiones frías; fisiológica, como la capacidad de las plantas desérticas para retener agua; o conductual, como la migración estacional de las aves. La adaptación resulta principalmente de la selección natural, un mecanismo que favorece aquellas variaciones genéticas que proporcionan ventajas competitivas en un entorno particular.

[2] Por otro lado, la evolución es un proceso a largo plazo que describe los cambios genéticos acumulativos en las poblaciones de organismos a lo largo de generaciones. Este fenómeno, impulsado por la selección natural, las mutaciones genéticas, la deriva genética y el flujo génico, es responsable de la aparición de nuevas especies y de la vasta diversidad de formas de vida observada hoy en día. La evolución permite entender cómo los organismos han cambiado con el tiempo para adaptarse a condiciones ambientales cambiantes, y cómo estos cambios han contribuido al desarrollo de estructuras, comportamientos y funciones altamente especializadas.

La relación entre adaptación y evolución es íntima y complementaria. Mientras que la adaptación representa la respuesta inmediata de un organismo o una población a presiones selectivas específicas, la evolución engloba los cambios genéticos a largo plazo que consolidan estas adaptaciones en las poblaciones.

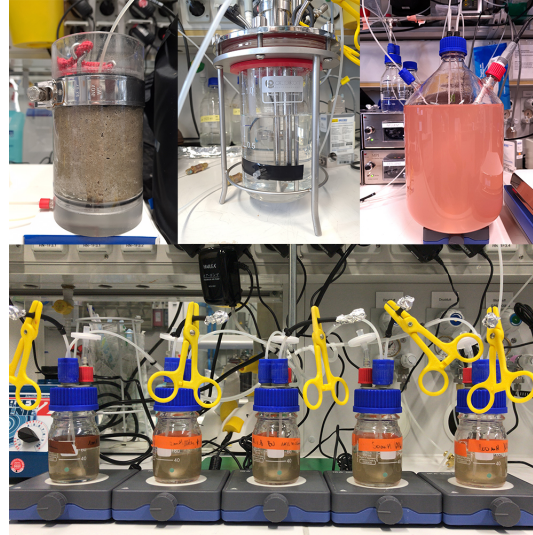
[12] Desde la década de 1980, el término *evolución adaptativa* se ha acuñado para describir los formalismos matemáticos que abordan la selección y evolución de una característica cuantitativa. Sin embargo en este trabajo se ocupa siguiente enfoque [13, 8]: se estudia la evolución fenotípica causada por mutaciones raras (en el sentido temporal) ignorando sexo y genes.

Modelos simples basados en estos principios pueden explicar como emergen rasgos mas aptos y, a su vez, como poblaciones caracterizadas por varios rasgos bien diferenciados pueden coexistir potencialmente. Las simulaciones numéricas pueden presentar la aparición de ciclos y la especiación, esto debido a que los recursos limitados generan competencia; los individuos con características similares utilizan recursos similares, dando así, una competencia mayor entre ellos. La cuestión de comprender cómo, en una población de este tipo, una especie mutante puede invadir o no una población inicial. En modelos de población cerrada, las mutaciones forman parte de la dinámica y se toman en cuenta la heredad de los rasgos ligeramente diferente a los progenitores.

2. Conceptos Preliminares

2.1. Chemostat

El *chemostat* o *quimistato* es un dispositivo de laboratorio que está diseñado para el estudio del crecimiento de microorganismos en un ambiente controlado, en un medio líquido. Este dispositivo funciona de la siguiente forma: a un recipiente de vidrio cerrado, de entre 1 mL y unos pocos litros, se le suministra un medio fresco a través de una bomba de afluente. Para mantener un volumen constante, una segunda bomba extrae el líquido a la misma velocidad. Los microorganismos que han sido añadidos al recipiente únicamente pueden alimentarse del la bomba de afluente, y la tasa de crecimiento de esta está definida como la relación entre la tasa de afluente y el volumen del recipiente. Entre los sustratos y factores de crecimiento añadidos al medio, uno es el llamado sustrato de control, que limita el crecimiento [9].



Algunas de las utilidades del quimiostato son que puede ser utilizado en cultivos puros para el estudio de la cinética del crecimiento microbiano, o para enfoques ómicos más detallados. También se puede utilizar para experimentos de competición [9].

En estos experimentos se liberan en el recipiente dos o tres microorganismos diferentes, con nichos comparables en condiciones variables; con tasas de crecimiento altas o bajas; con concentraciones de oxígeno altas o bajas; distintos valores de pH o temperatura; con o sin factores de crecimiento, etc [9].

2.2. Ecuación de Hamilton-Jacobi.

Desarrollamos la idea principal detrás de la ecuación con al que trabajaremos: Sea una ecuación parcial diferencial no lineal [3] de la forma:

$$F(x; u, \nabla u) = 0 \quad (1)$$

con $x \in \Omega \subseteq \mathbb{R}^n$, si renombramos $p \doteq \nabla u$ notación vectorial, asumimos que $F = F(x, u, p)$ es una función continua $F : \mathbb{R}^n \times \mathbb{R} \times \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}$.

Dado $u(x) = \bar{u}(x)$ con $x \in \partial\Omega$ se construye una solución (al menos localmente, en la

vecindad de la frontera) por el método de caracterízticas. Fijando un punto $x \in \partial\Omega$ considérese una curva parametrizada por $t : x(t)$ con $x(0) = y$, y con:

$$\begin{aligned} u(t) &\doteq u(x(t)) \\ p(t) &\doteq p(x(s)) = \nabla u(x(t)) \end{aligned}$$

Denotando por un punto la derivada con respecto a t tenemos:

$$\begin{aligned} \dot{u} &= \sum_i \frac{\partial u}{\partial x_i} \dot{x}_i = \sum_i p_i \dot{x}_i \\ \dot{p}_j &= \sum_i \frac{\partial^2 u}{\partial x_i \partial x_j} \dot{x}_i \end{aligned} \tag{2}$$

Diferenciando (1) con respecto a x_j :

$$\begin{aligned} \frac{\partial F}{\partial x_j} + \frac{\partial F}{\partial u} \frac{\partial u}{\partial x_j} + \sum_i \frac{\partial F}{\partial p_i} \frac{\partial^2 u}{\partial x_i \partial x_j} &= 0 \\ -\frac{\partial F}{\partial x_j} - \frac{\partial F}{\partial u} p_j &= \sum_i \frac{\partial F}{\partial p_i} \frac{\partial^2 u}{\partial x_j \partial x_i} \end{aligned}$$

Al usar (2) renombramos $\dot{x}_i = \frac{\partial F}{\partial p_i}$ obtenemos entonces:

$$\begin{aligned} \dot{x}_i &= \frac{\partial F}{\partial p_i} \\ \dot{u} &= \sum_i p_i \frac{\partial F}{\partial p_i} \\ \dot{p}_j &= -\frac{\partial F}{\partial x_j} - \frac{\partial F}{\partial u} p_j \end{aligned}$$

Que ahora, para un tipo específico de problema supongamos que F no depende explícitamente de u , entonces recuperamos las ecuaciones canónicas de Hamilton y podemos escribir $F \rightarrow \mathcal{H}$, y en notación vectorial.

$$\begin{aligned} \dot{x} &= \frac{\partial \mathcal{H}}{\partial p} \\ \dot{u} &= p \cdot \frac{\partial \mathcal{H}}{\partial p} \\ \dot{p} &= -\frac{\partial \mathcal{H}}{\partial x} \end{aligned}$$

con $x(0) = y$, $u(0) = u(y)$ y $p(0) = \nabla u(y)$. De esta forma, podemos aplicar el formalismo de Hamilton-Jacobi a una variedad de problemas no necesariamente mecánicos, solamente pidiendo que la ecuación original cumpla $F = F(t; x, \nabla u)$.

2.3. Motivación para Introducir la Teoría de Hamilton-Jacobi.

En el estudio de modelos de poblaciones a través de fenotipos, ecuaciones del tipo Hamilton-Jacobi aparecen, en especial, ecuaciones del tipo:

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t}(t, x) + b(x, I(t))\mathcal{H}(\nabla u(t, x)) + R(t, x, I(t)) = 0 & x \in \mathbb{R}^d, t > 0 \\ \min_{x \in \mathbb{R}^d} u(t, x) = 0 & t \geq 0, \end{cases}$$

[7] Ecuaciones de Hamilton-Jacobi con constricciones aparecen en el estudio diversas asintóticas singulares, es decir, situaciones en las que el comportamiento de un sistema físico o matemático cambia de manera abrupta o presenta características extremas en ciertas condiciones, como cerca de puntos críticos, bordes o zonas donde se manifiestan discontinuidades. Estas presentan soluciones límite o aproximadas en condiciones extremas.

En los sistemas ecológicos y biológicos, la adaptación y evolución son procesos fundamentales que determinan la dinámica y supervivencia de las poblaciones. La capacidad de las especies para adaptarse a cambios en su entorno a través de la selección natural, la mutación y la competencia es un tema central en biología teórica. Para modelar estos procesos, las ecuaciones de Hamilton-Jacobi (H-J) han emergido como herramientas matemáticas poderosas para describir la evolución de poblaciones bajo distintos escenarios ecológicos.

[10] La ecuación de Hamilton-Jacobi encuentra su aplicación en sistemas donde la dinámica de selección-mutación desempeña un papel clave. En este contexto, el cambio en el tiempo del valor de una cierta característica \hat{s} en una población monomórfica, se da por medio de una ecuación de selección-mutación:

$$\frac{d\hat{s}}{dt} = \mu(\hat{s}) \frac{\sigma_0^2(\hat{s})}{2} n(\hat{s}) \partial_1 f(\hat{s}, \hat{s})$$

donde $\mu(s)$ es la probabilidad de que un nacimiento de un individuo con una característica \hat{s} surja de una mutación; $\sigma_0^2(s)$ denota la varianza de distribución de una mutación \hat{s}' proveniente de un individuo con característica \hat{s} ; $\partial_1 f(\hat{s}, \hat{s})$ representa los parametros de interacción entre individuos con característica \hat{s} y \hat{s}' dado por la natalidad y mortandad.

[4] En el límite donde la tasa de mutación μ es pequeña, las densidades de población tienden a concentrarse alrededor de valores particulares de x , representando adaptaciones específicas. Este comportamiento puede analizarse mediante un ansatz de la forma:

$$u(x, t) \sim e^{\varphi(x, t)/\mu}$$

donde $\varphi(x, t)$ representa el frente de expansión. Sustituyendo este ansatz en la ecuación de selección-mutación y tomando el límite asintótico, se obtiene la ecuación de Hamilton-Jacobi para $\varphi(x, t)$:

$$\partial_t \varphi(t, x) + H(I(t), x, d_x \varphi(t, x)) = 0$$

3. Modelo

3.1. Descripción del Entorno Biológico.

Considérese un organismo con acceso a dos recursos para su supervivencia. Sean S_1 y S_2 las concentraciones de estos dos recursos contenidos en un chemostat. Entonces el vector:

$$I = \begin{pmatrix} S_1 \\ S_2 \end{pmatrix}, \quad (3)$$

constituye la condición ambiental para el consumidor.[11, 5].

Ahora bien, estos organismos pueden especializarse de mayor o menor medida en el consumo de cualquiera de los 2 recursos a su disposición. Describimos esto en un rasgo cuantizable x que varía continuamente entre $[0, 1]$. Si x equivale a 0, sólo el recurso S_2 es consumido, caso contrario cuando equivale 1, sólo se consume el recurso S_1 . Extendiendo a escala poblacional, el impacto causado por el rasgo x se toma implícitamente dentro de los coeficientes $\eta(x)$ y $\xi(x)$, definidos de tal manera que la proporción de ingesta *per cápita* de un solo organismo con rasgo x equivale, respectivamente a: $\eta(x) S_1$ y $\xi(x) S_2$. [6]

En el caso de una población monomórfica, la dinámica ecológica está gobernada por el siguiente sistema de ecuaciones diferenciales:

$$\begin{aligned} \frac{dS_1}{dx} &= S_{01} - S_1 - \eta(x)S_1X \\ \frac{dS_2}{dx} &= S_{02} - S_2 - \xi(x)S_2X \\ \frac{dX}{dx} &= -X + \eta(x)S_1X + \xi(x)S_2X \end{aligned} \quad (4)$$

Donde X representa la densidad de la población consumidora y S_{0i} es la concentración del recurso i ($i \in \{1, 2\}$) en el medio de entrada, para este modelo, la tasa de crecimiento poblacional de los consumidores con el rasgo x bajo condiciones ambientales estables I ($\frac{dX}{dx} = 0$ en la tercera expresión de (4)), está dada por:

$$\begin{aligned} 0 &= r(x, I)X \\ r(x, I) &= -1 + \eta(x)S_1 + \xi(x)S_2. \end{aligned} \quad (5)$$

Por lo tanto la primera condición para estados estables es:

$$r(x, I) = 0$$

Para las 2 primeras expresiones de (4) obtenemos lo siguiente para las mismas condiciones de estabilidad:

$$\begin{aligned} 0 &= S_{01} - S_1 - \eta(x)S_1X \\ 0 &= S_{02} - S_2 - \xi(x)S_2X \end{aligned}$$

Con la que, obteniendo S_1 y S_2 en términos de X y sustituyendo en nuestra primera condición de estabilidad $r = 0$ tenemos:

$$-1 + \frac{\eta(x)S_{01}}{1 + \eta(x)X} + \frac{\xi(x)S_{02}}{1 + \xi(x)X} = 0$$

Que es una función monótona decreciente de X con límite -1 para $X \rightarrow \infty$, y que tiene solución positiva para $X=0$ solo si:

$$\eta(x)S_{01}X + \xi(x)S_{02}X > 1, \quad (6)$$

entonces (4) tiene un único estado estable no trivial que es asintótico globalmente, dado que cumpla (6).

3.2. Sistemas de Ecuaciones de Selección-Mutación y Paso al Límite para Mutaciones.

Si la reproducción no es completamente fiel (aparece alguna mutación), un consumidor con el rasgo y puede generar descendencia con el rasgo x . Sea $K(x, y)$ la densidad de probabilidad correspondiente. Sea $n(t, .)$ la densidad de consumidores en el tiempo t . El sistema [6]:

$$\begin{aligned} \frac{dS_1}{dt}(t) &= S_{01} - S_1(t) - S_1(t) \int_0^1 \eta(y)n(t, x)dx, \\ \frac{dS_2}{dt}(t) &= S_{02} - S_2(t) - S_2(t) \int_0^1 \xi(x)n(t, x)dx \\ \frac{dn}{dt}(t, x) &= -n(t, x) + \int_0^1 K(x, y)[S_1(t)\eta(y) + S_2(t)\xi(x)]n(t, y)dy, \end{aligned} \quad (7)$$

describe la interacción, a través de los recursos, de los diversos tipos de consumidores, así como el efecto de la mutación, le denominaremos sistema de ecuaciones de selección-mutación. Tomamos que la descendencia de un individuo con el rasgo x tiene una distribución de rasgos descrita por la densidad $K(x, .)$.

Además, asumiendo que las mutaciones son muy pequeñas, de tal manera que la distribución de probabilidad $K(x, y)$ es muy pequeño para x fuera de un vecindario de radio ε con "centro" en y , $\varepsilon > 0$ muy pequeño, entonces tomamos $K(x, y) \rightarrow K_\varepsilon(x, y)$ dependiente de este pequeño parámetro ε . [6]

Reescalamos el tiempo substituyendo $\tau = \varepsilon t$ (este escalamiento ajusta la escala temporal de modo que, al hacer ε desaparecer, la escala de tiempo se adapte para observar el efecto de las mutaciones), reescribimos (7):

$$\frac{\varepsilon}{n(\tau, x)} \frac{dn(\tau, x)}{d\tau} = -1 + \int_0^1 K_\varepsilon(x, y)[S_1(\tau)\eta(y) + S_2(\tau)\xi(x)] \frac{n(y, \tau)}{n(\tau, x)} dy. \quad (8)$$

a la que a la vez podemos luego realizar la siguiente transformación

$$\varphi(\tau, x) = \varepsilon \ln[n(\tau, x)],$$

entonces:

$$\frac{d\varphi(\tau, x)}{d\tau} = \int_0^1 K_\varepsilon(x, y)[S_1(\tau)\eta(y) + S_2(\tau)\xi(x)] e^{\frac{\varphi(\tau, y) - \varphi(\tau, x)}{\varepsilon}} dy$$

Aprovechando lo mencionado anteriormente sobre $K_\varepsilon(x, y)$ realizamos el cambio de variable de integración $y = x + \varepsilon z$ y de la definición de derivada parcial:

$$\frac{\varphi(\tau, y) - \varphi(\tau, x)}{\varepsilon} \rightarrow \frac{d\varphi(\tau, x)}{dx} z$$

y asumimos que la probabilidad de aparición de un nuevo rasgo como resultado de una mutación depende únicamente de la distancia al rasgo original. Por lo tanto, reemplazamos el kernel K_ε por un kernel de convolución \tilde{K} :

$$K_\varepsilon(x, y)dy \rightarrow \tilde{K}(z)dz$$

Donde \tilde{K} es una función no negativa y par definida en $(-\infty, +\infty)$, cuya integral es igual a 1. Al tomar formalmente el límite cuando $\varepsilon \rightarrow 0$ en (8), obtenemos:

$$\frac{d\varphi(t, x)}{dx} = -r(x, I) + [S_1(t)\eta(y) + S_2(t)\xi(x)]\mathcal{H}\left(\frac{\partial\varphi(t, x)}{\partial x}\right) \quad (9)$$

la ecuación de Hamilton-Jacobi, donde r se define en (5) y \mathcal{H} se toma como:

$$\mathcal{H}(p) = \int_{-\infty}^{\infty} \tilde{K}(z)e^{-pz}dz - 1$$

y que cumple $\mathcal{H}(0) = 0$ y que, para una función par \tilde{K} , $\mathcal{H}'(0) > 0$; por lo tanto, \mathcal{H} es convexa. Llamamos a \mathcal{H} el Hamiltoniano correspondiente a \tilde{K} .

3.3. Descripción Superficial del Modelo Numérico.

3.4. Descripción del Método numérico

3.4.1. Diferencias finitas

Es un método numérico para la solución de ecuaciones diferenciales, se basa en la discretización de las variables dependientes e independientes convirtiendo las ecuaciones continuas en sistemas algebraicos más fáciles de resolver.

Es una técnica útil para la solución de sistemas complejos. Consiste en aproximar las derivadas de las ecuaciones mediante **diferencias finitas**, esto es, que se reemplaza la derivada de una función en términos continuos por una expresión algebraica que involucra a la función en puntos discretos en una malla de tiempo, espacio, etc.

Cómo funciona el Método de Diferencias Finitas

1. Discretización.

Se discretizan las variables independientes en una malla, y las soluciones se calculan en algún punto de la malla

2. Aproximación de Derivadas

Las derivadas de las funciones se reemplazan por diferencias finitas en cada punto de la malla. Este reemplazo se hace dependiendo del problema

3. Ecuaciones algebraicas

Al reemplazar las derivadas por diferencias finitas, se obtienen ecuaciones algebraicas fáciles de resolver

4. Iteración

El sistema de ecuaciones se resuelve de manera iterativa, los valores de la solución en cada punto de la malla se calculan por pasos hasta obtener una solución en todo el dominio

Este método presenta algunas ventajas y desventajas: simplicidad ya que es fácil de implementar, aplicación, es aplicable a problemas de difusión, reacción, etc. Por otro lado, tiene como inconveniente que: el error es inversamente proporcional al tamaño de la malla, pero si se hace la malla más pequeña, tiene más costo computacional, si los pasos temporales son grandes, esto puede ocasionar que la solución no sea estable¹.

3.4.2. Diferencias finitas Semi-Implicito

Se usa para la solución de sistemas de ecuaciones diferenciales en los que aparecen fenómenos de difusión y reacción. Es un método que involucra la solución combinando dos métodos explícito e implícito, y el método es estable.

Explicito: las variables en el paso de tiempo se calculan en el paso actual con la información del paso anterior, este es inestable en algunas ecuaciones.

Implicito: las variables en el paso de tiempo se calculan en el siguiente paso, este es más costoso computacionalmente, pero es más estable

3.5. Aplicación a la ecuación de Selección-Mutación

3.5.1. Simulación directa

La ecuación de Selección-Mutación (??) de forma discreta es

$$\begin{cases} S_i^{(k+1)} = S_i^0 - \Delta t S_i^{(k+1)} [1 + \langle n^{(k)} \eta_i \rangle] \\ n_j^{(k+1)} = n_j^{(k)} - \Delta t n_j^{(k+1)} + \Delta t ([S_1^{(k+1)} \eta + S_2^{(k+1)} \xi] n^{(k)} \star \tilde{K})_j \end{cases} \quad (10)$$

donde

$$\langle n^{(k)} \eta_i \rangle = \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N n_j^{(k)} \eta_j$$

$$(\eta n^{(k)} \star \tilde{K})_j = \frac{1}{2M+1} \sum_{m=-M}^M \eta_{j-m} n_{j-m}^{(k)} \tilde{K}_M$$

el primer término de la (10) representa la dinámica de los nutrientes, el segundo término se refiere a la dinámica de los consumidores, $\langle n^{(k)} \eta_i \rangle$ es el promedio de la densidad de consumidores por su capacidad de consumir uno de los nutrientes, y $(\eta n^{(k)} \star \tilde{K})_j$ es la operación de convolución, este modula las interacciones de los consumidores en el espacio discreto del rasgo x, y

3.5.2. Aproximación Hamilton-Jacobi

4. Conclusiones y Comentarios Finales

¹Que el método sea inestable se refiere a que el error en la solución crece conforme el tiempo

Referencias

- [1] Osteicoechea, Alí. Definición de adaptación, 25 de abril de 2024.
- [2] Bioenciclopedia. La evolución, 2022.
- [3] Evans, Lawrence C. *Partial differential equations*, volume 19. American Mathematical Society, 2022.
- [4] Vincent Calvez and King-Yeung Lam. Uniqueness of the viscosity solution of a constrained hamilton–jacobi equation. *Calculus of Variations and Partial Differential Equations*, 59(163), 2020.
- [5] O. Diekmann, M. Gyllenberg, and J.A.J. Metz. Steady-state analysis of structured population models. *Theoretical Population Biology*, 63(4):309–338, 2003.
- [6] Odo Diekmann, Pierre-Emanuel Jabin, Stéphane Mischler, and Benoît Perthame. The dynamics of adaptation: An illuminating example and a hamilton–jacobi approach. *Theoretical Population Biology*, 67(4):257–271, 2005.
- [7] Barles, G. and Perthame, B. Concentrations and constrained hamilton–jacobi equations arising in adaptive dynamics. *Contemporary Mathematics*, 439:57–68, 2006.
- [8] Metz, J. A. J., Geritz, S. A. H., Meszena, G., Jacobs, F. J. A., and Heerwaarden, J. S. van. Adaptive dynamics: A geometrical study of the consequences of nearly faithful reproduction. Iiasa working paper, IIASA, Laxenburg, Austria, September 1995.
- [9] Boran Kartal. Chemostat. Accessed: 2024-11-21.
- [10] Champagnat, N., Ferriere, R., and Ben Arous, G. The canonical equation of adaptive dynamics: a mathematical view. *Selection*, 2:71–81, 2001.
- [11] Diekmann, O., Gyllenberg, M., Huang, H., Kirkilionis, M., Metz, J. A. J., and Thieme, H. R. On the formulation and analysis of general deterministic structured population modelsii. nonlinear theory. *Journal of Mathematical Biology*, 43(2):157–189, Aug 2001.
- [12] Mirrahimi, S., Perthame, B., Bouin, E., and Millien, P. Population formulation of adaptative meso-evolution: theory and numerics. *The mathematics of Darwin’s legacy*, pages 159–174, 2011.
- [13] Dieckmann, Ulf and Law, Richard. The dynamical theory of coevolution: a derivation from stochastic ecological processes. *Journal of Mathematical Biology*, 34(5):579–612, May 1996.