

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 [8], 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.

Objetivos

1. **Derivación de una ecuación de Hamilton-Jacobi:** Mostrar que, para un modelo de selección y mutación aplicado a una población monomórfica, es posible obtener una ecuación de Hamilton-Jacobi que describe de manera precisa la dinámica del sistema.
2. **Interpretación de los resultados obtenidos:** Realizar un análisis detallado de los resultados, enfocándose en su significado biológico y físico.

Índice

1. ¿Qué es la Dinámica Adaptativa?	2
1.1. Adaptación y Evolución de los Sistemas Biológicos.	2
1.2. Motivación para Introducir la Teoría de Hamilton-Jacobi.	3
2. Conceptos Preliminares	6
2.1. Acervo Genético, y Poblaciones Monomórficas y Dimórficas.	6
2.2. Ecuación de Hamilton-Jacobi.	6
3. Modelo	8
3.1. Descripción del Entorno Biológico.	8
3.2. Sistemas de Ecuaciones de Selección-Mutación y Paso al Límite para Mutaciones.	9
3.3. Descripción del Método numérico	10
3.3.1. Diferencias finitas	10
3.3.2. Diferencias finitas Semi-Implicito	11
3.4. Aplicación a la ecuación de Selección-Mutación	11
3.5. Experimento numérico	12
3.6. Resultados	13
4. Conclusiones	14

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. [12] 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. Por ejemplo, el cuello largo de las jirafas modernas es el resultado de un proceso evolutivo que tuvo su origen en la ventaja adaptativa de alcanzar las hojas altas de los árboles en entornos de escasez alimentaria.

En el contexto evolutivo, es importante entender los conceptos de genotipo y fenotipo, pues la interacción entre ellos permite que los organismos se adapten a condiciones cambiantes.

El genotipo de un organismo se refiere al conjunto específico de genes que posee, determinado por los cromosomas que hereda. Es la base genética que define las características potenciales de un organismo. En especies asexuales y sexuales haploides, el genotipo se representa por un cromosoma de cada tipo, mientras que en especies diploides esta formado por pares de cromosomas homólogos.

Cualquier característica de un individuo que esté determinada (en alguna medida) por el genotipo se denomina fenotipo (o rasgo fenotípico) y, por ende, es una característica heredable de los padres a la descendencia.

Casi cualquier tipo de característica imaginable depende de los genes, desde rasgos físicos, como el tamaño del cuerpo o los colores, hasta rasgos mentales, como el carácter, la disposición y la inteligencia. Los fenotipos pueden ser discretos, cuando presentan diferencias claras y definidas (por ejemplo el tipo de sangre), o continuos, cuando varían en un rango medible (como la altura o peso [5]).

La variabilidad fenotípica dentro de las poblaciones, conocida como polimorfismo, es crucial para la evolución y la adaptación de los organismos. Los fenotipos discretos suelen depender de uno o pocos genes y tienen poca influencia del ambiente, mientras que los fenotipos continuos están influenciados tanto por múltiples genes como por el entorno. Los fenotipos que proporcionan ventajas adaptativas son seleccionados de manera natural, lo que, con el tiempo, lleva a cambios genéticos en la población. Así, la variabilidad genética y fenotípica es esencial para la supervivencia y la evolución de las especies frente a desafíos ambientales y presiones selectivas [5].

[10] Desde la década de 1980, el término *evolución adaptativa* se ha acuñado para describir los formalismos matemáticos que abordan la selección y evolución de un rasgo en una población estructurada por un rasgo fenotípico continuo. Dichos modelos se basan en tres principios fundamentales que sustentan la evolución

Darwineana:

- La multiplicación de la población.
- La selección mediante competencia por los recursos disponibles.
- Mutaciones.

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.

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

[1] Las ecuaciones de Hamilton-Jacobi son herramientas útiles para describir 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] El ejemplo mas simple para un modelo matemático autocontenido para la evolución adaptativa es el quimiostato. Microorganismos caracterizados por un parámetro x viven en un bato que contiene un nutriente continuamente renovado a una tasa $d > 0$. Esta concentración se denota por $S(t) \geq 0$ (para el sustrato), y el nutriente fresco se denota por $S(t)_{in} \geq 0$. La densidad de población del microorganismo es $n(x, t)$, y la tasa de absorción para los individuos con rasgo x es $\eta(x) > 0$. Dando así las ecuaciones:

$$\begin{cases} \frac{dS(t)}{dt} = d(S_{in} - S(t)) - S(t) \int_{-\infty}^{\infty} \eta(x)n(x, t)dx, \\ \frac{\partial n(x, t)}{\partial t} = -dn(x, t) + (1 - \mu)S(t)\eta(x)n(x, t) + \mu S(t) \int_{-\infty}^{\infty} M(y, x)\eta(y)n(y, t)dy \end{cases}$$

Los dos primeros principios mencionados en la teoría de Darwin están directamente incluidos en el modelo: el crecimiento de la población proviene de la ecuación de $n(x, t)$, y la competencia proviene de la cantidad limitada de nutrientes. Suponemos que inicialmente $S(0) \leq S_{in}$, por lo que a lo largo de la dinámica $S(t) \leq S_{in}$, ya que $S(t)$ disminuye si alcanza S_{in} . El término $(1 - \mu)\eta(x)n(x, t)$ representa la tasa de nacimiento sin mutaciones. El parámetro $0 < \mu < 1$ representa la proporción de nacimientos que sufren mutaciones.

Las mutaciones están representadas por la probabilidad $M(y, x)$ de que un recién nacido tenga el rasgo x cuando su progenitor tiene el rasgo y . Suponemos que $M(y, x) \geq 0$ y $\int_{-\infty}^{\infty} M(y, x)dx = 1$

Este modelo se puede simplificar suponiendo que los nutrientes llegan rápidamente a un estado de equilibrio en comparación con la escala temporal de la evolución de la población. Esto se logra reemplazando la ecuación diferencial para $S(t)$ por:

$$S(t) = \frac{dS_{\text{in}}}{d + \int_{-\infty}^{\infty} \eta(x)n(x,t)dx}.$$

a su vez, reemplazamos el término de mutación por una ecuación de mutación-difusión:

$$\frac{\partial n(x,t)}{\partial t} = -dn(x,t) + S(t)\eta(x)n(x,t) + \lambda\Delta n(x,t).$$

Con ello podemos construir un sistema de ecuaciones mas generales que pueden considerar tasas de crecimiento con/sin muerte $R(x, I(t))$:

$$\begin{cases} \frac{\partial n(x,t)}{\partial t} = n(x,t)R(x, I(t)) + \lambda\Delta n(x,t), & x \in \mathbb{R}, t > 0 \\ I(t) = \int_{-\infty}^{\infty} \eta(x)n(x,t)dx \end{cases}$$

donde:

$$R(x, I) = -d + \frac{dS_{\text{in}}}{d + I}\eta(x)$$

[10] Tales modelos parabólicos no pueden exhibir altas concentraciones mientras el coeficiente de difusión $\mu > 0$ este fijo. Para ello, reescalamos el problema fijando un $\lambda = \varepsilon^2$. Asumiendo que la tasa de mutación es pequeña, considerando el paso al límite $\varepsilon \rightarrow 0$, lo cual lleva a la misma ecuación con $\lambda = 0$, el modelo de selección. Esto es debido a que los efectos de mutación requieren tiempo muy prolongados para observarlos, por consiguiente, cambiamos t por t/ε . Por consiguiente, las ecuaciones se transforman:

$$\begin{cases} \frac{\partial n(x,t)_\varepsilon}{\partial t} = n(x,t)_\varepsilon R(x, I_\varepsilon(t)) + \varepsilon^2 \Delta n(x,t), & x \in \mathbb{R}, t > 0 \\ I_\varepsilon(t) = \int_{-\infty}^{\infty} \eta(x)n_\varepsilon(x,t)dx. \end{cases} \quad (1)$$

Por otro lado, se puede demostrar bajo las condiciones:

$$\begin{cases} \sup_{x \in \mathbb{R}} R(x, I_M) = 0, \\ \inf_{x \in \mathbb{R}} R(x, I_m) = 0, \\ \forall I \geq 0, R_I(x, I) < 0. \end{cases}$$

$$0 < \eta_m \leq \eta(x) \leq \eta_M < \infty$$

Se puede demostrar que si R es monótona en x con datos iniciales "bien preparados", existen dos constantes $\rho_m > 0$ y $\rho_M > 0$, tales que:

$$\rho_m \leq \int_{-\infty}^{\infty} n_\varepsilon(x,t) dx \leq \rho_M$$

La demostración del Teorema anterior utiliza el método WKB, común en la propagación de frentes, aplicado en dinámica adaptativa. Este enfoque introduce una nueva ecuación de Hamilton-Jacobi debido a una restricción algebraica. La clave es la transformación de Hopf-Cole:

$$u_\varepsilon = \varepsilon \ln(n_\varepsilon) \quad (2)$$

Para esto, los datos iniciales deben estar “bien preparados”, es decir, concentrados exponencialmente como $u_0^\varepsilon = \varepsilon \ln(n_0^\varepsilon)$, con u_0^ε bien definido cuando $\varepsilon \rightarrow 0$. Esto lleva a la siguiente ecuación:

$$\frac{\partial u_\varepsilon}{\partial t} = R(x, I_\varepsilon(t)) + \varepsilon \Delta u_\varepsilon + |\nabla u_\varepsilon|^2$$

Se puede demostrar que u_ε es uniformemente Lipschitz si u_0^ε también lo es, y que I_ε tiene variaciones acotadas. Al hacer $\varepsilon \rightarrow 0$, obtenemos la ecuación de Hamilton-Jacobi restringida:

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = R(x, I(t)) + |\nabla u|^2 \\ \max_{x \in \mathbb{R}} u(x, t) = 0, \quad \forall t > 0 \end{cases}$$

La restricción $\max_{x \in \mathbb{R}} u(x, t) = 0$ proviene de la cota uniforme sobre la masa total establecida previamente. La solución $u(x, t)$ se interpreta como solución de viscosidad.

[10] En un quimiostato, la competencia entre especies es global y equitativa, pues todos se “alimentan” del único sustrato $S(t)$ introducido. Sin embargo, esto no siempre es el caso, en una situación más realista esta competencia no es equitativa, pues puede ser que un individuo con rasgos más cercanos tengan mayor habilidad de competencia. Para implementar esto, la dinámica población se modela con base a la ecuación tipo Lotka-Volterra:

$$\frac{\partial}{\partial t} n(x, t) - \lambda \frac{\partial^2}{\partial x^2} n(x, t) = n(x, t) (R(x) - (K * n)(x, t)), \quad t \geq 0, x \in \mathbb{R}$$

con la condición inicial $n(x, t = 0) = n_0(x)$

Cuyos elementos tienen la siguiente interpretación:

- $n(x, t)$: densidad de población en la posición x y en el tiempo t ,
- $R(x) > 0$: tasa de crecimiento intrínseca de los individuos con el rasgo x (si están aislados y sin competencia),
- $K \in L^\infty(\mathbb{R})$: núcleo de competencia, una densidad de probabilidad tal que $K \geq 0$ y

$$\int_{-\infty}^{\infty} K(z) dz = 1,$$

- La convolución

$$(K * n)(x, t) = \int_{-\infty}^{\infty} K(x - y) n(y, t) dy$$

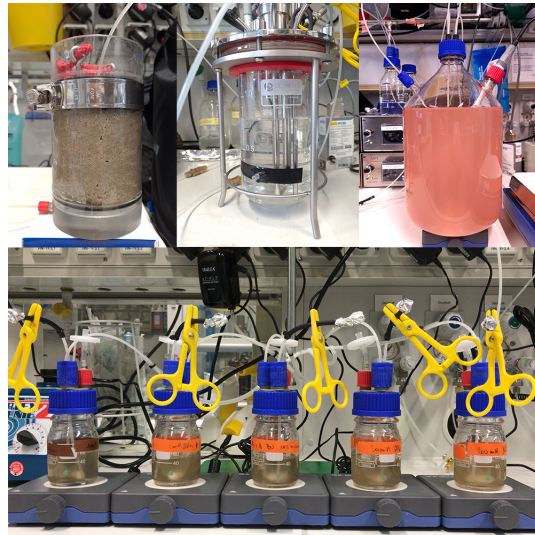
representa la competencia por recursos,

- λ : tasa de mutación, asumida constante.

2. Conceptos Preliminares

2.1. Acervo Genético, y Poblaciones Monomórficas y Dimórficas.

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 [3].



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 [3].

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 [3].

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 [4] de la forma:

$$F(x; u, \nabla u) = 0 \quad (3)$$

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 características.

Fijando un punto $x \in \partial\Omega$ considérese una curva parametrizada por $t : x(t)$ con $x(0) = y$, y con:

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

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

$$\begin{aligned} \dot{u} &= \sum_i \frac{\partial u}{\partial x_i} \dot{x}_i = \sum_i p_i \dot{x}_i \\ \dot{p}_j &= \sum_i \frac{\partial^2 u}{\partial x_i \partial x_j} \dot{x}_i \end{aligned} \tag{4}$$

Diferenciando (3) 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 (4) 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 $F = F(t; x, \nabla u)$.

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:

$$I = \begin{pmatrix} S_1 \\ S_2 \end{pmatrix}, \quad (5)$$

constituye la condición ambiental para el consumidor.[6, 7].

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 $\xi(x) S_2$. [8]

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

$$\begin{aligned} \frac{dS_1}{dx} &= S_{01} - S_1 - \eta(x)S_1X \\ \frac{dS_2}{dx} &= S_{02} - S_2 - \xi(x)S_2X \\ \frac{dX}{dx} &= -X + \eta(x)S_1X + \xi(x)S_2X \end{aligned} \quad (6)$$

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 (6)), está dada por:

$$\begin{aligned} 0 &= r(x, I)X \\ r(x, I) &= -1 + \eta(x)S_1 + \xi(x)S_2. \end{aligned} \quad (7)$$

Por lo tanto la primera condición para estados estables es:

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

Para las 2 primeras expresiones de (6) 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:

$$\eta(x)S_{01}X + \xi(x)S_{02}X > 1, \quad (8)$$

entonces (6) tiene un único estado estable no trivial que es asintótico globalmente, dado que cumpla (8).

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 $n(t, \cdot)$ la densidad de consumidores en el tiempo t . El sistema [8]:

$$\begin{aligned}\frac{dS_1}{dt}(t) &= S_{01} - S_1(t) - S_1(t) \int_0^1 \eta(y)n(t, x)dx, \\ \frac{dS_2}{dt}(t) &= S_{02} - S_2(t) - S_2(t) \int_0^1 \xi(x)n(t, x)dx \\ \frac{dn}{dt}(t, x) &= -n(t, x) + \int_0^1 K(x, y)[S_1(t)\eta(y) + S_2(t)\xi(x)]n(t, y)dy,\end{aligned}\tag{9}$$

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 $K(x, \cdot)$.

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 . [8]

Reescalamos el tiempo sustituyendo $\tau = \varepsilon t$ (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 (9):

$$\frac{\varepsilon}{n(\tau, x)} \frac{dn(\tau, x)}{d\tau} = -1 + \int_0^1 K(x, y)_\varepsilon [S_1(\tau)\eta(y) + S_2(\tau)\xi(x)] \frac{n(y, \tau)}{n(\tau, x)} dy.\tag{10}$$

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 (10), obtenemos:

$$\frac{d\varphi(t, x)}{dx} = -r(x, I) + [S_1(t)\eta(y) + S_2(t)\xi(x)]\mathcal{H}\left(\frac{\partial\varphi(t, x)}{\partial x}\right) \quad (11)$$

la ecuación de Hamilton-Jacobi, donde r se define en (7) 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 del Método numérico

3.3.1. 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[9].

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

3.3.2. 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[11].

Explícito: 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.

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

3.4. Aplicación a la ecuación de Selección-Mutación

Se presentan los modelos para simulación numérica de la ecuación (9) Selección-Mutación, y (11) la aproximación Hamilton-Jacobi [8].

La ecuación de Selección-Mutación (9) de forma discreta para la implementación de diferencias finitas semi implícitas es

$$\begin{cases} S_i^{(k+1)} = S_i^0 - \Delta t S_i^{(k+1)} [1 + \langle n^{(k)} \eta_i \rangle] \\ n_j^{(k+1)} = n_j^{(k)} - \Delta t n_j^{(k+1)} + \Delta t ([S_1^{(k+1)} \eta + S_2^{(k+1)} \xi] n^{(k)} \star \tilde{K})_j \end{cases} \quad (12)$$

donde

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

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

donde Δt es el paso de tiempo, y $t^k = k\Delta t$, los exponentes representan el paso de tiempo, los índices $i = 1, 2$ representan los nutrientes, j es la posición en la malla de las diferencias finitas, \tilde{K} es el kernel convolucional de mutación.

El primer término de la (12) 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

La aproximación de Hamilton-Jacobi de forma discreta es la siguiente:

$$\begin{cases} \varphi_j^{(k+1)} = \varphi_j^{(k)} + \Delta t \left[-1 + [S_1^{(k)} \eta_j + S_2^{(k)} \xi_j] \left[1 + \mathcal{H} \left(\frac{\varphi_{j+1}^{(k)} - \varphi_j^{(k)}}{\Delta x}; \frac{\varphi_j^{(k)} - \varphi_{j-1}^{(k)}}{\Delta x} \right) \right] \right] \\ \max_{1 \leq j \leq N} \varphi_j^{(k)} = 0 \quad \forall k \end{cases} \quad (13)$$

la solución de este sistema requiere un solucionador "upwind" para el Hamiltoniano, y tiene por dificultad satisfacer las constricciones, esto se soluciona mediante

$$S^{(k)} = \min_{1 \leq m \leq N} \sum_m^{(k)}$$

3.5. Experimento numérico

Mediante la aplicación de los modelos numéricos es posible tener una idea de la dinámica de la densidad de la población en el tiempo y como cambia el rasgo dependiendo de las condiciones del ambiente y la población.

Para la experimentación numérica, se usan los siguientes parámetros: $\tilde{K}_m := 1$, una función constante de 1, $N = 1500$ puntos para la simulación directa y 200 para la aproximación, $M = 5$ [8].

La aplicación de los modelos se realiza de dos formas, la primera en que tenemos un ambiente inicial con dos nutrientes en la misma cantidad, y un consumidor con una densidad de población mas especializada en el consumo del nutriente 1, se elimina el segundo nutriente y se realiza el experimento Figura 1. El segundo experimento tenemos los dos nutrientes y una densidad de población inicial mas especializada al consumo del nutriente 2 Figura 2.

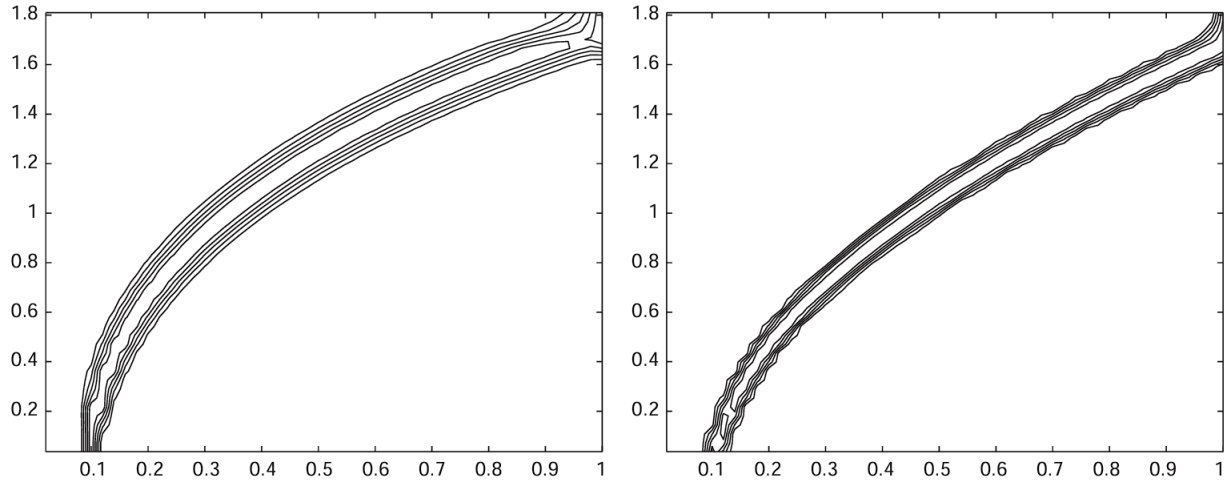


Figura 1: Primera simulación. El eje x es la característica y el eje y es el tiempo. La población se especializa al consumo del primer nutriente ($\eta(x) = 1/(1-x)$)[8]

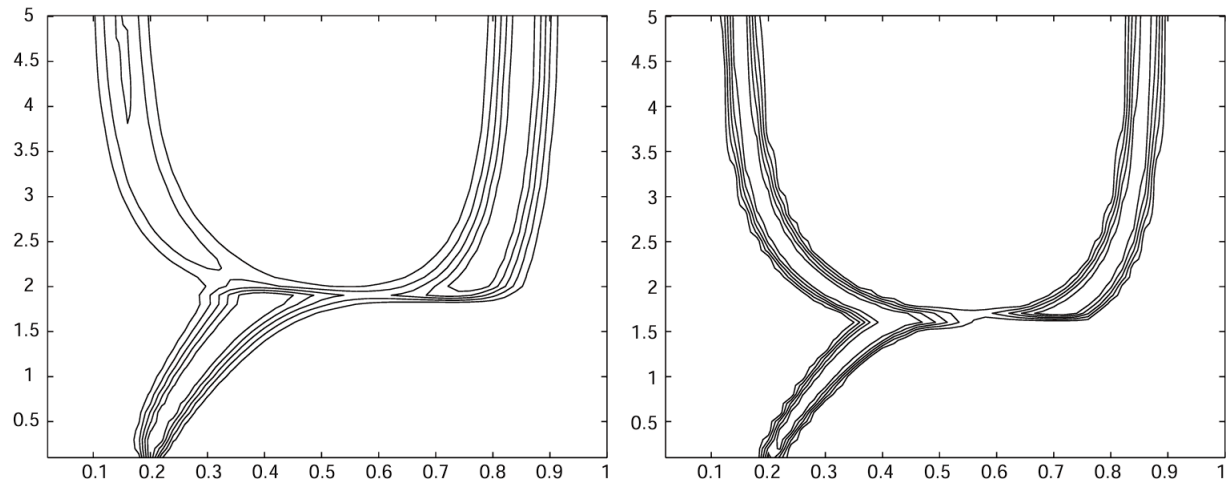


Figura 2: Segunda simulación. El eje x es la característica y el eje y es el tiempo. La especialización en el consumo se divide en dos dando una ramificación ($\eta(x) = x - 1,8x(1-x)[x(1-x) - 6/25]$, $\xi = 1 - x - 1,8x(1-x)[x(1-x) - 6/25]$)[8]

Las gráficas Figura 1 y Figura 2 representan las líneas de nivel de la densidad de población en el espacio característica-tiempo.

3.6. Resultados

A partir del experimento numérico, se pueden ver varios resultados importantes que ayudan a comprender la dinámica de la población y su adaptación al ambiente.

Para el primer experimento encontramos:

1. Tendencia hacia $x = 1$: La densidad de la población muestra una tendencia a $x = 1$, esto nos dice que, a medida que transcurre el tiempo, la población especializa su consumo al nutriente 1, que es el único disponible. Este fenómeno refleja cómo las condiciones del ambiente obligan a la población a maximizar su supervivencia a través de un consumo más eficiente del recurso. Este comportamiento puede interpretarse como el análogo efecto de un potencial ambiental que dirige la evolución adaptativa de la población hacia un estado óptimo.
2. Estabilidad en tiempos largos: Conforme el tiempo avanza, la población se adapta al nutriente disponible. La mayor parte de la población se especializa al consumo del nutriente 1.
3. Forma exponencial en el movimiento de la característica: la dinámica de la característica en el tiempo presenta un comportamiento exponencial, que empieza con un crecimiento lento de la adaptación y va aumentando a medida que pasa el tiempo, la adaptación de una especie a su entorno, no presenta un comportamiento lineal en el tiempo.

Analogía con el movimiento de un frente de onda: la dinámica de la característica en el tiempo presenta una analogía interesante con la propagación de un frente de onda. Este frente parece desplazarse en la dirección positiva de x a medida que el tiempo avanza, es similar a un frente de onda en un medio físico. Este enfoque permite interpretar el comportamiento de la densidad no solo como un proceso adaptativo, sino también como un fenómeno de propagación en este espacio.

Para el segundo experimento (con dos nutrientes) encontramos:

1. Estabilidad y eficiencia en el consumo: La característica tiende a maximizar la eficiencia en el consumo de los recursos disponibles. Esto refleja un comportamiento adaptativo general de la población frente a las condiciones del entorno.
2. Aparición de un efecto de competencia: La disponibilidad de dos nutrientes genera un fenómeno de competencia entre los miembros de la población. Como resultado, la población adapta su consumo dividiéndose en dos grupos: uno que se especializa en el consumo del nutriente 1 y otro que se especializa en el nutriente 2. Creemos que esta división es impulsada por la necesidad de optimizar el consumo y repartir los recursos de manera más eficiente procurando la supervivencia y minimizando la competencia interna.
3. Especialización de las sub-densidades: Tras la división, las dos partes de la densidad de población (que, aunque forman parte de la misma población, pueden considerarse característicamente distintas) se especializan en el consumo de uno de los dos nutrientes dando el efecto de ramificación.

Analogía como efecto de dispersión: A partir de la analogía con un frente de onda, observamos que el sistema genera un efecto que separa las densidades hacia $x = 1$ y $x = 0$, reflejando la especialización hacia cada uno de los nutrientes. Sin embargo, no podemos interpretar este comportamiento estrictamente como un fenómeno de onda, ya que no se observan características típicas de las ondas como la difracción,

donde las superposiciones podrían generar efectos constructivos o destructivos. En lugar de ello, el sistema parece mostrar un efecto más cercano a un fenómeno de dispersión, en el que las densidades se separan sin interferencias mutuas, y donde el parámetro de impacto está dado por las características del consumo de los nutrientes, las funciones $\eta(x)$, $\xi(x)$.

4. Conclusiones

El formalismo de Hamilton-Jacobi puede extenderse a casos en los que la población inicial sea dimórfica, y se plantea que, de manera análoga, también podría aplicarse a poblaciones iniciales polimórficas.

Además, la solución numérica obtenida mediante el método directo se reproduce de manera equivalente a través de la solución a la ecuación de Hamilton-Jacobi asociada. Esto sugiere que este formalismo es aplicable a modelos con características similares.

Por lo anteriormente mencionado, es posible modelar fenómenos como la invasibilidad, sustituibilidad, entre otros, mediante este formalismo, incorporando constricciones, multiplicadores de Lagrange, y condiciones iniciales además de las ya establecidas.

Referencias

- [1] G. Barles and B. Perthame. Concentrations and constrained hamilton-jacobi equations arising in adaptive dynamics. *Contemporary Mathematics*, 439:57–68, 2007.
- [2] Bioenciclopedia. La evolución, 2022. URL <https://www.bioenciclopedia.com/la-evolucion-750.html>.
- [3] MPI Bremen. Chemostat, n.d. URL <https://www.mpi-bremen.de/en/Chemostat.html>. Accessed: 2024-11-21.
- [4] Evans, Lawrence C. *Partial differential equations*, volume 19. American Mathematical Society, 2022.
- [5] Fabio Dercole and Sergio Rinaldi. *Analysis of Evolutionary Processes: The Adaptive Dynamics Approach and Its Applications*. Princeton University Press, Princeton, 2008. ISBN 9781400828340. doi: 10.1515/9781400828340. URL <https://doi.org/10.1515/9781400828340>.
- [6] O. Diekmann, M. Gyllenberg, H. Huang, M. Kirkilionis, J. A. J. Metz, and H. R. Thieme. On the formulation and analysis of general deterministic structured population models ii. nonlinear theory. *Journal of Mathematical Biology*, 43(2):157–189, 2001. doi: 10.1007/s002850170002.
- [7] O. Diekmann, M. Gyllenberg, and J.A.J. Metz. Steady-state analysis of structured population models. *Theoretical Population Biology*, 63(4):309–338, 2003. doi: 10.1016/S0040-5809(02)00058-8.
- [8] 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. doi: 10.1016/j.tpb.2004.12.003.
- [9] Antonio Carrillo Ledesma, Karla Ivonne González Rosas, and Omar Mendoza Bernal. Introducción al método de diferencias finitas y su implementación computacional. *Bernal, Facultad de Ciencias, UNAM*, 2015.
- [10] S. Mirrahimi, B. Perthame, E. Bouin, and P. Millien. Population formulation of adaptive meso-evolution: theory and numerics. *The Mathematics of Darwin's Legacy*, pages 159–174, 2011. doi: 10.1007/978-3-0348-0122-5_9.
- [11] L. R. Monteiro, E. B. C. Schettini, and J. H. Silvestrini. Semi-implicit finite difference method for free-surface flow numerical simulation, 2013.
- [12] Alí Osteicoechea. Definición de adaptación, 2024. URL <https://conceptodefinicion.de/adaptacion/>.