

**EMERGENCIA EVOLUTIVA DE GRUPOS COOPERATIVOS
GUIADOS POR EL ENTORNO**

ERIKA SUÁREZ VALENCIA

200743588

erika.suarez@correounivalle.com

Ángel Gracia Baños, Ph.D

angel.garcia@correounivalle.edu.co

Facultad de Ingeniería

Escuela de Ingeniería de Sistemas y Computación

Programa Académico de Ingeniería de Sistemas

Santiago de Cali, Noviembre 28 de 2013

Índice

RESUMEN	5
1. INTRODUCCIÓN	6
2. OBJETIVOS	6
2.1. Objetivo General	6
2.2. Objetivos Específicos	7
3. MARCO TEÓRICO	7
3.1. Computación Evolutiva	7
3.1.1. Algoritmos genéticos	7
3.2. Los genes como unidad de selección	7
3.3. <i>Kin Selection</i>	7
3.4. <i>Inclusive Fitness</i>	8
3.5. Selección de grupo o multinivel	8
3.6. <i>Positive Assortment</i> / <i>Negative Assortment</i>	8
3.6.1. <i>Assortative mixing</i>	9
3.7. Regresión lineal por mínimos cuadrados	9
3.8. Glosario	10
4. ESTADO DEL ARTE	10
4.1. A Theory of Group Selection	10
4.2. Individual Selection for Cooperative Group Formation	11
4.3. The Concurrent Evolution of Cooperation and the Population Structures that Support it	12
4.4. A Mechanism for the Evolution of Altruism among Nonkin: Positive Assortment through Environmental Feedback	13

5. TRABAJO REALIZADO	14
5.1. Modelo de los <i>trait-groups</i>	14
5.1.1. Detalles de implementación	14
5.1.2. Pruebas y Resultados	15
5.1.3. Conclusiones del modelo	23
5.2. Modelo de agentes	23
5.2.1. Detalles de implementación	24
5.2.2. Pruebas y Resultados	25
5.2.3. Conclusiones del modelo	27
6. CONCLUSIONES	28
7. TRABAJOS FUTUROS	28
8. REFERENCIAS	28

Índice de figuras

1.	Red que presenta <i>assortative mixing</i> [1].	9
2.	Puntos posibles de acuerdo al efecto de los rasgos en la aptitud del donante (f_d) y del receptor (f_r). El eje x representa la aptitud del donante, el eje y la aptitud del receptor.	11
3.	Pruebas con 100 generaciones, 0 % tasa de mutación y matando un desertor al encuentro de dos de ellos.	17
4.	Pruebas con 100 generaciones, 10 ejecuciones y matando un desertor al encuentro de dos de ellos.	18
5.	Pruebas con 10 ejecuciones, 0 % tasa de mutación y matando un desertor al encuentro de dos de ellos.	19
6.	Pruebas con 100 generaciones, 0 % tasa de mutación y matando los dos desertores al encuentro de dos de ellos.	20
7.	Pruebas con 100 generaciones, 10 ejecuciones y matando los dos desertores al encuentro de dos de ellos.	21
8.	Pruebas con 10 ejecuciones, 0 % tasa de mutación y matando los dos desertores al encuentro de dos de ellos.	22
9.	Ejecución del modelo con los parámetros mostrados en la Tabla 5. El eje x corresponde a las unidades de tiempo y el eje y corresponde a la medida del <i>assortment</i> según la Ecuación (2)	27

Índice de cuadros

1.	Matriz de pago para asignar la aptitud de los individuos. Donde b es el beneficio que reciben ambos individuos y c es el costo de cooperar.	13
2.	Matriz de pago para la evaluación de los individuos.	15
3.	Valores a los que corresponden algunos tamaños de círculos para un ejemplo de 20 ejecuciones, y específicamente la configuración 5 grupos - 2 individuos por grupo.	16
4.	Parámetros estándar del modelo original.	23
5.	Parámetros bajo los que se corrieron las pruebas	26

Resumen

El trabajo de Richard Dawkins plantea que la presión selectiva en un proceso evolutivo ocurre únicamente al nivel de los genes. En este trabajo se demuestra que bajo ciertas condiciones ajenas a los individuos mismos, la selección puede ocurrir en niveles superiores a éstos. El trabajo se realizó implementando un modelo de selección de grupo propuesto por David S. Wilson [2] y una simulación de agentes basada en el trabajo de Pepper y Smuts [3]. Los resultados del primer modelo muestran que el planteamiento de Wilson es correcto, sin embargo éste no es completamente robusto ya que es sensible a características aparentemente irrelevantes. Mientras que los resultados del segundo modelo muestran que para llevar el primer modelo a casos prácticos, hay una línea muy fina entre representar un ambiente que favorezca la cooperación y uno que obedezca el concepto tradicional de selección.

Palabras claves: evolución, selección individual, selección de grupo, altruismo, algoritmos genéticos

1. INTRODUCCIÓN

La evolución es el proceso resultante de los cambios heredados en una población durante muchas generaciones. A pesar de haberse encontrado en el campo de la biología es en sí misma un algoritmo, ya que de una forma más general un sistema evolutivo es: (1) una población de individuos que está sometida a (2) una presión selectiva y que (3) se reproduce generando variabilidad durante el proceso debido a las replicas imperfectas o a (4) la combinación de dos o más individuos.

La presión selectiva fue introducida por Darwin [4] como selección natural y se refiere a la conservación de características que favorecen a un individuo, tales como reproducirse a una tasa mayor que otros o sobrevivir en un medio determinado, y a la destrucción de las características que son perjudiciales.

Existen muchos puntos de vista acerca del funcionamiento de la evolución, donde el punto clave de discusión es el nivel al que actúa esta presión selectiva. Los puntos de vista se dividen principalmente en dos: la selección individual y la selección de grupo.

Por el lado de la selección individual, la mayor fuerza está dada por la propuesta de Richard Dawkins [5], en la que afirma que la selección ocurre solo al nivel de los genes, pues son los que especifican el fenotipo de los organismos, y que el comportamiento altruista solo es aparente ya que ocurre entre individuos relacionados, es decir, que tienen genes idénticos. Esta teoría es respaldada por las teorías de *Kin Selection* e *Inclusive Fitness*.

En cuanto a la selección de grupo, existen varias teorías que explican otros medios por los que el comportamiento altruista puede ser objeto de selección, algunas teorías estudian situaciones directamente relacionadas con el comportamiento entre los individuos y otras lo hacen por medio de las condiciones ambientales en el que se encuentra la población. En este trabajo se abordaran aquellas teorías a favor de las condiciones ambientales.

Es importante resaltar que en el momento que algunas de las teorías nacieron no se tenía la capacidad de cómputo con la que se cuenta ahora, por lo tanto no había forma de probar con una simulación de los modelos si éstos funcionaban o eran realmente útiles, éste es el caso del modelo de los *trait-groups* [2] que ha sido utilizado ampliamente como base, tanto teórica como práctica en otros trabajos.

El trabajo presentado en este documento tiene como finalidad encontrar las condiciones ambientales que favorecen la formación de grupos y la realización de un modelo que permita comprobarlo. El trabajo está compuesto de dos partes: primero se realiza una implementación del modelo de los *trait-groups* y se analiza su funcionamiento de acuerdo a la cantidad de generaciones que transcurren y la configuración cantidad de grupos - individuos por grupo. Posteriormente se realiza una simulación de agentes basado en el modelo de Pepper y Smuts [3], con modificaciones en la reproducción y muerte de los agentes.

2. OBJETIVOS

2.1. Objetivo General

Verificar o rechazar la hipótesis de Richard Dawkins en la que afirma que la presión selectiva no puede darse a nivel de grupo.

2.2. Objetivos Específicos

- Recopilar información sobre las características propias de un ambiente que favorezca la cooperación de individuos.
- Plantear un modelo que incluya estas características y permita el análisis de las mismas.
- Implementar un algoritmo evolutivo acorde al modelo realizado.
- Analizar resultados del comportamiento del algoritmo ante diferentes entradas y diferentes configuraciones de las características.

3. MARCO TEÓRICO

3.1. Computación Evolutiva

Rama de la inteligencia artificial que reúne las diferentes estrategias de resolución de problemas inspiradas en el proceso de evolución biológica, tales como los algoritmos genéticos, la programación genética y las estrategias genéticas, entre otras.

3.1.1. Algoritmos genéticos

Estos algoritmos fueron ideados por John Holland en los años 70's, son algoritmos de búsqueda y optimización que son usados frecuentemente en problemas combinatorios (continuos y discretos).

Estos algoritmos son los más similares a la selección natural. Consiste en codificar las posibles soluciones al problema en un cromosoma, de tal forma que el algoritmo pueda crear una población de soluciones y aplicar sobre ella el proceso evolutivo [6]. Este proceso evolutivo consiste en seleccionar con mayor probabilidad los cromosomas con mayor aptitud para llevarlos al *mating pool*, donde se les aplican operadores genéticos como el cruce y la mutación, para finalmente reintegrarlos a la población. El proceso se repite hasta que se cumpla un criterio de parada, que suele ser la cantidad de generaciones que transcurren [7].

3.2. Los genes como unidad de selección

Entre los pioneros de la teoría de la evolución con los genes como unidad sometida a la selección natural está el biólogo George Williams, esta teoría fue popularizada más adelante por Richard Dawkins. La razón principal de Williams es que los fenotipos son el resultado de la interacción del genotipo con el ambiente, por lo tanto sus manifestaciones son extremadamente temporales, y en consecuencia no pueden producir por sí mismas un cambio acumulativo [8]. Además el gen es la entidad informacional capaz de persistir un lapso de tiempo evolutivamente significativo.

3.3. *Kin Selection*

Se refiere a la selección de los rasgos cuyos efectos favorecen también la supervivencia de los individuos relacionados, incluyendo tanto a la descendencia del individuo (en relación a la aptitud directa -*direct fitness*-) como a los que no son descendencia del mismo (en relación a la aptitud indirecta -*indirect fitness*-) [9, 10].

3.4. *Inclusive Fitness*

Es un concepto mayor al de *Kin Selection*, pero muy a menudo se usan como sinónimos. Representa los efectos acumulativos de los genes que ocasionan comportamientos específicos relacionados no solo con la aptitud del individuo mismo, medida a través de la cantidad de copias de sí mismo que produce, sino también con sus relativos, es decir aquellos que comparten uno o más genes y por lo tanto un ancestro [11, 12].

Hamilton propuso la “Aptitud Inclusiva” como un mecanismo para la evolución del altruismo y describió cuando un gen que ocasiona un comportamiento altruista se difundiría en la población o no de acuerdo a la siguiente regla [13, 9]:

$$br > c$$

Donde b es el beneficio del individuo receptor, c el costo del individuo actor y r la relación que hay entre ellos.

3.5. Selección de grupo o multinivel

Existen algunas teorías alternativas a la de *Kin Selection* para explicar la evolución del altruismo, éstas se dividen principalmente en dos grupos: Las que requieren habilidades cognitivas específicas por parte de los individuos y las que están dadas por el ambiente.

En el primer grupo se encuentra la reciprocidad, que a su vez se divide en dos tipos: directa e indirecta. La reciprocidad directa es cuando dos individuos reciben un beneficio por ayudarse entre sí, requiere que tengan más de un encuentro entre ellos y que lleven un registro de las acciones que los otros individuos han realizado, para así mismo reaccionar. La forma más común en la que se estudia este tipo de comportamientos es con juegos de un solo intento pero con varias repeticiones, por ejemplo con el dilema del prisionero.

La reciprocidad indirecta no requiere que cada individuo lleve registro de lo que hacen los demás, pero sí de una reputación pública que cada uno construye, por ejemplo los rumores en la cultura humana. Los mecanismos del tipo de la reciprocidad requieren mayor información por parte de los individuos y por lo tanto no logran explicar la cooperación en interacciones anónimas [14].

La otra alternativa para explicar la evolución de los comportamientos altruistas son las poblaciones espacialmente estructuradas expuestas principalmente en la teoría propuesta por D.S Wilson de los trait-groups [2]. Según esta teoría no se requiere trabajo extra por parte de los individuos para recibir los beneficios de cooperar.

3.6. *Positive Assortment / Negative Assortment*

En cuanto a la distribución de una población de individuos en grupos, cuando los individuos del mismo tipo son organizados de forma no aleatoria en los mismos grupos, se dice que la “clasificación es positiva” (*Positive Assortment*), pues los individuos son en promedio más parecidos a los miembros de su grupo que a la población en general [3].

Cuando los individuos del mismo tipo son organizados en diferentes grupos, de forma no aleatoria, se dice que la “clasificación es negativa” (*Negative Assortment*), pues los individuos son en promedio más parecidos a la población en general que a los miembros de su grupo.

3.6.1. Assortative mixing

Es un concepto equivalente al de *positive assortment*. Se dice que una red presenta *assortative mixing* cuando los nodos que tienen más conexiones tienden a estar conectados con nodos que también tienen muchas conexiones [15].

De forma contraria y equivalente a *negative assortment*, se dice que una red es *disassortative* cuando los nodos que tienen más conexiones tienden a estar conectados con nodos que tienen pocas conexiones.

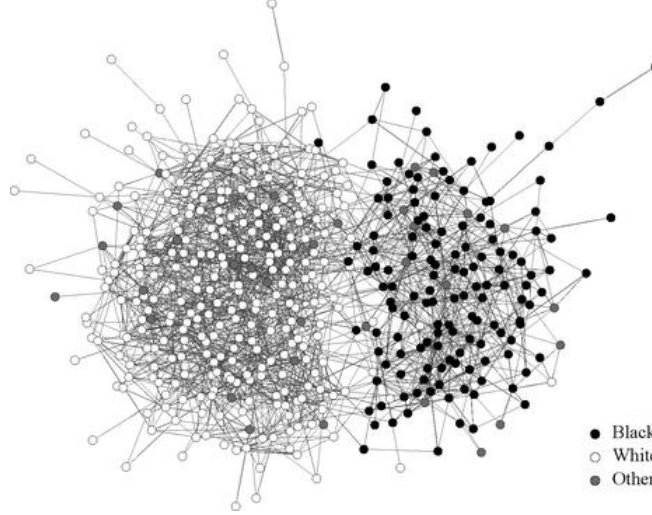


Figura 1: Red que presenta *assortative mixing* [1].

3.7. Regresión lineal por mínimos cuadrados

Los mínimos cuadrados es un método matemático usado para estimar los parámetros de la función que mejor modele un conjunto de puntos. Su objetivo es minimizar el error cuadrático entre los puntos reales y los resultantes por la función que se desea ajustar [16].

En el caso del modelo de regresión lineal simple, se busca ajustar una recta a los puntos, es decir la función $y = a + bx$, donde los parámetros que se estiman son a y b , los cuales corresponden a [17]:

$$b = \frac{n \sum xy - \sum x \sum y}{n \sum (x^2) - (\sum x)^2} \quad (1)$$

$$a = \frac{\sum y - b \sum x}{n}$$

Donde n es la cantidad total de puntos.

3.8. Glosario

- Emergencia: Propiedades o procesos de un sistema que surgen a partir de la interacción de sus partes y que no está definido por ninguna regla o control centralizado.
- Gen: En biología es un segmento de ADN que codifica una molécula mayor, como una proteína por ejemplo. En los algoritmos genéticos es el equivalente: es cada una de las partes que componen la solución que codifica el cromosoma.
- Genotipo: Es la codificación misma del cromosoma.
- Fenotipo: Corresponde a la solución del problema codificada en el cromosoma.
- Aptitud (fitness): En biología se refiere a la habilidad de un individuo para sobrevivir y reproducirse. En computación es la medida resultante de evaluar la solución que codifica un cromosoma, la cuál sirve para clasificar que tan buena es.
- Aptitud absoluta: La medida de la aptitud de un individuo con respecto a los demás integrantes del mismo grupo.
- Aptitud relativa: El valor en sí mismo de la aptitud de un individuo.
- *Mating pool*: Subconjunto de la población total, seleccionados para generar los nuevos individuos a partir de ellos.
- Traicionero / Desertor: En el dilema del prisionero corresponde a la decisión de confesar el crimen, es decir, traicionar al cómplice para que sea éste quien sea condenado.
- Snowdrift game: Juego similar al dilema del prisionero, pero con valores de pago diferentes.
- Coeficiente de regresión: Corresponde a la pendiente de la recta resultante de la regresión lineal, es decir de la función que mejor se ajusta a un conjunto de puntos.
- Curva logística: Función que modela el crecimiento de una población que depende de la existencia de un recurso, el cual a su vez crece exclusivamente en función del tiempo. El resultado es una función sigmoidea donde se muestra que la población crece exponencialmente al principio, posteriormente se forma un cuello de botella a causa de la falta del recurso y finalmente éste se agota estancando el crecimiento.

4. ESTADO DEL ARTE

En la literatura existen trabajos que abordan la selección de grupo bajo diferentes enfoques. La mayoría de ellos hacen uso de este tipo de selección para simular comportamientos de sistemas, como los económicos. Por otra parte hay trabajos que por diferentes medios tratan de explicar la evolución de la cooperación y, de forma directa o indirecta, de los grupos.

4.1. A Theory of Group Selection

El autor presenta un modelo teórico que se basa en los diferentes tipos de etapas por las que pasan los organismos en su ciclo de vida. El modelo se compone de dos estados claramente distinguidos, el primero consiste en que los individuos son separados en grupos donde se lleva a cabo el proceso de depredación. Y en el segundo estado los individuos salen de los grupos, son mezclados, se reproducen

y posteriormente redistribuidos en la misma cantidad de grupos, éste último estado corresponde a la etapa de dispersión que es la unidad de población mayormente concebida. El autor destaca que la mayoría de las interacciones ecológicas, como alimentación y depredación, entre otras, ocurren en la primera etapa, por lo tanto llama al modelo: *trait-groups* (grupos de rasgos) [2].

En el modelo todos los individuos son iguales, solo difieren en un único rasgo, que los distingue entre altruistas y egoístas. Por esto se definen dos tipos de individuos, el donante que es quien manifiesta un rasgo (sin importar el tipo del rasgo), y el receptor que son todos aquellos que son afectados por la manifestación de dicho rasgo. La Figura 2 muestra los estados de los efectos resultantes de la manifestación de un rasgo. La línea continua representa el concepto tradicional de selección individual ($f_d > f_r$) y los puntos a la derecha de la misma serán los seleccionados, la línea punteada representa el concepto tradicional de selección de grupo ($f_d > -(N - 1)f_r$, donde N es la cantidad de individuos en el grupo) y los puntos por encima de ésta son seleccionados en éste caso.

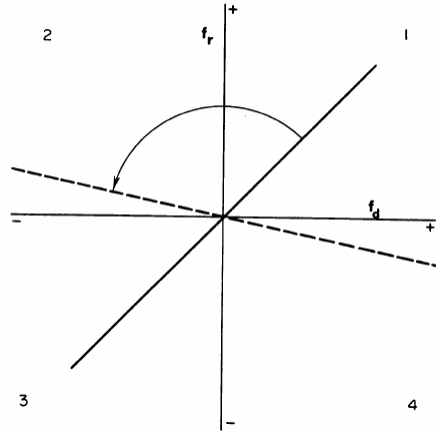


Figura 2: Puntos posibles de acuerdo al efecto de los rasgos en la aptitud del donante (f_d) y del receptor (f_r). El eje x representa la aptitud del donante, el eje y la aptitud del receptor.

Rotar la línea continua en sentido contrario a las manecillas del reloj hasta coincidir con la línea punteada es equivalente a forzar al sistema a la selección de grupo. La propuesta del autor es que si se determina la composición de los grupos, en términos de proporción de individuos de cada rasgo, de forma aleatoria cualquier rasgo que incremente la aptitud absoluta del donante será seleccionado, independientemente de su aptitud relativa, es decir que $f_d > 0$.

El éxito de este modelo depende de (1) la validez del concepto de *trait-group* y (2) la variación en la composición de los grupos. En la práctica la heterogeneidad espacial es considerada una forma de grupos de rasgos ya que al partir la población espacialmente, pero permitiendo migración de individuos, es un mecanismo equivalente al modelo propuesto. Mientras que los ambientes insulares pequeños constituyen un solo grupo de rasgo y clasifican en la selección individual.

Cabe resaltar que el modelo propuesto no tiene en cuenta la mutación de los rasgos y la reproducción genera una copia exactamente igual a cada individuo por toda la población, de manera que la presión selectiva se ve manifestada en el momento de la depredación.

4.2. Individual Selection for Cooperative Group Formation

Este trabajo tiene como base teórica el modelo de los *trait-groups* propuesto por D.S. Wilson [2]. El objetivo principal consiste en alcanzar evolutivamente las características que según se han estudiado

favorecen la cooperación entre individuos, pero que normalmente han sido impuestas en otros modelos, tales como las poblaciones espacialmente estructuradas [18].

Los autores presentan un trabajo realizado con algoritmos genéticos, donde el genotipo de los individuos expresa dos parámetros, si éste es cooperador o egoísta y si “pertenece” a un grupo pequeño o grande. Se modela el crecimiento de cada tipo de individuo dentro de los grupos por medio de una ecuación simplificada de otros modelos de crecimiento de colonias de bacterias. Y al igual que en el modelo de los *trait-groups* no se tiene en cuenta la mutación de los individuos.

Con los demás parámetros constantes se realizaron trabajos previos para determinar los valores para los grupos grandes y pequeños y cuantas generaciones debían pasar los individuos dentro de los grupos antes de ser mezclados, de forma que los individuos altruistas sobrevivieran. Los valores tomados fueron: 4 individuos para los grupos pequeños, 40 para los grupos grandes y 4 generaciones dentro de los grupos.

Los resultados muestran que la formación de grupos pequeños compuestos por individuos cooperadores es favorecido después de un número determinado de generaciones. Los grupos grandes de individuos egoístas son favorecidos en un principio bajo el hecho de que hay suficientes cooperadores a los que explotar, por esta razón alcanza su máximo en pocas generaciones y luego decae. Como trabajo futuro se propone la exploración de estrategias incluyendo la mutación.

A pesar de basarse teóricamente en el modelo de los *trait-groups*, este trabajo tiene los estados invertidos. En el modelo de los *trait-groups* en la etapa de dispersión los individuos se reproducen, en este trabajo los individuos se reproducen dentro de los grupos. Y en el modelo original dentro de los grupos ocurre la depredación, en este modelo la depredación está implícita en (1) una constante de muerte para individuos de cada tipo y en (2) al reubicar los individuos en grupos son descartados aquellos que quedaron de últimos y no son suficientes para formar un nuevo grupo.

4.3. The Concurrent Evolution of Cooperation and the Population Structures that Support it

Los autores de este trabajo son los mismos que los del trabajo anterior (*Individual Selection for Cooperative Group Formation* [18]), y su objetivo es un poco diferente. Además de argumentar que las estructuras poblacionales que favorecen la selección del altruismo no deben ser impuestas, también plantean que dichas estructuras son invariables en otros modelos, por lo que no proveen una explicación a cómo surgieron.

Su finalidad es encontrar los requisitos para el funcionamiento de este tipo de estructuras y por qué se formaron. Como punto de partida sugieren que el tamaño del grupo inicial coevoluciona con la producción de bienes públicos, específicamente, que la selección de la cooperación es inversamente proporcional al tamaño inicial del grupo.

El modelo que proponen se basa en el modelo expuesto por Maynard Smith que consiste en dos etapas: dispersión y agregación. En la etapa de dispersión los individuos se mezclan para formar nuevos grupos, mientras que en la etapa de agregación transcurren cierto número de generaciones.

Cada individuo del modelo codifica (1) las preferencias del tamaño inicial del grupo y (2) el comportamiento social, es decir si es egoísta y no contribuye a los bienes públicos, o cooperador y sí contribuye. La aptitud de los cromosomas está dada por medio de ingresos para el grupo al que pertenecen, modelado con una función basada en el dilema del prisionero y *snowdrift game*, la matriz de pago se

muestra en la Tabla 1. La mutación sólo afecta uno de los dos genes del cromosoma, en caso de ser la preferencia del tamaño, se aumenta o disminuye en 1 con probabilidad del 50 %, y en caso de ser el comportamiento cambia al otro valor posible.

Inicialmente organizan la población con preferencias por los grupos grandes, representando poca variación entre los grupos. Posteriormente examinan situaciones en las que la mutación introduce preferencias por grupos pequeños, lo cual aumenta la variación entre grupos y facilita la selección de la cooperación.

	Cooperar	Traicionar
Pago por cooperar	$b - c/2$	$b - c$
Pago por traicionar	b	0

Tabla 1: Matriz de pago para asignar la aptitud de los individuos. Donde b es el beneficio que reciben ambos individuos y c es el costo de cooperar.

Los resultados muestran que las preferencias por grupos pequeños se ven enlazadas evolutivamente al comportamiento altruista, ya que la cooperación aumenta la aptitud media del grupo, es decir que los individuos con esta configuración tienen mayor aptitud media que los demás individuos en la población.

4.4. A Mechanism for the Evolution of Altruism among Nonkin: Positive Assortment through Environmental Feedback

En este trabajo se busca demostrar que los individuos con características diferentes son separados en grupos diferentes, con sus similares, gracias a que cambian el ambiente en el que se encuentran. Esto como alternativa a la teoría tradicional de la similitud genética. El objetivo principal es mostrar que los individuos altruistas tienden a permanecer agrupados espacialmente debido a que su efecto en el ambiente es menos dañino que el que causa un individuo egoísta. Exponen una característica muy importante y simple de un sistema que permite la evolución del altruismo: las acciones de los individuos disminuyen la calidad del ambiente en el que se encuentran [3].

El trabajo consiste en una simulación, en un espacio de dos dimensiones cuadrado, con dos tipos de agentes: plantas y animales. Donde las plantas están distribuidas uniformemente en forma de parches cuadrados y su única característica es la energía que tienen la cual crece de acuerdo a una curva logística. Para el otro tipo de agentes existen dos tipos de animales: moderado (altruista) y abusivo (egoísta), solo difieren en la cantidad de energía que consumen de una planta, los moderados consumen el 50 % y los abusivos el 99 %. Ambos tipos de animales tienen el mismo comportamiento de desplazamiento y costo metabólico por unidad de tiempo, y ninguno de ellos guarda una reserva de la energía consumida.

Se realizaron 10 ejecuciones del modelo, cada una con 10000 unidades de tiempo y se midió la agrupación de los individuos (*assortment*) en los parches de plantas, haciendo similitud a los trait-groups, a través de un coeficiente de regresión. La conclusión más importante es que el daño causado por los individuos al ambiente genera *positive assortment*, pues los individuos cooperadores tienden a agruparse.

Sin embargo, hay algunas características que son completamente necesarias para la veracidad de los resultados y están ausentes: Los individuos no se reproducen, mutan o mueren. Bajo estas condiciones es fácil deducir el resultado de las simulaciones, pues los animales moderados permanecerán más tiempo

en una planta. Finalmente, debido a todo esto no se puede afirmar que el rasgo cooperativo se difunda en la población y menos definiendo *assortment* como la desviación de la similitud genética, además los resultados son dependientes de la cantidad de individuos por cada tipo.

5. TRABAJO REALIZADO

El trabajo realizado se compone de dos partes. La primera es la implementación del modelo de *trait-groups* de D. S. Wilson [2], con la finalidad de comprobar su veracidad. La segunda parte consiste en una modificación del modelo de agentes de Pepper y Sumts [3], donde los parámetros modificados se hicieron con base al trabajo de Epstein et al. [19], los cuales reflejan un ambiente más realista.

5.1. Modelo de los *trait-groups*

Los trabajos encontrados en la literatura basados en el modelo de los *trait-groups* [2] dan por sentado su funcionamiento, a pesar de que el autor no expone ciertos detalles, como la forma de representar la depredación, ni hay evidencia de haber utilizado el modelo para algún trabajo práctico. Puede ser importante tener en cuenta detalles como éstos cuando se realizan modelos para predecir comportamientos de poblaciones y similares.

Algunos trabajos solo tomaron la idea de una estructura de población y sus manifestaciones, tal como la división espacial [3]. Otros tomaron el modelo total, pero realizaron modificaciones al mismo para buscar la emergencia de algunas características o validar otros modelos [18]. De manera que existe la posibilidad de que las modificaciones realizadas sean las que favorezcan la cooperación.

Al no encontrar una implementación del modelo original y para verificar su funcionamiento, el primer trabajo que se realizó es implementar el modelo de los *trait-groups* de la manera más exacta posible al modelo expuesto por D. S. Wilson [2].

El modelo original de los *trait-groups* está conformado por los siguientes pasos:

1. La población inicia dividida en grupos.
2. Ocurre depredación dentro de los grupos.
3. Todos los individuos salen de los grupos y se reproducen con una copia exacta de ellos mismos.
4. Los individuos vuelven a dividirse en grupos.
5. Se repite desde el paso 2.

5.1.1. Detalles de implementación

El modelo implementado cumple con los mismos pasos, pero permite agregar un paso entre el 3 y el 4: mutar la población. Éste paso es opcional y se ingresa al modelo como un parámetro de entrada, indicando la tasa de mutación que se desea.

Las características del modelo implementado son las siguientes:

- Los cromosomas tienen sólo un gen, un número aleatorio entre 0 y 1 que determina si el individuo es altruista ($< 0,5$) o egoísta ($\geq 0,5$).
- La aptitud de los cromosomas es determinada en un encuentro de depredación, por medio de la matriz de pago mostrada en la Tabla 2.
- En caso de que la tasa de mutación sea mayor a 0, ésta se realiza sumando un número aleatorio entre -0.1 y 0.1 al gen del cromosoma.

	Coopera	Traiciona
Coopera	3,3	0,5
Traiciona	5,0	1,1

Tabla 2: Matriz de pago para la evaluación de los individuos.

En la etapa de depredación, dentro de cada grupo, se enfrentan dos individuos seleccionados aleatoriamente y se prosigue de acuerdo a la situación:

- Si los dos individuos cooperan, ambos sobreviven.
- Si uno coopera y uno traiciona, muere el que coopera.
- Si ambos traicionan puede (1) morir uno de los dos aleatoriamente o (2) morir los dos individuos. Esta condición se ajusta por medio de un parámetro del modelo.

La cantidad de encuentros de depredación que ocurren en cada paso es ajustable como una entrada al modelo. Por defecto este valor corresponde a la mitad de los individuos que hay dentro de un grupo, es decir, por ejemplo, si hay 10 individuos dentro de cada grupo, ocurren 5 encuentros.

Los demás parámetros del modelo son: la cantidad de grupos, la cantidad de individuos dentro de cada grupo y la cantidad de generaciones a ejecutar (una generación corresponde a la ejecución de los pasos 2 a 4 en el caso del modelo original). Esto con el fin de analizar que configuraciones cantidad de grupos - individuos por grupo favorecen la propagación de los individuos cooperadores y si es un evento temporal o estable.

5.1.2. Pruebas y Resultados

Se realizaron diferentes pruebas, con las siguientes configuraciones:

Cantidad de generaciones: 100, 1000 y 10000

Tasa de mutación: 0 %, 1 % y 10 %

Al encuentro de dos desertores: muere uno, mueren los dos

En todas las pruebas se varió la cantidad de grupos y la cantidad de individuos por grupos entre 2 y 10. Y se realizaron 10, 100 y 1000 ejecuciones del algoritmo, para contar cuantas veces cada configuración cantidad de grupos - individuos por grupo es exitosa, es decir, que la cantidad de individuos cooperadores en la población aumenta tras finalizar la ejecución del modelo.

A continuación se muestran los resultados de algunas pruebas realizadas. Para todas las gráficas el eje x es la cantidad de grupos, el eje y es la cantidad de individuos dentro de cada grupo y el tamaño del círculo indica el porcentaje de ejecuciones en las que cada configuración fue exitosa. Para facilitar la interpretación de los resultados la Tabla 3 muestra algunos posibles valores.


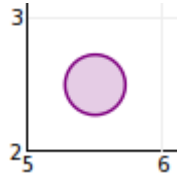
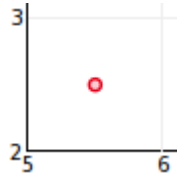
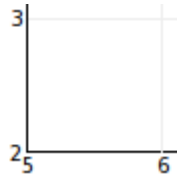
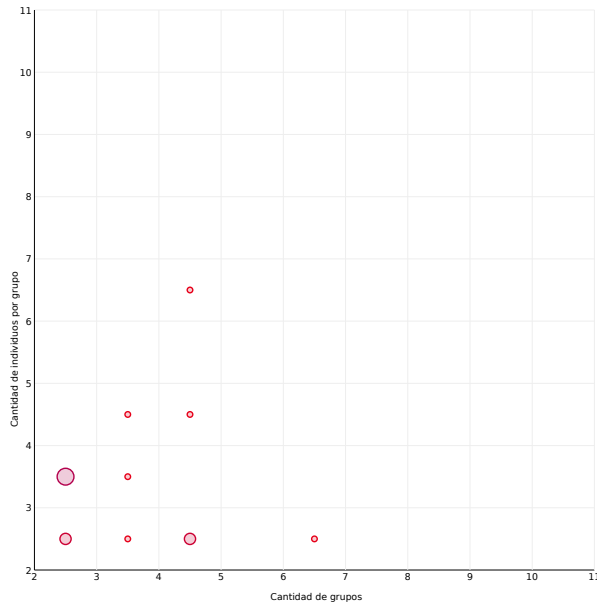
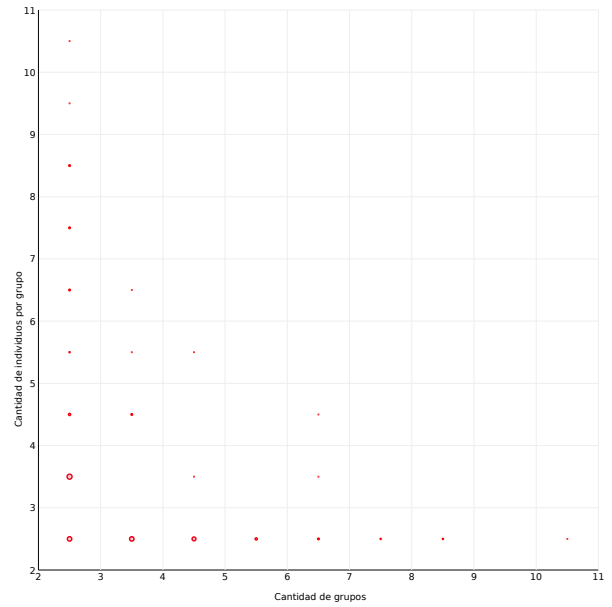
Círculo	Valor	Interpretación
	1	100 % - Las 20 ejecuciones fueron casos exitosos
	0.5	50 % - 10 de las 20 ejecuciones fueron casos exitosos
	0.1	10 % - 2 de las 20 ejecuciones fueron casos exitosos
	0 (Ausente)	0 % - No hubieron casos exitosos

Tabla 3: Valores a los que corresponden algunos tamaños de círculos para un ejemplo de 20 ejecuciones, y específicamente la configuración 5 grupos - 2 individuos por grupo.

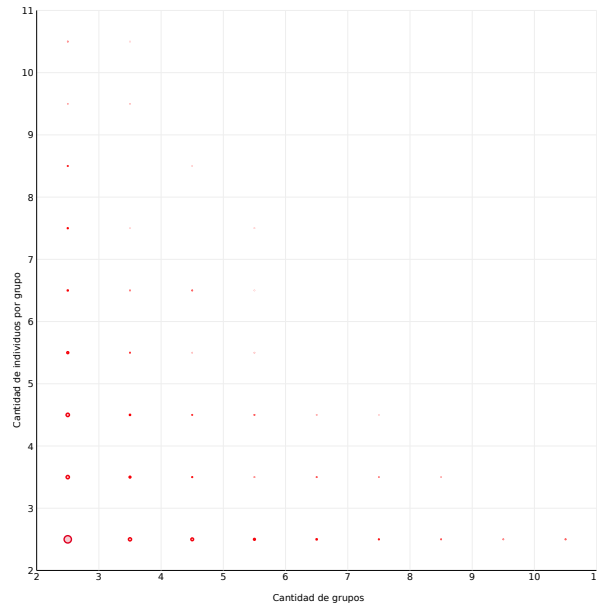
De la Figura 3 a la Figura 5 se muestran pruebas realizadas matando un desertor al encuentro de dos de ellos. Mientras que de la Figura 6 a la Figura 8 se realizaron matando dos desertores al encuentro de dos de ellos.



(a) 10 ejecuciones.



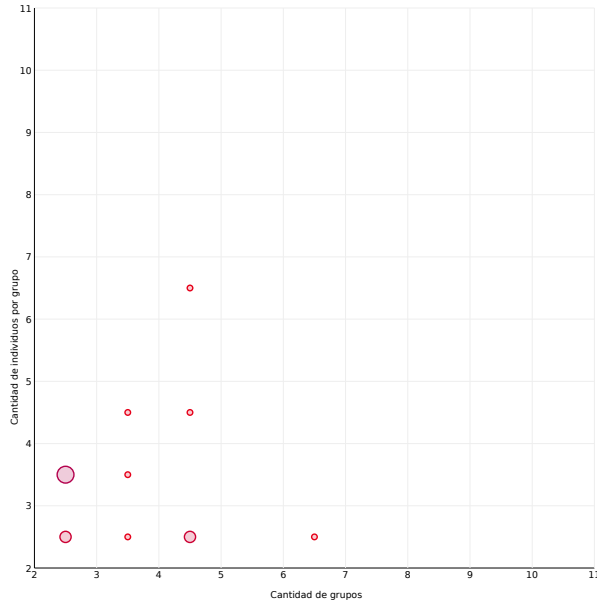
(b) 100 ejecuciones.



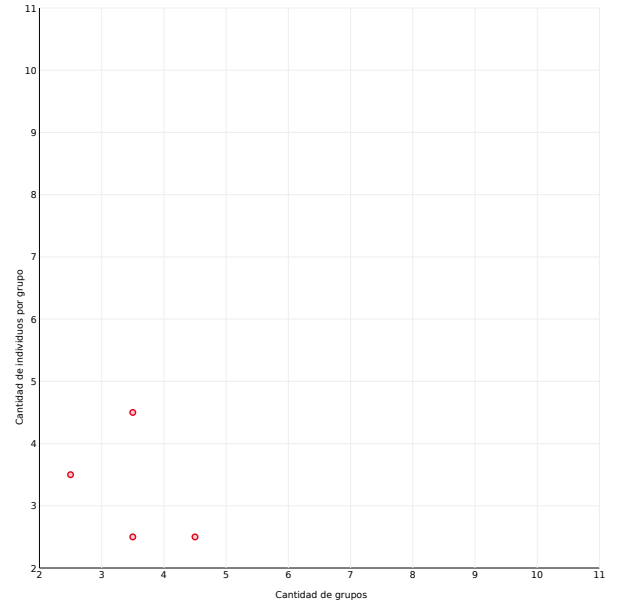
(c) 1000 ejecuciones.

Figura 3: Pruebas con 100 generaciones, 0% tasa de mutación y matando un desertor al encuentro de dos de ellos.

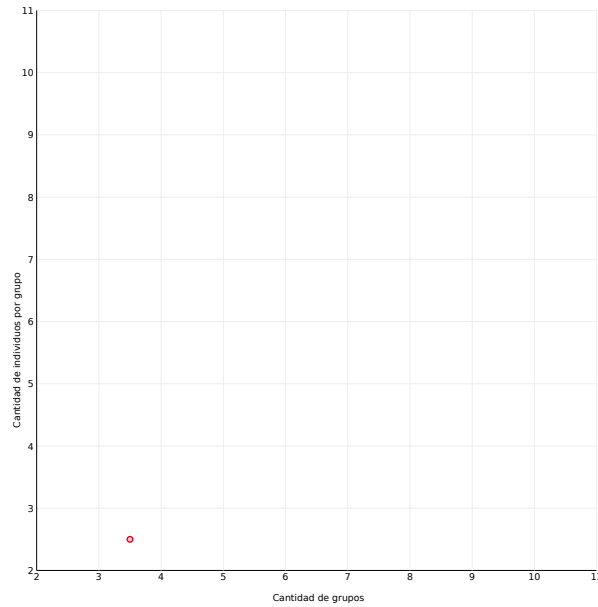
La Figura 3 corresponde a pruebas con 100 generaciones y 0% tasa de mutación, con 10, 100 y 1000 ejecuciones. En ellas se puede evidenciar que la cantidad de ejecuciones no es un parámetro que afecte los resultados, pues en todos los casos las configuraciones con más éxito se dan en pocos grupos con pocos individuos por grupo. También se puede observar que entre más ejecuciones se realicen aparecen casos exitosos al aumentar uno de los dos ejes.



(a) 0% tasa de mutación.



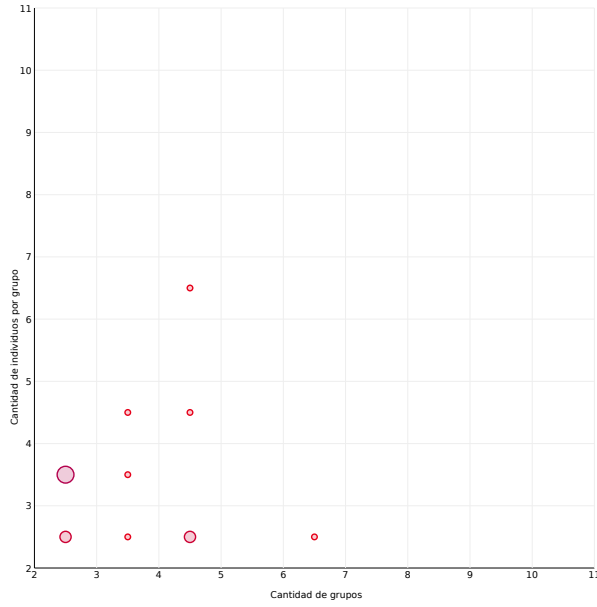
(b) 1% tasa de mutación.



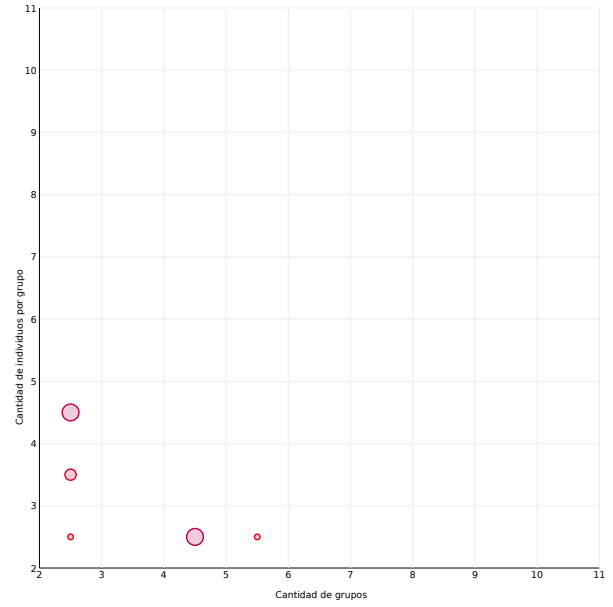
(c) 10% tasa de mutación.

Figura 4: Pruebas con 100 generaciones, 10 ejecuciones y matando un desertor al encuentro de dos de ellos.

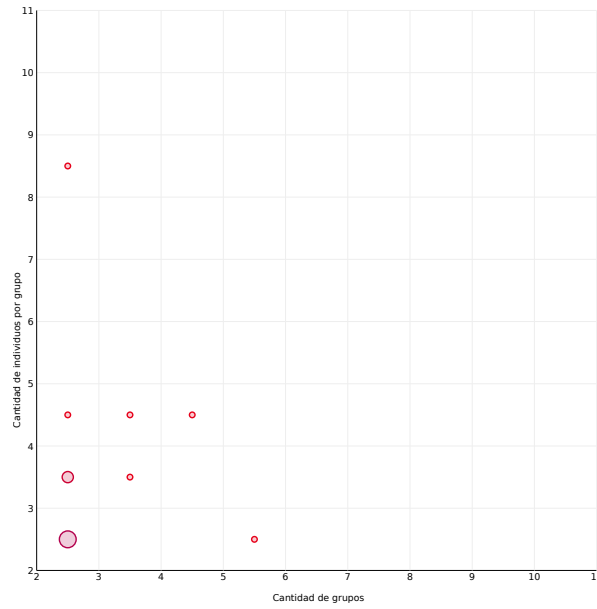
La Figura 4 corresponde a pruebas con 100 generaciones y 10 ejecuciones, con 0%, 1% y 10% tasa de mutación. A pesar de que la mutación afecta de manera negativa la cantidad de casos exitosos, se mantiene el mismo patrón que en la Figura 3, donde ocurren más casos exitosos cuando la cantidad de grupos y los individuos por grupo son pequeños. Esto se debe a que los individuos cooperadores sólo sobreviven si se encuentran dos de ellos, de manera que la mutación es destructiva en más ocasiones.



(a) 100 generaciones.



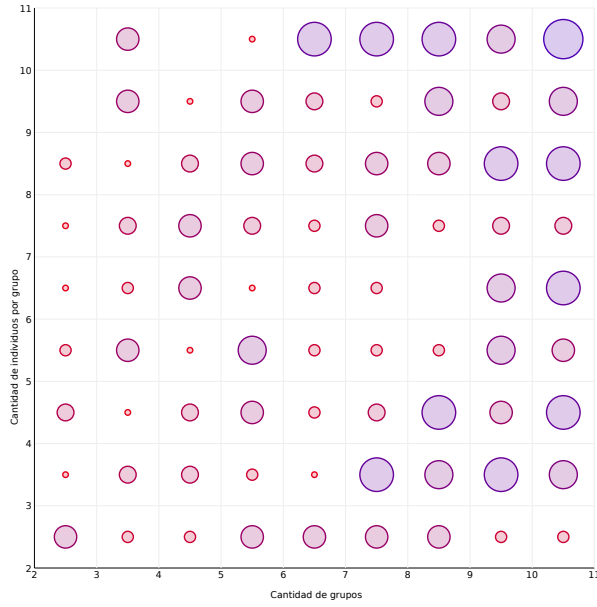
(b) 1000 generaciones.



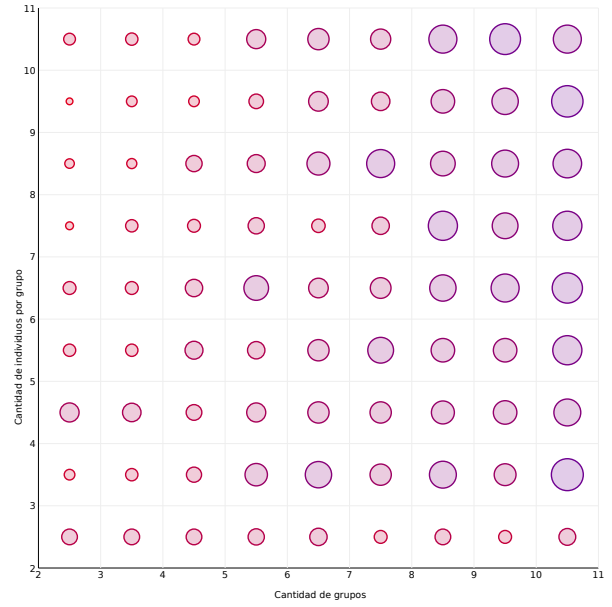
(c) 10000 generaciones.

Figura 5: Pruebas con 10 ejecuciones, 0% tasa de mutación y matando un desertor al encuentro de dos de ellos.

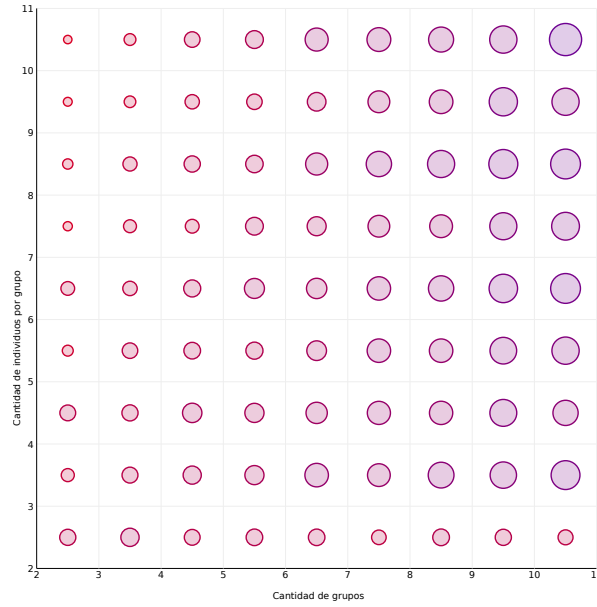
La Figura 5 corresponde a pruebas con 10 ejecuciones y 0% tasa de mutación, con 100, 1000 y 10000 generaciones. En este caso se observa que los casos de éxito no ocurren por casualidad, pues aunque la variación en la cantidad de generaciones es significativa, los resultados son muy similares. Además, se conserva el patrón de mayor cantidad de casos exitosos cuando la cantidad de grupos y los individuos por grupo son pequeños, al igual que en las Figuras 3 y 4.



(a) 10 ejecuciones.



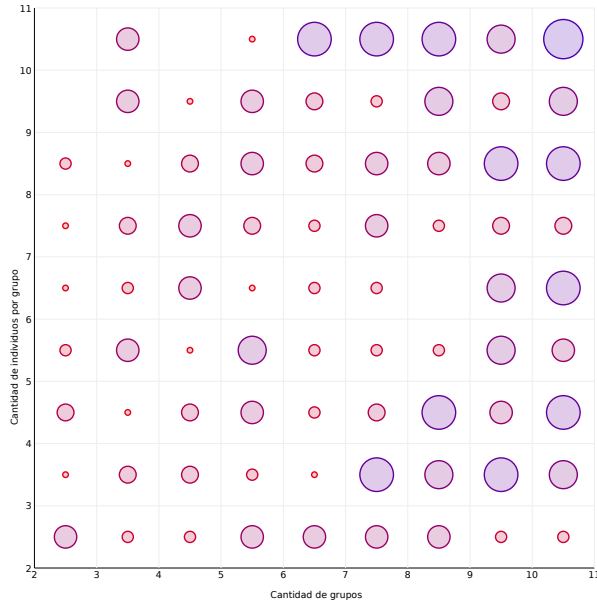
(b) 100 ejecuciones.



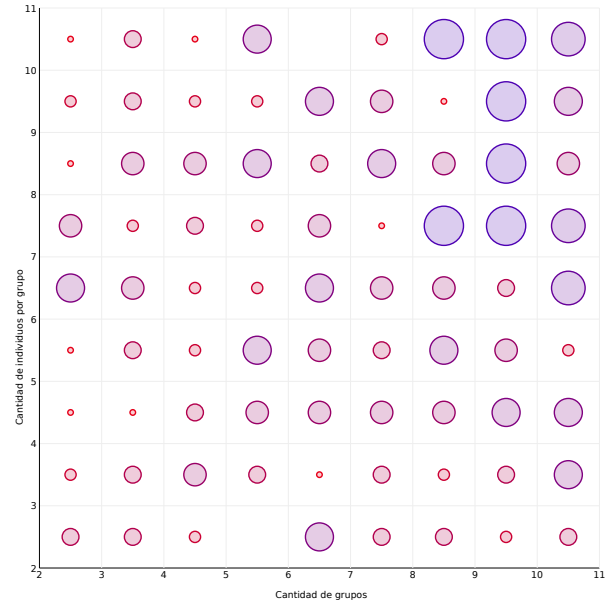
(c) 1000 ejecuciones.

Figura 6: Pruebas con 100 generaciones, 0 % tasa de mutación y matando los dos desertores al encuentro de dos de ellos.

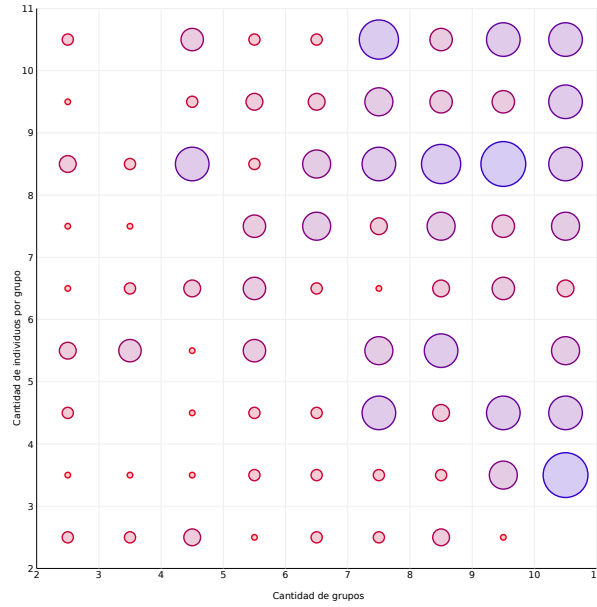
La Figura 6 corresponde a pruebas con 100 generaciones y 0 % tasa de mutación, con 10, 100 y 1000 ejecuciones. En ellas se puede observar que entre mayor sea la cantidad de grupos y de individuos por grupo, más casos de éxito hay. Al igual, éstos casos también aumentan cuando aumenta la cantidad de ejecuciones. Lo cual indica que el parámetro más influyente del modelo es cuántos y cómo son afectados los individuos por desertar.



(a) 0 % tasa de mutación.



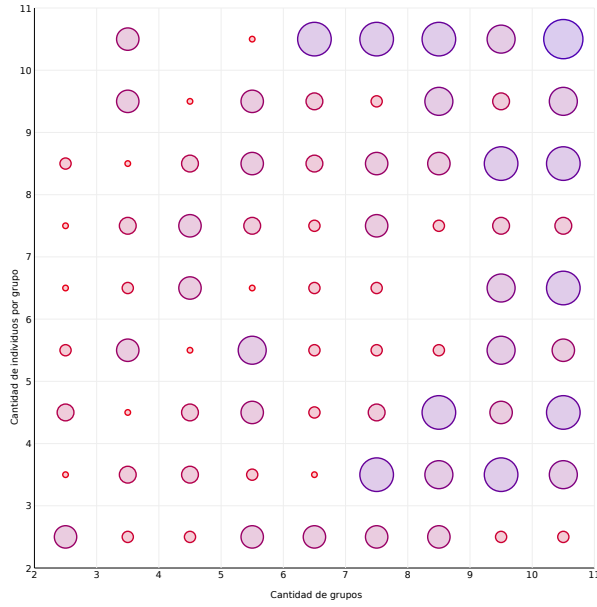
(b) 1 % tasa de mutación.



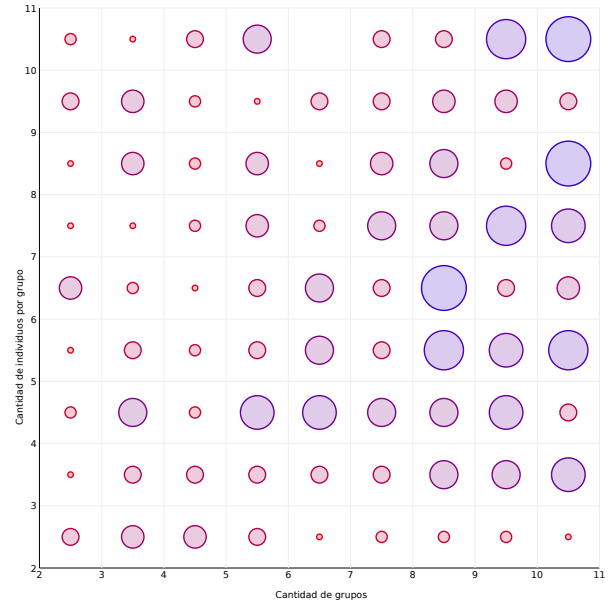
(c) 10 % tasa de mutación.

Figura 7: Pruebas con 100 generaciones, 10 ejecuciones y matando los dos desertores al encuentro de dos de ellos.

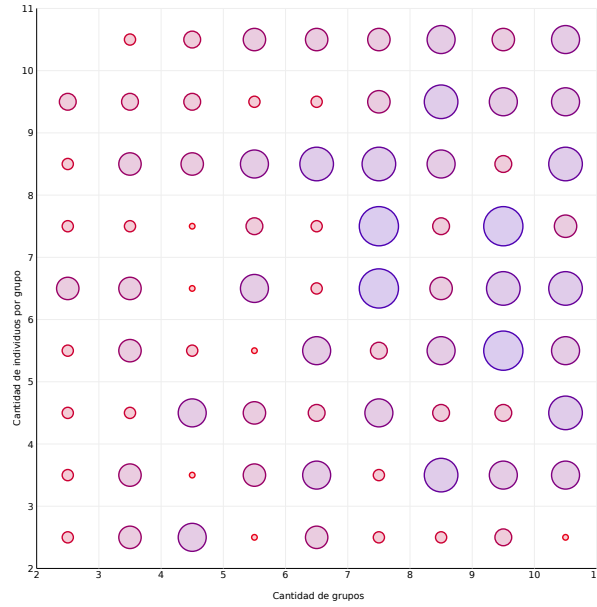
La Figura 7 corresponde a pruebas con 100 generaciones y 10 ejecuciones, con 0%, 1% y 10% tasa de mutación. Estos resultados concuerdan con los de la Figura 6, con respecto al aumento de casos exitosos cuando aumenta la cantidad de grupos y de individuos por grupo. Pero se observa el mismo efecto negativo de la mutación que en la Figura 4, ya que las condiciones para que los cooperadores sobrevivan son las mismas.



(a) 100 generaciones.



(b) 1000 generaciones.



(c) 10000 generaciones.

Figura 8: Pruebas con 10 ejecuciones, 0 % tasa de mutación y matando los dos desertores al encuentro de dos de ellos.

La Figura 8 corresponde a pruebas con 10 ejecuciones y 0 % tasa de mutación, con 100, 1000 y 10000 generaciones. Estos casos corroboran, al igual que la Figura 5, que los casos exitosos no ocurren por casualidad, dado que los resultados son muy similares entre sí. Igualmente, afirman que el parámetro de la muerte de los desertores, es el más relevante del modelo.

5.1.3. Conclusiones del modelo

- El modelo no es completamente robusto, dado que al modificar detalles pequeños los resultados cambian bruscamente. Esto se ve reflejado cuando cambia la cantidad de desertores que mueren en un encuentro.
- Bajo la condición de matar solo un desertor al encuentro de dos de ellos:
 - El modelo se comporta de acuerdo a lo descrito por D. S. Wilson, ya que al variar los otros parámetros, los resultados tienen el mismo patrón, mostrando en ellos que los casos exitosos ocurren más cuando la población es pequeña y principalmente hacia los grupos pequeños.
 - Los resultados son coherentes con las afirmaciones hechas en otros trabajos en la literatura, donde los grupos pequeños son los que permiten el crecimiento de los individuos altruistas.
- Al variar la mutación los resultados se ven ligeramente afectados con respecto a la cantidad de casos exitosos. Lo cual ocurre porque la mutación es más destructiva para la cooperación, dado que, para que se dé, se requieren dos individuos cooperadores. Si la mutación destruye a uno de ellos (o a ambos) ya no hay cooperación. Pero a pesar de esto, el patrón de los resultados se conserva.

5.2. Modelo de agentes

En el modelo presentado por Pepper y Smuts [3], se trata de demostrar que los individuos altruistas se difunden en la población. Los parámetros del modelo están expuestos en la Tabla 4 con los valores que se tomaron para realizar las ejecuciones del modelo original.

Parameter	Value
Time steps per run	10000
Plants:	
Patch width (cells)	4
Gap width (cells)	10
Minimum number of plants	1000
Logistic growth rate R	0.2
Maximum size (energy)	10
Foragers:	
Total population size	80
Frequency of restrained foragers (%)	50
Metabolic rate (energy units per time step)	2
Feeding restraint (% uneaten)	1 or 50

Tabla 4: Parámetros estándar del modelo original.

La ejecución del modelo sigue los siguientes pasos:

1. Se ubica la mínima cantidad de plantas en parches cuadrados de acuerdo a los parámetros *Patch width* (ancho del parche) y *Gap width* (espacio entre parches en cada eje). Posteriormente se rellena con más plantas con tal que queden parches cuadrados completamente llenos y que el espacio global también sea cuadrado.

2. Se ubican los animales de forma aleatoria en una celda que contenga una planta, pero no otro animal.
3. Durante cada unidad de tiempo, todos los agentes son seleccionados uno a uno de forma aleatoria para realizar una acción:

a) Si el agente seleccionado es una planta, crece de acuerdo a la función logística:

$$\Delta S = RS \frac{K - S}{K}$$

Donde ΔS = crecimiento por unidad de tiempo, R=tasa logística, S=tamaño actual, y K=Máximo tamaño posible.

4. En caso de que el agente seleccionado sea un animal, éste se mueve de celda y come de la planta en la que se ubica. Todos los animales se mueven bajo la misma regla:

a) Busca entre las 8 celdas vecinas la que tenga la planta con mayor energía, si ésta cumple con el costo metabólico se mueve a ella.

1) Sino, escoge una celda aleatoria que no tenga un animal en ella.

Lo que más llama la atención del modelo original es la simpleza y veracidad de la premisa sobre la que se basa el trabajo: las acciones de los individuos disminuyen la calidad del ambiente en el que se encuentran. Pero el desarrollo completo del modelo no es realista en las características que se describen a continuación, haciendo que sus resultados sean predecibles:

- En el modelo miden la distribución de la población para afirmar si los genes cooperadores se difunden en la población, pero los agentes animales no mueren, se reproducen ni mutan. Esto significa que la población no varía en ningún sentido.
- Los agentes animales no son afectados de ninguna forma por no alimentarse, ya que no cuentan con una reserva de energía, es decir que el costo metabólico por unidad de tiempo no tiene ningún funcionamiento. Esto significa que con el tiempo suficiente los animales volverán a encontrar un parche en el cual ubicarse y no morirán al alejarse del alimento.

Debido a las características anteriores y ya que los individuos cooperadores (*restrained foragers*) comen la mitad de lo que comen los egoístas (*unrestrained foragers*), es de esperarse que permanezcan más tiempo en una misma planta, de manera que tienden a agruparse entre ellos.

5.2.1. Detalles de implementación

En el trabajo que se realizó, se ajustan las características mencionadas anteriormente para que sean más realistas, por lo tanto presenta las siguientes modificaciones con respecto al original. Estas modificaciones fueron realizadas con base al libro *Growing Artificial Societies* [19]:

- Los animales cuentan con reserva de energía.
- Los agentes animales se reproducen, mutan y mueren.
- La cantidad de animales cooperadores y egoístas no es fija, es aleatoria.

- El porcentaje de alimentación de los animales es aleatorio.

La ejecución sigue los mismos pasos que el modelo original, pero se agrega un último paso en el ciclo que consiste en reproducir y mutar los animales. Esto se lleva a cabo de la siguiente forma:

Selección: Se realiza selección por torneo. La cantidad de energía en la reserva de cada animal corresponde a la aptitud del mismo. El tamaño del *mating pool* es el 60 % del tamaño de la población.

Mutación: Se muta el 1 % del *mating pool*. Lo cual consiste en sumar al porcentaje de alimentación del animal un número aleatorio entre -0.1 y 0.1.

Reemplazo: Se realiza por torneo, reemplazando al individuo con menor energía de reserva, pero conservando invariante el tamaño de la población.

Los parámetros ajustables al modelos son los mismos que el original, a excepción de la cantidad de cooperadores al iniciar la ejecución.

5.2.2. Pruebas y Resultados

En el modelo original se desea medir la segmentación de la población (*assortment*), para ello los autores hicieron una similitud entre los parches de plantas y los *trait-groups* expuestos por Wilson [2], con la finalidad de medir la relación entre los individuos al interior de los grupos. Definieron *assortment* como la desviación de la similitud genética entre los parches, de acuerdo a la siguiente ecuación:

$$r_a = r - r_s$$

Donde r_s es la similitud genética esperada bajo aleatoriedad, r es la observada (en la ejecución del modelo) y r_a es la similitud debida al *assortment*.

$$r_a = r - r_s = \beta(G_W, G_A) - \frac{g - 1}{N - 1} \quad (2)$$

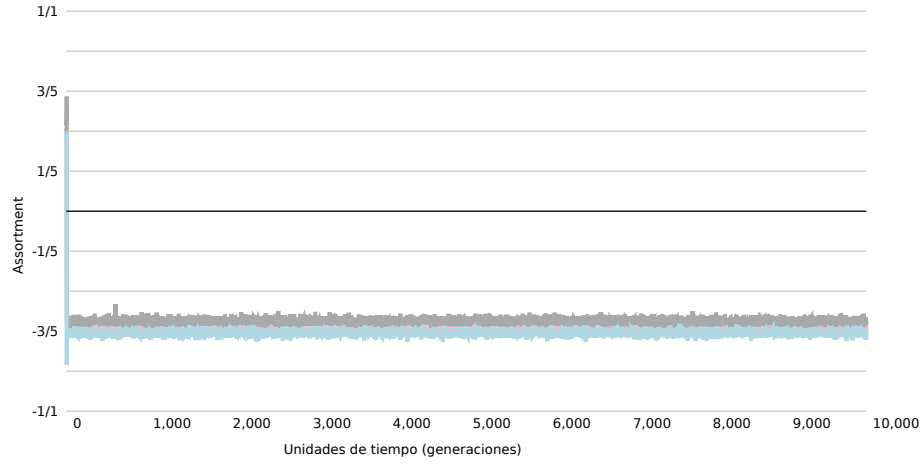
Donde β = coeficiente de regresión, G_A = Genotipo del actor y G_W = Genotipo promedio del grupo. Y g = Cantidad de grupos y N = tamaño total de la población.

Para este trabajo se utilizó la misma medida del modelo original, el coeficiente de regresión (β) es la pendiente de la recta de regresión entre G_W y G_A de acuerdo al método de mínimos cuadrados, expuesto en la Ecuación (1).

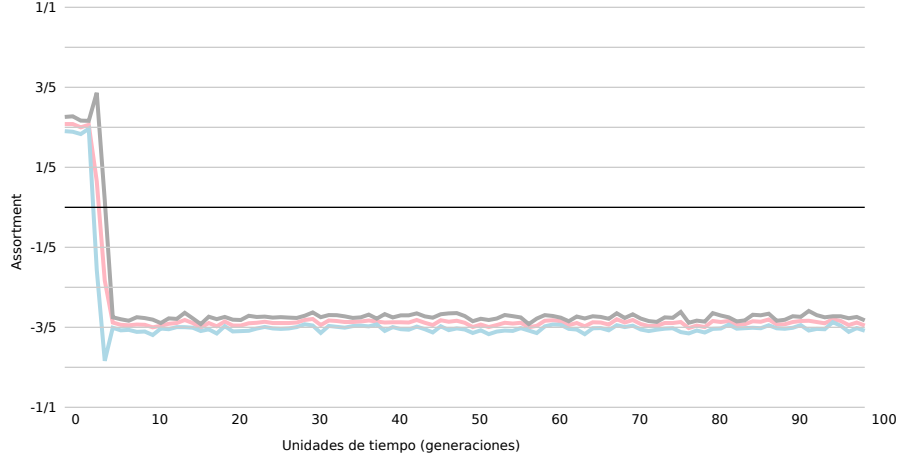
Parameter	Value
Runs	10
Time steps per run	10000
Plants:	
Patch width (cells)	4
Gap width (cells)	10
Minimum number of plants	1000
Logistic growth rate R	0.2
Maximum size (energy)	10
Foragers:	
Total population size	80
Metabolic rate (energy units per time step)	2

Tabla 5: Parámetros bajo los que se corrieron las pruebas

La Figura 9 muestra el análisis del *assortment* (similitud genética) sobre el resultado de las ejecuciones del modelo con los parámetros expuestos en la Tabla 5. La línea rosada corresponde al promedio de las ejecuciones realizadas, las líneas azul y gris corresponden a las desviaciones estándar.



(a) Análisis del assortment en las 10000 unidades de tiempo



(b) Acercamiento del análisis sobre las 100 primeras unidades de tiempo

Figura 9: Ejecución del modelo con los parámetros mostrados en la Tabla 5. El eje x corresponde a las unidades de tiempo y el eje y corresponde a la medida del *assortment* según la Ecuación (2)

En la Figura 9 se puede observar como antes de la décima unidad de tiempo el *assortment* cae completamente a un valor cercano a -0.6 , alrededor del cual se mantiene por el resto del tiempo. Este valor corresponde a $0 - r_s$, es decir, que la similitud genética observada es 0, lo que significa que los individuos no son más similares a los demás integrantes de su grupo que a la población en general, o sea que no hay positive *assortment*. Esto ocurre porque a partir de esa unidad de tiempo los animales altruistas desaparecen por completo en la población.

5.2.3. Conclusiones del modelo

- Los resultados obtenidos bajo los cambios que hacen al modelo más realista muestran que este tipo de ambiente no favorece la cooperación, por el contrario es altamente destructivo.
- Como se mencionó anteriormente, la población no varía de ninguna forma, por lo tanto es incorrecto la afirmación del trabajo original, que los genes cooperadores se difunden en la población. Esto se evidencia cuando al variar la composición de la población por medio de la reproducción de los agentes, los individuos altruistas desaparecen rápidamente (en menos de 10 unidades de tiempo).
- La similitud hecha con el modelo de los *trait-groups* es incorrecta, pues los parches son muy pequeños y al estar tan separados no ocurren migraciones de individuos entre ellos, de manera que es un ejemplo de un ambiente insular, donde cada grupo constituye la población total en sí mismo y aplica el concepto tradicional de selección (selección individual).

Teniendo en cuenta esto, los valores positivos del *assortment* en el modelo original se deben (1) a que los animales no son afectados por no comer, ya que eventualmente se encuentran otro parche al cual pertenecer, y (2) a que los animales cooperadores comen la mitad de lo que comen los egoístas.

6. CONCLUSIONES

- Un ambiente que favorece la evolución de los individuos altruistas, y por lo tanto de los grupos, tiene como característica principal una población espacialmente estructurada.
- El modelo de los *trait-groups* sí favorece la difusión de individuos altruistas en la población. Sin embargo, hay que tener cuidado en la representación de la depredación al momento de implementarlo, ya que el modelo depende principalmente de esta característica.
- Al realizar un modelo que represente el modelo de los *trait-groups* de una forma práctica se debe tener cuidado con la sutil diferencia entre representar un ambiente que permita la migración de individuos entre grupos, y la representación de varios ambientes insulares.
- Los resultados de ambos trabajos evidencian que en algunos casos la presión selectiva ocurre sólo a nivel individual, pero bajo algunas características ambientales ocurre a niveles superiores. De manera que la teoría de Dawkins no se puede rechazar completamente.

7. TRABAJOS FUTUROS

- Buscar otros tipos de estructuras de poblaciones, además de la distribución propuesta por los *trait-groups*, que favorezcan la evolución del altruismo.
- Buscar otras características propias del ambiente y no de los individuos, que permitan la difusión de genes altruistas en la población, además de las poblaciones espacialmente estructuradas.
- Realizar un *framework* que permita:
 - Llevar el modelo de los *trait-groups* a situaciones más prácticas en otros campos, como la economía.
 - Comparar los resultados de varias implementaciones del modelo.

8. REFERENCIAS

- [1] M. Newman, *Networks: An Introduction*. Oxford University Press Inc., 2010.
- [2] D. S. Wilson, “A theory of group selection.,” *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 72, pp. 143–146, Jan. 1975.
- [3] J. W. Pepper and B. B. Smuts, “A mechanism for the evolution of altruism among non-kin: Positive assortment through environmental feedback,” Working Papers 00-12-065, Santa Fe Institute, Dec. 2000.
- [4] C. Darwin, *The origin of species* /. New York: P.F. Collier., <http://www.biodiversitylibrary.org/bibliography/24252>.
- [5] R. Dawkins and J. Suárez, *El gen egoista: las bases biológicas de nuestra conducta*. Ciencia / Science, Editorial Bruño, 2000.
- [6] M. Wall, “Introduction to genetic algorithms,” class material, Massachusetts Institute of Technology.

- [7] Á. García, “Computación evolutiva, algoritmos genéticos,” material de clase, Escuela de Ingeniería de Sistemas, Universidad del Valle.
- [8] G. C. Williams, *Adaptation and natural selection : a critique of some current evolutionary thought* / George C. Williams. Princeton University Press, Princeton, N.J. :, 1974.
- [9] K. Foster, T. Wenseleers, and F. Ratnieks, “Kin selection is the key to altruism,” *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 21, pp. 57–60, Feb. 2006.
- [10] Ashleigh and S. A. West, “Kin selection: fact and fiction,” *Trends in Ecology and Evolution*, vol. 17, pp. 15–21, 2002.
- [11] J. H. Park, “Persistent misunderstandings of inclusive fitness and kin selection: Their ubiquitous appearance in social psychology textbooks,” *Evolutionary Psychology*, 2007.
- [12] A. Parks, “Kin selection and inclusive fitness,” 1999.
- [13] J. Smith, E. Szathmáry, and J. Ros, *Ocho Hitos de la Evolución: Del Origen de la Vida Al Nacimiento Del Lenguaje*. Metatemas : Libros para Pensar la Ciencia Series, Tusquets Editores, 2002.
- [14] J. Garcia Gallego, *The Moral Herd: Groups and the Evolution of Altruism and Cooperation*. PhD thesis, Amsterdam: Vrije Universiteit.
- [15] M. E. J. Newman, “Assortative mixing in networks,” *Phys. Rev. Lett.*, vol. 89, p. 208701, Oct 2002.
- [16] “Introducción al método de mínimos cuadrados,” tech. rep., Instituto de física, Universidad de Antioquia, 2010.
- [17] “Ajuste por mínimos cuadrados,” material de clase, Escuela Politécnica de Ingeniería de Minas y Energía, Universidad de Cantabria, 2010.
- [18] S. T. Powers, A. S. Penn, and R. A. Watson, “Individual selection for cooperative group formation,” in *Advances in Artificial Life: Proceedings of the Ninth European Conference on Artificial Life (ECAL 2007)* (F. A. e Costa, L. M. Rocha, E. Costa, I. Harvey, and A. Coutinho, eds.), pp. 585–594, Springer, September 2007. Event Dates: 10/09/07-14/09/07.
- [19] J. Epstein, R. Axtell, and . Project, *Growing Artificial Societies: Social Science from the Bottom Up*. Complex Adaptive Systems Series, Mit Press, 1996.
- [20] D. S. Wilson, “What is wrong with absolute individual fitness?,” *Trends in Ecology and Evolution*, vol. 19, no. 5, pp. 245–248, 2004. Cited By (since 1996):25.