Índice general

Introducción

La aplicación de teorías matemáticas a la biología en general y a la teoría de la evolución en particular, ha llevado a grandes desarrollos en estas áreas. Incluso se han creado nuevos campos de estudio, como es el caso de la Dinámica Evolutiva, en la cual se usan modelos matemáticos provenientes de la economía, una diciplina aparentemente dispar con la biología. Esta rama ha permitido entender a profundidad algunos mecanismos generales de la evolución, y continuamente se aplica a nuevos problemas relacionados con ésta. Un caso que ha sido estudiado asiduamente y tiene aun un gran número de preguntas abiertas es la evolución de la cooperación, la cual no ha podido ser explicada desde un punto de vista netamente biológico.

En este trabajo se analizará el problema de la evolución de la cooperación bajo procesos de selección natural, buscando una relación con el surgimiento de grupos especializados dentro de una población. Se trabajará dentro del marco conceptual de la teoría de juegos evolutiva, teniendo en cuenta una estructura espacial sobre la cual se modelará una población con reproducción asexual. Adicionalmente se realizará una analogía con sistemas clásicos de gases bidimensionales de partículas interactuantes, con el fin de aplicar resultados de la mecánica estadística ya conocidos. Se tratará el problema desde un punto de vista analítico para los casos en que se puede realizar un desarrollo matemático formal, complementando esto con simulaciones computacionales que den soporte a los resultados teóricos y que permitan su extensión a casos de mayor complejidad.

Este análisis es relevante, dado que la evolución de la cooperación, a pesar de ser un tema de gran difusión en años recientes, mantiene grandes incógnitas a ser resueltas, las cuales se han incrementado al intentar aplicar modelos de mayor complejidad, como lo es ubicar a la población en una estructura espacial específica. También es interesante e incluso necesario intentar entender el problema desde otras perspectivas que puedan adicionar herramientas para su resolución, por lo que el uso de modelos provenientes de la mecánica estadística abre la posibilidad de encontrar métodos complementarios, o incluso más poderosos, que lleven a nuevas soluciones.

Por último, cabe resaltar la naturaleza altamente multidiciplinaria del proyecto, el cual involucra temáticas de biología, economía, física y sistemas bajo un marco matemático común. Este tipo de enfoque ha cobrado mayor importancia a medida que se han encontrado puntos de intersección entre las diferentes ramas de la ciencia, proyectándose como una necesidad para afrontar nuevos problemas y así lograr extender el alcance de la ciencia en general a nuevos dominios aun inexplorados.

Capítulo 1

Evolución de la cooperación

1.1. La Evolución y sus mecanismos

La Teoría de la Evolución ofrece una explicación lógica y constructiva de la gran diversidad de vida en la Tierra y muestra cómo ésta pudo originarse a partir de un ancestro común. Para esto se vale de la teoría genética y de ciertos mecanismos, de los cuales se nombran los mas relevantes para este trabajo:

1. **Mutación:** Se trata de un cambio permanente en el material genético de un individuo que puede ser transmitido a sus descendientes. Es el mecanismo que explica la mayor parte de las variaciones de los individuos en una población.

2. **Selección natural:** Es el aumento de las frecuencias de las mutaciones genéticas que mejoran la capacidad reproductiva dentro de una población. En otras palabras, el individuo más apto tiene mayores probabilidades de sobrevivir y reproducirse, de modo que sus genes permanecen dentro de la población.

3. **Flujo genético:** Es el intercambio de genes entre poblaciones, principalmente de una misma especie, diferenciadas entre si, por ejemplo entre manadas de ele-

fantes o entre poblaciones de algúna especie de ave que habiten islas diferentes.

Estos mecanismos permiten la aparición de nuevas especies a partir de poblaciones en principio homogéneas. Un concepto importante a este respecto es el de **especiación**, el proceso mediante el cual se generan poblaciones aisladas reproductivamente entre s a partir de una población, con la cual tampoco interactúan. Se resalta que el término no se refiere a la aparición de nuevas especies como tal, se trata de un paso intermedio por el cual una población, al aislarse, inicia un proceso hacia la generación de una nueva especie. El mecanismo más importante para la especiación es la **cladogénesis**, la cual consiste en el aislamiento reproductivo de diferentes poblaciones de una especie debido a barreras a la hibridacin, las cuales pueden ser genéticas, físicas o geográficas (Cook, 1906).

Los organismos multicelulares se originaron a partir de la asociación de células que cumplían diferentes funciones. Esta proceso, aunque no nace necesariamente a partir de barreras entre poblaciones, se puede modelar de igual manera que la especiación comentada anteriormente, dado que ambos comprenden un tipo de *especialización*. En el caso de la especiación se habla de especialización porque cada especie nueva se adapta a un ambiente específico, se especializa viéndolo a nivel de ecosistema. La aparición de cooperadores dentro de una población puede aplicarse a ambos casos, en el primero tratándose de una nueva especie que interactúa con la original en búsqueda de algun tipo de recurso, y en el segundo, formando parte de la población como una mutación que puede llegar a imponerse o a convivir con la población original.

Actualmente el estudio de la evolución está fuertemente enfocado en el campo de genética, pues a partir de ésta es posible conocer gran cantidad de información acerca de las especies y sus interacciones en diferentes tiempos, incluso se pueden revelar vínculos existentes hace millones de años. No obstante, no todas las preguntas han sido resueltas usando estas técnicas, de modo que se han desarrollado otros enfoques. Entre estos se encuentra el análisis matemático de las poblaciones, unido a técnicas de otras disciplinas, como la física y la economía.

En este estudio se busca aplicar teorías matemáticas y físicas con el fin de entender cómo, a partir de una mutación y a través del proceso de selección natural, es posible que la cooperación se establezca en una población y cómo este hecho puede generar asociaciones más complejas. El flujo genético será tenido en cuenta para observar la posibilidad de la migración de la cooperación entre poblaciones.

1.2. Teoría de Juegos Evolutiva

El análisis matemático de la teoría de la evolución mediante selección natural fue iniciado por J. B. S. Haldane y Sewall Wright (Novak). Buscando llegar a una medida apropiada para establecer la adaptación de individuos y especies, introdujeron el concepto de *fitness* (adaptabilidad), definiéndolo como el número esperado de descendientes de un individuo adulto. El modelo más sencillo para estudiar la evolución a través de este concepto considera el fitness como independiente de las frecuencias de los diferentes fenotipos dentro de una población. Sin embargo, si se quiere un modelo más realista, es necesario tener en cuenta la influencia de la composición y evolución de la población sobre el fitness de la misma. Para lograr este objetivo, Maynard Smith adaptó la Teoría de Juegos, desarrollada y usada principalmente en economía, al problema biológico en cuestión, creando así la Teoría de Juegos Evolutiva (Smith y Price, 1973), la cual contiene como caso especial un fitness constante para los individuos.

En la teoría de juegos se estudian interacciones entre dos jugadores, los cuales pueden seguir diferentes estrategias. Al jugar, cada individuo recibe un *payoff* (recompensa), de acuerdo a su estrategia y a la del rival. En el campo evolutivo se relaciona este payoff con el fitness, de modo que el jugador que tenga una mejor estrategia se reproducirá con mayor éxito. Para llevar esto a un marco puramente matemático, se construye una *matriz de payoff*, que para el caso de la existencia de dos estrategias A y B, está dada por:

$$\begin{array}{ccc} & \text{A} & \text{B} \\ \text{A} & a & b \\ \text{B} & c & d \end{array} \tag{1.1}$$

Esta matriz da el payoff que recibe el jugador fila cuando interactúa con el jugador columna, por ejemplo, cuando A juega contra B recibe un payoff b y cuando B juega contra A recibe c.

Un concepto fundamental en la teoría de juegos es el de *equilibrio de Nash* (Nash, 1950). Un conjunto de estrategias se considera equilibrio de Nash si para todo jugador se cumple que, dejando fijas las estrategias de sus oponentes, modificar su estrategia actual no aumentará su payoff. Considerando la matriz de payoff, las condiciones $a > c$ y $d > b$ llevan a los equilibrios (A, A) y (B, B), es decir, si ambos jugadores tienen la misma estrategia, independientemente de cual sea ésta, se obtiene un equilibrio de Nash (Międkisz, 2004). Este concepto esta íntimamente ligado al de *estrategia evolutivamente estable* (*ESS* por sus siglas en inglés) introducido por Maynard Smith (Smith y Price, 1973). Una estrategia A es ESS si una pobación con esta estrategia no puede ser invadida por un individuo con otra estrategia B.

Lo anterior se puede ver con claridad analizando el caso para múltiples estrategias. Sea $E(S_i, S_j)$ el payoff para la estrategia S_i al enfrentarse a la estrategia S_j. Una estrategia S_k es equilibrio de Nash si:

$$E(S_k, S_k) \geq E(S_i, S_k)\ \forall i$$

Por otro lado, la estrategia S_k es ESS si $\forall i \neq k$ se cumple:

$$E(S_k, S_k) > E(S_i, S_k)$$

o

$$E(S_k, S_k) = E(S_i, S_k) \text{ y} E(S_k, S_i) > E(S_i, S_i)$$

De esta forma es evidente que, aunque similares, la condición de ESS es más fuerte que la de equilibrio de Nash, puesto que una estrategia que cumpla ESS necesariamente será de Nash.

Para estudiar la dinámica evolutiva de poblaciones infinitas bajo teoría de juegos, teniendo como base tiempos continuos, Peter Teylor y Leo Jonker plantearon la *ecuación del replicador* (Taylor y Jonker, 1978):

$$\dot{x}_i = x_i[f_i(\vec{x}) - \phi(\vec{x})] \tag{1.2}$$

Donde x_i es la frecuencia del fenotipo i en la población, $f_i(\vec{x}) = \sum_{j=1}^{n} a_{ij}x_j$ es el fitness de i, a_{ij} es el elemento correspondiente de la matriz de payoff y $\phi(\vec{x}) = \sum_{i=1}^{n} f_i(\vec{x})x_i$ es el fitness promedio de la población. Se observa en el cálculo del fitness que cada individuo juega contra todos los demás que componen la población, lo que se denomina *población homogénea*. Además se puede ver que se trabaja con una teoría de campo medio, ya que el fitness de cada individuo se compara con el promedio del fitness de la población para conocer el cambio en la frecuencia del fenotipo de dicho individuo.

La extensión de los análisis previos al caso de poblaciones finitas requiere el uso de procesos estocásticos, dado que las variables que definen las frecuencias de los fenotipos pasarán a ser discretas. El modelo más sencillo para estos estudios es conocido como *proceso de Moran*; en éste, para cada paso temporal se escogen dos individuos al azar, uno para ser eliminado y otro para reproducirse, de modo que el descendiente del segundo individuo reemplaza al primero (Novak). La probabilidad de escogencia para la reproducción depende del fitness relativo de las estrategias, por lo que la interacción mediante juegos entre los individuos se puede incluir en este modelo. Mediante este proceso se pueden encontrar sistemas que promueven la evolución de la cooperación, como se verá en una sección posterior.

1.3. Evolución de la cooperación

Uno de los problemas más interesantes en dinámica evolutiva es el análisis de la cooperación. Desde el punto de vista de un individuo cooperar tiene un costo, por lo que la aparición de este rasgo puede afectar sus posibilidades de supervivencia, teniéndose así una aparente contradicción con los principios de selección natural. Sin embargo se han encontrado mecanismos que promueven la evolución de la cooperación (Novak, 2006):

1. **Selección de Parientes:** Si dos individuos están relacionados, es decir, comparten un gen, existe una probabilidad de que cooperen.

2. **Reciprocidad Directa:** Si dos individuos se encuentran recurrentemente (encuentro que se modela mediante un juego) la estrategia de cooperación puede ser favorable evolutivamente.

3. **Reciprocidad Indirecta:** Cooperar con un individuo no necesariamente implica un beneficio directo, pero puede generar un aumento en la reputación, lo cual hace más probable que en un futuro encuentro con otro individuo la cooperación sea mutua que lleve a un incremento del fitness, directamente relacionado con el éxito reproductivo.

4. **Reciprocidad de Red:** Si se dota a la población de una estructura espacial, bajo la cual la interacción entre individuos se restringe a cierto número de vecinos, es posible la aparición de clusters de cooperadores que sobrevivan e incluso invadan una población de desertores (se llama de este modo a los individuos

que no cooperan).

5. **Selección Multinivel:** Si una población se divide en grupos, dentro de los cuales se lleva a cabo el proceso de Moran, y estos tambien se eliminan y reproducen de acuerdo a dicho proceso, la cooperación puede mantenerse, aun cuando dentro de cada grupo los desertores tienen mayor probabilidad de éxito (Traulsen y Novak, 2006).

Para aplicar la teoría de juegos evolutiva a este problema se toma la siguiente matriz de payoff:

$$\begin{array}{ccc} & \mathrm{C} & \mathrm{D} \\ \mathrm{C} & R & S \\ \mathrm{D} & T & P \end{array} \tag{1.3}$$

Donde C es la estrategia de los cooperadores y D la de los desertores. Los valores de los parámetros de la matriz permiten definir diferentes tipos de juegos, los cuales servirán para analizar sistemas dinámicos variados.

En este estudio se buscarán configuraciones estratégicas para las cuales poblaciones de cooperadores puedan surgir y convivir con la población original, sin llegar a invadirla. Este requisito es indispensable, puesto que se quiere encontrar condiciones para que se den procesos de especialización, en particular de especiación, de los individuos dentro de una población. Se observa que estos casos que se desean se pueden entender como configuraciones dadas por equilibrios de Nash, puesto que se quiere llegar a equilibrios finales entre las poblaciones, no a soluciones temporales que asintóticamente lleven a la invasión total por parte de una estrategia.

1.4. Juegos

El estudio se hace sobre juegos de dos jugadores con dos estrategias puras (C y D), exigiéndose que sean *juegos simétricos*, es decir que la matriz de payoff al intercambiar dos jugadores sea la transpuesta de la original; esto pone a ambos jugadores en el mismo contexto estratégico. Buscando que el juego represente lo más fielmente posible las interacciones reales, se asumen ciertas condiciones: (i) la deserción unilateral conlleva mayor beneficio que la cooperación unilateral ($T > S$), (ii) la cooperación mutua es mejor que la deserción mutua ($R > P$), (iii) la cooperación mutua tiene mayor payoff que la cooperación unilateral ($R > S$) y (iv) la deserción unilateral se prefiere a la cooperación mutua ($T > R$) o la deserción mutua se escoge frente a la cooperación unilateral ($P > S$).

Se observa que éstas condiciones plantean un dilema al escoger una estrategia específica, dado que, aunque la escogencia racional para un jugador es desertar, el beneficio puede ser mayor para ambos si deciden cooperar, pero esto implica un riesgo alto, ya que cooperar unilateralmente cuando el otro jugador deserta es costoso. Aun bajo las restricciones anteriores, existen cuatro diferentes posibilidades de escogencia para los parámetros, las cuales definen tres tipos de juegos. Para un análisis más detallado véase (Cooper et al., 2011). Con fines comparativos durante el presente trabajo se hará uso de un cuarto juego, de armonía, el cual no presenta un dilema. Los juegos se listan a continuación:

1. **Dilema del Prisionero:** Las condiciones de este juego son $T > R > P > S$. Es el tipo de juego más estudiado en la literatura en relación con el problema de la cooperacíon, especialmente al tratarlo dentro de una estructura espacial (Novak), (Novak y May, 1992), (Roca et al., 2009). Se puede ver como un juego entre dos prisioneros quienes deben deciidir si delatan al otro o guardan silencio. Si uno coopera (no delata al otro) y el otro deserta (delata), el primero recibe $-S$ años de condena ($S, R, P < 0$) mientras que el segundo queda libre ($T = 0$); si ambos cooperan son encarcelados por $-R$ años, y si ambos desertan irán a la cárcel por $-P$ años.

2. **Halcón-Paloma:** Las condiciones son $T > R > S > P$. Se consideran individuos con una estrategia agresiva (Halcones-desertores) y una pasiva (Palomas-cooperadores) que buscan un recurso. Si dos desertores se encuentran pelearán por el recurso, lo cual tiene un costo, y lo repartirán obteniendo payoff P; si un desertor se encuentra con un cooperador obtendrá una cantidad mayor del recurso que éste último ($T > S$), y si dos cooperadores se encuentran compartirán el recurso sin pelear, obteniendo payoff R.

3. **Caza del ciervo:** Las condiciones son $R > T > P > S$ o $R > P > T > S$. Dos cazadores deben decidir si cazan un ciervo o una liebre; al primero sólo lo pueden cazar si ambos cooperan, con lo que obtienen un gran beneficio R; si ambos deciden desertar cada uno puede cazar un conejo, recibiendo un payoff P; si uno decide cooperar, pero el otro deserta, el primero no puede cazar nada ($S = 0$), mientras el segundo caza una liebre, obteniendo payoff T.

4. **Armonía:** Las condiciones son $R > T > S > P$ o $R > S > T > P$. Se denomina así porque en este juego no existe un conflicto, para los jugadores siempre es conveniente cooperar.

Cabe aclarar que la forma de explicar cada juego tiene un fin puramente ilustrativo, siendo que las diferentes matrices de payoff tienen un rango de aplicación mucho mayor al expuesto en estos ejemplos.

1.5. Teoría de Grafos Evolutiva

Con el fin de dotar a una población con una estructura espacial, y así poder estudiar el mecanismo de reciprocidad de red para la evolución de la cooperación, se hace uso de la Teoría de Grafos Evolutiva (Novak, 2006). Cada individuo se ubica en un vértice de un grafo, los cuales se unen mediante aristas si los jugadores de los vértices correspondientes pueden interactuar entre si. De esta forma los juegos se restringen a ciertos vecinos para cada jugador, lo cual tiene efectos directos en los fitness, puesto que el payoff dependerá de cuántos y qué vecinos tenga cada individuo, a diferencia de lo que ocurre en la población totalmente mezclada, donde cada individuo juega con todos los otros. Este último caso está incluido en esta teoría, correspondiendo al grafo completo, es decir aquel en el que cada vértice está conectado mediante aristas a todos los demás. Una visualización posible para estas estructuras es la de una cuadrícula, en la que cada individuo corresponde a una casilla, siendo posible su interacción con un número restringido de casillas cercanas o adjuntas, de acuerdo al modelo que se trabaje.

La evolución de la población se va dando en pasos temporales, en los cuales se actualiza el estado de cada vértice, es decir, su fitness y su estrategia, o incluso su posición en el grafo. Existen diversas formas de ejecutar dicha actualización, por lo que es convencional escoger una regla específica que rija todo el proceso. Mediante ciertas reglas de actualización y con grafos que generen una estructura similar a una red bidimensional, es posible relacionar los sistemas de evolución poblacional con gases de partículas interactuantes, con lo que se abre la posibilidad de aplicar métodos de termodinámica y mecánica estadística al problema en cuestión.

1.6. Estado del arte

Sobre la evolución de la cooperación se ha trabajado ampliamente en los últimos años, siendo consideradas un gran número de variaciones para distintos parámetros relevantes. El caso particular del mecanismo de reciprocidad de red se ha estudiado en mayor medida desde la publicación de (Novak y May, 1992). Una excelente recopilación y análisis de los resultados más importantes, junto con extensiones en diversas direcciones posibles del problema se encuentra en (Roca et al., 2009). A continuación se listan las variables que han sido tratadas en la literatura para obtener resultados cada vez más cercanos a la realidad y sobre las cuales la investigación se mantiene.

1. **Estructura Espacial:** Además de lo visto anteriormente, la estructura espa-

cial puede ser ampliamente modificada para abarcar diferentes tipos de problema, inclusive de carácter social. Existen estudios donde se crean zonas de mayor densidad de individuos o agrupaciones de jugadores con la misma estrategia que sólo interactúan entre si. También se han planteado modelos en los que la red evoluciona junto con la población.(Skyrms y Pemantle, 2000)

2. **Reglas de Actualización:** Las reglas usadas para actualizar el estado de la población en cada paso temporal pueden ser determinantes para la dinámica evolutiva del sistema. Éstas pueden ser de carácter determinista o estocástico, y pueden variar según el tipo de población que se esté analizando, dado que existen reglas que se basan en una escogencia de individuos con memoria o con cierta capacidad analítica. También es importante diferenciar entre reglas sincrónicas y asincrónicas; en las primeras toda la población actualiza su estado al mismo tiempo, mientras que en las segundas se actualiza el estado de un individuo a al vez, lo que las acercan más a la naturaleza continua de la realidad.

3. **Límite de selección débil:** Si se asume que los payoffs que reciben los individuos en cada interacción no determinan totalmente su fitness, se pueden encontrar dinámicas novedosas y de mayor tratabilidad analítica.

4. **Tipos de Juego:** Existe la posibilidad de considerar otros tipos de juego de mayor complejidad, como juegos con más número de estrategias, juegos asimétricos o juegos de estrategias mixtas.

5. **Enfoque Analítico:** La mayor parte de trabajos en este tema se han basado en resultados de simulaciones, puesto que la complejidad de los sistemas permiten tal diversidad dinámica que los análisis teóricos no han podido tratarla a cabalidad. Sin embargo bajo ciertas condiciones se han podido llevar a cabo tratamientos matemáticos complejos, los cuales se busca extender para abarcar más instancias.

En este trabajo en particular, se usarán estructuras espaciales simples, las cuales se especificarán más adelante. Las reglas de actualización serán escogidas para facilitar tanto las simulaciones como el análisis matemático, pero teniendo presente que deben ajustarse en la mayor medida posible a los casos reales. No se tratará el problema desde el límite de selección débil, puesto que las investigaciones más cercanas se han basado en una dependencia total en los juegos para el fitness de los individuos (Roca et al., 2009). El enfoque analítico se hará desde el punto de vista de la mecánica estadística, encontrando analogías con sistemas de gases en redes bidimensionales.

Capítulo 2

Planteamiento del Problema

El propósito del presente trabajo es encontrar condiciones para las cuales dentro de una población un grupo de cooperadores pueda mantenerse y finalmente a convivir con los individuos que originalmente la componían. El que dos tipos de población con características disímiles lleguen a establecer una convivencia permanente puede ser entendido como una forma incipiente de especialización en el sistema.

Los modelos que se usarán se adecuan para la representación de organismos con reproducción asexual, lo cual no impide implementarlos también como una primera aproximación para el estudio de poblaciones más generales.

2.1. Payoff

La interacción entre los individuos se modelará usando los juegos mencionados con anterioridad, escogencia que se justificará a través del desarrollo analítico presentado en el siguiente capítulo. Se usará una matriz de payoff con dos parámetros libres, dada por:

$$\begin{array}{ccc} & \mathrm{C} & \mathrm{D} \\ \mathrm{C} & 1 & s \\ \mathrm{D} & t & 0 \end{array} \tag{2.1}$$

Se hace un barrido de los parámetros tal que $-1 < s < 1$ y $0 < t < 2$, de forma que se consideran los cuatro tipos de juegos. La justificación del uso de esta matriz y el hecho de que estos rangos son suficientes se encuentra en (Roca et al., 2009).

Se considerará en todos los casos un modelo de selección fuerte, en el que el fitness de un individuo está totalmente determinado por el payoff. Así, se asume que las poblaciones son fuertemente interactuantes, siendo el contacto entre individuos el factor predominante para determinar la probabilidad de reproducción de un individuo. Gran número de trabajos en el tema se han realizado usando este enfoque, por loq ue los resultados serán fácilmente contrastables (Roca et al., 2009). Usar selección débil es una de las direcciones en que se pueden extender los resultados de este estudio.

2.2. Estructuras espaciales

Se estudiarán tres modelos diferentes de estructuras espaciales, los cuales se explican a continuación.

1. **Estructura simple:** Se ubica a la población en una cuadrícula periódica, es decir, si se tienen N columnas, las células de la columna N son vecinas de la columna 1, igualmente ocurre con las filas. Cada individuo interactúa con sus ocho primeros vecinos, su fitness corresponde al promedio de los payoff para los ocho juegos. Esta estructura se usa para ilustrar los resultados del análisis teórico, sirviendo como caso base para la comparación con los resultados de estructuras más complejas.

2. **Estructura de islas:** La población se separa en cuatro grupos con la misma cantidad de individuos, en los que la interacción es homogénea, es decir que todos interactúan entre si. Además se presenta emigración en cada paso temporal entre estas islas, de la isla 1 un individuo se traslada a la isla 2, de la 2 uno a la 3, continuando hasta cerrar el ciclo. Cada isla puede tener características particulares de interacción diferentes. Esta estructura está asociada principalmente a organismos multicelulares que puedan especiarse debido a barreras geográficas; aun así, pueden existir sistemas en los que microorganismos se vean sometidos a restricciones que se representen de esta forma. Adicionalmente son condiciones que se pueden recrear con razonable facilidad para poblaciones de bacterias o similares en un laboratorio.

3. **Red en evolución:** Inicialmente todos los individuos interactúan entre si, pero la red evoluciona junto con la población, de modo que los lazos se fortalecen o debilitan de acuerdo a un modelo parcialmente aleatorio. En principio un jugador i interactua con un jugador j con probabilidad $\frac{1}{N}$. Si se da la interacción esta probabilidad se incrementa de acuerdo al payoff obtenido por i, debidamente normalizado. De esta forma la red va modificándose en cada paso temporal, siendo este el modelo más realista que se usará para las interacciones dentro de la población.

2.3. Reglas de actualización

Para actualizar las configuraciones poblacionales tras cada paso temporal se usarán tres reglas diferentes, listadas abajo, aclarando sobre que estructura serán usadas.

1. **Regla analítica:** Tras calcular el fitness f de cada individuo se compara su valor con cierto umbral u, si $f < u$ el individuo cambia su estrategia, de lo contrario la mantiene. Se observa que esta regla permite la aparición de

cooperadores distanciados de los cooperadores existentes, por lo cual no es totalmente aplicable a casos reales. Se trata de una regla en la que, más que reproducción de individuos, se presentan cambios de estrategia por parte de los mismos, de modo que se puede usar con mayor precisión en casos en que se evalúen comportamientos adquiridos, en lugar de genéticos. No obstante, esta regla permite un tratamiento analítico profundo y su sencillez la hace ideal para tenerla como referencia de comparación. También se puede argumentar que un organismo que no tenga una percepción clara de su ambiente se comportará de forma similar a lo que postula esta regla, pues si un acción no tiene rédito puede cambiarla sin tener en cuenta otros factores.

Esta regla se usará para la población inmersa en la red simple y para la red en evolución, tratándose sincrónicamente, en otras palabras, de forma tal que todos los individuos actualicen su estrategia en cada paso temporal. Dado el barrido sobre los parámetros de la matriz de payoff no se puede usar un umbral fijo, ya que esto llevaría a gandes rangos en los que no se presentaría ningún tipo de variabilidad. Como umbral se usará el promedio de los parámetros, dado por $u = \frac{1+s+t}{4}$. Así, se garantiza dinamismo, con el riesgo de que para ciertos valores de parámetros se puede llegar a configuraciones para las cuales en cada paso temporal grandes porcentajes de la población, si no toda, cambian de estrategia, generándose un equilibrio periódico que no coincide con lo buscado.

2. **Proceso de Moran:** En la estructura de islas, al interior de cada una de éstas, se usará un proceso de Moran. Como se explica en **??**, en el proceso de Moran el parámetro que determina las probabilidades de reproducción es el fitness relativo entre las poblaciones; por esta razón, y teniendo en cuenta los tiempos necesarios para llevar a cabo las simulaciones, se decidió usar como variable el fitness relativo directamente, en lugar de hacer jugar a todos los individuos en cada turno. En el análasis posterior se puede asociar cada fitness relativo a uno de los juegos, por lo cual no se pierde información relevante.

Esta regla supone que la población se mezcla constantemente, por lo que se puede pensar en su aplicación para organismos microscópicos o de gran movimiento, como aves y peces. Para la migración entre islas, los individuos se escogen completamente al azar, dado que muchos de los procesos de movimiento de individuos se dan por motivos aleatorios, como puede ser el caso de animales que se encuentran en un tronco arrastrado por el mar. Este caso es asincrónico, pues en cada paso tan solo se reproduce un individuo.

3. Mejor vecino: De acuaerdo a esta regla un individuo cambia su estrategia por la del vecino que tenga mayor fitness en el respectivo paso temporal. Este caso es mucho más estable que el de la regla analítica, pues la estrategia más exitosa se reproduce, extendiéndose naturalmente dentro de la población. Se usará también dentro de la estructura simple, para contrastar los resultados más variables de la regla nalítica. Se observa que puede usarse con mayor cercanía a la realidad sobre organismos que puedan comprender que el comportamiento de otro es mejor o como simulación de una selección natural altamente eficiente, que puede reconocer lo útil de una mutación en pocos pasos temporales. Al igual que la regla analítica, ésta es una regla sincrónica.

2.4. Desarrollo de las simulaciones

Los resultados para las estructuras complejas se encontrarán mediante simulaciones computacionales, ya que un tratamiento analítico de estos casos está más allá del alcance de este trabajo y de los otros estudios hasta ahora realizados sobre el tema (Roca et al., 2009). Con este fin se creó una interfaz gráfica en Java con la que se pueden visualizar las configuraciones poblacionales y obtener los datos pertinentes para cada una de estas.

El objetivo principal de la creación de este programa es que siga siendo desarrollado por otras personas interesadas en el tema, puesto que es relativamente sencillo de comprender y adaptar al estudio de gran diversidad de casos. Se continuará trabajando en aumentar la facilidad de uso del programa, dado que un usuario podría obtener los resultados que requiera sin necesidad de comprender la estructura de éste.

Capítulo 3

Tratamiento analítico de la estructura simple

En este capítulo se llevará a cabo un análisis formal del problema para una población dentro de una estructura suficientemente sencilla, de modo tal que la dinámica del sistema pueda ser tratada en un marco matemático. Se sigue de cerca la presentación de (Herz, 1994), sin embargo la aplicación de los resultados en la escogencia de los juegos más relevantes para este análisis es propia.

3.1. Modelo evolutivo

Se considera una población de tamaño fijo N. Cada individuo puede cooperar o desertar, lo cual se modelará con una variable X_i dada por:

$$X_i = \begin{cases} 1 & \text{si el jugador i coopera} \\ -1 & \text{si el jugador i deserta.} \end{cases} \tag{3.1}$$

Los payoff de un juego entre dos individuos $f(X_i, X_j)$ están dados por 1.3. Con la función 3.1 el payoff se expresa como:

$$\begin{aligned} f(X_i, X_j) =& \frac{P}{4}(X_i-1)(X_j+1) - \frac{S}{4}(X_i+1)(X_j-1) \\ & - \frac{T}{4}(X_i-1)(X_j+1) + \frac{R}{4}(X_i+1)(X_j+1) \\ & \equiv a + bX_i + cX_iX_j + dX_j \end{aligned} \tag{3.2}$$

Donde los nuevos parámetros a, b, c y d representan:

- $a = \frac{1}{4}(P+S+T+R)$, es el payoff promedio.
- $b = \frac{1}{4}(-P+S-T+R)$, determina si es mejor cooperar ($b > 0$) o desertar ($b < 0$).
- $c = \frac{1}{4}(P-S-T+R)$, dice si es mejor usar la misma táctica del rival ($c > 0$) o la opuesta ($c < 0$).
- $d = \frac{1}{4}(-P-S+T+R)$, determina si es mejor para el oponente cooperar ($d > 0$) o desertar ($d < 0$).

Para cada jugador se define una vecindad $n(i)$ de rivales, la cual cumple $j \in n(i) \iff i \in n(j)$. Para este análisis se considera una estructura espacial fija, por lo tanto las vecindades serán independientes del tiempo. Se considerarán vecindades n iguales para todos los jugadores, ubicándolos en una retícula periódica, la cual es equivalente a un toro. Así, cada individuo tendrá 8 rivales, siendo la interacción a primeros vecinos la única que se tendrá en cuenta.

El payoff total de cada jugador será la suma de los payoff tras interactuar con todos sus contendientes, agregándose un término θ_i, en principio constante e igual para cada jugador ($\theta_i = \theta$), el cual representa la ganancia esperada por juego. De esta forma el payoff total para el jugador i es:

$$p_i = \sum_{j \in n(i)} f(X_i, X_j) - n_i \theta_i \tag{3.3a}$$

$$p_i = n_i(a - \theta_i) + n_i b X_i + c X_i \sum_{j \in n(i)} X_j + d \sum_{j \in n(i)} X_j \tag{3.3b}$$

Se observa que el payoff de cada jugador depende del promedio de la estrategia de sus rivales ($m_i = \frac{1}{n_i} \sum_{j \in n(i)} X_j$), en otras palabras, en un turno puntual la estructura de la vecindad de un individuo es irrelevante, importando únicamente la cantidad de contendores que existen para cada estrategia. Teniendo esto en cuenta 3.3 se puede escribir como:

$$p_i = n_i[a - \theta_i + d m_i + X_i(b + c m_i)] \tag{3.4}$$

Inicialmente se usará una regla de actualización bastante simple para conocer el estado de la población en un tiempo $t + 1$, dadas condiciones específicas para el tiempo t. Un jugador cambiará su estrategia solo si su payoff total menor o igual a cero. Aunque es una regla bastante sencilla, permite modelar una situación real, si se tiene en cuenta que dentro de una población no todos los individuos que sobreviven están óptimamente adaptados; algunos con ciertos defectos, dentro de cierto margen respecto a los mejores individuos, podrán sobrevivir, lo cual esta representado en el payoff positivo. Esta regla de actualización se puede escribir formalmente como:

$$X_i(t + 1) = X_i(t) \cdot \text{signo}[p_i(t)] \tag{3.5}$$

La anterior regla se puede modificar para agregar un componente estocástico al modelo, el cual puede representar ruido en la reproducción de la población:

$$P[X_i(t+1) = \pm X_i(t)] = \frac{1}{2}\{1 \pm g[p_i(t)]\} \tag{3.6}$$

3.2. Análisis determinista

A continuación se realizará un estudio analítico detallado del modelo establecido, sin incorporar un elemento estocastico, por lo que se trata de un sistema que evoluciona deteminísticamente.

3.2.1. Soluciones estáticas

El análisis de la evolución de la población bajo la regla de actualización 3.5 se iniciará con el estudio de las soluciones estáticas para el sistema. En éstas todos los jugadores tendrán una estrategia fija, lo cual quiere decir que su payoff siempre será constante y positivo ($p_i(t) = p_i > 0$). Se debe cumplir:

$$a - \theta + bX_i + (cX_i + d)\frac{1}{n}\sum_{j \in n(i)} X_j \geq 0 \tag{3.7}$$

A partir de 3.7 se pueden encontrar condiciones sobre los parámetros que permitan diferentes configuraciones del sistema. El interés del presente trabajo se centra en las soluciones donde cooperadores y desertores convivan, ya que la estabilidad de dos estrategias en una misma población puede interpretarse como un fenómeno de especialización o incluso de especiación. A continuación se estudian casos relevantes:

- En clusters grandes de cooperadores o desertores es de esperar que la gran mayoría de individuos se encuentre al interior, es decir que toda su vecindad esté compuesta de jugadores con su misma estrategia. Este tipo de puntos podrá existir dentro de la configuración si se cumple:

$$a - \theta + b + c + d \geq 0 \text{ Cooperadores} \tag{3.8a}$$

$$a - \theta - b + c - d \geq 0 \text{ Desertores} \tag{3.8b}$$

Así, se observa que una condición necesaria para la convivencia de clusters de cooperadores y desertores en una solución estable es:

$$a - \theta + c \geq |b + d| \tag{3.9}$$

- Para la convivencia de clusters también se requiere que las fronteras sean estables; éstas pueden tener innumerables formas, pero se pueden encontrar condiciones para casos representativos, como fronteras puramente rectilíneas o diagonales. En ambos casos un jugador debe enfrentarse a cinco individuos que tengan su misma estrategia y a tres contendores con la opuesta. Se obtiene como condición necesaria para que se mantengan estas fronteras de manera estable, uniendo los casos de cooperadores y desertorescomo en el análisis anterior, la siguiente desigualdad:

$$4(a - \theta) + c \geq |4b + d| \tag{3.10}$$

- Se puede alegar que los dos casos anteriores pueden explicar fenómenos tanto de especiación como de especialización, pues se mantienen clusters de individuos del mismo tipo. Un ejemplo para el cual no es posible hablar de especiación consiste en la supervivencia de un individuo con cierta estrategia cuya vecindad está compuesta por jugadores que utilizan la estrategia opuesta; no hay especiación dado que estos individuos nunca llegan a interactúar con jugadores iguales a ellos, por lo que no está surgiendo una clase de jugador que pueda reproducirse. Se puede entender esta clase de individuo como un punto especializado que, cumpliendo cierta función, permite la supervivencia de individuos que no comparten sus características. Las condiciones para esta instancia son:

$$a - \theta + b - c - d \geq 0 \text{ Cooperadores} \tag{3.11a}$$

$$a - \theta - b - c + d \geq 0 \text{ Desertores} \tag{3.11b}$$

La condición para la subsitencia de ambos tipos de individuos aislados estará dada por:

$$a - \theta - c \geq |d - b| \tag{3.12}$$

Se puede continuar con el estudio de subestructuras particulares dentro del sistema, pero la idea a rescatar es que existen condiciones para las cuales la población llega evoluciona hacia un estado estable en el que conviven ambas estrategias, lo cual se puede entender como la subsistencia de dos especies dentro de cierta región. También es posible pensarlo como un sistema que requiere de dos tipos de individuos para su supervivencia, más aun, si se encuentran condiones iniciales donde la presencia de una estrategia es mínima respecto a la otra, es factible hablar de una población en principio homogénea que inicia un proceso de especialización de sus individuos.

3.2.2. Clases de juegos

Un análisis cuantitativo del sistema, basado en la ecuación de payoff 3.3, permite separar los juegos permitidos por la matriz de payoff en diferentes clases con caracteŕsticas particulares.

La Ecuación de payoff vista como función lineal

Los payoffs de un cooperador y un desertor, en base a 3.4, son:

$$p_i[C] = n_i[a + b - \theta + (d + c)m_i] \text{ Cooperadores} \tag{3.13a}$$
$$p_i[D] = n_i[a - b - \theta + (d - c)m_i] \text{ Desertores} \tag{3.13b}$$
$$\tag{3.13c}$$

Estos se pueden ver como funciones lineales de m_i, por lo que describen rectas que, bajo ciertas condiciones, intersecan el eje m_i en cierto punto m_0. En el caso de un cooperador, este punto existe si $d + c \neq 0$ ($R \neq S$), estando dado por:

$$m_0[C] = -\frac{a + b - \theta}{c + d} = \frac{R + S - 2\theta}{S - R} \tag{3.14}$$

La pendiente de la recta definida por $p_i[C]$ es:

$$\delta[C] = n(d + c) = \frac{n}{2}(R - S) \tag{3.15}$$

Para un desertor existe intersección si $c \neq d$ ($P \neq T$), la cual se encuentra en:

$$m_0[D] = -\frac{a - b - \theta}{c - d} = \frac{T + P - 2\theta}{P - T} \tag{3.16}$$

En este caso la pendiente es:

$$\delta[D] = n(d - c) = \frac{n}{2}(T - P) \tag{3.17}$$

Clasificación general

Las variables anteriormente definidas hacen viable la definición de seis tipos de juegos fundamentalmente distintos, teniendo en cuenta que un cambio global de cooperadores y desertores mantiene las características de un juego invariantes. A continuación se analizan las diferentes clases que se pueden definir:

1. $\delta p[C] > 0$ $(R > S)$, $\delta p[D] < 0$ $(P > T)$, $m_0[C] < m_0[D]$:

   Para $m_0[C] < m_i < m_0[D]$ el jugador tiene payoff positivo para ambas estrategias, por lo que el sistema puede presentar convivencia de cooperadores y desertores. Puesto que $-1 \leq m_i \leq 1$, si $m_0[c] < -1$ y $m_0[D] > 1$, la configuración inicial del sistema será un equilibrio estable.

2. $\delta p[C] < 0$ $(S > R)$, $\delta p[D] > 0$ $(T > P)$, $m_0[C] > m_0[D]$:

   Si $m_0[D] < m_i < m_0[C]$ nuevamente se presentan condiciones para la convivencia de ambas estrategias. Sin embargo, este caso es mas favorable que el caso 1, ya que el signo de las pendientes implica que toda configuración va a tender a la zona de convivencia, si existe m_i que se encuentre en el intervalo apropiado.

3. $\delta p[C] < 0$ $(S > R)$, $\delta p[D] > 0$ $(T > P)$, $m_0[C] < m_0[D]$:

   No se tienen soluciones estables, ya que en este caso $m_0[C] < m_i < m_0[D]$ es una región de inestabilidad de las estrategias. En las otras dos regiones posibles tan solo una de las dos estrategias es estable, aunque un aumento en la frecuencia de dicha estrategia puede llevar al siste a la región de inestabilidad.

4. $\delta p[C] > 0$ $(R > S)$, $\delta p[D] < 0$ $(P > T)$, $m_0[C] > m_0[D]$:

De nuevo se tiene un intervalo de estabilidad, con la diferencia que las otras dos regiones llevan a poblaciones con una sola estrategia.

5. a. $\delta p[C] < 0$ $(S > R)$, $\delta p[D] < 0$ $(P > T)$, $m_0[C] < m_0[D]$
   o b. $\delta p[C] > 0$ $(R > S)$, $\delta p[D] > 0$ $(T > P)$, $m_0[C] < m_0[D]$:

   Para $m_i < m_0[C]$ $(m_i > m_0[D])$ ambas estrategias son estables, es decir, se tiene una zona de convivencia. Es interesante observar que $m_i > m_0[D]$ $(m_i < m_0[C])$ implica que ninguna de las estrategias es estable, de lo cual se observa que se pueden encontrar configuraciones en las que se de una convivencia dinámica, en otras palabras, sin presentarse un equilibrio estable, los jugadores puede intercambiar estrategias continuamente de modo que ambas sobrevivan. Para estas condiciones una configuración inicial puede tender a la zona de convivencia.

6. a. $\delta p[C] > 0$ $(R > S)$, $\delta p[D] > 0$ $(T > P)$, $m_0[C] > m_0[D]$
   o b. $\delta p[C] < 0$ $(S > R)$, $\delta p[D] < 0$ $(P > T)$, $m_0[C] > m_0[D]$:

   Se invierten los casos del tipo 5, de modo que siguen existiendo zonas de convivencia con equilibrio estable y de convivencia dinámica. No obstante, una configuración inicial se alejará de la zona de equilibrios estables.

Escogencia de los juegos a estudiar

Ahora bien, estos juegos se pueden agrupar en parejas, de acuerdo a como caracterizan las desigualdades entre los parámetros de la matriz de payoff. Esto ayudará en la escogencia de los juegos más relevantes para el el problema que se está tratando. Además al poder relacionar las clases de juegos directamente con la matriz de payoff, es factible hacer un análisis biológico detallado. Las parejas que se tienen son:

1. Clases 1 y 4 ($R > S$ y $P > T$):

   Estos juegos incluyen desertores o cooperadores que actúan como "free riders" ($T > S$ 0 $S > T$), es decir, aprovechan al máximo la cooperación, con muy bajo costo, y adicionalmente se ayudan entre si, por lo que es seguro que invadirán totalmente a los cooperadores. Para ($S = T$) se tienen juegos simbióticos, en los que ambas especies se ayudan, siendo más exitosa la que tenga un parámetro mayor al interactuar consigo misma. Este tipo de juego lleva a soluciones estables, ya que todos los individuos se beneficiarán de cada interacción.

2. Clases 2 y 3 ($S > R$ y $T > P$):

   En estos casos es más conveniente para un jugador interactuar con un individuo con la otra estrategia. Biológicamente estas poblaciones se pueden interpretar como simbióticas obligatorias, pues para la supervivencia se necesita de la interacción con la otra especie.

3. Clases 5a y 6b ($S > R$ y $P > T$):

   A los cooperadores les conviene interactuar con los desertores, por lo que se pueden ver como parásitos que solo pueden ser controlados si el payoff de los desertores al jugar entre si es significativo respecto al payoff que reciben los cooperadores. En este caso el papel de desertores y cooperadores está invertido, por lo que estos nombres pierden su sentido original. El próximo caso tiene las mismas características, pero con cooperadores y desertores actuando como originalmente se estableció.

4. Clases 5b y 6a ($R > S$ y $T > P$):

   Si $S > T$ los cooperadores siempre tendrán mejor payoff, por lo que dominarán la población. La dinámica es interesante si $T > S$, puesto que los desertores

> toman ventaja de los cooperadores, pero si estos últimos se ayudan lo suficiente entre si, pueden sobrevivir. Así, la evolución puede variar considerablemente en función de los parámetros. Se observa que dentro de este último caso se encuentran los juegos mencionados en el capítulo anterior.

De las anteriores clasificaciones se observa que existen diferentes juegos que permiten la convivencia de cooperadores y desertores, sin embargo no todos pueden usarse para un modelo que explique la aparición de la cooperación. Es bastante improbable que en una población se de la aparicón de un mutante con el que se genere una interacción simbiótica de inmediato. Fenómenos como la simbiosis, y juegos que la representen, pueden ser usado en modelo que busquen analizar la cooperación como una característica ya presente en un sistema; con el fin de entender cómo puede generarse ésta en un principio, resulta más conveniente usar juegos en los que la interacción entre diferentes tipos de jugador favorezca a uno de los dos, de modo que se pueda entender al otro tipo de individuo como un mutante que surge espontáneamente dentro de la población.

Bajo estas condiciones, se concluye que los juegos más relevante para el problema presente son los del cuarto tipo, pues pueden generar dinámicas variadas sin asumir relaciones evolutivamente complejas dentro de la población. De esta forma se justifica el uso de los juegos más comunes en la literatura, como lo son el dilema del prisonero, los juegos de halcón-paloma y los de la caza del ciervo (Roca et al., 2009).

3.3. Analogía con modelos dinámicos de transiciones de fase

Una retícula cuyos espacios son ocupados por ciertos objetos puede modelar sistemas muy diversos, dependiendo del tipo de interacciones que se asuman. Este tipo de planteamiento ha sido usado en problemas tan disímiles como segregación, percolación, análisis de redes sociales, magnetismo o comportamiento de gases.

Uno de los modelos más sencillos sobre una retícula es el planteado en el capítulo anterior, donde la interacción se limita a los primeros vecinos. En física ha permitido explicar las características principales de fenómenos de transición de fase, por ejemplo: ferromagnétismo, transiciones gas-líquido, líquido-sólido o separación de fase en soluciones binarias (k. Pathria y Beale).

Aun tratándose de una simplificación de cualquiera de los fenómenos mencionados, los resultados obtenidos mediante el análisis realizado a través de este modelo, permiten dar cuenta de comportamientos fundamentales de estos sistemas. Se destacan como puntos comunes para todos los problemas: la propagación de orden a largo alcance dentro de la retícula y la aparicón de pautas cooperativas, las cuales permiten las transiciones de fase que se desean entender.

3.3.1. Modelo de Ising

El modelo traído a colación fue usado para explicar la fase ferromagnética de ciertos metales. Se asume que cada espacio de la retícula está ocupado por un átomo con momento magnético $\mu = 2\mu_B\sqrt{s(s+1)}$, donde s es el número cuántico asociado al espín del electrón, es decir que se tienen dos orientaciones posibles. La diferencia de energía entre un estado con espines paralelos y uno con espines antiparalelos se escribe como $E_p - E_a = -2J_{ij}$, de modo que para $J_{ij} > 0$ es viable que el sistema presente ferromagnetismo; en caso contrario ($J_{ij} < 0$) se puede presentar antiferromagnetismo.

Cuando solo se tiene en cuenta la interacción entre primeros vecinos, el término de interacción J_{ij} puede tomar un valor único J para todas las parejas de átomos vecinos. De esta forma, la energía de interacción de la retícula se puede escribir como:

$$E = C - 2J\sum_{n.n.}(s_i \cdot s_j),\ C \quad \text{C constante.} \tag{3.18}$$

El modelo para el cual se usa esta energía de interacción se conoce como modelo de Heisenberg (Chandler, 1987). Éste se puede simplificar aun más si se considera tan solo la interacción entre las componentes en z de los espines. La expresión para la energía de interacción se vuelve:

$$E = C - J \sum_{n.n.} (\sigma_i \cdot \sigma_j) \tag{3.19}$$

Este es el llamado modelo de Ising (k. Pathria y Beale), para el cual σ_i solo puede tomar los valores 1 y -1. Si la retícula es sometida a la acción de un campo magnético B, el cual fija la dirección z usada, el Hamiltoniano del sistema bajo el modelo de Ising es:

$$H(\sigma_i) = -J \sum_{n.n} \sigma_i \sigma_j - \mu B \sum_i \sigma_i \tag{3.20}$$

Con la expresión del Hamiltoniano se puede encontrar la función de partición y, a partir de ésta, la magnetización:

$$\overline{M}(B,T) = \frac{1}{\beta} \left(\frac{\partial \ln Q_N}{\partial B} \right)_T \tag{3.21}$$

Con:

$$Q_N(B,T) = \sum_{\sigma_1} \sum_{\sigma_2} ... \sum_{\sigma_N} e^{-\beta H \sigma_i} \tag{3.22}$$

Para una retícula bidimensional existe una temperatura T_c tal que para $T < T_c$ la cantidad $\overline{M}(0,T)$ es diferente de cero (Reif, 2009). Esto significa que el sistema presentará magnetización espontánea, sin necesidad de aplicar un campo magnético. Así, para $T < T_c$ el material es ferromagnético y para $T > T_c$ es paramagnético.

3.3.2. Funciones de Lyapunov

Una función continuamente diferenciable $V : N \Longrightarrow \mathbb{R},\ N \subset \mathbb{R}^m$ es de Lyapunov para $\dot{\mathbf{u}} = \mathbf{f}(\mathbf{u})$ en $\mathbf{u}^* \in \mathbf{N}$ si:

1. $V(\mathbf{u})$ es definida positiva en $\mathbf{u}^*$
2. $\dot{V} \leq 0\ \forall\ \mathbf{u} \in \mathbf{N}$

En este caso $\mathbf{u}^*$ es un punto de equilibrio estable de la ecuación. Si $\dot{V}$ es definida negativa, $\mathbf{u}^*$ es un punto asintóticamente estable. Si las condiciones anteriores se cumplen para todo $u \in \mathbb{R}^m$ y $||\mathbf{u}|| \to \infty$ implica $V(\mathbf{u}) \to \infty$, entonces $\mathbf{u}^*$ es estable o asintóticamente estable globalmente. Para ecuaciones de diferencias se pueden definir funciones de Lyapunov de manera análoga.

Estos resultados son relevantes ya que un sistema de Ising permite la construcción de una función global de Lyapunov (Liebmann, 1986), por lo cual se podrán encontrar más condiciones para las configuraciones en equilibrio.

3.3.3. La retícula periódica vista como un modelo de Ising

Dado que X_i toma tan solo los valores 1 y -1, es equivalente a un espín en el modelo de Ising. La regla de actualización dada por 3.5 puede escribirse como:

$$X_i(t+1) = \text{sign}[h_i(t)] \tag{3.23}$$

Donde

$$h_i = n_i(a - \theta_i)X_i + n_i b + c \sum_{j \in n(i)} X_j + dX_i \sum_{j \in n(i)} X_j \tag{3.24}$$

Esta función h_i determina si X_i cambia o no de signo y se observa que es análogo al modelo de Ising si se toma $d = 0$ y $\theta = a$ ($h_i = n_i b + c \sum_{j \in n(i)} X_j$). Si se agrega un término de acople se puede recuperar la función h_i original; éste se definen como:

$$J_{ij} = \begin{cases} n_i(a - \theta_i) & \text{si } j = i \\ c & \text{si } j \neq i,\ j \in n(i)0 \quad \text{de lo contrario.} \end{cases} \tag{3.25}$$

Así h_i se puede expresar como:

$$h_i = \sum_j J_{ij} X_j + n_i b + d X_i \sum_{j \in n(i)} X_j \tag{3.26}$$

3.3.4. Aplicación de las funciones de Lyapunov

Puesto que las ecuaciones 3.2 y 3.5 son análogas a las encontradas en el modelo de Ising, es viable encontrar una función global de Lyapunov para el sistema. Se considera la función:

$$H(X) = -\frac{1}{2} \sum_j \left| \sum_k J_{jk} X_k \right| - \frac{b}{2} \sum_j n_j \left(\left| \sum_k J_{jk} X_k \right| + X_j \right) \tag{3.27}$$

Se puede ver que esta función tiene cota inferior, por lo que puede ser válida como función de Lyapunov. Su cambio tras el paso de una unidad de tiempo es:

$$\Delta H_P(t) = -\frac{1}{2} \sum_i [1 - X_i(t+2) X_i(t)] * \tag{3.28}$$

$$[|h_i(t+1)| + d X_i(t+1) X_i(t) \sum_{j \in n(i)} X_j(t+1)] \tag{3.29}$$

De este modo la condición para que esta función sea de Lyapunov es:

$$|h_i(t+1)| + d X_i(t+1) X_i(t) \sum_{j \in n(i)} X_j(t+1)] \geq 0 \ \forall t \tag{3.30}$$

Basta que $d = 0$ para que esto se cumpla, sin que se presenten restricciones sobre los parámetros restantes a y θ. Así, se llega a una nueva condición para que el sistema llegue al equilibrio, aunque este caso solo es aplicable a las matrices de payoff cuyos parámetros concuerden con las restricciones impuestas al realizar la analogía entre el sistema biológico de población y el sistema físico de gases.

3.3.5. Limitaciones de la analogía

A partir de la comparación con el modelo de Ising fue posible encontrar una nueva condición sobre los parámetros de la matriz de payoff. Se podría pensar que otros resultados ya conocidos sobre modelos de Ising pueden ser aplicados directamente al problema evolutivo, pero la gran mayoría de estudios sobre dichos modelos hacen uso de una variable que no se tiene en el caso poblacional, la temperatura. Por ejemplo, la magnetización espontánea, ilustrada anteriormente en base al modelo de Ising, sería equivalente a la aparición espontánea de cooperación para un rango de valores de una variable análoga a la temperatura.

En el modelo físico la temperatura se puede entender como ruido en el sistema, de modo tal que al aumentar ésta se incrementa el número de estados a los que el se puede acceder. No existe una variable biológica que se pueda relacionar naturalmente con el funcionamiento de la temperatura en el modelo de Ising, puesto que asociar un término de ruido que afecte al sistema como un todo, y que se pueda encontrar en casos reales, implicaría una interacción directa con los genes de los individuos, la cual permita generar mayor variabilidad en las configuraciones estratégicas.

Aun cuando experimentalmente se podría inducir un comportamiento de la población similar al producido por la temperatura en sistemas físicos, se trataría de una construcción artificial que, aunque interesante en si misma, no sería aplicable al problema del origen de la cooperación en ambientes naturales. Por esta razón, para el problema en cuestión la relación entre los modelos físicos y biológicos no puede extenderse a otros resultados de la mecánica estadística, pues en un contexto natural no son aplicables. Aun así, cabe anotar que para el análisis de otro tipo de sistemas, más probablemente creados en laboratorio, la analogía puede ser aun más completa, siendo posible el estudio y solución de todo un problema desde un punto de vista netamente físico.

Bibliografía

David Chandler. *Introduction to modern statistical mechanics.* Oxford University Press, 1987.

O. F. Cook. Factors of species-formation. *Science*, 23:506–507, 1906.

Colin Cooper, Martin E. Dyer, y Velumailum Mohanaraj. On the imitation strategy for games on graphs. *CoRR*, págs. –1–1, 2011.

Andreas V. M. Herz. Collective phenomena in spatially extended evolutionary games. *Journal of Theoretical Biology*, 169(1):65–87, 1994.

R. k. Pathria y Paul D. Beale. *Statistical Mechanics.* Academic press.

R. Liebmann. *Statistical Mechanics of Periodic Frustrated Ising Systems.* Springer-Verlag, 1986.

Jacek Miękisz. Statistical mechanics of spatial evolutionary games. *Journal of Physics A*, 37(42), 2004.

J. F. Nash. Equilibrium points in n-person games. *P. Natl. Acad. Sci. USA*, 36:48–49, 1950.

Martin A. Novak. *Evolutionary dynamics: Exploring the equations of life.* Belknap/Harvard.

Martin A. Novak. Five rules for the evolution of cooperation. *Science*, 314, 2006.

Martin A. Novak y Robert M. May. Evolutionary games and spatial chaos. *Nature*, 359:826–829, 1992.

F. Reif. *Fundamentals of statistical and thermal physics.* 2009.

Carlos P. Roca, José A. Cuesta, y Ángel Sánchez. Evolutionary game theory: Temporal and spatial effects beyond replicator dynamics. *Physics of Life Reviews*, 6:208–249, 2009.

Brian Skyrms y Robin Pemantle. A dynamic model of social network formation. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 97(16):9340–9346, 2000.

J. Maynard Smith y G. R. Price. Logic of animal conflict. *Nature*, 246:15–18, 1973.

P. D. Taylor y L. B. Jonker. Evolutionary stable strategies and game dynamics. *Math. Biosci.*, 40:145–156, 1978.

Arne Traulsen y Martin A. Novak. Evolution of cooperation by multilevel selection. *PNAS*, 103(29):10952–10955, 2006.