

# Multilevel selection in causal models: the multiplicative nature of evolutionary and probabilistic selection processes as the general driver for the irreversibility emergence of cooperation and specialization.\*

Gustavo Landfried<sup>1</sup>

1. Universidad de Buenos Aires. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Departamento de Computación. Buenos Aires, Argentina

Correo: [glandfried@dc.uba.ar](mailto:glandfried@dc.uba.ar)

February 28, 2022

## Abstract

Para explicar por qué las grandes transiciones evolutivas son tan comunes en la historia de la vida necesitamos encontrar las causas que sistemáticamente generan la emergencia irreversible de la cooperación y la especialización. Para este propósito es necesario considerar selección tanto a nivel individual como a nivel grupal. El co-autor del concepto de transiciones evolutivas mayores (Szathmáry) propuso recientemente analizar la evolución de las poblaciones sujetas a selección multinivel mediante modelos jerárquicos bayesianos, haciendo uso del isomorfismo entre la teoría de la evolución y la inferencia bayesiana. Sin embargo, la propuesta sigue abierta.

En este trabajo especificamos un modelo causal probabilístico, en el que los individuos se ven afectados por el ambiente y por los comportamientos sociales de cooperación y desertión de su contexto. Incluso bajo este conjunto mínimo de hipótesis, donde consideramos individuos *incondicionalmente* cooperadores que generan un bien común que puede ser explotado por individuos desertores sin que reciban a cambio algún tipo de castigo (e.g fin de la cooperación), la inferencia probabilística muestra que los individuos cooperadoras se ven favorecidos mediante selección multinivel. Además, mostramos que apenas surge la cooperación, aparece una ventaja a favor de las estrategias especialistas. Como la estrategias especialistas están individualmente mal adaptadas al ambiente, se crea una irreversibilidad de la transiciones evolutivas.

El motivo por el cual surge una ventaja a favor de la cooperación y la especialización en este simple modelo causal se debe a la naturaleza multiplicativa (no-ergódica) de la teoría de la probabilidad y a su isomorfismo con la teoría de la evolución.

## 1 Introducción

En el último tercio de la historia del Universo, en algún momento hace aproximadamente 4000 millones de años, apareció en la tierra una forma de organización de la materia capaz de auto-replicarse. El crecimiento de estos linajes siguieron procesos multiplicativos y ruidosos: secuencias de probabilidades de supervivencia y reproducción. Los errores producidos durante la replicación diversificaron las formas de vida, y las tasas de crecimiento de las diferentes estrategias favorecieron a aquellas mejor adaptadas al ambiente. Desde aquel momento hasta ahora la vida adquirió una extraordinaria complejidad, tanto a nivel de cooperación como de especialización.

La complejidad actual de la vida es consecuencia de una serie de transiciones evolutivas en las que entidades capaces de autoreplicación luego de la transición pasan a formar parte de unidades cooperativas de nivel superior [2–4]. Algunas de las transiciones paradigmáticas son: de las células procariotas a las eucariotas; de los protozoa a los animales, plantas y hongos (diferenciación celular

---

\*<https://github.com/glandfried/transitions/releases/download/doc1.0.1/landfried-transiciones.pdf>

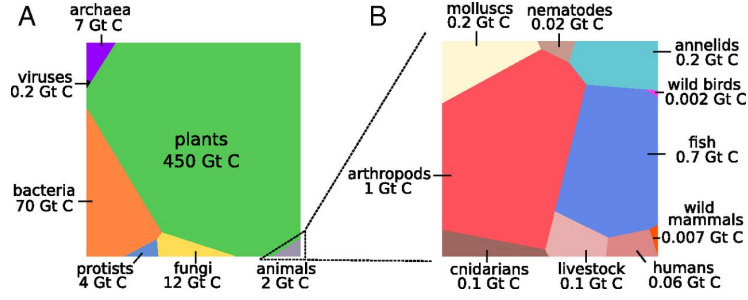


Figure 1: Distribución de la biomasa en la Tierra estimada por Bar-On et al. [1].

y emergencia de organismos multicelulares); y de los individuos solitarios a las sociedades. ¿Cómo se explica esta tendencia permanente de la vida en favor de la cooperación y la especialización?

En evolución se dice que el crecimiento de un linaje en el tiempo,  $\omega(t)$ , está gobernado por una secuencia estocástica de tasas de supervivencia y reproducción  $f(\cdot)$  dependientes de un ambiente aleatorio  $a$ ,

$$\omega(T) = \prod_t^T f(a(t)) \approx g^T \quad (1)$$

donde  $a(t)$  representa el estado del ambiente en el tiempo  $t$  y  $g$  representa la tasa de crecimiento característica cuando  $T$  es suficientemente grande. Por ejemplo, supongamos que la naturaleza lanza una moneda, si sale cara la población se reproduce 50% y si sale seca sobrevive 60%.

$$f(a) = \begin{cases} 1.5 & a = \text{Cara} \\ 0.6 & a = \text{Sello} \end{cases} \quad (2)$$

Un ejemplo similar fue analizado por Lewontin y Cohen (1969) [5], en el que la población se reproduce 70% o sobrevive 50%. Diferentes estrategias  $e$  las podemos describir con diferentes funciones  $f_e(a)$ . Según el modelo estándar de evolución, conocido como *replicator dynamic* [6], el cambio de la proporción de una estrategia en la población,  $x_e$ , está determinado por su tasa de crecimiento característica  $g_e$ ,

$$x'_e = \frac{x_e g_e}{\sum_i x_i g_i} \quad (\text{Replicator dynamic})$$

donde el denominador actúa como constante de normalización. ¿Cuál es la tasa de crecimiento característica  $g$ ? Buena parte de la literatura en evolución basa su análisis en poblaciones de tamaño infinito y considera que la estimación correcta se obtiene mediante el valor esperado,  $g^t = \langle \omega \rangle_t$ .

$$\langle \omega \rangle_t = \sum_{\omega \in \Omega_t} \omega \cdot P(\omega) \quad (3)$$

Donde  $\Omega_t$  es el conjunto de todas las posibles trayectorias de los recursos en el tiempo  $t$ , y  $P(\omega)$  es la probabilidad de que ocurra el estado de los recursos  $\omega$ . En el ejemplo de la moneda, el valor esperado en los dos primeros pasos temporales es,

$$\begin{aligned} \langle \omega_e \rangle_1 &= 1.5 \cdot \frac{1}{2} + 0.6 \cdot \frac{1}{2} = 1.05 \\ \langle \omega_e \rangle_2 &= 1.5^2 \cdot \frac{1}{4} + 2(0.6 \cdot 1.5 \cdot \frac{1}{4}) + 0.6^2 \cdot \frac{1}{4} = 1.05^2 \end{aligned} \quad (4)$$

Es decir, la tasa de crecimiento estimada según el valor esperado es de 5% por cada paso temporal,  $\langle \omega \rangle_t = 1.05^t$ . Y efectivamente eso es lo que ocurre con el promedio de varias trayectorias individuales,  $\omega(t)$ .

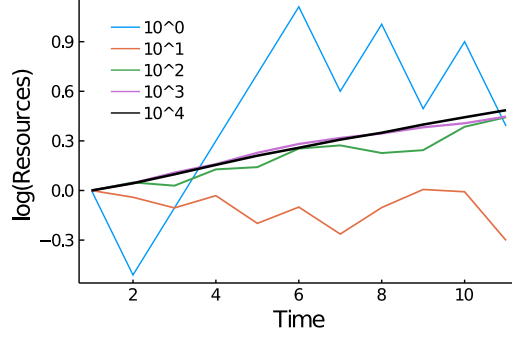


Figure 2: Promedio de los recursos individuales en el tiempo para diferentes tamaños de la población, en escala logarítmica. A medida que aumentamos el tamaño de la población, el promedio se acerca al valor esperado  $\langle \omega \rangle_t = 1.05^t$ .

Sin embargo, el valor esperado no representa lo que le ocurre a los agentes en el tiempo. Individualmente, todas las trayectorias pierden a largo plazo a una tasa cercana al 5%. Las trayectorias observadas en la figura 3a son variables, pero cuanto más tiempo observemos el sistema más suave se vuelven esas líneas (figura 3b).

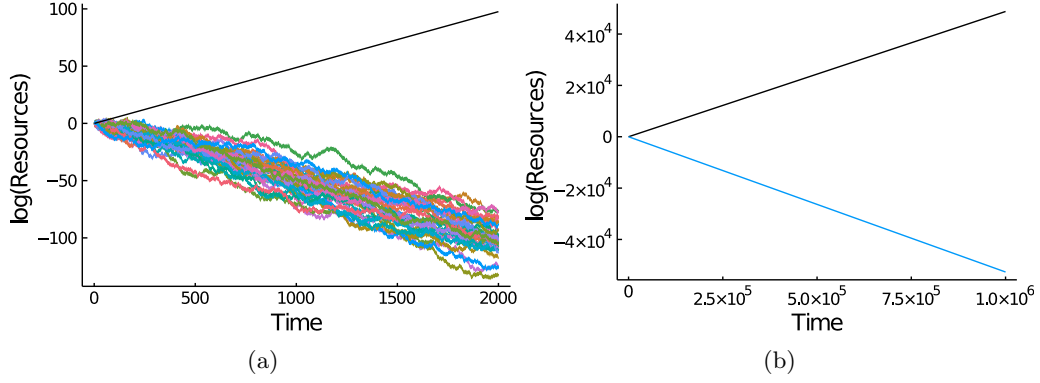


Figure 3: La recta negra representan el valor esperado. Figura 3a: tamaño de los recursos individuales en el tiempo,  $\log(\omega(t))$ . Figura 3b: con suficiente tiempo todas las trayectorias individuales se pegan a la recta azul.

Cuando lo que le ocurre a los agentes individuales en el tiempo puede describirse mediante el valor esperado de los estados del sistema, luego se dice que el proceso es ergódico [7]. Sin embargo, las condiciones para que esto se cumpla son muy restrictivas y no se satisfacen en el caso de los procesos multiplicativos. Para calcular la tasa de crecimiento  $g$ , primero expresaremos la productoria de la siguiente manera,

$$\omega(T) = \prod_{t=1}^T f(a(t)) = f(\text{cara})^{n_1} f(\text{sello})^{n_2} \quad (5)$$

donde  $n_1$  y  $n_2$  representa la cantidad de ocurrencias de  $f(\text{cara})$  y  $f(\text{seca})$ , con  $n_1 + n_2 = T$ . En el límite,  $T \rightarrow \infty$  todas las trayectorias individuales estarán determinadas por la misma tasa de crecimiento  $g$ .

$$\begin{aligned} \lim_{T \rightarrow \infty} \omega_e(T) &= g^T \\ \left( \lim_{T \rightarrow \infty} \omega_e(T) \right)^{1/T} &= g \\ \lim_{T \rightarrow \infty} f(\text{cara})^{n_1/T} f(\text{seca})^{n_2/T} &= g \end{aligned} \quad (6)$$

Donde las frecuencias  $\frac{n_1}{T}$  y  $\frac{n_2}{T}$  en el límite  $T \rightarrow \infty$  son iguales a las probabilidades de los estados ambientales  $p$ . Por lo tanto, la tasa de crecimiento es,

$$g = (1.5 \cdot 0.6)^{1/2} \approx 0.95 \quad (7)$$

Esta fórmula, que permite computar la tasa de crecimiento a largo plazo de las trayectorias individuales, ha sido usada previamente en la literatura de evolución bajo el nombre de *media geométrica* [8]. La media geométrica es siempre menor a la media aritmética (o valor esperado). Esto se debe a que en los procesos multiplicativos los impactos físicos de las pérdidas suelen ser más fuertes que los de las ganancias. En un caso extremo, un único cero en la productoria alcanza para generar su extinción.

## 1.1 Cooperación

Como consecuencia de la no-ergodicidad de los procesos multiplicativos, las fluctuaciones tienen un efecto negativo en las tasas de crecimiento individuales. Yaari-Solomon [9] and Peters-Adamou [10] (de aquí en adelante Yaari y Peters) estudian las consecuencias que la siguiente estrategia cooperativa tiene sobre la tasa de crecimiento de los agentes.

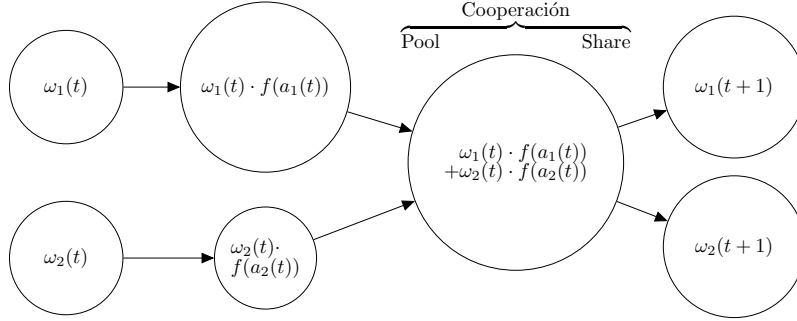


Figure 4: Los agentes comienzan con los mismos recursos iniciales, los actualizan independientemente de acuerdo con la ecuación 2, y finalmente lo redistribuyen en partes iguales.

En la figura 5 mostramos la trayectoria de un agente en un grupo cooperador de tamaño 33. Grupos enteramente cooperadoras reducen sus fluctuaciones, generando un aumento en la tasa de

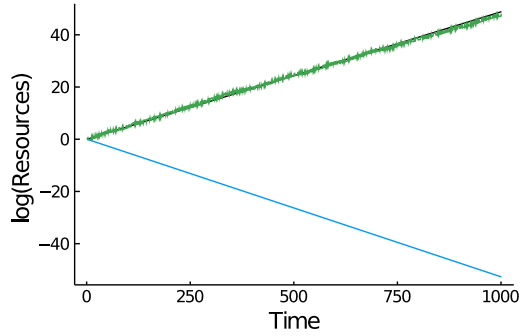


Figure 5: Los recursos de un individuo en un grupo cooperativo de tamaño 33 (recta verde) se aproxima a la media aritmética (la recta negra debajo de la recta verde). Como referencia visual mostramos la media geométrica que gobierna la tasa de crecimiento de los individuos (recta azul).

crecimiento de todos sus miembros.

**Selección multinivel** Para demostrar la ventaja evolutiva de la cooperación en presencia de desertores es necesario considerar selección tanto a nivel individual como a nivel grupal. El co-autor del concepto de transiciones evolutivas (Szathmáry [3, 4]) propuso recientemente analizar la evolución de las poblaciones sujetas a selección multinivel mediante modelos jerárquicos bayesianos [11], haciendo uso del isomorfismo entre la teoría de la evolución y la inferencia bayesiana [12, 13]. Sin embargo, este trabajo no provee ningún modelo que realice selección multinivel, por lo que la propuesta sigue abierta. En este trabajo demostramos la ventaja evolutiva de la cooperación en presencia de desertión mediante un modelo causal probabilístico que represente evolución bajo selección multinivel. Hasta donde sabemos, nuestro trabajo sería el primero en desarrollar un modelo jerárquico bayesiano para resolver un problema de evolución bajo selección multinivel.

## 2 Metodología

En esta sección presentamos el isomorfismo entre las teorías de la probabilidad y de la evolución. En la sección “Resultados” demostraremos la ventaja evolutiva de la cooperación, la especialización y su irreversibilidad mediante un modelo jerárquico bayesiano con una interpretación causal que representa evolución bajo selección multinivel.

### 2.1 Teoría de la probabilidad y modelos causales

La teoría de la probabilidad es el enfoque más utilizado en la actualidad para computar la incertidumbre. Sus reglas han sido derivadas a partir de varios sistemas axiomáticos, conceptualmente distintos e independientes entre sí, [14], lo cual es uno de los puntos fuertes a su favor. Pero quizás más importante es que su aplicación estricta garantiza la maximización de la incertidumbre dada la información empírica y formal (datos y modelos causales) [15], fuente de validación para las proposiciones empíricas.

La teoría de la probabilidad puede resumirse en dos reglas: la regla de la suma y la regla del producto. La regla del producto permite describir modelos multidimensionales a través de mecanismos causales: distribuciones de creencias sobre cada uno de los efectos, dados los valores ocultos de sus causas (probabilidades condicionales). La regla de la suma, por su parte, predice el comportamiento de una variable (probabilidades marginales) con la contribución de todas las hipótesis contradictorias del modelo causal multidimensional. Los modelos gráficos son una herramienta bien establecida en probabilidad debido a que: 1. ofrecen un lenguaje intuitivo para expresar sin ambigüedad todas las hipótesis; 2. reducen la dimensionalidad de la distribución de probabilidad conjunta; 3. y permiten realizar inferencia de forma eficiente a través del algoritmo suma-producto [16]. Para utilizar los modelos gráficos no se requiere una interpretación causal, de hecho las probabilidades condicionales pueden expresarse en cualquier orden.

Son varias las ventajas que se consiguen al definir las probabilidades condicionales en base a interpretaciones causales [17]. La ciencia elabora sus teorías en base a historias causales: mecanismos estables y autónomos que inducen probabilidades condicionales entre causas y efectos. En este sentido, justificar las probabilidades condicionales en base a una historia causal es una forma más natural de expresar lo que sabemos o creemos sobre el mundo. Además, la interpretación causal también modulariza las probabilidades condicionales: eventuales cambios en alguno de los mecanismos causales afectan localmente la topología de la red bayesiana, permitiendo predecir el efecto de las intervenciones externas con un mínimo de información adicional. Por estos motivos, en este trabajo expresaremos los modelos gráficos en términos de relaciones causales.

## 2.2 Isomorfismo entre las teorías de la evolución y la probabilidad

De la regla del producto obtenemos inmediatamente el teorema de Bayes con el que podemos computar la incertidumbre sobre el espacio de hipótesis ocultas dados los datos y el modelo:

$$\underbrace{P(\underbrace{\text{Hipótesis}_i}_{\text{Oculto}} | \underbrace{\text{Datos}}_{\text{Observado}})}_{\text{Posterior}} = \frac{\underbrace{P(\text{Datos} | \text{Hipótesis}_i)}_{\text{Verosimilitud}} \underbrace{P(\text{Hipótesis}_i)}_{\text{Prior}}}{\underbrace{P(\text{Datos})}_{\text{Evidencia o predicción a prior}}} \quad (8)$$

donde la única variable libre es la hipótesis  $i$ . Los datos y el modelo están fijos. La verosimilitud y la evidencia son ambas probabilidades de los datos, por lo que pueden ser vistas como predicciones. Cuando el dato es una variable discreta, las predicciones siempre toman valores entre 0 y 1. A diferencia de la verosimilitud, que realiza una predicción distinta por cada hipótesis, la evidencia realiza un promedio de todas las predicciones, pesado por la probabilidad a priori de las hipótesis,

$$P(\text{Datos}) = \sum_i P(\text{Datos} | \text{Hipótesis}_i) P(\text{Hipótesis}_i) \quad (9)$$

La evidencia funciona entonces como una constante de normalización. Luego, la verosimilitud es lo único que actualiza la distribución de probabilidad de la hipótesis, por lo que el posterior no es más que la probabilidad del prior no filtrada por la verosimilitud.

Recientemente se ha identificado un isomorfismo entre las ecuaciones fundamentales de la teoría de la evolución (replicator dynamic) y la teoría de la probabilidad (teorema de bayes) [12,13]. El isomorfismo es obvio cuando asociamos la probabilidad de las hipótesis con la proporción de las estrategias en la población y la verosimilitud con sus aptitudes,

Teorema de Bayes	Replicator dynamic
Prior $P(H)$	Distribución de estrategias $x_e$
Verosimilitud $P(D H)$	Aptitud $f_e(a)$
Posterior $P(H D)$	Nueva distribución de estrategias $x'_e$
Evidencia $P(D)$	Aptitud media de la población $\sum_e x_e f_e(a)$

En base a este isomorfismo, Czégel, Zachar y Szathmáry propusieron recientemente analizar la evolución de una población sujeta a selección multinivel a través de modelo bayesianos jerárquicos [11]. Para ello exhiben una serie de modelos gráficos sin especificar las probabilidades condicionales.

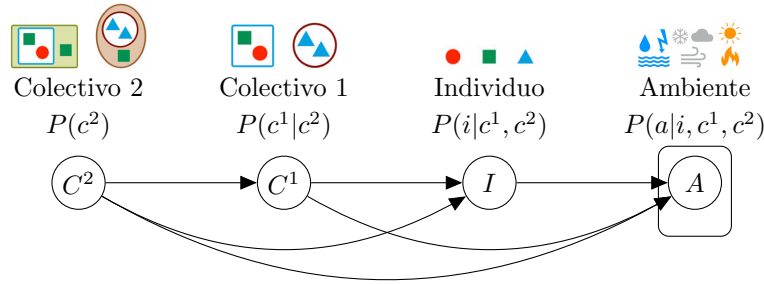


Figure 6: Modelo propuesto por Czégel, Zachar y Szathmáry [11] para representar selección multinivel. La caja representa repetición de la variable. Usualmente las mayúsculas son nombres de variables, y las minúsculas son sus valores específicos.

La validez de este modelo es trivial en tanto la regla del producto siempre permite la siguiente descomposición,

$$P(a, i, c^1, c^2) = P(a | i, c^1, c^2) P(i | c^1, c^2) P(c^1 | c^2) P(c^2) \quad (10)$$

Sin embargo el modelo no expresa la relación causal entre las variables. Esto se constata en todas las distribuciones de probabilidad condicional. En un extremo, el colectivo de nivel 2  $C^2$ , que está compuesta tanto por el colectivo de nivel 1 y por los individuos, aparece en el modelo como una variable independiente. En el otro extremo, el ambiente  $A$ , que suele considerarse en los modelos causales evolutivos como una variable aleatoria independiente, aparece en este modelo como dependiente de los individuos y los colectivos. Y a la inversa, todas los colectivos e individuos aparecen independientes del ambiente.

### 2.3 Un modelo causal básico: ventaja para los individuos generalistas

El modelo causal básico que presentamos aquí sirve para introducir la metodología que utilizaremos en la sección “Resultados”, y la conclusión que de él saquemos será de interés más adelante. En ellos, los estados ambientales binarios dependen de un probabilidad  $p$  (por ejemplo  $p$  es la probabilidad de la moneda de salir cara).

$$P(a) = p^a(1 - p)^{(1-a)} \quad (11)$$

Si bien tenemos la libertad de proponer cualquier conjunto de estrategias, vamos a considerar sólo aquellas que reparten un recurso limitado  $R$  entre los estados binarios del ambiente, con  $0 \leq e \leq R$ . La estrategia propuesta por Lewontin-Cohen es  $e = 1.7$  con  $R = 2.2$ , y la de Peters es  $e = 1.5$  con  $R = 2.1$ . Para expresar las estrategias con un sólo parámetro, vamos a trabajar solamente con la familia de aptitudes en la que  $R = 1$ ,  $f(e, a)$ .

$$f(e, a) = \begin{cases} e & a = 1 \\ 1 - e & a = 0 \end{cases} \quad (12)$$

Ahora, todas las estrategias están entre 0 y 1: la estrategia  $e = 1.5/2.1 \approx 0.71$  es la propuesta por Peters, y la estrategia  $e = 1.7/2.2 \approx 0.77$  es la propuesta por Lewontin-Cohen. Para ver otras formas de definir esta misma función, ver la ecuación 11 de Yaari-Solomon [9]. Para definir la probabilidad de las estrategias dado el ambiente,  $P(e|a)$ , necesitamos que el conjunto de estrategias integren 1. Digamos, por ahora, que la probabilidad de la estrategia es proporcional a su aptitud,

$$P(e|a) \propto e^a(1 - e)^{1-a} = f(e, a) \quad (13)$$

Esto nos permite definir parcialmente un modelo gráfico con una interpretación causal, en el

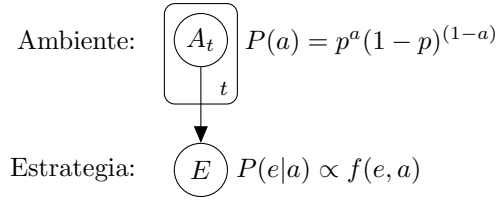


Figure 7: Modelo causal en el que el ambiente afecta a los individuos.

que el ambiente es una variable aleatoria independiente y las estrategias dependen de los estados observados del ambiente. El resultado del posterior nos indicará la estabilidad evolutiva de las estrategias.

Supongamos que los estados del ambiente se generan con probabilidades  $P(A = 1) = 0.71$  y  $P(A = 0) = 0.29$ . En la figura 8 mostramos cómo cambia el posterior de las estrategias a medida que agregamos observaciones al modelo.

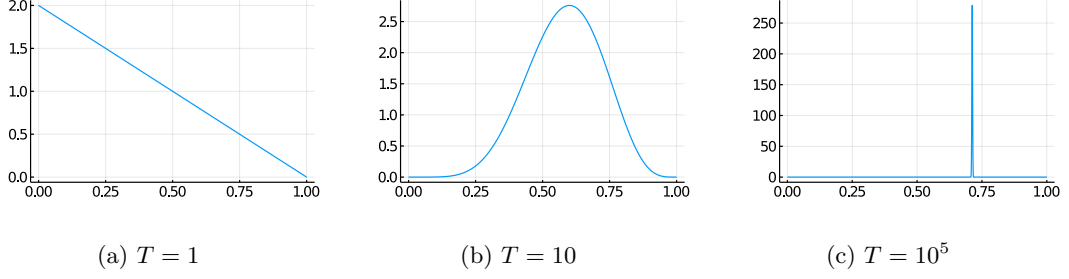


Figure 8: Probabilidad posterior de las estrategias a medida que avanza el tiempo ( $T = 1$ ,  $T = 10$ ,  $T = 10^5$ ).

El proceso evolutivo selecciona la estrategia individual más generalista de todas, la que reparte los recursos en la misma proporción que se generan los estados del ambiente. Cuando el ambiente genera los estados con una probabilidad  $p = 0.71$ , entonces la estrategia mejor adaptada es  $e = 0.71$ . La selección de estrategias individuales, ahora intuitiva, será diferente y quizás contra-intuitiva cuando incorporemos al modelo la posibilidad de cooperación y desertión.

### 3 Resultados

En esta sección extenderemos el modelo causal propuesto en la sección “Metodología” incorporando comportamientos incondicionalmente cooperativos, como el presentado en la sección “Introducción”, incluyendo comportamientos desertores (que reciben el beneficio de la cooperación sin aportar al mismo).

#### 3.1 Modelo causal extendido

Los individuos están distribuidos en el espacio y pueden interactuar solamente con los miembros de la misma región. Supongamos que tenemos regiones de  $N$  individuos en el que  $n$  son cooperadores y  $N - n$  desertores. Luego, hay  $N + 1$  tipos de regiones posibles, desde  $n = 0$  (todos desertores) hasta  $n = N$  (todos cooperadores). Luego, si cada individuo pertenece a una única región necesitamos  $M = N(N + 1)$  individuos totales,  $i \in \{1, \dots, M\}$ . Los individuos  $i$  están caracterizados por tres atributos: la región a la que pertenece,  $\text{region}(i) = i \text{ div } N$ ; y si su comportamiento social es cooperador,  $\text{coop}(i) = i \bmod N < \text{region}(i)$  (los primeros  $n$  individuos de la región son cooperadores y el resto desertores); y la estrategia  $e_i$  que utilizan para alocar recursos  $f(e, a)$  (ecuación 12). Por combinatoria, será más probable a priori que los individuos habiten regiones mixtas.

$$P(i) = \frac{1}{N} \mathcal{B}(\text{region}(i) | N, 0.5) \quad (14)$$

donde la distribución binomial  $\mathcal{B}$  otorga más peso a los individuos de las regiones mixtas, el parámetro 0.5 indica un prior uniforme entre los comportamientos sociales cooperador y desertor, y el factor  $\frac{1}{N}$  indica que todos los individuos de la misma región empiezan con los mismos recursos iniciales. Como hemos visto en la sección “Metodología”, la probabilidad de los estados ambientales es,

$$P(a) = p^a (1 - p)^{1-a} \quad (15)$$

pero ahora en cada tiempo  $t$  tenemos un vector  $\vec{a}$ , en el que el  $i$ -ésimo estado ambiental influencia al  $i$ -ésimo individuo,

$$P(i | \vec{a}) = \frac{e_i^{a_i} (1 - e_i)^{1-a_i}}{\sum_j e_j^{a_j} (1 - e_j)^{1-a_j}} \propto e_i^{a_i} (1 - e_i)^{1-a_i} \quad (16)$$



Ahora sin embargo, los agentes también están influenciados por los recursos de los otros agentes en el tiempo anterior,

$$P(i^{t+1}|i^t) = \begin{cases} 1/N & \text{coop}(i^t) \wedge (\text{region}(i^{t+1}) = \text{region}(i^t)) \\ 1 & \neg \text{coop}(i^t) \wedge i^{t+1} = i^t \\ 0 & \text{else} \end{cases} \quad (17)$$

Los individuos cooperadores dividen la riqueza en partes iguales con los miembros de la misma región, y los individuos desertores se quedan con toda su riqueza. Finalmente, los grupos están constituidos por los miembros de cada región,  $P(g|i) = \mathbb{I}(\text{region}(i) = g)$ , la función indicadora que es 1 cuando los individuos pertenecen a la región  $g$  y 0 en otro caso. En resumen, en cada

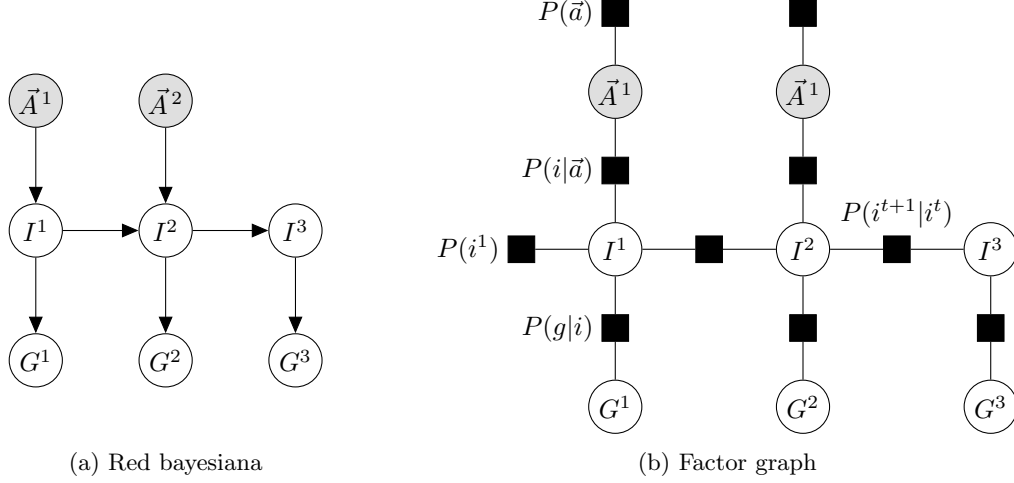


Figure 9: Modelo jerárquico. Figura 9a: las dependencias probabilísticas que surge del modelo causal multinivel. Figura 9b: el grafo de factores inducido por la red bayesiana, que será utilizado para aplicar el algoritmo suma-producto. Las variables en gris se consideran observables.

tiempo  $t$  el ambiente influencia a los individuos, y los individuos influncian a los grupos de su propio tiempo y a los individuos del tiempo  $t + 1$ . Este modelo tiene 3 hiperparámetros: el vector de estrategias  $\vec{e}$ , la probabilidad del ambiente  $p$ , y el tamaño de los grupos  $N$ .

El problema evolutivo que nos interesa es la selección de los individuos cooperadores dado el ambiente dentro de cada grupo (nivel 1),  $P(\text{coop}(i^T)|\vec{a}^1, \dots, \vec{a}^{T-1}, g)$ , la selección de los grupos dado el ambiente (nivel 2),  $P(g^T|\vec{a}^1, \dots, \vec{a}^{T-1})$ , y la selección de los individuos cooperadores dado el ambiente integrando todos los grupos (multinivel),  $P(\text{coop}(i^T)|\vec{a}^1, \dots, \vec{a}^{T-1})$ . La selección multinivel se obtiene integrando el producto de las selecciones de nivel 1 y 2,

$$\underbrace{P(\text{coop}(i^T)|\vec{a}^1, \dots, \vec{a}^{T-1})}_{\text{Selección multinivel}} = \sum_{g=0}^N \underbrace{P(\text{coop}(i^T)|\vec{a}^1, \dots, \vec{a}^{T-1}, g)}_{\text{Selección de nivel 1}} \cdot \underbrace{P(g^T|\vec{a}^1, \dots, \vec{a}^{T-1})}_{\text{Selección de nivel 2}} \quad (18)$$

Una forma alternativa de calcular la marginal de la selección multinivel (Eq. 18) es integrando la probabilidad de los individuos cooperadores dado los ambientes

$$P(\text{coop}(i^T)|\vec{a}^1, \dots, \vec{a}^{T-1}) = \sum_{j=1}^M P(I^T = j|\vec{a}^1, \dots, \vec{a}^{T-1}) \mathbb{I}(\text{coop}(j)) \quad (19)$$

donde  $\mathbb{I}(\cdot)$  es la función indicadora. Luego (una demostración matemática detallada se encuentran

en la sección “Posteriores de los individuos en el modelo causal extendido” del apéndice.)

$$P(k|\vec{a}^1, \dots, \vec{a}^T) = \begin{cases} P(k) \prod_{t=1}^T P(k|\vec{a}^t) & r = 0 \\ P(k) \prod_{t=1}^T \sum_j^{\text{socios}(r)} \frac{1}{N} P(j|\vec{a}^t) & r = N \\ \left( P(k) \prod_{t=1}^T P(k|\vec{a}^t) \right) + \left( \sum_{t=1}^T P(c|\wedge_{q=1}^t \vec{a}^q) \prod_{q=t+1}^T P(k|\vec{a}^q) \right) & 0 < r < N \end{cases} \quad (20)$$

donde  $r = \text{region}(k)$  es la región a la que pertenece el individuo  $k$ ,  $\text{socios}(r)$  es el conjunto de individuos cooperadores de la región  $r$ , y  $c$  es un individuo cooperador de esa región,  $c \in \text{socios}(r)$ .

### 3.2 La naturaleza multiplicativa de las teorías de la evolución y la probabilidad

Incluso si nuestro modelo causal no presupone ningún tipo de proceso para actualizar los recursos, el resultado de la inferencia es proporcional a los recursos obtenidos a través de un proceso multiplicativo. Todos los supuestos de nuestro modelo se encuentran explicitados en la red bayesiana de la figura 9. Los individuos se ven afectados solamente por el ambiente y por los comportamientos sociales de cooperación y deserción de su contexto. Sin embargo, nuestro modelo causal probabilístico y el proceso multiplicativo analizado en la introducción son equivalentes. Una demostración matemática detallada se encuentran en la sección “Isomorfismo del modelo causal extendido” del apéndice. En general, el posterior de los individuos no es más que la proporción de recursos que maneja (en artículo largo mostramos todos los pasos).

$$P(k|\vec{a}^1, \dots, \vec{a}^T) = \frac{\omega_k(T)}{\sum_j \omega_j(T)} \quad (21)$$

La proporcionalidad entre la probabilidad a posteriori de los individuos y las trayectorias de los recursos estudiada en la “Introducción” nos permite trabajar indistintamente con una u otra expresión.

La actualización multiplicativa de las probabilidades de los individuos, que surge naturalmente de aplicar las reglas de la probabilidad al modelo causal, está en línea con la idea largamente establecida en la teoría de la evolución de que el crecimiento de los linajes siguen procesos multiplicativos [8, 18]. Esta coincidencia es un apoyo adicional a la hipótesis de isomorfismo entre las teorías de la evolutivas y probabilísticas, previamente identificado entre sus ecuaciones fundamentales: el teorema de bayes y el replicator dynamic [12, 13].

### 3.3 Dilema de los bienes comunes

En las últimas décadas la biología evolutiva ha comenzado a adoptar la analogía de la “tragedia de los comunes” [19]. Este concepto contiene la idea de que los bienes comunes tienen una estructura de pagos isomorfa al dilema del prisionero de  $N$  jugadores [20]. En un dilema del prisionero de dos jugadores, cooperar implica un coste  $c$  para que la otra persona reciba un beneficio  $b$ , con  $b > c$ , y desertar significa negarse a cooperar y no conlleva ningún coste.

$$\begin{matrix} & C & D \\ \begin{matrix} C \\ D \end{matrix} & \begin{pmatrix} b-c & -c \\ b & 0 \end{pmatrix} \end{matrix} \quad (22)$$

Los jugadores ganan más si optan por la cooperación mutua que por la deserción mutua, ya que  $b - c > 0$ . Sin embargo, independientemente de lo que haga el otro jugador, es mejor no cooperar: si mi compañero deserta, es mejor para mí desertar que cooperar, ya que  $0 > -c$ ; si mi compañero coopera, sigue siendo mejor para mí desertar que cooperar, ya que  $b > b - c$ . De ahí el dilema: aunque la cooperación mutua es un resultado preferible, ningún individuo tiene el incentivo de cooperar.

Si nuestro modelo causal tuviera una estrucutra de pagos isomorfa al dilema del prisioner, entonces los desertores tendrían una tasa de crecimiento mayor a lo cooperadores. Sin embargo, el primer desertor de un grupo enteramente cooperadora obtiene una tasa de crecimiento menor a la que tenía antes de desertar. En la figura 10 podemos observar las trayectoria de los recursos, equivalente el posterior proporcional (ver sección anterior), de los individuos que están en un grupos de tamaño 100. Los recursos del primer individuo desertor (grupo azul con 1 desertor),

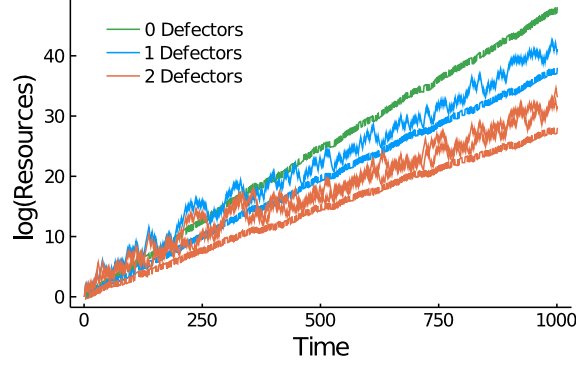


Figure 10: Los colores representan los grupos de tamaño 100 con 0, 1 y 2 desertores. Las curvas de los individuos desertores son las que están arriba en cada uno de los grupos.

está por debajo de los recursos de los individuos del grupo enteramente cooperador (grupo verde con 0 desertores). La reducción de recursos le ocurre incluso al segundo individuo que cambia de comportamiento cooperador a desertor.

Desertar, en vez de aumentar la tasa de crecimiento de los individuos desertores, la reduce. Es decir, los bienes comunes no tiene la estructura del dilema del prisionero como habitualmente se afirma en la literatura. Calculemos la matriz de pagos que surge del modelo causal cooperativo. Queremos estimar la tasa de crecimiento temporal de los posteriors,

$$\frac{P(k|\vec{a}^1, \dots, \vec{a}^T)}{P(k)} \approx g(k|\vec{e}, p, N)^T \quad (23)$$

donde la aproximación es una igualdad cuando el tiempo tiende a infinito,  $\lim_{T \rightarrow \infty}$ . La tasa de crecimiento depende de los hiperparámetros del modelo,  $\vec{e}$ ,  $p$  y  $N$ . Aquí vamos a considerar únicamente los modelos en el que todos los individuos tienen la misma estrategia  $e$ . Resolveremos este problema por casos, según el comportamiento sea cooperativo,  $g_C$ , o desertivos,  $g_D$ , para diferente contextos sociales  $g_{[\cdot]}^n(k|\cdot)$ , donde  $n$  representa la cantidad de cooperadores con lo que interactúa el individuo  $k$  (excluyendo a  $k$ ). Una demostración matemática detallada se encuentran en la sección “ Tasas de crecimiento” del apéndice.

En la figura 11a mostramos el proporcional de la tasa de crecimiento en función del número de desertores totales en una grupo de tamaño 1000. En la figura 11b reesclamos la tasa de crecimiento proporcional por un factor  $R = 2.1$ , y vemos que se solapa sobre las trayectorias de los recursos presentado en la figura 10. Notar que la tasa de crecimiento del individuo desertor es mayor a la de los cooperadores sólo en las primeros pasos temporales, lo que lo coloca a los desertores en una posición relativa mejor. Pero, no importa el tamaño del grupo, siempre la mutua cooperación ofrece la tasa de crecimiento más alta, y la primera deserción produce una baja de la tasa de crecimiento incluso del individuo desertor. Las siguientes matrices resumen las tasas de crecimiento para individuos cooperadores y desertores (filas), para diferente cantidad de desertores

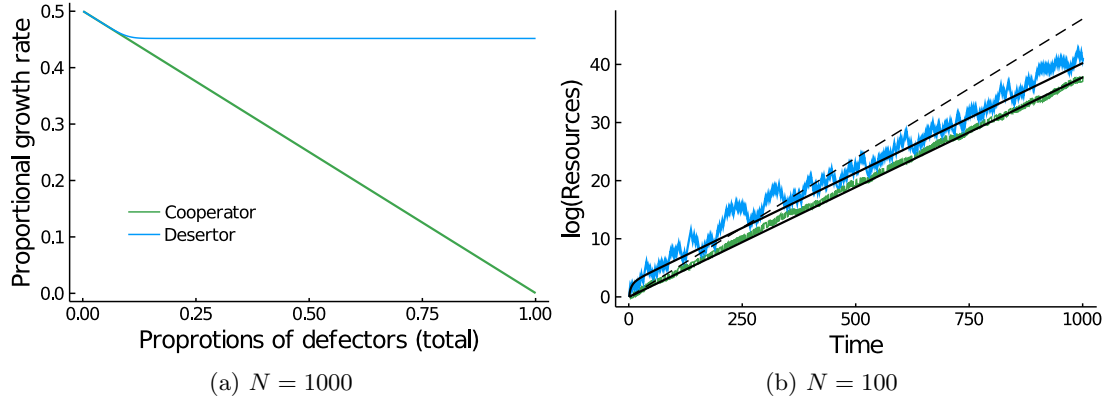


Figure 11: Figura 11a: tasa de crecimiento proporcional en grupos mixtos de tamaño 1000. Figura 11b: trayectoria de los recursos de un desertor (azul) y cooperador (verde) en un grupo de tamaño 100 con un único desertor (ver figura 10), las curvas negras son las estimaciones del crecimiento, y la curva negra punteadas son los recursos de mutua cooperación.

en el contexto social (columnas), en grupos de tamaño 2 (izquierda) y tamaño 16 (derecha).

$$\begin{aligned}
 g_{[\cdot]}^n(k|e = 0.71, p = 0.5, N = 2) & \quad g_{[\cdot]}^n(k|e = 0.71, p = 0.5, N = 16) \\
 \begin{matrix} n = 1 & n = 0 \\ \propto \begin{matrix} C & \begin{pmatrix} 0.475 & 0.226 \\ 0.452 & 0.452 \end{pmatrix} \end{matrix} \end{matrix} & \quad \begin{matrix} n = 15 & n = 14 & n = 13 & n = 12 \\ \propto \begin{matrix} C & \begin{pmatrix} 0.497 & 0.466 & 0.435 & 0.403 \\ 0.466 & 0.452 & 0.452 & 0.452 \end{pmatrix} \end{matrix} \end{matrix}
 \end{aligned}$$

El primer agente que unilateralmente “decida” desertar va a reducir su propia tasa de crecimiento. De modo similar, cuando todos (o muchos) de los miembros del grupo son desertores, el primer agente que unilateralmente “decida” cooperar, también reducirá su propia tasa de crecimiento. Esto significa que la matriz de pagos no son isomorfos al dilema del prisionero. De hecho, la estructura de pagos de la matriz izquierda se conoce como stag-hunt.

**Conclusión 1** (Los bienes comunes no son dilemas del prisionero). Sin castigos, las estrategias desertoras afectan negativamente su propia tasa de crecimiento a largo plazo debido a que su propio comportamiento aumenta las fluctuaciones de la variable aleatoria de la que dependen.

En todos los casos, la tasa de crecimiento más alta se obtiene por mutua cooperación.

### 3.4 Selección de nivel 1, nivel 2 y multinivel

En la sección anterior hemos visto que desertar unilateralmente reduce la tasa de crecimiento de los propios desertores respecto de la que podrían tener a través de la mutua cooperación. Sin embargo, la tasa de crecimiento de los cooperadores se reduce en mayor medida. Esto hace que los desertores siempre tengan una posición relativa mejor que los cooperadores de su propio grupo. Por lo tanto, la evolución favorecerá los comportamientos desertores a través de la selección individual (nivel 1). En la figura 12 podemos ver el posterior los individuos cooperadores y desertores en regiones con 1 desertor en grupos de tamaño 2 y 16. Los comportamientos desertores pueden invadir al interior de los grupos de tamaño 2, pues el posterior de los desertores rápidamente se estabiliza en 1. Sin embargo, los comportamientos desertores no pueden invadir al interior de grupos de tamaño 16, pues el posterior de ambos comportamientos nunca se estabiliza en 0 y 1.

A pesar de que los desertores puedan invadir grupos de tamaño 2, las regiones que persistan enteramente cooperadoras tendrán una gran ventaja sobre las regiones mixtas gracias a que la tasa de crecimiento de la mutua cooperación es siempre mayor que el resto. Por lo tanto, la evolución favorecerá a los grupos enteramente cooperadores a través de la selección de grupos

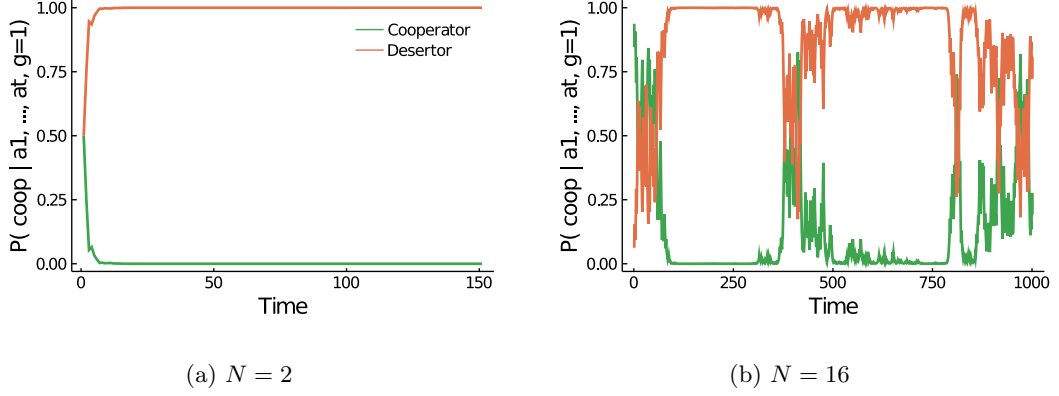


Figure 12: Posterior de los comportamientos sociales cooperador/desertor dentro de una región con 1 desertor en grupos de tamaño 2 y 16.

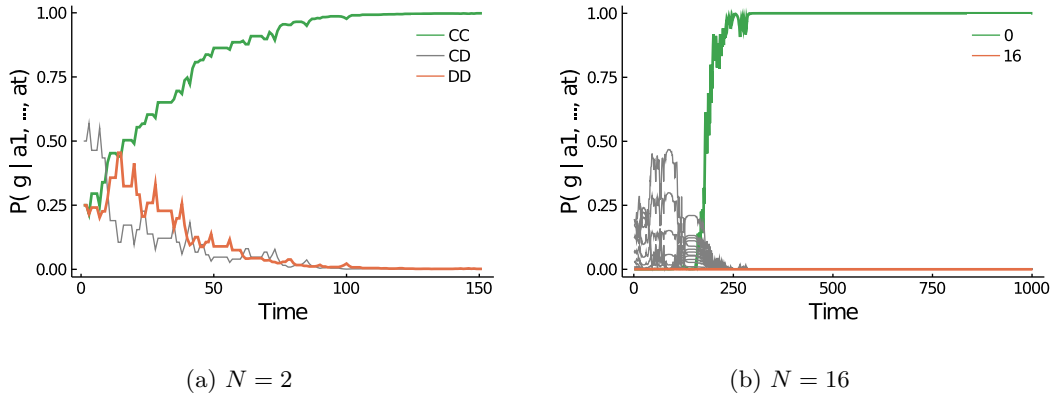


Figure 13: Selección de grupos (nivel 2) entre grupos de tamaño 2 y tamaño 16. Las rectas grises representan el posterior de grupos mixtos.

(nivel 2). En la figura 13 vemos el posterior de los grupos de tamaño 2 y 16. Notar que el prior del grupo enteramente cooperador es 0.25 en grupos de tamaño 2 y aproximadamente  $\mathcal{B} \setminus \{1\} \rightarrow \{0\} (0|N = 16, 0.5) \approx 0$  para grupos de tamaño 16. La elección de un prior que rechaza poblaciones homogéneas hace que la ventaja del grupo cooperador necesite un tiempo hasta estabilizarse. Si el prior fuera uniforme, la ventaja del grupo enteramente cooperador se vería inmediatamente. En cualquier caso, debido a que el prior de las poblaciones homogéneas nunca es cero y que la tasa de crecimiento de la población enteramente cooperadora sea superior al resto, siempre existe un tiempo  $t$  en el cual el posterior del grupo enteramente cooperador será mayor al del resto de los grupos. Cuanto más grande es  $N$ , más cerca están los cooperadores de la media aritmética, pero más peso reciben los individuos de regiones mixtas. Dada un tiempo máximo, el tamaño óptimo del grupo será siempre finito, lo que es razonable en términos evolutivos.

Cuando se produce una selección de nivel 2 a favor de los grupos enteramente cooperadores, se produce también una selección multinivel a favor de los individuos cooperadores. En la figura 14 vemos el posterior de los individuos cooperadores, integrando todos los grupos.

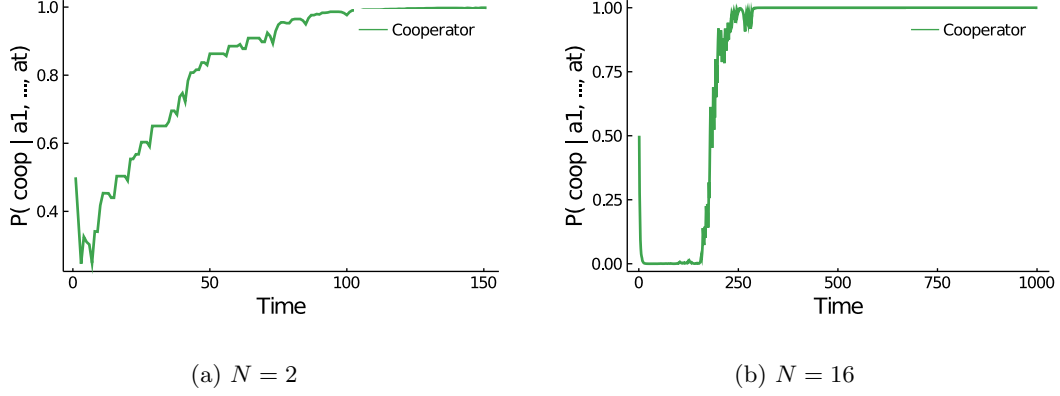


Figure 14: Selección multinivel de los individuos cooperadores cuando  $N = 2$  y  $N = 16$ .

La probabilidad de los individuos cooperadores comienza a 0.5 debido a la simetría del prior binomial entre regiones y el prior uniforme entre comportamientos cooperador y desertor. Debido a que en la mayoría de las regiones mixtas el posterior de los individuos cooperadores cae abruptamente, vemos al principio una baja en el posterior multinivel. Pero como la ventaja del grupo enteramente cooperador se impone luego de cierto tiempo (demora producida por el priori binomial), finalmente observamos que los comportamientos cooperadores pueden invadir poblaciones con desertores pues el posterior multinivel se estabiliza en 1.

**Conclusión 2** (La ventaja evolutiva de la cooperación). La selección multinivel favorece a las estrategias cooperativas incluso con grupos de tamaño mínimo (dos).

### 3.5 La ventaja de la especialización

Para explicar las transiciones evolutivas es necesario demostrar la ventaja evolutiva de la cooperación en presencia de desertión, pero también la ventaja de la especialización. Las estrategias generalistas son las que logran retornos similares en cada uno de los estados ambientales. El caso más extremo es la estrategia  $e = 0.5$ , que tiene la misma tasa de crecimiento individual  $g(k|e = 0.5, p, N = 1) \propto 0.5$  indistintamente del tipo de ambiente  $p$ . Por el contrario, las estrategias especialistas tienen altos retornos en uno de los estados ambientales y altas pérdidas en el otro. El caso extremo es la estrategia  $e = 1.0$ , inviable en ambientes estocásticos debido a que su tasa de crecimiento individual es  $g(k|e = 1.0, p, N = 1) = 0$  cuando  $p \neq 0$ .

Hemos visto en la sección “Metodología” que la estrategia individual mejor adaptada al ambiente  $p = 0.71$  fue  $e^* = 0.71$ . En general la estrategia individual óptima es  $e^* = p$ . Ahora que sabemos que existe una ventaja evolutiva a favor de la cooperación, ¿hay una estrategia mejor adaptada al ambiente? Si hubiera una ventaja a favor de la especialización esperaríamos ver que si la probabilidad del ambiente está sesgada hacia uno de los estados, entonces la estrategia óptima esté sesgada aún más,  $e^* > p > 0.5$  o  $e^* < p < 0.5$ .

En la figura 15 calculamos la tasa de crecimiento individual (líneas continuas) y cooperativa (línea punteada) de las estrategias  $e \in \{0.5, 0.71, 0.99\}$  para todos los posibles valores  $p$  del ambiente. Notar que las tasas de crecimiento individual son proporcionales a la media geométrica, que las tasas de crecimiento cooperativo son proporcionales a la media aritmética (grupos de tamaño infinito), y que ambas medias son iguales para la estrategia  $e = 0.5$ . La flecha representa la conclusión Yaari-Peters discutida en la introducción: la mutua cooperación puede aumentar la tasa de crecimiento individual, equivalente a la media geométrica, a una tasa de crecimiento cooperativa equivalente a su media aritmética. El punto rojo representa la conclusión que sacamos en la sección “Metodología”, que en un ambiente con  $p = 0.71$  la estrategia individual mejor adaptada es  $e = 0.71$ .

Con la figura 15 podemos sacar algunas conclusiones nuevas. Notar que arriba del punto rojo se encuentra la tasa de crecimiento cooperativa de la estrategia especialista  $e = 0.99$ . Esto sugiere

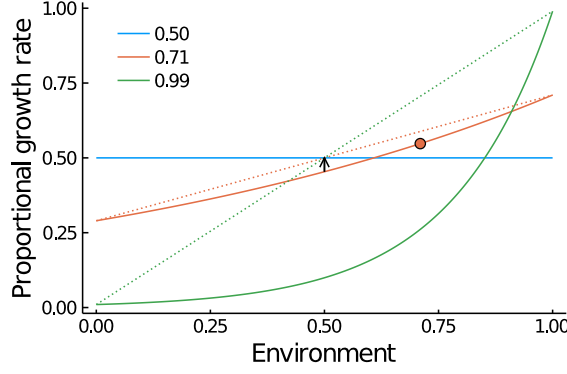


Figure 15: Tasas de crecimiento individual y cooperativa (líneas continuas y punteadas) de tres estrategias ( $e \in \{0.5, 0.71, 0.99\}$ ) en diferentes ambiente  $p$ .

que una estrategia que individualmente están mal adaptadas al ambiente, como es el caso de la estrategia especialista  $g(k|e = 0.99, p = 0.71, N = 1) < g(k|e = 0.71, p = 0.71, N = 1)$ , logra en grupos cooperativos una tasa de crecimiento que es mayor que las tasa de crecimiento que la estrategia individualmente bien adaptada logra a través de grupos cooperativos,  $g_C^{N-1}(k|e = 0.99, p = 0.71, N = \infty) > g_C^{N-1}(k|e = 0.71, p = 0.71, N = \infty)$ .

La tasa de crecimiento cooperativa la hemos calculado para grupos de tamaño infinito. Para que sea una conclusión interesante en términos evolutivos, necesitamos que este mismo resultado ocurra en grupos finitos, particularmente pequeños. En la figura 16 graficamos las tasas de crecimiento de la estrategia especialista  $e = 0.99$  para grupos cooperativos de tamaño 1 a 5.

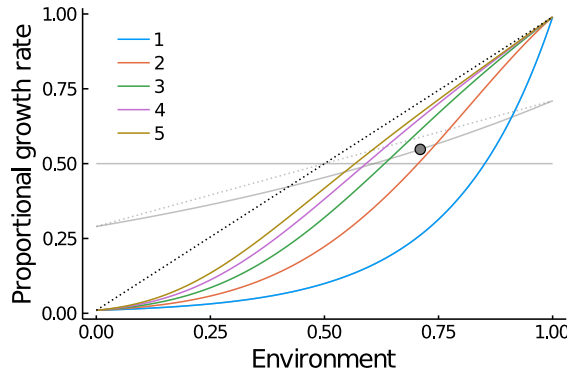


Figure 16: Tasa de crecimiento de la estrategia especialista ( $e = 0.99$ ) en función de la probabilidad del ambiente  $p$ , para grupos cooperativos de tamaño 1 a 5. La línea punteada negra represeta la tasa de crecimiento de un grupo cooperativo infinitamente grande. Las rectas grises son referencias visuales de las estrategias  $e \in \{0.5, 0.71\}$  analizadas en la figura anterior.

Notar que en un ambiente  $p = 0.71$  la estrategia especilista  $e = 0.99$  logra en grupos cooperativos de tamaño 3 una tasa de crecimiento que está por arriba de la tasa de crecimiento de la estrategia individualmente bien adaptada al ambiente  $e = 0.71$ , superando incluso la tasa de crecimiento que la estrategia individualmente bien adaptada obtiene en grupo cooperativos de tamaño infinito,  $g_C^2(k|e = 0.99, p = 0.71, N = 3) > \lim_{N \rightarrow \infty} g_C^{N-1}(k|e = 0.71, p = 0.71, N)$ ! Es extraordinario que el mismo supuesto básico que ofrece una ventaja evolutiva a favor de la cooperación, ofrezca también una ventaja evolutiva a favor de la especilización incuso en grupos

pequeños. La emergencia de la cooperación produce inmediatamente una ventaja evolutiva a favor de la especialización.

El nivel de especialización óptimo depende del tamaño de los grupos. En la figura 17 fijamos el ambiente en  $p = 0.71$  y analizamos como varía la tasa de crecimiento cooperativa de todas las posibles estrategias en grupos de tamaños 1 a 5. Cuando el grupo tiene tamaño 1, la estrategia

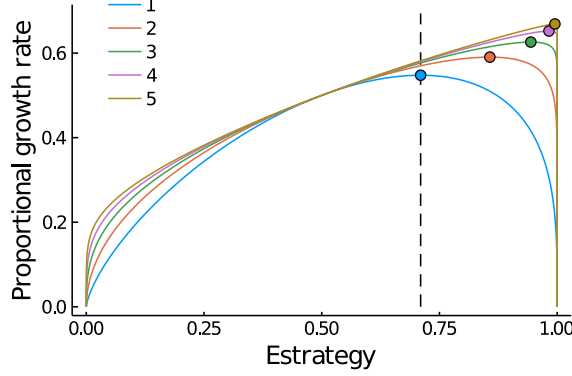


Figure 17: La tasa de crecimiento proporcional de todas las posibles estrategias para grupos enteramente cooperativos de tamaño 1 a 5, en un ambiente  $p = 0.71$ . Los puntos indican la estrategia óptima en cada uno de los tamaños.

óptima es  $e^* = p$ . Pero apenas surge la cooperación aparece una ventaja a favor de las estrategias especialistas  $e^* > p = 0.71$ . Cuanto más grande son los grupos, más especialista se vuelve la estrategia óptima. En el extremos (grupos cooperativos de tamaño infinito) la estrategia óptima se alcanza con el nivel de especialización máximo,  $e = 1$ .

**Conclusión 3** (La ventaja de la especialización). La cooperación ofrece una ventaja a favor de las estrategias especialistas en grupos de tamaño mínimo (dos). Estrategias que individualmente están mal adaptadas al ambiente, cooperando logran mejorar los resultados que obtienen grupos cooperativos de estrategias individualmente bien adaptada al ambiente.

## 4 Irreversibilidad de las transiciones evolutivas

El motivo por el cual surge una ventaja a favor de la cooperación y la especialización en este simple modelo causal se debe a la naturaleza multiplicativa (no-ergódica) de la teoría de la probabilidad y a su isomorfismo con la teoría de la evolución. Si la estructura población persiste durante cierto tiempo mínimo, inmediatamente se produce la ventaja evolutiva de favor de la cooperación. Con la formación de grupos cooperativo emerge una ventaja evolutiva a favor de estrategias especialistas. Las estrategia especialista logran mejorar, al interior de los grupos cooperativos, el desempeño que las estrategias individualmente bien adaptadas pueden obtener de forma individual como cooperativa. Pero una característica de las estrategias especialistas es que están individualmente mal adaptadas al ambiente. Esto significa que, una vez que los individuos de los grupos adquieren una estrategia especialista, se ven obligados a permanecer al interior del grupo, pues dejarlo le produce una considerable baja en su viabilidad evolutiva. La ventaja evolutiva de la cooperación y de la especialización produce, por lo tanto, la irreversibilidad de las transiciones evolutivas.

**Conclusión 4** (Irreversibilidad de las transiciones evolutivas). La ventaja evolutiva de la especialización produce la irreversibilidad de las transiciones evolutivas, pues las individuos no pueden dejar los grupos sin una baja de su viabilidad evolutiva.



## 5 Discusiones

En este trabajo definimos un modelo causal en el que los individuos se ven afectados solamente por el ambiente y por los comportamientos sociales de cooperación y deserción de su contexto. Bajo este conjunto mínimo de hipótesis, donde consideramos individuos *incondicionalmente* co-operadores que generan un bien común que puede ser explotado por individuos desertores sin que reciban a cambio algún tipo de castigo (e.g fin de la cooperación), la literatura de evolución de la cooperación predice que la deserción es la única estrategia evolutivamente estable. Se supone que los bienes comunes, si no están acompañados de condiciones especiales (como la comunicación que permita la coordinación, la memoria que permita aplicar premios o castigos, etc), conducen a su sobreexplotación, porque aunque el óptimo se obtenga a través de la mutua cooperación habría un incentivo individual para desertar. Este tipo de escenarios se los conoce en ciencias sociales como “tragedia de los comunes” [20], una analogía que la biología evolutiva ha comenzado a adoptar en las últimas décadas [19].

Sin embargo, la cooperación se observa sistemáticamente en la historia de la vida. En el último tercio de la historia del universo surgió en la tierra una organización de la materia simple capaz de autoreplicarse. Los errores producidos durante la replicación diversificaron las formas de vida, y las tasas de crecimiento de las diferentes estrategias favorecieron a aquellas mejor adaptadas al ambiente. La complejidad actual de la vida es consecuencia de una serie de transiciones evolutivas en las que entidades capaces de autoreplicación luego de la transición pasan a formar parte de unidades cooperativas de nivel superior. Por lo tanto, el paradigma teórico de la “tragedia de los comunes” está obligado a identificar en cada caso las condiciones especiales que expliquen la tendencia observada en la naturaleza a favor de la agregación cooperativa (y la especialización).

Sin incluir ninguna de estas condiciones especiales, el resultado de la inferencia probabilística que surge del modelo causal propuesto revela una ventaja a favor de la cooperación y la especialización en el tiempo. ¿Cómo se explica que emerge este resultado contra-intuitivo de un modelo tan simple? Si bien nuestro modelo solamente especifica que los ambientes afectan a los individuos de forma proporcional ciertos valores, las reglas de la teoría de la probabilidad actualizan el posterior de los individuos a través de la regla del producto. Debido a que en los procesos multiplicativos los impactos de las pérdidas son mayores a los de las ganancias, las fluctuaciones producen un efecto negativo en las tasas de crecimiento, las cuales pueden ser reducidas a través de la mutua cooperación. Apenas surge la cooperación, aparece también una ventaja en favor de las estrategias especialistas porque deja de ser necesario para los individuos reducir la fluctuaciones través de estrategias generalistas que evitan malos resultados en todos los posibles estados, y pueden dedicarse en conjunto con otros individuos a sacar provecho del estado ambiental más frecuente.

Incluso si nuestro modelo causal no presupone ningún tipo de proceso para actualizar los recursos, el resultado de la inferencia es proporcional a los recursos obtenidos a través de un proceso multiplicativo. La actualización multiplicativa de las probabilidades de los individuos, que surge naturalmente de aplicar las reglas de la probabilidad al modelo causal, está en línea con la idea largamente establecida en la teoría de la evolución de que el crecimiento de los linajes siguen procesos multiplicativos [8, 18]. Esta coincidencia es un apoyo adicional a la hipótesis de isomorfismo entre las teorías de la evolutivas y probabilísticas, previamente identificado entre sus ecuaciones fundamentales: el teorema de Bayes y el replicator dynamic [12, 13]. Basados en este isomorfismo, el co-autor del concepto de transiciones evolutivas (Szathmari [3, 4]) propuso recientemente analizar la evolución de las poblaciones sujetas a selección multinivel mediante modelos jerárquicos bayesianos [11].

Hasta donde sabemos, nuestro trabajo sería el primero en desarrollar un modelo jerárquico bayesiano para resolver un problema de evolución bajo selección multinivel. En él pudimos identificar un “posterior multinivel” (i.e. la probabilidad de los individuos integrando todos los grupos) como el promedio del “posteriors de nivel 1” (i.e. probabilidad de los individuos al interior de los grupos) pesado por el “posterior de nivel 2” (i.e la probabilidad de los grupos). El motivo por el cual surge una ventaja a favor de la cooperación y la especialización en este simple modelo

causal se debe a la naturaleza multiplicativa (no-ergódica) de la teoría de la probabilidad y a su isomorfismo con la teoría de la evolución. Es decir, en contra de la creencia establecida que en economía se tiene desde mediados del siglo 20, mostramos que los dinámicas de bienes comunes no puede representarse mediante una matriz de pagos del dilema del prisionero. Además, en contra de la creencia de que la especialización es una característica demasiado compleja para que produzca un beneficio en agregaciones simples, mostramos que apenas surge la cooperación, aparece una ventaja a favor de las estrategias especialistas incluso en grupos de tamaño 2. Como las estrategias especialistas están individualmente mal adaptadas al ambiente, se crea una irreversibilidad de las transiciones evolutivas.

Es realmente extraordinario que un sistema tan simple como el que hemos analizando tenga conclusiones tan fundamentales para entender la complejidad de la vida. La cooperación y la especialización son las dos características principales de las transiciones evolutivas mayores, a través de las cuales la vida fue adquiriendo una complejidad cada vez mayor. Mediante la propuesta metodológica de Czégel [11] (la selección multinivel como inferencia bayesiana jerárquica) resolvimos formalmente la demostración evolutiva de la cooperación y la especialización que le faltaba al modelo Yaari-Peters [9, 10] (procesos multiplicativos ruidosos). Y a su vez, con el modelo de Yaari-Peters proveímos el ejemplo concreto que le faltaba a la propuesta metodológica de Czégel et al. Ambas propuestas combinadas ofrecen una solución nueva al problema de las transiciones evolutivas mayores, que es más sencilla que las anteriores (procesos multiplicativos ruidosos), basada en principios matemáticos bien fundados (la aplicación estricta de las reglas de la probabilidad).

## References

- [1] Bar-On YM, Phillips R, Milo R. The biomass distribution on Earth. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2018;115(25):6506–6511.
- [2] Maynard Smith J, Szathmáry E. *The Major Transitions in Evolution*. New York: Oxford University Press; 1995.
- [3] Szathmáry E, Maynard Smith J. The major evolutionary transitions. *Nature*. 1995;374(6519):227–232.
- [4] Szathmáry E. Toward major evolutionary transitions theory 2.0. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2015;112(33):10104–10111.
- [5] Lewontin RC, Cohen D. On population growth in a randomly varying environment. *Proceedings of the National Academy of sciences*. 1969;62(4):1056–1060.
- [6] Taylor PD, Jonker LB. Evolutionary stable strategies and game dynamics. *Mathematical biosciences*. 1978;40(1-2):145–156.
- [7] Peters O. The ergodicity problem in economics. *Nature Physics*. 2019;15(12):1216–1221.
- [8] Dempster ER. Maintenance of genetic heterogeneity. In: *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*. vol. 20; 1955. p. 25–32.
- [9] Yaari G, Solomon S. Cooperation evolution in random multiplicative environments. *The European Physical Journal B*. 2010;73(4):624–632.
- [10] Peters O, Adamou A. An evolutionary advantage of cooperation. *Reserchers One*. 2019;.
- [11] Czégel D, Zachar I, Szathmáry E. Multilevel selection as Bayesian inference, major transitions in individuality as structure learning. *Royal Society open science*. 2019;6(8):190202.
- [12] Harper M. The replicator equation as an inference dynamic. *arXiv preprint arXiv:09111763*. 2009;.
- [13] Shalizi CR. Dynamics of Bayesian updating with dependent data and misspecified models. *Electronic Journal of Statistics*. 2009;3:1039–1074.
- [14] Halpern JY. *Reasoning about uncertainty*. 2nd ed. MIT press; 2017.
- [15] Jaynes ET. *Probability theory: The logic of science*. Cambridge university press; 2003.
- [16] Kschischang FR, Frey BJ, Loeliger HA. Factor graphs and the sum-product algorithm. *IEEE Transactions on information theory*. 2001;47(2):498–519.
- [17] Pearl J. *Causality*. Cambridge university press; 2009.
- [18] Den Boer PJ. Spreading of risk and stabilization of animal numbers. *Acta biotheoretica*. 1968;18(1):165–194.
- [19] Rankin DJ, Bargum K, Kokko H. The tragedy of the commons in evolutionary biology. *Trends in ecology & evolution*. 2007;22(12):643–651.
- [20] Hardin R. Collective action as an agreeable n-prisoners’ dilemma. *Behavioral science*. 1971;16(5):472–481.

## 6 Appendix

### 6.1 Sum-product algorithm

El *sum-product algorithm* aprovecha la factorización de la distribución de probabilidad conjunta, inducida por el modelo causal, para aplicar eficientemente las reglas de la probabilidad. Es una forma de computar las reglas de la probabilidad (la regla de la suma y el producto) mediante pasaje de mensajes entre las distribuciones de probabilidad y sus variables. Para ello es conveniente representar el modelo mediante un *factor graph*, un gráfico con nodos variables (círculos blancos), y nodos funciones (cuadrados negros). Los ejes entre nodos variables y nodos funciones representan la relación matemática “la variable  $v$  es argumento de la función  $f$ ”. El siguiente es el factor graph del modelo gráfico 7.

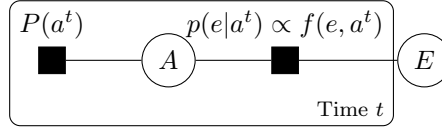


Figure 18: Forma gráfica de representar la factorización de la distribución conjunta inducida por el modelo causal básico (figura 7). La caja representa repetición.

Hay dos tipos de mensajes: los mensajes que envían los nodos variables a sus funciones vecinas ( $m_{V \rightarrow F}(v)$ ); y los mensajes que envían los nodos funciones a sus variables vecinas ( $m_{F \rightarrow V}(v)$ ). El primero codifica una porción de la regla del producto.

$$m_{V \rightarrow F}(v) = \prod_{H \in \mathbf{H}} m_{H \rightarrow V}(v) \quad (\text{paso del producto})$$

donde  $\mathbf{H} = n(V) \setminus \{F\}$  representa el conjunto de vecinos del nodo  $V$  salvo  $F$ . En pocas palabras, los mensajes que envía una variables  $V$  es simplemente la multiplicación de los mensajes que recibió del resto de sus vecinos  $H \in n(V)$  salvo  $F$ . Los otros mensajes que envían los nodos funciones codifican una parte de la regla de la suma.

$$m_{F \rightarrow V}(v) = \sum_{u_1}^{U_1} \cdots \sum_{u_n}^{U_n} \left( F(u_1, \dots, u_n, v) \prod_{U_i \in \mathbf{U}} m_{U_i \rightarrow F}(u_i) \right) \quad (\text{paso de la suma})$$

donde  $U_i \in \mathbf{U} = n(F) \setminus \{V\}$  es el conjunto de todos los vecinos de  $F$  salvo  $V$  de tamaño  $n$ ,  $u_i$  es un valor específico de la variable  $U_i$ ,  $u_i \in U_i$ , y  $F(u_1, \dots, u_n, v)$  representa la función  $F$  evaluada en todos sus argumentos. En pocas palabras, los mensajes que envía una función  $F$  a una variable vecina  $V$  es simplemente la suma (o integración) sobre  $\mathbf{U}$  del producto de sí mismo con todos los mensajes que recibe del resto de sus vecinos  $\mathbf{U}$  salvo  $V$ . Finalmente, la distribución de probabilidad marginal de una variable  $V$  es simplemente la multiplicación de los mensajes que  $V$  recibe de todos sus vecinos.

$$P(V = v) = \prod_{H \in n(V)} m_{H \rightarrow V}(v) \quad (\text{probabilidad marginal})$$

Cuando observamos alguna variable  $u$ , la excluimos de las sumatorias, lo que nos permite computar la probabilidad marginal sobre dos variables,  $P(v, u)$ . Este algoritmo codifica la mínima cantidad de pasos que se requieren para calcular cualquier distribución de probabilidad marginal.

### 6.2 Posterior de las estrategias en el modelo causal básico

Como más adelante utilizaremos el sum-product algorithm para resolver un modelo causal extendido, mostramos su uso en este modelo causal básico (figure 7) para adquirir un poco de intuición.

Mediante este procedimiento normalizaremos obtendremos la distribución marginal de las estrategias y un vector de observaciones  $p(e, \vec{a})$ , y la normalizaremos para obtener el posterior de las estrategias dado el ambiente  $p(e|\vec{a})$ . Para computar  $p(e, a)$ , consideraremos  $a = a^*$  observable. Luego, el mensaje del factor del ambiente  $P(a)$  a la variable ambiente  $A$  es,

$$m_{P(A) \rightarrow A}(a^*) = P(a^*) = m_{A \rightarrow p(E|A)}(a^*) \quad (24)$$

que es el mismo mensaje que envía la variable  $A$  al factor de estrategias  $p(E|A)$ . Luego, el mensaje que envía el factor de estrategias  $p(E|A)$  a la variable estrategias  $E$  es,

$$m_{p(E|A) \rightarrow E}(e) \propto P(a^*) f(e, a^*) \quad (25)$$

Notar que no integramos los valores del ambiente porque  $a^*$  es observable y por lo tanto constante. Luego, la marginal de las estrategias y un vector de estados del ambiente  $\vec{a}$  es,

$$p(e, \vec{a}) \propto \prod_a^{\vec{a}} P(a) f(e, a) \quad (26)$$

Normalizando obtenemos el posterior,

$$p(e|\vec{a}) = \frac{\prod_a^{\vec{a}} f(e, a)}{\int_e \prod_a^{\vec{a}} f(e, a)} \quad (27)$$

Luego, el posterior pertenece a la distribución Beta (notar que el denominador de la ecuación 27 es la función Beta o la integral de Euler).

$$P(e|\vec{a}) = \text{Beta}(\text{sum}(\vec{a}), \text{length}(\vec{a}) - \text{sum}(\vec{a})) = \frac{e^{\text{sum}(\vec{a})} \cdot (1 - e)^{\text{length}(\vec{a}) - \text{sum}(\vec{a})}}{B(\text{sum}(\vec{a}), \text{length}(\vec{a}) - \text{sum}(\vec{a}))} \quad (28)$$

con  $B(\cdot, \cdot)$  la función Beta. El resultado del posterior nos indicará la estabilidad evolutiva de las estrategias.

### 6.3 Posteriores de los individuos en el modelo causal extendido

La probabilidad de los individuos cuando tenemos como observable todos los ambientes  $\vec{a}^t$  es,

$$P(i^T, \vec{a}^1, \dots, \vec{a}^{T-1}) = m_{P(I^T | I^{T-1}) \rightarrow I^T}(i^T) \quad (29)$$

Este mensaje está definido recursivamente.

$$m_{P(I^{t+1} | I^t) \rightarrow I^{t+1}}(i^{t+1}) = \sum_{i^t} P(i^{t+1} | i^t) P(\vec{a}^t) P(i^t | \vec{a}^t) m_{P(I^t | I^{t-1}) \rightarrow I^t}(i^t) \quad (30)$$

En todos los casos, la marginal es igual al posterior por la probabilidad del ambiente observado,

$$P(I^{T+1} = k, \vec{a}^1, \dots, \vec{a}^T) = P(k | \vec{a}^1, \dots, \vec{a}^T) \prod_{t=1}^T P(\vec{a}^t) \quad (31)$$

donde ( todos los pasos estan descritos en la siguiente sección)

$$P(k | \vec{a}^1, \dots, \vec{a}^T) = \begin{cases} P(k) \prod_{t=1}^T P(k | \vec{a}^t) & r = 0 \\ P(k) \prod_{t=1}^T \sum_j^{\text{socios}(r)} \frac{1}{N} P(j | \vec{a}^t) & r = N \\ \left( P(k) \prod_{t=1}^T P(k | \vec{a}^t) \right) + \left( \sum_{t=1}^T P(c | \wedge_{q=1}^t \vec{a}^q) \prod_{q=t+1}^T P(k | \vec{a}^q) \right) & 0 < r < N \end{cases} \quad (32)$$

donde  $r = \text{region}(k)$  es la región a la que pertenece el individuo  $k$ ,  $\text{socios}(r)$  es el conjunto de individuos cooperadores de la región  $r$ , y  $c$  es un individuo cooperador de esa región,  $c \in \text{socios}(r)$ .

## 6.4 Distribuciones marginales del modelo causal extendido paso a paso

Para calcular los posteriors del modelo causal extendido va a ser suficiente con calcular las probabilidades marginales, pues ambas expresiones son proporcionales. Las probabilidades marginales se pueden obtener aplicando el sum-product algorithm en el modelo de la figura 9 pero que tiene como observables las variables que en el posterior aparecen en el condicional (ver sección “Metodología”). La probabilidad marginal de los individuos en el tiempo  $T$  cuando todos los ambientes  $\vec{a}^t$  y el grupo  $g$  son observados,

$$P(i^T, \vec{a}^1, \dots, \vec{a}^{T-1}, g) = m_{P(I^T|I^{T-1}) \rightarrow I^T}(i^T) \cdot m_{P(G^T|I^T) \rightarrow I^T}(i^T) \quad (33)$$

el producto de los mensajes que la variable  $i^T$  recibe del factor social  $P(I^T|I^{T-1})$  y del factor de grupo  $P(G^T|I^T)$ , en el modelo que tiene al conjunto  $\{\vec{a}^1, \dots, \vec{a}^{T-1}, g\}$  como variables observables. La probabilidad marginal de los grupos en el tiempo  $T$ , cuando observamos todos los estados ambientales  $\vec{a}^t$ , es

$$P(g^T, \vec{a}^1, \dots, \vec{a}^{T-1}) = m_{P(G^T|I^T) \rightarrow G^T}(g^T) \quad (34)$$

el mensaje que la variable  $G^T$  recibe del factor de grupo  $P(G^T|I^T)$ , en el modelo que tiene a  $\{\vec{a}^1, \dots, \vec{a}^{T-1}\}$  como variables observadas. Una forma alternativa de calcular la marginal de la selección multinivel (Eq. 18) es integrando la probabilidad de los individuos cooperadores dado los ambientes

$$P(\text{coop}(i^T), \vec{a}^1, \dots, \vec{a}^{T-1}) = \sum_{j=1}^M P(I^T = j, \vec{a}^1, \dots, \vec{a}^{T-1}) \mathbb{I}(\text{coop}(j)) \quad (35)$$

donde la probabilidad de los individuos cuando tenemos como observable todos los ambientes  $\vec{a}^t$  es,

$$P(i^T, \vec{a}^1, \dots, \vec{a}^{T-1}) = m_{P(I^T|I^{T-1}) \rightarrow I^T}(i^T) \quad (36)$$

el mensaje que la variable  $i^T$  recibe del factor social  $P(I^T|I^{T-1})$  en el modelo que tiene a  $\{\vec{a}^1, \dots, \vec{a}^{T-1}\}$  como observables. En resumen, necesitamos calcular solamente tres mensajes.

Mensajes	$m_{P(G^T I^T) \rightarrow I^T}(i^T)$	$m_{P(G^T I^T) \rightarrow G^T}(g^T)$	$m_{P(I^T I^{T-1}) \rightarrow I^T}(i^T)$
Observables	$\{g\}$	$\{\vec{a}^1, \dots, \vec{a}^{T-1}\}$	$\{\vec{a}^1, \dots, \vec{a}^{T-1}\}$

Table 1: Los mensajes que componen las marginales de la selección de nivel 1, 2 y multinivel.

El primer mensaje, que envía el factor de grupo a la variable individuo cuando la variable de grupo es observada, es

$$m_{P(G^T|I^T) \rightarrow I^T}(i^T) = P(g|i) = \mathbb{I}(\text{region}(i) = g) \quad (37)$$

la función indicadora que vale 1 para los individuos que se encuentran en la región  $r = g$  y 0 para el resto. El segundo mensaje, que el factor grupo envía a la variable grupo, es

$$m_{P(G^T|I^T) \rightarrow G^T}(g^T) = \sum_i P(g^T|i) m_{P(I^T|I^{T-1}) \rightarrow I^T}(i) \quad (38)$$

el cual está compuesto por el tercer mensaje, que el factor social envía a la variable individuo. Para computar este tercer y último mensaje debemos calcular los mensajes precedentes que lo componen. Entre ellos están los mensajes que el factor ambiente envía a la variable ambiente,

$$m_{P(\vec{A}^t) \rightarrow \vec{A}^t}(\vec{a}^t) = P(\vec{a}^t) = m_{\vec{A}^t \rightarrow P(I^t|\vec{A}^t)}(\vec{a}^t) \quad (39)$$

que es el mismo mensaje que la variable ambiente envía al factor individuo. Luego podemos generar el mensaje que envía el factor individuo a la variable individuo,

$$m_{P(I^t|\vec{A}^t) \rightarrow I^t}(i^t) = P(\vec{a}^t) P(i^t|\vec{a}^t) \quad (40)$$

que como la variable ambiente es observable, no incluye la integración que suelen hacer los mensajes que envían los factores. Y por último, el mensaje que la variable individuo envía al factor social,

$$m_{I^t \rightarrow P(I^{t+1}|I^t)}(i^t) = m_{P(I^t|\bar{A}^t) \rightarrow I^t}(i^t) m_{P(I^t|I^{t-1}) \rightarrow I^t}(i^t) \quad (41)$$

No incluimos en la multiplicación el mensaje que el factor de grupo envía a la variable individuo porque al no ser observable se cancela automáticamente,  $m_{P(g^t|i^t) \rightarrow i^t}(i^t) = \sum_g P(g|i^t) = 1$ . Finalmente, el tercer mensaje objetivo (que codifica la selección multinivel) introduce el factor social sobre los recursos individuales.

$$m_{P(I^{t+1}|I^t) \rightarrow I^{t+1}}(i^{t+1}) = \sum_{i^t} P(i^{t+1}|i^t) P(\bar{a}^t) P(i^t|\bar{a}^t) m_{P(I^t|I^{t-1}) \rightarrow I^t}(i^t) \quad (42)$$

Debido a que ese mensaje está definido de forma recursiva, realizaremos demostraciones por inducción, por casos: primero para las regiones enteramente desertoras, luego para las regiones enteramente cooperadoras, y finalmente para las regiones mixtas.

#### 6.4.1 Regiones enteramente desertoras

Proponemos la siguiente hipótesis inductiva para la región enteramente desertora ( $\text{HI}_d(T)$ ),

$$m_{P(I^{T+1}|I^T) \rightarrow I^{T+1}}(i^{T+1}) \stackrel{\text{HI}_d}{=} P(i^{T+1}) \prod_{t=1}^T P(\bar{a}^t) P(i^{T+1}|\bar{a}^t) \quad (43)$$

con  $\text{region}(k) = 0$ .

**Caso Base** Esta hipótesis vale en el caso base,  $T = 1$ , pues  $P(i^{T+1}|i^t) = \mathbb{I}(i^{T+1} = i^t)$ ,

$$\begin{aligned} m_{P(I^2|I^1) \rightarrow I^2}(i^2) &\stackrel{\text{eq 42}}{=} \sum_{i^1} P(i^2|i^1) P(\bar{a}^1) P(i^1|\bar{a}^1) P(i^1) \\ &= P(\bar{a}^1) P(i^2|\bar{a}^1) P(i^2) \end{aligned} \quad (44)$$

Notar que se produjo un cambio de variable debido a que el único elemento de la sumatoria que sobrevive es el que  $i^1 = i^2$ . Y dado que vale la hipótesis inductiva para el tiempo  $T$ ,  $\text{HI}_d(T)$ , también vale para el tiempo  $T + 1$ , pues

$$\begin{aligned} m_{P(I^{T+1}|I^T) \rightarrow I^{T+1}}(i^{T+1}) &\stackrel{\text{eq 42}}{=} \sum_{i^T} P(i^{T+1}|i^T) P(\bar{a}^T) P(i^T|\bar{a}^T) m_{P(I^T|I^{T-1}) \rightarrow I^T}(i^T) \\ &\stackrel{\text{caso}}{=} P(\bar{a}^T) P(i^{T+1}|\bar{a}^T) m_{P(I^T|I^{T-1}) \rightarrow I^T}(i^{T+1}) \\ &\stackrel{\text{HI}_d}{=} P(\bar{a}^T) P(i^{T+1}|\bar{a}^T) P(i^{T+1}) \prod_{t=1}^{T-1} P(\bar{a}^t) P(i^{T+1}|\bar{a}^t) \\ &= P(i^{T+1}) \prod_{t=1}^T P(\bar{a}^t) P(i^{T+1}|\bar{a}^t) \end{aligned} \quad (45)$$

Luego, el posterior de los individuos en la región enteramente desertora es,

$$P(i^{T+1}|\bar{a}^1, \dots, \bar{a}^T) \stackrel{\text{caso}}{=} P(i^{T+1}) \prod_{t=1}^T P(i^{T+1}|\bar{a}^t) \propto P(i^{T+1}) \prod_{t=1}^T f(e_i, a_i^t) \quad (46)$$

con  $i = i^{T+1}$ .

### 6.4.2 Regiones enteramente cooperadoras

Proponemos la siguiente hipótesis inductiva para el grupo enteramente cooperador ( $\text{HI}_c(T)$ ),

$$m_{P(I^{T+1}|I^T) \rightarrow I^{T+1}}(i^{T+1}) = P(i^{T+1}) \prod_{t=1}^T P(\vec{a}^t) \sum_j^{\text{socios}(r)} \frac{1}{N} P(j|\vec{a}^t) \quad (47)$$

donde  $r = \text{region}(i^{T+1})$ , y  $\text{socios}(r)$  es el conjunto de todos los miembros cooperadores que pertenecen a la región  $r$ . Esta hipótesis vale en el caso  $T = 1$ .

$$\begin{aligned} m_{P(I^2|I^1) \rightarrow I^2}(i^2) &\stackrel{eq}{=} \sum_{i^1} P(i^2|i^1) P(\vec{a}^1) P(i^1|\vec{a}^1) P(i^1) \\ &= P(\vec{a}^1) \sum_j^{\text{socios}(r)} \frac{1}{N} P(j|\vec{a}^1) P(j) \\ &= P(i^2) P(\vec{a}^1) \sum_j^{\text{socios}(r)} \frac{1}{N} P(j|\vec{a}^1) \end{aligned} \quad (48)$$

pues  $P(i^{t+1}|i^t) = \frac{1}{N} \mathbb{I}(\text{region}(i^{t+1}) = \text{region}(i^t))$ , y para todo  $j \in \text{socios}(\text{region}(i^2))$  vale que  $P(j) = P(i^2)$ . Y dado que vale la hipótesis inductiva para el tiempo  $T$ ,  $\text{HI}_c(T)$ , también vale para el tiempo  $T + 1$ , pues

$$\begin{aligned} m_{P(I^{T+1}|I^T) \rightarrow I^{T+1}}(i^{T+1}) &\stackrel{eq}{=} \sum_{i^T} P(i^{T+1}|i^T) P(\vec{a}^T) P(i^T|\vec{a}^T) m_{P(I^T|I^{T-1}) \rightarrow I^T}(i^T) \\ &\stackrel{\text{caso}}{=} \sum_j^{\text{socios}(r)} P(\vec{a}^T) \frac{1}{N} P(j|\vec{a}^T) m_{P(I^T|I^{T-1}) \rightarrow I^T}(j) \\ &\stackrel{*}{=} \left( \sum_j^{\text{socios}(r)} P(\vec{a}^T) \frac{1}{N} P(j|\vec{a}^T) \right) \left( m_{P(I^T|I^{T-1}) \rightarrow I^T}(i^{T+1}) \right) \\ &\stackrel{\text{HI}_c}{=} \left( \sum_j^{\text{socios}(r)} P(\vec{a}^T) \frac{1}{N} P(j|\vec{a}^T) \right) \left( P(i^{T+1}) \prod_{t=1}^{T-1} \sum_j^{\text{socios}(r)} P(\vec{a}^t) \frac{1}{N} P(j|\vec{a}^t) \right) \\ &= P(i^{T+1}) \prod_{t=1}^T P(\vec{a}^t) \sum_j^{\text{socios}(r)} \frac{1}{N} P(j|\vec{a}^t) \end{aligned} \quad (49)$$

donde la igualdad  $\stackrel{*}{=}$  vale porque en los grupos enteramente cooperadores los mensajes  $m_{P(I^T|I^{T-1}) \rightarrow I^T}(j)$  son el mismo para todos los miembros del grupo  $j$ , lo que nos permite remplazar el índice  $j$  por la variable  $i^{T+1}$ . Luego, la marginal objetivo en el caso del grupo enteramente cooperadora es,

$$P(i^{T+1}|\vec{a}^1, \dots, \vec{a}^T) \stackrel{\text{caso}}{=} P(i^{T+1}) \prod_{t=1}^T \sum_j^{\text{socios}(r)} \frac{1}{N} P(j|\vec{a}^t) \propto P(i^{T+1}) \prod_{t=1}^T \sum_j^{\text{socios}(r)} \frac{1}{N} f(e_j, a_j^t) \quad (50)$$

### 6.4.3 Regiones mixtas, individuos cooperadores

Los bienes comunes son generados por el conjunto de individuos cooperadores de la región  $r$ ,  $\text{socios}(r)$ . El tamaño del conjunto depende de la cantidad de cooperadores. Sin embargo, el bien común se sigue dividiendo en partes iguales entre todos los miembros de la región.

$$P(i^{T+1}|\vec{a}^1, \dots, \vec{a}^T) = P(i^{T+1}) \prod_{t=1}^T \frac{1}{N} \sum_j^{\text{socios}(r)} P(j|\vec{a}^t) \quad (51)$$

donde la demostración es equivalente al caso anterior.

#### 6.4.4 Regiones mixtas, individuos desertores

Antes de proponer una hipótesis inductiva, veamos qué ocurre con los primeros mensajes de la recursión, de modo de ganar intuición. Por definición,

$$m_{P(I^2|I^1) \rightarrow I^2}(k) = \sum_{i^1} P(k|i^1)P(\vec{a}^1)P(i^1|\vec{a}^1)P(i^1) \quad (52)$$

En el caso de regiones mixtas, el factor social vale 1 cuando  $k = i^1$  y vale  $1/N$  cuando  $i^1 \in \text{socios}(r)$ .

$$m_{P(I^2|I^1) \rightarrow I^2}(k) = P(\vec{a}^1) \left( P(k)P(k|\vec{a}^1) + \underbrace{P(c) \sum_j^{\text{socios}(r)} \frac{1}{N} P(j|\vec{a}^1)}_{P(c|\vec{a}^1)} \right) \quad (53)$$

donde  $P(c|\vec{a}^1)$  es el posterior de los individuos cooperadoras. Por definición, el siguiente mensaje es

$$\begin{aligned} m_{P(I^3|I^2) \rightarrow I^3}(k) &= \sum_{i^2} P(k|i^2)P(\vec{a}^2)P(i^2|\vec{a}^2)m_{P(I^2|I^1) \rightarrow I^2}(i^2) \\ &= P(\vec{a}^2) \left( \underbrace{P(k|\vec{a}^2)m_{P(I^2|I^1) \rightarrow I^2}(k)}_{P(k)P(k|\vec{a}^1)P(\vec{a}^1)} + \sum_j^{\text{socios}(r)} \frac{1}{N} P(j|\vec{a}^2) \underbrace{m_{P(I^2|I^1) \rightarrow I^2}(j)}_{P(c|\vec{a}^1)P(\vec{a}^1)} \right) \end{aligned} \quad (54)$$

donde todos los mensajes que reciben los individuos cooperadores  $j$ ,  $m_{P(I^2|I^1) \rightarrow I^2}(j)$ , son iguales.

$$\begin{aligned} m_{P(I^3|I^2) \rightarrow I^3}(k) &= \left( \prod_{t=1}^2 P(\vec{a}^t) \right) \left( P(k|\vec{a}^2)P(k|\vec{a}^1)P(k) + P(c|\vec{a}^1) \sum_j^{\text{socios}(r)} \frac{1}{N} P(j|\vec{a}^2) \right) \\ &= \left( \prod_{t=1}^2 P(\vec{a}^t) \right) \left( \underbrace{P(k|\vec{a}^2)P(k|\vec{a}^1)P(k) + P(c|\vec{a}^1, \vec{a}^2)}_{P(k|\vec{a}^1, \vec{a}^2)} \right) \end{aligned} \quad (55)$$

Abriendo la recursión nos encontramos con,

$$P(k|\vec{a}^1, \vec{a}^2) = P(k)P(k|\vec{a}^1)P(k|\vec{a}^2) + P(k|\vec{a}^2)P(c|\vec{a}^1) + P(c|\vec{a}^1, \vec{a}^2) \quad (56)$$

Luego, la hipótesis inductiva  $\text{HI}_M(T)$  para individuos desertores  $k$  de regiones  $r$  mixtas es,

$$\begin{aligned} P(k|\vec{a}^1, \dots, \vec{a}^T) &\stackrel{\text{HI}_M(T)}{=} \left( P(k) \prod_{t=1}^T P(k|\vec{a}^t) \right) + \left( \sum_{t=1}^T P(c|\wedge_{q=1}^t \vec{a}^q) \prod_{q=t+1}^T P(k|\vec{a}^q) \right) \\ m_{P(I^{T+1}|I^T) \rightarrow I^{T+1}}(k) &= P(k|\vec{a}^1, \dots, \vec{a}^T) \prod_{t=1}^T P(\vec{a}^t) \end{aligned} \quad (57)$$

donde el posterior del individuo desertor en una región mixta  $r$  es la suma del posterior de un individuo desertor en una región enteramente desertora, y un promedio móvil exponencial del posterior de los individuos cooperadores.

**Caso Base.** El caso base ya está demostrado por extensión.



**Paso inductivo.** Dado que vale  $\text{HI}_{M_D}(T)$ ,  $\text{HI}_{M_C}(T)$  quiero ver que vale  $\text{HI}_{M_D}(T+1)$ .

$$\begin{aligned}
m_{P(I^{T+1}|I^T) \rightarrow I^{T+1}}(k) &= \sum_{i^T} P(k|i^T) P(\vec{a}^T) P(i^T|\vec{a}^T) m_{P(I^T|I^{T-1}) \rightarrow I^T}(i^T) \\
&= P(\vec{a}^T) \left( P(k|\vec{a}^T) m_{P(I^T|I^{T-1}) \rightarrow I^T}(k) + \sum_j^{\text{socios}(r)} \frac{1}{N} P(j|\vec{a}^T) m_{P(I^T|I^{T-1}) \rightarrow I^T}(j) \right) \\
&\stackrel{\text{HI}}{=} \left( \prod_{t=1}^T P(\vec{a}^t) \right) \left( P(k|\vec{a}^T) P(k|\vec{a}^1, \dots, \vec{a}^{T-1}) + P(c|\vec{a}^1, \dots, \vec{a}^T) \right) \\
&= \left( \prod_{t=1}^T P(\vec{a}^t) \right) \left( \left( P(k) \prod_{t=1}^T P(k|\vec{a}^t) \right) + \left( \sum_{t=1}^T P(c|\wedge_{q=1}^t \vec{a}^q) \prod_{q=t+1}^T P(k|\vec{a}^q) \right) \right)
\end{aligned} \tag{58}$$

Luego, vale la hipótesis inductiva.

## 6.5 Isomorfismo del modelo causal extendido

Nuestro modelo causal probabilístico y el proceso multiplicativo analizado en la introducción son equivalentes. El posterior de los individuos de la región enteramente desertora es,

$$\begin{aligned}
P(i^{T+1}|\vec{a}^1, \dots, \vec{a}^T) &\stackrel{r=0}{=} P(i^{T+1}) \prod_{t=1}^T P(i^{T+1}|\vec{a}^t) \\
&\propto P(i^{T+1}) \prod_{t=1}^T e_k^{a_k} (1 - e_k)^{1-a_k} \propto P(i^{T+1}) \prod_{t=1}^T R f(e_i, a_i^t)
\end{aligned} \tag{59}$$

donde  $r = \text{region}(i^{T+1}) = 0$  indica la región sin cooperadores,  $f$  es la familia de aptitudes que definimos en la ecuación 12. El primer proporcional vale por constante de normalización de la distribución de probabilidad  $P(i^t|\vec{a}^t)$ . Y el segundo proporcional simplemente incluye el factor  $R$  para que la función de aptitudes coincida con la propuesta por Lewontin-Cohen, cuando  $R = 2.2$ , o la propuesta por Peters,  $R = 2.1$ . Si consideramos que el prior  $P(i^{T+1})$  representa los recursos iniciales  $\omega(0)$ , luego el posterior de los individuos desertores en grupos enteramente desertoras es proporcional al crecimiento de los recursos individuales estudiada en la sección “Introducción”.

Lo mismo ocurre con los posteriors de los individuos cooperadores. Primero, el mensaje que envían las variables individuos al factor social es proporcional al segundo nodo de del protocolo cooperativo (figura 4), en el que los recursos previos  $\omega_i(t)$  mediante el producto de la función de fitness.

$$\begin{aligned}
m_{I^t \rightarrow P(I^{t+1}|I^t)}(i^t) &= m_{P(I^t|\vec{A}^t) \rightarrow I^t}(i^t) m_{P(I^t|I^{t-1}) \rightarrow I^t}(i^t) \\
&= P(i^t|\vec{a}^t) P(i^t, \vec{a}^t, \dots, \vec{a}^t) \\
&\propto R f(e_i, a_i^t) \omega(t-1)
\end{aligned} \tag{60}$$

Nuevamente, la proporcionalidad vale por construcción de la distribución de probabilidad  $P(i^t|\vec{a}^t)$ . Y el mensaje que envía el factor social a la variable individuo del siguiente tiempo es proporcional a los recursos individuales luego de la redistribución del fondo común,

$$\begin{aligned}
m_{P(I^{t+1}|I^t) \rightarrow I^{t+1}}(i^{t+1}) &= \sum_{i^t} P(i^{t+1}|i^t) P(\vec{a}^t) P(i^t|\vec{a}^t) m_{P(I^t|I^{t-1}) \rightarrow I^t}(i^t) \\
&= P(I^{t+1}, \vec{a}^1, \dots, \vec{a}^T) \propto \sum_{i^t} P(i^{t+1}|i^t) f_{e_i}(a_i^t) \omega_i(t) = \omega_i(t+1)
\end{aligned} \tag{61}$$

donde  $P(i^{t+1}|i^t) = \frac{1}{N}$  cuando los individuos pertenecen a la misma región  $\text{region}(i^{t+1}) = \text{region}(i^t)$ . Este mensaje generaliza el último nodo del protocolo cooperativo (figura 4).

En la introducción no hemos analizado la trayectoria de los recursos de los desertores en grupos cooperativos, pero en general, el posterior de los individuos no es más que la proporción de recursos que maneja.

## 6.6 Tasas de crecimiento

La tasa de crecimiento depende de los hyperparámetros del modelo,  $\vec{e}$ ,  $p$  y  $N$ . Aquí vamos a considerar únicamente los modelos en el que todos los individuos tienen la misma estrategia  $e$ . Resolveremos este problema por casos, según el comportamiento sea cooperativo,  $g_C$ , o desertivos,  $g_D$ , para diferente contextos sociales  $g_{[\cdot]}^n(k|\cdot)$ , donde  $n$  representa la cantidad de cooperadores con lo que interactúa el individuo  $k$  (excluyendo a  $k$ ). La tasa de crecimiento de la deserción mutua es,

$$\begin{aligned} \lim_{T \rightarrow \infty} g_D^0(k|e, p, N)^T &= \prod_{t=1}^T P(k|\vec{a}^{T+1}) \propto \prod_{t=1}^T e^{a_k^t} (1-e)^{1-a_k^t} \\ \lim_{T \rightarrow \infty} g_D^0(k|e, p, N) &\propto \left( \prod_{t=1}^T e^{a_k^t} (1-e)^{1-a_k^t} \right)^{1/T} = e^p (1-e)^{1-p} \end{aligned} \quad (62)$$

que es independiente del tamaño  $N$ . El proporcional vale por constante de normalización de la distribución de probabilidad  $P(i^t|\vec{a}^t)$ . La tasa de crecimiento de un estrategia  $e = 0.71 \approx 1.5/2.1$  en una ambiente con  $p = 0.5$  es  $0.71^{1/2} \cdot 0.29^{1/2} \approx 0.452$ .

La tasa de crecimiento de los cooperadores también la podemos calcular utilizando la media geométrica,

$$\begin{aligned} \lim_{T \rightarrow \infty} g_C^n(k|e, p, N)^T &= \prod_{t=1}^T \sum_j^{\text{socios}(k)} \frac{1}{N} P(j|\vec{a}^t) \propto \prod_{t=1}^T \sum_j^{\text{socios}(k)} \frac{1}{N} e^{a_j^t} (1-e)^{1-a_j^t} \\ \lim_{T \rightarrow \infty} g_C^n(k|e, p, N) &\propto \left( \prod_{t=1}^T \sum_j^{\text{socios}(k)} \frac{1}{N} e^{a_j^t} (1-e)^{1-a_j^t} \right)^{1/T} = \prod_{x=0}^{n+1} \left( \frac{x}{N} e + \frac{n+1-x}{N} (1-e) \right)^{\mathcal{B}(x|n+1, p)} \end{aligned} \quad (63)$$

donde  $x$  representa la cantidad de éxitos dentro del grupo cooperador, y  $\mathcal{B}(x|n+1, p)$  es la probabilidad binomial de obtener  $x$  éxitos en una muestra de tamaño  $n+1$ . Luego, la tasa de crecimiento cooperativa en grupos de tamaño 2 son  $g_C^2(k|e = 0.71, p = 0.5, N = 2) \propto 0.71^{1/4} \cdot 0.5^{1/2} \cdot 0.29^{1/4} \approx 0.475$  y  $g_C^1(k|e = 0.71, p = 0.5, N = 2) \propto (\frac{0.71}{2})^{1/4} \cdot (\frac{0.29}{2})^{1/2} \approx 0.226$ . Cuando el grupo es muy grande,  $N \rightarrow \infty$ ,

$$\lim_{N \rightarrow \infty} g_C^n(k|e, p, N) \propto \left( pe + (1-p)(1-e) \right) \frac{n+1}{N} \quad (64)$$

la tasa de crecimiento es la media aritmética pesada por la proporción de cooperadores.

La tasa de crecimiento de desertores en grupos con al menos un cooperador es,

$$\begin{aligned} \lim_{T \rightarrow \infty} g_D^n(k|e, p, N)^T &= \left( \prod_{t=1}^T P(k|\vec{a}^t) \right) + \left( \sum_{t=1}^T \prod_{q=1}^t \sum_j^{\text{socios}(k)} \frac{1}{N} P(j|\vec{a}^q) \prod_{q=t+1}^T P(k|\vec{a}^q) \right) \\ &\approx g_D^0(k|e, p, N)^T + \sum_{t=1}^T g_C^{n-1}(k|e, p, N)^t g_D^0(k|e, p, N)^{T-t} \\ &\propto (e^p (1-e)^{1-p})^T + \sum_{t=1}^T \left( \prod_{x=0}^n \left( \frac{x}{N} e + \frac{n-x}{N} (1-e) \right)^{\mathcal{B}(x|n, p)} \right)^t (e^p (1-e)^{1-p})^{T-t} \end{aligned} \quad (65)$$

la suma del crecimiento individual más una media móvil del crecimiento de los cooperadores pesado por crecimiento individual, que aproximamos usando las tasas de crecimiento  $g_D^0$  y  $g_C^n$ . Esta tasa de crecimiento no es constante, pero se estabiliza rápidamente de pasos temporales en la tasa de crecimiento que sea mayor,  $g_D^n(k|e, p, N) \approx \max(g_D^0(k|e, p, N), g_C^n(k|e, p, N))$ .