



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE
MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

DINÁMICA COEVOLUTIVA DE UN SISTEMA
DEPREDADOR-PRESA

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:
MATEMÁTICO

PRESENTA:

ALAN RIVA PALACIO COHEN

DIRECTOR DE TESIS:

DR. JESÚS MANUEL FALACONI MAGAÑA



2013



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Índice general

1. Introducción	4
2. La comunidad coevolutiva: marco teórico formal	7
2.1. Marco conceptual	7
2.2. Especificación de la dinámica coevolutiva	10
2.3. Ejemplo	12
3. El modelo estocástico	18
3.1. Secuencias de substituciones de rasgos	18
3.2. Probabilidades de transición por unidad de tiempo	19
3.3. Simulación de procesos estocásticos de salto	23
3.4. Ejemplo	27
4. El modelo determinista	29
4.1. Determinación del proceso de saltos promedio	29
4.2. Aproximación determinista de primer orden	32
4.3. Ejemplo	37
4.4. Aproximación determinista en órdenes superiores	45
4.5. Desplazamiento de isoclinas evolutivas	47
5. Extensiones al modelo determinista	50
5.1. Coevolución polimorfa y ramificación evolutiva	50

5.2. Coevolución con múltiples rasgos	51
5.3. Coevolución bajo dinámicas poblacionales fuera del equilibrio	54
6. Conclusiones	58
A. La ecuación maestra para procesos de salto	60
A.1. Introducción	60
A.2. Ecuación de Chapman-Kolmogorov	61
A.3. Derivación de la ecuación maestra	62
B. La probabilidad de escapar la extinción accidental	66
B.1. Introducción	66
B.2. Caminatas aleatorias y análisis del primer paso	66
C. El principio de exclusión mutua	71
C.1. Introducción	71
C.2. Propiedades del sistema combinado	71
C.3. Teorema de Tikhonov	75
C.4. Población mutante virtual	77
C.5. Demostración del principio de exclusión mutua	81

Capítulo 1

Introducción

El término *evolución biológica* denota, en las discusiones contemporáneas, la teoría del cambio en la descendencia de una especie orgánica a través del tiempo. En este trabajo se desarrolla un modelo matemático de la evolución biológica siguiendo principalmente a U. Dieckmann y R. Law en [1]. Para esto se hace hincapié en los siguientes puntos

1. *El proceso evolutivo debe ser considerado dentro de un contexto coevolutivo.* Siendo la coevolución un mecanismo del proceso evolutivo mediante el cual organismos que viven dentro del mismo ecosistema influyen recíprocamente la evolución de cada uno.
2. *La teoría matemática de la evolución debe ser dinámica.* Con esto se pretende dar cuenta de cómo se llega a los diversos estados evolutivos; y, por ejemplo, no sólo saber qué estados están exentos de invasiones mutantes, sin tener siquiera la certeza de que aquellos estados son asequibles.
3. *El proceso evolutivo debe considerarse desde el nivel de las poblaciones.* Con esto se pretende basar el modelo matemático de la evolución en uno ecológico que de cuenta de las interacciones intra-específicas e inter-específicas que se experimentan dentro de las poblaciones.
4. *El proceso evolutivo tiene importantes elementos estocásticos.* Primero porque el

proceso de mutación, un mecanismo importante del proceso evolutivo, es mejor explicado como un proceso aleatorio. Y, segundo, debido a que una población mutante escasa puede ser víctima de la extinción accidental, que nuevamente es explicada adecuadamente como un evento aleatorio. Más aún, un tercer elemento estocástico podría ser la extinción accidental de alguna de las especies residentes; sin embargo se supone, en lo restante, que el número de individuos de las especies residentes es suficientemente grande como para despreciar aquel evento.

Algunos de estos puntos han sido considerados en el marco matemático de la *dinámica de juegos evolutivos*, que es una extensión de la *teoría de juegos evolutivos*. Esta última asocia el pago de un juego con la *adecuación (fitness)* de una especie, y se basa en el concepto de *estrategia evolutivamente estable* [2]. Sin embargo distintas carencias de la tradicional teoría de juegos evolutivos propiciaron la extensión a la dinámica de juegos. Un ejemplo de esto es que la teoría de juegos evolutivos supone la disponibilidad simultánea de todos los estados a los que se pueda evolucionar, cuando el caso es que usualmente el proceso de mutación resulta en variaciones a estados cercanos al estado promedio presente de la especie residente respecto a la cual hay mutación.

Para poder hablar de la evolución de algún rasgo de una especie en términos matemáticos se realiza la suposición de que es posible cuantificarlo y, aún más, que el rasgo en cuestión tiene alguna influencia sobre la adecuación que un individuo de dicha especie experimenta en su ecosistema; a un rasgo con esta última característica se le llama *rasgo adaptativo* y a su respectiva cantidad se le nombra *valor de rasgo adaptativo*. Así la adecuación de una especie puede interpretarse como una función que tiene como argumentos a los valores de rasgo adaptativo en cuestión. En estos términos se puede resumir los resultados de diversas investigaciones sobre procesos coevolutivos basadas en la dinámica de juegos evolutivos por medio de la siguiente ecuación canónica

$$\frac{d}{dt} s_i = k_i(\mathbf{s}) \cdot \left. \frac{\partial}{\partial s'_i} W_i(s'_i, s) \right|_{s'_i=s_i} \quad (1-1)$$

Donde s_i , con $i \in \{1, \dots, N\}$, es el valor de rasgo adaptativo de una especie dentro de una comunidad constituida por N especies. Las funciones $W_i(s'_i, \mathbf{s})$ dan cuenta de la adecuación que experimenta un individuo dentro de la especie correspondiente al índice i con valor de rasgo adaptativo s'_i en un ambiente determinado por residentes con valores de rasgo dados por un vector \mathbf{s} ; mientras que las funciones $k_i(\mathbf{s}) \geq 0$ sirven para escalar la tasa de cambio evolutivo. En el presente trabajo se desarrolla la ecuación 1-1 a partir de los cuatro puntos previamente mencionados y se realizan un análisis y extensión de aquel resultado.

El esquema del trabajo es el siguiente: En el capítulo 2 se presentan los conceptos y suposiciones básicos para el análisis del fenómeno coevolutivo; además se presenta un sistema depredador-presa que sirve como ejemplo a lo largo del trabajo. En el capítulo 3 se desarrolla el modelo estocástico para el proceso coevolutivo con base en una secuencia de substituciones de rasgos y se usa fuertemente el concepto de *ecuación maestra*, cuyo desarrollo se encuentra en el apéndice A. En el capítulo 4 se utiliza la representación estocástica del proceso para construir un proceso promedio al cual se le realiza una aproximación determinista que brinda la recuperación de la ecuación 1-1. En el capítulo 5 se refina el resultado previo mediante correcciones de orden superior. En el capítulo 6 se discuten diversas generalizaciones a los modelos deterministas previamente desarrollados. Además se presenta en el apéndice B el desarrollo de la probabilidad de escapar a la extinción accidental, utilizada en el capítulo 3; y en el apéndice C se demuestra el principio de exclusión mutua supuesto como cierto desde el capítulo 2.

Capítulo 2

La comunidad coevolutiva: marco teórico formal

En este capítulo se introducen los conceptos básicos para realizar el análisis del fenómeno coevolutivo. Se discuten la notación y suposiciones además de presentar la aplicación al modelo depredador presa. En el presente trabajo se deduce la ecuación 1-1 haciendo uso de los cuatro puntos anteriormente mencionados.

2.1. Marco conceptual

La comunidad coevolutiva bajo análisis está conformada por un número N de especies, las especies están caracterizadas por un índice $i \in \{1, \dots, N\}$. Al número de individuos en la especie i se le denota n_i y se define $\mathbf{n} = (n_1, \dots, n_N)$ como el vector de tamaños de población. Los individuos dentro de cada especie pueden ser distintos respecto a uno o más rasgos adaptativos descritos por una variable real, a fin de considerar rasgos sin dimensión (por ejemplo pesos sin escala de kilogramos ni otra escala de peso). Para simplificar el modelo se hace la suposición de que cada individuo está determinado por un solo valor de rasgo adaptativo, s_i , tomado de un conjunto $\widehat{S}_i \subset \mathbb{R}$ que en lo siguiente será un intervalo. En general no tiene sentido real hablar de valores de rasgo adaptativo

infinitos, en consecuencia los conjuntos \widehat{S}_i serán acotados y más aún se puede realizar un cambio de escala de tal forma que, sin pérdida de generalidad, se puede suponer que $\widehat{S}_i \subset (0, 1)$.

Cada especie residente está constituida por individuos que pueden estar caracterizados por distintos valores de rasgo. Una especie es llamada monomorfa si cada individuo que la compone tiene el mismo valor de rasgo; mientras que las especies formadas por individuos con distintos valores de rasgo son llamadas polimorfas.

El desarrollo de la comunidad coevolutiva es causado por el proceso de mutación, que introduce nuevos valores de rasgos adaptativos mutantes s'_i , y el proceso de selección, que determina la supervivencia o extinción de los mutantes. El cambio a lo largo del tiempo en los tamaños de las poblaciones n_i constituye la *dinámica poblacional*, mientras que el de los valores de los rasgos adaptativos s_i constituye la *dinámica adaptativa*; la interacción de ambas conforma la *dinámica coevolutiva* de la comunidad. En este trabajo, tanto la dinámica poblacional como la adaptativa están determinadas por un sistema de ecuaciones diferenciales sobre los vectores \mathbf{n} y \mathbf{s} respectivamente. Seguimos la convención ampliamente utilizada en la teoría de la evolución de que la dinámica poblacional ocurre en una escala de tiempo ecológica que es mucho más rápida que la escala de tiempo evolutiva de la dinámica adaptativa [3]. Dos importantes inferencias pueden hacerse de esta separación:

1. El argumento de la escala de tiempo puede usarse en combinación con un principio de exclusión mutua para considerar la dinámica coevolutiva en un marco cuasi-monomorfo. El principio de exclusión mutua dice que no hay un par de valores adaptativos s_i y s'_i que puedan coexistir indefinidamente en la población de la especie $i \in \{1, \dots, N\}$ cuando no hay renovación por mutaciones; de los dos valores de rasgo eventualmente sólo el más ventajoso sobrevivirá. Por el momento suponemos esta afirmación como cierta; sin embargo en el apéndice C se presentan condiciones bajo las cuales el principio de exclusión mutua es válido. Junto con el argumento de la escala de tiempo sustentamos la suposición de que habrá un solo valor

de rasgo prevaleciendo en cada especie en casi cualquier punto en el tiempo. Esto no es decir que la coexistencia de varios mutantes no puede suceder en absoluto; en vez consideramos una población que evoluciona de manera cuasi-monomorfa, es decir, donde los periodos de coexistencia son despreciables comparados con el tiempo total de la evolución [4]. El estado adaptativo de la comunidad coevolutiva es entonces acertadamente caracterizado por el vector $\mathbf{s} = (s_1, \dots, s_N)$ de rasgos prevalecientes o residentes, y el espacio de estados de la dinámica coevolutiva es el producto cartesiano de los espacios del rasgo monomorfo \widehat{S}_i , $\widehat{S} = \prod_{i=1}^N \widehat{S}_i$, y el espacio de tamaños de población $\widehat{N} = Z_+^N$.

2. Se aplica el argumento de la escala de tiempo junto con la suposición de que el sistema de ecuaciones diferenciales que determina la dinámica poblacional tiene un único punto estable, $\widehat{\mathbf{n}} \in \widehat{N}$; para conseguir una disociación entre la dinámica poblacional y la adaptativa. En general la dinámica poblacional podría tener distintos atractores que serían alcanzados dependiendo de la condición inicial en los diversos tamaños de las especies a considerar. Entonces sería necesario analizar la dinámica poblacional en el espacio de tamaños \widehat{N} simultáneamente con la dinámica adaptativa en el espacio de valores de rasgo \widehat{S} . Esto no es ningún problema en principio pero hace la formulación matemática más complicada; por simplicidad se hace la suposición antes mencionada. Debido a las diferentes escalas de tiempo, los sistema de ecuaciones diferenciales simultáneos sobre \mathbf{n} y \mathbf{s} se pueden descomponer; los valores de rasgo dados por \mathbf{s} pueden ser supuestos como constantes en cuanto a la dinámica poblacional concierne. Los tamaños de poblaciones $\mathbf{n} = \mathbf{n}(\mathbf{s}, t)$ y, más en general, funciones arbitrarias $F = F(\mathbf{s}, \mathbf{n})$ pueden por lo tanto ser promediadas cuando la dinámica adaptativa es considerada, e.g.,

$$\bar{F}(\mathbf{s}) = \lim_{T \rightarrow \infty} \frac{1}{T} \cdot \int_0^T F(\mathbf{s}, \mathbf{n}(\mathbf{s}, t)) dt \quad (2-1)$$

donde $\mathbf{n}(\mathbf{s}, t)$ es la solución del sistema de ecuaciones diferenciales de la dinámica

poblacional, con condición inicial $\mathbf{n}(\mathbf{s}, 0)$ que es arbitraria por la suposición de que hay sólo un atractor. Con la ayuda de estas soluciones $\mathbf{n}(\mathbf{s}, t)$ se define la región de coexistencia \widehat{S}_c como el conjunto de el espacio de rasgos \widehat{S} que permite la coexistencia mantenida de todas las especies

$$\widehat{S}_c = \left\{ \mathbf{s} \in \widehat{S} \mid \lim_{t \rightarrow \infty} n_i(\mathbf{s}, t) > 0 \forall i \in \{1, \dots, N\} \right\} \quad (2-2)$$

Si la frontera de la región de coexistencia, $\partial\widehat{S}_c$, es alcanzada por la dinámica adaptativa, entonces la comunidad coevolutiva decrece en número de especies y disminuyen las dimensiones del espacio de tamaños de población \widehat{N} y del espacio de valores de rasgo \widehat{S} . En lo siguiente no interesa lo que sucede en el exterior de la región de coexistencia pues se dejaría de analizar la comunidad coevolutiva en cuestión al dejar de tenerse un número N de especies.

2.2. Especificación de la dinámica coevolutiva

En esta sección se definen las características de la comunidad coevolutiva que son relevantes para el análisis de la misma en términos de cantidades ecológicamente significativas.

Primero se considera el proceso de selección. En una comunidad ecológica el ambiente e_i de una especie i es afectado por influencias que pueden ser internas o externas respecto a la comunidad considerada. Las internas son funciones que dependen de los valores de rasgos adaptativos \mathbf{s} y tamaños de poblaciones \mathbf{n} en la comunidad; mientras que las externas pueden depender de efectos ajenos a la comunidad, como los de las presiones estacionales, que convierten al sistema en no-autónomo. Por lo tanto se tiene que

$$e_i = e_i(\mathbf{s}, \mathbf{n}, t) \quad (2-3)$$

Se introducen las cantidades \tilde{b}_i y \tilde{d}_i para denotar respectivamente las tasas de nacimiento y muerte per cápita de un individuo de la especie i . Estas tasas son interpretadas estocásticamente mediante los procesos de nacimiento y muerte, que suponemos independientes, como probabilidades por unidad de tiempo y pueden ser combinadas para obtener la tasa de crecimiento per cápita de un individuo

$$\tilde{f}_i = \tilde{b}_i - \tilde{d}_i \quad (2-4)$$

son afectadas por el valor de rasgo s'_i del individuo y por su entorno e_i . Así las cosas, se tiene que

$$\tilde{b}_i = \tilde{b}_i(s'_i, \mathbf{s}, \mathbf{n}, t) \quad \mathbf{y} \quad \tilde{d}_i = \tilde{d}_i(s'_i, \mathbf{s}, \mathbf{n}, t) \quad (2-5)$$

Dado que el interés principal de este trabajo es el fenómeno de la coevolución, un efecto interno a la comunidad, no se considerará el efecto de la dependencia temporal en las ecuaciones (2-5) que resulta de efectos externos impuesto en el ambiente.

Se considera ahora el proceso de mutación. Para poder describirlo se introducen las cantidades μ_i y M_i . Las primeras cantidades denotan las fracciones de nacimientos que dan lugar a una mutación que modifica el valor de rasgo s_i y nuevamente pueden ser interpretadas estocásticamente como las probabilidades de que un evento de nacimiento produzca un descendiente con un valor de rasgo adaptativo alterado respecto a s_i . Estas cantidades pueden depender del valor de rasgo adaptativo, del fenotipo,

$$\mu_i = \mu_i(s_i), \quad (2-6)$$

aunque no se abordará esta complicación. Por otro lado, las cantidades

$$M_i = M_i(s_i, s'_i - s_i) \quad (2-7)$$

determinan la función de densidad de probabilidad de los valores de rasgo mutante s'_i alrededor del valor de rasgo original s_i . Si las funciones M_i y μ_i son independientes de

su primer argumento, el proceso de mutación es llamado homogéneo; si M_i es invariante bajo un cambio de signo en la segunda coordenada el proceso de mutación es llamado simétrico.

Con tamaños de población de equilibrio en la dinámica poblacional, $\hat{\mathbf{n}}(\mathbf{s})$, que satisfacen $\tilde{f}_i(s_i, \mathbf{s}, \hat{\mathbf{n}}(\mathbf{s})) = 0 \forall i \in \{1, \dots, N\}$ el promedio en el tiempo (2-1) está dado por

$$\begin{aligned}\bar{F}(\mathbf{s}) &= \lim_{T \rightarrow \infty} \frac{1}{T} \cdot \int_0^T F(\mathbf{s}, \hat{\mathbf{n}}(\mathbf{s})) dt \\ &= \lim_{T \rightarrow \infty} \frac{F(\mathbf{s}, \hat{\mathbf{n}}(\mathbf{s})) \cdot T}{T} \\ &= F(\mathbf{s}, \hat{\mathbf{n}}(\mathbf{s}))\end{aligned}\tag{2-8}$$

En particular podemos definir la tasa de crecimiento per cápita de una población mutante escasa conviviendo con una población residente en equilibrio

$$\bar{f}_i(s'_i, \mathbf{s}) = \tilde{f}_i(s'_i, \mathbf{s}, \hat{\mathbf{n}}(\mathbf{s}))\tag{2-9}$$

y análogamente para \bar{b}_i y \bar{d}_i .

Se concluye que bajo las condiciones presentadas para el presente análisis, la comunidad coevolutiva de N especies es completamente definida al especificar las tasas ecológicas, \tilde{b}_i y \tilde{d}_i , y las cantidades del proceso de mutación, μ_i y M_i .

2.3. Ejemplo

Para ilustrar el marco teórico formal desarrollado, se especifica una comunidad coevolutiva empezando desde una comunidad puramente ecológica. El ejemplo describe la coevolución dentro de un sistema depredador-presa.

Consideremos una comunidad conformada por dos especies, la presa dada por el índice 1 y el depredador dado por el índice 2, descritas respectivamente por sus tamaños de

población, n_1 y n_2 , y valores de rasgo adaptativo, s_1 y s_2 . Para hacer más concreto el ejemplo podemos pensar en s_1 y s_2 como tamaños, escalados, de cuerpo de la presa y del depredador respectivamente.

1. Determinamos las tasas ecológicas en una población donde no hay mutantes:

$$\tilde{b}_1(s_1, \mathbf{s}, \mathbf{n}) = r \quad (2-10)$$

$$\tilde{d}_1(s_1, \mathbf{s}, \mathbf{n}) = \alpha \cdot n_1 + \beta \cdot n_2 \quad (2-11)$$

$$\tilde{b}_2(s_2, \mathbf{s}, \mathbf{n}) = e \cdot \beta \cdot n_1 \quad (2-12)$$

$$\tilde{d}_2(s_2, \mathbf{s}, \mathbf{n}) = d \quad (2-13)$$

Estas tasas determinan un sistema de ecuaciones diferenciales para la dinámica poblacional a partir de las tasas de crecimiento per cápita de la siguiente forma:

$$\frac{d}{dt}n_1 = n_1 \cdot \tilde{f}_1 \quad (2-14)$$

$$\frac{d}{dt}n_2 = n_2 \cdot \tilde{f}_2$$

Por lo que se tiene un sistema de tipo Lotka-Volterra con capacidad de carga en la presa

$$\frac{d}{dt}n_1 = n_1 \cdot (r - \alpha \cdot n_1 - \beta \cdot n_2) \quad (2-15)$$

$$\frac{d}{dt}n_2 = n_2 \cdot (e \cdot \beta \cdot n_1 - d)$$

Todos los parámetros r , d , e , α y β son positivos. Estos parámetros del sistema son determinados por las interacciones intra-específicas e inter-específicas de la especie además de las interacciones con el medio externo. En nuestro caso sólo nos interesamos por la dependencia respecto a los efectos internos a la comunidad, i.e.,

el de los valores de rasgo adaptativo $\mathbf{s} = (s_1, s_2)$.

2. Especificamos la dependencia de los parámetros de control:

$$\beta(s_1, s_2)/u = \exp(-\delta_1^2 + 2 \cdot c_2 \cdot \delta_1 \cdot \delta_2 - \delta_2^2) \quad (2-16)$$

$$\alpha(s_1)/u = a_1 - a_2 \cdot s_1 + a_3 \cdot s_1^2 \quad (2-17)$$

Con $\delta_1 = (s_1 - c_{1,1})/c_{1,2}$ y $\delta_2 = (s_2 - c_{3,1})/c_{3,2}$; $r, d, e, c_{1,1}, c_{1,2}, c_2, c_{3,1}, c_{3,2}, u$ son constantes positivas. La constante u es usada para escalar los tamaños de población de la comunidad.

De acuerdo a la función gaussiana β el depredador se ve más beneficiado por la presa cuando $s_1 = c_{1,1}$ y $s_2 = c_{3,1}$, además de que, dado que $c_2 > 0$, permanece particularmente beneficiado a lo largo de la recta dada por $s_1 = s_2$, i.e., para depredadores con tamaño de cuerpo similar al de la presa. Por otro lado, la función parabólica α indica que la auto-limitación de la presa es mínima en $s_1 = a_2/2 \cdot a_3$. Detalles del sustento biológico para la elección de estas funciones son discutidos en [5]

3. Observamos que, más en general, las tasas de nacimiento y muerte para un valor de rasgo adaptativo mutante s'_1 o s'_2 están dadas por

$$\tilde{b}_1(s'_1, \mathbf{s}, \mathbf{n}) = r \quad (2-18)$$

$$\tilde{d}_1(s'_1, \mathbf{s}, \mathbf{n}) = \alpha(s'_1) \cdot n_1 + \beta(s'_1, s_2) \cdot n_2 \quad (2-19)$$

$$\tilde{b}_2(s'_2, \mathbf{s}, \mathbf{n}) = e \cdot \beta(s_1, s'_2) \cdot n_1 \quad (2-20)$$

$$\tilde{d}_2(s'_2, \mathbf{s}, \mathbf{n}) = d \quad (2-21)$$

Estas funciones son la selección más simple en concordancia con (2-15) y pueden ser inferidas cuando se toma en cuenta que los mutantes son escasos al entrar a la

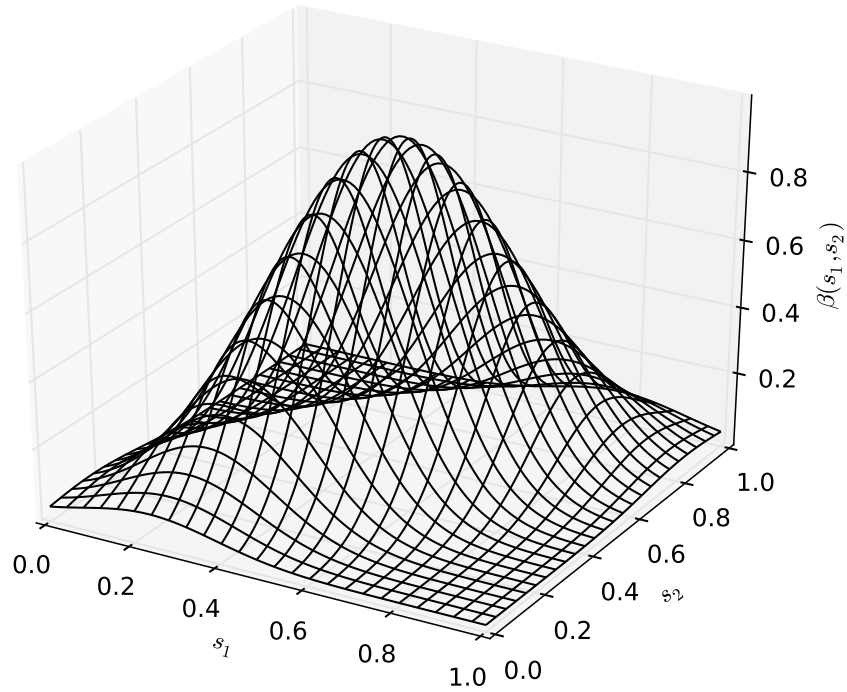


Figura 2-1: Gráfica de $\beta(s_1, s_2)$ con valores tomados de acuerdo a la tabla 2-1

comunidad.

4. Completamos la definición de nuestra comunidad coevolutiva especificando las cantidades del proceso de mutación (2-7)

$$M_i(s_i, s'_i - s_i) = \frac{1}{\sqrt{2\pi} \cdot \sigma_i} \cdot \exp\left(-\frac{(s'_i - s_i)^2}{2 \cdot \sigma_i^2}\right) \quad (2-22)$$

Las cuales determinan que la distribución de probabilidad del valor de rasgo mutante estará dada por una variable aleatoria normal cuya media es el valor de rasgo adaptativo de la población residente, s_i , y cuya varianza está dada por la constante σ_i . Y por otro lado las cantidades (2-6) que determinan la probabilidad de que

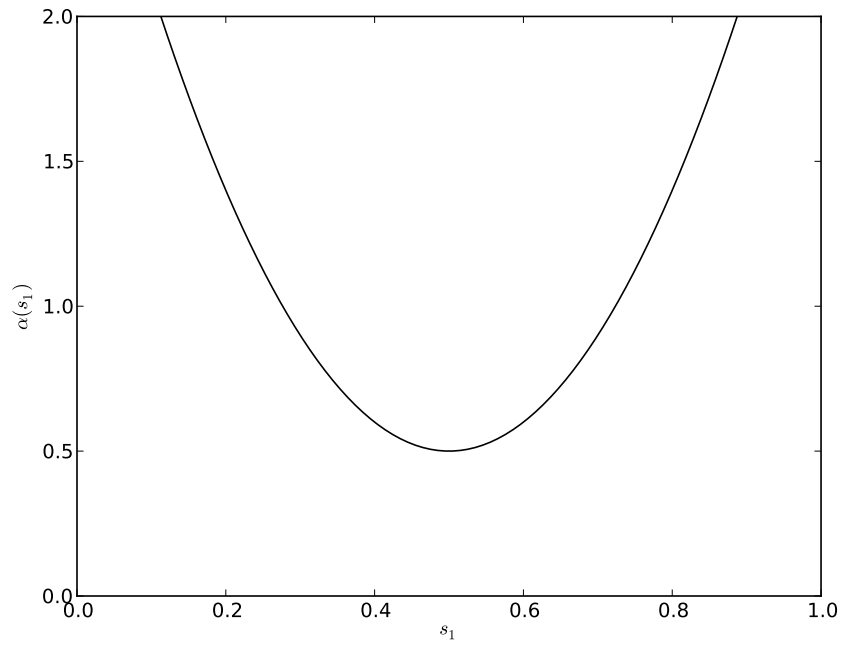


Figura 2-2: Gráfica de $\alpha(s_1)$ con valores tomados de acuerdo a la tabla 2-1

nazca un mutante en la especie i son tomadas como constantes.

Una selección de valores numéricos para los parámetros que será analizada está dada por la siguiente tabla en la que separamos los parámetros que afectan selección y los que afectan mutación.

Parámetros		
Selección	r	0.5
	e	0.2
	d	0.05
	$c_{1,1}$	0.5
	$c_{1,2}$	0.22
	c_2	0.6
	$c_{3,1}$	0.5
	$c_{3,2}$	0.25
	a_1	2
	a_2	8
	a_3	10
	u	0.001
Mutación	μ_1	0.0001
	μ_2	0.001
	σ_1	0.005
	σ_2	0.005

Tabla 2-1: parámetros estándar

Capítulo 3

El modelo estocástico

En este capítulo se establece la descripción estocástica de la dinámica coevolutiva mediante una secuencia de sustituciones en los rasgos, la cual es descrita como un proceso estocástico de saltos en el espacio de rasgos determinada por los procesos de mutación y selección. Además se discute la simulación de dicho proceso estocástico.

3.1. Secuencias de sustituciones de rasgos

La noción de un proceso estocástico de saltos es apropiado por cuatro razones:

1. El estado adaptativo de la comunidad coevolutiva es representado por el vector $\mathbf{s} = (s_1, \dots, s_N)$ compuesto por los valores de rasgo prevalecientes en cada especie. Esto debido a la suposición de evolución cuasi-monomorfa previamente discutida. Así una secuencia de sustitución de rasgos es dada por la dinámica del punto \mathbf{s} en el espacio de rasgos de dimensión N [6].
2. Estas dinámicas incorporan un cambio estocástico cuyas dos fuentes de aleatoriedad son (i) el proceso de mutación y (ii) el impacto de la aleatoriedad demográfica en mutantes raros.

3. la dinámica coevolutiva no posee memoria; la mutación y la selección dependen sólo del estado presente de la comunidad. La secuencia de substitución de rasgos será entonces Markoviana, a condición de que \mathbf{s} determine el estado del sistema coevolutivo. Para cumplir este requisito en sistemas realistas puede que sea necesario considerar un número suficiente de rasgos; aún así se prosigue con la suposición de que cada individuo de la comunidad está caracterizado por un solo valor de rasgo adaptativo.
4. El proceso es homogéneo en el tiempo. Esto debido a la suposición de que no hay influencias externas, dependientes del tiempo.

En virtud de las propiedad de Markov y de homogeneidad, la dinámica del vector \mathbf{s} es descrita por la siguiente ecuación maestra para procesos de salto

$$\frac{d}{dt}P(\mathbf{s}, t) = \int [w(\mathbf{s}|\mathbf{s}') \cdot P(\mathbf{s}', t) - w(\mathbf{s}'|\mathbf{s}) \cdot P(\mathbf{s}, t)]d\mathbf{s}' \quad (3-1)$$

Aquí $P(\mathbf{s}, t)$ denota la densidad de probabilidad del proceso estocástico que modela los valores de rasgo en el sistema coevolutivo, \mathbf{s} , al tiempo t ; y $w(\mathbf{s}'|\mathbf{s})$ es la probabilidad de transición por unidad de tiempo para la substitución de rasgo $\mathbf{s} \rightarrow \mathbf{s}'$. Notemos que $P(\mathbf{s}, t)$ está solamente definida en la región de coexistencia \widehat{S}_c . La ecuación (3-1) es la ecuación maestra para procesos de salto en tiempo continuo, markovianos y homogéneos cuyo desarrollo se encuentra en el apéndice A.

3.2. Probabilidades de transición por unidad de tiempo

Es de interés la definición de las probabilidades de transición por unidad de tiempo. Dado que el cambio dP en la densidad de probabilidad $P(\mathbf{s}, t)$ es considerado solamente durante el intervalo infinitesimal de tiempo evolutivo dt , se entiende que sólo transiciones

correspondientes a substituciones de rasgo en una sola especie tienen probabilidad por unidad de tiempo no nula. Esto se denota como

$$w(\mathbf{s}'|\mathbf{s}) = \sum_{i=1}^N w_i(s'_i|\mathbf{s}) \cdot \prod_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^N \delta(s'_j - s_j) \quad (3-2)$$

donde δ es la función delta de Dirac. Así cuando $s'_i \neq s_i$ para más de un $i \in \{1, \dots, N\}$ se tiene que la ecuación (3-2) se anula. La derivación de $w_i(s'_i|\mathbf{s})$, la probabilidad de transición por unidad de tiempo para la substitución de rasgo $s_i \rightarrow s'_i$, está dada por tres partes.

1. La mutación y la selección están estadísticamente no correlacionadas. Por esta razón la probabilidad por unidad de tiempo w_i para una secuencia de substitución de rasgos en específico está dada por el producto entre la probabilidad por unidad de tiempo $\mathcal{M}_i = \mathcal{M}_i(s'_i, \mathbf{s})$, de que un mutante con valor de rasgo $s'_i \neq s_i$ entre a la población, y la probabilidad $\mathcal{L}_i = \mathcal{L}_i(s'_i, \mathbf{s})$, de que un mutante con valor de rasgo $s'_i \neq s_i$ escape exitosamente de la extinción accidental. Es decir,

$$w_i(s'_i|\mathbf{s}) = \mathcal{M}_i(s'_i, \mathbf{s}) \cdot \mathcal{L}_i(s'_i, \mathbf{s}) \quad (3-3)$$

2. Los procesos de mutación en distintos individuos están estadísticamente no correlacionados. Entonces la probabilidad por unidad de tiempo \mathcal{M}_i de que un mutante entre a la población está dada por el producto de los siguientes tres términos

- a) La tasa de mutación per cápita $\mu_i(s_i) \cdot \bar{b}_i(s_i, \mathbf{s})$ para el valor de rasgo s_i . El término $\bar{b}_i(s_i, \mathbf{s})$ es la tasa de nacimiento per cápita de la especie i -ésima en la comunidad determinada por los valores de rasgo residentes \mathbf{s} , y $\mu_i(s_i)$ denota la fracción de nacimientos que dan origen a mutaciones en la especie i .
- b) El tamaño de población de equilibrio $\hat{n}_i(\mathbf{s})$ de la especie i -ésima.
- c) La densidad de probabilidad $M_i(s_i, s'_i - s_i)$ para el proceso de mutación en el

rasgo s_i .

Juntando los resultados de arriba se obtiene que

$$\mathcal{M}_i(s'_i, s) = \mu_i(s_i) \cdot \bar{b}_i(s_i, \mathbf{s}) \cdot \hat{n}_i(\mathbf{s}) \cdot M_i(s_i, s'_i - s_i) \quad (3-4)$$

para la probabilidad por unidad de tiempo de que el mutante entre a la población.

3. El proceso de selección determina la probabilidad \mathcal{L}_i de que el mutante escape la extinción accidental. Dado que los mutantes entran a la población como individuos únicos, el impacto de la aleatoriedad demográfica en su dinámica poblacional no puede ser ignorada [7]. Se hace la suposición, sin embargo, de que los tamaños de población de equilibrio \hat{n}_i son suficientemente grandes como para que haya un riesgo despreciable de extinción accidental de la población residente establecida. Esto tiene dos consecuencias.

- a) Efectos dependientes de la frecuencia de los mutantes en su dinámica poblacional pueden ser ignorados cuando el mutante es escaso en comparación con el residente.
- b) El tamaño de equilibrio de la población mutante después de la invasión no importa siempre y cuando sea lo suficientemente grande como para exceder cierta barrera. Sobrepasando esta barrera el efecto de la aleatoriedad demográfica es despreciable [8].

La probabilidad de que la población mutante alcance el tamaño n empezando desde el tamaño 1 depende de sus tasas de nacimiento y muerte per cápita, b y d . Basado en la dinámica poblacional estocástica del mutante y en el enunciado (a), esta probabilidad puede ser calculada analíticamente. El resultado está dado por $[1 - (d/b)]/[1 - (d/b)^n]$ como se muestra en el apéndice B. Se utiliza la consecuencia dentro del enunciado b) al tomar el límite cuando $n \rightarrow \infty$, entonces la probabilidad

\mathcal{L}_i de escapar de la extinción está dada por

$$\mathcal{L}_i(s'_i, s_i) = \begin{cases} 1 - \bar{d}_i(s'_i, \mathbf{s})/\bar{b}_i(s'_i, \mathbf{s}) & \text{para } \bar{d}_i(s'_i, \mathbf{s})/\bar{b}_i(s'_i, \mathbf{s}) < 1 \\ 0 & \text{para } \bar{d}_i(s'_i, \mathbf{s})/\bar{b}_i(s'_i, \mathbf{s}) \geq 1 \end{cases} \quad (3-5)$$

$$= \bar{b}_i^{-1}(s'_i, \mathbf{s}) \cdot (\bar{f}_i(s'_i, \mathbf{s}))_+ \quad (3-6)$$

donde la función

$$(\dots)_+ : x \rightarrow x \cdot H(x)$$

con

$$H(x) = \begin{cases} 0 & \text{para } x \leq 0 \\ 1 & \text{para } x > 0 \end{cases}$$

es la función identidad para argumentos positivos y la función constante cero para argumentos nulos o negativos. Así, el paso de (3-5) a (3-6) se sigue de la definición (2-4).

Se sigue de las ecuaciones (3-5) y (3-6) que mutantes desventajosos, con tasa de nacimiento per cápita más grande que la tasa de muerte per cápita, no tienen oportunidades de sobrevivir pero incluso mutantes ventajosos experimentan cierto riesgo de extinción.

Se concluye que las probabilidades de transición por unidad de tiempo para las sustituciones de rasgo $s_i \rightarrow s'_i$ son

$$w_i(s'_i|\mathbf{s}) = \mu_i(s_i) \cdot \bar{b}_i(s_i, \mathbf{s}) \cdot \hat{n}_i(\mathbf{s}) \cdot M_i(s_i, s'_i - s_i) \cdot \bar{b}_i^{-1}(s'_i, \mathbf{s}) \cdot (\bar{f}_i(s'_i, \mathbf{s}))_+ \quad (3-7)$$

Esta expresión completa la representación estocástica del proceso de mutación-selección en términos de la ecuación maestra.

Observamos que $w_i(s_i|\mathbf{s}) = 0$, pues $\bar{f}_i(s_i, \mathbf{s}) = 0$ ya que s_i es el valor de rasgo adaptativo de la población residente que se encuentra en equilibrio; por esto se debe tener que

$$w(\mathbf{s}|\mathbf{s}) = 0.$$

3.3. Simulación de procesos estocásticos de salto

Dado un número suficientemente grande r de realizaciones del proceso $\mathbf{s}^k(t) = (s_1^k(t), \dots, s_N^k(t))$ con $k = 1, \dots, r$ que empiecen desde el mismo punto inicial; se puede obtener un proceso de saltos promedio $\langle \mathbf{s} \rangle(t)$ definido por

$$\langle \mathbf{s} \rangle(t) = \lim_{r \rightarrow \infty} \frac{1}{r} \cdot \sum_{k=1}^r \mathbf{s}^k(t) \quad (3-8)$$

Dichas realizaciones pueden ser obtenidas mediante una simulación del proceso estocástico de mutación-selección $\mathbf{s}_{\text{sim}}(t) = (s_{1_{\text{sim}}}(t), \dots, s_{N_{\text{sim}}}(t))$; esto lo hacemos mediante el método del proceso minimal de Gillespie, [9], cuyo algoritmo es presentado en esta sección.

Pero primero, para poder implementar el método minimal se necesita desarrollar de forma explícita la función de densidad de probabilidad de los tiempos de espera entre dos eventos dentro de la realización estocástica del proceso.

Para esto se supone que el proceso estocástico al tiempo t está en el estado \mathbf{s} con certeza. Hasta que se cumpla el siguiente evento, $\mathbf{s} \rightarrow \mathbf{s}'$, a un tiempo $t + \Delta t$ tenemos que se cumple

$$P(\mathbf{s}', t) = \prod_{i=1}^N \delta(s'_i - s_i)$$

En el intervalo de tiempo $(t, t + \Delta t)$ la ecuación maestra se reduce a

$$\frac{d}{dt}P(\mathbf{s}, t) = \int w(\mathbf{s}|\mathbf{s}') \cdot P(\mathbf{s}', t) - w(\mathbf{s}'|\mathbf{s}) \cdot P(\mathbf{s}, t) d\mathbf{s}' \quad (3-9)$$

$$= \int w(\mathbf{s}|\mathbf{s}') \cdot \prod_{i=1}^N \delta(s'_i - s_i) - w(\mathbf{s}'|\mathbf{s}) \cdot P(\mathbf{s}, t) d\mathbf{s}' \quad (3-10)$$

$$= w(\mathbf{s}|\mathbf{s}) - \int w(\mathbf{s}'|\mathbf{s}) \cdot P(\mathbf{s}, t) d\mathbf{s}' \quad (3-11)$$

$$= - \int w(\mathbf{s}'|\mathbf{s}) \cdot P(\mathbf{s}, t) d\mathbf{s}' \quad (3-12)$$

$$= -T^{-1}(\mathbf{s}) \cdot P(\mathbf{s}, t) \quad (3-13)$$

En (3-11) se hace uso de que $w(\mathbf{s}|\mathbf{s}) = 0$ y en (3-13) introducimos la abreviación $T(\mathbf{s}) = 1/\int w(\mathbf{s}'|\mathbf{s})d\mathbf{s}'$. Considerando la condición inicial $P(\mathbf{s}, t) = c$ y resolviendo la ecuación diferencial dada por (3-13), tenemos que para el tiempo $t + \Delta t$ se cumple

$$P(\mathbf{s}, t + \Delta t) = c \cdot \exp \left\{ - \int_t^{t+\Delta t} T^{-1}(\mathbf{s}) dt' \right\} \quad (3-14)$$

$$= c \cdot \exp \{ -\Delta t/T(\mathbf{s}) \} \quad (3-15)$$

$$= \exp \{ -\Delta t/T(\mathbf{s}) \} /T(\mathbf{s}) \quad (3-16)$$

La función $P(\mathbf{s}, t + \Delta t)$ sólo puede cambiar en el argumento $t + \Delta t$, t fijo, para dar cuenta de un evento $\mathbf{s} \rightarrow \mathbf{s}'$, $\mathbf{s} \neq \mathbf{s}'$, al tiempo $t + \Delta t$, por lo que la ecuación (3-16) describe la función de densidad de probabilidad del tiempo de espera Δt hasta que suceda el siguiente evento dado que el último evento ocurrió al tiempo t ; tiempo de espera que se distribuye exponencialmente con media $T(\mathbf{s})$, i.e. con parámetro

$$\lambda = T(\mathbf{s})^{-1} = \int w(\mathbf{s}'|\mathbf{s})d\mathbf{s}'$$

Un proceso estocástico de saltos cuyos tiempos de espera se distribuyen exponencialmente puede ser simulado con el “método minimal” mediante el siguiente algoritmo:

1. Especificación del tiempo inicial t_0 , del estado inicial s_0 y del tiempo de finalización t_f .
2. Cálculo de todas las probabilidades de transición por unidad de tiempo que sean relevantes.
3. Elección de un tiempo de espera de acuerdo a una distribución exponencial.
4. Elección de un evento particular de acuerdo a la probabilidad de transición correspondiente.
5. Actualización del tiempo y estado, a menos que se supere el tiempo t_f , para continuar desde el paso 2.

Una simulación del proceso estocástico hecha con este algoritmo es más precisa y eficiente que una simulación realizada mediante el uso de una malla de tiempos en la cual hay que simular numerosos pasos en los que no ocurren transiciones en el espacio de estados, con lo que se pueden producir desviaciones arbitrariamente grandes respecto al resultado exacto del proceso para tiempos de finalización de la simulación suficientemente grandes [10]; siendo este el caso de un proceso coevolutivo.

Cabe destacar que tiempos de espera exponencialmente distribuidos y, en consecuencia, el “método minimal” pueden ser aplicados aproximadamente incluso a procesos estocásticos no homogéneos, correspondientes a sistemas con una dependencia temporal externa, provisto que el número de eventos sea suficientemente grande respecto a la escala de tiempo de las influencias externas que afecten al ambiente.

Implementamos entonces el “método minimal” para simular el proceso de saltos del mo-

delo estocástico. Para esto observamos que:

$$\lambda = \int w(\mathbf{s}'|\mathbf{s})d\mathbf{s}' \quad (3-17)$$

$$= \int \sum_{i=1}^N w_i(s'_i|\mathbf{s}) \cdot \prod_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^N \delta(s'_j - s_j) d\mathbf{s}' \quad (3-18)$$

$$= \sum_{i=1}^N \int w_i(s'_i|\mathbf{s}) \cdot \prod_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^N \delta(s'_j - s_j) d\mathbf{s}' \quad (3-19)$$

$$= \sum_{i=1}^N \int \dots \int w_i(s'_i|\mathbf{s}) \cdot \prod_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^N \delta(s'_j - s_j) ds'_1 \dots ds'_N \quad (3-20)$$

$$= \sum_{i=1}^N \int w_i(s'_i|\mathbf{s}) ds'_i \quad (3-21)$$

Y hacemos uso de que si X_1, \dots, X_N son variables aleatorias independientes con X_i distribuida exponencialmente con parámetro λ_i , entonces

$$P(X_i = \min \{X_1, \dots, X_N\}) = P(X_i > X_j, j \neq i) \quad (3-22)$$

$$= \int_0^\infty P(X_i > X_j, j \neq i, X_i = t) dt \quad (3-23)$$

$$= \int_0^\infty P(X_i > X_j, j \neq i | X_i = t) \lambda_i e^{-\lambda_i t} dt \quad (3-24)$$

$$= \int_0^\infty P(t > X_j, j \neq i) \lambda_i e^{-\lambda_i t} dt \quad (3-25)$$

$$= \int_0^\infty \lambda_i e^{-\lambda_i t} \prod_{j \neq i} P(X_j > t) dt \quad (3-26)$$

$$= \int_0^\infty \lambda_i e^{-\lambda_i t} \prod_{j \neq i} e^{-\lambda_j t} dt \quad (3-27)$$

$$= \lambda_i \int_0^\infty e^{-(\lambda_1 + \dots + \lambda_N)t} dt \quad (3-28)$$

$$= \frac{\lambda_i}{\lambda_1 + \dots + \lambda_N} \quad (3-29)$$

Por lo que al considerar el proceso coevolutivo de cada especie podemos usar esta última probabilidad para determinar en cual especie hay un cambio evolutivo.

El algoritmo deseado queda determinado de la siguiente forma

1. Especificar los valores de los rasgos adaptativos s_i con $i \in \{1, \dots, N\}$ al tiempo $t = 0$ y especificar el tiempo t_f cuando se detiene la simulación del proceso.
2. Calcular $w_i = \int w_i(s'_i|\mathbf{s})ds'_i$ con $i = 1, \dots, N$ y la suma $w = \sum_{i=1}^N w_i$.
3. Elegir el tiempo de espera Δt hasta que suceda el siguiente evento de acuerdo a la simulación de una variable aleatoria exponencial con parámetro $\lambda = w$.
4. Elegir la especie i con probabilidad $\frac{1}{w} \cdot w_i$.
5. Elegir para la especie i un nuevo valor de rasgo adaptativo s'_i con probabilidad $\frac{1}{w_i} \cdot w_i(s'_i|\mathbf{s})$.
6. Actualizar el tiempo y los valores de rasgo adaptativo de acuerdo a $t \rightarrow t + \Delta t$ y $s_i \rightarrow s'_i$.
7. Continuar desde el paso 2 hasta que $t \geq t_f$.

3.4. Ejemplo

Como ejemplo retomamos la comunidad coevolutiva introducida en la sección 2.3 para los valores de la tabla 2.1 e implementamos el algoritmo anterior para realizar simulaciones del proceso estocástico en el espacio de rasgos adaptativos \widehat{S} .

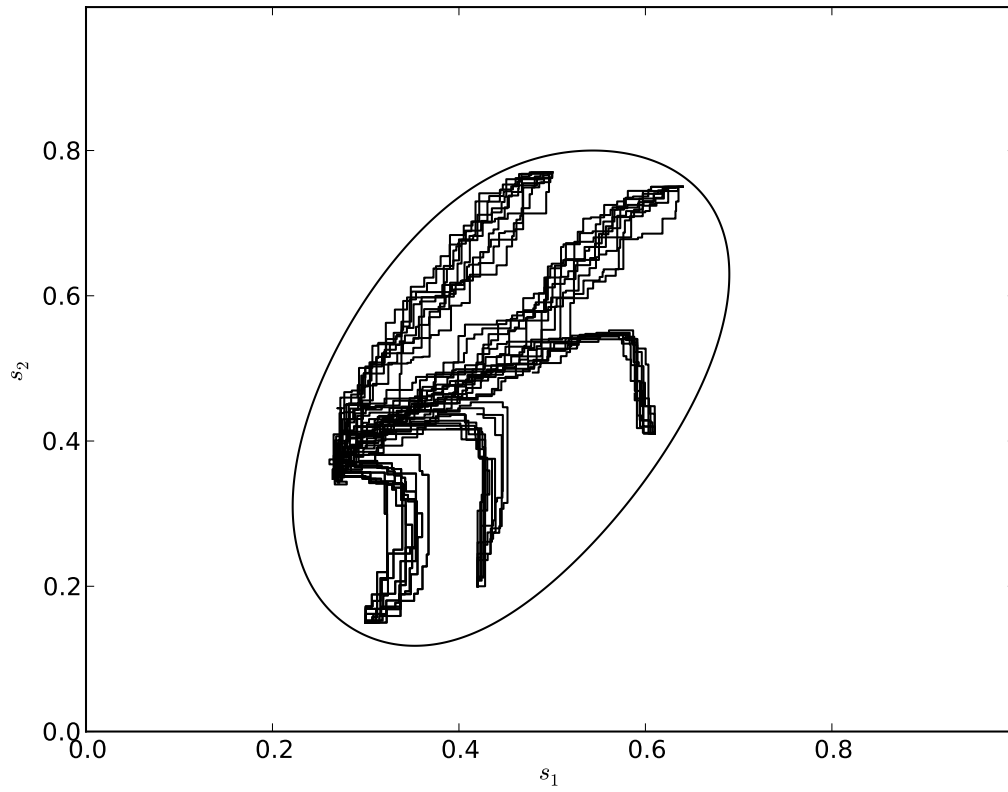


Figura 3-1: Se muestran simulaciones del modelo estocástico; se tienen cinco puntos iniciales distintos donde, respectivamente, parten diez simulaciones distintas, de las cuales todas terminan en un punto donde las probabilidades de que haya un cambio evolutivo son cero. El óvalo denota a la región de coexistencia \widehat{S}_c .

Capítulo 4

El modelo determinista

Derivamos a continuación la ecuación canónica de la dinámica adaptativa, ampliamente supuesta en la teoría de juegos evolutivos. Para esto desarrollamos una aproximación determinista para el proceso de saltos promedio.

4.1. Determinación del proceso de saltos promedio

Dado que el proceso de saltos promedio resume las características esenciales del proceso coevolutivo, es deseable obtener una expresión explícita para su dinámica. Para esto podemos emplear la densidad de probabilidad $P(\mathbf{s}, t)$ considerada anteriormente para definir la esperanza de una función arbitraria $F(\mathbf{s})$ como $\langle F(\mathbf{s}) \rangle(t) = \int F(\mathbf{s}) \cdot P(\mathbf{s}, t) d\mathbf{s}$, donde tanto aquí como en lo siguiente $\int f d\mathbf{s}$ denota la integral de una función f sobre todo \mathbb{R}^N . En particular obtenemos para el proceso de saltos promedio

$$\langle \mathbf{s} \rangle(t) = \int \mathbf{s} \cdot P(\mathbf{s}, t) d\mathbf{s} \quad (4-1)$$

Los diferentes estados \mathbf{s} están ponderados al tiempo t de acuerdo a la densidad de probabilidad $P(\mathbf{s}, t)$ de su realización por el proceso estocástico en ese tiempo. Para describir

la dinámica del proceso de saltos promedio empezamos con la siguiente expresión

$$\frac{d}{dt}\langle \mathbf{s} \rangle(t) = \int \mathbf{s} \cdot \frac{d}{dt}P(\mathbf{s}, t) d\mathbf{s} \quad (4-2)$$

donde se supone que $P(\mathbf{s}, t)$ y $\frac{d}{dt}P(\mathbf{s}, t)$ son funciones continuas para $(\mathbf{s}, t) \in [0, 1] \times [0, \infty)$ de tal manera que la derivada entra a la integral. Utilizamos la ecuación maestra para reemplazar $\frac{d}{dt}P(\mathbf{s}, t)$; y así se encuentra que

$$\frac{d}{dt}\langle \mathbf{s} \rangle(t) = \int \mathbf{s} \cdot \left[\int [w(\mathbf{s}|\mathbf{s}') \cdot P(\mathbf{s}', t) - w(\mathbf{s}'|\mathbf{s}) \cdot P(\mathbf{s}, t)] d\mathbf{s}' \right] d\mathbf{s} \quad (4-3)$$

$$= \int \int [\mathbf{s} \cdot [w(\mathbf{s}|\mathbf{s}') \cdot P(\mathbf{s}', t) - w(\mathbf{s}'|\mathbf{s}) \cdot P(\mathbf{s}, t)]] d\mathbf{s}' d\mathbf{s} \quad (4-4)$$

$$= \int \int \mathbf{s} \cdot w(\mathbf{s}|\mathbf{s}') \cdot P(\mathbf{s}', t) d\mathbf{s}' d\mathbf{s} + \int \int -\mathbf{s} \cdot w(\mathbf{s}'|\mathbf{s}) \cdot P(\mathbf{s}, t) d\mathbf{s}' d\mathbf{s} \quad (4-5)$$

$$= \int \int \mathbf{s}' \cdot w(\mathbf{s}'|\mathbf{s}) \cdot P(\mathbf{s}, t) d\mathbf{s}' d\mathbf{s} + \int \int -\mathbf{s} \cdot w(\mathbf{s}'|\mathbf{s}) \cdot P(\mathbf{s}, t) d\mathbf{s}' d\mathbf{s} \quad (4-6)$$

$$= \int \int (\mathbf{s}' - \mathbf{s}) \cdot w(\mathbf{s}'|\mathbf{s}) \cdot P(\mathbf{s}, t) d\mathbf{s}' d\mathbf{s} \quad (4-7)$$

Se observa que

$$\begin{aligned} \int \int (\mathbf{s}'_i - \mathbf{s}_i) \cdot w(\mathbf{s}'|\mathbf{s}) \cdot P(\mathbf{s}, t) d\mathbf{s}' d\mathbf{s} &= \int \int (\mathbf{s}'_i - \mathbf{s}_i) \cdot \sum_{k=1}^N w_k(\mathbf{s}'_k|\mathbf{s}) \cdot \\ &\dots \times \prod_{\substack{j=1 \\ j \neq k}}^N \delta(\mathbf{s}'_j - \mathbf{s}_j) \cdot P(\mathbf{s}, t) d\mathbf{s}' d\mathbf{s} \end{aligned} \quad (4-8)$$

$$= \sum_{k=1}^N \int \int (\mathbf{s}'_i - \mathbf{s}_i) \cdot w_k(\mathbf{s}'_k|\mathbf{s}) \cdot \prod_{\substack{j=1 \\ j \neq k}}^N \delta(\mathbf{s}'_j - \mathbf{s}_j) \cdot P(\mathbf{s}, t) d\mathbf{s}' d\mathbf{s} \quad (4-9)$$

Además se tiene

$$\int \int (s'_i - s_i) \cdot w_i(s'_i | \mathbf{s}) \cdot \prod_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^N \delta(s'_j - s_j) \cdot P(\mathbf{s}, t) ds'_i ds \quad (4-10)$$

$$= \int \int (s'_i - s_i) \cdot w_i(s'_i | \mathbf{s}) \cdot P(\mathbf{s}, t) ds'_i ds \quad (4-11)$$

Donde (4-11) se debe a la siguiente propiedad de la función delta de Dirac

$$\int_{-\infty}^{+\infty} f(t) \delta(t - T) dt = f(T) \quad (4-12)$$

Por otro lado

$$\sum_{\substack{k=1 \\ k \neq i}}^N \int \int (s'_i - s_i) \cdot w_k(s'_k | \mathbf{s}) \cdot \prod_{\substack{j=1 \\ j \neq k}}^N \delta(s'_j - s_j) \cdot P(\mathbf{s}, t) ds'_k ds \quad (4-13)$$

$$= \sum_{\substack{k=1 \\ k \neq i}}^N \int \int (s'_i - s_i) \cdot w_k(s'_k, \mathbf{s}) \cdot \delta(s'_i - s_i) \cdot \prod_{\substack{j=1 \\ j \neq k \\ j \neq i}}^N \delta(s'_j - s_j) \cdot P(\mathbf{s}, t) ds'_k ds \quad (4-14)$$

$$= \sum_{\substack{k=1 \\ k \neq i}}^N \int \int (s_i - s_i) \cdot w_k(s'_k | \mathbf{s}) \cdot P(\mathbf{s}, t) ds'_k ds \quad (4-15)$$

$$= 0 \quad (4-16)$$

Donde para pasar de (4-14) a (4-15) se usa nuevamente la propiedad (4-12) de la delta de Dirac. Juntando (4-11) y (4-16) se concluye que

$$\int \int (s'_i - s_i) \cdot w(s'_i | \mathbf{s}) \cdot P(\mathbf{s}, t) ds'_i ds = \int \int (s'_i - s_i) \cdot w_i(s'_i | \mathbf{s}) \cdot P(\mathbf{s}, t) ds'_i ds \quad (4-17)$$

A fin de tener una notación más ilustrativa se introduce el k -ésimo momento de salto de la especie i -ésima

$$a_{ki}(\mathbf{s}) = \int (s'_i - s_i)^k \cdot w_i(s'_i | \mathbf{s}) ds'_i \quad (4-18)$$

Y se define el vector $\mathbf{a}_k = (a_{k1}, \dots, a_{kN})$. Con esto se sigue de (4-7) y (4-17) la siguiente expresión

$$\frac{d}{dt}\langle \mathbf{s} \rangle(t) = \langle \mathbf{a}_1(\mathbf{s}) \rangle(t) \quad (4-19)$$

Si el primer momento de salto $\mathbf{a}_1(\mathbf{s})$ fuera lineal en \mathbf{s} podría hacerse uso de $\langle \mathbf{a}_1(\mathbf{s}) \rangle = \mathbf{a}_1(\langle \mathbf{s} \rangle)$ para obtenerse una ecuación autocontenida para la dinámica del proceso de saltos promedio

$$\frac{d}{dt}\langle \mathbf{s} \rangle(t) = \mathbf{a}_1(\langle \mathbf{s} \rangle(t)) \quad (4-20)$$

Sin embargo, las dinámicas coevolutivas generalmente son no lineales por lo que $\langle \mathbf{a}_1(\mathbf{s}) \rangle = \mathbf{a}_1(\langle \mathbf{s} \rangle)$ no siempre se cumple. Pero, si las desviaciones de las realizaciones del proceso estocástico respecto al proceso promedio son relativamente pequeñas o, alternativamente, la no linealidad es débil; la ecuación (4-20) da una muy buena aproximación a la dinámica del proceso de saltos promedio. Una discusión cuantitativa de este argumento se encuentra en [11] y [12]. Para distinguir entre el proceso de saltos promedio y la dinámica descrita por (4-20), la trayectoria de la segunda es llamada camino determinista [13].

4.2. Aproximación determinista de primer orden

Ahora podemos calcular el camino determinista de la dinámica coevolutiva sustituyendo (3-7) en (4-18)

$$a_{ki}(\mathbf{s}) = \int (s'_i - s_i)^k \cdot \mu_i(s_i) \cdot \bar{b}_i(s_i, \mathbf{s}) \cdot \hat{n}_i(\mathbf{s}) \cdot M_i(s_i, s'_i - s_i) \cdot \bar{b}_i^{-1}(s'_i, \mathbf{s}) \cdot (\bar{f}_i(s'_i, \mathbf{s}))_+ ds'_i \quad (4-21)$$

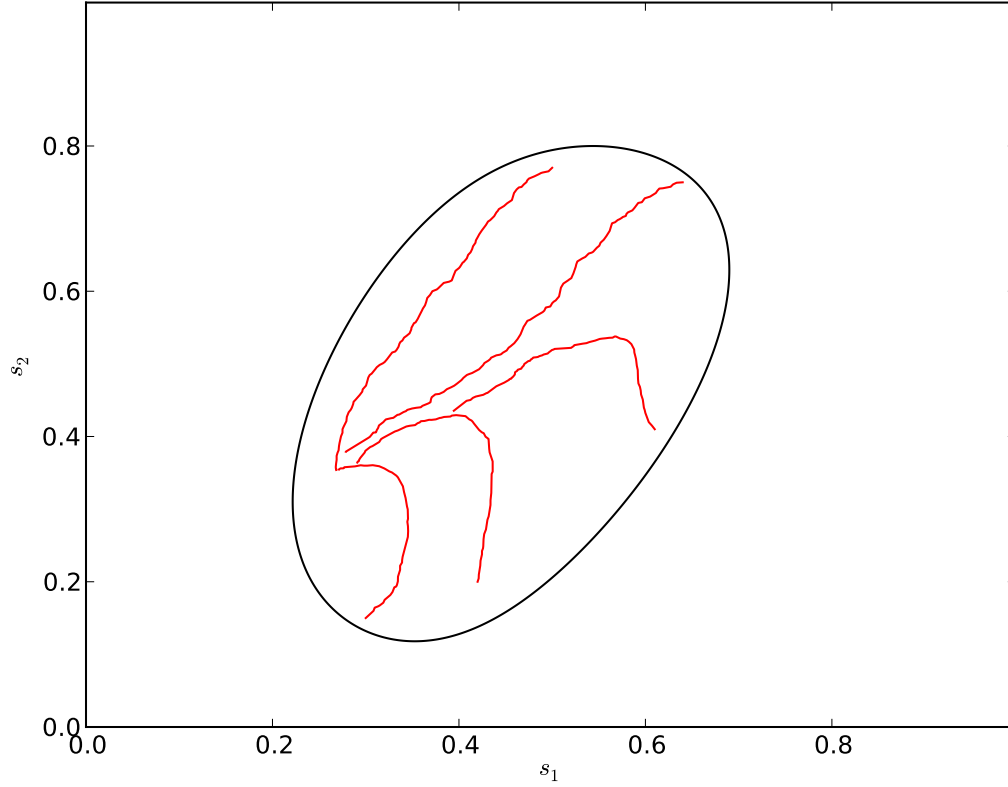


Figura 4-1: Se muestran los procesos promedio respecto a las simulaciones de la figura 3-1.

Dado que desde ahora nos concentraremos sólo en esta aproximación determinista, se deja de denotar con $\langle \dots \rangle$ y se sustituye (4-21) en (4-20)

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} s_i(t) &= \int (s'_i - s_i) \cdot \mu_i(s_i) \cdot \bar{b}_i(s_i, \mathbf{s}) \cdot \hat{n}_i(\mathbf{s}) \cdot M_i(s_i, s'_i - s_i) \cdot \bar{b}_i^{-1}(s'_i, \mathbf{s}) \cdot \\ &\quad \dots \times (\bar{f}_i(s'_i, \mathbf{s}))_+ ds'_i \end{aligned} \quad (4-22)$$

$$\begin{aligned} &= \mu_i(s_i) \cdot \bar{b}_i(s_i, \mathbf{s}) \cdot \hat{n}_i(\mathbf{s}) \cdot \int (s'_i - s_i) \cdot M_i(s_i, s'_i - s_i) \cdot \bar{b}_i^{-1}(s'_i, \mathbf{s}) \cdot \\ &\quad \dots \times (\bar{f}_i(s'_i, \mathbf{s}))_+ ds'_i \end{aligned} \quad (4-23)$$

$$\begin{aligned} &= \mu_i(s_i) \cdot \bar{b}_i(s_i, \mathbf{s}) \cdot \hat{n}_i(\mathbf{s}) \cdot \int_{R_i(\mathbf{s})} (s'_i - s_i) \cdot M_i(s_i, s'_i - s_i) \cdot \bar{b}_i^{-1}(s'_i, \mathbf{s}) \cdot \\ &\quad \dots \times \bar{f}_i(s'_i, \mathbf{s}) ds'_i \end{aligned} \quad (4-24)$$

donde, como alternativa a usar la función $(\dots)_+$ en el integrando, restringimos el dominio de integración a $s'_i \in R_i(\mathbf{s})$ con

$$R_i(\mathbf{s}) = \left\{ s'_i \in \widehat{S}_i \mid \bar{f}_i(s'_i, \mathbf{s}) > 0 \right\} \quad (4-25)$$

Notemos que el proceso de mutación causa que la evolución de s_i dependa de las tasas de nacimiento y muerte per cápita de todos los posibles valores de rasgo mutante s' . Esta dependencia se manifiesta tanto en el integrando de (4-24) como en el dominio de integración (4-25). Aplicamos una expansión de Taylor alrededor de $s'_i = s_i$ a $\bar{f}_i(s'_i, \mathbf{s})$ y $\bar{b}_i^{-1}(s'_i, \mathbf{s}) \cdot \bar{f}_i(s'_i, \mathbf{s})$ para transformar el acoplamiento global en uno local. Hacemos uso de la siguiente notación

$$\partial'_i \bar{f}_i = \frac{\partial}{\partial s'_i} \bar{f}_i, \quad \partial_i \bar{f}_i = \frac{\partial}{\partial s_i} \bar{f}_i \quad (4-26)$$

y análogamente para cualquier función con argumentos (s'_i, \mathbf{s}) .

Hacemos la expansión hasta primer orden

$$\bar{f}_i(s'_i, \mathbf{s}) = \bar{f}_i(s_i, \mathbf{s}) + \partial'_i \bar{f}_i(s_i, \mathbf{s}) \cdot (s'_i - s_i) + \mathcal{O}[(s'_i - s_i)^2] \quad (4-27)$$

$$= \partial'_i \bar{f}_i(s_i, \mathbf{s}) \cdot (s'_i - s_i) + \mathcal{O}[(s'_i - s_i)^2] \quad (4-28)$$

y

$$\begin{aligned} \bar{b}_i^{-1}(s'_i, \mathbf{s}) \cdot \bar{f}_i(s'_i, \mathbf{s}) &= \bar{b}_i^{-1}(s_i, \mathbf{s}) \cdot \bar{f}_i(s_i, \mathbf{s}) + \partial'_i \bar{b}_i^{-1}(s_i, \mathbf{s}) \cdot \bar{f}_i(s_i, \mathbf{s}) \cdot (s'_i - s_i) \\ &\quad + \bar{b}_i^{-1}(s_i, \mathbf{s}) \cdot \partial'_i \bar{f}_i(s_i, \mathbf{s}) \cdot (s'_i - s_i) + \mathcal{O}[(s'_i - s_i)^2] \end{aligned} \quad (4-29)$$

$$= \bar{b}_i^{-1}(s_i, \mathbf{s}) \cdot \partial'_i \bar{f}_i(s_i, \mathbf{s}) \cdot (s'_i - s_i) + \mathcal{O}[(s'_i - s_i)^2] \quad (4-30)$$

Donde hemos explotado la condición de que $\bar{f}_i(s_i, \mathbf{s}) = 0$, pues la dinámica poblacional de la especie residente se supone en equilibrio.

Con la nueva representación de $\bar{f}_i(s'_i, \mathbf{s})$ dada por (4-28) vemos que el dominio de integración $R_i(\mathbf{s})$ dado por (4-25) está dado por $(s_i, +\infty)$ o $(-\infty, s_i)$, dependiendo solamente

del signo de $\partial'_i \bar{f}_i(s_i, \mathbf{s})$. Si suponemos que la densidad M_i del proceso de mutación es simétrica en el argumento $s'_i - s_i$ obtenemos el siguiente resultado en ambos casos:

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} s_i(t) &= \mu_i(s_i) \cdot \bar{b}_i(s_i, \mathbf{s}) \cdot \hat{\mathbf{n}}_i(\mathbf{s}) \cdot \int_{R_i(\mathbf{s})} (s'_i - s_i) \cdot M_i(s_i, s'_i - s_i) \cdot \bar{b}_i^{-1}(s'_i, \mathbf{s}) \cdot \\ &\quad \dots \times \bar{f}_i(s'_i, \mathbf{s}) ds'_i \end{aligned} \quad (4-31)$$

$$\begin{aligned} &= \mu_i(s_i) \cdot \bar{b}_i(s_i, \mathbf{s}) \cdot \hat{\mathbf{n}}_i(\mathbf{s}) \cdot \int_{R_i(\mathbf{s})} (s'_i - s_i) \cdot M_i(s_i, s'_i - s_i) \cdot \bar{b}_i^{-1}(s_i, \mathbf{s}) \cdot \partial'_i \bar{f}_i(s_i, \mathbf{s}) \cdot \\ &\quad \dots \times (s'_i - s_i) ds'_i \end{aligned} \quad (4-32)$$

$$\begin{aligned} &= \mu_i(s_i) \cdot \bar{b}_i(s_i, \mathbf{s}) \cdot \hat{\mathbf{n}}_i(\mathbf{s}) \cdot \bar{b}_i^{-1}(s_i, \mathbf{s}) \cdot \partial'_i \bar{f}_i(s_i, \mathbf{s}) \cdot \int_{R_i(\mathbf{s})} (s'_i - s_i)^2 \cdot \\ &\quad \dots \times M_i(s_i, s'_i - s_i) ds'_i \end{aligned} \quad (4-33)$$

$$= \mu_i(s_i) \cdot \hat{\mathbf{n}}_i(\mathbf{s}) \cdot \partial'_i \bar{f}_i(s_i, \mathbf{s}) \cdot \frac{1}{2} \cdot \int_{-\infty}^{+\infty} \Delta s_i^2 \cdot M_i(s_i, \Delta s_i) d\Delta s_i \quad (4-34)$$

$$= \frac{1}{2} \cdot \mu_i(s_i) \cdot \hat{\mathbf{n}}_i(\mathbf{s}) \cdot \sigma_i^2(s_i) \cdot \partial'_i \bar{f}_i(s_i, \mathbf{s}) \quad (4-35)$$

Donde

$$\Delta s_i = s'_i - s_i, \quad (4-36)$$

$$\begin{aligned} \sigma_i^2(s_i) &= \int_{-\infty}^{+\infty} \Delta s_i^2 \cdot M_i(s_i, \Delta s_i) d\Delta s_i = 2 \cdot \int_0^{+\infty} \Delta s_i^2 \cdot M_i(s_i, \Delta s_i) d\Delta s_i \\ &= 2 \cdot \int_{s_i}^{+\infty} (s'_i - s_i)^2 \cdot M_i(s_i, s'_i - s_i) ds'_i = 2 \cdot \int_{-\infty}^{s_i} (s'_i - s_i)^2 \cdot M_i(s_i, s'_i - s_i) ds'_i \end{aligned} \quad (4-37)$$

La ecuación (4-37) denota el segundo momento dado por la densidad M_i asociada al proceso de mutación. El primer momento dado por M_i se anula debido a la simetría, el segundo momento es igual a la varianza.

El conjunto de ecuaciones (4-35) provee una aproximación determinista de primer orden para la dinámica coevolutiva. La tasa de crecimiento de la evolución en el rasgo s_i está determinada por dos factores

1. Los primeros términos en la ecuación (4-35) representan la influencia de la mutación.

Este producto está afectado por la fracción $\mu_i(s_i)$ de nacimientos que dan origen a mutación y por la varianza $\sigma_i^2(s_i)$ asociada a la densidad M_i asociada al proceso de mutación. Para procesos de mutación homogéneos estos términos son constantes. El factor restante es el tamaño de población de equilibrio $\hat{n}_i(\mathbf{s})$. Estos tres términos conforman el coeficiente de la tasa evolutiva que es no negativo y sirve para reducir la escala de la tasa de crecimiento de la evolución.

2. El último factor da cuenta del impacto de la selección. La función

$$\partial'_i \bar{f}_i(s_i, \mathbf{s}) = \left. \frac{\partial}{\partial s'_i} \bar{f}_i(s'_i, \mathbf{s}) \right|_{s'_i=s_i} \quad (4-38)$$

$$= \lim_{\Delta s_i \rightarrow 0} \frac{1}{\Delta s_i} \cdot [\bar{f}_i(s_i + \Delta s_i, \mathbf{s}) - \bar{f}_i(s_i, \mathbf{s})] \quad (4-39)$$

$$= \lim_{\Delta s_i \rightarrow 0} \frac{1}{\Delta s_i} \cdot \bar{f}'_i(s_i + \Delta s_i, \mathbf{s}) \quad (4-40)$$

a la que llamamos la derivada de selección, indica la sensibilidad de la tasa de crecimiento per cápita de una especie respecto a un cambio en el valor de rasgo s_i . Es una medida de las presiones en la selección generadas por el entorno a través de las interacciones ecológicas. En consecuencia, este factor determina la dirección del cambio adaptativo. Cuando la derivada de selección de \bar{f}_i es positiva (negativa), un incremento (decremento) del valor de rasgo s_i será ventajoso en la vecindad del valor de rasgo residente.

Definimos

$$k_i(\mathbf{s}) = \frac{1}{2} \cdot \mu_i(s_i) \cdot \hat{n}_i(\mathbf{s}) \cdot \sigma_i^2(s_i) \quad (4-41)$$

Y sustituyendo en (4-35) finalmente obtenemos la ecuación canónica de la dinámica adaptativa.

$$\boxed{\frac{d}{dt} s_i = k_i(\mathbf{s}) \cdot \partial'_i \bar{f}_i(s_i, \mathbf{s})} \quad (4-42)$$

4.3. Ejemplo

1. Retomamos la comunidad coevolutiva de la sección 2.3 para los valores de la tabla 2.1, con lo que se construye la figura 4-2 a partir del retrato de las fases del sistema de ecuaciones diferenciales que determina 4-42. Esta aproximación coincide con las trayectorias promedio expuestas en la figura 4-1; y en ambas se puede apreciar que la coevolución dentro del sistema tiende a un único punto en \hat{S}_c .

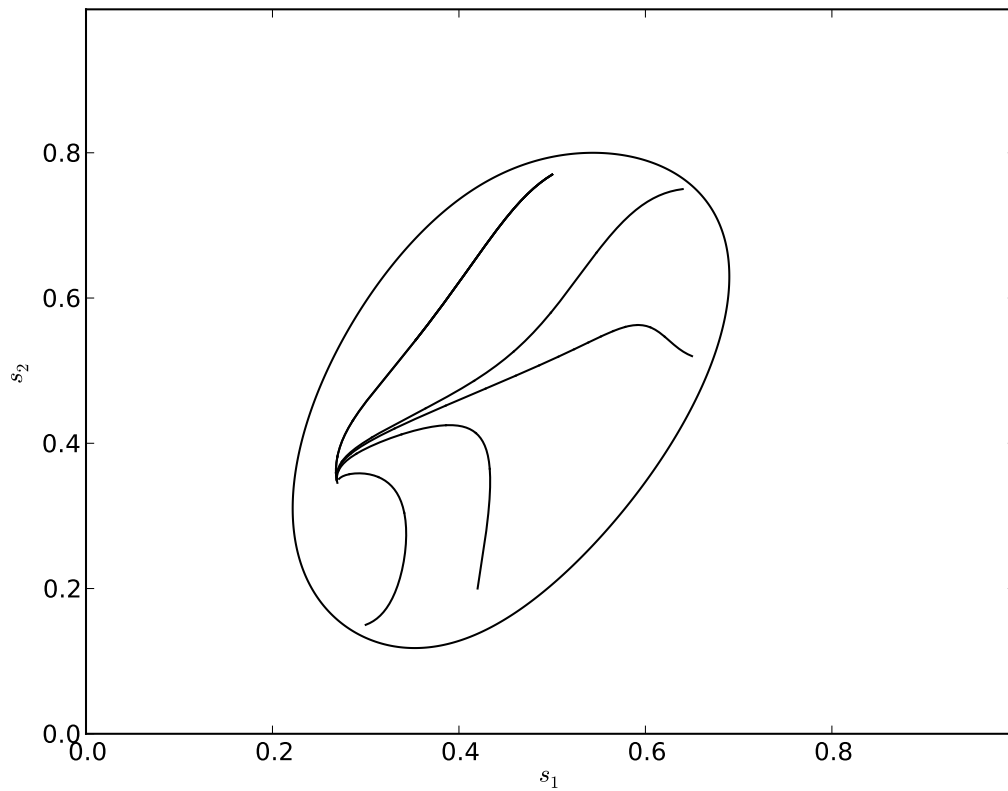


Figura 4-2: Se muestran simulaciones del modelo determinista de primer orden; se tienen cinco puntos iniciales distintos. El óvalo denota, nuevamente, a la frontera de la región de coexistencia \hat{S}_c .

2. Se puede realizar un cambio en los parámetros de la tabla 2.1 para ejemplificar

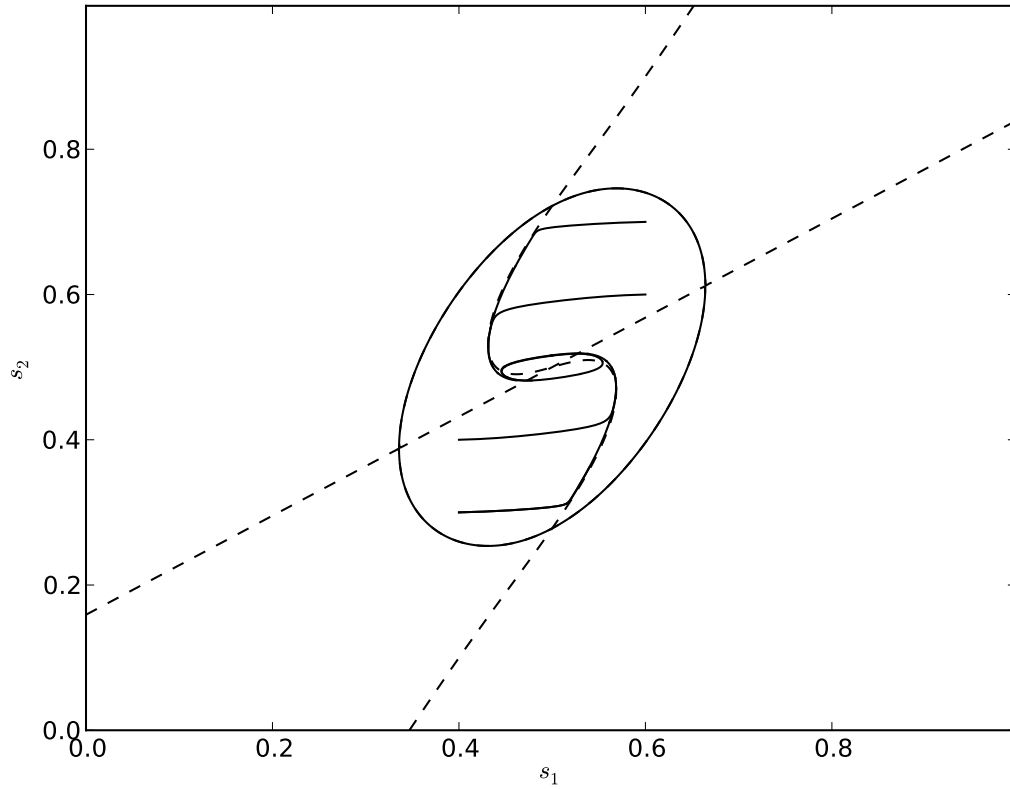


Figura 4-3: Se muestran simulaciones del modelo determinista en primer orden para la comunidad coevolutiva de la sección 2.3 usando los parámetros de la tabla 2.1 a excepción de $e = 0.11$, $a_1 = 3$, $a_2 = 10$ y $\mu_1 = 10^{-3}$. Se tienen cuatro puntos iniciales distintos que tienden a un ciclo límite. El óvalo denota, nuevamente, a la frontera de la región de coexistencia \hat{S}_c , y las líneas discontinuas denotan a las isoclinas del sistema.

el caso en el cual el proceso coevolutivo cambia continuamente; en contraposición con el caso anterior, en el que se alcanza un equilibrio coevolutivo. De hecho en [14] se propone con base en evidencias paleontológicas que las interacciones entre organismos son suficientes para causar un cambio evolutivo continuo; y se le nombra la *hipótesis de la reina roja* haciendo referencia al siguiente pasaje de la novela *Alicia a través del espejo y lo que Alicia encontró allí* de Lewis Carrol [15]:

Alicia miró alrededor suyo con gran sorpresa. -Pero ¿cómo? ¡Si parece que hemos estado bajo este árbol todo el tiempo! ¡Todo está igual que antes! -¡Pues claro que sí! -convino la Reina-. Y, ¿cómo si no? -Bueno, lo que es en mi país -aclaró Alicia, jadeando aún bastante, cuando se corre tan rápido como lo hemos estado haciendo y durante algún tiempo, se suele llegar a alguna otra parte... -¡Un país bastante lento! -replicó la Reina-. Lo que es aquí, como ves, hace falta correr todo cuanto una pueda para permanecer en el mismo sitio. Si se quiere llegar a otra parte hay que correr por lo menos dos veces más rápido.

Donde la analogía corresponde a cuando un organismo debe evolucionar constantemente para poder permanecer sin extinguirse dentro de su ambiente ecológico. Por esto es que un ciclo límite, como el que se presenta en la figura 4-3, dentro del contexto coevolutivo es llamado una *dinámica de la Reina Roja* [16], [5].

3. La dinámica dada por 4-42 puede resultar multi-estable, con múltiples puntos singulares estables, por lo que en las realizaciones del modelo estocástico con puntos iniciales cerca de la frontera de la región de atracción de un punto estable puede haber saltos entre los los puntos singulares a los que tienden las realizaciones. Esto se ilustra mediante las figuras 4-4 y 4-5.
4. Un flujo expansible en la dinámica dada por 4-42 puede indicar una separación de las simulaciones del modelo estocástico que parten del mismo punto inicial. Esto se ilustra en las figuras 4-6 y 4-7

Del cuarto y tercer ejemplo se puede concluir la existencia de fenómenos en el modelo estocástico que no pueden detectarse en el modelo determinista. Sin embargo en ambos casos el modelo determinista en primer orden, a pesar de no aproximar adecuadamente al proceso de saltos promedio, proporciona predicciones cualitativas para el comportamiento del modelo estocástico.

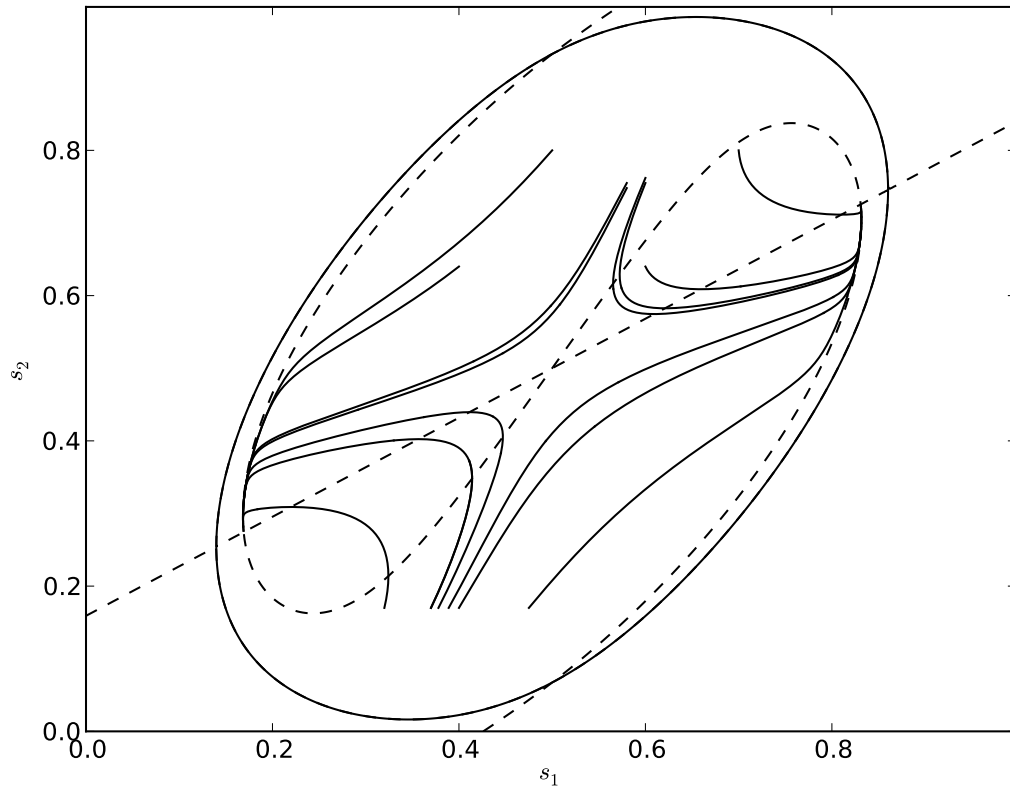


Figura 4-4: Se muestran simulaciones del modelo determinista en primer orden para la comunidad coevolutiva de la sección 2.3 usando los parámetros de la tabla 2.1 a excepción de $e = 1$, $a_1 = 3$, $a_2 = 10$ y $\mu_1 = 10^{-3}$. Se tienen dos puntos singulares estables distintos. El óvalo denota, nuevamente, a la frontera de la región de coexistencia \hat{S}_c , y las líneas discontinuas denotan a las isoclinas del sistema.

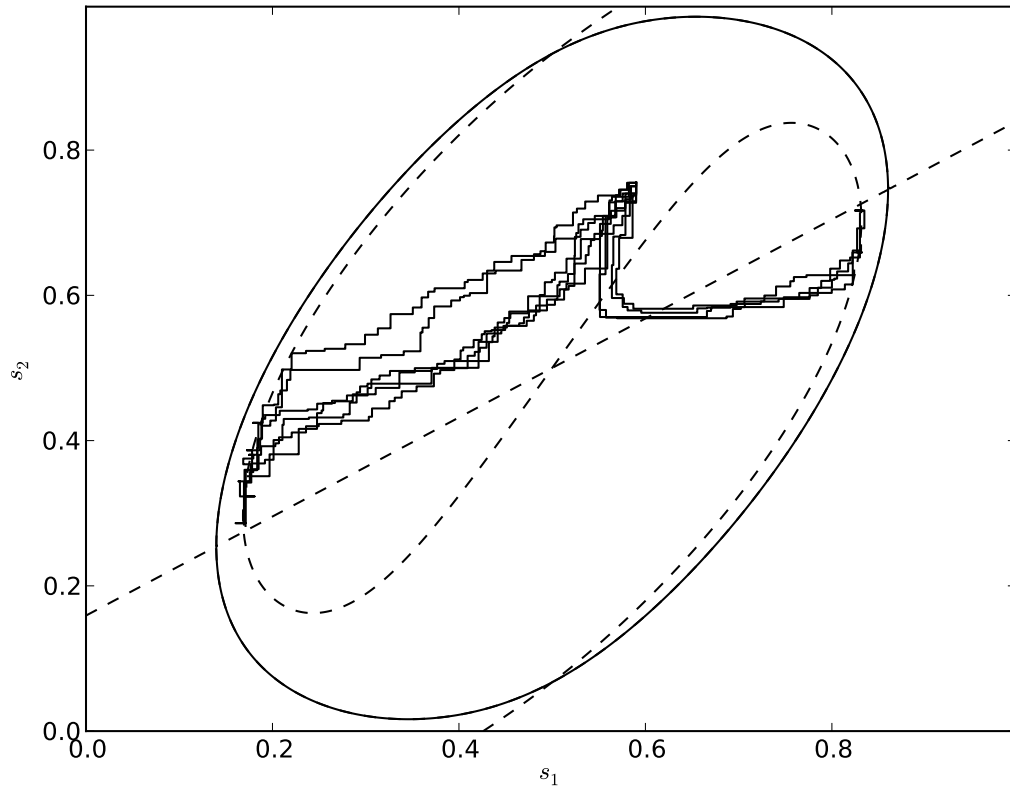


Figura 4-5: Se muestran diez simulaciones del modelo estocástico para la comunidad coevolutiva de la sección 2.3 usando los parámetros de la tabla figura 4-4. El punto inicial de estas simulaciones se halla suficientemente cerca de la frontera de las regiones de atracción de los puntos estables; con lo que se presenta una separación de éstas. El óvalo denota, nuevamente, a la frontera de la región de coexistencia \hat{S}_c , y las líneas discontinuas denotan a las isoclinas del modelo determinista.

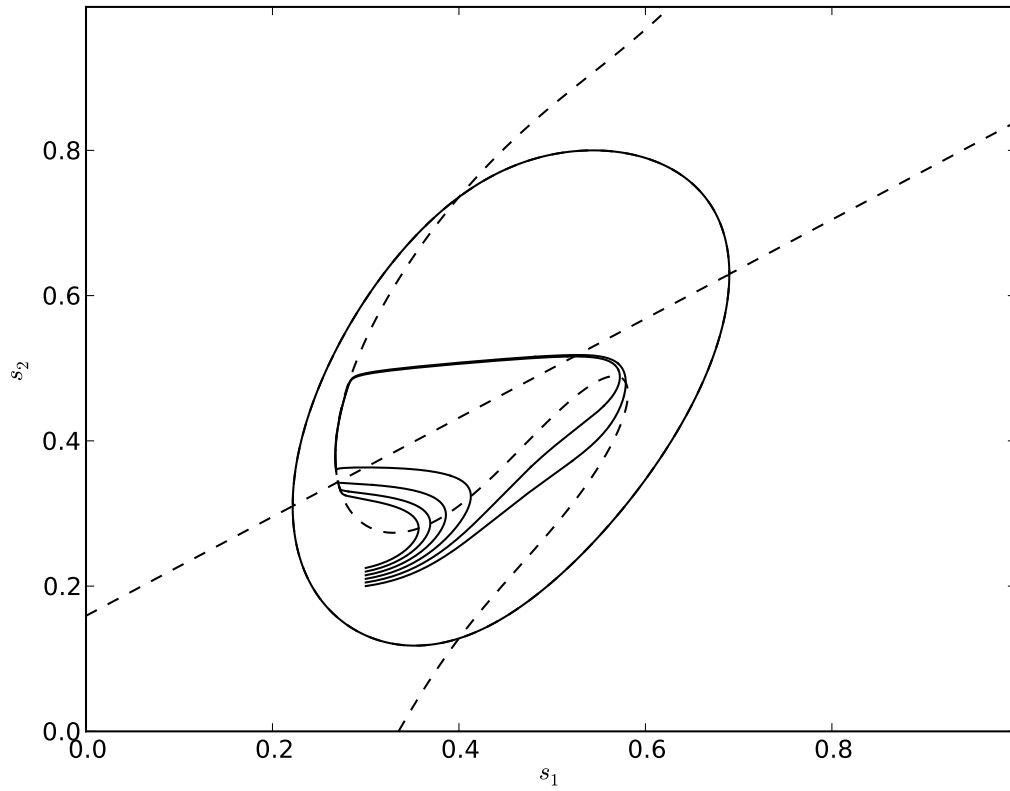


Figura 4-6: Se muestran simulaciones del modelo determinista en primer orden para la comunidad coevolutiva de la sección 2.3 usando los parámetros de la tabla 2.1 a excepción de $\mu_1 = 10^{-3}$. Se ejemplifica la existencia de un flujo expansible. El óvalo denota, nuevamente, a la frontera de la región de coexistencia \hat{S}_c , y las líneas discontinuas denotan a las isoclinas del sistema.

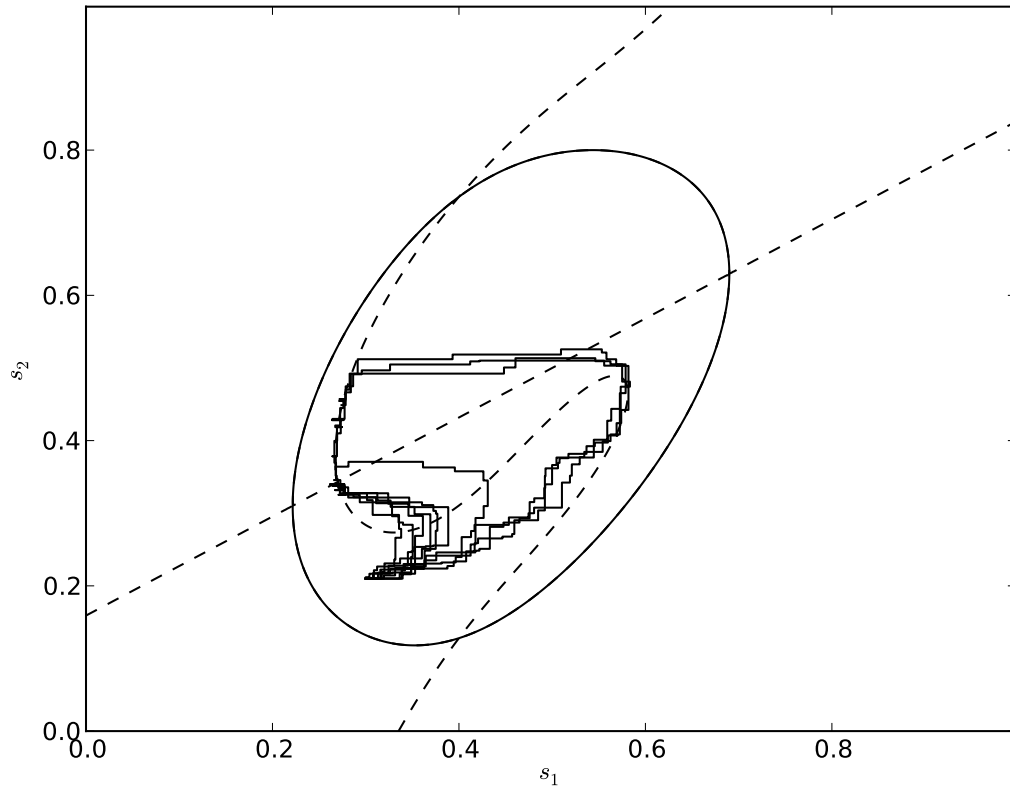


Figura 4-7: Se muestran diez simulaciones del modelo estocástico para un mismo punto inicial. Se retoma comunidad coevolutiva de la sección 2.3 usando los parámetros de la tabla 2.1 a excepción de $\mu_1 = 10^{-3}$. Se ejemplifica como la existencia de un flujo expansible provoca que las simulaciones se separen antes de llegar al mismo punto atractor. El óvalo denota, nuevamente, a la frontera de la región de coexistencia \hat{S}_c , y las líneas discontinuas denotan a las isoclinas del sistema.

4.4. Aproximación determinista en órdenes superiores

La aproximación de primer orden anteriormente obtenida no es siempre suficiente. Mejoramos la aproximación determinista haciendo cuenta de correcciones de orden superior. El proceso de mutación ha inducido un acoplamiento global en la ecuación (4-24) de la dinámica adaptativa del camino determinista. Para substituirlo de manera precisa por uno local, un número infinito de términos deben de ser considerados en la expansión de Taylor de $\bar{f}_i(s'_i, \mathbf{s})$ y $\bar{b}_i^{-1}(s'_i, \mathbf{s}) \cdot \bar{f}_i(s'_i, \mathbf{s})$ alrededor de $s'_i = s_i$. El resultado de orden j -ésimo está dado por

$$\bar{f}_i(s'_i, \mathbf{s}) = \bar{f}_i(s_i, \mathbf{s}) + \sum_{k=1}^j (s'_i - s_i)^k \cdot \frac{1}{k!} \cdot \partial_i^k \bar{f}_i(s_i, \mathbf{s}) + \mathcal{O}[(s'_i - s_i)^{j+1}] \quad (4-43)$$

$$= \sum_{k=1}^j (s'_i - s_i)^k \cdot \frac{1}{k!} \cdot \partial_i^k \bar{f}_i(s_i, \mathbf{s}) + \mathcal{O}[(s'_i - s_i)^{j+1}] \quad (4-44)$$

y

$$\begin{aligned} \bar{b}_i^{-1}(s'_i, \mathbf{s}) \cdot \bar{f}_i(s'_i, \mathbf{s}) &= \bar{b}_i^{-1}(s_i, \mathbf{s}) \cdot \bar{f}_i(s_i, \mathbf{s}) + \sum_{k=1}^j (s'_i - s_i)^k \cdot \frac{1}{k!} \cdot \sum_{l=0}^k \binom{k}{l} \cdot \\ &\dots \times \partial_i^l \bar{f}_i(s_i, \mathbf{s}) \cdot \partial_i^{k-l} \bar{b}_i^{-1}(s_i, \mathbf{s}) \end{aligned} \quad (4-45)$$

$$= \sum_{k=1}^j (s'_i - s_i)^k \cdot \frac{1}{k!} \cdot \sum_{l=1}^k \binom{k}{l} \cdot \partial_i^l \bar{f}_i(s_i, \mathbf{s}) \cdot \partial_i^{k-l} \bar{b}_i^{-1}(s_i, \mathbf{s}) + \mathcal{O}[(s'_i - s_i)^{j+1}] \quad (4-46)$$

Donde nuevamente hemos usado que $\bar{f}_i(s_i, \mathbf{s}) = 0$. Substituyendo (4-46) en (4-24) obtenemos la ecuación para la aproximación determinista de la dinámica coevolutiva en orden

j -ésimo

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} s_i(t) &= \mu_i(s_i) \cdot \bar{b}_i(s_i, \mathbf{s}) \cdot \hat{\mathbf{n}}_i(\mathbf{s}) \cdot \int_{R_i(\mathbf{s})} (s'_i - s_i) \cdot M_i(s_i, s'_i - s_i) \cdot \bar{b}_i^{-1}(s'_i, \mathbf{s}) \cdot \\ &\dots \times \bar{f}_i(s'_i, \mathbf{s}) ds'_i \end{aligned} \quad (4-47)$$

$$\begin{aligned} &= \mu_i(s_i) \cdot \bar{b}_i(s_i, \mathbf{s}) \cdot \hat{\mathbf{n}}_i(\mathbf{s}) \cdot \int_{R_i(\mathbf{s})} (s'_i - s_i) \cdot M_i(s_i, s'_i - s_i) \cdot \sum_{k=1}^j (s'_i - s_i)^k \cdot \\ &\dots \times \frac{1}{k!} \cdot \sum_{l=1}^k \binom{k}{l} \cdot \partial_i^l \bar{f}_i(s_i, \mathbf{s}) \cdot \partial_i^{k-l} \bar{b}_i^{-1}(s_i, \mathbf{s}) ds'_i \end{aligned} \quad (4-48)$$

$$\begin{aligned} &= \mu_i(s_i) \cdot \hat{\mathbf{n}}_i(\mathbf{s}) \cdot \bar{b}_i(s_i, \mathbf{s}) \cdot \sum_{k=1}^j \frac{1}{k!} \sum_{l=1}^k \binom{k}{l} \cdot \partial_i^l \bar{f}_i(s_i, \mathbf{s}) \cdot \partial_i^{k-l} \bar{b}_i^{-1}(s_i, \mathbf{s}) \cdot \\ &\dots \times \int_{R_i(\mathbf{s})} (s'_i - s_i)^{k+1} \cdot M_i(s_i, s'_i - s_i) ds'_i \end{aligned} \quad (4-49)$$

$$\begin{aligned} &= \mu_i(s_i) \cdot \hat{\mathbf{n}}_i(\mathbf{s}) \cdot \bar{b}_i(s_i, \mathbf{s}) \cdot \sum_{k=1}^j m_{k+1,i}(\mathbf{s}) \cdot \frac{1}{k!} \sum_{l=1}^k \binom{k}{l} \cdot \\ &\dots \times \partial_i^l \bar{f}_i(s_i, \mathbf{s}) \cdot \partial_i^{k-l} \bar{b}_i^{-1}(s_i, \mathbf{s}) \end{aligned} \quad (4-50)$$

Donde

$$m_{ki}(\mathbf{s}) = \int_{R_i(\mathbf{s})} (s'_i - s_i)^k \cdot M_i(s_i, s'_i - s_i) ds'_i \quad (4-51)$$

El rango de integración en (4-51) está dado al substituir (4-44) en (4-25)

$$R_i(\mathbf{s}) = \left\{ s'_i \in \hat{S}_i \mid \sum_{k=1}^j (s'_i - s_i)^k \cdot \frac{1}{k!} \cdot \partial_i^k \bar{f}_i(s_i, \mathbf{s}) > 0 \right\} \quad (4-52)$$

La interpretación de la dinámica adaptativa dada por (4-50) es análoga a la que se dio para (4-37) en la sección 4.2. Las funciones $m_{k,i}(\mathbf{s})$ son llamadas k -ésimo momento de mutación de la especie i -ésima. De hecho coinciden con los momentos k -ésimos de la distribución dada por la densidad M_i sólo si el rango de integración $R_i(\mathbf{s})$ es $(-\infty, \infty)$. Sin embargo, como indica (4-52), en general ése no es el caso. Incluso en la aproximación de primer orden, el rango de integración estaba restringido a (s_i, ∞) o $(-\infty, s_i)$, y la situación se

vuelve más complicada cuando se consideran órdenes superiores. Observamos que en el desarrollo anterior no se tuvo necesidad de ninguna propiedad de simetría sobre el proceso de mutación por lo que el resultado (4-50) es independiente de aquellas suposiciones.

Las correcciones de la aproximación en orden mayor (4-50) con respecto a la de primer orden (4-37) pueden ser pequeñas por dos motivos

1. Las tasas crecimiento y nacimiento per cápita, $\bar{f}_i(s'_i, \mathbf{s})$ y $\bar{b}_i(s'_i, \mathbf{s})$, pueden ser casi lineales, i.e. difieren muy poco respecto a sus aproximaciones lineales en s'_i alrededor de s_i .
2. Más aún, las densidades de probabilidad M_i pueden ser estrechas, i.e. sólo pueden tener varianzas pequeñas. Entonces los momentos de mutación de orden superior $m_{k,i}(\mathbf{s})$ son despreciables comparados con el momento de segundo orden.

Concluimos que en cualquier caso límite, aquel en que no hay no-linealidad o aquel en el que no hay variabilidad, la aproximación en primer orden (4-37) de la dinámica adaptativa se convierte en una representación exacta del camino determinista. La virtud de la ecuación (4-37) es su simplicidad combinada, mientras se cumpla una de las dos condiciones anteriores, con buena precisión. La virtud de la ecuación (4-50) es su generalidad, ya que permite la no-linealidad en las tasas ecológicas además de varianza grande y asimetría en los pasos mutacionales. Sin embargo hay que tener en mente que ambas son aproximaciones del camino determinista que coincide con el proceso de saltos promedio bajo las condiciones discutidas en la sección 4.1. Para ilustrar la importancia de las correcciones que brinda la aproximación determinista en órdenes superiores investigamos consecuencias que suceden en circunstancias específicas.

4.5. Desplazamiento de isoclinas evolutivas

Las s_i -isoclinas evolutivas son definidas como las variedades en el espacio de rasgos adaptativos \widehat{S} dadas por $\frac{d}{dt}s_i = 0$. La intersección de todas las isoclinas coincide con el

conjunto de puntos fijos de la dinámica adaptativa.

Primero analizamos la localización de las isoclinas evolutivas cuando sólo consideramos pasos de mutación infinitesimales, entonces las varianzas asociadas son pequeñas y podemos considerar a la aproximación en primer orden (4-42) como exacta. Así las s_i -isoclinas están dadas por la unión de las variedades donde la derivada de selección $\partial'_i \bar{f}_i(s_i, \mathbf{s})$ o los tamaños de población $\hat{\mathbf{n}}(\mathbf{s})$ se anulan. Nos referimos a las primeras como isoclinas interiores, ya que son subconjuntos de \hat{S}_C , y a las segundas como isoclinas exteriores. Dado que la extinción de una especie termina el proceso coevolutivo del sistema de N especies, nos concentramos solo en las isoclinas interiores. Las isoclinas interiores sobre las cuales se cumple $\partial''_i \bar{f}_i(s_i, \mathbf{s}) < 0$ son llamadas de no-invasión mientras que en las que se tiene que $\partial''_i \bar{f}_i(s_i, \mathbf{s}) \geq 0$ son llamadas de invasión.

Ahora consideramos la aproximación en segundo orden. De acuerdo a (4-52) el rango de integración en este caso está dado por

$$R_i(\mathbf{s}) = \left\{ s'_i \in \hat{S}_i \mid (s'_i - s_i) \cdot \partial'_i \bar{f}_i(s_i, \mathbf{s}) + (s'_i - s_i)^2 \cdot \frac{1}{2} \cdot \partial''_i \bar{f}_i(s_i, \mathbf{s}) > 0 \right\} \quad (4-53)$$

Para $\partial'_i \bar{f}_i(s_i, \mathbf{s}) = 0$ este rango se anula si $\partial''_i \bar{f}_i(s_i, \mathbf{s}) \leq 0$ o se extiende a $(-\infty, \infty) \setminus \{s_i\}$ si $\partial''_i \bar{f}_i(s_i, \mathbf{s}) > 0$. Así cuando una s_i -isoclina interior es de no invasión, el momento de mutación $m_{3,i}$ dado por (4-51) y en consecuencia la corrección en segundo orden en la ecuación (4-52) se anulan debido al rango de integración. Si la s_i -isoclina evolutiva fuera de invasión, la misma afirmación sería cierta en general para pasos de mutación simétricos ya que en ese caso el $m_{3,i}$ coincide con el tercer momento de la distribución del proceso de mutación, el cual es cero; mientras tanto para distribuciones de mutación asimétricas ya podemos obtener en segundo orden un desplazamiento de las s_i -isoclinas evolutivas de invasión.

Cuando se considera la dinámica adaptativa en términos de las aproximaciones de orden 3 o superior se tiene un caso más complicado, primero examinamos el caso de s_i -isoclinas evolutivas de invasión. Ya que ahora en general el rango de integración no es simétrico,

los momentos impares del proceso de mutación no se anulan, y tampoco los momentos pares. Aún más, las derivadas de orden 2 y mayor $\partial_i^l \bar{f}_i(s_i, \mathbf{s})$, y las derivadas de orden 1 y mayor $\partial_i^{k-l} \bar{b}_i^{-1}$ en la ecuación (4-50) usualmente contribuyen. Por lo tanto las correcciones de orden 3 y mayor causan un desplazamiento de las isoclinas interiores de invasión; los cuales generan desviaciones cuantitativas de la aproximación en primer orden. Pero las correcciones de orden superior pueden dar origen incluso a discrepancias cualitativas. Consideremos por ejemplo una variedad en el espacio de rasgos adaptativos de tal forma que se cumpla $\partial_i \bar{f}_i(s_i, \mathbf{s}) = \partial_i^2 \bar{f}_i(s_i, \mathbf{s}) = 0$ pero $\partial_i^3 \bar{f}_i(s_i, \mathbf{s}) \neq 0$. En términos del resultado en primer orden (4-37) esta variedad sería considerada una s_i -isocлина evolutiva. En términos del resultado más general (4-50) nos damos cuenta de que esta variedad de ninguna manera es una isocлина, ya que la tasa evolutiva $\frac{d}{dt} s_i$, aunque probablemente sea pequeña, no es nula. Las desviaciones no son tan dramáticas para s_i -isocлина de no-invasión. El rango de integración no puede contener al valor de rasgo adaptativo s_i . Así el desplazamiento de la isocлина solo puede ser significativo si la densidad $M_i(s_i, s'_i - s_i)$ se extiende considerablemente más allá del cero s'_i de $\bar{f}_i(s'_i, \mathbf{s})$ que esté más cercano al cero dado por s_i . En general las isoclinas evolutivas interiores no están determinadas por la anulación de la derivada de selección.

Capítulo 5

Extensiones al modelo determinista

En este capítulo se discuten las generalizaciones y limitaciones del presente análisis al fenómeno coevolutivo. Se indica como extender el marco teórico presentado para poder dar cuenta de escenarios ecológicos y evolutivos más complicados.

5.1. Coevolución polimorfa y ramificación evolutiva

Hemos supuesto en la sección 2.1 que sin mutaciones dos o más valores de rasgo adaptativo s_i en una especie no pueden coexistir indefinidamente, sólo el valor de rasgo adaptativo más ventajoso sobrevive, i.e. el principio de exclusión mutua. Este principio de exclusión mutua es probado en el apéndice C. También en la sección 2.1 se realizó la suposición de una separación respecto a las escalas de tiempo evolutivo y ecológico. Ambas suposiciones fueron el sustento para considerar la dinámica coevolutiva en un marco cuasi-monomorfo; ahora nos interesamos por las condiciones para el cumplimiento de éstas y las consecuencias de la violación de alguno de estos requerimientos.

1. El principio de exclusión mutua puede no ser válido para la especie i en una vecindad de una isoclina interior que sea idéntica o suficientemente cercana a la variedad dada por $\partial'_i \bar{f}_i(s_i, \mathbf{s}) = 0$; lo cual va en contra de una hipótesis para la demostración del principio de exclusión mutua dada en el apéndice C. Esta violación puede conducir a

polimorfismo mediante un proceso de ramificación evolutiva; para más información al respecto se puede consultar [17]

2. El argumento de la separación de escalas de tiempo puede ser violado, como segunda posibilidad, al estar cerca de una isoclina interior que sea idéntica o suficientemente cercana a la variedad dada por $\partial'_i \bar{f}_i(s_i, \mathbf{s}) = 0$; pues las tasas de crecimiento per cápita de una población residente y una población mutante diferirán por poco. Por esta razón puede que se ocupe un tiempo relativamente largo para la sustitución del residente por el mutante.

Ambos casos pueden ser tratados de mejor manera dentro de un marco teórico polimorfo que permita distribuciones de probabilidad $p_i(s_i)$ para describir la probabilidad de que se tenga el valor de rasgo adaptativo s_i en cada especie dada por el índice i ; esto se encuentra presentado en [18] y [19].

5.2. Coevolución con múltiples rasgos

Hasta ahora hemos restringido nuestra atención al caso en que cada especie i posee un único rasgo adaptativo s_i . Sin embargo, en ecosistemas reales el cambio adaptativo no sólo ocurre simultáneamente respecto a la presencia de múltiples especies sino también de múltiples rasgos dentro de cada especie. Permitimos esto convirtiendo a s_i en un vector $s_i = (s_{i,l})$ con un índice $i = 1, \dots, N$ para la especie y un índice $l = 1, \dots, v_i$ para el rasgo. Aún más, permitir múltiples rasgos adaptativos por especie puede ser un requisito para la confiabilidad en la suposición de la propiedad de Markov, introducida en la sección 3.1; el conocimiento de todos los valores de rasgo en cierto momento debe de ser suficiente para determinar el cambio adaptativo en el futuro inmediato.

Una tercera razón para considerar múltiples rasgos en la coevolución fenotípica es debido a que el camino evolutivo puede estar limitado. Además de cotas naturales en ciertos valores de rasgos, e.g. las tasas de fecundidad o los pesos son necesariamente positivos,

que deben ser consideradas incluso cuando consideramos sólo un rasgo por especie; el conjunto de valores de rasgo accesibles queda restringido aún más debido a limitaciones en la combinación de distintos valores de rasgo. Estas limitaciones pueden depender de simples razones físicas, e.g. razones de superficie-volumen no pueden decrecer más allá de cierta barrera. Alternativamente, las limitaciones pueden ser un resultado del proceso de desarrollo del organismo, e.g. un organismo que madura con un tamaño pequeño tiene pocos recursos que dar a su descendencia. También se puede tener limitaciones debido al mapeo del genotipo al fenotipo, e.g. si el mismo gen influencia a dos o más rasgos distintos entonces los valores de rasgos que resultan no son independientes; este efecto se llama *pleiotropía* [20]. Para una más detallada discusión de estas limitaciones se puede consultar [21]. Permitimos dichas limitaciones de la siguiente manera

1. Las limitaciones restringen al conjunto de valores de rasgo accesibles a cada especie en un subconjunto de \widehat{S}_i al que denotamos $\widehat{S}_{i,c'}$. Al producto cartesiano de estos conjuntos se le llama $\widehat{S}_{c'} = \prod_{i=1}^N \widehat{S}_{i,c'}$. La dinámica adaptativa de la comunidad de N especies está entonces confinada al conjunto $\widehat{S}_C = \widehat{S}_c \cap \widehat{S}_{c'}$, donde \widehat{S}_c denota la región de coexistencia (2-2).
2. Debido a la pleiotropía los efectos de mutaciones en distintos rasgos pueden estar correlacionados. Por esta razón escribimos la distribución de probabilidad de un cambio al valor s'_i desde el valor s_i debido a una mutación como una sola distribución conjunta $M_i(s_i, s'_i - s_i)$ en vez de un producto de v_i distribuciones distintas $M_{i,l}(s_i, s'_{i,l} - s_{i,l})$.

Aquí generalizamos los resultados obtenidos en las secciones previas para que concuerden con la extensión a la coevolución con múltiples rasgos. Los resultados para el modelo estocástico, en particular la ecuación maestra (3-1) y las probabilidades de transición (3-2) y (3-7), se siguen sin alteración alguna. Notemos primero que las funciones δ en (3-2) ahora toman vectores como argumento por lo que aplicamos la definición usual $\delta(s_i) = \prod_{l=1}^{v_i} \delta(s_{i,l})$, y, segundo, que la distribución de probabilidad de la mutación en (3-7) ahora

es conjunta. Los resultados para el modelo determinista se generalizan de la siguiente manera. Para (4-24) y (4-25) sólo hay que observar que la integral es multi-dimensional por lo que $ds_i = ds_{i,1}ds_{i,2}\dots ds_{i,v_i}$ en (4-24) y por lo tanto el rango de integración $R_i(\mathbf{s})$ en (4-25) se torna ahora en un subespacio de dimensión v_i en vez de un intervalo. La expansión de primer orden (4-30) se convierte en

$$\bar{b}_i^{-1}(s'_i, \mathbf{s}) \cdot \bar{f}_i(s'_i, \mathbf{s}) = \bar{b}_i^{-1}(s_i, \mathbf{s}) \cdot [\partial'_{i,1} \bar{f}_i(s_i, \mathbf{s}) \cdot (s'_{i,1} - s_{i,1}) + \dots + \partial'_{i,v_i} \bar{f}_i(s_i, \mathbf{s}) \cdot (s'_{i,1} - s_{i,v_i})] \quad (5-1)$$

donde seguimos nuestra notación anterior $\partial'_{i,l} \bar{f}_i = \frac{\partial}{\partial s'_{i,l}} \bar{f}_i$.

Así las cosas tenemos la siguiente generalización de las ecuaciones (4-35) y (4-37)

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} s_i &= \left(\frac{1}{2} \cdot \mu_i(s_i) \cdot \hat{\mathbf{n}}_i(\mathbf{s}) \cdot \int_{R_i(\mathbf{s})} \Delta s_{i,1} \cdot M_i(s_i, \Delta s_i) \cdot \sum_{l'=1}^{v_i} \partial'_{i,l'} \bar{f}_i(s_i, \mathbf{s}) \cdot (\Delta s_{i,l'}) ds'_i, \right. \\ &\dots, \left. \frac{1}{2} \cdot \mu_i(s_i) \cdot \hat{\mathbf{n}}_i(\mathbf{s}) \cdot \int_{R_i(\mathbf{s})} \Delta s_{i,v_i} \cdot M_i(s_i, \Delta s_i) \cdot \sum_{l'=1}^{v_i} \partial'_{i,l'} \bar{f}_i(s_i, \mathbf{s}) \cdot \Delta s_{i,l'} ds'_i \right) \quad (5-2) \end{aligned}$$

$$= \frac{1}{2} \cdot \mu_i(s_i) \cdot \hat{\mathbf{n}}_i(\mathbf{s}) \cdot \sigma_i^2(s_i) \cdot \nabla'_i \bar{f}_i(s_i, \mathbf{s}) \quad (5-3)$$

Con $\nabla'_i \bar{f}_i(s_i, \mathbf{s}) = (\partial'_{i,1} \bar{f}_i(s_i, \mathbf{s}), \dots, \partial'_{i,v_i} \bar{f}_i(s_i, \mathbf{s}))$, un vector compuesto por las derivadas de selección $\partial'_{i,l} \bar{f}_i(s_i, \mathbf{s})$ para los rasgos $l = 1, \dots, v_i$ de la especie i ; a este vector lo llamamos el gradiente de selección. En el caso de la coevolución con múltiples rasgos σ_i^2 es la matriz de varianza-covarianza de la distribución de mutación conjunta M_i . Los elementos de esta matriz cuadrada $\sigma_i^2 = (\sigma_{i,l,l'})$ están dados por

$$\sigma_{i,l,l'}^2(s_i) = \int \Delta s_{i,l} \cdot \Delta s_{i,l'} \cdot M_i(s_i, \Delta s_i) d\Delta s_i \quad (5-4)$$

con $l, l' = 1, \dots, v_i$.

Notemos que elementos distintos de cero fuera de la diagonal en σ_i^2 causan que la dinámica adaptativa tome un camino por debajo de lo óptimo, i.e., la dirección del cambio adaptativo no es paralela al gradiente de selección. Notemos también que hasta primer orden las isoclinas evolutivas interiores del sistema adaptativo (5-3) para la especie i ahora están

dadas por las variedades en S_C donde el gradiente de selección $\nabla'_i \bar{f}_i(s_i, \mathbf{s})$ se anula o yace en el espacio nulo de la matriz de varianza-covarianza σ_i^2 .

5.3. Coevolución bajo dinámicas poblacionales fuera del equilibrio

En esta sección se discute la cuestión de la coevolución bajo dinámicas poblacionales que no se encuentran en equilibrio. Relajando la suposición de que la dinámica poblacional tiene un único punto estable, ahora permitimos atractores arbitrarios A que den origen a dinámicas poblacionales periódicas, cuasi-periódicas o caóticas. Primero describimos algunos conceptos matemáticos que han sido considerados en este contexto y después investigamos cómo estos se relacionan con el formalismo estocástico previamente desarrollado.

Consideremos los tamaños de población n_i , correspondiente a individuos con valor de rasgo adaptativo residente s_i , y n'_i , correspondiente a individuos mutantes con un valor de rasgo adaptativo s'_i suficientemente cercano a s_i , en un ambiente definido por los valores de rasgo s_j y tamaños de población n_j con $j = 1, \dots, N$, $j \neq i$. Llamamos sistema residente al sistema dinámico restante cuando el mutante está ausente, $n'_i = 0$, sistema mutante cuando el residente está ausente, $n_i = 0$, y sistema combinado cuando ambos están presentes, $n'_i \neq 0$ y $n_i \neq 0$. Notemos que así las cosas la dinámica poblacional y adaptativa es considerada en un subespacio de dimensión $N + 1$ con lo que los vectores \mathbf{n} y \mathbf{s} han aumentado una entrada. Recordemos que $\dot{\mathbf{n}}_j = n_j \cdot \tilde{f}_j(s_j, \mathbf{s}, \mathbf{n})$ para $j = 1, \dots, N$, lo que implica que también tendremos $\dot{\mathbf{n}}'_i = n'_i \cdot \tilde{f}_i(s'_i, \mathbf{s}, \mathbf{n})$ al ser esta la selección más simple como se ha señalado en la sección 2.3.

Para decidir cuál debe ser el incremento inicial de una población mutante escasa s'_i en un ambiente determinado por la población residente \mathbf{s} , las siguientes construcciones han

sido propuestas

$$E_1(s'_i, \mathbf{s}) = \lim_{T \rightarrow \infty} \frac{1}{T} \cdot \int_0^T \tilde{f}_i(s'_i, \mathbf{s}, \mathbf{n}(t)) dt \quad (5-5)$$

$$E_2(s'_i, \mathbf{s}) = \lim_{T \rightarrow \infty} \frac{1}{T} \cdot \log \frac{|\Delta \mathbf{n}(T)|}{|\Delta \mathbf{n}(0)|} \quad (5-6)$$

$$E_3(s'_i, \mathbf{s}) = \int_{A(\mathbf{s})} \tilde{f}_i(s'_i, s_i, \mathbf{n}) d\nu(\mathbf{n}) \quad (5-7)$$

La primera cantidad E_1 es el promedio sobre el tiempo de la tasa de crecimiento per cápita de una población mutante escasa a lo largo de la trayectoria $\mathbf{n}(t)$ que empieza dentro del atractor $A(\mathbf{s})$ del sistema residente. Esta construcción se sigue inmediatamente del marco teórico desarrollado en la sección 2.1; generalizando la ecuación (2-9) escribimos

$$\bar{f}_i(s'_i, \mathbf{s}) = E_1(s'_i, \mathbf{s}). \quad (5-8)$$

La segunda cantidad E_2 , véase [6], es el exponente de Lyapunov del sistema combinado a lo largo de la dirección del tamaño de la población mutante para un punto en el atractor $A(\mathbf{s})$ del sistema de la dinámica poblacional. Está dado por la tasa de crecimiento logarítmico promedio de la distancia entre dos trayectorias específicas: la primera trayectoria $\mathbf{n}(t)$ debe empezar desde el punto $\mathbf{n}(0)$ en el atractor $A(\mathbf{s})$, la segunda trayectoria $\tilde{\mathbf{n}}(t)$ debe tener como condición inicial $\tilde{\mathbf{n}}(0) = \mathbf{n}(0) + \Delta \mathbf{n}(0)$, donde $\Delta \mathbf{n}(0)$ debe ser un desplazamiento suficientemente pequeño en la dirección del tamaño de población de la especie mutante y por consiguiente podemos tomar la evolución de $\tilde{\mathbf{n}}(t)$ evaluada de acuerdo a la linealización de la dinámica del sistema a lo largo del atractor $A(\mathbf{s})$, [22]. La distancia entre estas dos trayectorias está dada por $|\Delta \mathbf{n}(t)|$ con $\Delta \mathbf{n}(t) = \tilde{\mathbf{n}}(t) - \mathbf{n}(t)$ y $|\dots|$ la métrica usual en \mathbb{R}^{N+1} .

Como una conveniente alternativa para la estimación numérica del exponente de Lyapunov podemos utilizar el sistema combinado directamente para después utilizar un $\Delta \mathbf{n}(t)$ y promediar sólo sobre un intervalo de tiempo finito $(0, T)$; sin embargo para cubrir suficientemente al atractor $A(\mathbf{s})$ varias repeticiones de este proceso son usualmente necesarias

donde cada repetición debe de ser seguida por un rescalamiento $\alpha \cdot \Delta n(t)$, $\alpha \ll 1$, [23]. La tercer cantidad E_3 , [24], es llamada exponente de invasión y en nuestro caso es simplemente el promedio fase de la tasa de crecimiento per cápita del mutante dentro del atractor $A(\mathbf{s})$ del sistema residente ponderado por la medida natural $d\nu(\mathbf{n})$ de este atractor. Al tomar la medida natural en vez de una medida invariante arbitraria es importante cuando el atractor $A(\mathbf{s})$ es caótico, [25].

En este trabajo tomamos como válida la cantidad E_1 , en concordancia con (2-1) y (2-9), e investigamos si podemos recuperar la condición $E_1 > 0$ para el incremento inicial de un mutante escaso desde la perspectiva estocástica anteriormente desarrollada.

Ya en el caso de un único punto estable en el espacio de tamaños de población teníamos que distinguir entre las escalas de tiempo evolutivo y ecológico; con dinámicas de población que se asientan en un atractor $A(\mathbf{s})$ fuera del equilibrio debemos de introducir una tercera escala de tiempo para el movimiento dentro de este atractor a la cual llamamos escala de tiempo del atractor. Suponemos que la escala de tiempo del atractor es mucho más rápida que la escala de tiempo ecológica. En aquel caso la invasión de un mutante exitoso sucede lentamente en comparación a la dinámica del atractor $A(\mathbf{s})$; lo cual es típico para mutantes cuyos valores de rasgo adaptativo s'_i están suficientemente cercanos al valor de rasgo adaptativo residente s_i .

Generalizando la ecuación (3-7) obtenemos para las probabilidades por unidad de tiempo de la representación estocástica la siguiente igualdad

$$w_i(s'_i|\mathbf{s}) = \mu_i(s_i) \cdot \overline{b_i(s_i, \mathbf{s}) \cdot n_i(\mathbf{s})} \cdot M_i(s_i, s'_i - s_i) \cdot \bar{b}_i^{-1}(s'_i, \mathbf{s}) \cdot (\bar{f}_i(s'_i, \mathbf{s}))_+ \quad (5-9)$$

Y consecuentemente la aproximación de la dinámica adaptativa en primer orden (4-35) se transforma en

$$\frac{d}{dt}s_i = \frac{1}{2} \cdot \mu_i(s_i) \cdot \sigma_i^2(s_i) \cdot \bar{b}_i^{-1}(s_i, \mathbf{s}) \cdot \overline{b_i(s_i, \mathbf{s}) \cdot n_i(\mathbf{s})} \cdot \partial'_i \bar{f}_i(s_i, \mathbf{s}) \quad (5-10)$$

La construcción de la aproximación determinista en órdenes superiores para la dinámica adaptativa sigue el mismo esquema que en la sección 4.4. Notemos que en (5-10) el término $\bar{b}_i^{-1}(s_i, \mathbf{s}) \cdot \overline{b_i(s_i, \mathbf{s}) \cdot n_i(\mathbf{s})}$ diferirá más de $\bar{n}_i(\mathbf{s})$ entre más grande sea la variación del tamaño de población residente de la especie i a lo largo del atractor $A(\mathbf{s})$.

Por otro lado un mutante escaso s'_i puede invadir exitosamente una comunidad determinada por valores de rasgo residentes \mathbf{s} provisto que exista un probabilidad de transición por unidad de tiempo que sea positiva para la substitución de rasgos $s_i \rightarrow s'_i$, i.e. $w_i(s'_i | \mathbf{s}) > 0$. Se concluye de (5-9) y de la definiciones de $(\dots)_+$ y $\bar{f}_i(s'_i, \mathbf{s}) = E_1(s'_i, \mathbf{s})$ que la perspectiva estocástica presentada conlleva a la condición $E_1 > 0$ como criterio de invasión, lo cual es equivalente a lo propuesto anteriormente. Enfatizamos que los resultados obtenidos en esta sección también sirven para poder afrontar el problema de la coevolución en ambientes que varían lentamente donde la dependencia temporal adicional se deriva de influencias externas en vez de internas.

Capítulo 6

Conclusiones

En esta tesis se ha presentado una teoría dinámica de la coevolución, principalmente desarrollada por Ulf Dieckmann en [1], [18] y [19]. En contraste con la teoría de juegos evolutivos, los modelos presentados para el fenómeno coevolutivo dan cuenta de la dinámica del fenómeno, incluyendo los estados coevolutivos transitorios, equilibrios coevolutivos y atractores coevolutivos fuera del equilibrio. Los modelos reflejan la introducción continua de nuevos valores de rasgo y permiten interacciones ecológicas arbitrarias que pueden ser especificadas desde el nivel del individuo. A diferencia de la ecuación canónica de la dinámica de juegos evolutivos, 1-1, el desarrollo aquí presentado, 4-42, da cuenta de los elementos estocásticos del fenómeno y también se derivan correcciones de orden superior. A continuación se enumeran las extensiones presentadas respecto de la ecuación canónica 1-1.

1. Para obtener la ecuación 4-42 se supuso la simetría de la densidad de probabilidad de los valores de rasgo mutantes en la sección 4.2, empezando en el desarrollo 4-31. Tanto el modelo determinista en órdenes superiores y el modelo estocástico permite suprimir aquella suposición.
2. Se ha recuperado la ecuación canónica como una descripción del proceso de saltos promedio que será exacta cuando los saltos entre valores de rasgo adaptativos son

considerados como infinitesimales. Y aunque la ecuación canónica da una buena aproximación para densidades de probabilidad de los valores de rasgo mutantes que tengan varianzas pequeñas; la aproximación se volverá más inexacta entre más crezcan aquellas varianzas, con lo que se vuelve recomendable añadir términos de orden superior a la aproximación.

3. La extensión en órdenes superiores brinda nuevos fenómenos coevolutivos respecto a lo presentado por la ecuación canónica; un ejemplo de esto es el desplazamiento de isoclinas coevolutivas.
4. La ecuación canónica no da cuenta de todas las consecuencias de la aleatoriedad del proceso; como se ha ilustrado en la sección 4.3.
5. La ecuación canónica no permite inter-dependencias entre distintos rasgos dentro de una misma especie. Sin embargo en la sección 5.2 se muestra como el enfoque estocástico resulta naturalmente en la introducción de correlaciones entre estos mediante la inclusión de la matriz de varianza-covarianza para las distribuciones de los rasgos mutantes.
6. El alcance de la ecuación canónica está restringido a sistemas coevolutivos con dinámicas de población en equilibrio y un ambiente externo constante. En la sección 5.3 se ha demostrado como se puede confrontar aquellos escenarios ecológicos.

Estas extensiones dan cuenta de la manera en la cual al modelar sistemas dinámicos, como en el presente caso del fenómenos coevolutivo, uno puede intercambiar capacidad descriptiva por simplicidad matemática. La ecuación canónica puede ser suficiente dependiendo de los objetivos que uno tenga dentro del análisis a realizar, sin embargo hay que considerar si las suposiciones subyacentes se pueden considerar ciertas de manera razonable. Con esto se ha presentado una introducción a la teoría dinámica de la coevolución y a una porción de los diversos fenómenos evolutivos que se siguen de aquélla.

Apéndice A

La ecuación maestra para procesos de salto

A.1. Introducción

En este apéndice desarrollamos la ecuación maestra para $X(t)$ un proceso estocástico Markoviano homogéneo respecto a un conjunto de densidades de probabilidad condicionales p con espacio de estados $\mathbb{X} \subset \mathbb{R}$ y espacio de tiempos \mathbb{R}^+ i.e.,

$$p(x_{n+1}, t_{n+1} | x_n, t_n; \dots; x_0, t_0) = p(x_{n+1}, t_{n+1} | x_n, t_n) \quad (\text{A-1})$$

$$p(x_2, t_2 | x_1, t_1) = T_{t_2-t_1}(x_2 | x_1) \quad (\text{A-2})$$

con $n \in \mathbb{N}$, $\{x_0, \dots, x_{n+1}\} \subset \mathbb{X} \subset \mathbb{R}$, $\{t_0, \dots, t_{n+1}\} \subset \mathbb{R}^+$, $t_{n+1} \geq t_n \geq \dots \geq t_1 \geq t_0$,

$p_{X_{n+1}, \dots, X_0}(x_{n+1}, t_{n+1}, x_n, t_n; \dots; x_0, t_0)$ densidad de probabilidad

A.2. Ecuación de Chapman-Kolmogorov

A continuación desarrollamos la ecuación de Chapman-Kolmogorov; primero consideremos

$$p(x_3, t_3; x_2, t_2; x_1, t_1) = p(x_3, t_3 | x_2, t_2; x_1, t_1) \cdot p(x_2, t_2; x_1, t_1) \quad (\text{A-3})$$

$$= p(x_3, t_3 | x_2, t_2) \cdot p(x_2, t_2; x_1, t_1) \quad (\text{A-4})$$

$$= p(x_3, t_3 | x_2, t_2) \cdot p(x_2, t_2 | x_1, t_1) \cdot p(x_1, t_1) \quad (\text{A-5})$$

Integrando A-4 respecto a x_2 obtenemos

$$\int_{\mathbb{X}} p(x_3, t_3; x_2, t_2; x_1, t_1) dx_2 = p(x_3, t_3; x_1, t_1) \quad (\text{A-6})$$

$$= \int_{\mathbb{X}} p(x_3, t_3 | x_2, t_2) \cdot p(x_2, t_2 | x_1, t_1) \cdot p(x_1, t_1) dx_2 \quad (\text{A-7})$$

$$= p(x_1, t_1) \cdot \int_{\mathbb{X}} p(x_3, t_3 | x_2, t_2) \cdot p(x_2, t_2 | x_1, t_1) dx_2 \quad (\text{A-8})$$

Entonces

$$p(x_3, t_3; x_1, t_1) / p(x_1, t_1) = p(x_3, t_3 | x_1, t_1) \quad (\text{A-9})$$

$$= \int_{\mathbb{X}} p(x_3, t_3 | x_2, t_2) \cdot p(x_2, t_2 | x_1, t_1) dx_2 \quad (\text{A-10})$$

Donde

$$p(x_3, t_3 | x_1, t_1) = \int_{\mathbb{X}} p(x_3, t_3 | x_2, t_2) \cdot p(x_2, t_2 | x_1, t_1) dx_2 \quad (\text{A-11})$$

es la ecuación de Chapman-Kolmogorov. El ordenamiento de los tiempos en esta identidad es esencial para poder pasar de (A-3) a (A-4); $t_3 \geq t_2 \geq t_1$. En virtud de la propiedad de homogeneidad del proceso podemos escribir la ecuación como

$$T_{t_3-t_1}(x_3 | x_1) = \int T_{t_3-t_2}(x_3 | x_2) \cdot T_{t_2-t_1}(x_2 | x_1) \quad (\text{A-12})$$

A.3. Derivación de la ecuación maestra

La ecuación maestra es una versión diferencial de la ecuación de Chapman-Kolmogorov. Para obtenerla empezamos haciendo el siguiente desarrollo de serie de Taylor en primer orden.

$$p(x_2, t_2|x_1, t_1) = p(x_2, t_1|x_1, t_1) + \left. \frac{d}{dt_2} p(x_2, t_2|x_1, t_1) \right|_{t_2=t_1} \cdot (t_2 - t_1) + \mathcal{O}[(t_2 - t_1)^2] \quad (\text{A-13})$$

Denotamos $w(x_2|x_1, t_1) = \left. \frac{d}{dt_2} p(x_2, t_2|x_1, t_1) \right|_{t_2=t_1}$, la probabilidad instantánea del evento de transición $x_1 \rightarrow x_2$ por lo que se le llama probabilidad de transición por unidad de tiempo. Además observamos que $p(x_2, t_1|x_1, t_1) = \frac{p(x_2, t_1; x_1, t_1)}{p(x_1, t_1)} = \frac{\delta(x_2 - x_1) \cdot p(x_1, t_1)}{p(x_1, t_1)} = \delta(x_2 - x_1)$. Así las cosas para t_2 suficientemente cercano a t_1 podemos omitir los términos de orden superior y obtener

$$p(x_2, t_2|x_1, t_1) = \delta(x_2 - x_1) + w(x_2|x_1, t_1) \cdot (t_2 - t_1) \quad (\text{A-14})$$

Sin embargo es claro que en la anterior igualdad se puede tener probabilidad mayor a uno cuando $x_2 = x_1$, por lo que hay que estandarizar, y esto se hace añadiendo un factor $f = f(x_1, t_1)$ a la delta de dirac. Entonces

$$p(x_2, t_2|x_1, t_1) = f(x_1, t_1) \cdot \delta(x_2 - x_1) + w(x_2|x_1, t_1) \cdot (t_2 - t_1) \quad (\text{A-15})$$

Integrando sobre x_2 la ecuación anterior se obtiene que

$$\int p(x_2, t_2|x_1, t_1) dx_2 = \int [f(x_1, t_1) \cdot \delta(x_2 - x_1) + w(x_2|x_1, t_1) \cdot (t_2 - t_1)] dx_2 \quad (\text{A-16})$$

$$= f(x_1, t_1) + (t_2 - t_1) \cdot \int w(x_2|x_1, t_1) dx_2 = 1 \quad (\text{A-17})$$

Lo cual implica que $f(x_1, t_1) = 1 - \int w(x_2|x_1, t_1)dx_2$, lo que justifica la elección de parámetros de dependencia de la función f . Así se obtiene la siguiente ecuación

$$p(x_2, t_2|x_1, t_1) = [1 - (t_2 - t_1) \cdot \int_{\mathbb{X}} w(x_2|x_1, t_1)dx_2] \cdot \delta(x_2 - x_1) + (t_2 - t_1) \cdot w(x_2|x_1, t_1) \quad (\text{A-18})$$

Donde $\int_{\mathbb{X}} w(x_2|x_1, t_1)dx_2$ es la probabilidad por unidad de tiempo de que haya transiciones empezando en x_1 al tiempo t_1 hacia algún otro valor, por lo que $1 - (t_2 - t_1) \cdot \int_{\mathbb{X}} w(x_2|x_1, t_1)dx_2$ es la probabilidad de que no haya transiciones empezando en x_1 al tiempo t_1 hacia algún otro valor durante el intervalo de tiempo (t_2, t_1) ; y $(t_2 - t_1) \cdot w(x_2|x_1, t_1)$ es la probabilidad de que haya una transición de x_1 a x_2 en el intervalo de tiempo (t_2, t_1) y no suceda otra transición. Se puede ver que los términos omitidos de la serie de Taylor dan cuenta de eventos con más de una transición, los cuales se han supuesto suficientemente pequeños de tal forma que puedan no ser tomados en cuenta.

Substituimos (A-18) en la ecuación de Chapman-Kolmogorov, A-11,

$$p(x_3, t_3|x_1, t_1) = \int_{\mathbb{X}} p(x_3, t_3|x_2, t_2) \cdot p(x_2, t_2|x_1, t_1)dx_2 \quad (\text{A-19})$$

$$= \int_{\mathbb{X}} ([1 - (t_3 - t_2) \cdot \int_{\mathbb{X}} w(x_3|x_2, t_2)dx_3] \cdot \delta(x_3 - x_2) + (t_3 - t_2) \cdot w(x_3|x_2, t_2)) \cdot \dots \times p(x_2, t_2|x_1, t_1)dx_2 \quad (\text{A-20})$$

$$= \int_{\mathbb{X}} [1 - (t_3 - t_2) \cdot \int_{\mathbb{X}} w(x_4|x_2, t_2)dx_4] \cdot \delta(x_3 - x_2) \cdot p(x_2, t_2|x_1, t_1)dx_2 \quad (\text{A-21})$$

$$\dots + (t_3 - t_2) \cdot \int_{\mathbb{X}} w(x_3|x_2, t_2) \cdot p(x_2, t_2|x_1, t_1)dx_2$$

$$= [1 - (t_3 - t_2) \cdot \int_{\mathbb{X}} w(x_4|x_3, t_2)dx_4] \cdot p(x_3, t_2|x_1, t_1) \dots + (t_3 - t_2) \cdot \int_{\mathbb{X}} w(x_3|x_2, t_2) \cdot p(x_2, t_2|x_1, t_1)dx_2 \quad (\text{A-22})$$

Entonces se hace uso de (A.22) para el desarrollo siguiente

$$\begin{aligned} \frac{p(x_3, t_3|x_1, t_1) - p(x_3, t_2|x_1, t_1)}{t_3 - t_2} &= - \int_{\mathbb{X}} w(x_4|x_3, t_2) \cdot p(x_3, t_2|x_1, t_1) dx_4 \\ &+ \int_{\mathbb{X}} w(x_3|x_2, t_2) \cdot p(x_2, t_2|x_1, t_1) dx_2 \end{aligned} \quad (\text{A-23})$$

$$= \int_{\mathbb{X}} w(x_3|x_2, t_2) \cdot p(x_2, t_2|x_1, t_1) - w(x_2|x_3, t_2) \cdot p(x_3, t_2|x_1, t_1) dx_2 \quad (\text{A-24})$$

Finalmente tomando el límite cuando $t_3 \rightarrow t_2$ llegamos a

$$\frac{\partial}{\partial t_2} p(x_3, t_2|x_1, t_1) = \int_{\mathbb{X}} w(x_3|x_2, t_2) \cdot p(x_2, t_2|x_1, t_1) - w(x_2|x_3, t_2) \cdot p(x_3, t_2|x_1, t_1) dx_2 \quad (\text{A-25})$$

La cual escribimos por comodidad como

$$\frac{\partial p(x, t|x_0, t_0)}{\partial t} = \int_{\mathbb{X}} w(x|x', t) \cdot p(x', t|x_0, t_0) - w(x'|x, t) \cdot p(x, t|x_0, t_0) dx' \quad (\text{A-26})$$

O más aún como

$$\frac{\partial p(x, t)}{\partial t} = \int_{\mathbb{X}} w(x|x', t) \cdot p(x', t) - w(x'|x, t) \cdot p(x, t) dx' \quad (\text{A-27})$$

donde dado un tiempo t_0 y un valor x , la solución dada para $t \geq t_0$ por (A-27) satisface la condición inicial $p(x, t_0) = \delta(x - x_0)$. En el trabajo presente hemos restringido nuestra atención al caso en que no hay dependencia temporal en las probabilidades de transición por unidad de tiempo por lo que la instancia de la ecuación maestra que hemos usado es la siguiente

$$\frac{\partial p(x, t)}{\partial t} = \int_{\mathbb{X}} w(x|x') \cdot p(x', t) - w(x'|x) \cdot p(x, t) dx' \quad (\text{A-28})$$

la cual consiste en omitir la dependencia temporal en las probabilidades de transición por unidad de tiempo en (A-27), y de hecho coincide con la ecuación maestra para procesos

estocásticos homogéneos obtenida análogamente usando el desarrollo en serie de Taylor para $\tau' = t_3 - t_2$ alrededor de cero.

Cabe destacar que la ecuación maestra (A-27) sirve para poder afrontar el problema de la coevolución en ambientes que varían lentamente donde la dependencia temporal adicional se deriva de influencias externas en vez de internas; sin embargo en el presente trabajo se prefiere usar los resultados de la sección 5.3 como se explica en la observación al final de aquella.

Apéndice B

La probabilidad de escapar la extinción accidental

B.1. Introducción

En este apéndice mostramos que la probabilidad de que la población mutante dada por el valor de rasgo adaptativo s'_i alcance el tamaño n empezando desde el tamaño 1 está dada por

$$p_{1,n} = \frac{1 - \frac{\bar{d}_i(s'_i, s)}{\bar{b}_i(s'_i, s)}}{1 - \left(\frac{\bar{d}_i(s'_i, s)}{\bar{b}_i(s'_i, s)} \right)^n} \quad (\text{B-1})$$

B.2. Caminatas aleatorias y análisis del primer paso

Bajo la suposición de que los procesos de nacimiento y muerte son independientes, una caminata aleatoria simple provee un modelo para el número de habitantes de una población mutante dada por s'_i con probabilidades de nacimiento y muerte en un intervalo de tiempo ecológico pequeño, $[t, t + \Delta t]$, dadas por $\bar{b}_i(s'_i, s) \cdot \Delta t$ y $\bar{d}_i(s'_i, s) \cdot \Delta t$ respectivamente, y la probabilidad de más de una muerte o nacimiento en el mismo intervalo de

tiempo es $\mathcal{O}(\Delta t^2)$ y no contribuye a $p_{1,n}$ en el límite $\Delta t \rightarrow 0$.

Sea $\{X_t | t \in \mathbb{N} \setminus \{0\}\}$ una secuencia de variable aleatorias independientes idénticamente distribuidas de la siguiente manera

$$P(X_t = 1) = \bar{b}_i(s'_i, s) \cdot \Delta t = p \quad (\text{B-2})$$

$$P(X_t = -1) = \bar{d}_i(s'_i, s) \cdot \Delta t = q \quad (\text{B-3})$$

$$P(X_t = 0) = 1 - (\bar{b}_i(s'_i, s) + \bar{d}_i(s'_i, s)) \cdot \Delta t = 1 - p - q = r \quad (\text{B-4})$$

Sea C_0 un número entero arbitrario entonces definimos la caminata aleatoria

$$C_m = C_0 + X_1 + \dots + X_n \quad \text{para } m \in \mathbb{N} \setminus \{0\} \quad (\text{B-5})$$

que claramente es Markoviana. Nos preguntamos por la probabilidad de que la población alcance el tamaño n antes que el tamaño 0; para poder responder esto usamos la siguiente notación para enteros A y $-B$

$$\tau = \min \{m \geq 0 | C_m = A \vee C_m = -B\} \quad (\text{B-6})$$

Al tiempo aleatorio τ se tiene que $C_\tau = A \vee C_\tau = -B$ por primera vez; así las cosas la probabilidad de que la caminata alcance el valor A antes que el valor $-B$ está dada por

$$P(C_\tau = A | C_0 = 0) \quad (\text{B-7})$$

Para calcular esta probabilidad utilizamos el método del análisis del primer paso que sugiere consideremos la caminata aleatoria C_n al tiempo $n = 1$ donde se ha incrementado el tamaño de la población por un individuo o se ha decrecido por un individuo; después consideramos lo mismo pero al tiempo $n = 2$ y vemos que se replica nuestro problema excepto que el tamaño inicial de la población ha cambiado. Esta observación sugiere la

búsqueda de una relación recursiva para la función

$$g(k) = P(C_\tau = A | C_0 = k) \quad \text{donde } -B \leq k \leq A \quad (\text{B-8})$$

En esta notación $g(0)$ es precisamente la probabilidad (B-7) que queremos calcular.

En consecuencia a la ley de probabilidad total, $P(E|X) = \sum_n P(E|X \cap Y_n) \cdot P(Y_n|X)$ con $\{Y_n | n \in \mathbb{N}\}$ partición del espacio muestral no mutuamente exclusiva con X , aplicada a $\{C_1 = h | -B \leq h \leq A\}$ y la propiedad de Markov tenemos que

$$g(k) = P(C_\tau = A | C_0 = k) = \sum_h P(C_\tau = A | C_0 = k, C_1 = h) \cdot P(C_1 = h | C_0 = k) \quad (\text{B-9})$$

$$= \sum_h P(C_\tau = A | C_1 = h) \cdot P(C_1 = h | C_0 = k) \quad (\text{B-10})$$

$$= p \cdot g(k+1) + q \cdot g(k-1) + r \cdot g(k) \quad (\text{B-11})$$

La recursión (B-11) es más fácil de entender si se escribe en términos del operador de diferencias $\Delta g(k-1) = g(k) - g(k-1)$. Notamos que dado que $1 = p + q + r$ la ecuación (B-11) se puede escribir como

$$0 = p \cdot \{g(k+1) - g(k)\} - q \cdot \{g(k) - g(k-1)\} \quad (\text{B-12})$$

con lo que obtenemos la siguiente recursión para $\Delta g(k)$:

$$\Delta g(k) = (q/p) \cdot \Delta g(k-1) \quad (\text{B-13})$$

Esta recursión junto con las condiciones de frontera $g(A) = P(C_\tau = A | C_0 = A) = 1$ y $g(-B) = P(C_\tau = A | C_0 = -B) = 0$ determinan de manera única a la función g .

Iteramos la ecuación (B-13) para encontrar

$$\Delta g(k+h) = (q/p)^h \Delta g(k) \quad (\text{B-14})$$

Por lo que definiendo $\alpha = \Delta g(-B)$, usando $g(-B) = 0$ y haciendo múltiples cancelaciones obtenemos

$$g(k) = \sum_{h=0}^{k+B-1} \Delta g(h-B) = \alpha \sum_{h=0}^{k+B-1} (q/p)^h = \alpha \frac{1 - (q/p)^{k+B}}{1 - (q/p)} \quad (\text{B-15})$$

Utilizando la condición de frontera restante

$$g(A) = 1 = \alpha \frac{1 - (q/p)^{A+B}}{1 - (q/p)} \quad (\text{B-16})$$

llegamos a que

$$\alpha = \frac{1 - (q/p)}{1 - (q/p)^{A+B}} \quad (\text{B-17})$$

y concluimos

$$g(k) = \frac{1 - (q/p)^{k+B}}{1 - (q/p)^{A+B}} \quad (\text{B-18})$$

Finalmente podemos evaluar $g(k)$ en $k = 1$ para obtener la probabilidad $P(C_\tau = A | C_0 = 1)$ de alcanzar el valor A antes que el valor $-B$ dado que se empieza en el valor:

$$\frac{1 - (q/p)^{B+1}}{1 - (q/p)^{A+B}} \quad (\text{B-19})$$

Finalmente para obtener $p_{1,n}$, la probabilidad de que la población mutante inicialmente compuesta por un individuo esté después de cierto tiempo compuesta por n individuos,

basta utilizar las barreras $A = n$ y $-B = 0$ en (B-19)

$$p_{1,n} = \frac{1 - (q/p)}{1 - (q/p)^n} \quad (\text{B-20})$$

$$= \frac{1 - \frac{\bar{d}_i(s'_i, s) \cdot \Delta t}{\bar{b}_i(s'_i, s) \cdot \Delta t}}{1 - \left(\frac{\bar{d}_i(s'_i, s) \cdot \Delta t}{\bar{b}_i(s'_i, s) \cdot \Delta t} \right)^n} \quad (\text{B-21})$$

$$= \frac{1 - \frac{\bar{d}_i(s'_i, s)}{\bar{b}_i(s'_i, s)}}{1 - \left(\frac{\bar{d}_i(s'_i, s)}{\bar{b}_i(s'_i, s)} \right)^n} \quad (\text{B-22})$$

Como se quería demostrar.

Apéndice C

El principio de exclusión mutua

C.1. Introducción

En este apéndice probamos el principio de exclusión mutua para comunidades cuyas dinámicas poblacionales tienen un único punto singular atractor en concordancia con la suposición hecha en la sección 2.1. La demostración de este hecho resulta de la aplicación del teorema de Tikhonov, que introduciremos en este apéndice, y se hace en términos del sistema combinado de la sección 5.3 escrito a su vez en términos de la tasa de crecimiento per cápita de una segunda población mutante virtual.

C.2. Propiedades del sistema combinado

Recordamos el sistema combinado introducido en la sección 5.3 e introducimos la notación $N_i = (n_1, \dots, n_{i-1}, n_{i+1}, \dots, n_N)$ y $S_i = (s_1, \dots, s_{i-1}, s_{i+1}, \dots, s_N)$ vectores de tamaños población y rasgos residente respectivamente que omiten a la especie i que presenta poblaciones residente y mutante dentro del sistema combinado. Así las cosas podemos escribir

el sistema combinado de la siguiente manera

$$\begin{aligned}\frac{d}{dt}n_i &= n_i \cdot \tilde{f}_i(s_i, s'_i, S_i, n_i, n'_i, N_i) \\ \frac{d}{dt}n'_i &= n'_i \cdot \tilde{f}_i(s'_i, s_i, S_i, n'_i, n_i, N_i) \\ \frac{d}{dt}N_i &= \tilde{F}_i(s_i, s'_i, S_i, n_i, n'_i, N_i)\end{aligned}\tag{C-1}$$

donde las entradas de \tilde{F}_i concuerdan con el hecho de que se tiene que $\dot{n}_j = n_j \cdot \tilde{f}_j(s_i, s'_i, S_i, n_i, n'_i, N_i)$ para $j = 1, \dots, N, j \neq i$ y la función \tilde{f}_i da la tasa de crecimiento per cápita de la población perteneciente a la especie i con valor de rasgo adaptativo y tamaño de población dados de acuerdo a la primera y cuarta entrada correspondientemente.

Observamos ahora algunas de las propiedades de las funciones \tilde{f}_i y \tilde{F}_i . En primer lugar tenemos que si el quinto argumento de \tilde{f}_i se anula entonces el segundo argumento no da dependencia alguna a la función; el crecimiento de una población no puede verse afectado por el rasgo de una población ausente

$$\tilde{f}_i(s_i, s'_i, S, n_i, 0, N_i) = \tilde{f}_i(s_i, \cdot, S, n_i, 0, N_i)\tag{C-2}$$

Donde (\cdot) representa cualquier valor de rasgo. Por otro lado si el cuarto argumento se anula el valor de \tilde{f}_i sigue afectado por el primer argumento ya que el crecimiento potencial de una población ausente depende de su valor de rasgo.

Una segunda propiedad se obtiene al considerar una población mutante y residente con el mismo valor de rasgo, i.e. $s_i = s'_i$; entonces se tiene una sola población caracterizada por el rasgo s_i y tamaño de población $n_i + n'_i$ por lo que su tasa de crecimiento está dada por $\tilde{f}_i(s_i, \cdot, S_i, n_i + n'_i, 0, N_i)$. Si virtualmente dividimos a la especie i en dos sub-poblaciones

de tamaño n_i y n'_i debemos de tener la siguiente igualdad

$$\tilde{f}_i(s_i, s_i, S_i, n_i, n'_i, N_i) = \tilde{f}_i(s_i, s_i, S_i, n'_i, n_i, N_i) \quad (\text{C-3})$$

ya que las tasas de crecimiento de ambas sub-poblaciones deben de ser simétricas en la cuarta y quinta entrada pues ambas sufren de los mismo efectos dentro del sistema combinado al tenerse una población mutante virtual; las interacciones entre residentes y mutantes es la misma al tener el mismo valor de rasgo.

Por otro lado tenemos que

$$\frac{d}{dt}(n_i + n'_i)|_{s'_i=s_i} = n_i \cdot \tilde{f}_i(s_i, s_i, S_i, n_i, n'_i, N_i) + n'_i \cdot \tilde{f}_i(s_i, s_i, S_i, n'_i, n_i, N_i) \quad (\text{C-4})$$

$$= (n_i + n'_i) \cdot \tilde{f}_i(s_i, s_i, S_i, n_i, n'_i, N_i) \quad (\text{C-5})$$

$$= (n_i + n'_i) \cdot \tilde{f}_i(s_i, \cdot, S_i, n_i + n'_i, 0, N_i) \quad (\text{C-6})$$

De lo que se sigue que $\tilde{f}_i(s_i, s_i, S_i, n_i, n'_i, N_i) = \tilde{f}_i(s_i, \cdot, S_i, n_i + n'_i, 0, N_i)$. Y análogamente para $0 \leq \phi \leq 1$ si hacemos el desarrollo anterior pensado para dos sub-poblaciones de tamaño $(1 - \phi) \cdot (n_i + n'_i)$ y $\phi \cdot (n_i + n'_i)$, podemos concluir la segunda propiedad

$$\tilde{f}_i(s_i, s_i, S_i, n_i, n'_i, N_i) = \tilde{f}_i(s_i, s_i, S_i, (1 - \phi) \cdot (n_i + n'_i), \phi \cdot (n_i + n'_i), N_i) \quad (\text{C-7})$$

Análogamente para la función \tilde{F}_i tenemos las propiedades

$$\tilde{F}_i(s_i, s'_i, S_i, n_i, 0, N_i) = \tilde{F}_i(s_i, \cdot, S_i, n_i, 0, N_i) \quad (\text{C-8})$$

$$\tilde{F}_i(s_i, s_i, S_i, n_i, n'_i, N_i) = \tilde{F}_i(s_i, s_i, S_i, (1 - \phi) \cdot (n_i + n'_i), \phi \cdot (n_i + n'_i), N_i) \quad (\text{C-9})$$

Y más aún, dado que el crecimiento de una población interactuando con dos poblaciones de la misma especie no puede depender del orden en que estas dos sean consideradas; se

tiene la siguiente propiedad

$$\tilde{F}_i(s_i, s'_i, S_i, n_i, n'_i, N_i) = \tilde{F}_i(s'_i, s_i, S_i, n'_i, n_i, N_i) \quad (\text{C-10})$$

Finalmente, para fines de ilustración, escribimos de manera explícita el sistema combinado en la especie i de la comunidad coevolutiva introducida en el ejemplo de la sección 2.3. Empezamos por el sistema combinado para la mutación en la especie 1; para esto debemos definir una función $\gamma(s_1, s'_1)$ que denote la competencia entre la población residente y mutante donde necesariamente $\gamma(s_1, s_1) = \alpha(s_1)$.

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt}n_1 &= n_1 \cdot [r - \alpha(s_1) \cdot n_1 - \gamma(s_1, s'_1) \cdot n'_1 - \beta(s_1, s_2) \cdot n_2] \\ \frac{d}{dt}n'_1 &= n'_1 \cdot [r - \alpha(s'_1) \cdot n'_1 - \gamma(s'_1, s_1) \cdot n_1 - \beta(s'_1, s_2) \cdot n_2] \end{aligned} \quad (\text{C-11})$$

$$\frac{d}{dt}n_2 = n_2 \cdot [e \cdot \beta(s_1, s_2) \cdot n_1 + e \cdot \beta(s'_1, s_2) \cdot n'_1 - d]$$

Una selección usual es tomar la competencia entre población mutante y residente igual a la competencia intra-poblacional, i.e. $\gamma(s_1, s'_1) = \alpha(s_1)$. Por otro lado el sistema combinado para la mutación en la especie 2 es más fácil ya que en el caso del ejemplo de la sección 2.3 no hay competencia intra-poblacional en la especie 2.

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt}n_1 &= n_1 \cdot [r - \alpha(s_1) \cdot n_1 - \beta(s_1, s_2)n_2 - \beta(s_1, s'_2)n'_2] \\ \frac{d}{dt}n_2 &= n_2 \cdot [e \cdot \beta(s_1, s_2) \cdot n_1 - d] \end{aligned} \quad (\text{C-12})$$

$$\frac{d}{dt}n'_2 = n'_2 \cdot [e \cdot \beta(s_1, s'_2) \cdot n_1 - d]$$

C.3. Teorema de Tikhonov

A continuación enunciamos el teorema de Tikhonov el cual será usado en la demostración del principio de exclusión mutua.

Sea $x \in \mathbb{R}^n$, $y \in \mathbb{R}^m$, $n, m \in \mathbb{N} \setminus \{0\}$, y un sistema de ecuaciones diferenciales de la siguiente forma

$$\frac{dx}{dt} = f(t, x, y, \mu), \quad x(0) = x_0 \tag{C-13}$$

$$\mu \cdot \frac{dy}{dt} = g(t, x, y, \mu), \quad y(0) = y_0$$

Para $\mu = 0$ obtenemos el sistema

$$\frac{dx}{dt} = f(t, x, y, 0), \quad x(0) = x_0 \tag{C-14}$$

$$0 = g(t, x, y, 0)$$

Este sistema es llamado el sistema degenerado y su solución, si es que existe, es llama la aproximación de cuasi estado estacionario.

donde la segunda ecuación es la solución de $g(x, y, t) = 0$;

Definimos el sistema adjunto como

$$\frac{d\tilde{y}}{d\tilde{t}} = g(t, x, \tilde{y}, 0) \tag{C-15}$$

donde tratamos a x y a t como constantes y $\tilde{t} = \frac{t}{\mu}$.

Definimos el sistema reducido como

$$\frac{d\tilde{x}}{d\tilde{t}} = f(t, \tilde{x}, \phi(t, \tilde{x}), 0), \quad \tilde{x}(0) = x_0 \tag{C-16}$$

Y finalmente definimos el sistema adjunto inicial, un caso particular de (C-15) al tomar $t = 0$ y $x = x_0$

$$\frac{d\hat{y}}{dt} = g(0, x_0, \hat{y}, 0), \quad \hat{y}(0) = y_0 \quad (\text{C-17})$$

Teorema de Tikhonov. *Supongamos que se cumplen las siguientes condiciones:*

1. *Supongamos que las funciones $f, f' : [0, T] \times \bar{U} \times V \times [0, \mu_0] \rightarrow \mathbb{R}^n$, y $g, g' : [0, T] \times \bar{U} \times V \times [0, \mu_0] \rightarrow \mathbb{R}^m$, son continuas y cumplen la condición de Lipschitz con respecto a las variables x y y en $[0, T] \times \bar{U} \times V$; donde \bar{U} es un subconjunto compacto de \mathbb{R}^n , V es un subconjunto abierto y acotado de \mathbb{R}^m , y $T, \mu_0 > 0$.*
2. *Existe una solución $y = \phi(t, x) \in V$ de la segunda ecuación del sistema degenerado (C-14), para $(t, x) \in [0, T] \times \bar{U}$, tal que ϕ es continua y es aislada en $[0, T] \times \bar{U}$, es decir que existe $\delta > 0$ tal que $g(t, x, y, 0) \neq 0$ para $0 < |y - \phi(t, x)| < \delta$.*
3. *La solución $\tilde{y}_0 = \phi(t, x)$ del sistema adjunto (C-15) es asintóticamente estable de manera uniforme, es decir que $\forall \epsilon > 0 \exists \delta > 0$ tal que $\forall (t, x) \in [0, T] \times \bar{U}$ se tiene que si otra solución \tilde{y} de (C-14) cumple que $|\tilde{y}(0) - \phi(t, x)| < \delta$ entonces se cumplen dos hechos:*
 - a) $\forall \tau > 0$ se cumple que $|\tilde{y}(\tau, t, x) - \phi(t, x)| < \epsilon$
 - b) $\lim_{\tau \rightarrow \infty} \tilde{y}(\tau, t, x) = \phi(t, x)$
4. *La función $(t, x) \rightarrow f(t, x, \phi(t, x), 0)$ satisface la condición de Lipschitz. Más aún existe una única solución $\tilde{x} = \tilde{x}(t)$ del sistema reducido (C-16) tal que $\tilde{x}(t) \in \text{Int}(\bar{U}) \forall t \in [0, T]$*
5. *La solución $\hat{y} = \hat{y}(\tau)$ del sistema adjunto inicial cumple que $\lim_{\tau \rightarrow \infty} \hat{y}(\tau) = \phi(0, x_0)$ y que $\hat{y}(\tau) \in V \forall \tau > 0$; se requiere que la condición inicial y_0 pertenezca a la región de atracción de la solución \tilde{y}_0 del problema dado por el sistema adjunto.*

Entonces existe $\mu_0 > 0$ tal que $\forall \mu \in [0, \mu_0]$ existe una única solución $(x, y) = (x_\mu(t), y_\mu(t))$ del sistema (C – 13) tal que

$$\lim_{\mu \rightarrow 0^+} x_\mu(t) = \tilde{x}(t) \quad \forall t \in [0, T] \quad (\text{C-18})$$

$$\lim_{\mu \rightarrow 0^+} y_\mu(t) = \phi(t, \tilde{x}(t)) = \tilde{y}(t) \quad \forall t \in [0, T] \quad (\text{C-19})$$

Donde $\tilde{x} = \tilde{x}(t)$ es la solución del sistema reducido (C-16). La convergencia en (C-18) es uniforme para $t \in [0, T]$ mientras que la convergencia en (C-19) es uniforme en cualquier intervalo $[\zeta, T]$, $\zeta > 0$. Sin embargo se tiene que el siguiente límite converge uniformemente en $[0, T]$:

$$\lim_{\mu \rightarrow 0^+} (y_\mu(t) - \tilde{y}(t) - \hat{y}\left(\frac{t}{\epsilon}\right) + \phi(0, x_0)) = 0 \quad (\text{C-20})$$

C.4. Población mutante virtual

A continuación desarrollamos el sistema combinado añadiendo una segunda población mutante virtual caracterizada por el valor de rasgo adaptativo s_i'' y el tamaño de población n_i'' ; con lo que se tiene que la dinámica poblacional del sistema está dada por

$$\frac{d}{dt} n_i = n_i \cdot \tilde{f}_i(s_i, s_i', s_i'', S_i, n_i, n_i', n_i'', N_i)$$

$$\frac{d}{dt} n_i' = n_i' \cdot \tilde{f}_i(s_i', s_i, s_i'', S_i, n_i', n_i, n_i'', N_i) \quad (\text{C-21})$$

$$\frac{d}{dt} n_i'' = n_i'' \cdot \tilde{f}_i(s_i'', s_i, s_i', S_i, n_i'', n_i, n_i', N_i)$$

$$\frac{d}{dt} N_i = \tilde{F}_i(s_i, s_i', s_i'', S_i, n_i, n_i', n_i'', N_i)$$

Donde en analogía a la sección C.2 se tienen las propiedades

$$\tilde{f}_i(s_i, s'_i, s''_i, S_i, n_i, 0, n''_i, N_i) = \tilde{f}_i(s_i, \cdot, s''_i, S_i, n_i, 0, n''_i, N_i) \quad (\text{C-22})$$

$$\tilde{f}_i(s_i, s_i, s''_i, S_i, n_i, n'_i, n''_i, N_i) = \tilde{f}_i(s_i, s_i, s''_i, S_i, (1 - \phi) \cdot (n_i + n'_i), \phi \cdot (n_i + n'_i), n''_i, N_i) \quad (\text{C-23})$$

$$\tilde{f}_i(s_i, s'_i, s'_i, S_i, n_i, n'_i, n''_i, N_i) = \tilde{f}_i(s_i, s'_i, s'_i, S_i, n_i, (1 - \phi) \cdot (n'_i + n''_i), \phi \cdot (n'_i + n''_i), N_i) \quad (\text{C-24})$$

$$\tilde{f}_i(s_i, s'_i, s''_i, S_i, n_i, n'_i, n''_i, N_i) = \tilde{f}_i(s_i, s''_i, s'_i, S_i, n_i, n''_i, n'_i, N_i) \quad (\text{C-25})$$

$$\tilde{F}_i(s_i, s'_i, s''_i, S_i, n_i, 0, n''_i, N_i) = \tilde{F}_i(s_i, \cdot, s''_i, S_i, n_i, 0, n''_i, N_i) \quad (\text{C-26})$$

$$\tilde{F}_i(s_i, s'_i, s''_i, S_i, n_i, n'_i, n''_i, N_i) = \tilde{F}_i(s_i, s_i, s''_i, S_i, (1 - \phi) \cdot (n_i + n'_i), \phi \cdot (n_i + n'_i), n''_i, N_i) \quad (\text{C-27})$$

$$\tilde{F}_i(s_i, s'_i, s''_i, S_i, n_i, n'_i, n''_i, N_i) = \tilde{F}_i(s'_i, s_i, s''_i, n'_i, n_i, n''_i, N_i) \quad (\text{C-28})$$

$$\tilde{F}_i(s_i, s'_i, s''_i, S_i, n_i, n'_i, n''_i, N_i) = \tilde{F}_i(s''_i, s'_i, s_i, S_i, n''_i, n'_i, n_i, N_i) \quad (\text{C-29})$$

para $0 \leq \phi \leq 1$. Y más aún, el sistema (C-21) se reduce al sistema combinado (C-1) para $n_i'' = 0$, i.e.,

$$\tilde{f}_i(s_i, s'_i, \cdot, S_i, n_i, n'_i, 0, N_i) = \tilde{f}_i(s_i, s'_i, S_i, n_i, n'_i, N_i) \quad (\text{C-30})$$

$$\tilde{F}_i(s_i, s'_i, \cdot, S_i, n_i, n'_i, 0, N_i) = \tilde{F}_i(s_i, s'_i, S_i, n_i, n'_i, N_i) \quad (\text{C-31})$$

Así las cosas sea

$$g_i(s_i, s'_i, S_i, n_i, n'_i, N_i, s_i'') = \tilde{f}_i(s_i'', s_i, s'_i, S_i, 0, n_i, n'_i, N_i) \quad (\text{C-32})$$

la tasa de crecimiento per cápita de la población mutante virtual cuando está ausente. En consecuencia, g es la tasa de crecimiento per cápita inicial de una segunda población mutante que aparece cuando la primera población mutante ya es parte de la comunidad. Dado que consideramos que las mutaciones son eventos raros dentro de la escala de tiempo ecológica, no necesitamos considerar dos poblaciones mutantes presentes al mismo tiempo en la comunidad. Sin embargo mostramos que la presencia, por lo tanto, virtual de una segunda población mutante permite describir el sistema coombinado, (C-1), en términos de la función g ; y de hecho esta nueva formulación será de ayuda en la prueba del principio de exclusión mutua.

La función g_i hereda las siguientes propiedades de (C-22), (C-24) y (C-25):

$$g_i(s_i, s'_i, S_i, 0, n'_i, N_i, s_i'') = g_i(\cdot, s'_i, S_i, 0, n'_i, N_i, s_i'') \quad (\text{C-33})$$

$$g_i(s_i, s_i, S_i, n_i, n'_i, N_i, s_i'') = g_i(s_i, s_i, S_i, (1 - \phi) \cdot (n_i + n'_i), \phi \cdot (n_i + n'_i), N_i, s_i'') \quad (\text{C-34})$$

$$g_i(s_i, s'_i, S_i, n_i, n'_i, N_i, s_i'') = g_i(s'_i, s_i, S_i, n'_i, n_i, N_i, s_i'') \quad (\text{C-35})$$

$0 \leq \phi \leq 1$. Además la función g_i puede ser usada para obtener las tasas de crecimiento per cápita de la población residente y mutante al imaginar que s_i'' coincide con s_i y s_i' respectivamente:

$$g_i(s_i, s_i', S_i, n_i, n_i', N_i, s_i) \quad (\text{C-36})$$

$$= \tilde{f}_i(s_i, s_i, s_i', S_i, 0, n_i, n_i', N_i) \quad (\text{C-37})$$

$$= \tilde{f}_i(s_i, s_i, s_i', S_i, n_i, 0, n_i', N_i) \quad (\text{C-38})$$

$$= \tilde{f}_i(s_i, \cdot, s_i', S_i, n_i, 0, n_i', N_i) \quad (\text{C-39})$$

$$= \tilde{f}_i(s_i, s_i', \cdot, S_i, n_i, n_i', 0, N_i) \quad (\text{C-40})$$

$$= \tilde{f}_i(s_i, s_i', S_i, n_i, n_i', N_i) \quad (\text{C-41})$$

donde usamos la definición (C-32) para pasar a (C-37), la propiedad (C-23) para pasar a (C-38), la propiedad (C-22) para pasar a (C-39), la propiedad (C-25) para pasar a (C-40) y la observación (C-30) para pasar a (C-41).

Y

$$g_i(s_i, s_i', S_i, n_i, n_i', N_i, s_i') \quad (\text{C-42})$$

$$= \tilde{f}_i(s_i', s_i, s_i', S_i, 0, n_i, n_i', N_i) \quad (\text{C-43})$$

$$= \tilde{f}_i(s_i', s_i', s_i, S_i, 0, n_i', n_i, N_i) \quad (\text{C-44})$$

$$= \tilde{f}_i(s_i', s_i', s_i, S_i, n_i', 0, n_i, N_i) \quad (\text{C-45})$$

$$= \tilde{f}_i(s_i', \cdot, s_i, S_i, n_i', 0, n_i, N_i) \quad (\text{C-46})$$

$$= \tilde{f}_i(s_i', s_i, \cdot, S_i, n_i', n_i, 0, N_i) \quad (\text{C-47})$$

$$= \tilde{f}_i(s_i', s_i, S_i, n_i', n_i, N_i) \quad (\text{C-48})$$

donde usamos la definición (C-32) para pasar a (C-43), la propiedad (C-25) para pasar a (C-44), la propiedad (C-23) para pasar a (C-45), la propiedad (C-22) para pasar a (C-46), la propiedad (C-25) para pasar a (C-47) y la observación (C-30) para pasar a (C-48).

Por lo que se puede escribir el sistema combinado (C-1) en términos de la función g :

$$\begin{aligned}\frac{d}{dt}n_i &= n_i \cdot g(s_i, s'_i, S_i, n_i, n'_i, N_i, s_i) \\ \frac{d}{dt}n'_i &= n'_i \cdot g(s_i, s'_i, S_i, n_i, n'_i, N_i, s'_i) \\ \frac{d}{dt}N_i &= \tilde{F}_i(s_i, s'_i, S_i, n_i, n'_i, N_i)\end{aligned}\tag{C-49}$$

Se dice que la función g genera las tasas de crecimiento per cápita (cita bibblío Vincent and Brown) ya que al colocar el valor de rasgo adaptativo de la población residente o mutante en la entrada correspondiente al valor de la población virtual se obtiene la respectiva tasa de crecimiento.

En términos de la función g la tasa de crecimiento de una población mutante escasa conviviendo con una población residente en equilibrio es

$$\bar{f}_i(s'_i, s) = \tilde{f}_i(s'_i, s, \hat{n}(s)) = \tilde{f}_i(s'_i, s_i, S_i, 0, \hat{n}_i(s), \hat{N}_i(s)) = g(s_i, \cdot, S_i, \hat{n}_i, 0, \hat{N}_i, s'_i)\tag{C-50}$$

Siendo $\hat{n}_i(s)$ la entrada i -ésima de $\hat{n}(s)$, el único punto atractor del sistema combinado restringido al plano $n'_i = 0$, y $\hat{N}_i(s)$ en concordancia con la notación para N_i .

C.5. Demostración del principio de exclusión mutua

Queda a demostrar que: dado $s \in \hat{S}_c$ si se cumple

$$\partial'_i \bar{f}_i(s_i, s) \cdot (s'_i - s_i) > 0\tag{C-51}$$

Entonces existe $\delta > 0$ tal que si $|s'_i - s_i| < \delta$, $|n_i(0) - \hat{n}_i(s)| < \delta$, $0 < n'_i(0) < \delta$ y $\|N_i(0) - \hat{N}_i(s)\| < \delta$ entonces la trayectoria $(n_i(t), n'_i(t), N_i(t))$ del sistema combinado

(C-1) tiende conforme $t \rightarrow \infty$ a $(n_i, n'_i, N_i) = (0, \widehat{n}_i(s), \widehat{N}_i(s))$. Donde añadimos a la suposición de que $(\widehat{n}_i(s), \widehat{N}_i(s))$ es un punto singular atractor de (C-1) restringido a $n'_i = 0$ la condición de estabilidad de Lyapunov, $\forall \epsilon > 0 \exists \delta = \delta(\epsilon)$ tal que si $\|n(0) - n\| < \delta$ entonces $\|n(t) - n\| < \epsilon \forall t > 0$

Para aquel fin, utilizamos el sistema de ecuaciones diferenciales (C-49) junto con un cambio de variables y un desarrollo en serie de Taylor para conseguir un sistema de ecuaciones diferenciales que cumpla las hipótesis del teorema de Tikhonov; con lo cual se llegará al principio de exclusión mutua.

Primero consideramos el sistema combinado de acuerdo a (C-49) y hacemos el siguiente cambio de variables:

$$m_i = n_i + n'_i \quad (\text{C-52})$$

$$r_i = \frac{n'_i}{n_i + n'_i} \quad (\text{C-53})$$

que es invertible a través de las transformaciones

$$n_i = s_i \cdot (1 - r_i) \quad (\text{C-54})$$

$$n'_i = s_i \cdot r_i \quad (\text{C-55})$$

Entonces tenemos que

$$\frac{d}{dt}m_i = \frac{d}{dt}n_i + \frac{d}{dt}n'_i = n_i \cdot g(s_i, s'_i, S_i, n_i, n'_i, N_i, s_i) + n'_i \cdot g(s_i, s'_i, S_i, n_i, n'_i, N_i, s'_i) \quad (\text{C-56})$$

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt}r_i &= \frac{\frac{d}{dt}n'_i \cdot (n_i + n'_i) - n'_i \cdot (\frac{d}{dt}n_i + \frac{d}{dt}n'_i)}{(n_i + n'_i)^2} = \frac{n_i \cdot \frac{d}{dt}n'_i - n'_i \cdot \frac{d}{dt}n_i}{(n_i + n'_i)^2} \\ &= \frac{n_i \cdot n'_i}{(n_i + n'_i)^2} \cdot g(s_i, s'_i, S_i, n_i, n'_i, N_i, s'_i) - \frac{n'_i \cdot n_i}{(n_i + n'_i)^2} \cdot g(s_i, s'_i, S_i, n_i, n'_i, N_i, s_i) \\ &= r_i \cdot (1 - r_i) \cdot [g(s_i, s'_i, S_i, n_i, n'_i, N_i, s'_i) - g(s_i, s'_i, S_i, n_i, n'_i, N_i, s_i)] \end{aligned} \quad (\text{C-57})$$

$$\frac{d}{dt}N_i = \tilde{F}_i(s_i s'_i, S_i, n_i, n'_i, N_i) \quad (\text{C-58})$$

Segundo, realizamos una expansión en serie de Taylor para la función g , en (C-56) y (C-57), y para F_i , en (C-58), respecto a la variable s'_i alrededor de s_i . Comenzamos por el desarrollo para (C-56).

$$\frac{d}{dt}m_i = n_i \cdot g(s_i, s'_i, S_i, n_i, n'_i, N_i, s_i) + n'_i \cdot g(s_i, s'_i, S_i, n_i, n'_i, N_i, s'_i) \quad (\text{C-59})$$

$$= n_i \cdot g(s_i, s_i, S_i, n_i, n'_i, N_i, s_i) + n'_i \cdot g(s_i, s_i, S_i, n_i, n'_i, N_i, s_i) + \mathcal{O}[(s'_i - s_i)] \quad (\text{C-60})$$

$$= (n_i + n'_i) \cdot g(s_i, s_i, S_i, n_i + n'_i, 0, N_i, s_i) + \mathcal{O}[(s'_i - s_i)] \quad (\text{C-61})$$

$$= m_i \cdot g(s_i, \cdot, S_i, m_i, 0, N_i, s_i) + \mathcal{O}[(s'_i - s_i)] \quad (\text{C-62})$$

donde para pasar de (C-60) a (C-61) se utilizó la propiedad (C-34); para pasar de (C-61) a (C-62) se utilizó la propiedad (C-33).

Seguimos con el desarrollo para (C-57) que resulta en lo siguiente:

$$\frac{d}{dt}r_i = r_i \cdot (1 - r_i) \cdot [g(s_i, s'_i, S_i, n_i, n'_i, N_i, s'_i) - g(s_i, s'_i, S_i, n_i, n'_i, N_i, s_i)] \quad (\text{C-63})$$

$$\begin{aligned} &= r_i \cdot (1 - r_i) \cdot [g(s_i, s_i, S_i, n_i, n'_i, N_i, s_i) - g(s_i, s_i, n_i, n_i, N_i, s_i)] \\ &+ \frac{\partial}{\partial s'_i} g(s_i, s'_i, S_i, n_i, n'_i, N_i, s''_i = s''_i(s'_i) = s'_i) \Big|_{s'_i=s_i} \cdot (s'_i - s_i) \\ &+ \frac{\partial}{\partial s'_i} g(s_i, s'_i, S_i, n_i, n'_i, N_i, s''_i = s''_i(s'_i) = s'_i) \Big|_{s'_i=s_i} \cdot \frac{\partial s''_i}{\partial s'_i} \cdot (s'_i - s_i) \\ &- \frac{\partial}{\partial s'_i} g(s_i, s'_i, S_i, n_i, n'_i, N_i, s_i) \Big|_{s'_i=s_i} \cdot (s'_i - s_i) + \mathcal{O}[(s'_i - s_i)^2] \end{aligned} \quad (\text{C-64})$$

$$\begin{aligned} &= r_i \cdot (1 - r_i) \cdot \left[\frac{\partial}{\partial s'_i} g(s_i, s'_i, S_i, n_i, n'_i, N_i, s_i) \Big|_{s'_i=s_i} \cdot (s'_i - s_i) \right. \\ &+ \left. \frac{\partial}{\partial s''_i} g(s_i, s_i, S_i, n_i, n'_i, N_i, s''_i = s''_i(s'_i) = s'_i) \Big|_{s'_i=s_i} \cdot (s'_i - s_i) \right. \\ &- \left. \frac{\partial}{\partial s'_i} g(s_i, s'_i, S_i, n_i, n'_i, N_i, s_i) \Big|_{s'_i=s_i} \cdot (s'_i - s_i) \right] + \mathcal{O}[(s'_i - s_i)^2] \end{aligned} \quad (\text{C-65})$$

$$= r_i \cdot (1 - r_i) \cdot \left[\frac{\partial}{\partial s'_i} g(s_i, s_i, S_i, n_i, n'_i, N_i, s'_i) \Big|_{s'_i=s_i} \cdot (s'_i - s_i) \right] + \mathcal{O}[(s'_i - s_i)^2] \quad (\text{C-66})$$

$$= r_i \cdot (1 - r_i) \cdot \left[\frac{\partial}{\partial s'_i} g(s_i, s_i, S_i, n_i + n'_i, 0, N_i, s'_i) \Big|_{s'_i=s_i} \cdot (s'_i - s_i) \right] + \mathcal{O}[(s'_i - s_i)^2] \quad (\text{C-67})$$

$$= r_i \cdot (1 - r_i) \cdot \left[\frac{\partial}{\partial s'_i} g(s_i, \cdot, S_i, m_i, 0, N_i, s'_i) \Big|_{s'_i=s_i} \cdot (s'_i - s_i) \right] + \mathcal{O}[(s'_i - s_i)^2] \quad (\text{C-68})$$

donde en (C-64) se resaltó explícitamente la dependencia de s''_i respecto a s'_i , $s''_i(s'_i) = s'_i$; para pasar de (C-64) a (C-65) observamos que los primeros dos términos dentro del corchete suman 0, que $\frac{\partial s''_i}{\partial s'_i} = 1$ e introducimos la restricción $s'_i = s_i$ a la evaluación de las parciales; para pasar de (C-65) a (C-66) observamos que el primer y tercer términos dentro del corchete suman 0 y que la parcial del segundo término se puede escribir como si fuera respecto a s'_i ; y el resto del desarrollo es igual a como se pasó de (C-60) a (C-62).

Por último realizamos el desarrollo para (C-58):

$$\frac{d}{dt}N_i = \tilde{F}_i(s_i, s_i, S_i, n_i, n'_i, N_i) + \mathcal{O}[(s'_i - s_i)] = \tilde{F}_i(s_i, \cdot, S_i, m_i, 0, N_i) + \mathcal{O}[(s'_i - s_i)] \quad (\text{C-69})$$

Donde se han utilizado las propiedades (C-8) y (C-9) en (C-69).

Notemos que la ventaja de la formulación en términos de la función g es clara en (C-66), donde se revela la naturaleza rápida-lenta del sistema combinado pues r_i es la variable lenta cuya tasa de crecimiento $\frac{d}{dt}r_i$ es proporcional a la pequeña cantidad $\Delta s_i = s'_i - s_i$, mientras que las variables m_i y N_i son las rápidas. A un sistema con variables lentas y rápidas se le puede llegar a aplicar el teorema de Tikhonov; esto se ve de manera más evidente si se realiza la escala de tiempo $\tau = |\Delta s_i| \cdot t$ y se escriben las ecuaciones (C-62), (C-68) y (C-69) en términos de Δs_i :

$$|\Delta s_i| \cdot \frac{d}{d\tau}m_i = m_i \cdot g(s_i, \cdot, S_i, m_i, 0, N_i, s_i) + \mathcal{O}[\Delta s_i]$$

$$\frac{d}{d\tau}r_i = r_i \cdot (1 - r_i) \cdot \left[\frac{\partial}{\partial \Delta s_i} g(s_i, \cdot, S_i, m_i, 0, N_i, s_i + \Delta s_i) \right]_{\Delta s_i=0} \cdot \frac{\Delta s_i}{|\Delta s_i|} + \mathcal{O}[(\Delta s_i)^2] \quad (\text{C-70})$$

$$|\Delta s_i| \cdot \frac{d}{d\tau}N_i = \tilde{F}_i(s_i, \cdot, S_i, m_i, 0, N_i) + \mathcal{O}[\Delta s_i]$$

Donde en la segunda ecuación del sistema (C-70) la cantidad $|\Delta s_i|$, que resulta del cambio de escala de tiempo, pasa dividiendo del lado izquierdo de la igualdad al derecho. A este sistema con dos variables rápidas y una lenta (C-70) se le aplicará el teorema de Tikhonov de la sección C.3. Para esto primero observamos cómo queda el sistema degenerado (C-14) para (C-70) cuando $|\Delta s_i| \rightarrow 0$; lo cual es bastante directo excepto para el primer término de la segunda ecuación de (C-70). Observamos que por hipótesis se tiene que

$\frac{\partial}{\partial s'_i} \bar{f}_i(s'_i, s) \Big|_{s'_i=s_i} \cdot \Delta s_i > 0$, de lo cual se sigue que

$$\frac{\Delta s_i}{|\Delta s_i|} = \begin{cases} 1 & \text{si } \frac{\partial}{\partial s'_i} \bar{f}_i(s'_i, s) \Big|_{s'_i=s_i} > 0 \\ -1 & \text{si } \frac{\partial}{\partial s'_i} \bar{f}_i(s'_i, s) \Big|_{s'_i=s_i} < 0 \end{cases} \quad (\text{C-71})$$

Pero de (C-50) se sigue que

$$\frac{\partial}{\partial s'_i} \bar{f}_i(s'_i, s) \Big|_{s'_i=s_i} = \frac{\partial}{\partial s'_i} g(s_i, \cdot, S_i, \hat{n}_i(s), 0, \hat{N}_i(s), s'_i) \Big|_{s'_i=s_i} \quad (\text{C-72})$$

$$= \frac{\partial}{\partial \Delta s_i} g(s_i, \cdot, S_i, \hat{n}_i(s), 0, \hat{N}_i(s), s_i + \Delta s_i) \Big|_{\Delta s_i=0} \quad (\text{C-73})$$

Por otro lado se tiene que por continuidad existe $\delta_1 > 0$ tal que si se cumplen las condiciones

$$|n_i + n'_i - \hat{n}_i(s)| < \delta_1 \quad (\text{C-74})$$

$$\|N_i - \hat{N}_i(s)\| < \delta_1 \quad (\text{C-75})$$

entonces la cantidad $\frac{\partial}{\partial \Delta s_i} g(s_i, \cdot, S_i, \hat{n}_i(s), 0, \hat{N}_i(s), s_i + \Delta s_i) \Big|_{\Delta s_i=0}$ tiene el mismo signo que la cantidad $\frac{\partial}{\partial \Delta s_i} g(s_i, \cdot, S_i, m_i, 0, N_i, s_i + \Delta s_i) \Big|_{\Delta s_i=0}$, por lo que bajo estas condiciones se tiene que

$$\frac{\partial}{\partial \Delta s_i} g(s_i, \cdot, S_i, m_i, 0, N_i, s_i + \Delta s_i) \Big|_{\Delta s_i=0} \cdot \frac{\Delta s_i}{|\Delta s_i|} = \left| \frac{\partial}{\partial \Delta s_i} g(s_i, \cdot, S_i, m_i, 0, N_i, s_i + \Delta s_i) \Big|_{\Delta s_i=0} \right| \quad (\text{C-76})$$

Entonces tenemos que si no se violan las condiciones(C-74) y (C-75) se tiene el sistema degenerado siguiente

$$0 = m_i \cdot g(s_i, \cdot, S_i, m_i, 0, N_i, s_i)$$

$$\frac{d}{d\tau} r_i = r_i \cdot (1 - r_i) \cdot \left. \frac{\partial}{\partial \Delta s_i} g(s_i, \cdot, S_i, m_i, 0, N_i, s_i + \Delta s_i) \right|_{\Delta s_i=0} \quad (C-77)$$

$$0 = \tilde{F}_i(s_i, \cdot, S_i, m_i, 0, N_i)$$

Como sólo interesa $m_i > 0$ entonces se sigue de la primera ecuación del sistema degenerado que $g(s_i, \cdot, S_i, m_i, 0, N_i, s_i) = \tilde{f}_i(s_i, \cdot, S_i, m_i, 0, N_i) = 0$ y de la tercera que $\tilde{F}_i(s_i, \cdot, S_i, m_i, 0, N_i) = 0$; pero esto se cumple solamente para el único equilibrio atractor del sistema combinado restringido al plano $n'_i = 0$ con tasas de crecimiento nulas determinado por $\hat{n}_i(s)$ y $\hat{N}_i(s)$. Se sigue que el sistema degenerado también se puede escribir de la siguiente manera

$$m_i = \hat{n}_i(s)$$

$$\frac{d}{d\tau} r_i = r_i \cdot (1 - r_i) \cdot \left. \frac{\partial}{\partial \Delta s_i} g(s_i, \cdot, S_i, m_i, 0, N_i, s_i + \Delta s_i) \right|_{\Delta s_i=0} \quad (C-78)$$

$$N_i = \hat{N}_i(s)$$

También se tiene el sistema adjunto:

$$\begin{aligned}\frac{d}{d\tilde{\tau}}\tilde{m}_i &= m_i \cdot g(s_i, \cdot, S_i, m_i, 0, N_i, s_i) \\ \frac{d}{d\tilde{\tau}}\tilde{N}_i &= \tilde{F}_i(s_i, \cdot, S_i, m_i, 0, N_i)\end{aligned}\tag{C-79}$$

El sistema reducido:

$$\frac{d\tilde{r}_i}{d\tilde{\tau}} = \tilde{r}_i \cdot (1 - \tilde{r}_i) \cdot \left. \frac{\partial}{\partial \Delta s_i} g(s_i, \cdot, S_i, \hat{n}_i, 0, \hat{N}_i, s_i + \Delta s_i) \right|_{\Delta s_i=0}\tag{C-80}$$

A continuación verificamos las condiciones del teorema de Tikhonov:

1. Sea $V = \left\{ m_i, N_i \text{ tal que } |n_i - \hat{n}_i(s)| < \delta_1, 0 < n'_i < \delta_1 \text{ y } \| N_i - \hat{N}_i(s) \| < \delta_1 \right\}$ y $\bar{U} = [0, 1]$. Entonces requerimos que $m_i \cdot g(s_i, \cdot, S_i, m_i, 0, N_i, s_i)$ y $\tilde{F}_i(s_i, \cdot, S_i, m_i, 0, N_i)$ sean Lipschitz-continuas en sus respectivos dominios.
2. Ya hemos observado que existe una solución $m_i = \hat{n}_i(s)$, $N_i = \hat{N}_i(s)$ para las variables rápidas del sistema degenerado; la cual claramente es continua y aislada (recordemos que $\hat{n}_i > 0$ y $\| \hat{N}_i(s) \| > 0$ debido a la elección del dominio \hat{S}_c).
3. Requerimos que la solución $(\hat{n}_i(s), \hat{N}_i(s))$ del sistema adjunto (C-79) sea asintóticamente estable de manera uniforme. Cabe destacar que dado que se ha elegido el dominio \hat{S}_c se tiene que $m_i \neq 0$, y, por otro lado, que la solución $(\hat{n}_i(s), \hat{N}_i(s))$ es por hipótesis equilibrio atractor del sistema:

$$\begin{aligned}\frac{d}{d\tilde{\tau}}\tilde{m}_i &= g(s_i, \cdot, S_i, m_i, 0, N_i, s_i) = \tilde{f}_i(s_i, \cdot, S_i, m_i, 0, N_i) \\ \frac{d}{d\tilde{\tau}}\tilde{N}_i &= \tilde{F}_i(s_i, \cdot, S_i, m_i, 0, N_i)\end{aligned}\tag{C-81}$$

De lo cual se sigue que $(\hat{n}_i(s), \hat{N}_i(s))$ es solución atractora del sistema adjunto (C-

79) y más aún, de manera uniforme debido a la hipótesis de estabilidad de Lyapunov hecha al inicio de esta sección.

4. Observamos que $(t, r_i) \rightarrow r_i \cdot (1 - r_i) \cdot \left| \frac{\partial}{\partial \Delta s_i} g(s_i, \cdot, S_i, \hat{n}_i, 0, \hat{N}_i, s_i + \Delta s_i) \right|_{\Delta s_i=0}$ es una función que satisface la condición de Lipschitz pues de (C-51) y (C-73) se sigue que $\left| \frac{\partial}{\partial \Delta s_i} g(s_i, \cdot, S_i, \hat{n}_i, 0, \hat{N}_i, s_i + \Delta s_i) \right|_{\Delta s_i=0} \neq 0$ y para $x_1, x_2 \in [0, 1]$ se tiene que la función $f(x) = x \cdot (1 - x)$ es diferenciable en (x_1, x_2) por lo que se sigue del teorema del valor medio que existe $c \in (x_1, x_2)$ tal que $f'(c) = \frac{f(x_2) - f(x_1)}{x_2 - x_1} = 1 - 2 \cdot c \leq 1$. Con lo que se concluye la condición de Lipschitz para la función en cuestión. Y más aún, un análisis cualitativo de (C-80) muestra que $\tilde{r}_i = 0$ y $\tilde{r}_i = 1$ son puntos singulares del sistema, de lo que se sigue que existe una única solución \tilde{r}_i tal que $\tilde{r}_i(t) \in \text{Int}(\bar{U}) \forall t \in [0, T]$.
5. Requerimos que las condiciones iniciales $m_i(0)$ y $N_i(0)$ sean tal que se hallen en la región de atracción de la solución, al problema del sistema adjunto (C-79), $(\hat{n}_i(s), \hat{N}_i(s))$; esto lo logramos eligiendo $\delta_2 > 0$ tal que $|n_i(0) - \hat{n}_i(s)| < \delta_2$, $0 < n'_i(0) < \delta_2$ y $\| N_i(0) - \hat{N}_i(s) \| < \delta_2$ impliquen que $(m_i(0), N_i(0))$ esté en la región de atracción de $(\hat{n}_i(s), \hat{N}_i(s))$.

Aplicamos el teorema de Tikhonov y concluimos que se tiene que existe δ_3 tal que para $|\Delta s_i| \in [0, \delta_3]$ se cumple que existe la solución del sistema (C-70), la solución $r_i(\tau)$ a la segunda ecuación del sistema converge uniformemente a la solución de (C-80) y que los siguientes límites convergen uniformemente en $[t_0, T]$:

$$\lim_{|\Delta s_i| \rightarrow 0} (m_i(\tau) - \hat{n}_i(s)) = 0 \quad (\text{C-82})$$

$$\lim_{|\Delta s_i| \rightarrow 0} (N_i(\tau) - \hat{N}_i(s)) = 0 \quad (\text{C-83})$$

Donde t_0 es tal que se cumplen las condiciones (C-74) y (C-75) $\forall \tau \in [0, t_0]$. Entonces existe $0 < \delta_4 < \delta_3$ tal que si $|\Delta s_i| < \delta_4$ entonces $\forall \tau > 0$ se tiene que $|m_i(\tau) - \hat{n}_i(s)| < \delta_1$ y $\| N_i(\tau) - \hat{N}_i(s) \| < \delta_1$, con lo que se cumplen las condiciones (C-74) y (C-75) $\forall \tau > t_0$,

pues T es arbitrario. Concluimos la elección $\delta = \min \left\{ \frac{\delta_1}{2}, \delta_2, \delta_4 \right\}$ para que se valgan las condiciones (C-74) y (C-75), y las hipótesis del teorema de Tikhonov.

Así las cosas resta observar que del sistema reducido (C-80) se tiene que $\frac{d\tilde{r}_i}{d\tau} > 0$ y dado que $r_i(\tau)$ converge uniformemente a $\tilde{r}_i(\tau)$; se sigue que $\lim_{\tau \rightarrow \infty} r_i(\tau) \approx 1$. Concluimos que conforme $\tau \rightarrow \infty$ se alcanza el equilibrio

$$(m_i, r_i, N_i) \approx (\hat{n}_i(s), 1, \hat{N}_i(s)) \quad (\text{C-84})$$

Y ya en términos del sistema combinado (C-1) se concluye lo que se quería demostrar:

$$(n_i, n'_i, N_i) \approx (0, \hat{n}_i(s), 1, \hat{N}_i(s)) \quad (\text{C-85})$$

Bibliografía

- [1] Dieckmann, U. y Law, R. 1996. The dynamical theory of coevolution: a derivation from stochastic ecological processes. *J. Math. Biol.* **34** 579-612 Springer Verlag.
- [2] Maynard Smith, J. y Price, G. R. 1973. The logic of animal conflict. *Nature Lond.* **246** 15-18.
- [3] Roughgarden, J. 1983. The theory of coevolution. *Coevolution*, eds. D. J. Futuyma y M. Slatkin, pp. 33-64, Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- [4] Kimura, M. 1983. *The neutral theory of molecular evolution*. Cambridge University Press, Cambridge, RU.
- [5] Marrow, P., Law, R. y Cannings, C. 1992. The coevolution of predator-prey interactions: ESSs and Red Queen dynamics. *Proc. R. Soc. Lond.* **B 250**, 133-141
- [6] Metz, J. A. J., Nisbet, R. M. y Geritz, S. A. H. 1992. How should we define fitness for general ecological scenarios? *Trends Ecol. Evol.* **7**, 198-202
- [7] Fisher, R. A. 1958. *The genetical theory of natural selection*. Dover Publications, Nueva York.
- [8] Wissel, C. y Stocker, S. 1991. Extinction of populations by random influences. *Theor. Popul. Biol.* **39**, 315-328.
- [9] Gillespie, D. T. 1976. A general method for numerically simulating the stochastic time evolution of coupled chemical reactions. *J. Comp. Phys.* **242**, 403-434.

- [10] Feistel, R. 1977. *Betrachtung der Realisierung stochastischer Prozesse aus automathentheoretischer Sicht*. Wiss. Z. WPU Rostock 26, 663-670
- [11] Van Kampen, N. G. 1962. Fundamental problems of statistical mechanics of irreversible processes. *Fundamental problems in statistical mechanics* ed. Cohen, E. G. D., pp. 173-202 North Holland, Amsterdam.
- [12] Kubo, R., Matsuo, K. y Kitahara, K. 1973. Fluctuation and relaxation of macrovariables. *J. Stat. Phys.* **9** 51-96
- [13] Serra, R., Andretta, M., Compiani, M. y Zanarini, G. 1986 *Introduction to the physics of complex systems*. Pergamon Press, Oxford, RU.
- [14] Van Valen L. 1973. *A new evolutionary law*. *Evol. Theory* **1** 1-30
- [15] Carrol, Lewis 1871 *A través del espejo y lo que Alicia encontró allí*. www.bibliotecagratis.com/autor/C/carroll_lewis/alicia_a_traves_del_espejo.htm
- [16] Rosenzweig, M. L., Brown, J. S. y Vincent, T. L. 1987. *Red Queen and ESS: the coevolution of evolutionary rates*. *Evol. Ecol.* **1** 59-94
- [17] Metz, J. A. J., Geritz, S. A. H. e Iwasa, Y. 1994. *On the dynamical classification of evolutionarily singular strategies*. University of Leiden, Leiden, Holanda.
- [18] Dieckmann, U. 1994. *Coevolutionary dynamics of stochastic replicator systems* Reports of the Research Center Julich **3018**, Duren, Alemania.
- [19] Dieckmann, U., Marrow, P. y Law, R. 1995. Evolutionary cycles in predator-prey interactions: population dynamics and the Red Queen. *J. Theor. Biol.* **176**, 91-102.
- [20] Falconer, D. S. 1989. *Introduction to quantitative genetics*. Harlow: Longman, Tercera Edición.

- [21] Maynard Smith, J., Burian, R., Kauffman, S., Alberch, P., Campbell, J., Goodwin, B., Lande, R., Raup, D. y Wolpert, L. 1985. Developmental constraints and evolution. *Q. Rev. Biol.* **60**, 265-287.
- [22] Eckmann, J.-P. y Ruelle, D. 1985. Ergodic theory of chaos and strange attractors *Rev. Mod. Phys.* **57**, 617-656.
- [23] Baker, G. L. y Gollub, J. P. 1990. *Chaotic dynamics: an introduction*. Cambridge University Press, Cambridge, RU.
- [24] Rand, D. A. y Wilson, H. B. 1993. Evolutionary catastrophes, punctuated equilibria and gradualism in ecosystem evolution. *Proc. Roy. Soc. Lond.* **B 253**, 239-244.
- [25] Ott, E. 1993. *Chaos in dynamical systems*. Cambridge University Press, Cambridge, RU.