



# Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo

Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería  
Área Académica de Matemáticas y Física

Línea de investigación: Biomatemáticas

Programa educativo: Licenciatura en Matemáticas Aplicadas

Nombre de la asignatura: Optativa de Matemáticas Aplicadas.

Tema: Modelos de análisis en biología evolutiva.

Ciclo: Enero-Junio de 2008.

Profesor: Roberto Ávila-Pozos

Tema: Modelos de análisis en biología evolutiva

Abstract: In this course we present some mathematical models to understand fundamental biological processes such as population growth, mutation and natural selection. It is an introductory course in mathematical modeling with a focus on biomathematics.

Keywords: Biomathematics, Mathematical Models, Evolution.

Palabras clave: Biomatemáticas, Modelos matemáticos, evolución.

# Modelos de Análisis en Biología Evolutiva

Roberto Ávila-Pozos

Área Académica de Matemáticas/Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería,  
Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, MÉXICO

25 de abril de 2008

# Teoría de juego

La teoría de juego fue desarrollada alrededor de 1940 por el gran matemático John von Neumann y Oskar Morgenstern, para investigar estrategias en economía, donde los individuos pueden ganar o perder dinero. Se asume que los individuos son racionales, de acuerdo a ciertos criterios de interés.

# Juego de negociación

## Definición

Un juego de negociación consiste de dos jugadores, un conjunto  $S = \emptyset$ , una función de utilidad  $u_i : S \rightarrow \mathbb{R}$  para cada jugador  $i$  y un par  $(d_1, d_2)$  de números reales, llamado punto de desacuerdo, tales que

- 1  $u_1(S) \geq d_1$  y  $u_2(S) \geq d_2$
- 2 Al menos para un  $s \in S$  se tiene que  $u_1(s) > d_1$  y  $u_2(s) > d_2$

# Propiedades de una solución

- Propiedad 1. Eficiencia.

Un resultado  $s^* \in S$  es eficiente si no hay un resultado  $s \in S$  que satisfaga

1.  $u_1(s) \geq u_1(s^*)$  y  $u_2(s) \geq u_2(s^*)$
2.  $u_i(s) > u_i(s^*)$  para al menos un jugador  $i$

# Propiedades de una solución

- Propiedad 2. Independencia de alternativas irrelevantes

Una solución de negociación  $(\cdot)$  es independiente de alternativas irrelevantes, si para todo juego de negociación

$$B = \{S, (u_1, d_1), (u_2, d_2)\}$$

y para todo subconjunto  $T$  de  $S$  que satisface que  $s(B) \subseteq T$ , se tiene que  $s(B_T) = s(B)$ , donde  $B_T$  es el juego de negociación

$$B_T = \{T, (u_1, d_1), (u_2, d_2)\}$$

# Propiedades de una solución

- Propiedad 3. Independencia de transformaciones lineales

Una solución de negociación  $(\cdot)$  es independiente de transformaciones lineales, si para todo juego de negociación

$$B = \{S, (u_1, d_1), (u_2, d_2)\}$$

y para toda función de utilidad lineal de la forma

$w_i = b_i u_i(s) + a_i$ , con  $a_i, b_i$  constantes,  $b_i > 0$  para cada  $i$ , el juego de negociación

$$B^+ = \{S, (w_1, b_1 d_1 + a_1), (w_2, b_2 d_2 + a_2)\}$$

satisface que  $s(B^+) = s(B)$

## Antecedentes

En 1967, el biólogo evolutivo Bill Hamilton publicó un trabajo sobre una inmejorable estrategia para la asignación de sexo utilizando ideas de la teoría de juego.

## Antecedentes

En 1967, el biólogo evolutivo Bill Hamilton publicó un trabajo sobre una inmejorable estrategia para la asignación de sexo utilizando ideas de la teoría de juego.

El criterio de racionalidad fue reemplazado por la dinámica de la población y la estabilidad.

## Antecedentes

En 1967, el biólogo evolutivo Bill Hamilton publicó un trabajo sobre una inmejorable estrategia para la asignación de sexo utilizando ideas de la teoría de juego.

El criterio de racionalidad fue reemplazado por la dinámica de la población y la estabilidad.

Esta idea fue extendida por John Maynard Smith alrededor de 1970, quien encontró una *estrategia evolutivamente estable* (EES) para las interacciones entre animales, donde el pago obtenido por seguir una estrategia depende de las estrategias que sigan los otros.

## Antecedentes

La aplicación clásica de la teoría de juego en biología es en la competencia entre animales. Piense, por ejemplo, en cuervos compitiendo con otros cuervos por los mismos recursos. El propósito del modelo es explorar las posibilidades lógicas inherentes a la competencia, más que analizar casos particulares.

## Desarrollo

Asumamos que hay dos estrategias alternativas para un animal en competencia con otros por algún recurso. Sean  $H$  halcones, que pelean hasta que ganan o pierden; las palomas,  $D$ , se muestran, pero se retiran si sus oponentes aumentan. Puede ser posible una estrategia mixta,  $P$ , que significa que juegue  $H$  con probabilidad  $p$  y  $D$  con probabilidad  $1 - p$ . Este conjunto de estrategias es muy ingenuo, pero se adapta a los propósitos del modelo.

# Matriz de pago

		$H$	$D$
pago por esta estrategia	$H$	$\frac{1}{2}(G - C)$	$G$
	$D$	$0$	$\frac{1}{2}G$

donde  $G$  es la ganancia y  $C$  el costo.

## Estrategia evolutivamente estable

Imagine una población de individuos que pueden adoptar estrategias puras ( $H$  o  $D$ ), o bien estrategias mixtas ( $P$ ). Los individuos se aparean al azar y acumulan sus pagos. Entonces, producirán una descendencia idéntica a ellos, en número igual a una constante inicial de adaptación más los pagos. Se define una *estrategia evolutivamente estable* si está probada contra estrategias mutantes invasoras. En otras palabras, una población que es su totalidad adopta una estrategia evolutivamente estable, nunca cambiará a otra estrategia por selección natural.

Considere juegos con  $n$  estrategias puras. Solo se considerarán juegos en forma normal, es decir, juegos en donde los pagos están determinados por una matriz. Sea  $U = (u_{ij})$  la matriz de pagos de tamaño  $n \times n$ , tal que  $u_{ij}$  es el pago por la  $i$ -ésima estrategia contra la  $j$ -ésima, para  $i, j = 1, \dots, n$ . Las estrategias mixtas están determinadas por el vector columna de probabilidades  $p = (p_i)$ , donde  $p_i$  es la probabilidad de usar la estrategia  $i$ . La  $i$ -ésima estrategia pura está representada por el vector  $e_i$ . El pago por una estrategia  $i$  contra una estrategia  $q$  está dada por  $(Uq)_i = e_i^T Uq$ .

El pago por una estrategia  $p$  contra una estrategia  $q$  está dada por  $p^T Uq = \sum_{i,j=1}^n u_{ij} p_i q_j$ . Si se escribe  $W(p, q)$  para representar este pago, se tiene

$$W(p, q) = p^T Uq \quad (1)$$

El pago por una estrategia  $p$  contra una estrategia  $q$  está dada por  $p^T Uq = \sum_{i,j=1}^n u_{ij} p_i q_j$ . Si se escribe  $W(p, q)$  para representar este pago, se tiene

$$W(p, q) = p^T Uq \quad (1)$$

Los vectores que definen las estrategias son vectores de probabilidad y viven en  $S_{n-1}$  definido por

$$S_{n-1} = \{p = (p_i) \in \mathbb{R}^n : p_i \geq 0, \sum_{i=1}^n p_i = 1\} \quad (2)$$

Los vértices de  $S_{n-1}$  corresponden a las  $n$  estrategias puras. La frontera  $\partial S_{n-1}$  está compuesta por todos los vectores  $p \in S_{n-1}$  con, al menos, un componente igual a cero. El interior  $(S_{n-1} \setminus \partial S_{n-1})$  consiste de todos los vectores  $p \in S_{n-1}$  con todos sus elementos mayores que cero.

La estrategia  $p$  es una estrategia evolutivamente estable si cada vez que un pequeño número de estrategias mutantes  $q$  se introducen en la población, la estrategia mutante no puede invadirla, es decir,

$$W(q, \epsilon q + (1 - \epsilon)p) < W(p, \epsilon q + (1 - \epsilon)p) \quad (3)$$

para toda  $q$  y  $\epsilon$  suficientemente pequeños.

# Equilibrio de Nash

Si tomamos el límite cuando  $\epsilon \rightarrow 0$

$$W(q, p) \leq W(p, p)$$

para toda  $q \neq p$ . Esta es la definición del *equilibrio de Nash*, uno de los conceptos más importantes en la teoría de juego no evolutiva. Puede interpretarse como que no hay mejor respuesta para la estrategia  $p$  que la misma estrategia  $p$ . Sin embargo, puede haber una respuesta alterna que sea buena.

Puesto que  $W$  es lineal en la segunda variable de la ecuación 3

$$\epsilon W(q, q) + (1 - \epsilon)W(q, p) < \epsilon W(p, q) + (1 - \epsilon)W(p, p)$$

para toda  $q \neq p$  y toda  $\epsilon$  suficientemente pequeña. Para toda  $q \neq p$  ocurre que

$$W(q, p) < W(p, p) \tag{4}$$

o bien

$$W(q, p) = W(p, p) \quad \text{y} \quad W(q, q) < W(p, q) \tag{5}$$

Estas alternativas son las que usualmente se verifican para saber si  $p$  es una estrategia evolutivamente estable. Si la primera condición (ecuación 4) es cierta para toda  $q \neq p$  esta es la definición de *equilibrio estricto de Nash* y tal estrategia  $p$  es la única respuesta a si misma. La segunda condición (ecuación 5) establece que en caso de que haya una respuesta alternativa  $q$  para la estrategia  $p$ , entonces  $p$  actúa mejor contra  $q$  que  $q$  contra si misma.