Teoría de Juegos en Biología

Taller de Modelización Matemática y Computacional
3 de Noviembre 2021

Ernesto Acuña
ernesto.acurriaga@gmail.com

El problema de Darwin

Primera edición de *El Origen del Hombre* (1871):

Let us now take the case of a species producing from the unknown causes just alluded to, an excess of one sex—we will say of males—these being superfluous and useless, or nearly useless. Could the sexes be equalised through natural selection? We may feel sure, from all characters being variable, that certain pairs would produce a somewhat less excess of males over females than other pairs. The former, supposing the actual number of the offspring to remain constant, would necessarily produce more females, and would therefore be more productive. On the doctrine of chances a greater number of the offspring of the more productive pairs would survive; and these would inherit a tendency to procreate fewer males and more females. Thus a tendency towards the equalisation of the sexes would be brought about.

El problema de Darwin

Segunda edición de *Descent of Man* (1874):

> In no case, as far as we can see, would an inherited tendency to produce both sexes in equal numbers or to produce one sex in excess, be a direct advantage or disadvantage to certain individuals more than to others; for instance, an individual with a tendency to produce more males than females would not succeed better in the battle for life than an individual with an opposite tendency; and therefore a tendency of this kind could not be gained through natural selection. . . . I formerly thought that when a tendency to produce the two sexes in equal number was advantageous to the species, it would follow from natural selection, but I now see that the whole problem is so intricate that it is safer to leave its solution for the future.

Los hijos como medida de *fitness*

$$u = (s_f a_f + s_m a_m)n$$

u: Número de hijos sobrevivientes en la adultez **s_f**: proporción de hijas **s_m**: proporción de hijos ($s_m = 1 - s_f$)

a_f: probabilidad de supervivencia de las hijas **a_m**: probabilidad de supervivencia de los hijos **n**: número de hijos por madre

La solución de Düsing - Fisher

Los individuos tienen una madre y un padre (en especies diploides)

Generaciones no solapadas: F_0, F_1, F_2

La generación F_1 tiene N individuos con proporciones de hembras y machos s_h y s_m

La generación F_2 tiene M individuos

¿Cuántos nietos tendrá una hembra de la generación F_0 por cada hijo e hija?

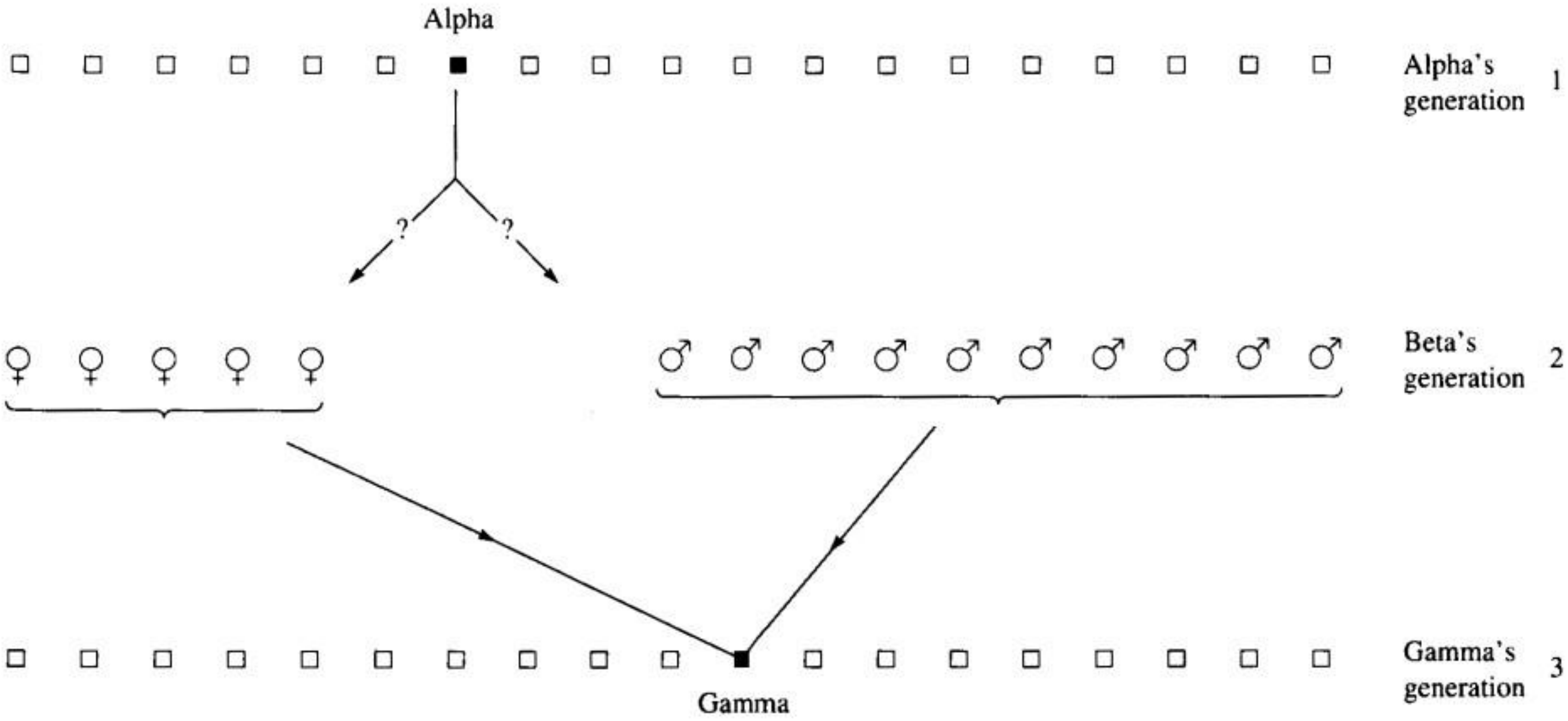
Por hija = $\dfrac{M}{s_h N}$ Por hijo = $\dfrac{M}{s_m N}$

Costos por machos y hembras: proporción de Fisher

$$\frac{M}{s_h N} \cdot \frac{1}{c_h} = \frac{M}{s_m N} \cdot \frac{1}{c_m}$$

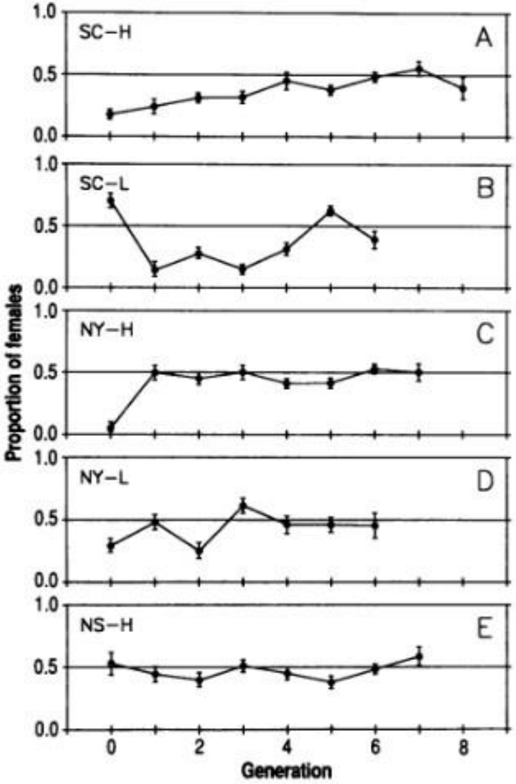
$$\frac{s_h}{s_m} = \frac{c_m}{c_h}$$

Otra forma de verlo



(Sigmund, 2017)

Evidencia empírica de la teoría de Fisher

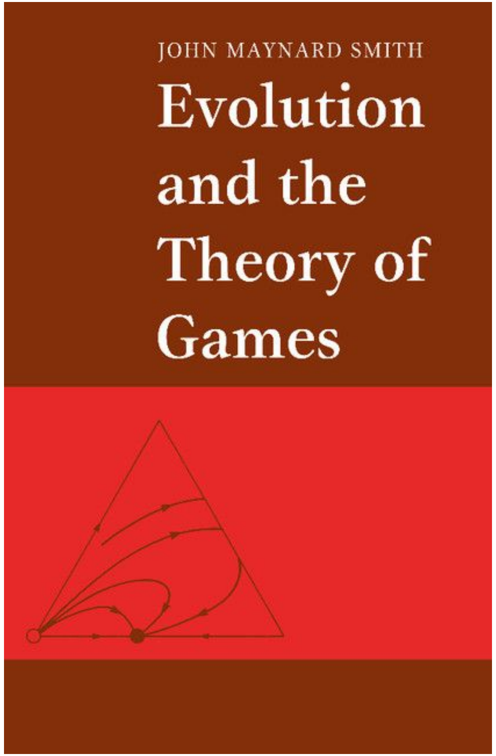


¿Dónde está la Teoría de Juegos?

La solución planteada devela que la selección sobre las proporciones de los sexos depende de las proporciones de los sexos que produzcan los miembros de la población. Esto se llama selección dependiente de frecuencia, donde el *fitness* de un fenotipo es dependiente de la frecuencia relativa de otros fenotipos en la población.

El juego Halcón - Paloma y el nacimiento de la teoría de juegos evolutiva.

- Conflicto intraespecífico: la agresión limitada ¿puede ser ventajosa para los individuos?



(1982)

El juego Halcón - Paloma

Dos animales se enfrentan por un recurso, tienen dos estrategias de comportamiento posibles:

- Halcón: Ataca hasta conseguir el recurso o hasta ser herido.
- Paloma: Si es atacado entrega el recurso, sino lo comparte.

El juego Halcón - Paloma

Asumimos:

- Población infinita
- Reproducción asexual
- Encuentros al azar uno a uno
- Los oponentes no obtienen información sobre su rival

Matriz de pagos

		Jugador 2	
		Halcón	Paloma
Jugador 1	Halcón	½(V - C)	(V, 0)
	Paloma	(0, V)	V/2

V: valor del recurso

C: costo de ser herido

$E(H, H) = \frac{1}{2}(V - C)$; $E(H,P) = V$

$E(P,H) = 0$; $E(P,P) = V/2$

Ejemplo concreto: V > C

Supongamos V = 3, C = 1

		Jugador 2	
		Halcón	Paloma
Jugador 1	Halcón	1	(3, 0)
	Paloma	(0, 3)	3/2

Ejemplo concreto: V > C

Supongamos V = 3, C = 1

		Jugador 2	
		Halcón	Paloma
Jugador 1	Halcón	1	(3, 0)
	Paloma	(0, 3)	3/2

Ejemplo concreto: V = C

Supongamos V = 3, C = 3

		Jugador 2	
		Halcón	Paloma
Jugador 1	Halcón	0	(3, 0)
	Paloma	(0, 3)	3/2

Ejemplo concreto: V = C

Supongamos V = 3, C = 3

		Jugador 2	
		Halcón	Paloma
Jugador 1	Halcón	0	(3, 0)
	Paloma	(0, 3)	3/2

Ejemplo concreto: V < C

Supongamos V = 1, C = 3

		Jugador 2	
		Halcón	Paloma
Jugador 1	Halcón	-1	(1, 0)
	Paloma	(0, 1)	1/2

Estrategias mixtas

El animal no juega halcón o paloma siempre, sino que juega halcón con probabilidad *p* y paloma con probabilidad *1 - p*.

¿Cómo calculamos p?

<table>
<tr><td colspan="2" rowspan="2"></td><td colspan="2">Jugador 2</td></tr>
<tr><td>Halcón</td><td>Paloma</td></tr>
<tr><td rowspan="2">Jugador 1</td><td>Halcón</td><td>½(V - C)</td><td>(V, 0)</td></tr>
<tr><td>Paloma</td><td>(0, V)</td><td>V/2</td></tr>
</table>

Estrategias mixtas

El animal no juega halcón o paloma siempre, sino que juega halcón con probabilidad *p* y paloma con probabilidad *1 - p*.

¿Cómo calculamos p?

		Jugador 2	
		Halcón	Paloma
Jugador 1	Halcón	½(V - C)	(V, 0)
	Paloma	(0, V)	V/2

Llamemos a la estrategia mixta que juega halcón con probabilidad *p* y paloma con probabilidad *(1 - p) I*.

Entonces E(H,I) = E(P,I) = E(I,I)

Estrategias mixtas

		Jugador 2	
		Halcón	Paloma
Jugador 1	Halcón	½(V - C)	(V, 0)
	Paloma	(0, V)	V/2

Llamemos a la estrategia mixta que juega halcón con probabilidad *p* y paloma con probabilidad *(1 - p) I*.

Entonces E(H,I) = E(P,I) = E(I,I)

- Plantear la ecuación E(H,I) = E(P,I) y obtener p

Ejemplo concreto: estrategias mixtas cuando V < C

Supongamos V = 1, C = 3

		Jugador 2	
		Halcón	Paloma
Jugador 1	Halcón	-1	(1, 0)
	Paloma	(0, 1)	1/2

No hay estrategia dominante pura; estrategia mixta p = ⅓

Estrategia Evolutivamente Estable

Estrategia evolutivamente estable: es una estrategia que al ser adoptada por todos los miembros de una población, no puede ser invadida por una estrategia rival

Supongamos que I es la estrategia de la población y J es una estrategia mutante y p es la proporción de estrategas mutantes en la población, entonces:

$$W(I) = W_0 + (1 - p)E(I,I) + pE(I,J)$$

$$W(J) = W_0 + (1 - p)E(J,I) + pE(J,J)$$

Para que I sea una Estrategia Evolutivamente Estable se debe cumplir $W(I) > W(J)$ ($\text{para } p \ll 1$), por lo que:

$$E(I,I) > E(J,I)$$

$$\text{o bien} \quad E(I,I) = E(J,I) \text{ y } E(I,J) > E(J,J)$$

EEE: caso $V \geq C$

I: estrategia local, J: estrategia invasora

$E(I,I) > E(J,I)$

o bien $E(I,I) = E(J,I)$ y $E(I,J) > E(J,J)$

I es una Estrategia Evolutivamente Estable

Supongamos que tenemos una población de halcones, ¿puede una paloma invadirla? ¿Y un halcón a una población de palomas?

EEE: caso $V < C$

I: estrategia local, J: estrategia invasora

$E(I,I) > E(J,I)$

o bien $E(I,I) = E(J,I)$ y $E(I,J) > E(J,J)$

I es una Estrategia Evolutivamente Estable

Supongamos que tenemos una población de halcones, ¿puede una paloma invadirla? ¿Y un halcón a una población de palomas? ¿La estrategia mixta?

Estrategia Evolutivamente Estable

Estrategia evolutivamente estable: es una estrategia que al ser adoptada por todos los miembros de una población, no puede ser invadida por una estrategia rival

		Jugador 2	
		Halcón	Paloma
Jugador 1	Halcón	½(V - C)	(V, 0)
	Paloma	(0, V)	V/2

Para $V \geq C$ Una población de halcones no puede ser invadida

Para $V < C$ La estrategia evolutivamente estable es una estrategia mixta que juegue “halcón” con probabilidad $p = V/C$ o, alternativamente, una población con proporción $p = V/C$ halcones.

Dinámicas replicativas

- Asumimos que el cambio en la proporción de individuos que utilizan una determinada estrategia en una población es proporcional a la diferencia de fitness entre la estrategia considerada y el fitness promedio de la población.

  Por ejemplo:

$$\dot{x}(t) = x(t)[E(H, I) - E(I, I)]$$

Ejercicio

Realizar el análisis gráfico de los puntos de equilibrio y su estabilidad para la matriz:

		Jugador 2	
		Halcón	Paloma
Jugador 1	Halcón	½(V - C)	(V, 0)
	Paloma	(0, V)	V/2

$$\dot{x}(t) = x(t)[E(H, I) - E(I, I)]$$

Playing the Field

- ¿Cómo definimos una estrategia evolutivamente estable cuando los individuos están jugando contra la población?

Si I es la estrategia local, J es la estrategia invasora y q es la proporción (pequeña) de la población que juega J.

$$W(J,I) < W(I,I)$$

alternativamente, si: $W(J,I) = W(I,I)$ entonces: $W(J, P_{qJ,I}) < W(I, P_{qJ,I})$

Ejemplo: Juego de proporción de los sexos

$W(s, s') = ?$

Bibliografía

- Conover, D. O., & Van Voorhees, D. A. (1990). Evolution of a balanced sex ratio by frequency-dependent selection in a fish. *Science*, *250*(4987), 1556-1558.
- Hammerstein, P., & Leimar, O. (2015). Evolutionary game theory in biology. *Handbook of game theory with economic applications*, *4*, 575-617.
- Osborne, M. J. (1996). Darwin, Fisher, and a theory of the evolution of the sex ratio.
- Peters, H. (2015). *Game theory: A Multi-leveled approach*. Springer.
- Smith, J. M. (1982). *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge university press.
- Sigmund, K. (2017). *Games of life: explorations in ecology, evolution and behavior*. Courier Dover Publications.
- West, S. (2009). *Sex allocation* (pp. 1-13). Princeton University Press.