

Evolución de la complejidad en los seres vivos

*Transición de la competencia natural
entre agentes aislados, hacia la
cooperación y división de trabajo entre
agentes agrupados*

Tesis de Maestría en Física

Orientador: Dr. Hugo Fort

Alumno: Ing. Jorge Cabrera

Agosto 2023

Contenido

1. INTRODUCCION	3
1.1 LA FÍSICA	4
1.2 DARWINISMO – EVOLUCIÓN EN LA BIÓSFERA	6
1.3 DARWINISMO HOLÍSTICO	6
1.4 SELECCIÓN NATURAL vs AUTO-ORGANIZACIÓN	8
1.5 ESTRUCTURA DEL TRABAJO A PRESENTAR	9
2. MODELOS DERIVADOS DEL MODELO DE MICHOD PARA EVOLUCIÓN DEL FITNESS DE GRUPOS DE INDIVIDUOS.....	11
2.1 MODELO MICHOD	11
2.2 MODELOS APLICADOS EN ESTE TRABAJO	18
2.2.1 MODELO CON CÉLULAS AISLADAS (MCA)	19
2.2.2 MODELO CON CÉLULAS AGRUPADAS A PRIORI (MCAA)	29
2.2.3 MODELO DE TRANSICIÓN DINÁMICA ENTRE CÉLULAS AISLADAS Y GRUPOS.....	37
2.2.4 TRANSICIÓN PROBABILÍSTICA: DE CÉLULAS AISLADAS A GRUPOS	53
2.3 RESUMEN DE RESULTADOS OBTENIDOS	60
3. MODELO DE MICHOD CORREGIDO	61
3.1 AJUSTES REALIZADOS AL MODELO MICHOD	61
3.2 FUNCIÓN FITNESS DE GRUPOS - MÁXIMO FITNESS OBTENIBLE - CÉLULAS CON DOS FUNCIONES ESENCIALES PARA SOBREVIVIR	66
3.3 FUNCIÓN FITNESS DE GRUPOS - MÁXIMO FITNESS OBTENIBLE - CÉLULAS CON TRES FUNCIONES ESENCIALES PARA SOBREVIVIR	76
3.4 FUNCIÓN FITNESS DE GRUPOS - MÁXIMO FITNESS OBTENIBLE - CÉLULAS CON n FUNCIONES ESENCIALES PARA SOBREVIVIR	78
4. CONCLUSIONES	82
REFERENCIAS.....	90

1. INTRODUCCION

En su libro “*The major transitions in evolution*” (1995), John Maynard Smith y Eors Szathmáry destacan que los organismos vivos han evolucionado hacia estructuras altamente complejas y están compuestos de partes que funcionan con el objetivo de asegurar la supervivencia y reproducción del todo.

En el libro incluyen una lista tentativa de lo que entienden han sido las etapas más importantes a destacar en la evolución de esa complejidad y las transiciones entre ellas. Y además encuentran una característica que es común en muchas de esas transiciones: ***entidades que eran capaces de replicación independiente antes de la transición, pueden replicarse solamente como parte de una entidad mayor luego de ella.***

Plantean algunos ejemplos para aclarar el anterior concepto:

El origen de los cromosomas. Inicialmente, había moléculas de ácido nucleico que se replicaban de forma independiente: después de la transición, un conjunto de moléculas unidas debe replicarse juntas.

El origen de los eucariotas. Los ancestros de las mitocondrias y los cloroplastos alguna vez fueron procariotas de vida libre: hoy en día, solo pueden replicarse dentro de una célula huésped.

El origen del sexo. Los primeros eucariotas podían, presumiblemente, reproducirse asexualmente y por sí mismos: hoy en día, la mayoría de los eucariotas solo pueden reproducirse como parte de una población sexual.

El origen de los organismos pluricelulares. Las células de animales, plantas y hongos descienden de protistas unicelulares, cada uno de los cuales podría sobrevivir por sí solo: hoy en día, existen (fuera del laboratorio) solo como partes de organismos más grandes.

El origen de los grupos sociales. Las hormigas, abejas, avispas y termitas individuales pueden sobrevivir y transmitir genes (ya sea propios o genéticamente similares a los suyos) solo como parte de un grupo social: lo mismo es efectivamente cierto para los humanos.

Dada esta característica común de las principales transiciones, hay una pregunta a plantearse. ¿Por qué la selección natural, actuando sobre entidades en el nivel inferior (moléculas replicantes, procariotas de vida libre, protistas asexuales, células individuales, organismos individuales), no interrumpió la integración en el

nivel superior (cromosomas, células eucariotas, especies sexuales, organismos multicelulares, sociedades)?

En este trabajo pretendemos investigar los mecanismos que podrían ser subyacentes al patrón repetitivo observado por Maynard Smith y Eors Szathmáry, en las transiciones entre las principales etapas de la evolución de la complejidad en los seres vivos.

Evaluamos explicaciones que nos permitan entender, porque una entidad con capacidad de replicación independiente, cambia hacia un estado en el que forma parte de una entidad mayor y a partir de ese momento su futuro queda completamente atado a la suerte de la nueva entidad.

Asimismo, nos interesa comprender los mecanismos que llevan a que en dichas nuevas entidades, los elementos inicialmente independientes, tiendan a cooperar realizando división de trabajo y especialización, algo que se observa ocurre en la evolución.

Basados en algunos artículos importantes, que establecen hipótesis y condiciones que permitirían explicar las situaciones planteadas, analizamos diferentes modelos simplificados que nos permitieron verificar los resultados esperados.

En la base de nuestros modelos existen elementos inspirados en el funcionamiento de organismos concretos. Sin embargo, los modelos contruidos y las simulaciones realizadas no tienen la intención de representar ningún organismo en particular. El objetivo buscado es intentar reproducir en nuestros modelos el patrón repetitivo antes señalado, y en esos casos identificar los elementos esenciales que justificarían su aparición.

1.1 LA FÍSICA

Desde los años 1600s en adelante y en particular a partir del desarrollo de la Física Clásica, se obtuvieron con la ciencia enormes éxitos que repercutieron en la posibilidad de crear nuevas tecnologías con impactos enormes para la Humanidad. Esos éxitos repercutieron en todos los estratos de nuestra Sociedad.

La Física implicaba un enfoque reduccionista. Uno de los tempranos proponentes de ese método científico fue Descartes que proponía: “dividir todas las dificultades en examen en la mayor cantidad de partes posibles y conducir

pensamientos en un orden dado, comenzando con el más simple y fácil de los objetos y gradualmente ascender hacia el conocimiento de los más complejos”.

Para explicar correctamente el funcionamiento del Universo en tamaños muy grandes y muy pequeños respecto al ser humano, en el siglo XX algunas nuevas teorías se desarrollaron (Relatividad, Cuántica, etc.) complementando la Física Clásica. Se mantenía en esencia una visión reduccionista.

Pese al impresionante éxito alcanzado, la física fundamental y más en general el reduccionismo científico han sido incapaces de explicar los fenómenos complejos cerca de la escala humana.

Muchos fenómenos han escapado del programa reduccionista: imprevisibilidad del clima; naturaleza adaptativa de los organismos vivos y enfermedades que los amenazan; el comportamiento económico, político y cultural de las sociedades; el crecimiento y efectos de la tecnología y comunicación de redes moderna; y la naturaleza de la inteligencia y la posibilidad de crearla en computadoras.

Nuevas ciencias como el caos, sistemas biológicos, economía evolutiva, teoría de redes, se han movido más allá del reduccionismo, para explicar cómo un comportamiento complejo puede aparecer de grandes colecciones de componentes simples (Mitchell (2009)).

La Biología y la Evolución no pueden reducirse solamente a la física.

Existe una Emergencia creativa que implica que mientras ninguna ley física se viola, la vida, la evolución de la biósfera, nuestra historia y mundo son reales y no reducibles ni explicables por la física.

Las leyes naturales y la creatividad que parcialmente está más allá de ellas, ambas son necesarias para entender el mundo (Kauffman(2008)).

A mediados del siglo 20, muchos científicos se dieron cuenta que estos fenómenos no podían incluirse en una única disciplina y requerían una comprensión interdisciplinaria, basada en fundamentos científicos aún no inventados. La ciencia de los sistemas complejos se planteó el objetivo de construir esos fundamentos (Mitchell (2009)).

Entre las herramientas que han cumplido un papel fundamental en el estudio de los sistemas complejos, están los modelos matemáticos.

Su importancia radica en su capacidad para describir, analizar y predecir el comportamiento de fenómenos naturales y sistemas físicos en un entorno preciso y controlado. Esto es particularmente relevante cuando se trata de sistemas complejos, donde múltiples componentes interactúan entre sí de

manera no trivial, dando lugar a propiedades emergentes y a menudo impredecibles.

Una de las razones clave por las cuales los modelos matemáticos son esenciales en el estudio de sistemas complejos, es su capacidad de identificación de patrones y propiedades emergentes.

Por lo expuesto y teniendo en cuenta que el objetivo planteado para este trabajo, es la búsqueda de las razones subyacentes a un patrón repetitivo que se detecta en la evolución de los seres vivos, la construcción de un modelo matemático adecuado al fenómeno que nos interesa reproducir, será de fundamental importancia como herramienta, para lograr alcanzar aquel objetivo.

1.2 DARWINISMO – EVOLUCIÓN EN LA BIÓSFERA

La teoría de la Evolución de Darwin nos permitió comprender cómo surgió la diversidad que vemos en la biósfera. Nos permitió comprender cómo un proceso sin un Diseñador Inteligente puede crear diseñadores inteligentes, que luego pueden crear cosas.

En su libro “The Evolution of Everything” (2015), Matt Ridley expresa “*La evolución está ocurriendo a nuestro alrededor. Es la mejor manera de entender cómo cambia el mundo humano, así como el mundo natural*”. Esta concepción permite acceder a una visión más integradora del funcionamiento del Universo. En el mismo libro Ridley cita al teórico de la innovación Richard Webb: “*El Darwinismo es la teoría especial de la evolución, hay también una teoría general de evolución que se aplica más allá de la biología.*”

1.3 DARWINISMO HOLÍSTICO

Peter Corning es un biólogo estadounidense conocido por enunciar como nuevo paradigma evolutivo el Darwinismo Holístico, en sus libros “*Nature’s Magic*” (2003) y “*Holistic Darwinism*” (2005).

La tesis es que la sinergia, un término vagamente familiar para nosotros, es de hecho uno de los grandes principios gobernando el mundo natural.

Ha sido una impresionante fuente de creatividad en la evolución del universo y ha influenciado significativamente la trayectoria global del universo incluyendo la de la vida en el planeta.

La sinergia no solamente es un efecto ubicuo en la naturaleza; ha jugado un rol causal clave en el proceso evolutivo.

Lejos de ser un proceso predecible y regido por leyes, esta tendencia siempre implicó un experimento abierto, creativo, históricamente restringido en el que el criterio económico (definido en forma amplia) ha predominado.

La Complejidad en la naturaleza y las sociedades humanas, no es el producto de alguna fuerza inexorable o mecanismo o ley. Ha sido modelada por las ventajas funcionales provenientes de varias formas de sinergia.

El Darwinismo Holístico tiene entre sus características esenciales:

Primero y principal, ve la evolución como un proceso dinámico multinivel, en el que existe "causalidad ascendente" (de los genes hacia el fenotipo y los niveles más altos de organización) y "causalidad hacia abajo" (influencias fenotípicas en la supervivencia diferencial y reproducción), e incluso "causalidad horizontal" (entre organismos). En este paradigma dada la aparición de "individuos" de nivel superior, luego actúan como un todo y ejercen influencias causales como unidades evolutivas distintas.

Una segunda característica importante del darwinismo holístico es que sirve como paraguas para una amplia teoría de cooperación y complejidad en la naturaleza llamada por Corning "Hipótesis Sinergista"

Otra característica del darwinismo holístico es que también abarca los fenómenos asociados con la emergencia: el término del siglo XIX recientemente redescubierto para la idea (rastreada a Aristóteles) de que los "todos" pueden tener propiedades distintas que trascienden sus partes.

En este nuevo paradigma el universo entero es visto como el producto de un proceso evolutivo, siendo la biología solamente un caso particular.

Como lo expresa Peter Corning en "*Nature's Magic*" (2003), son las nuevas formas de sinergia funcional que aparecen (efectos cooperativos), las que han sido responsables en el tiempo, de moldear la evolución progresiva de la complejidad en la naturaleza. Este proceso puede caracterizarse como "Selección Sinérgica" utilizando un concepto introducido por John Maynard Smith y es lo que Corning llama "Darwinismo Holístico".

El nuevo enfoque afirma que los beneficios funcionales (ventajas para sobrevivir) producidas por novedades de varios tipos y en varios niveles (incluyendo las innovaciones de comportamiento) son las que han definido la trayectoria evolutiva.

1.4 SELECCIÓN NATURAL vs AUTO-ORGANIZACIÓN

En el nuevo paradigma evolutivo, Evolución y Complejidad son conceptos necesarios que están entrelazados.

Para describir la emergencia de los procesos evolutivos se requiere considerar la auto-organización, acompañando a la selección natural.

Una discusión actualizada sobre el rol que juegan los conceptos mencionados en el nuevo paradigma evolutivo se presenta en el artículo: "Visions of Evolution: Self-organization proposes what natural selection disposes" de David Batten et al, (2008).

En el artículo se indica que, aunque está de acuerdo en que la selección natural es fundamentalmente importante, Stuart Kauffman afirma que no ha trabajado sola para elaborar la arquitectura de la biosfera, desde la célula hasta el organismo y el ecosistema. En cambio, sugiere que en la auto-organización está la fuente raíz del orden en el mundo biológico. Este orden surge espontáneamente debido a los principios físico-químicos de la auto-organización: reglas dinámicas de procesos complejos que apenas estamos comenzando a descubrir y entender (Kauffman(2000)).

Nos interesa destacar algunos conceptos que consideramos de enorme importancia de las conclusiones del citado artículo.

En primer lugar, se afirma que, a medida que consideramos para las interacciones posibles entre la selección natural y la autoorganización, sucesivamente formas más ricas desde el punto de vista dinámico, estamos moviéndonos constantemente hacia una apreciación más profunda del carácter probabilístico y estadístico del mundo; un mundo en el que coexistan organismos vivos y no vivos, incluidos nosotros mismos. Esta visión probabilística de la naturaleza sólo puede hacerse plenamente visible cuando la biología teórica internaliza la dinámica no lineal de los sistemas complejos. Lo que existe en cada momento localmente son configuraciones contingentes, históricamente derivadas, dependientes del camino, que materialmente median las leyes de la naturaleza y la materia, además de posiblemente reflejar la influencia de los atractores estructurales.

En el artículo se señala que, en la biología evolutiva tradicional, no había necesidad de entender cómo surgieron las formas variantes. La naturaleza proporcionaría, a través de accidentes y contingencias, todas las variantes necesarias para promover la evolución. Esta biología evolutiva idealista carecía

de fundamento material. Este último se ha obtenido del discurso de la autoorganización proveniente de los estudios de la complejidad, que ha descubierto la creatividad del mundo material.

Con este alcance más amplio, ahora podemos ver claramente que la selección natural ocurre dentro de marcos ubicados en niveles más altos que el lugar donde se ubica la creatividad. Los organismos se seleccionan como miembros de poblaciones; las entidades químicas se seleccionan dentro de las células. La selección está restringida por condiciones de contorno impuestas a las entidades seleccionadas desde un nivel superior de organización.

El resultado de la selección natural es siempre aumentar el fitness (adecuación) de una población a las condiciones locales (si sobrevive), y así, en la medida en que no puede ser de otra manera, es apropiado ubicar el aumento de la adecuación (fitness) como una causa final de la selección natural.

Finalmente, el artículo sugiere que: las fuerzas auto-organizadoras de la naturaleza proponen múltiples posibilidades, de las cuales dispondrá la selección natural actuando sobre su adecuación (fitness) a las condiciones. Aquellos “tipos” que sobrevivan a esta revisión de aptitud (fitness), definirán parcialmente las condiciones para una mayor selección en próximas generaciones de nuevas variantes. La selección natural dispone lo que propone la autoorganización, basándose en parte en lo que la selección había dispuesto en el pasado.

1.5 ESTRUCTURA DEL TRABAJO A PRESENTAR

Hoy en día, comprender la estructura subyacente de los procesos evolutivos es uno de los temas más importantes de la investigación científica (Veloz (2023)).

Este documento intenta realizar un aporte en ese sentido.

Como se mencionó al comienzo, el trabajo presentado analiza un aspecto especial que aparece reiteradamente en la Evolución. Se trata de comprender los mecanismos a través de los cuales, entidades independientes capaces de sobrevivir por sí solas, en determinado momento se unen en grupos creando una entidad mayor, y a partir de allí se especializan y dividen trabajo cooperando para tener un fitness mayor en el nuevo organismo.

En el capítulo 2 tomamos como base un artículo de Richard Michod (2006), donde considera un modelo con una población de “células” individuales que tienen dos funciones esenciales para su supervivencia, “fecundidad” y “viabilidad” (*germ-soma specialization*). Cuando las células aumentan su esfuerzo en una característica, deben necesariamente disminuirlo en la otra. Un

elemento esencial en el modelo es la curva tradeoff entre esas dos características, que, en caso de ser convexa, permite observar en forma natural la aparición de individuos multicelulares. Verificamos en nuestros modelos, que, con las hipótesis planteadas en el artículo, se puede encontrar explicaciones plausibles a las preguntas que pretendemos abordar. Manteniendo en esencia las hipótesis de Michod, construimos e utilizamos modelos con algunos ajustes a los que propuso Michod (incorporamos nacimientos de células, dinámica de transición de elementos simples a complejos, probabilidades, etc.)

En el capítulo 3 corregimos el modelo de Michod para darle mayor precisión a los resultados. El modelo original de Michod utiliza como función tradeoff una exponencial que cumple muy aproximadamente lo deseado: cuando la especialización en *fecundidad* de la célula es nula, entonces la especialización en *viabilidad* es igual a uno (100%), pero cuando la especialización en *viabilidad* es cero, la *fecundidad* es aproximadamente igual a uno. La función de Michod no es simétrica. Utilizamos una nueva función tradeoff, que cumple las condiciones deseadas.

Como era esperable con la nueva función se mantienen esencialmente los resultados más importantes que habíamos encontrado y se corrigen imperfecciones derivadas de la asimetría detectada en el Modelo de Michod.

Cuando la función tradeoff es convexa y bien definida, demostramos un teorema de máximo *fitness* alcanzable para los grupos de n_g células. El máximo *fitness* de grupo alcanzable, lo estudiamos para la definición de *fitness* propuesta por Michod y para una variación en la que se define un *fitness* asimétrico. Adicionalmente el teorema de máximo *fitness* alcanzable por los grupos de células, lo generalizamos para el caso de células con n funciones esenciales de supervivencia.

En capítulo 4 se presentan las conclusiones.

2. MODELOS DERIVADOS DEL MODELO DE MICHOD PARA EVOLUCIÓN DEL FITNESS DE GRUPOS DE INDIVIDUOS

2.1 MODELO MICHOD

Richard Michod en su artículo, "*The group covariance effect and fitness tradeoffs during evolutionary transitions in individuality*", del año 2006, introduce un modelo con el objeto de investigar: ¿cómo un grupo se transforma en un individuo? El principal ejemplo del proceso de transformación de un grupo en un individuo, es la evolución de individuos pluricelulares a partir de antepasados unicelulares y coloniales.

El modelo de Michod es un modelo muy simplificado, no espacial, inspirado en un organismo.

Está motivado en parte por la biología del alga volvocine (Kirk (1998)). Estas algas son organismos eucariotas fotosintéticos flagelados, que van desde formas unicelulares y multicelulares sin diferenciación celular, hasta formas multicelulares con separación completa "germ-soma". Se usan los términos "germ" y "soma" para referirse a células especializadas en funciones de fecundidad y viabilidad respectivamente.

En el alga volvocine se puede observar la ocurrencia de transiciones de fase, desde un estado donde todas las células operan aisladas, al establecimiento de colonias multicelulares con movimientos macroscópicos.

Comportamientos biológicos similares se detectan en los sistemas que se agrupan con la denominación de slime mould o mohos mucilaginosos (Kin (2021)), que comprenden diferentes especies: Mixogástrica (mohos mucilaginosos acelulares); Dictyosteliida (mohos mucilaginosos celulares) y Prostosteloides (mohos mucilaginosos ameboides).

Muchos mohos mucilaginosos, principalmente los mohos mucilaginosos "celulares", no pasan la mayor parte de su tiempo en este estado. Cuando la comida es abundante, estos mohos mucilaginosos existen como organismos unicelulares. Cuando escasean los alimentos, muchos de estos organismos unicelulares se congregarán y comenzarán a moverse como un solo cuerpo. (Jacobson (2012)).

El estudio de sistemas como las algas volvocines o los mohos mucilaginosos es interesante, porque en ellos es posible observar transiciones desde células aisladas y sin especialización a colonias celulares con especialización germ-soma. En este último caso, las células ya no pueden existir aisladas y pasan a formar parte una entidad superior, un nuevo individuo. Es decir, que en los sistemas mencionados se observa el patrón repetitivo que Maynard Smith y Szathmáry encontraron en las principales etapas de la evolución de la complejidad en los seres vivos y cuyos mecanismos subyacentes pretendemos estudiar en este trabajo.

La hipótesis que Michod plantea es que la especialización de las células en las funciones de *viabilidad* y *fecundidad*, denominada especialización germ-soma, es un factor importante en la conversión de grupos celulares en verdaderos individuos multicelulares. Una vez que las células se especializan en las componentes de fitness, no pueden sobrevivir y reproducirse por sí mismas, y el grupo se vuelve indivisible y, por lo tanto, un individuo.

El modelo propuesto por Michod, considera un grupo de N células iguales indexadas $i=1,2,\dots,N$

Todas las células tienen dos funciones excluyentes esenciales para su supervivencia, entre las que pueden distribuir su esfuerzo total: una llamada *viabilidad* y la otra es la *fecundidad*.

Se designa con: $b_1, b_2, \dots, b_N$, el esfuerzo en *fecundidad* de cada célula del grupo y con: $v_1, v_2, \dots, v_N$ el esfuerzo de *viabilidad* de las mismas.

Cuanto más esfuerzo se pone en la *fecundidad*, menos queda disponible para la función *viabilidad*, resultando en un necesario “tradeoff” entre los esfuerzos aplicados por la célula. Como son tareas excluyentes en el metabolismo de la célula, si se realiza muy bien una de ellas la otra se realizará deficitariamente. Para células que viven aisladas ambas tareas deben realizarse de modo de maximizar su *fitness* w .

Dado que el *fitness* depende de ambas funciones esenciales, entonces la definición del *fitness* para este Modelo es:

$$\text{fitness celular } w = v \cdot b \quad (2.1)$$

Una hipótesis adicional y muy importante del Modelo es que la relación de tradeoff entre las características de *viabilidad* y *fecundidad* $v(b)$ es convexa, ya que se demuestra que de ese modo el agrupamiento de células, tendrá como consecuencia una tendencia natural a la cooperación y especialización en las tareas de las células componentes, conduciendo a que el grupo incremente su *fitness* respecto a lo alcanzable por las células operando aisladas.

En la figura 2.1, tomada del artículo de Michod, se muestran las posibles relaciones de tradeoff $v(b)$. Se puede observar que cuando la curva de tradeoff es convexa se cumple que:

$$v(b^-) + v(b^+) > 2v(b^*)$$

En esas condiciones la especialización celular tendrá consecuencias positivas en el fitness del grupo.

El fitness W de un grupo, en forma análoga a lo supuesto para las células aisladas, será el producto de su *fecundidad* B y su *viabilidad* V , que a su vez son simples promedios aritméticos de las propiedades de las células componentes.

Según Michod, la aditividad de los efectos de *fitness* es el supuesto más simple posible y probablemente se aplica en las primeras etapas del proceso de formación del grupo. Por ejemplo, en el alga verde volvocine, la acción flagelar es la principal capacidad adaptativa subyacente a la *viabilidad*. Las fuerzas que aportan las células a la motilidad del grupo son aditivas inicialmente a medida que las células comienzan a formar grupos (Solari(2006)).

Para ver claramente y con generalidad la importancia de la convexidad de la curva de tradeoff, supongamos que inicialmente tenemos dos células ambas con esfuerzo de *fecundidad* $b=b^*$, que pasan a integrar un grupo.

Supongamos que posteriormente ambas células se apartan una cantidad Δ respecto a b^* , quedando una de ellas con $b^- = b^* - \Delta$ y la otra con $b^+ = b^* + \Delta$ (véase la figura 2.1)

El *fitness* inicial del grupo será: $W_{ini} = b^* v(b^*)$

El *fitness* final del grupo será: $W_{fin} = \left(\frac{b^+ + b^-}{2}\right) * \left(\frac{v(b^* - \Delta) + v(b^* + \Delta)}{2}\right)$ y simplificando obtengo:

$$W_{fin} = b^* * \left(\frac{v(b^* - \Delta) + v(b^* + \Delta)}{2}\right)$$

Si quiero que se cumpla que $W_{fin} > W_{ini}$ debe ser: $\frac{v(b^* - \Delta) + v(b^* + \Delta)}{2} > v(b^*)$

Para ello debe ser: $v(b^* - \Delta) - 2v(b^*) + v(b^* + \Delta) > 0$

En el límite cuando $\Delta \rightarrow 0$, desarrollando por Taylor el primer y tercer término de la expresión anterior, se puede ver que dicha expresión es equivalente a $v''(b^*)$ (siendo v'' la derivada segunda de la función $v(b)$).

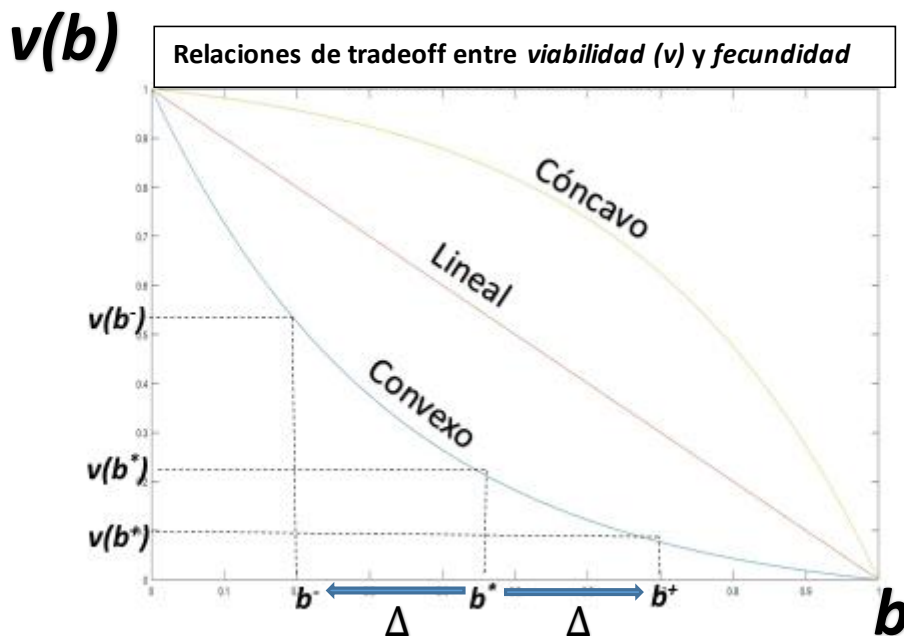


Fig. 2.1 Relaciones de tradeoff entre *viabilidad* (*v*), y *fecundidad* (*b*). Para una función estrictamente convexa $v(b)$, si tomamos un punto particular, por ejemplo b^* , y dos puntos equidistantes por encima y por debajo de b^* , por ejemplo b^+ y b^- , respectivamente, entonces $v(b^-) + v(b^+) > 2v(b^*)$. Si *b* es la fecundidad y *v(b)* es la viabilidad, entonces la convexidad de $v(b)$ implica que hay una ventaja cuando se produce la especialización en los dos componentes del fitness.

Por el contrario, si la función de tradeoff entre las componentes del *fitness* celular no es convexa, no aparece incentivo para la creación de grupos y tampoco para la especialización germ-soma, ya que no se produce ganancia en el *fitness* grupal. En este caso las células que viven en grupos ubican su esfuerzo reproductivo en los mismos valores que las células que viven aisladas, no existe ningún beneficio por agruparse.

Michod plantea, que en la naturaleza diversos factores condicionan la presencia de funciones de tradeoff convexas. Un ejemplo interesante mencionado es el alga *Volvocine* verde, que inicialmente tiene curva de tradeoff cóncava, pero a

medida que el tamaño de la colonia crece, la función tradeoff tiende paulatinamente a la convexidad, por el costo creciente de reproducción. Esa sería la razón, por la que la especialización germ-soma y la individualidad pluricelular, emergen sólo en colonias con muchos miembros en este linaje

Por lo expuesto, todas las células del Modelo de Michod tienen por definición una curva de tradeoff convexa definida de la siguiente manera:

$$v(b) = e^{-4b} \quad (2.2)$$

En la figura (2.2) se grafica la función tradeoff convexa propuesta en el Modelo de Michod.

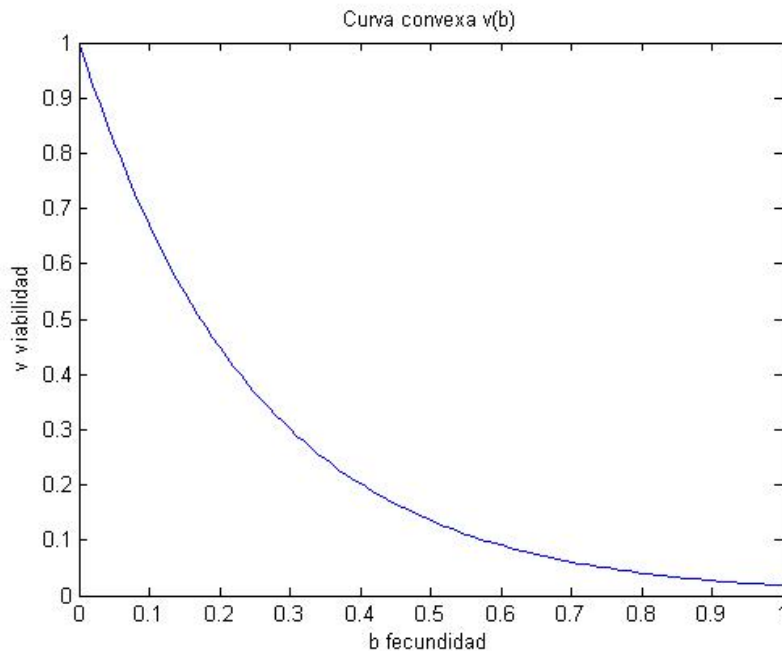


Fig. 2.2 Se presenta la curva convexa de tradeoff entre *viabilidad* y *fecundidad* propuesta en el Modelo de Michod $v = e^{-4b}$

En la figura (2.3) se puede observar el comportamiento del fitness celular w en función de b , el esfuerzo en *fecundidad* aplicado por la célula.

Se observa que las células aisladas del Modelo de Michod, con una aplicación adecuada de los esfuerzos en *fecundidad* y *viabilidad*, pueden alcanzar un valor máximo de fitness w .

Analíticamente es posible determinar que el *fitness* máximo alcanzable por la célula es $w = 0.092$, y que el mismo se obtiene cuando dicha célula aplica un esfuerzo en *fecundidad* de $b = 0.25$.

En ese caso el esfuerzo en *viabilidad* aplicado por la célula se calcula utilizando la función convexa de tradeoff definida: $v = e^{(-4*0.25)}$. El esfuerzo en *viabilidad* será de aproximadamente $v = 0.368$.

En la figura (2.3) se grafica la curva de *fitness* en función de la *fecundidad*.

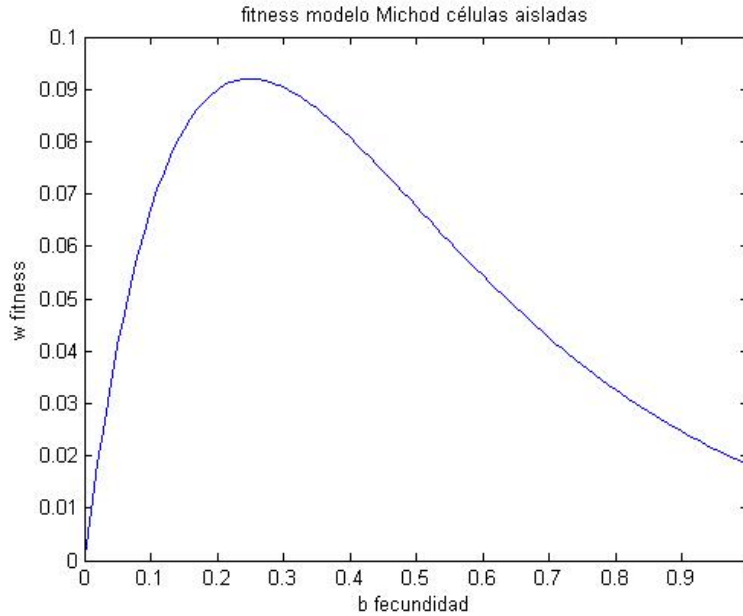


Fig. 2.3 Considerando la curva de tradeoff convexa $v = e^{-4b}$ y la definición del fitness $w = v * b$ se grafica la curva de fitness w en función de la *fecundidad* b para las células aisladas. Se observa que en ese caso, el fitness alcanza un valor máximo de aproximadamente 0.09, cuando la célula aplica un esfuerzo a la *fecundidad* de 0,25.

En el Modelo de Michod se admite la posibilidad de que las células se agrupen y trabajen como una entidad mayor compuesta por un número dado de células.

Como fuera mencionado antes, para los grupos de n_g células, Michod asume que la *viabilidad* y *fecundidad* de los mismos, V y B , respectivamente, designándolos con letra mayúscula para diferenciarlos de los celulares, serán simplemente promedios aritméticos de las propiedades de las células integrantes del grupo, como se muestra en las ecuaciones siguientes:

$$B = \frac{1}{n_g} \sum_{i=1}^{n_g} b_i \quad V = \frac{1}{n_g} \sum_{i=1}^{n_g} v_i \quad (2.3)$$

El fitness del grupo es el producto de la *viabilidad* y *fecundidad*:

$$\text{fitness grupal } W = BV$$

(2.4)

Si bien Michod menciona que una definición alternativa podría haber sido definir el *fitness* grupal como promedio de los *fitness* de las células miembros, descarta esta opción por consideraciones biológicas.

En efecto plantea, que en general las actividades realizadas por las células se desarrollan antes de su expresión en el *fitness* del grupo celular. Como resultado de ello, promediar los componentes de *fitness* celulares antes de multiplicar es biológicamente más significativo que multiplicar primero y luego promediar.

Por lo expuesto, Michod adopta la definición de *fitness* grupal de arriba.

Utilizando los corchetes “ $\langle \rangle$ ” para denotar el valor medio y la expresión “ $\text{cov}(b, v)$ ” para referirnos a la covarianza entre b y v , el *fitness* grupal se puede escribir:

$$W = B * V = \langle b \rangle * \langle v \rangle = \langle b*v \rangle - \text{cov}(b, v)$$

Como sabemos que existe un tradeoff entre las componentes del *fitness* celular que implica $\text{cov}(b, v) < 0$, tenemos que $W > \langle b*v \rangle = w$, es decir el *fitness* del grupo será superior a la contribución promedio de *fitness* que harían las células aisladas. Es lo que Michod llama el efecto de covarianza de grupo.

Michod destaca al efecto de covarianza, como una de las propiedades emergentes más importantes cuando se forman los grupos celulares, ya que implica la capacidad potencial del grupo de incrementar su *fitness* por encima de los aportes celulares que recibe, así como la capacidad de transformarse en un individuo, como consecuencia de la especialización de las células miembros.

Una condición que destaca necesaria para que se presente el efecto, es que la performance del grupo sea el producto de características que a su vez sean funciones aditivas de las contribuciones de los miembros del grupo.

Michod señaló como objetivo para las simulaciones que realizó con su modelo, analizar los mecanismos subyacentes al surgimiento del altruismo y la especialización entre los miembros de un grupo de células, sin pretender que sus simulaciones representen el desarrollo evolutivo de ningún organismo en particular.

Sin embargo, como ya fuera mencionado, sus hipótesis se inspiraron en el alga volvocine. En particular el Modelo de Michod presupone un alto parentesco entre las células y no admite ninguna variación genética o selección entre las células dentro de los grupos.

2.2 MODELOS APLICADOS EN ESTE TRABAJO

A continuación, se presentan en detalle los modelos construidos en este trabajo, así como los principales resultados obtenidos.

Nuestros modelos se basan en algunas de las hipótesis del modelo de Michod, con los ajustes e incorporaciones adicionales que se explican en cada caso.

El objetivo buscado en nuestro caso, similar al planteado por Michod, es lograr reproducir en las simulaciones, el patrón repetitivo detectado por Maynard Smith y Szathmáry en la evolución de la complejidad en los seres vivos, donde nuestras unidades biológicas (que pueden representar moléculas, genes, células, organismos multicelulares o sociedades), se combinan, agrupan y organicen de manera que aparezcan nuevos niveles de complejidad y función. En esos casos el interés se centra, en entender las condiciones esenciales subyacentes a que se verifique ese fenómeno.

Nos interesa, además, que los rasgos esenciales de las unidades biológicas de nuestro Modelo evolucionen bajo la selección natural. Para ello debe haber variación genética para esos rasgos en las poblaciones en evolución (Roff, 2002). Por este motivo, apartándonos de Michod, nuestros Modelos incluyen reproducción celular con variación aleatoria de características.

Existe otro aspecto que nos resultó de interés modificar respecto a Michod. Consideramos interesante que nuestro Modelo, permita realizar simulaciones inspiradas, en parte, en lo que se presume fue el origen de las células eucariotas (Margulis (1993)).

Es generalmente aceptado que la vida ha estado evolucionando en el planeta durante cerca de 4.000 millones de años.

Los primeros 2.000 millones de años aproximadamente, se utilizaron en la optimización de la maquinaria básica para el auto mantenimiento, adquisición de energía y reproducción, de la única cosa viva en el planeta: la célula procariota.

Luego ocurrió algo sorprendente. Chocaron dos procariotas diferentes, cada una con sus propias competencias y hábitos debidos a sus miles de millones de años de evolución independiente. Presuntamente, las colisiones de este tipo ocurrieron innumerables veces, pero en (al menos) una ocasión, una célula realizó una endocitosis de la otra y, en lugar de destruirla y usar las partes como combustible o materiales de construcción, la dejó vivir y, por pura suerte, se encontró con un fitness mayor del que tenía antes. (Dennett (2017)).

Por lo anterior en nuestros modelos se supone que las células pueden deambular en su medio ambiente, hasta que interactúan con otra. En ese caso compiten según su fitness y la vencedora puede reproducirse y la otra muere. Sin embargo, en algunos casos admitimos la posibilidad de que las células de nuestros modelos se agrupen e interactúen como grupo, creando la posibilidad potencial de aparición de entidades de un nivel superior.

Para construir los modelos y realizar las correspondientes simulaciones, se utilizó el lenguaje de programación MATLAB.

Los modelos operan correctamente en cualquier notebook personal, sin exigencias especiales de ningún tipo, bastando que se admita la instalación del MATLAB.

El tiempo promedio de corridas es del orden de 5 minutos.

2.2.1 MODELO CON CÉLULAS AISLADAS (MCA)

El primer Modelo que construimos, fue el correspondiente a la interacción de células operando en forma aislada. Las condiciones que establecimos para este modelo con células aisladas (MCA) se explicitan a continuación.

- 1) **Células:** se consideran N células iguales del tipo definido en el modelo de Michod (cumplen las ec. (2.1) y ec. (2.2)), cada una con su característica de *fecundidad* b_i y de *viabilidad* v_i con $i = 1, 2, \dots, N$. En este caso, se considera que en el modelo todas las células operan aisladas, es decir no se admiten agrupamientos y funcionamiento colectivo.
- 2) **Evolución del sistema de células:**
 - a. Se inicia la simulación del sistema celular con una asignación de *fecundidad* b_i aleatoria para las N células (con distribución uniforme). De allí cada célula inicia con un *fitness* que se define por la aplicación de las ecuaciones ec.(2.1) y ec (2.2).
 - b. Se simulan varias generaciones. En cada generación se supone que la mitad de las células tienen un encuentro/interacción con otra. Partiendo de N células, se eligen $N/2$ al azar y de ellas se forman pares que interactuarán. Es decir que en cada generación existirán $N/4$ encuentros celulares.

3) Interacción celular: Se supone que en cada encuentro las células compiten según su *fitness*. Se compara el *fitness* de ambas w_i y w_j y la de mayor *fitness* sobrevive para la próxima generación y además se reproduce, ocupando su hija el lugar que deja la célula de menor *fitness* que “muere” y ya no estará presente en las próximas generaciones. El sistema mantiene por tanto la cantidad de N células durante toda la simulación.

4) Reproducción celular: Se supone que las células tienen capacidad de reproducirse. Las células hijas serán muy parecidas a su madre pero no idénticas y surgirán de la célula madre suponiendo que su “fecundidad” $b_{hija} = b_{madre} \pm \Delta b$ donde Δb es un valor porcentual pequeño de apartamiento de su madre. El valor de “viabilidad” celular v_{hija} surge de la ec.(2.2)

Teniendo en cuenta que el Modelo establece un proceso de evolución darwiniana, es esperable que la selección natural a lo largo de las generaciones vaya descartando las células con menor *fitness* y que todas ellas modifiquen paulatinamente su *fecundidad* b hacia el valor que maximiza el *fitness* celular w .

Como fuera indicado arriba, el cálculo analítico muestra que el *fitness* celular máximo se encuentra para un $b_{max}=0.25$ y alcanza un valor de $w_{max}=0.092$.

SIMULACIÓN DEL MODELO CON CÉLULAS AISLADAS (MCA)

Parámetros usados en la simulación:

Número de células $N = 20.000$

Número de generaciones $N_{gen} = 20$

Parámetro de reproducción $\Delta b = 5\%$

En la figura (2.4), se grafica la evolución del *fitness* celular medio obtenido en la simulación del MCA a lo largo de las generaciones.

Como se esperaba el *fitness* celular medio, inicia la simulación con valores muy bajos, pero crece sistemáticamente en el transcurso de las generaciones. Todas las células tienden asintóticamente al valor máximo de *fitness* alcanzable que se calculó analíticamente.

Es interesante ver, que ya desde la generación 10 en adelante prácticamente todas las células alcanzaron su máximo *fitness*.

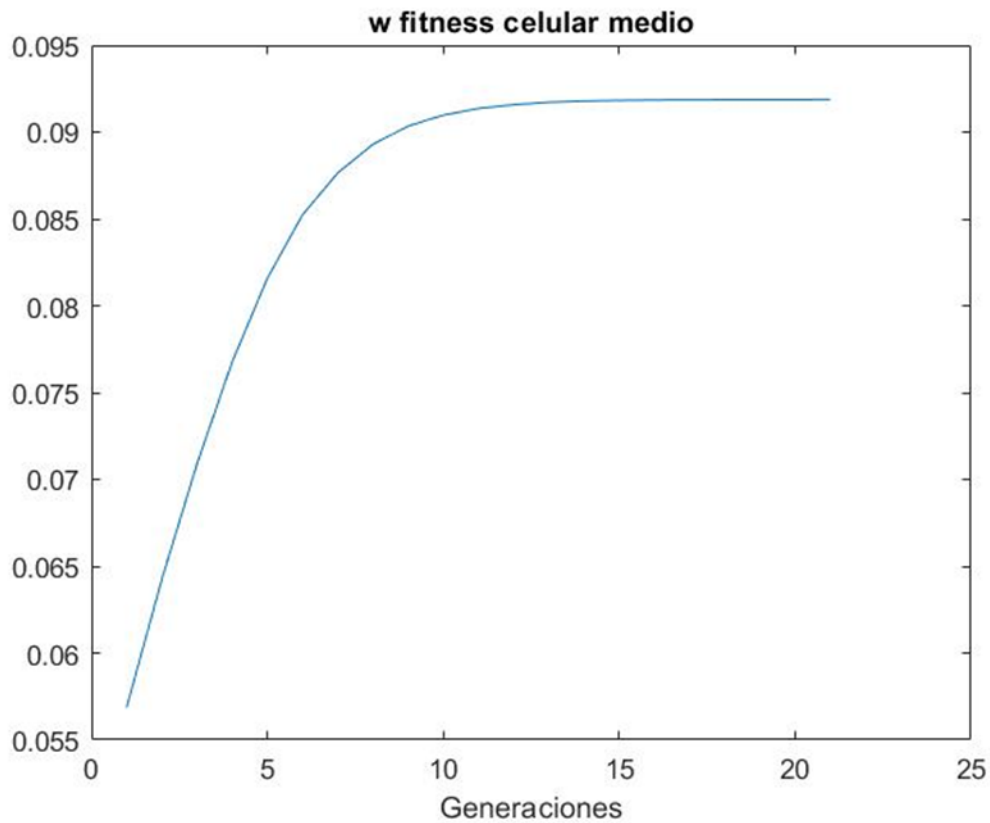


Fig. 2.4 En la gráfica se observa la evolución del valor medio del *fitness* celular en la población de células aisladas a lo largo de la simulación. Al inicio de la simulación las *fecundidades* asignadas aleatoriamente a las células tienen como consecuencia un muy bajo *fitness* presente en la población. Sin embargo, a medida que avanzan las generaciones, el proceso darwiniano de selección natural consigue descubrir poco a poco el camino hacia el óptimo *fitness*. Es interesante destacar que prácticamente a partir de la generación 10, ya todas las células de la población ubicaron sus esfuerzos *reproductivo* y *vegetativo* en los valores cercanos a los que maximizan el *fitness* = 0.092

En la figura (2.5) se presenta el histograma inicial de *b*'s distribuidos uniformemente entre las *N* células y el mismo histograma luego de 20 generaciones donde se observa el agrupamiento esperable alrededor del valor $b = 0.25$.

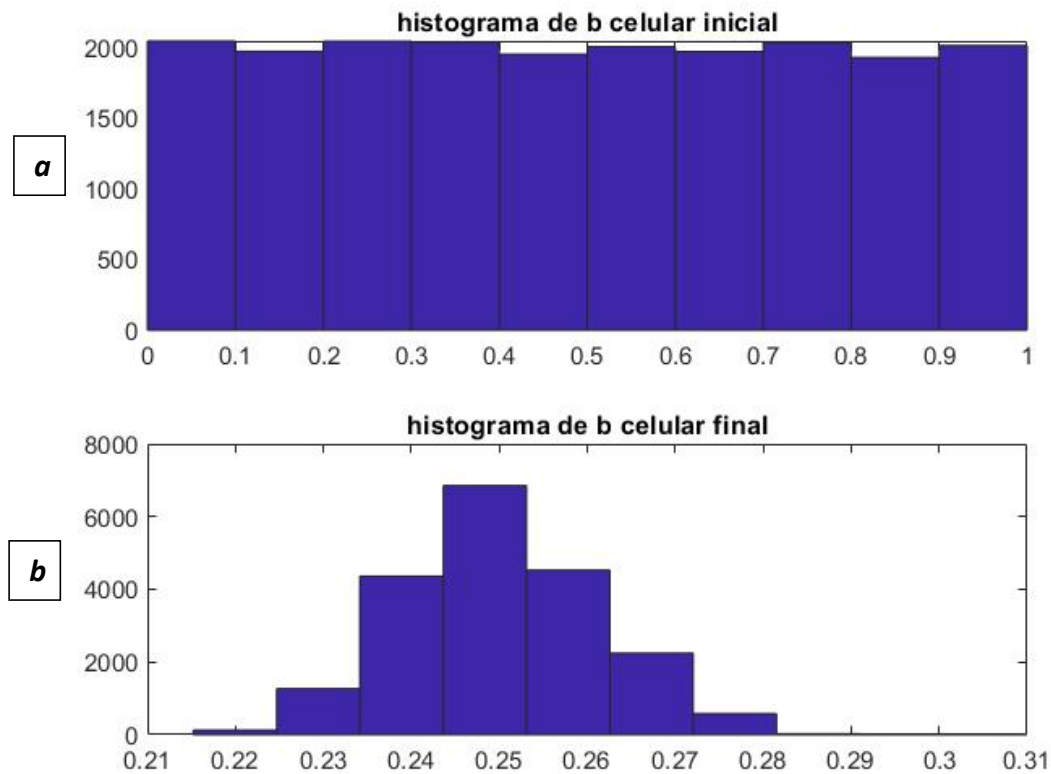


Fig. 2.5 Se observa en el panel (a) el histograma de la asignación inicial de *fecundidad* celular. Según la condición que supusimos para el inicio de la simulación, las 20.000 células de la población distribuyen su esfuerzo en *fecundidad* uniformemente entre 0 y 1. En el panel (b) se confirma que al final de la simulación, el total de las células ubica su *fecundidad* alrededor del valor que maximiza el *fitness*, es decir $b = 0.25$.

ANÁLISIS DE SENSIBILIDAD DE LOS RESULTADOS A LOS PARÁMETROS UTILIZADOS EN EL MCA

Para verificar la sensibilidad a los parámetros utilizados en la simulación del MCA, se repitieron las corridas anteriores variando un parámetro cada vez y dejando todo lo demás como estaba.

A continuación, se presentan los resultados obtenidos, variando

1. el número de células N
2. el número de generaciones N_{gen}
3. el parámetro de reproducción Δb .

1 Variación de la cantidad de células N del MCA

En este caso en vez de considerar 20.000 células en la población, aumentamos y disminuimos esa cantidad, dejando iguales los otros parámetros.

En la figura 2.6 se presentan los resultados para $N = 40.000$

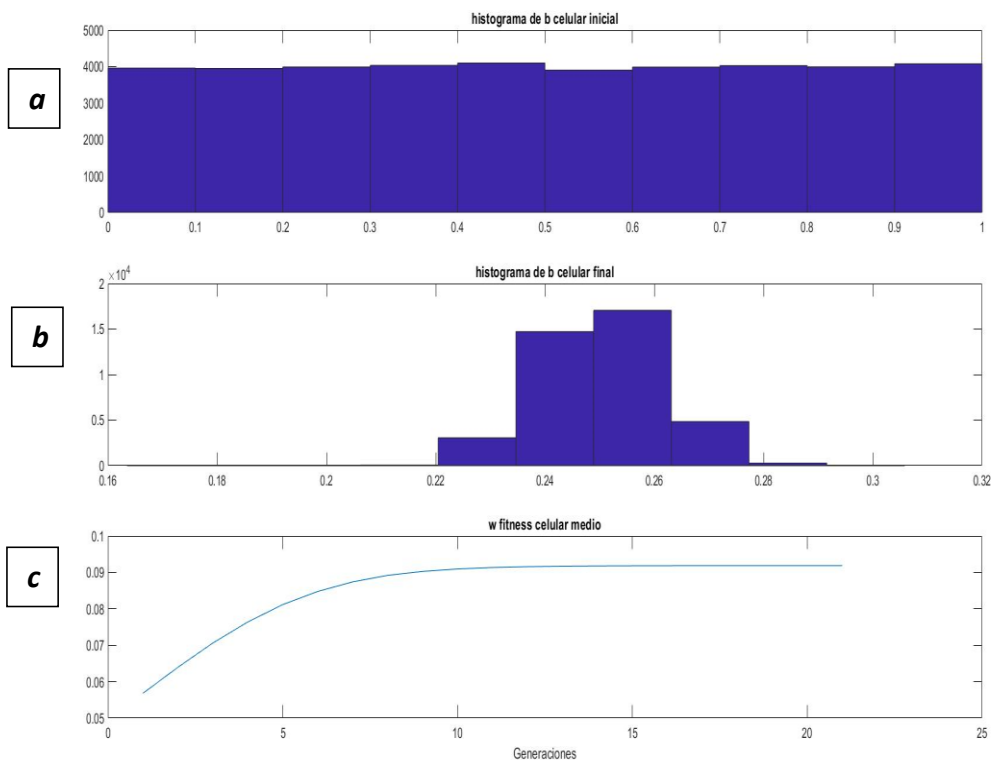


Fig. 2.6 Se muestran los resultados de la simulación utilizando $N = 40.000$ células. En el panel (a) se observa que las 40.000 células iniciales comienzan la simulación con sus *fecundidades* repartidas uniformemente entre 0 y 1. En el panel (b) se muestra que al final de la simulación todas las células de la población ubican su *fecundidad* en el entorno de $b = 0.25$, valor que corresponde al *fitness* máximo. En el panel (c) se confirma que partiendo de valores pequeños de *fitness* $w < 0.06$ en aproximadamente 10 generaciones todas las células alcanzan el valor máximo de $w = 0.092$

Ahora en vez de considerar 20.000 células en la población, reducimos esa cantidad a la mitad, dejando iguales los otros parámetros.

En la figura 2.7 se presentan los resultados para $N = 10.000$

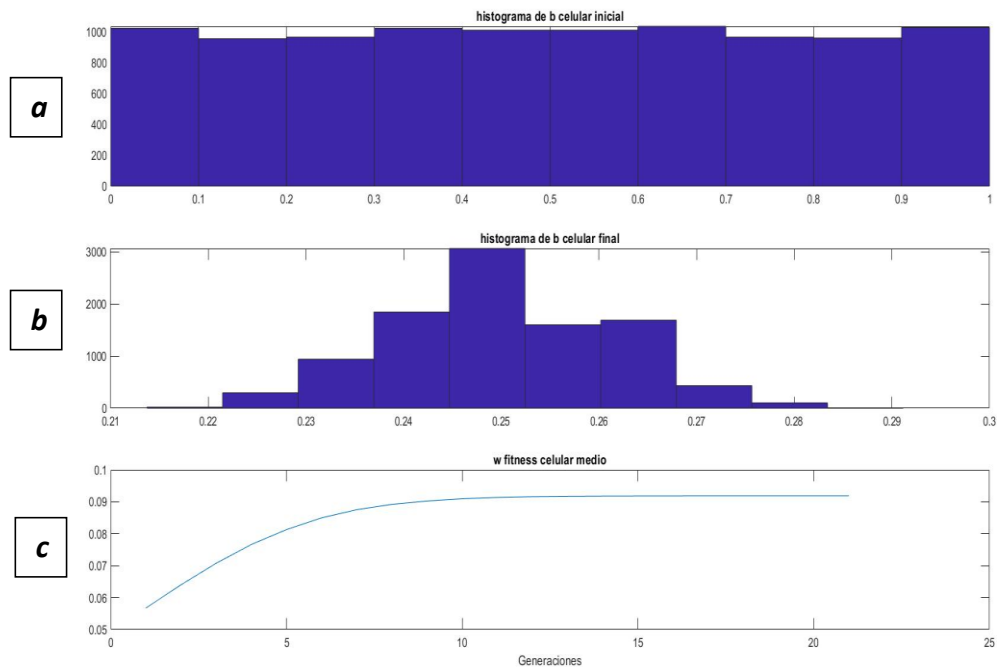


Fig. 2.7 Se muestran los resultados de la simulación utilizando $N = 10.000$ células. En el panel (a) se observa que las 10.000 células iniciales comienzan la simulación con sus *fecundidades* repartidas uniformemente entre 0 y 1. En el panel (b) se muestra que al final de la simulación todas las células de la población ubican su *fecundidad* en el entorno de $b = 0.25$, valor que corresponde al *fitness* máximo. En el panel (c) se confirma que partiendo de valores pequeños de *fitness* $w < 0.06$ en aproximadamente 10 generaciones todas las células alcanzan el valor máximo de $w = 0.092$

2 Variación de la cantidad de generaciones N_{gen} a simular en el MCA

En primer lugar, en vez de realizar la simulación a lo largo de 20 generaciones, duplicamos esa cantidad, dejando iguales los otros parámetros.

En la figura 2.8 se presentan los resultados del MCA con $N_{gen} = 40$

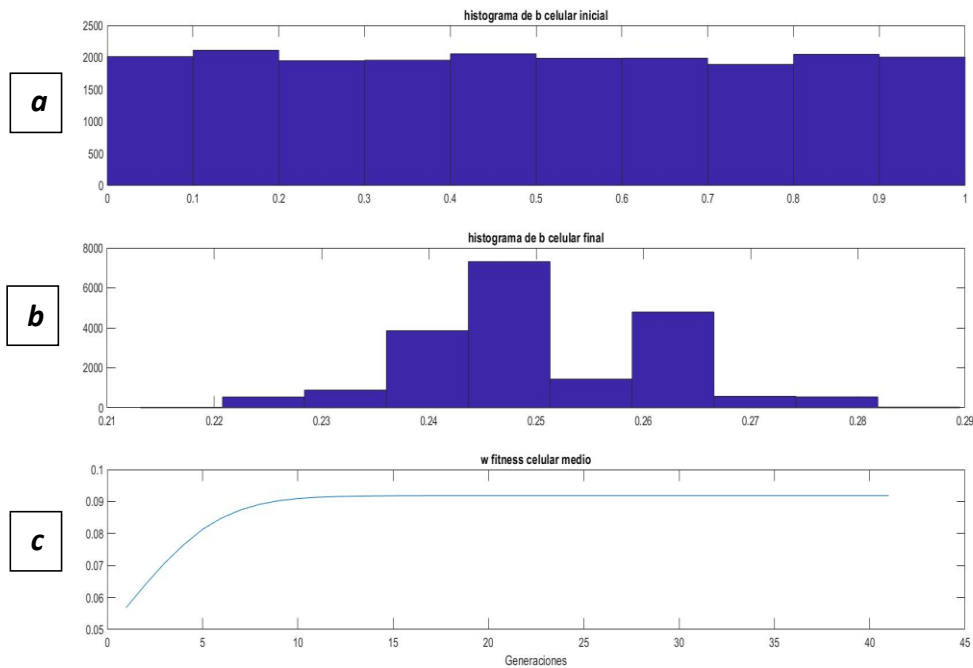


Fig. 2.8 Se muestran los resultados de realizar la simulación durante 40 generaciones. En el panel (a) se observa que las 20.000 células iniciales comienzan la simulación con sus *fecundidades* repartidas uniformemente entre 0 y 1. En el panel (b) se muestra que al final de la simulación todas las células de la población ubican su *fecundidad* en el entorno de $b = 0.25$, valor que corresponde al *fitness* máximo. En el panel (c) se confirma que partiendo de valores pequeños de *fitness* $w < 0.06$, en aproximadamente 10 generaciones todas las células alcanzan el valor máximo de $w = 0.092$

Ahora en vez de considerar 20 generaciones en la simulación, reducimos esa cantidad a la mitad, dejando iguales los otros parámetros.

En la figura 2.9 se presentan los resultados para $N_{gen} = 10$

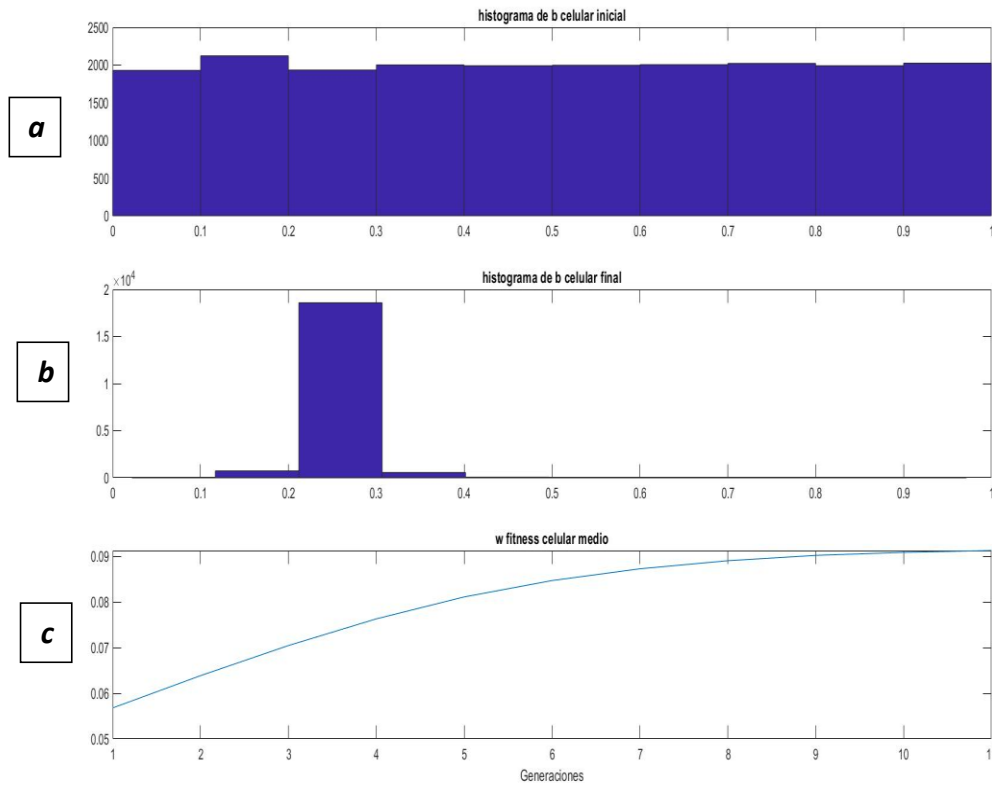


Fig. 2.9 Se muestran los resultados de realizar la simulación durante 10 generaciones. En el panel (a) se observa que las 20.000 células iniciales comienzan la simulación con sus *fecundidades* repartidas uniformemente entre 0 y 1. En el panel (b) se muestra que al final de la simulación la mayoría de las células de la población ubican su *fecundidad* en el entorno de $b = 0.25$, valor que corresponde al *fitness* máximo. En el panel (c) se confirma que partiendo de valores pequeños de *fitness* $w < 0.06$, al final de la simulación, al llegar a las 10 generaciones todas las células aproximan su *fitness* al valor máximo de $w = 0.092$

3 Variación del parámetro de reproducción Δb

En primer lugar, repetimos la simulación duplicando el valor de 5% del parámetro utilizado en la simulación original.

En la figura 2.10 se encuentran los resultados de la nueva simulación con un parámetro de reproducción de $\Delta b = 10\%$

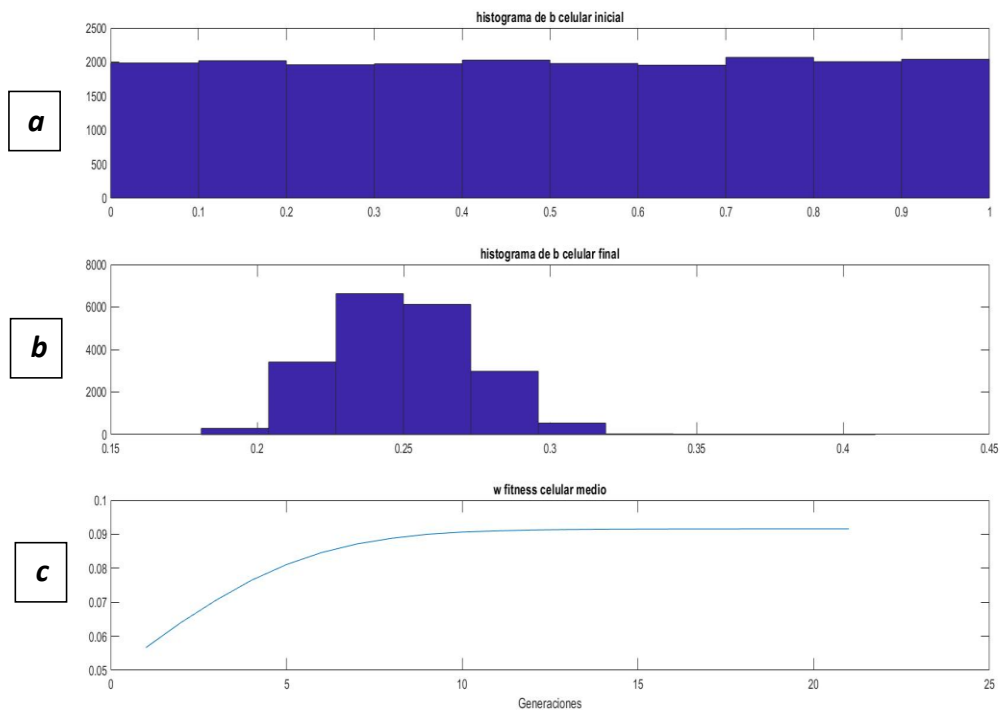


Fig. 2.10 Se muestran los resultados de realizar la simulación utilizando un parámetro de reproducción $\Delta b = 10\%$. En la subgráfica (a) se observa que las 20.000 células iniciales comienzan la simulación con sus *fecundidades* repartidas uniformemente entre 0 y 1. En la subgráfica (b) se muestra que al final de la simulación la mayoría de las células de la población ubican su *fecundidad* en el entorno de $b = 0.25$, valor que corresponde al *fitness* máximo. En la subgráfica (c) se confirma que partiendo de valores pequeños de *fitness* $w < 0.06$, luego de 10 generaciones prácticamente todas las células alcanzan el valor máximo de $w = 0.092$

Ahora en vez de incrementar el parámetro de reproducción respecto al caso original, lo disminuimos 10 veces, dejando iguales los otros parámetros.

En la figura 2.11 se presentan los resultados para $\Delta b = 0.5\%$

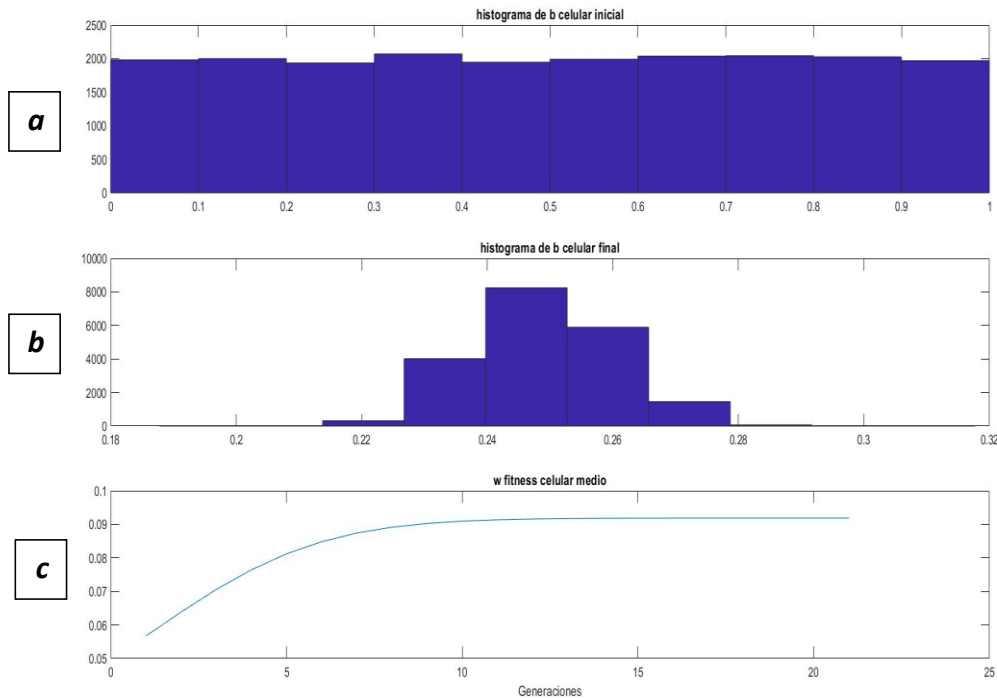


Fig. 2.11 Se muestran los resultados de realizar la simulación utilizando un parámetro de reproducción $\Delta b = 0.5\%$. En la subgráfica (a) se observa que las 20.000 células iniciales comienzan la simulación con sus *fecundidades* repartidas uniformemente entre 0 y 1. En la subgráfica (b) se muestra que al final de la simulación la mayoría de las células de la población ubican su *fecundidad* en el entorno de $b = 0.25$, valor que corresponde al *fitness* máximo. En la subgráfica (c) se confirma que partiendo de valores pequeños de *fitness* $w < 0.06$, luego de 10 generaciones prácticamente todas las células alcanzan el valor máximo de $w = 0.092$

Del análisis realizado se concluye que, los resultados no muestran sensibilidad significativa a la variación de los 3 parámetros considerados.

En conclusión, el Modelo con células aisladas construido, permitió realizar simulaciones donde se observó la evolución esperada para el conjunto de N células, en un proceso de selección natural darwiniano. Todas las células paulatinamente fueron ubicando su esfuerzo reproductivo en el correspondiente a la maximización de su fitness.

2.2.2 MODELO CON CÉLULAS AGRUPADAS A PRIORI (MCAA)

El segundo modelo que construimos tuvo el objetivo de observar la evolución de una población de entes compuestos, desde el inicio, por un grupo de células del tipo de Michod. Las condiciones planteadas para este MCAA se explicitan a continuación.

- 1) **Células:** se consideran N células iguales del tipo definido en el modelo de Michod (cumplen las ec. (2.1) y ec. (2.2)), cada una con su característica de *fecundidad* b_i y de *viabilidad* v_i con $i = 1, 2, \dots, N$. Se considera que en el Modelo todas las células operan agrupadas en conjuntos de n_g células, es decir el Sistema se compone de $N_g = N/n_g$ grupos (individuos) que interaccionan entre sí.
- 2) **Fitness de los Grupos:** para el cálculo del fitness W de un grupo de n_g células utilizamos las ecuaciones de Michod: ec.(2.3) y ec (2.4)
- 3) **Evolución del Sistema:**
 - a. Se inicia la simulación del Sistema con una asignación de *fecundidad* b_i aleatoria para las N células (con distribución uniforme). De allí cada célula inicia con un *fitness* que se define por la aplicación de las ecuaciones ec.(2.1) y ec (2.2) y cada grupo (individuo) inicia con un *fitness* dado por las ec(2.3) y ec(2.4)
 - b. Se simulan varias generaciones. En cada generación se supone que la mitad de los individuos/grupos tienen un encuentro/interacción con otro. Partiendo de N_g individuos, se eligen $N_g/2$ al azar y de ellos se forman pares que interaccionarán. Es decir que en cada generación existirán $N_g/4$ interacciones de individuos/grupos.
- 4) **Interacción de individuos/grupos:** Se supone que en cada encuentro los grupos compiten según su fitness W . Se compara el *fitness* de ambos W_i y W_j y el de mayor *fitness* sobrevive para la próxima generación y además se reproduce, ocupando su hijo el lugar que deja el grupo de menor *fitness* que “muere” y ya no estará presente en las próximas generaciones (se siguió igual criterio que con células aisladas: el individuo ganador fagocita al perdedor). El sistema mantiene por tanto la cantidad N_g de grupos durante toda la simulación.

- 5) Reproducción de grupos:** Se supone que los grupos tienen capacidad de reproducirse. La reproducción de un grupo implica la reproducción de cada una de sus células integrantes en forma independiente, para formar así el nuevo individuo/grupo. La reproducción celular se realiza como fuera descrito en el modelo presentado anteriormente con células aisladas.

Teniendo en cuenta que el Modelo establece un proceso de evolución darwiniana para los individuos, al igual que para el caso de células aisladas, es esperable que la selección natural a lo largo de las generaciones vaya descartando los grupos con menor *fitness*. Por tanto, dada la relación convexa de tradeoff entre las características de “*viabilidad*” y “*fecundidad*” de las células, se espera que las mismas vayan especializándose y repartiendo el trabajo para maximizar el *fitness* grupal W .

SIMULACIÓN DEL MODELO CON CÉLULAS AGRUPADAS A PRIORI **(MCAA)**

Parámetros que utilizaremos en la simulación:

Número de células $N = 9000$

Número de generaciones $N_{gen} = 100$

Parámetro de reproducción $\Delta b = 0.5\%$

Células agrupadas de a 2

Es el caso más simple de agrupación de células $ng=2$.

En cada individuo compuesto por dos células, cada una de ellas debe elegir el esfuerzo que aplicará en su fecundidad b .

Antes de proceder a realizar la simulación del modelo MCAA con grupos de 2 células y observar la evolución de la población, nos interesa realizar una aproximación analítica del problema, para verificar si podemos predecir los resultados esperables.

En este mundo compuesto de individuos agrupados de a 2, nos interesa saber ¿cuál es el óptimo de la función *fitness* medio?

La función fitness medio es $W_{12} = B_{12} * V_{12}$ donde:

$$B_{12} = 1/2 * (b_1 + b_2) \quad \text{y} \quad V_{12} = 1/2 * (v_1 + v_2), \quad \text{con} \quad v_1 = \exp(-4 * b_1) \quad \text{y} \quad v_2 = \exp(-4 * b_2)$$

En este caso la función fitness es una función de dos variables que son $x = b_1$ e $y = b_2$, los esfuerzos de fecundidad que pueden aplicar cada una de las células del grupo.

La función *fitness* del grupo se puede escribir como:

$$z = \frac{1}{4} (x + y) (e^{-4x} + e^{-4y})$$

Es interesante ver para qué valores de (x, y) se maximiza la función y cuál es el *fitness* máximo que se puede obtener.

En la figura 2.12 se grafica la función *fitness*.

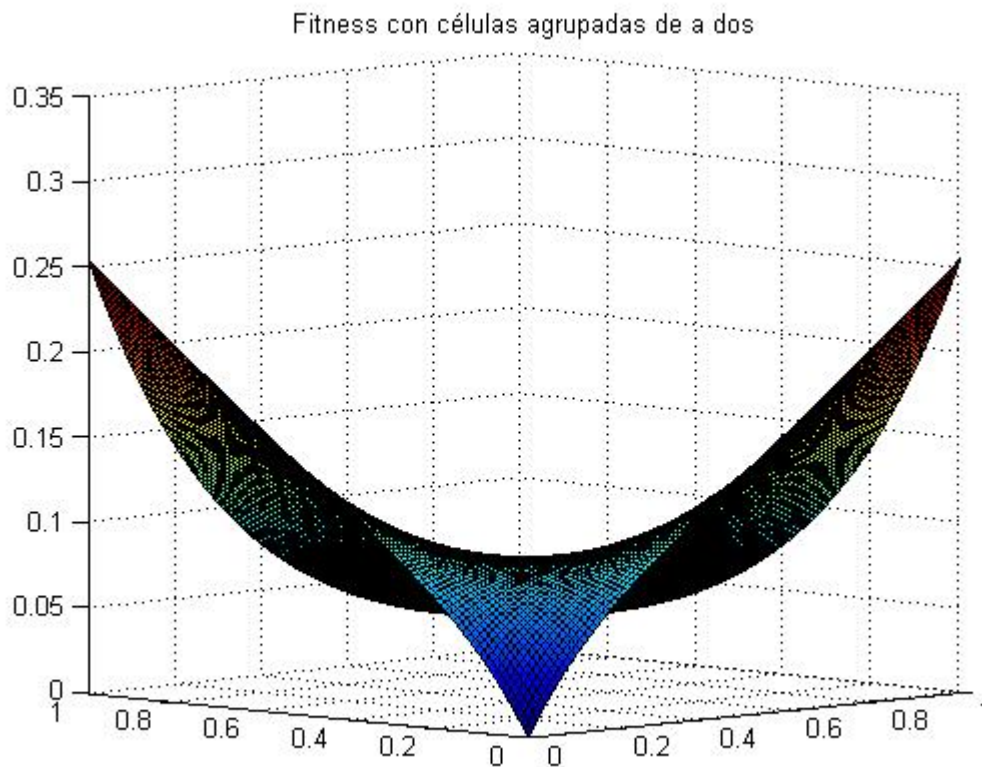


Fig. 2.12 En la gráfica se observa la variación que puede tener el *fitness* del grupo de 2 células, en función del esfuerzo que cada célula aplique a sus dos características: *viabilidad* y *fecundidad*. Se observa que existe un valor de *fitness* máximo del grupo de aproximadamente 0.25, y que el mismo se puede obtener cuando las células se especializan completamente, es decir una célula del grupo aplica todo su esfuerzo a la *viabilidad* y la otra aplica todo el suyo a la *fecundidad*. Por tanto el máximo se puede obtener de dos formas: i) cuando una célula tiene $b_1 = 1$, la otra aplica $b_2 = 0$; y ii) cuando una célula tiene $b_1 = 0$, la otra aplica $b_1 = 1$

Se observa que el *fitness* máximo se obtiene en los extremos (0,1) y (1,0), es decir cuando ambas células se especializan completamente.

Si calculamos el *fitness* medio máximo se obtiene: $W_{12max}=0.2546$

Se verifica entonces, que el *fitnes* máximo obtenible por el grupo es claramente mayor que el que pueden obtener las células cuando están aisladas ($w_{max}=0.092$).

Por lo tanto, es esperable que, sometidos los grupos a competencia, las células agrupadas tiendan a especializarse y dividir el trabajo. En cada grupo pues, debería existir una célula dedicada a la *viabilidad* y otra a la *fecundidad*.

Realizamos la simulación del modelo con $n_g=2$ para confirmar esos resultados. En la figura 2.13 se presentan los resultados obtenidos

Modelo Agrupado con $n_g=2$ ($N=9000$; $N_{gen}=100$; $\Delta b=0.5\%$)

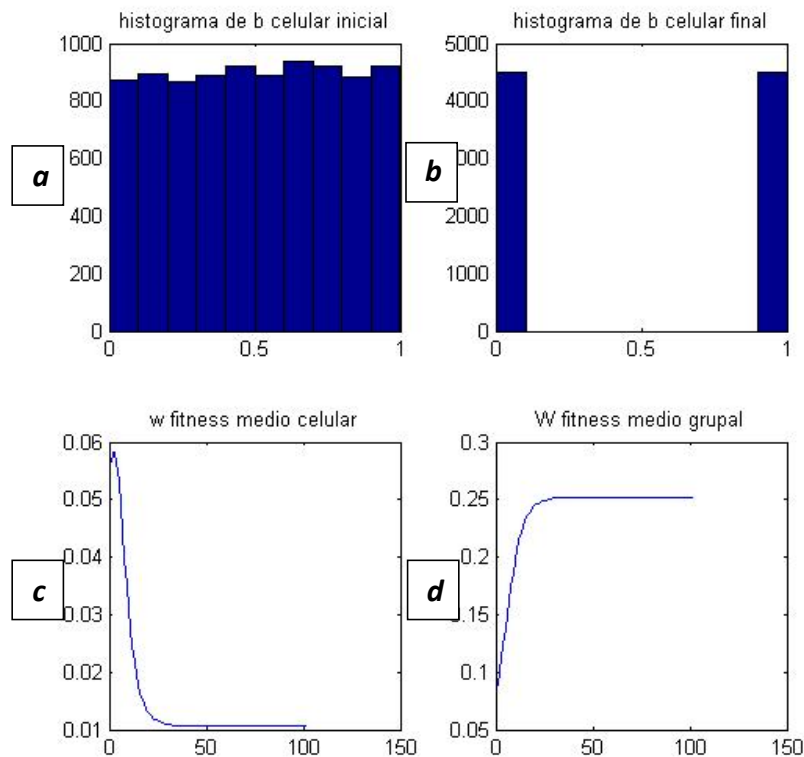


Fig. 2.13 En los paneles a) y b) se presentan los histogramas del esfuerzo de *fecundidad* b aplicado por las células al inicio y al final de la simulación. Es notable verificar que las células en todos los grupos parten de un reparto completamente aleatorio del esfuerzo en *fecundidad*. Sin embargo, al final de la simulación todas las células están especializadas (50%

con $b = 0$ y 50% con $b = 1$). En los paneles c) y d) se muestra la evolución del *fitness* celular y el grupal. Se destaca que las células disminuyen progresivamente su *fitness* w , para aportar al *fitness* W grupal, que crece en forma sistemática. A partir de la generación 25 aproximadamente, todos los grupos alcanzan el valor de *fitness* máximo, del orden de 0.25

Se confirma una rápida especialización de las células y la obtención del máximo *fitness* posible para el grupo de 2 células.

Se observa que las células van sacrificando su *fitness* individual (w) para aportar al crecimiento del *fitness* grupal (W).

A partir de la generación 25 aproximadamente ya todas las células se especializaron, la mitad dedicadas a *viabilidad* y la otra mitad a *fecundidad* y los grupos alcanzaron su *fitness* máximo del orden de 0.25.

Células agrupadas de a 3

Resulta interesante ahora analizar el MCAA, pero con grupos integrados por 3 células.

Otra vez antes de realizar la simulación planteamos analíticamente el problema.

En este caso la función *fitness* es una función de tres variables que son b_1 , b_2 y b_3 , los esfuerzos de *fecundidad* que pueden aplicar cada una de las células del grupo.

La función *fitness* del grupo se puede escribir como:

$$W_{123} = \frac{1}{9}(b_1 + b_2 + b_3)(e^{-4b_1} + e^{-4b_2} + e^{-4b_3})$$

Deseamos buscar el máximo de esa función de 3 variables b_i , sabiendo que las mismas pueden tener valores entre 0 y 1.

Utilizando Matlab podemos encontrar numéricamente el máximo de esta función. Nuevamente se presenta en los extremos: (0,1,1), (1,0,1) y (1,1,0) y su valor es de:

$$W_{123max}=0.2304$$

Se encuentra que el máximo *fitness* del grupo de 3 células es algo menor que el que se obtiene en grupos con 2 células. Esto se explica porque hay sólo dos factores esenciales en el modelo a elegir (*fecundidad* y *viabilidad*) y los grupos con número impar, no pueden complementarse adecuadamente, algo que sí se logra en los grupos con número de células pares, donde las células se especializan la mitad en cada una de las características.

Para verificar lo anterior realizamos la simulación del modelo MCAA con grupos integrados por 3 células.

En la figura 2.14 se presentan los resultados obtenidos.

Modelo Agrupado con $n_g=3$ ($N=9000$; $N_{gen}=200$; $\Delta b=0.5\%$)

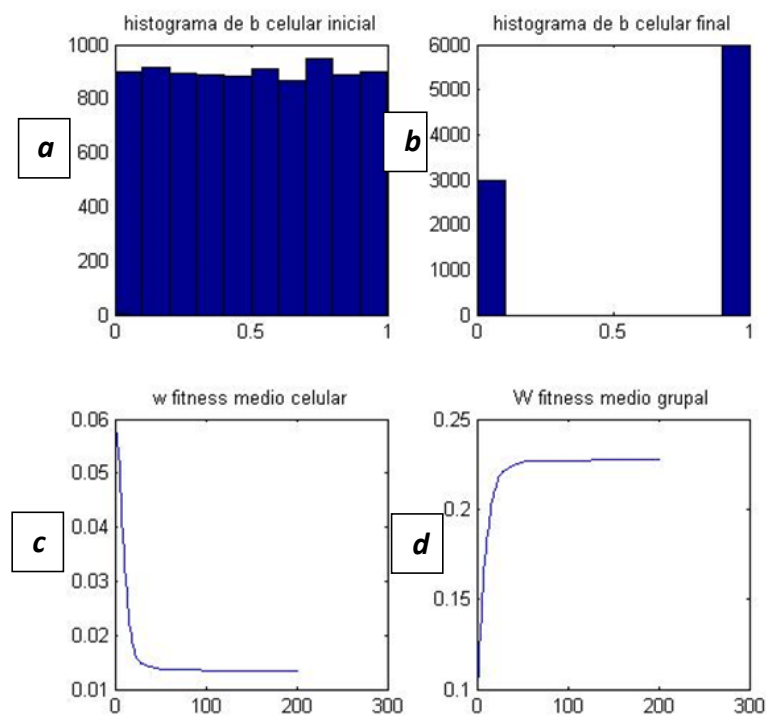


Fig. 2.14 En los paneles a) y b) se presentan los histogramas del esfuerzo de *fecundidad* b aplicado por las células al inicio y al final de la simulación. Las células en todos los grupos parten de un reparto completamente aleatorio del esfuerzo en *fecundidad*. Si bien al final de la simulación todas las células están especializadas, sin embargo, se pierde la simetría (un tercio de las células aplica $b = 0$ y dos tercios aplica $b = 1$). En los paneles c) y d) se muestra la evolución del *fitness* celular y el grupal. Se destaca que las células disminuyen progresivamente su *fitness* w , para aportar al *fitness* W grupal, que crece en forma sistemática. A partir de la generación 25 aproximadamente, todos los grupos alcanzan el valor de *fitness* máximo para grupos de 3, del orden de 0.23. En este caso el *fitness* máximo alcanzable es menor que en el caso de grupos compuestos por 2 células.

Si bien aquí también se observa la especialización de las células, se pierde la simetría del caso anterior, y también el máximo *fitness* alcanzado es menor que el correspondiente a grupos de 2 células.

Se verifica que antes de la generación 50 ya los grupos alcanzaron el *fitness* máximo y dicho valor coincide con el calculado.

Células agrupadas de a 4

Resulta interesante analizar el comportamiento que tendría una población de grupos conformados por 4 células.

Otra vez antes de realizar la simulación planteamos el problema analíticamente

En este caso la función *fitness* es una función de cuatro variables que son b_1 , b_2 , b_3 y b_4 , los esfuerzos de *fecundidad* que pueden tomar cada una de las células del grupo.

La función *fitness* del grupo se puede escribir como:

$$W_{1234} = \frac{1}{16} (b_1 + b_2 + b_3 + b_4)(e^{-4b_1} + e^{-4b_2} + e^{-4b_3} + e^{-4b_4})$$

Sabiendo que las cuatro variables b_i pueden tener valores entre 0 y 1, nos interesa encontrar el máximo de esa función.

Encontramos nuevamente utilizando Matlab, que el máximo de esta función se presenta en los extremos: (0,0,1,1), (0,1,0,1), (0,1,1,0) y (1,0,0,1) y su valor es de:

$$W_{1234\max} = 0.2546$$

Se verifica que el máximo *fitness* obtenible en grupos de 4 células es igual al que se obtiene en grupos de 2 células y se presenta cuando las mismas se especializan completamente y de a pares.

Para verificar esos resultados realizamos la simulación con el modelo MCAA para grupos compuestos por 4 células.

En la figura 2.15 se presentan los resultados obtenidos

Modelo Agrupado con $n_g=4$ ($N=9000$; $N_{gen}=200$; $\Delta b=0.5\%$)

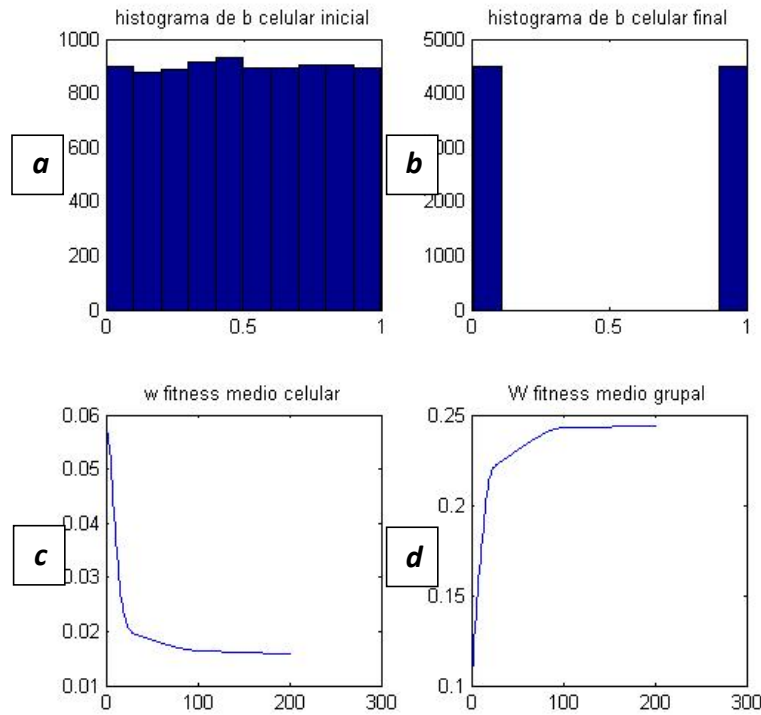


Fig. 2.15 En los paneles a) y b) se presentan los histogramas del esfuerzo de *fecundidad* b aplicado por las células al inicio y al final de la simulación. Igual que para el caso de $n_g=2$, se verifica que las células en todos los grupos parten de un reparto completamente aleatorio del esfuerzo en *fecundidad*. Sin embargo, al final de la simulación todas las células están especializadas (50% con $b = 0$ y 50% con $b = 1$). En los paneles c) y d) se muestra la evolución del *fitness* celular y el grupal. Se destaca que las células disminuyen progresivamente su *fitness* w , para aportar al *fitness* W grupal, que crece en forma sistemática. Al final de la simulación en la generación 200, todos los grupos tienden al valor de *fitness* máximo, del orden de 0.25

Se observa ahora sí una clara especialización simétrica de las células y un acercamiento mayor al *fitness* máximo del grupo de 2, que es el mismo que el grupo de 4.

Teniendo en cuenta estos resultados, parece que para el Modelo que estamos estudiando, existe fuerte incentivo para que aparezca el agrupamiento de a 2 células, por el importante incremento en el *fitness* que se obtiene (respecto al funcionamiento aislado de las células).

Sin embargo, si bien para agrupamientos mayores a 2 células los *fitness* grupales que se obtienen son mucho mayores que los de las células aisladas, en ningún caso superan el *fitness* del grupo de 2. Por tanto, si existe la posibilidad

de agrupamiento de a 2 células, no habrá incentivo para el agrupamiento con mayor número de células componentes.

Otros ejemplos simulados: Agrupaciones con $n_g=5$; $n_g=6$; $n_g=8$

Se realizaron simulaciones del modelo en otros tres casos, con agrupaciones a priori con 5; 6 y 8 células. Los resultados encontrados mantienen esencialmente las conclusiones antes encontradas.

2.2.3 MODELO DE TRANSICIÓN DINÁMICA ENTRE CÉLULAS AISLADAS Y GRUPOS

Considerando los resultados alcanzados en los modelos anteriores, con células aisladas primero y luego con células agrupadas a priori, surge naturalmente el interés de construir un modelo que permita observar en forma dinámica, la transición desde un “mundo” con todas las células completamente aisladas, hacia otro donde exista la posibilidad que las células se agrupen y pasen a formar parte de un nuevo individuo multicelular y puedan convivir células aisladas junto con grupos.

Utilizando las hipótesis de los modelos anteriores, se realizó un acercamiento al proceso por el cual se pueden ir construyendo distintos niveles en la biósfera. En este caso se pasaría de un nivel aislado en el cuál cada célula debe maximizar su *fitness* (en un lugar intermedio de aplicación de esfuerzo en “*viabilidad*” y “*fecundidad*”), hasta un nivel completamente agrupado, donde las células están completamente especializadas y agrupadas (pierden su capacidad de existir aisladas), pero el grupo obtiene *fitness* mayor que el logable en forma aislada por las células.

A continuación, las características del modelo de transición:

Modelo de transición entre células aisladas y grupos de 2 células – (MTG2)

En primera instancia se elaboró el modelo dinámico de transición más sencillo. Es el que inicia con todas las células aisladas y admite únicamente, la posibilidad de creación de grupos de 2 células.

A continuación, las características del MTG2

1. **Células;** se considera un total de N células con tradeoff entre *viabilidad* y *fecundidad* convexo como se consideró antes. Inicialmente todas las células operan aisladas. El número de células aisladas N_A es igual al total de células N . Es decir, inicialmente $N_A=N$
2. **Formación de grupos de 2 células:** Pueden formarse grupos de 2 células, cuando en la interacción entre las mismas se verifica que el *fitness* del conjunto supera el *fitness* de ambas células aisladas. (Criterio sinergista de Peter Corning donde la evolución se produce como consecuencia de la ganancia “funcional” derivada de la operación conjunta).
3. **Calculo de fitness celular y grupal:** el *fitness* de una célula se calcula como antes por la aplicación de las ecuaciones ec.(2.1) y ec (2.2) y el *fitness* grupal (individuo) surge de las ec(2.3) y ec(2.4)
4. **Cantidad de individuos:** Paulatinamente con el correr de las generaciones se podrán crear grupos de 2 células. Como consecuencia de lo anterior tendremos a lo largo de la simulación un número variable de grupos N_{g2} (c/u con 2 células) y un número variable de células aisladas N_A . Se cumple que: $N = N_A + 2 * N_{g2}$. La cantidad de individuos que pueden interaccionar en cada generación será entonces $N_{ind} = N_A + N_{g2}$
5. **Reproducción de individuos:** es igual que antes,
 - a. **Células aisladas:** Las células hijas serán muy parecidas a su madre pero no idénticas y surgirán de la célula madre suponiendo que su “fecundidad” $b_{hija} = b_{madre} \pm \Delta b$ donde Δb es un valor porcentual pequeño de apartamiento de su madre. El valor de “viabilidad” celular v_{hija} surge de la ec.(2.2)
 - b. **Grupos:** La reproducción de un grupo implica la reproducción de cada una de sus células integrantes en forma independiente, para formar así el nuevo individuo/grupo. La reproducción de cada célula se realiza como si la misma estuviera aislada.
6. **Inicio del Modelo:** Como se realizó en los modelos anteriores, el MTG2 se inicia con una asignación de *fecundidad* b_i aleatoria a las N células (con distribución uniforme).
7. **Interacción entre individuos**
 - a. En cada generación hay una cantidad N_{ind} de individuos que pueden dar lugar a $N_{ind}/2$ interacciones.

- b. Se supone que en cada generación se concretarán la mitad de las interacciones posibles, es decir $N_{ind}/4$
- c. Los individuos son células aisladas o grupos de 2 células
- d. En cada generación se eligen aleatoriamente $N_{ind}/2$ individuos que competirán de a pares generando $N_{ind}/4$ interacciones
- e. Hay tres tipos de interacciones posibles:
 - i. Célula aislada vs. Célula aislada (inicialmente sólo ésta es posible)
 - ii. Célula aislada vs. Grupo de 2 células
 - iii. Grupo de 2 células vs. Grupo de 2 células

8. Resultados de las interacciones y nuevas generaciones

- a. **Célula aislada vs. Célula aislada:** Se compara el fitness de ambas w_i y w_j y la de mayor fitness se mantiene como está para la próxima generación y la otra es sustituida por una hija de la ganadora.
- b. **Célula aislada vs. Grupo:** Si $W_i > w_j$ para la próxima generación el grupo se reproduce y la célula aislada es sustituida por una del grupo. Si $W_i < w_j$ para la próxima generación la célula aislada se reproduce y el grupo se desarma y todas las células del grupo siguen aisladas en la generación siguiente
- c. **Grupo vs. Grupo:** Si $W_i > W_j$ el grupo i ganador queda como está en la próxima generación y el perdedor se sustituye por un hijo del ganador.

Se realizaron simulaciones utilizando los siguientes parámetros:

Número de células $N = 10000$

Número de generaciones $N_{gen} = 100$

Parámetro de reproducción $\Delta b = 0.5\%$

Los resultados encontrados se presentan en las figuras 2.16 y 2.17.

RESULTADOS DEL MODELO MTG2 ($N = 10000$, $N_{gen} = 100$, $\Delta b = 0.5\%$)

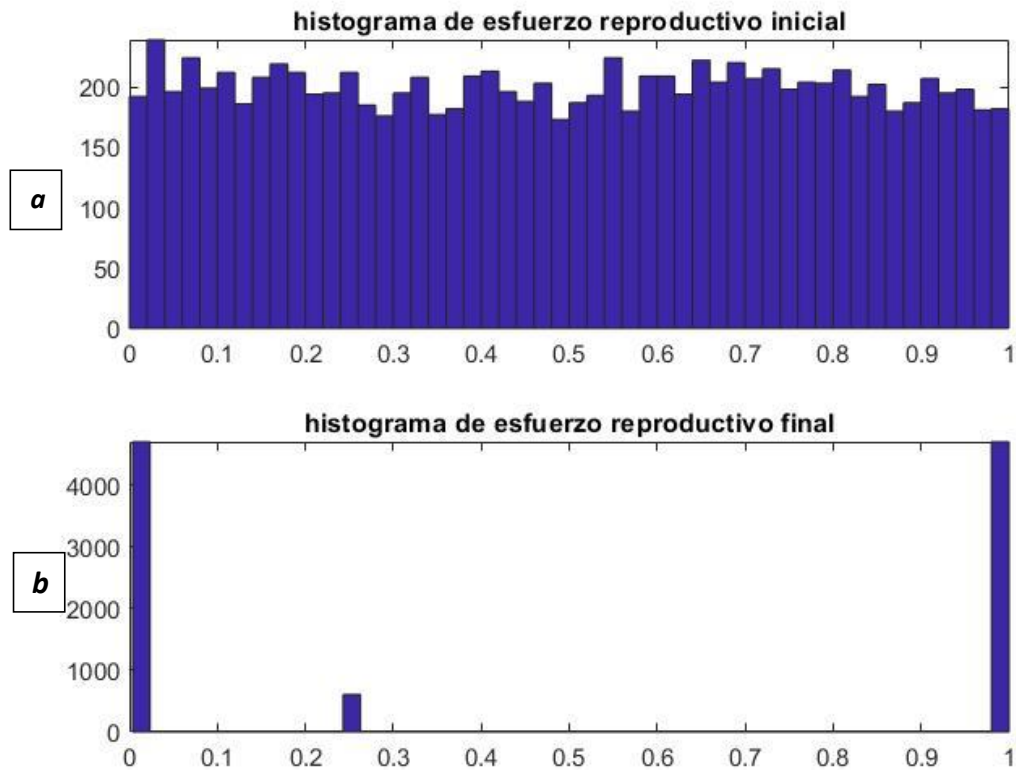


Fig. 2.16 En el panel a) se observa el histograma inicial del esfuerzo en *fecundidad* b aplicado por todas las células. Como lo establece el MTG2 inicialmente la asignación de b a las células respeta una distribución uniforme para todos los valores posibles entre 0 y 1. En el panel b) se presenta el histograma de esfuerzos *reproductivos* de las células al final de la simulación. Se observa que prácticamente todas las células están especializadas (aproximadamente la mitad a cada característica: *fecundidad* y *viabilidad*). Es de destacar que todavía aparecen algunas pocas células con valores de *fecundidad* cercanos a $b = 0.25$. Evidentemente se trata de células que todavía se mantienen aisladas en la población y ubica la *fecundidad* en el valor que maximiza el *fitness* celular.

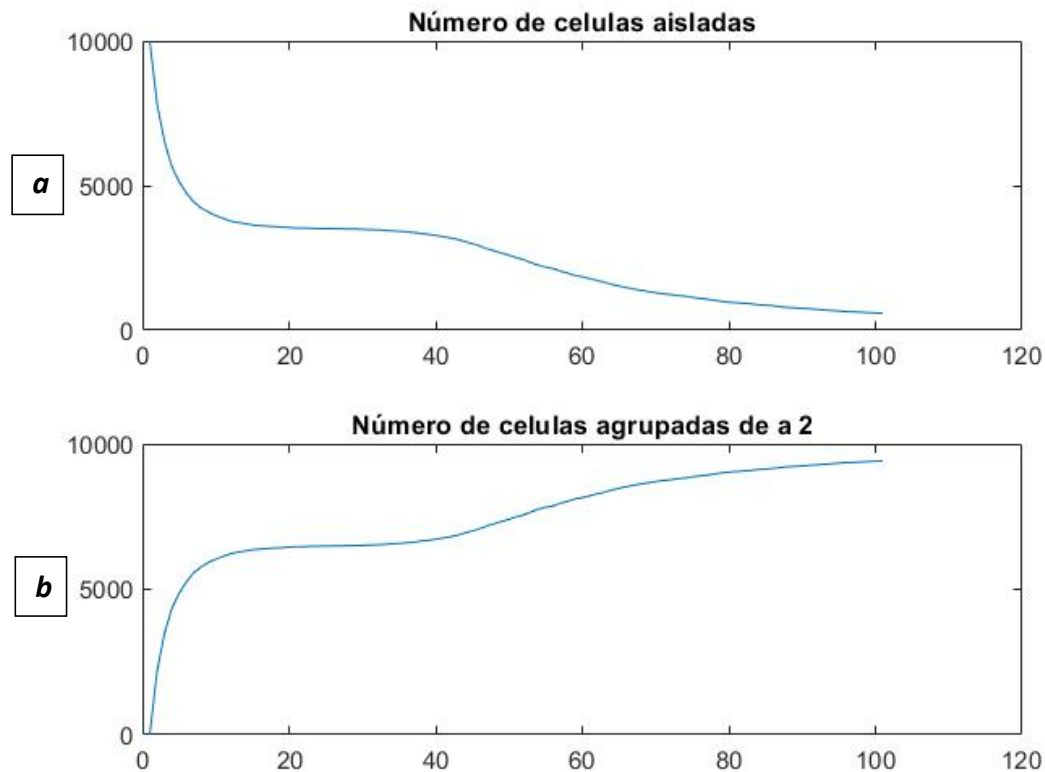


Fig. 2.17 Se presenta la evolución que tienen el número de células aisladas y el número de células agrupadas de a 2 a lo largo de las generaciones. En el panel a) se observa que inicialmente todas las células son aisladas, pero con el paso de las generaciones, su número descende como consecuencia de la transición al funcionamiento en grupos. El descenso es sostenido a menos de un período de estabilidad entre la generación 20 y la 40 aproximadamente. El panel b) que muestra el número de células que pasan a operar agrupadas, es simétrica a la anterior. Al final de la simulación prácticamente todas las células están agrupadas

Se encuentra el comportamiento esperado donde se observa la especialización en el gráfico de histogramas y el agrupamiento en el gráfico de número de células aisladas y agrupadas.

En la generación 100 ya casi no quedan células aisladas, casi todas están integradas en grupos de 2.

En el histograma final se observan algunas células con b 's en el entorno de $b=0.25$ que era el valor para maximizar el *fitness* de una célula aislada.

Sería esperable que, si dejáramos al sistema seguir operando durante más generaciones, deberían desaparecer en el histograma las pequeñas barras en $b=0.25$ y se eliminarían las células aisladas pasando todas a formar grupos.

Para confirmar la presunción anterior repetimos la simulación de MTG2 realizada cambiando únicamente el valor de N_{gen} , incrementándolo de 100 a 250:

Los resultados se presentan en la figura 2.18. Se observa, que con 250 generaciones desaparecen las barras intermedias entre 0 y 1 en el histograma, lo que significa que prácticamente todas las células aisladas se han integrado en grupos.

RESULTADOS DEL MODELO MTG2 ($N = 10000$, $N_{gen} = 250$, $\Delta b = 0.5\%$)

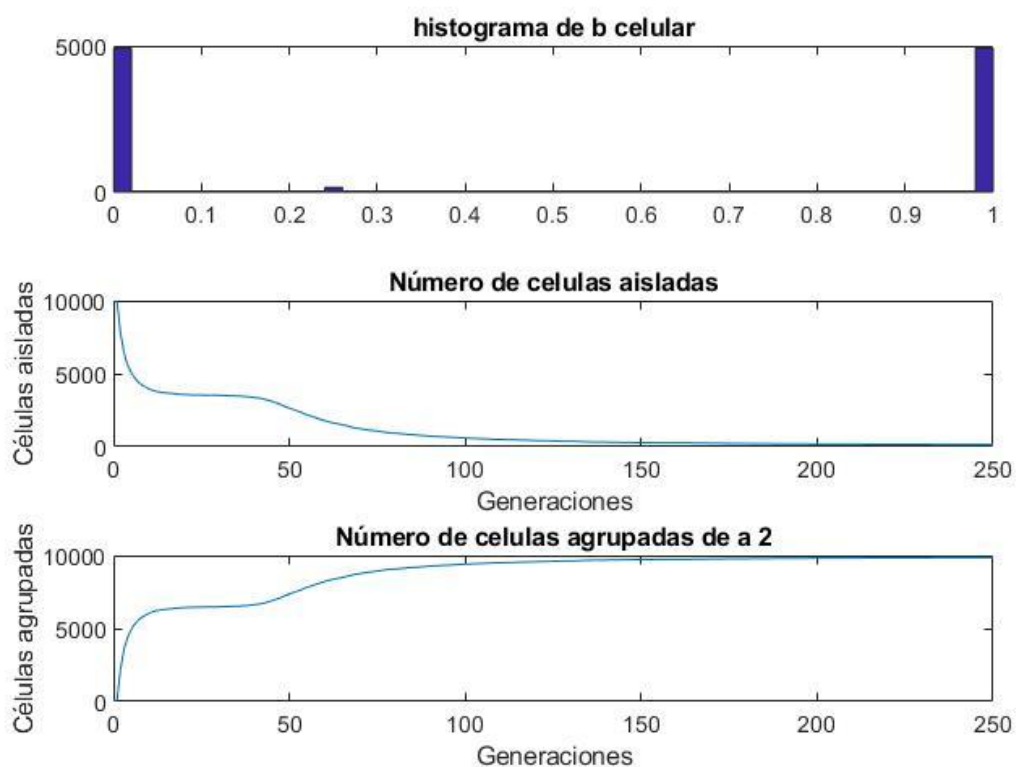


Fig. 2.18 Se confirma en el histograma de b 's final de la simulación, la desaparición de células ubicadas en el entorno de $b = 0.25$, encontrándose todas ellas especializadas y formando parte de grupos. La cantidad de células aisladas se anula.

Resulta interesante notar lo que ocurre en la simulación entre las generaciones 20 y 40 aproximadamente, donde se observa un transitorio equilibrio en las cantidades de células aisladas y agrupadas.

En la figura 2.19 mostramos la situación de la simulación en la generación 25, donde se ha establecido el equilibrio señalado.

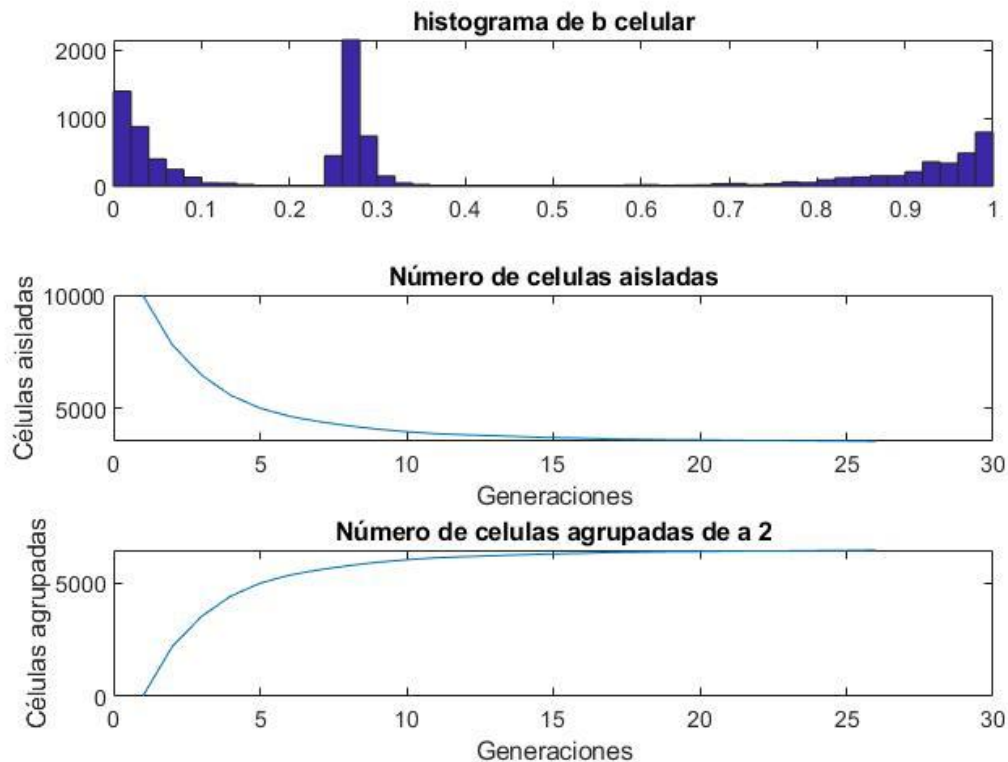


Fig. 2.19 Se observa que todas las células que inicialmente ubicaban su esfuerzo de *fecundidad* distribuido uniformemente en todos los valores posibles, rápidamente se reorganizan alrededor de 3 puntos: el entorno de $b=0.25$ (maximiza *fitness* celular) y el entorno de los extremos $b=0$ (especialización en *viabilidad*) y $b=1$ (especialización en *fecundidad*). La cantidad de células aisladas en este momento es de 3500 y la cantidad de células agrupadas es de 6500 aproximadamente.

La figura 2.19 muestra que inicialmente, en forma rápida, se disparan dos procesos. En primer lugar, las células aisladas (todas al principio), comienzan su transición hacia esfuerzos de *fecundidad* que maximizan su *fitness* (empiezan a tender a acercarse a $b=0.25$).

Durante ese proceso y por pura suerte, algunas veces las células tienen *fecundidades* que aplicadas en grupos obtienen *fitness* grupales mayores que el aislado y se forman grupos. Creados algunos grupos, comienza de inmediato el otro proceso. En las células agrupadas se presenta la tendencia a la especialización (aprovechando la convexidad de la curva de tradeoff de características), para incrementar el *fitness* del grupo.

Los dos procesos señalados antes se desarrollan muy rápidamente hasta llegar a un punto en que tenemos aproximadamente 3.500 células aisladas y 6.500 agrupadas. En esta situación se verifica que la cantidad de individuos correspondientes a células aisladas y la correspondiente a grupos, que están

interaccionando en la población total es prácticamente la misma (3.500 células aisladas y 3.250 grupos aproximadamente).

Es importante destacar que las células que hasta ahora se mantuvieron aisladas, son tales que cuando interaccionaron con otra célula, sus *fitness* individuales fueron superiores a los del posible grupo, que podrían haber formado pero que no se formó. Esta característica permitiría que se mantuvieran en su estado, a menos que cuando se reproduzcan (a través del parámetro Δb), se apartaran de su situación especial, hacia *fecundidades* que en la próxima interacción hicieran conveniente agruparse.

Para comprender el motivo que lleva a que se verifique un equilibrio dinámico transitorio en la cantidad de células aisladas, es interesante observar nuevamente como son las curvas de *fitness* de los casos de células aisladas y grupos de 2. En la figura 2.20 graficamos ambas curvas.

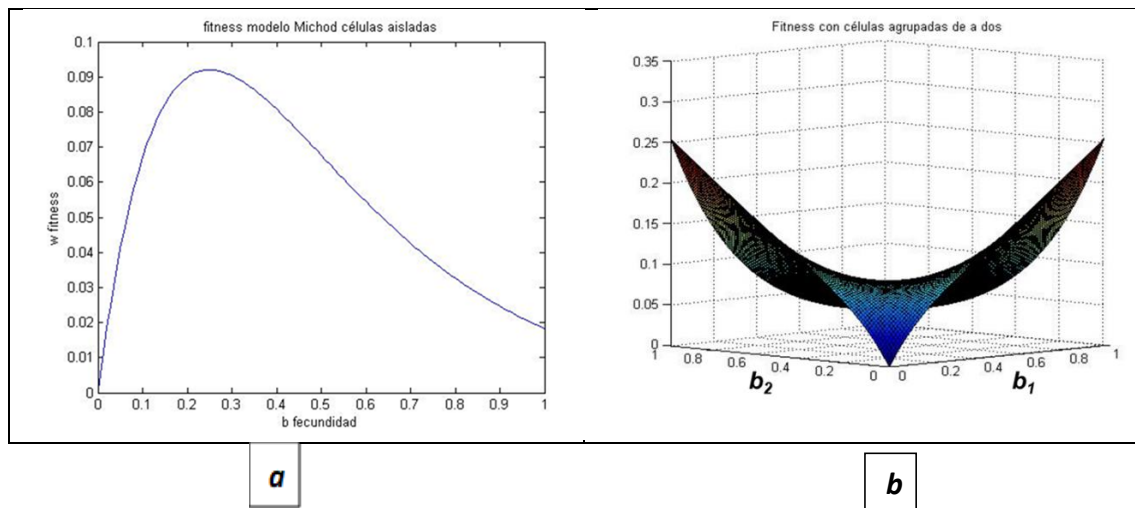


Fig. 2.20 En el panel a) vemos que el *fitness* máximo celular se presenta con una *fecundidad* de $b=0.25$ y el valor es $w=0.092$. Por otro lado, en el panel b) se observa que el *fitness* grupal tiene su máximo en $(0,1)$ y $(1,0)$ con un valor de $W=0.2546$. Sin embargo, se destaca que esta curva de *fitness* presenta un punto silla en $(0.25,0.25)$ con valor $W=0.092$, que es relevante en nuestro caso para explicar la presencia del equilibrio transitorio en la cantidad de células aisladas que mostró la simulación.

Si consideramos en detalle la función de *fitness* grupal, y llamamos $x=b_1$, $y=b_2$, y $z=W$, la curva del *fitness* tiene la expresión:

$$z = \frac{1}{4}(x + y)(e^{-4x} + e^{-4y}) \quad \text{calculando las derivadas y simplificando:}$$

$$z_x = \frac{1}{4}[e^{-4x}(1 - 4x - 4y) + e^{-4y}]$$

$$z_y = \frac{1}{4}[e^{-4x} + e^{-4y}(1 - 4x - 4y)]$$

El sistema $z_x = z_y = 0$ tiene como solución (0.25,0.25) y se puede verificar que ese punto crítico es un punto silla.

Para ello se utilizan las derivadas parciales que luego de simplificadas son:

$$z_{xx} = 2 e^{-4x}(2x + 2y - 1)$$

$$z_{yy} = 2 e^{-4y}(2x + 2y - 1)$$

$$z_{xy} = -(e^{-4x} + e^{-4y})$$

Y se confirma, sustituyendo en las ecuaciones anteriores, que el determinante de la Hessiana en (0.25, 0.25) es negativo, por lo que se trata de un punto silla, que además cumple que $z_{(0.25, 0.25)} = 0.092$, igual valor al máximo *fitness* alcanzable por las células aisladas.

En la figura 2.21 se grafica nuevamente la curva de *fitness* grupal, pero ahora solo en el rango de *fecundidades* (0.2, 0.3)

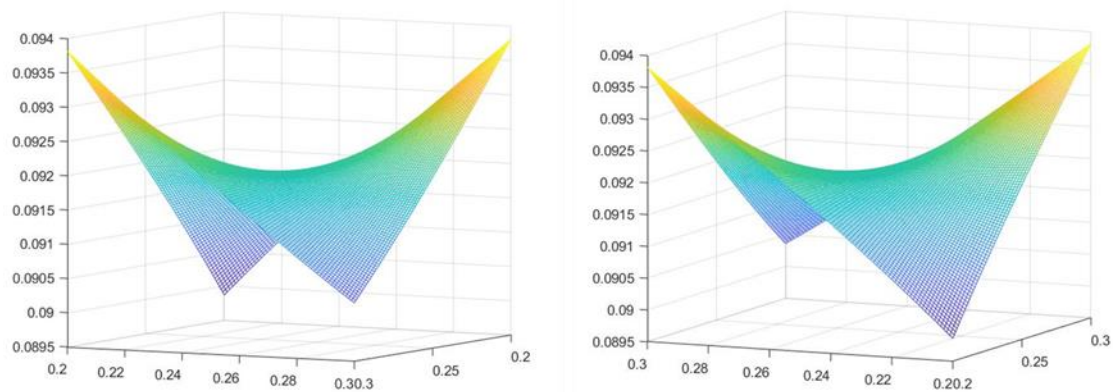


Fig. 2.21 En ambas figuras se observa que para las células aisladas que se aproximan al punto (0.25, 0.25) desde puntos en el entorno de (0.2, 0.2) o desde (0.3, 0.3), el *fitness* grupal es menor que el 0.092 y por tanto es muy probable que el *fitness* de las células aisladas supere al correspondiente al potencial grupo. Evidentemente sabemos que las células aisladas evolucionarán hacia el punto (0.25, 0.25) en busca de su *fitness* celular máximo, y es cuando alcanzan dicho punto (el punto silla), cuando se produce el comienzo del fin de las células aisladas. En efecto en el punto silla, cualquier perturbación (reproducción celular) puede llevar a *fitness* grupales superiores y ese camino es irreversible.

Observando la figura 2.21 se comprende, que un grupo de células aisladas pueden mantenerse estables, mientras no alcancen el punto silla. Pero la propia naturaleza de dichas células (su búsqueda del máximo fitness), las lleva a acercarse cada vez más al mencionado punto y alcanzado el mismo, sistemáticamente aparecerán nuevas células (reproducción) con valores de b 's que hagan que el grupo prevalezca.

Por lo expuesto es esperable que el período transitorio de sostenibilidad de las células aisladas, tenga significativa sensibilidad al parámetro de reproducción.

A continuación, en las figuras 2.22 y 2.23 se muestran los resultados de las simulaciones, aumentando y disminuyendo dicho parámetro con un factor de 4.

Se confirman los resultados esperados a la sensibilidad en cuestión.

Parámetro $\Delta b = 2\%$

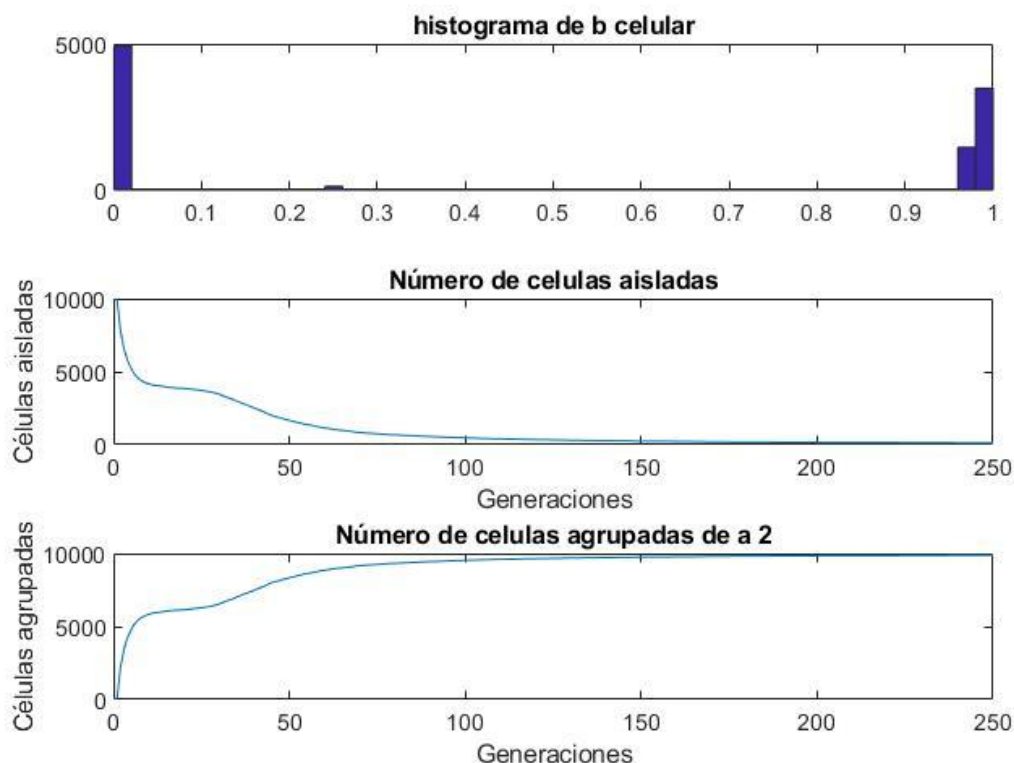


Fig. 2.22 Se comprueba la sensibilidad esperada al parámetro de reproducción, del tiempo que pueden las células aisladas mantenerse en esa situación. Con un $\Delta b=2\%$ en unas pocas generaciones rápidamente declinan y pasan a formar parte de grupos.

Parámetro $\Delta b = 0.125\%$

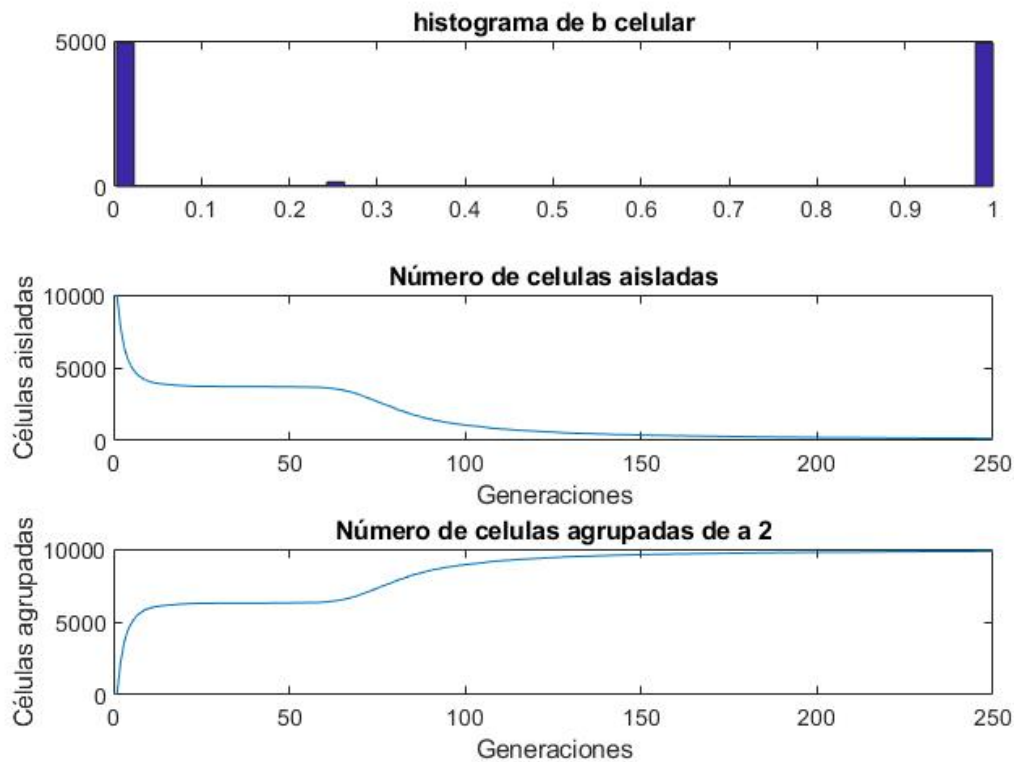


Fig. 2.23 Se verifica lo esperado, cuando Δb es más pequeño, la perturbación que la reproducción genera en las células aisladas es pequeña y les permite mantener más tiempo la situación de equilibrio. El período de convivencia estable de células aisladas y grupos abarca las generaciones entre la 20 y la 70 aproximadamente.

Modelo de transición entre células aisladas, grupos de 2 células y grupos de 4 células – (MTG4)

Un segundo paso que parece interesante analizar, es incorporar al MTG2 la posibilidad de que se puedan formar, además de grupos de 2 células, grupos de 4 células.

Las características de este nuevo modelo, que llamaremos MTG4, son similares a las planteadas en el MTG2. Para construir este nuevo modelo tomamos el anterior y le agregamos la posibilidad de generación de grupos de 4 células. A continuación, los detalles:

- 1) **Células;** se considera un total de N células con tradeoff entre *viabilidad* y *fecundidad* convexo como se consideró antes. Inicialmente todas las células operan aisladas. El número de células aisladas N_A es igual al total de células N . Es decir, inicialmente $N_A=N$
- 2) **Formación de grupos de 2 células:** Pueden formarse grupos de 2 células, cuando en la interacción entre las mismas se verifica que el *fitness* del conjunto supera el *fitness* de ambas células aisladas.
- 3) **Formación de grupos de 4 células:** Cuando interaccionan 2 grupos de 2 células, puede formarse un grupo de 4 células, siempre y cuando el *fitness* del grupo de 4 células supere a los de ambos grupos de 2.
- 4) **Cálculo de *fitness* celular y grupal:** el *fitness* de una célula se calcula como antes por la aplicación de las ecuaciones ec.(2.1) y ec (2.2) y el *fitness* grupal (individuo) surge de las ec(2.3) y ec(2.4)
- 5) **Cantidad de individuos:** Paulatinamente con el correr de las generaciones se podrán crear grupos de 2 y de 4 células. Como consecuencia de lo anterior tendremos a lo largo de la simulación un número variable de grupos N_{g4} (c/u con 4 células), otro número variable de grupos N_{g2} (c/u con 2 células) y un número variable de células aisladas N_A . Se cumple que: $N = N_A + 2 * N_{g2} + 4 * N_{g4}$. La cantidad de individuos que pueden interaccionar en cada generación será entonces $N_{ind} = N_A + N_{g2} + N_{g4}$
- 6) **Reproducción de individuos:** es igual que antes,
 - a. **Células aisladas:** Las células hijas serán muy parecidas a su madre pero no idénticas y surgirán de la célula madre suponiendo que su *fecundidad* $b_{hija} = b_{madre} \pm \Delta b$ donde Δb es un valor porcentual pequeño de apartamiento de su madre. El valor de “viabilidad” celular v_{hija} surge de la ec.(2.2)
 - b. **Grupos:** La reproducción de un grupo implica la reproducción de cada una de sus células integrantes en forma independiente, para formar así el nuevo individuo/grupo. La reproducción de cada célula se realiza como si la misma estuviera aislada.
- 7) **Inicio del Modelo:** Como se realizó en los modelos anteriores, el MTG4 se inicia con una asignación de *fecundidad* b_i aleatoria a las N células (con distribución uniforme).

8) Interacción entre individuos

- a. En cada generación hay una cantidad N_{ind} de individuos que pueden dar lugar a $N_{ind}/2$ interacciones.
- b. Se supone que en cada generación se concretarán la mitad de las interacciones posibles, es decir $N_{ind}/4$
- c. Los individuos son células aisladas, grupos de 2 células o grupos de 4 células
- d. En cada generación se eligen aleatoriamente entre los N_{ind} , $N_{ind}/2$ que competirán de a pares generando $N_{ind}/4$ interacciones
- e. Hay seis tipos de interacciones posibles:
 - i. Célula aislada vs. Célula aislada (inicialmente sólo ésta es posible)
 - ii. Célula aislada vs. Grupo de 2
 - iii. Grupo de 2 vs. Grupo de 2
 - iv. Grupo de 4 vs. Célula aislada
 - v. Grupo de 4 vs. Grupo de 4
 - vi. Grupo de 4 vs. Grupo de 2

9) Resultados de las interacciones y nuevas generaciones

- a. **Célula aislada vs. Célula aislada:** se compara el fitness de ambas w_i y w_j y la de mayor fitness se mantiene como está para la próxima generación y la otra es sustituida por una reproducción de la ganadora.
- b. **Célula aislada vs. Grupo2:** Si $W_i > w_j$ para la próxima iteración el grupo se reproduce y la célula aislada es sustituida por una del grupo. Si $W_i < w_j$ para la próxima iteración la célula aislada se reproduce, el grupo se desarma y todas las células del grupo siguen aisladas en la generación siguiente.
- c. **Grupo2 vs. Grupo2:** Si $W_i > W_j$ el grupo i ganador queda como está en la próxima generación y el perdedor se sustituye por un hijo del ganador.
- d. **Grupo 4 vs. Célula aislada:** Si $W_i > w_j$ para la próxima iteración el grupo se reproduce y la célula aislada es sustituida por una del grupo. Si $W_i < w_j$ para la próxima iteración la célula aislada se reproduce, el grupo se desarma y las células del grupo vuelven a

estar agrupadas de a 2, es decir en la generación siguiente el grupo de 4 se transforma en dos grupos de 2.

- e. **Grupo de 4 vs. Grupo de 4:** Si $W_i > W_j$ el grupo i ganador queda como está en la próxima generación y el perdedor se sustituye por un hijo del ganador.
- f. **Grupo de 4 vs. Grupo de 2:** Si $W_2 > W_4$ el grupo 2 ganador se reproduce y el grupo 4 se desarma en dos grupos 2. En caso contrario el grupo 4 se reproduce y el grupo 2 es sustituido por un grupo 2 de los que componen el grupo 4.

Se realizaron simulaciones del MTG4 utilizando los siguientes parámetros:

Número de células $N = 10000$

Número de generaciones $N_{gen} = 1000$

Parámetro de reproducción $\Delta b = 0.5\%$

Los resultados obtenidos se muestran en las figuras 2.24 y 2.25.

Se encuentra el comportamiento esperado respecto a la especialización de las células. En efecto, se observa dicha especialización en el gráfico de histogramas. Es decir que se verifica que la función convexa que relaciona al esfuerzo realizado por las células en la *fecundidad* por un lado y en la *viabilidad* por el otro es condición suficiente para que se verifique la especialización, cuando está habilitada la opción de agrupamiento.

Sin embargo, en este Modelo MTG4 que agrega la posibilidad de generación de grupos de 4 células además de los grupos de 2, respecto al agrupamiento se observa que, si bien inicialmente se forman Grupos de 4, a largo plazo los grupos de 4 células desaparecen y triunfan claramente los Grupos de a 2.

Se entiende que el motivo del comportamiento observado es que el valor máximo de *fitness* de los grupos (de 2 y de 4) es el mismo. Es decir que la posibilidad que el grupo tenga más células integrantes, no agrega ninguna sinergia al conjunto.

RESULTADOS DEL MODELO MTG4 ($N = 10000$, $N_{gen} = 1000$, $\Delta b = 0.5\%$)

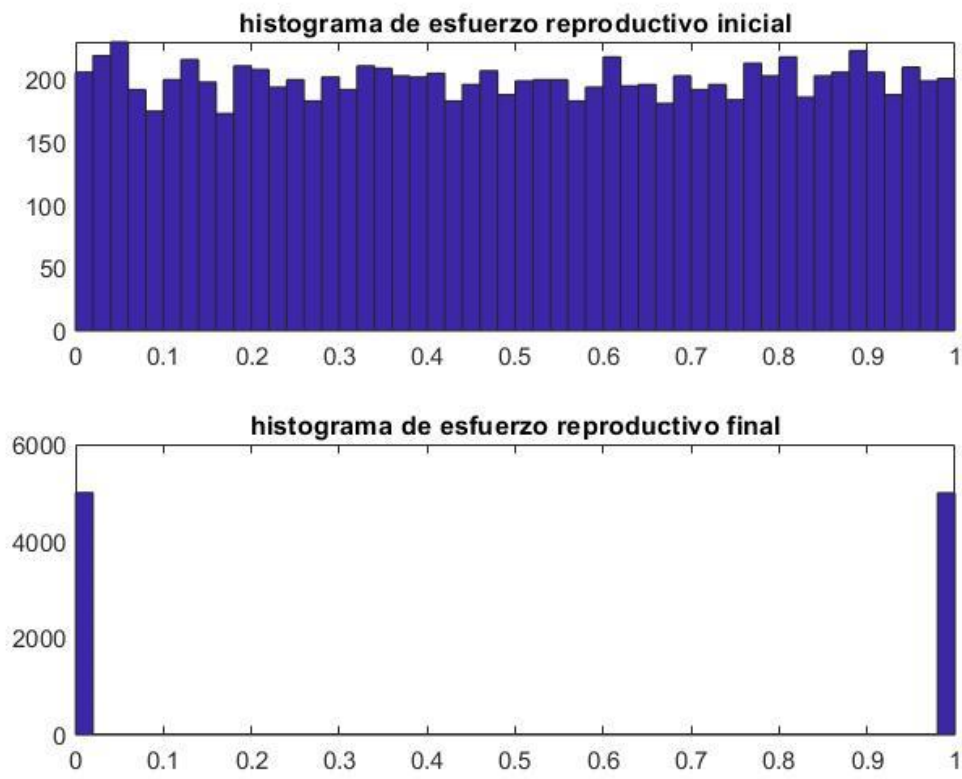


Fig. 2.24 Al igual que en el modelo MTG2, las células comienzan con un esfuerzo *reproductivo* aleatorio, pero al final de la simulación prácticamente todas las células están especializadas, la mitad con $b = 0$ y la otra mitad con b en el entorno de 1.

RESULTADOS DEL MODELO MTG4 ($N = 10000$, $N_{gen} = 1000$, $\Delta b = 0.5\%$)

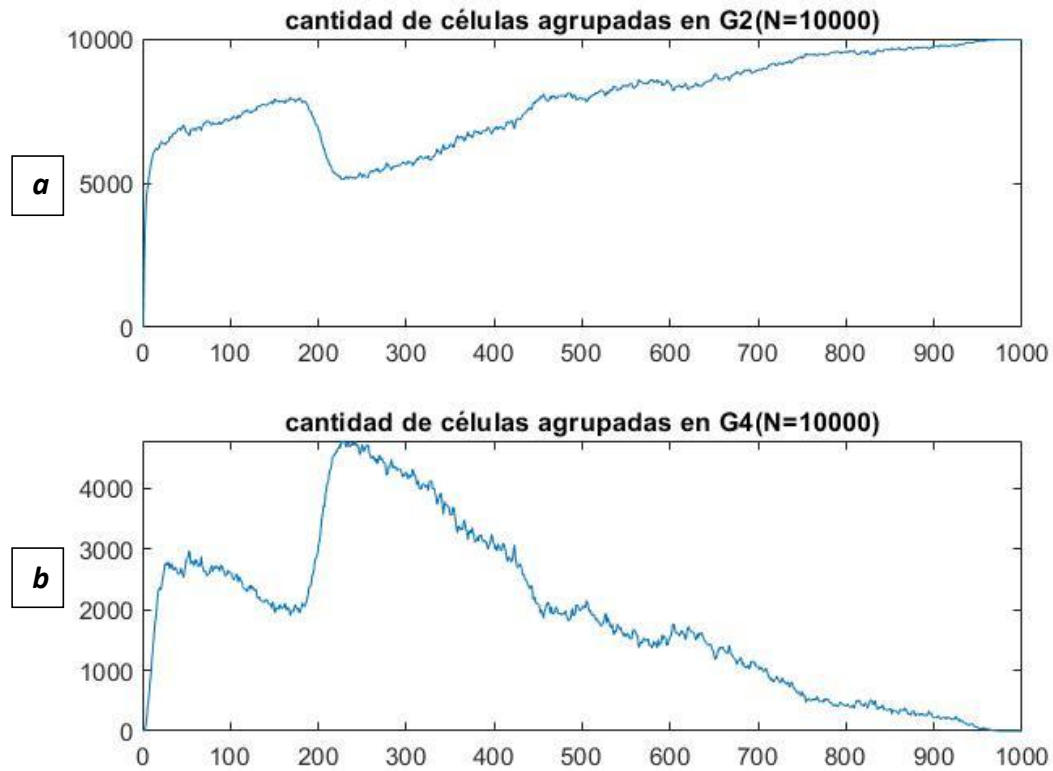


Fig. 2.25 En el panel a) se presenta la evolución de la cantidad de células que se agrupan de a 2 y en el panel b) la evolución de la cantidad de células que se agrupa de a 4. Se observa que en las primeras generaciones ambas cantidades aumentan, como consecuencia de la disminución de células aisladas. Sin embargo, es interesante observar, que con el transcurso de las generaciones los grupos de 4 comienzan a disminuir, resultando vencedores los grupos de 2 células. Al final de la simulación todas las células se ubican en grupos de 2.

2.2.4 TRANSICIÓN PROBABILÍSTICA: DE CÉLULAS AISLADAS A GRUPOS

En el modelo de transición MTG2 utilizado arriba, analizamos la dinámica de un grupo de N células, donde se consideraron condiciones que permitían observar la transición del sistema desde células aisladas, hacia grupos de 2 células.

En MTG2 para que dos células inicialmente aisladas se convirtieran en un grupo de 2, es decir en un nuevo individuo multicelular, bastaba que el *fitness* del grupo superara al de cada una de las células aisladas.

Se considera razonable introducir una modificación en MTG2, que consiste en suponer que la creación del grupo, es decir la formación del individuo multicelular, se concretará en las condiciones indicadas, pero con una probabilidad baja. Es decir que no alcanza para la creación del grupo cumplir con la condición de *fitness* solamente, sino que además la suerte debe acompañar el evento (“Efecto Bingo” de Peter Corning: se produce cuando justo la correcta combinación de ingredientes se presenta).

Se entiende que la modificación indicada, aproxima mejor el modelo a lo esperable en la realidad de la biósfera.

Se espera que la modificación del modelo, no tenga consecuencias significativas en el resultado final que se obtenga. Se considera que, con suficiente tiempo, todas las células terminarán especializándose y triunfarán los grupos frente a las células aisladas, como verificamos en los modelos anteriores.

Se construyó el modelo probabilístico que llamamos MTG2P y se realizaron simulaciones.

Se incorporó un nuevo parámetro: probabilidad de creación de grupo de $p_{cg}=0.5\%$. Se eligió un valor relativamente bajo de probabilidad para verificar las consecuencias del mismo y posteriormente realizar una sensibilidad de los resultados a dicho valor.

Por tanto, cuando se dan las condiciones que antes requeríamos para que se formara un grupo de 2 células a partir de células aisladas, ahora ese nacimiento del grupo tendrá una probabilidad baja de concretarse ($p_{cg}=0.5\%$)

Se consideró una población inicial de 10.000 células aisladas y se analizaron los resultados a lo largo de las generaciones.

En la figura 2.26 y 2.27, se muestra la evolución de los resultados, a medida que avanzan las generaciones.

Como se observa en la fig. 2.26, transcurridas las primeras 500 generaciones, prácticamente no se observa ninguna tendencia al agrupamiento ni a la especialización de las células. Por el contrario, se verifica que la mayoría de ellas se ubica en un esfuerzo reproductivo de $b=0.25$ correspondiente al máximo *fitness* de las células aisladas.

RESULTADOS SIMULACIÓN DEL MTG2P

LUEGO DE 500 GENERACIONES

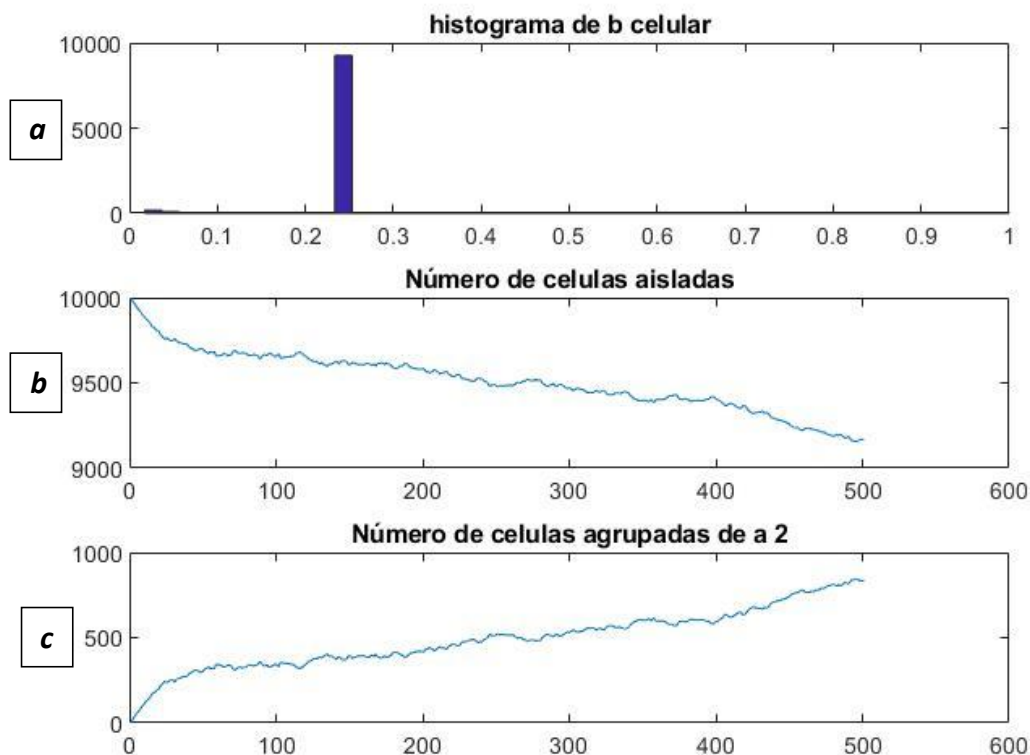


Fig. 2.26 En el panel a) se presenta el histograma de los valores de *fecundidad* de la población de células al final de la generación 500. Se observa que todas se encuentran en un entorno de $b = 0.25$ que es el esfuerzo reproductivo que maximiza el *fitness* de las células aisladas. Ese resultado es compatible con una población con la mayoría de células operando aisladas. En el panel b) vemos la evolución de la cantidad de células aisladas del Modelo y se encuentra que del orden de 9.200 células operan aisladas, de un total de 10.000 en la población. En el panel c) vemos la cantidad de células que pasaron a formar parte de un grupo. Apenas llegan a las 800 células.

Completadas las 5.000 generaciones, ya se observa claramente la tendencia de las células a agruparse y especializarse, por más que todavía algunas células se mantienen aisladas y ubicadas en su $b=0.25$ (fig. 2.27)

RESULTADOS SIMULACIÓN DEL MTG2P

LUEGO DE 5.000 GENERACIONES

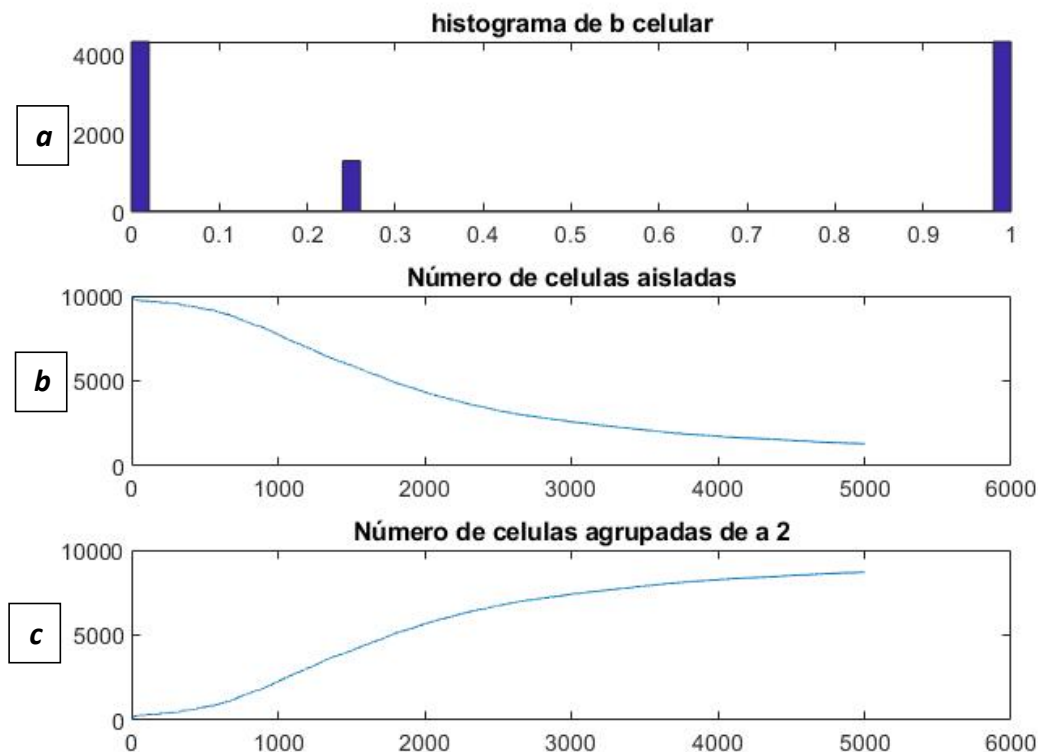


Fig. 2.27 El panel a) muestra que en la generación 5.000 ya la mayoría de células están agrupadas. Sin embargo, todavía aparecen del orden de 1.500 células ubicadas en $b = 0.25$. En los paneles b) y c) se muestra el decrecimiento sistemático del número de células aisladas en la población y el correlativo crecimiento de células agrupadas.

En las siguientes generaciones simplemente se concreta una progresiva eliminación de las células aisladas y una tendencia a que la totalidad de las células operen agrupadas y estén especializadas.

El modelo MTG2P confirmó nuestras expectativas. La incorporación de una probabilidad baja de formación de grupos no modifica los resultados finales, solo los retarda en el tiempo.

ANÁLISIS DE SENSIBILIDAD AL VALOR DE PROBABILIDAD UTILIZADO

Por último, resulta interesante verificar la sensibilidad de los resultados anteriores al valor de probabilidad de creación de grupo, p_{cg} .

Para ello repetimos las simulaciones anteriores, duplicando el valor de probabilidad utilizado en un caso y reduciendo a la mitad en el otro. Los casos en cuestión utilizaron: valores de $p_{cg}=2 * (0.5\%)$; y $p_{cg} = 0.5 * (0.5\%)$.

Se espera que estos cambios no modifiquen en el largo plazo los resultados que encontramos antes y simplemente modifiquen las constantes de tiempo con que se verifica la transición desde células aisladas a grupos.

Con una p_{cg} mayor, debería acelerarse la evolución esperada hacia el agrupamiento y la especialización de las células, respecto del caso base. Con una p_{cg} menor la evolución mencionada se debería ver enlentecida.

En las figuras 2.28 y 2.29 se presentan los resultados de la simulación.

SENSIBILIDAD CASO 1 (PROBABILIDAD DUPLICADA, $p_{cg} = 1\%$):

RESULTADOS LUEGO DE 500 GENERACIONES

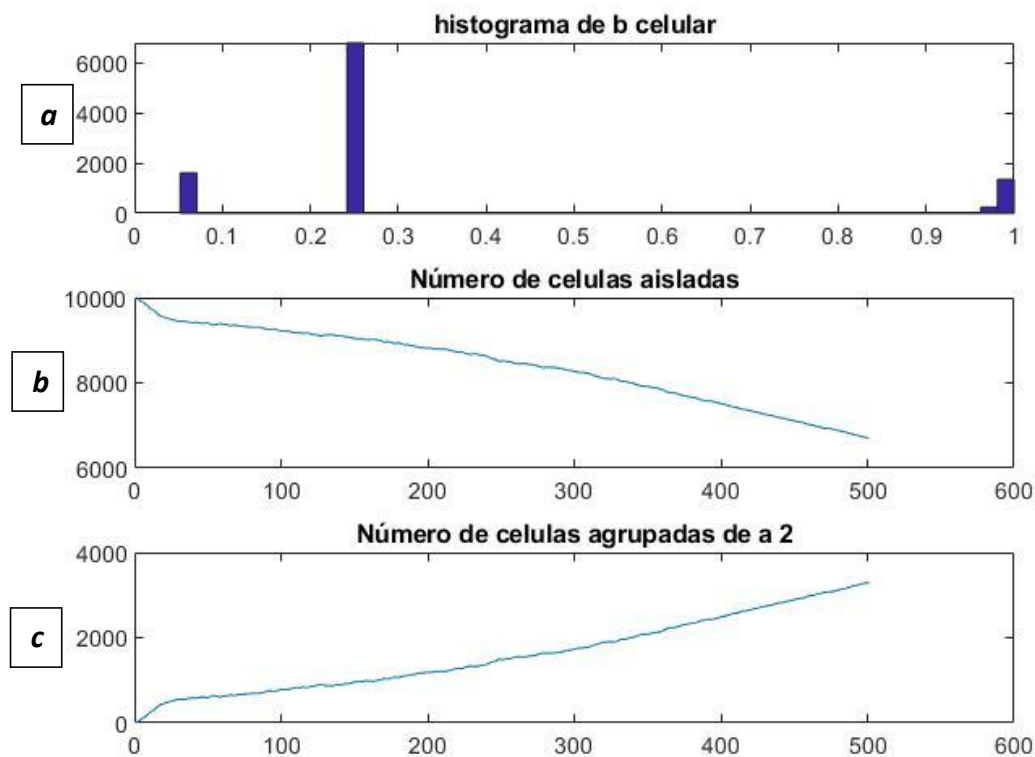


Fig. 2.28 En el panel a) se presenta el histograma de los valores de *fecundidad* de la población de células al final de la generación 500. En el panel c) ya se verifica un creciente incremento de las células agrupadas. Si bien la mayoría de células continúan aún operando aisladas (6.500 aprox.), el 35% de células ya están integradas en grupos. Se confirma que las células agrupadas están avanzando en el proceso de especialización.

Ya luego de 500 generaciones (fig. 2.28), se observa un claro avance del agrupamiento de células y más del 35% de las mismas se integraron a grupos. El histograma en ese caso muestras a la mayoría de las células ubicando su esfuerzo reproductivo en $b = 0.25$, esas corresponden a células aisladas. Las células agrupadas ubican sus esfuerzos reproductivos b en los extremos del histograma, mostrando su tendencia a especializarse en cada una de las características esenciales.

En la figura 2.29 se muestra que luego de 5000 generaciones, más del 95% de las células están agrupadas y restan algunas pocas que operan aisladas (las que aparecen en el entorno de $b = 0.25$ del histograma).

SENSIBILIDAD CASO 1 (PROBABILIDAD DUPLICADA, $p_{cg} = 1\%$)

RESULTADOS LUEGO DE 5.000 GENERACIONES

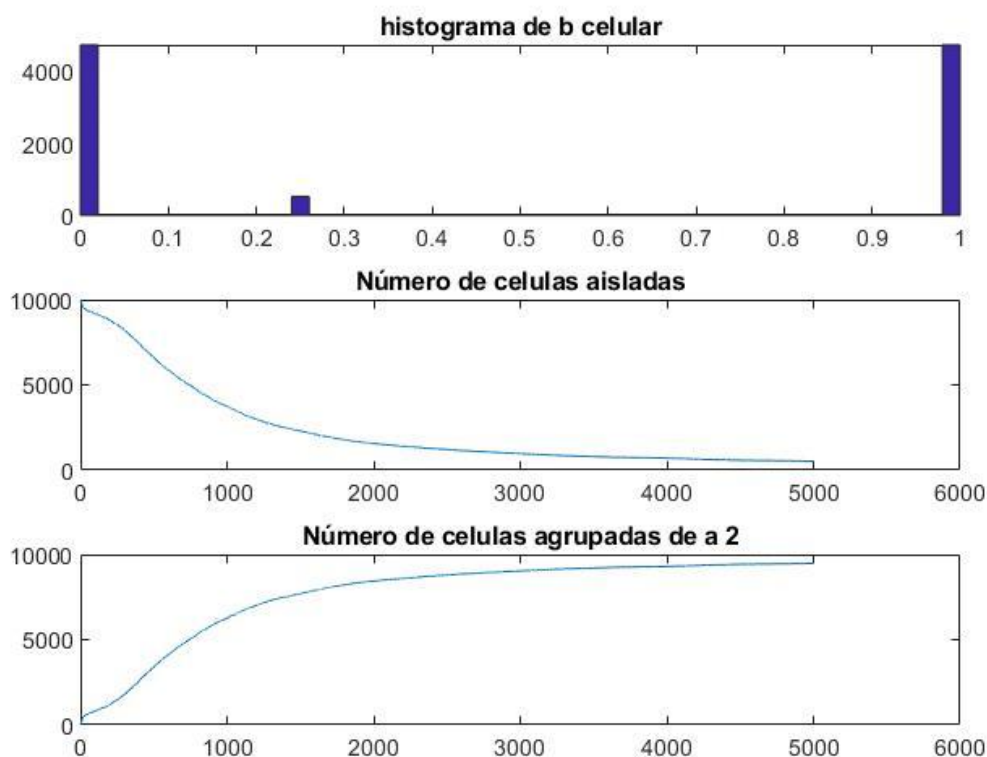


Fig. 2.29 Transcurridas 5.000 generaciones más del 95% de las células están agrupadas. Menos de 500 células aisladas ubican su esfuerzo de fecundidad alrededor de $b = 0,25$

La simulación del MTG2P realizada con una p_{cg} mayor, muestra resultados que confirman lo esperado en cuanto a que los tiempos de la transición desde células aisladas hacia grupos se acortan.

A continuación, en las figuras 2.30 y 2.31 se incluyen los resultados de la sensibilidad utilizando $p_{cg} = 0.25\%$.

SENSIBILIDAD CASO 2: Probabilidad de creación de grupo, $p_{cg} = 0.25\%$

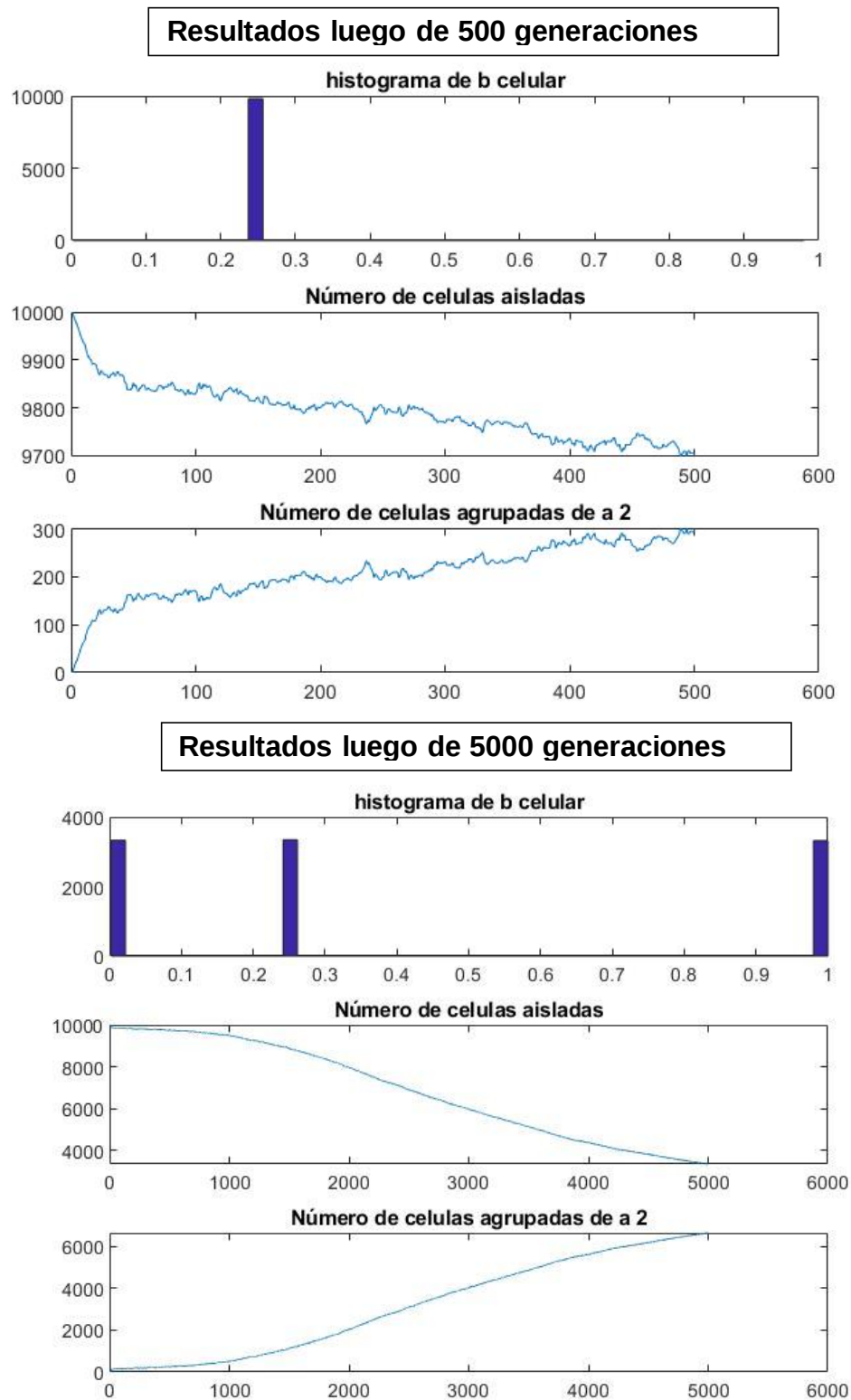


Fig. 2.30 Se presentan los resultados de la simulación al alcanzar 500 generaciones y luego su evolución hasta las 5.000 generaciones

SENSIBILIDAD CASO 2: Probabilidad de creación de grupo, $p_{cg} = 0.25\%$

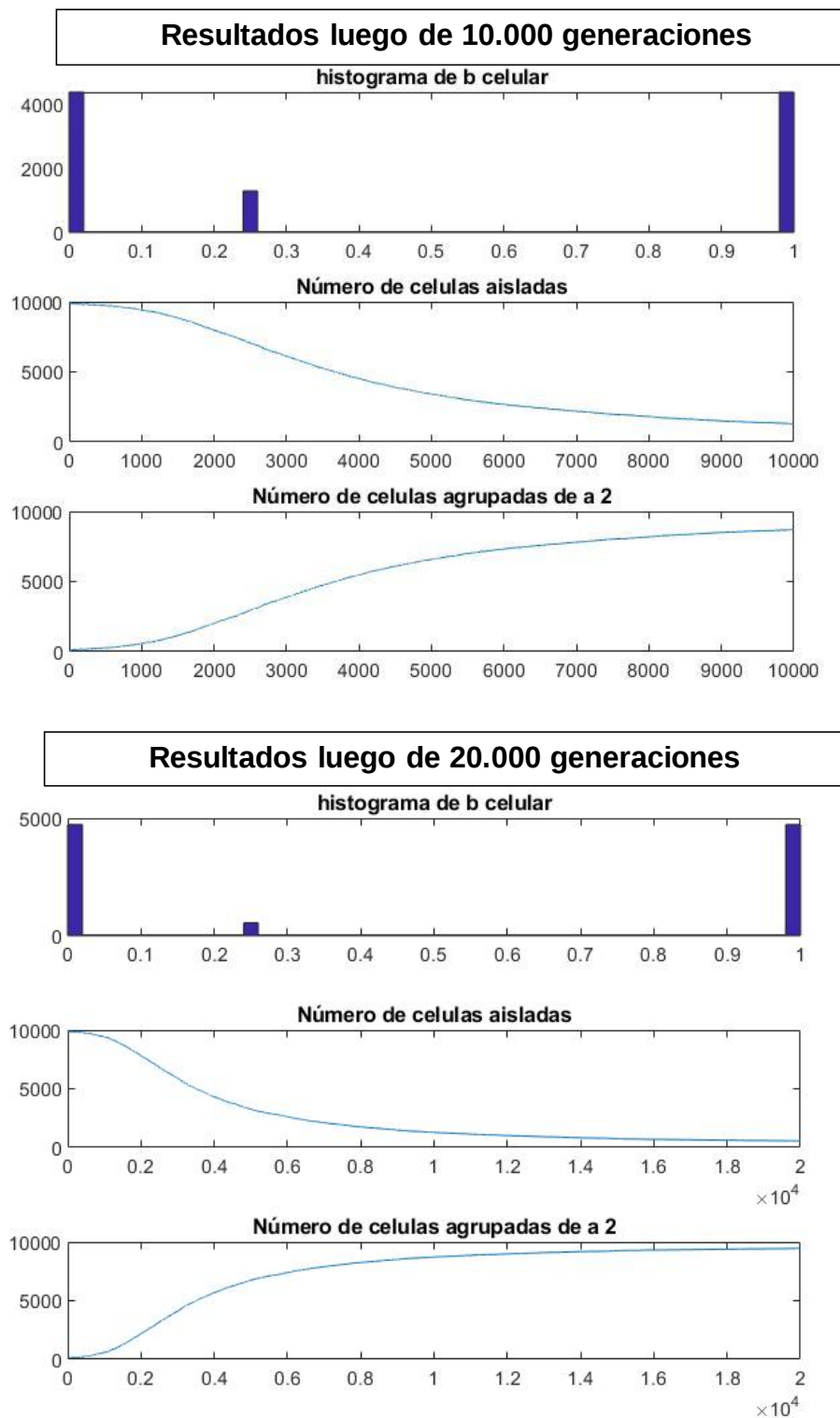


Fig. 2.31 Se presentan los resultados de la simulación cuando se alcanzan 10.000 generaciones y luego su evolución hasta las 20.000 generaciones

Como era esperable, con una probabilidad de transición mitad de la utilizada en el caso base, se mantienen los resultados antes obtenidos. Se detecta un atraso en el proceso de transición hacia los grupos. Es decir, hay que esperar un número mayor de generaciones para verificar el agrupamiento y la especialización de las células.

2.3 RESUMEN DE RESULTADOS OBTENIDOS

TABLA DE RESUMEN DE LOS RESULTADOS OBTENIDOS		
Células Aisladas		El conjunto de N células fueron ubicando paulatinamente su esfuerzo en <i>fecundidad</i> en el correspondiente al máximo <i>fitness</i> individual ($b=0.25$, $w_{max}=0.092$)
Células agrupadas a priori	G2 (2 céls.)	Evolución de las células hacia la especialización, la mitad en <i>fecundidad</i> y la otra mitad en <i>viabilidad</i> . Alcanzan el máximo <i>fitness</i> ($W=0.2546$). Las células van sacrificando su <i>fitness</i> individual para aportar al máximo <i>fitness</i> grupal
	G3 (3 céls.)	Igual que en G2 las células tienden a la especialización. Al ser un número impar de células, no pueden complementarse adecuadamente. Los grupos alcanzan su valor de <i>fitness</i> máximo ($W_{123max}=0.2304$) que es menor al logrado en G2
	G4 (4 céls.)	Igual que en G2 las células evolucionan hacia la especialización total de a pares (la mitad en <i>fecundidad</i> y la otra mitad en <i>viabilidad</i>). Los grupos vuelven a alcanzar el máximo <i>fitness</i> ($W=0.2546$)
Transición dinámica entre células aisladas y grupos de 2 células (G2)		Todas las células inicialmente aisladas, van abandonando ese estado para comenzar a funcionar agrupadas. De ese modo obtienen un valor de <i>fitness</i> grupal, mucho mayor que el alcanzable aisladas. Eso se concreta porque las células se especializan, aprovechando la convexidad de la curva tradeoff entre <i>viabilidad</i> y <i>fecundidad</i>
Transición dinámica entre células aisladas, grupos de 2 (G2) y grupos de 4 (G4)		Todas las células inicialmente aisladas, van abandonando ese estado para comenzar a funcionar agrupadas. Si bien inicialmente se forman grupos de 2 y grupos de 4 células, en el largo plazo los G4 desaparecen, operando todas las células en los G2
Transición probabilística entre células aisladas y grupos de 2 células (G2)		Se confirma que la incorporación de una probabilidad baja de que se materialice el grupo, no tiene efectos significativos en el resultado final antes obtenido. Con suficiente tiempo, todas las células terminan especializándose y finalmente triunfan los grupos frente a las células aisladas

3. MODELO DE MICHOD CORREGIDO

3.1 AJUSTES REALIZADOS AL MODELO MICHOD

Utilizando las hipótesis del modelo Michod que explicitamos, realizamos todos los cálculos y simulaciones del capítulo anterior con resultados muy interesantes, como fuera destacado antes.

Sin embargo, un aspecto que consideramos defectuoso en el modelo de Michod y entendimos conveniente modificar, fue la función tradeoff entre funciones excluyentes esenciales de las células, planteada en la ecuación (ec (3.2)).

La función tradeoff propuesta por Michod: $v = e^{-4b}$ es una buena aproximación, que como mencionamos permite encontrar resultados razonables en las simulaciones.

Con esa función cuando el esfuerzo *reproductivo* de la célula es nulo ($b=0$), el esfuerzo *vegetativo* de supervivencia es máximo $v=1$.

Sin embargo, cuando el esfuerzo *reproductivo* es máximo $b=1$, el esfuerzo *vegetativo* disminuye significativamente pero no se anula ($v=0.018$), mostrando lo que consideramos un defecto. La curva de tradeoff no está bien definida, ya que los puntos (0,1) y (1,0) deben pertenecer a la misma.

Para corregir ese aspecto en el modelo de Michod y verificar sus consecuencias, proponemos utilizar la siguiente función tradeoff:

$$v = \frac{e^{-rb} - e^{-r}}{1 - e^{-r}} \quad \text{donde el parámetro } r \text{ puede ser elegido } r=4 \text{ como antes.}$$

Se verifica con esta función el objetivo buscado. Si $b=0$ entonces es $v=1$ y en caso de $b=1$ es $v=0$.

Al nuevo modelo utilizando la función tradeoff indicada le llamamos Michod corregido (MC).

En la figura 3.1 graficamos las dos funciones tradeoff. Se observa que la corrección necesaria es pequeña.

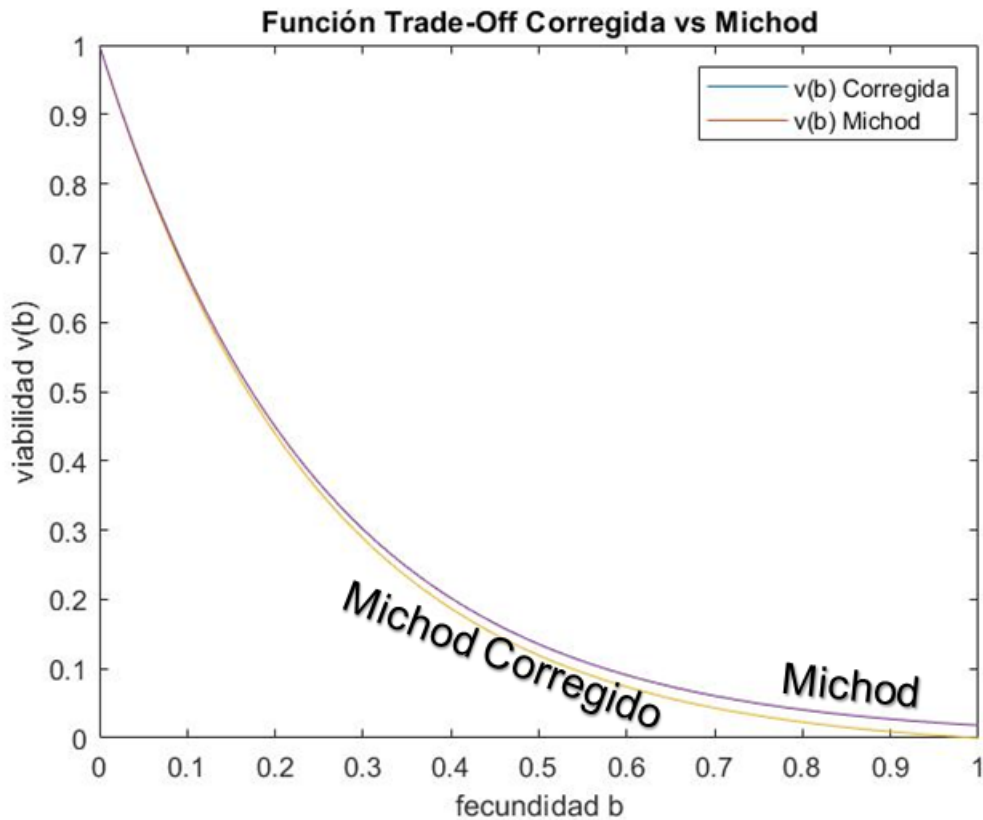


Fig. 3.1 Se grafican la función tradeoff propuesta por Michod y la función corregida en este trabajo. Se observa que los apartamientos entre ambas son muy pequeños. Las diferencias más apreciables aparecen en el entorno de $b=1$

En la figura 3.2 graficamos la función *fitness* celular correspondiente al modelo Michod y la misma función correspondiente al modelo corregido.

Se observa ahora un apartamiento más significativo del modelo de Michod respecto a lo esperado. En particular cuando $b = 1$ debería ser $v = 0$ y por tanto el *fitness* debería anularse. La curva de *fitness* del modelo corregido muestra la evolución esperada.

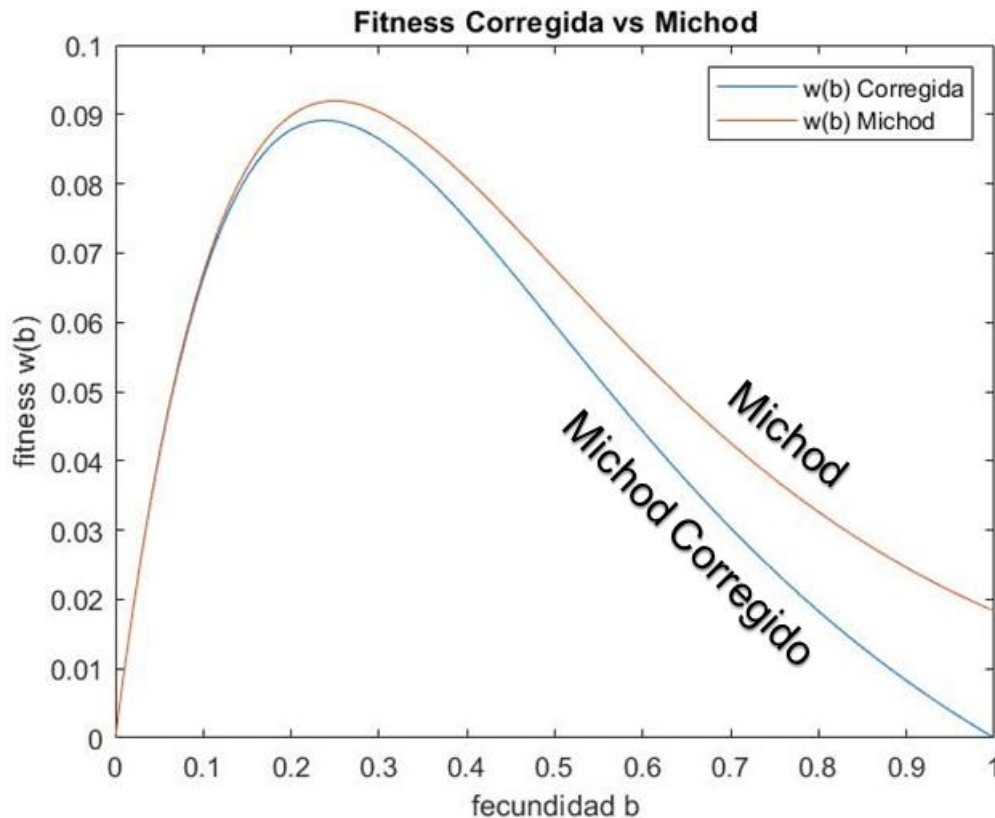


Fig. 3.2 Funciones *Fitness* de Michod y Corregida. En este caso se observa una amplificación del defecto de la función tradeoff de Michod respecto a la Corregida. Los apartamientos más importantes otra vez se encuentran en el entorno de $b=1$. Se espera que la función *fitness* se anule cuando $b=1$, y ello no ocurre en el modelo de Michod

Evidentemente el defecto en la curva de *fitness* del modelo Michod se hace significativo en el entorno de $b = 1$. Las consecuencias de este hecho se pueden apreciar, por ejemplo, cuando estudiamos una población formada por grupos de 3 células.

Sabemos en ese caso, que una de las células se especializará en $b=1$ y la otra en $b=0$, formando una complementación perfecta entre ellas. Es interesante plantearse cuál será la aplicación de esfuerzo de *fecundidad* de la tercera célula para maximizar el *fitness* del grupo

En la figura 3.3 graficamos el *fitness* de un grupo de 3 células, en función del valor b que puede adoptar la tercera célula, si las otras dos ya se especializaron. Incluimos las curvas para el caso del modelo Michod y para el Michod corregido.

Fitness del grupo de 3 células (2 ya especializadas)

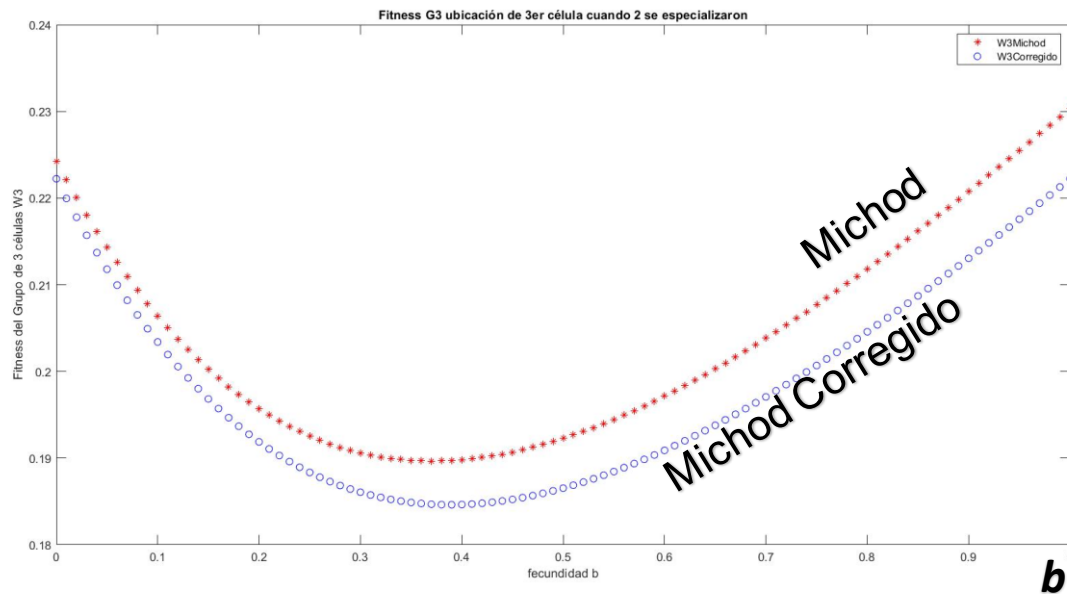


Fig. 3.3 Se grafica en un grupo de 3 células, el *fitness* grupal en función de la aplicación de esfuerzo en *fecundidad* que la tercera célula realice, considerando las otras dos células ya especializadas. Se observa que, para tener máximo *fitness* del grupo, la célula también debe especializarse. Sin embargo, en el Modelo Michod la situación no es simétrica y existe una mejora del *fitness* si la especialización se realiza en $b = 1$. Por el contrario, en el Michod Corregido existe simetría y no aparece ninguna ventaja entre especializarse con $b = 1$ o $b = 0$

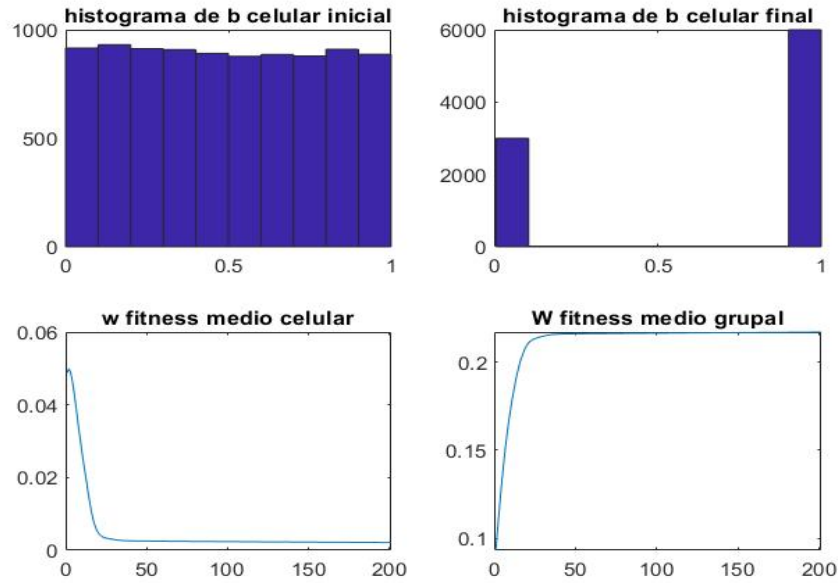
Se confirma que, en este caso, la asimetría del modelo de Michod tiene como consecuencia que, para poblaciones con grupos de 3 células, existe una ventaja inesperada en la especialización hacia $b = 1$. Como consecuencia de lo anterior, con el modelo de Michod y en el caso G3, el máximo *fitness* se obtiene siempre con 2 células especializadas en *fecundidad* y la restante en *viabilidad*.

En cambio, en el Michod corregido la fig 3.3 muestra que la curva de fitness es perfectamente simétrica y no existe una especialización preferida para la tercera célula.

Para comprobar lo anterior, realizamos varias simulaciones con el MC y grupos de a 3 células y reproducimos los resultados que presentamos antes en el capítulo 2, en la figura 2.14, para el modelo Michod. Los nuevos resultados para dos casos con idénticas condiciones, se muestran en la figura 3.4.

Modelo Agrupado con $n_g=3$ ($N=9000$; $N_{gen}=200$; $\Delta b=0.5\%$)

MODELO MICHOD CORREGIDO (Caso 1)



MODELO MICHOD CORREGIDO (Caso 2)

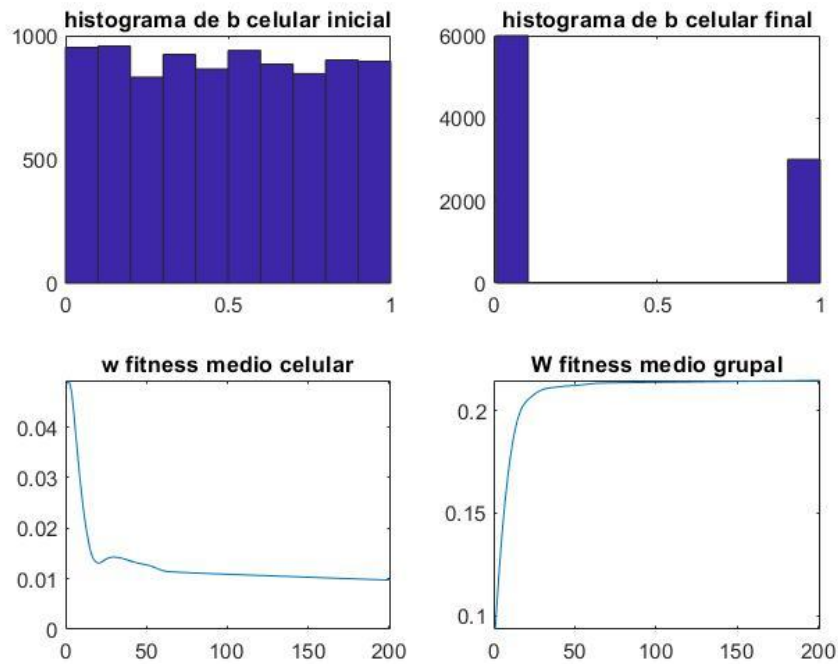


Fig. 3.4 Se muestran los resultados de dos simulaciones con grupos de a 3 células, con parámetros idénticos en ambos casos, y se observa en el histograma final del b celular, que en una caso la especialización es hacia $b = 1$ y en el otro hacia $b = 0$

Efectivamente se comprueba con el modelo MC, que el máximo *fitness* grupal para este caso, se puede obtener con un tercio de las células especializadas en *viabilidad* y dos tercios en *fecundidad*, o también cuando un tercio se especializa en *fecundidad* y dos tercios en *viabilidad*.

Sin perjuicio de lo anterior, repetimos las simulaciones realizadas en el capítulo anterior con el nuevo modelo MC, y los resultados más interesantes encontrados se mantuvieron.

Un análisis adicional y bastante interesante que hicimos sobre estos modelos con tradeoff convexo entre características celulares, se vinculó al estudio del máximo *fitness* alcanzable con individuos agrupados. A continuación, los resultados.

3.2 FUNCIÓN FITNESS DE GRUPOS - MÁXIMO FITNESS OBTENIBLE - CÉLULAS CON DOS FUNCIONES ESENCIALES PARA SOBREVIVIR

Suponemos que estamos en un mundo con células que tienen sólo dos funciones esenciales para sobrevivir: *fecundidad* “*b*” y *viabilidad* “*v*” entre las que pueden repartir su energía.

Además, entre esas características existe una función tradeoff *convexa y bien definida* (los puntos $(0,1)$ y $(1,0)$ pertenecen a la curva) como la presentada en la figura 3.5

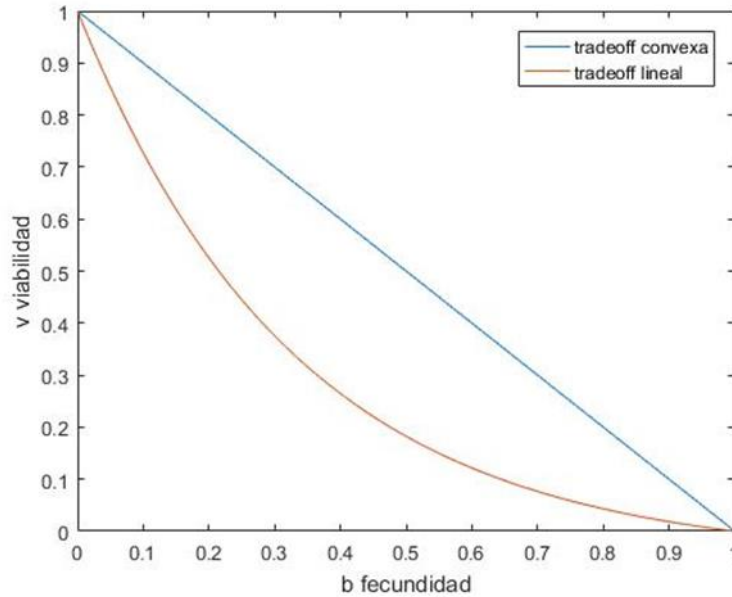


Fig. 3.5 Curva de Tradeoff convexa y curva de Tradeoff lineal

La función *fitness* celular se define como $w_1 = v \cdot b$

Adicionalmente suponemos que estas células pueden agruparse y en ese caso el *fitness* del grupo (siguiendo a Michod), se define como el producto de las medias de *viabilidades* y *fecundidades* de las células integrantes del grupo.

Nos interesa analizar cuál es el máximo *fitness* alcanzable por los grupos, y qué condiciones deben verificarse en la aplicación de esfuerzos de *viabilidad* y *fecundidad* de las células integrantes del grupo, para obtener ese *fitness*.

A continuación, en la primera parte realizamos dicho análisis para las hipótesis de *fitness* simétrico propuestas por Michod e indicadas arriba.

En la segunda parte estudiamos cómo se modifican las conclusiones anteriores, para el caso de un ejemplo de *fitness* asimétrico.

PARTE 1 - FITNESS SIMÉTRICO $W = \langle b \rangle * \langle v \rangle$ (hipótesis Michod)

En este caso la expresión del *fitness* grupal para un número de N_g células integrantes del grupo es la siguiente:

$$W_{123...N_g} = \frac{b_1 + b_2 + b_3 + \dots + b_{N_g}}{N_g} * \frac{v_1 + v_2 + v_3 + \dots + v_{N_g}}{N_g}$$

Siendo N_g el número de células del grupo en cuestión

$$W_{123...N_g} = \frac{1}{N_g^2} * (b_1 + b_2 + b_3 + \dots + b_{N_g}) * (v_1 + v_2 + v_3 + \dots + v_{N_g})$$

Todos los puntos (b_1, v_1) , (b_2, v_2) , (b_3, v_3) (b_{N_g}, v_{N_g}) pertenecen a la curva de tradeoff convexa de arriba.

La pregunta a abordar es ¿cuál es el mayor valor de fitness $W_{123...N_g}$ posible para el grupo y en qué puntos de la curva de tradeoff para cada célula se obtiene.

Sabemos por definición que si llamamos v_i' a los valores correspondientes a cada uno de los " b_i " pero ubicados en la función tradeoff lineal, se cumple que:

$v_i'(b_i) \geq v_i(b_i)$ para todo i , donde el signo de igual solo aplica en los extremos $b_i=0$ y $b_i=1$, puntos en los que coinciden las funciones tradeoff lineal y convexa.

Por lo anterior se puede plantear que:

$$W_{123...N_g} \leq \frac{1}{N_g^2} * (b_1 + b_2 + b_3 + \dots + b_{N_g}) * (v_1' + v_2' + v_3' + \dots + v_{N_g}')$$

Donde $v'(b) = 1-b$

Entonces:

$$W_{123...N_g} \leq \frac{1}{N_g^2} * (b_1 + b_2 + b_3 + \dots + b_{N_g}) * ((1 - b_1) + (1 - b_2) + \dots + (1 - b_{N_g}))$$

$$W_{123...N_g} \leq \frac{1}{N_g^2} * (b_1 + b_2 + \dots + b_{N_g}) * (N_g - (b_1 + b_2 + \dots + b_{N_g}))$$

Si llamamos $x = b_1 + b_2 + \dots + b_{N_g}$

$$W_{123...N_g} \leq \frac{1}{N_g^2} * x * (N_g - x) = W$$

para hallar el máximo derivamos W respecto de x

$$W' = \frac{1}{N_g^2} * (N_g - 2 * x) \quad x = \frac{N_g}{2}$$

$W(N_g/2) = \frac{1}{4}$ es el máximo

Se da en $b_1+b_2+\dots+b_{N_g} = \frac{N_g}{2}$ y los b_i 's = 0 o 1 $\in$ a función tradeoff lineal

Se concluye que el fitness máximo grupal $W_{123...N_g} \leq \frac{1}{4}$ y que el máximo solo se alcanza si los puntos (b,v) pertenecen a la recta $v=1-b$ es decir el tradeoff lineal y además la suma de todos los b 's del grupo debe ser igual a $N_g/2$.

Por lo anterior se deduce que un fitness máximo grupal se producirá cuando tengamos grupos con un número par de células y además en ese caso, se debe producir una especialización total con la mitad de células con $b=0$ y la otra mitad con $b=1$.

Es de destacar que el valor máximo de fitness obtenible por parte de los grupos de N_g células, es un valor fijo independiente del número de células del grupo e independiente de la función de tradeoff convexa que se elija. El máximo fitness que puede obtener cualquier grupo de estas células es $W = \frac{1}{4}$.

PARTE 2

FITNESS ASIMÉTRICO

EJEMPLO: $W = \langle b \rangle * \langle v \rangle^2$

Nos interesa analizar qué efecto tendrá en las conclusiones anteriores, el suponer que el *fitness* grupal tenga una forma asimétrica como la propuesta.

Supondremos que todo el resto de las hipótesis anteriores de este documento se mantienen y verificaremos si hay un *fitness* máximo y donde se obtiene.

Ahora la ecuación correspondiente al fitness grupal será:

$$W_{123...N_g} = \frac{b_1 + b_2 + b_3 + \dots + b_{N_g}}{N_g} * \left(\frac{v_1 + v_2 + v_3 + \dots + v_{N_g}}{N_g} \right)^2$$

Siendo N_g el número de células del grupo en cuestión

$$W_{123...N_g} = \frac{1}{N_g} * (b_1 + b_2 + b_3 + \dots + b_{N_g}) * (v_1 + v_2 + v_3 + \dots + v_{N_g})^2$$

Nuevamente podemos aplicar el razonamiento anterior.

Sabemos por definición que si llamamos v_i' a los valores correspondientes a cada uno de los " b_i " pero ubicados en la función tradeoff lineal, se cumple para todo i que:

$v'_i(\mathbf{bi}) \geq v_i(\mathbf{bi})$ para todo i , donde el signo de igual solo aplica en los extremos $b_i=0$ y $b_i=1$, puntos en los que coinciden las funciones tradeoff lineal y convexa.

Por lo anterior se puede plantear que:

$$W_{123...N_g} \leq \frac{1}{N_g^3} * (b_1 + b_2 + b_3 + \dots + b_{N_g}) * (v'_1 + v'_2 + v'_3 + \dots + v'_{N_g})^2$$

Donde $\mathbf{v'}(b)=1-b$

Entonces:

$$W_{123...N_g} \leq \frac{1}{N_g^3} * (b_1 + b_2 + b_3 + \dots + b_{N_g}) * ((1 - b_1) + (1 - b_2) + \dots + (1 - b_{N_g}))^2$$

$$W_{123...N_g} \leq \frac{1}{N_g^3} * (b_1 + b_2 + \dots + b_{N_g}) * (N_g - (b_1 + b_2 + \dots + b_{N_g}))^2$$

Si llamamos $x = b_1 + b_2 + \dots + b_{N_g}$

$$W_{123...N_g} \leq \frac{1}{N_g^3} * x * (N_g - x)^2 = W$$

para hallar el máximo derivamos W respecto de x

$$W' = \left(\frac{1}{N_g^3} \right) (3 * x^2 - 4N_g * x + N_g^2) \quad x_{max} = \frac{N_g}{3}$$

$$W(N_g/3) = \frac{4}{27} \text{ es el máximo}$$

Se da en $b_1+b_2+\dots+b_{N_g}=\frac{N_g}{3}$ y los b_i 's = 0 o 1 $\in$ a función tradeoff lineal

En la figura 3.6 graficamos la evolución del *fitness* W para el caso particular de $N_g=9$:

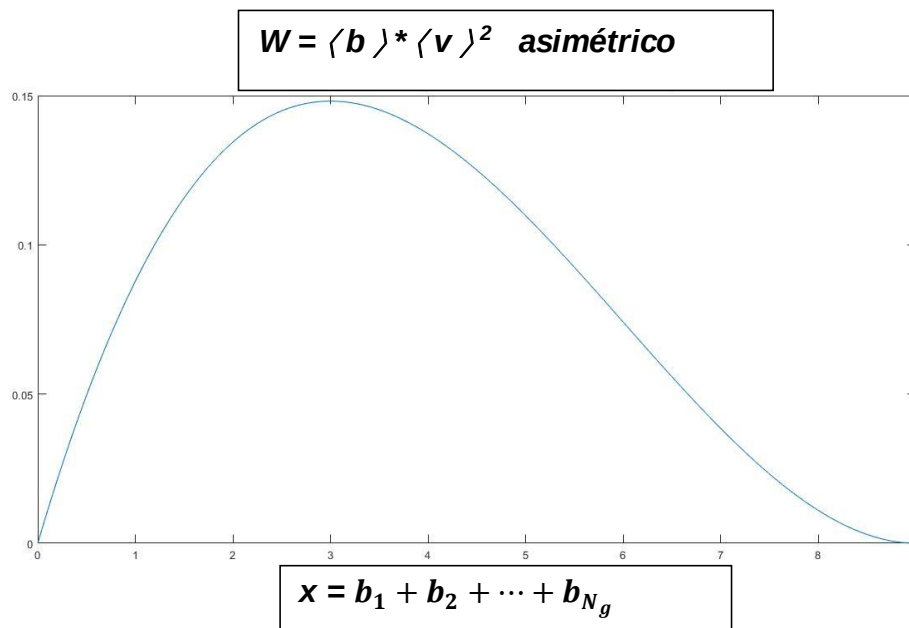


Fig. 3.6 Cuando el *fitness* de grupos es asimétrico con $W = \langle b \rangle * \langle v \rangle^2$ se confirma la existencia de un valor máximo de *fitness* = $4/27$, que se obtiene cuando un tercio de las células del grupo se especializan en *fecundidad* y dos tercios en *viabilidad*. Para el caso de $N_g = 9$, el máximo se produce con $x = 3$, es decir 3 células deben aplicar un esfuerzo de $b=1$ y el resto $b=0$

Se comprueba que en el caso del fitness $W = B * V^2$ también hay un máximo fitness alcanzable del grupo y que también es independiente de la cantidad de integrantes del grupo y de la forma de la función de tradeoff convexa.

Lo interesante ahora es que para obtener ese máximo las células deben especializarse de una forma asimétrica: un tercio de las células del grupo dedican todo su esfuerzo a la función *reproductiva* y dos tercios de ellas lo dedican a la actividad *vegetativa*.

El resultado coincide con nuestras expectativas dado que en este “medio ambiente” imaginado, la especialización en función *vegetativa* o de *viabilidad* “paga” mucho más que la función *reproductiva* por estar al cuadrado en el *fitness* W .

Evidentemente en este caso ya no será conveniente agruparse de a pares de células, y convendrá hacerlo en múltiplos de 3 para lograr la división de tareas que indicamos arriba.

Para comprobar estos resultados hicimos las simulaciones con el modelo de Michod corregido (MC), considerando en un caso una población compuesta por grupos de 2 células y en el otro caso una población agrupada de a 3 células.

Se espera que ahora en el caso del Modelo con grupos de a 2 células, el *fitness* sea menor al máximo obtenible de $4/27$ y que si los grupos son de a 3, se alcance ese máximo con una especialización de las células que apliquen: $1/3$ exclusivamente a *b*'s y $2/3$ a *v*'s.

Para el caso de *fitness* simétrico la situación debería ser diferente, obteniéndose un *fitness* cercano a $1/4$ cuando estoy con G2 y la mitad de células especializadas en *b*'s y la otra en *v*'s.

SIMULACIONES CON EL MODELO DE MICHOD CORREGIDO

VERIFICACION DEL COMPORTAMIENTO DEL MÁXIMO FITNESS

Consideramos una población de 9.000 células en dos condiciones: agrupadas de a 2 y agrupadas de a 3.

Como lo realizado en el capítulo anterior a cada célula inicialmente se le asigna un valor de *fecundidad* aleatorio según una distribución uniforme y posteriormente se hace competir a los grupos (en un caso grupos de 2 y en el otro grupos de 3 células) según su *fitness* a lo largo de varias generaciones.

Para comprobar los resultados encontrados analíticamente, se realizaron las simulaciones considerando las dos posibles definiciones del *fitness* de los grupos analizadas.

La primera definición es el caso simétrico, donde el *fitness* del grupo es simplemente el producto de la fecundidad y la viabilidad $W = B * V$.

En la segunda definición asumimos un *fitness* de grupo asimétrico: $W = B * V^2$. En este caso el “peso” de la viabilidad en el *fitness* es mucho mayor que el de la fecundidad.

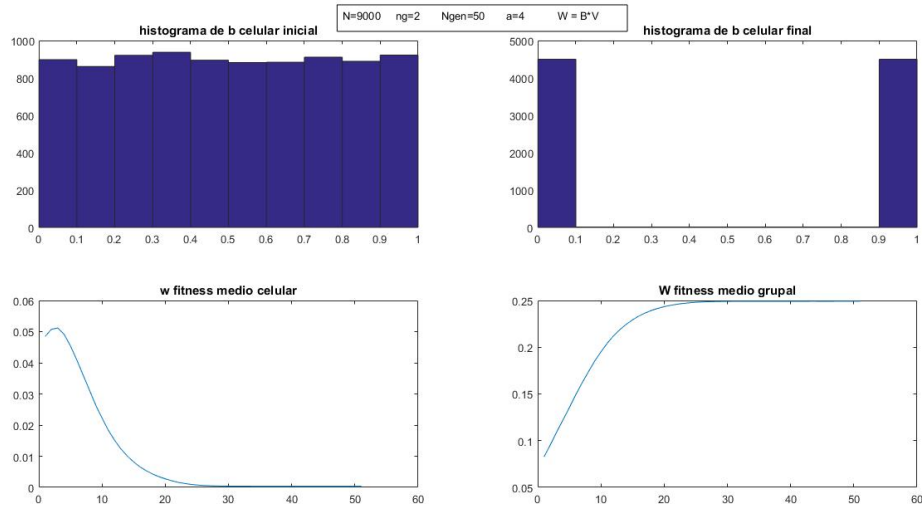
CASO FITNESS SIMÉTRICO $W = B * V$

A continuación, se muestran los resultados obtenidos en la simulación para el caso de definición del *fitness* simétrico.

En primer lugar, para una población de grupos integrados por 2 células y luego para una población de grupos conformados por 3 células.

En la figura 3.7 se presentan los resultados de la simulación para los dos casos analizados

Resultados para grupos con $n_g=2$ (*fitness* simétrico)



Resultados para grupos con $n_g=3$ (*fitness* simétrico)

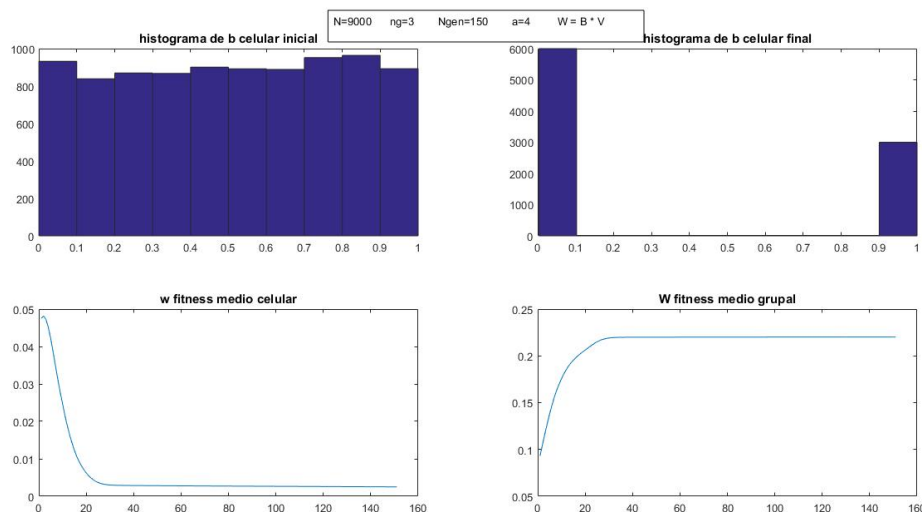


Fig. 3.7 En las gráficas de arriba para $n_g=2$ se verifica que se alcanza el máximo *fitness* grupal $W=0.25$, cuando se materializa la especialización total y simétrica de las células. En las gráficas de abajo para $n_g=3$ se observa que los grupos no logran alcanzar el máximo *fitness* grupal ($W=0.25$). Alcanzan un máximo $W=0.23$ con una especialización asimétrica

Se verifica que se alcanza el *fitness* máximo teórico con agrupaciones de a 2 células equilibradamente especializadas y el valor se confirma en $W_{max}=1/4$.

También se confirma que si los grupos están conformados por 3 células, aunque se produce especialización y división de trabajo, el grupo no consigue alcanzar el valor de *fitness* máximo posible para los grupos.

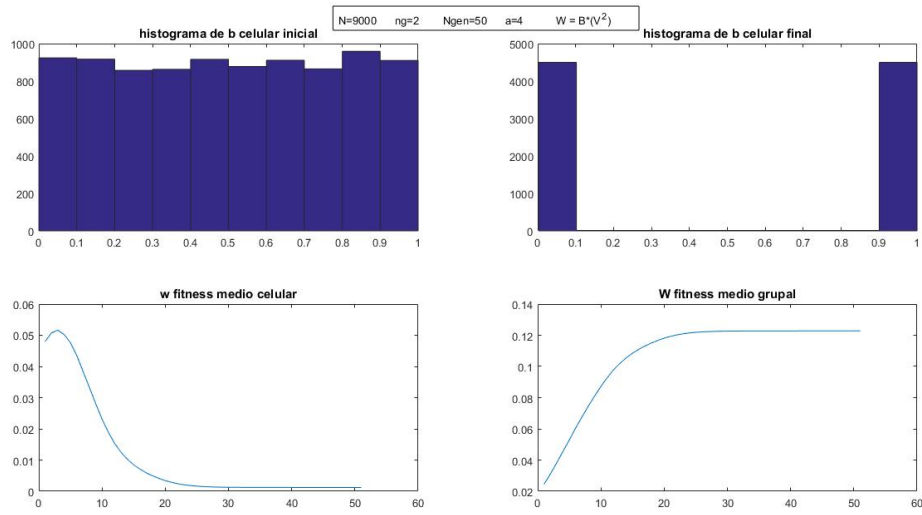
CASO FITNESS ASIMÉTRICO $W = B * V^2$

En la figura 3.8, se muestran los resultados obtenidos en la simulación para el caso de definición del *fitness* asimétrico. Para una población de grupos de 2 células y luego para una población de grupos conformados por 3 células

Se verifica que se alcanza el *fitness* máximo teórico con agrupaciones de a 3 células especializadas, $1/3$ en fecundidad ($b's$) y $2/3$ en viabilidad ($v's$) y el valor se confirma en $W_{max} = 4/27$.

Además, se observa que cuando los grupos se conforman con dos células, aunque se produce especialización y división de trabajo, no logran alcanzar el *fitness* máximo posible, confirmando los resultados analíticos hallados.

Resultados para grupos con $n_g=2$ (*fitness* asimétrico)



Resultados para grupos con $n_g=3$ (*fitness* asimétrico)

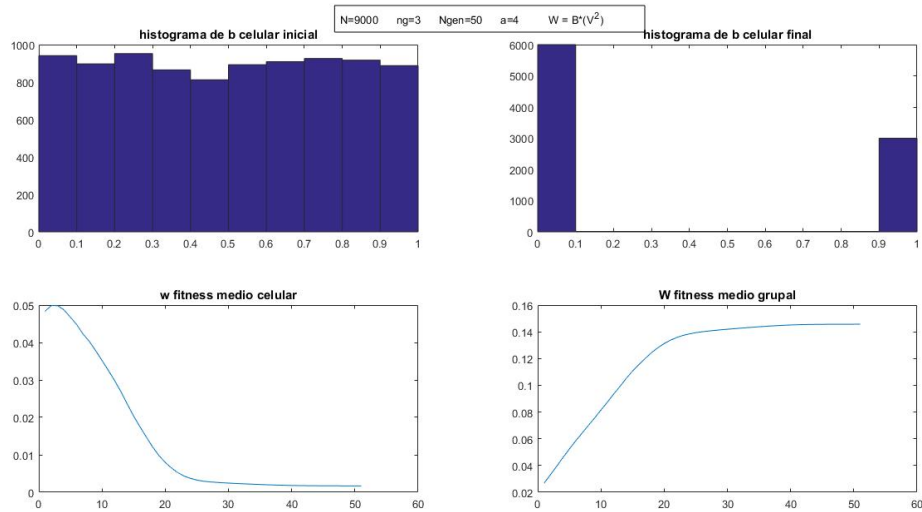


Fig. 3.8 En las gráficas de arriba para $n_g=2$ se verifica que los grupos no alcanza el máximo *fitness* grupal alcanzable de $W=4/27$, aun cuando se produce especialización y división de trabajo. Con los grupos de 3 células se alcanza el máximo *fitness* con una especialización asimétrica (verificando el cálculo analítico).

3.3 FUNCIÓN FITNESS DE GRUPOS - MÁXIMO FITNESS OBTENIBLE - CÉLULAS CON TRES FUNCIONES ESENCIALES PARA SOBREVIVIR

Supongamos ahora que estamos en un mundo con células que tienen sólo tres funciones excluyentes esenciales para sobrevivir: “x”, “y” y “z” entre las que pueden repartir su energía.

Además, también supondremos que entre esas características existe una función tradeoff convexa y bien definida (los puntos (0,0,1), (0,1,0) y (0,0,1) pertenecen a la curva), como supusimos antes.

Por analogía con lo anterior, la función fitness celular se define como $W_1 = x * y * z$

Adicionalmente suponemos que estas células pueden agruparse y en ese caso el *fitness* del grupo (siguiendo a Michod), se define como el producto de las medias de las tres características de las células integrantes del grupo:

FITNESS SIMÉTRICO $W = \langle x \rangle * \langle y \rangle * \langle z \rangle$

Igual que antes calculemos el máximo fitness alcanzable suponiendo las células en grupos de N_g integrantes.

El fitness del grupo será:

$$W_{1,2,...N_g} = \frac{x_1 + x_2 + \dots + x_{N_g}}{N_g} * \frac{y_1 + y_2 + \dots + y_{N_g}}{N_g} * \frac{z_1 + z_2 + \dots + z_{N_g}}{N_g}$$

$$W_{1,2,...N_g} = \frac{1}{N_g^3} (x_1 + x_2 + \dots + x_{N_g})(y_1 + y_2 + \dots + y_{N_g})(z_1 + z_2 + \dots + z_{N_g})$$

Igual que antes si z' se ubica en la función tradeoff lineal: $z' = 1 - x - y$

Se cumplirá que $z'_i(x_i, y_i) \geq z_i(x_i, y_i)$ donde el signo de igual vale para x 's e y 's pertenecientes a la función lineal de arriba y además $(x+y) \leq 1$

Utilizando lo de arriba acotamos el fitness grupal:

$$W_{1,2,...N_g} \leq \frac{1}{N_g^3} (x_1 + x_2 + \dots + x_{N_g})(y_1 + y_2 + \dots + y_{N_g}) [(1 - x_1 - y_1) + (1 - x_2 - y_2) + \dots + (1 - x_{N_g} - y_{N_g})]$$

$$W_{1,2,\dots,N_g} \leq \frac{1}{N_g^3} (x_1 + x_2 + \dots + x_{N_g})(y_1 + y_2 + \dots + y_{N_g}) [N_g - (x_1 + x_2 + \dots + x_{N_g}) - (y_1 + y_2 + \dots + y_{N_g})]$$

Si llamamos $x_1 + x_2 + \dots + x_{N_g} = x$ $y_1 + y_2 + \dots + y_{N_g} = y$

$$W_{1,2,\dots,N_g} \leq \frac{1}{N_g^3} xy (N_g - x - y) = W_{tradeofflineal} = W_l$$

Para hallar el máximo debemos ver donde se anula las derivadas parciales

$$\frac{\partial w_l}{\partial x} = \frac{y}{N_g^3} (N_g - y - 2x) = 0$$

$$\frac{\partial w_l}{\partial y} = \frac{x}{N_g^3} (N_g - x - 2y) = 0$$

Los puntos críticos con valores de x o y iguales a cero no son interesantes porque W_l se anula en ese caso. Por tanto, nos centramos en la anulación de ambos paréntesis y se obtiene;

$$2x + y = N_g$$

$$x + 2y = N_g$$

Restando las ecuaciones surge que $x - y = 0$ de donde $x = y$

$$\text{Sustituyendo } 3x = N_g \quad x = y = \frac{N_g}{3}$$

Para hallar el valor de máximo fitness alcanzable por los grupos, sustituimos:

$$W_{l\left(\frac{N_g}{3}, \frac{N_g}{3}\right)} = \frac{1}{N_g^3} \frac{N_g}{3} \frac{N_g}{3} \left(N_g - \frac{N_g}{3} - \frac{N_g}{3}\right) = \frac{1}{3^2 N_g} \left(\frac{N_g}{3}\right) = \frac{1}{3^3}$$

$$W_{l\left(\frac{N_g}{3}, \frac{N_g}{3}\right)} = \frac{1}{3^3}$$

máximo fitness alcanzable

es independiente de N_g y de la función tradeoff que se elija

Para alcanzar el máximo fitness posible las células integrantes del grupo deben cumplir que:

$$x_1 + x_2 + \dots + x_{N_g} = \frac{N_g}{3}$$

$$y_1 + y_2 + \dots + y_{N_g} = \frac{N_g}{3}$$

$$z_1 + z_2 + \dots + z_{N_g} = \frac{N_g}{3}$$

Y además todas las células deben ubicar su esfuerzo x_i , y_i y z_i en la función de tradeoff lineal, es decir pueden tener los valores extremos de especialización, es decir valores iguales a cero o a uno.

Como era esperable para alcanzar el *fitness* máximo los grupos tienen que tener un número de integrantes igual a 3 o múltiplos de 3, y en esos casos sus células deben repartir su esfuerzo en tercios entre las tres características esenciales para la supervivencia.

3.4 FUNCIÓN FITNESS DE GRUPOS - MÁXIMO FITNESS OBTENIBLE - CÉLULAS CON n FUNCIONES ESENCIALES PARA SOBREVIVIR

Siguiendo idéntico procedimiento que antes, suponemos que las n características esenciales para la supervivencia de cada célula son:

$$\alpha^{(1)} \alpha^{(2)} \dots \alpha^{(n)}$$

Si los grupos están integrados por N_g células, el fitness según Michod es:

$$W_{1,2,\dots,N_g} = \frac{(\alpha_1^{(1)} + \alpha_2^{(1)} + \dots + \alpha_{N_g}^{(1)})}{N_g} * \frac{(\alpha_1^{(2)} + \alpha_2^{(2)} + \dots + \alpha_{N_g}^{(2)})}{N_g} * \dots * \frac{(\alpha_1^{(n)} + \alpha_2^{(n)} + \dots + \alpha_{N_g}^{(n)})}{N_g}$$

$$\begin{aligned} W_{1,2,\dots,N_g} \leq \frac{1}{N_g^n} & \left(\alpha_1^{(1)} + \alpha_2^{(1)} + \dots + \alpha_{N_g}^{(1)} \right) \left(\alpha_1^{(2)} + \alpha_2^{(2)} + \dots + \alpha_{N_g}^{(2)} \right) \dots \left(\alpha_1^{(n-1)} \right. \\ & \left. + \alpha_2^{(n-1)} + \dots + \alpha_{N_g}^{(n-1)} \right) \left[\left(1 - \alpha_1^{(1)} - \alpha_1^{(2)} - \dots - \alpha_1^{(n-1)} \right) \right. \\ & \left. + \left(1 - \alpha_2^{(1)} - \alpha_2^{(2)} - \dots - \alpha_2^{(n-1)} \right) + \dots \right. \\ & \left. + \left(1 - \alpha_{N_g}^{(1)} - \alpha_{N_g}^{(2)} - \dots - \alpha_{N_g}^{(n-1)} \right) \right] \end{aligned}$$

$$W_{1,2,\dots,N_g} \leq \frac{1}{N_g^n} \left(\alpha_1^{(1)} + \alpha_2^{(1)} + \dots + \alpha_{N_g}^{(1)} \right) \left(\alpha_1^{(2)} + \alpha_2^{(2)} + \dots + \alpha_{N_g}^{(2)} \right) \dots \left(\alpha_1^{(n-1)} + \alpha_2^{(n-1)} + \dots + \alpha_{N_g}^{(n-1)} \right) \left[N_g - \left(\alpha_1^{(1)} + \alpha_2^{(1)} + \dots + \alpha_{N_g}^{(1)} \right) - \left(\alpha_1^{(2)} + \alpha_2^{(2)} + \dots + \alpha_{N_g}^{(2)} \right) - \dots - \left(\alpha_1^{(n-1)} + \alpha_2^{(n-1)} + \dots + \alpha_{N_g}^{(n-1)} \right) \right]$$

Si definimos:

$$x_1 = \alpha_1^{(1)} + \alpha_2^{(1)} + \dots + \alpha_{N_g}^{(1)};$$

$$x_2 = \alpha_1^{(2)} + \alpha_2^{(2)} + \dots + \alpha_{N_g}^{(2)}$$

$$x_{n-1} = \alpha_1^{(n-1)} + \alpha_2^{(n-1)} + \dots + \alpha_{N_g}^{(n-1)}$$

$$W_{1,2,\dots,N_g} \leq \frac{1}{N_g^n} x_1 x_2 \dots x_{n-1} (N_g - x_1 - x_2 - \dots - x_{n-1}) = W_l$$

El signo de igual vale cuando las células se ubican en la función tradeoff lineal W_l

Debemos evaluar las derivadas parciales para determinar el valor máximo:

Para x_1 :

$$\frac{\partial W_l}{\partial x_1} = \frac{1}{N_g^n} [(x_2 \dots x_{n-1})(N_g - x_1 - x_2 - \dots - x_{n-1}) + (x_1 x_2 \dots x_{n-1})(-1)]$$

$$\frac{\partial W_l}{\partial x_1} = \frac{1}{N_g^n} [(x_2 \dots x_{n-1})(N_g - 2x_1 - x_2 - \dots - x_{n-1})]$$

Idem para el resto de las variables;

$$\frac{\partial W_l}{\partial x_2} = \frac{1}{N_g^n} [(x_1 x_3 \dots x_{n-1})(N_g - x_1 - 2x_2 - \dots - x_{n-1})]$$

Para un x_h genérico:

$$\frac{\partial W_l}{\partial x_h} = \frac{1}{N_g^n} [(x_1 x_3 \dots x_{h-1} x_{h+1} \dots x_{n-1})(N_g - x_1 - x_2 - \dots - 2x_h \dots - x_{n-1})]$$

Para x_{n-1} ;

$$\frac{\partial W_l}{\partial x_{n-1}} = \frac{1}{N_g^n} [(x_1 x_3 \dots x_{h-1} x_{h+1} \dots x_{n-2}) (N_g - x_1 - x_2 - \dots - x_h \dots - 2x_{n-1})]$$

Igual que antes los puntos de interés surgen de anular el segundo paréntesis en todas las ecuaciones. El sistema queda:

$$2x_1 + x_2 + \dots + x_{n-1} = N_g$$

$$x_1 + 2x_2 + \dots + x_{n-1} = N_g$$

$$x_1 + x_2 + \dots + 2x_h + x_{h+1} + \dots + x_{n-1} = N_g$$

$$x_1 + x_2 + \dots + x_h + 2x_{h+1} + \dots + x_{n-1} = N_g$$

$$x_1 + x_2 + \dots + x_h + x_{h+1} + \dots + 2x_{n-1} = N_g$$

Restando dos a dos las ecuaciones, se puede ver por ejemplo para una x_h genérica:

$$x_h - x_{h+1} = 0 \rightarrow x_h = x_{h+1} \quad \forall x_h \quad \text{con } h=1, 2, \dots, (n-1)$$

Resolviendo en una ecuación:

$$x_h + x_h + \dots + 2x_h + x_h + \dots + x_h = N_g$$

$$n x_h = N_g \rightarrow x_h = \frac{N_g}{n} \quad \forall h \quad \text{con } h=1, 2, \dots, (n-1)$$

Calculemos el fitness máximo alcanzable por los grupos:

$$W_{l(\frac{N_g}{n}, \frac{N_g}{n}, \dots, \frac{N_g}{n})} = \frac{1}{N_g^n} * \frac{N_g^{n-1}}{n^{n-1}} * (N_g - \frac{N_g}{n} - \frac{N_g}{n} - \dots - \frac{N_g}{n})$$

$$W_{l(\frac{N_g}{n}, \frac{N_g}{n}, \dots, \frac{N_g}{n})} = \frac{1}{N_g^n} * \frac{N_g^{n-1}}{n^{n-1}} * (N_g - \frac{(n-1)N_g}{n})$$

$$W_{l(\frac{N_g}{n}, \frac{N_g}{n}, \dots, \frac{N_g}{n})} = \frac{1}{N_g^n} * \frac{N_g^{n-1}}{n^{n-1}} * \frac{N_g}{n}$$

$$W_{max} = \frac{1}{n^n}$$

El fitness máximo alcanzable no depende de la función tradeoff convexa elegida ni tampoco del número N_g de integrantes del grupo

Para alcanzar el máximo *fitness* del grupo las células integrantes del mismo deben ubicar su esfuerzo en el tradeoff lineal, es decir con valores de cero y uno, y además deben cumplir que:

$$\alpha_1^{(h)} + \alpha_2^{(h)} + \dots + \alpha_{N_g}^{(h)} = \frac{N_g}{n}$$

En estos casos las células deben repartir su esfuerzo equitativamente entre las n características esenciales para la supervivencia.

Por tanto, se demuestra que el resultado encontrado antes para dos y tres características esenciales, es general y válido para n características.

4. CONCLUSIONES

El presente trabajo planteó el objetivo de aproximarnos a comprender los mecanismos a través de los cuales, entidades independientes capaces de sobrevivir por sí solas, en determinado momento se unen en grupos creando una entidad de mayor nivel, y a partir de ese momento se especializan y dividen trabajo, cooperando para tener un *fitness* de grupo mayor en el nuevo organismo.

Para ello nos basamos en conceptos aportados por R Michod (2006), donde se destaca que el *fitness* de una unidad evolutiva puede entenderse en términos de dos componentes básicos: *fecundidad* (*reproducción*) y *viabilidad* (*supervivencia*). El tradeoff de esos componentes del *fitness*, tiene especial interés en la transición desde una vida unicelular a otra multicelular.

Inspirados en esos conceptos, construimos el modelo de un Micromundo, que podría corresponder a un estado primigenio de la evolución de la vida en nuestro planeta.

Llamamos Micromundo, a un ambiente en el cual su biósfera está integrada únicamente, por un tipo de células muy sencillas, con interacción entre ellas también sencillas.

Nuestro Micromundo está compuesto por N células todas del mismo tipo. Las células pueden desarrollar solo dos funciones excluyentes esenciales (*fecundidad* y *viabilidad*), necesarias para sobrevivir. Entre dichas funciones deben repartir su esfuerzo vital. Si realiza muy bien una de ellas, necesariamente la otra se realizará deficitariamente.

Existe una función tradeoff entre esas características vitales de las células, que hemos considerado *convexa*.

A las células se les asignó un *fitness* determinado como el producto del esfuerzo aplicado a cada una de las 2 funciones esenciales.

También admitimos la posibilidad de que las células actúen agrupadas, y en ese caso el *fitness* grupal es el producto de los valores medios de *fecundidad* y *viabilidad* de las células componentes del grupo.

En este Micromundo primitivo, los individuos (las células aisladas y los eventuales grupos de ellas), deambulan en su medio ambiente hasta encontrarse con otro individuo, con el que compiten por recursos en base a su *fitness*. El ganador se reproduce y el perdedor muere.

Podríamos haber elegido otras formas de evolución de la población, que seguramente no modificarían los resultados alcanzados. Una alternativa razonable que podríamos haber utilizado, sería suponer que cada individuo se reproduce con probabilidad proporcional a su *fitness*.

En este Micromundo que podemos llamar *Micromundo 2* (por las 2 funciones excluyentes esenciales de sus células), realizamos distintas simulaciones con diferentes condiciones.

Las conclusiones alcanzadas se basan en las hipótesis antes indicadas y de ellas se destacan: a) la *convexidad de la curva de tradeoff* entre funciones excluyentes esenciales de las células y b) la aditividad de la *fecundidad B* y *viabilidad V* grupales, respecto a los valores de las células componentes del grupo.

Las conclusiones alcanzadas fueron:

CONCLUSIONES EN MICROMUNDO 2

- Se encuentra una tendencia natural hacia la cooperación y especialización de las células cuando se integran en grupos, favoreciendo la creación de entidades de mayor nivel (grupos multicelulares)
- En el *Micromundo 2*, cuando la función tradeoff convexa está bien definida (los puntos (0,1) y (1,0) pertenecen a la curva), el valor máximo de *fitness* obtenible por parte de los grupos de N_g células, es un valor fijo independiente del número de células del grupo, e independiente de la función de tradeoff convexa que se elija. El máximo *fitness* que puede obtener cualquier grupo de estas células es $W = \frac{1}{4}$.
- El *fitness* máximo grupal se alcanzará, cuando tengamos grupos con un número par de células y además en ese caso, se debe producir una especialización y complementación total de las células integrantes del grupo, con la mitad de ellas aplicando un esfuerzo de *fecundidad* $b=0$ y la otra mitad con $b=1$. En este caso se ha creado una entidad de mayor nivel (el grupo), que operará como individuo. Las células componentes han cedido su *fitness* individual para el mejor desempeño grupal y su destino estará definitivamente ligado al del grupo.
- Existe fuerte incentivo en el *Micromundo 2* para que, en una población de células aisladas, aparezca el agrupamiento de 2 células por el importante incremento en el *fitness* que se obtiene, respecto al funcionamiento aislado de las células. En ese caso, ambas células del grupo cooperan y

se especializan complementariamente, para obtener el fitness grupal máximo ya mencionado de $W = 0.25$, que es mucho mayor que el máximo fitness de células aisladas ($w = 0.09$).

- No existen incentivos extras, por el lado del *fitness*, para agrupamientos con un número de células distinto a 2. En efecto, si bien todos los grupos tienen *fitness* mucho mayores que el correspondiente a células aisladas, el valor máximo de *fitness* alcanzable por los grupos, en cualquier caso, no supera al obtenible por los grupos con 2 células. La posibilidad de que un grupo de 2 células modifique sus integrantes, no agrega ninguna sinergia al conjunto
- En el *Micromundo 2* los grupos con número impar de células, no logran alcanzar el valor máximo de *fitness* obtenible, por lo que es esperable que no prosperen.

Los resultados encontrados en el *Micromundo 2*, naturalmente derivan de las hipótesis utilizadas en la construcción de ese Modelo que fueron resumidas arriba.

Sin embargo, como lo expresáramos antes, para verificar el patrón evolutivo que nos interesaba encontrar, correspondiente a la transición desde células aisladas a grupos de células con especialización y división de trabajo, dos hipótesis fueron esenciales: a) la *convexidad* de la curva tradeoff entre funciones celulares esenciales; b) la aditividad de la *fecundidad B* y *viabilidad V* grupales, respecto a los valores de las células componentes del grupo.

Una variación interesante que realizamos, que modifica parte de las conclusiones anteriores, fue considerar un *Micromundo 2 Asimétrico*.

Supusimos que en *Micromundo 2 Asimétrico* se cumplen todas las hipótesis de *Micromundo 2*, salvo que la definición del *fitness* grupal es asimétrica. Se supone que $W = B * V^2$

Las conclusiones que obtuvimos en este caso, fueron las siguientes:

CONCLUSIONES EN MICROMUNDO 2 ASIMÉTRICO

- Se mantiene la tendencia natural hacia la cooperación y especialización de las células cuando se integran en grupos, favoreciendo la creación de entidades de mayor nivel (grupos multicelulares)
- Se comprueba igual que antes, que cuando la función tradeoff está bien definida, también hay un máximo fitness alcanzable del grupo: $W = \frac{4}{27}$ y que es independiente de la cantidad de integrantes del grupo y de la forma de la función de tradeoff convexa.
- Lo interesante ahora es que, para obtener ese máximo, las células en el grupo deben especializarse de una forma asimétrica: un tercio de ellas dedican todo su esfuerzo a la *fecundidad* y dos tercios lo dedican a la *viabilidad*.
- El resultado coincide con nuestras expectativas dado que en este Micromundo imaginado, la especialización en *viabilidad* “paga” mucho más que la *fecundidad*, por estar al cuadrado en el *fitness* W .
- En este caso, ya no serán convenientes agrupamientos de células de a pares, y convendrá hacerlo en múltiplos de **3** para lograr la división de tareas que maximiza el *fitness* grupal.

Otra variación que nos pareció interesante analizar, fue la modificación en *Micromundo 2*, de la hipótesis correspondiente a que las células incluidas en ese Micromundo, tienen únicamente 2 funciones excluyentes esenciales para desarrollar.

En forma natural podemos imaginar la construcción de un *Micromundo 3*, donde sus células tengan 3 funciones excluyentes esenciales para desarrollar. Si adicionalmente en ese Modelo, mantenemos el resto de las hipótesis utilizadas antes (tradeoff convexo entre funciones, fitness celular es el producto de los 3 esfuerzos aplicados en las funciones, fitness grupal aditivo definido como producto de promedios de los componentes de fitness celulares), nos interesó analizar y a continuación se presenta, como cambiarían las conclusiones antes encontradas para este caso diferente:

CONCLUSIONES EN MICROMUNDO 3

- Se verifica una tendencia natural hacia la cooperación y especialización de las células cuando se integran en grupos, favoreciendo la creación de entidades de mayor nivel (grupos multicelulares)
- En el *Micromundo 3*, cuando la función tradeoff convexa está bien definida (los puntos (0,0,1), (0,1,0) y (1,0,0) pertenecen a la curva), el valor máximo de *fitness* obtenible por parte de los grupos de N_g células, es un valor fijo independiente del número de células del grupo, e independiente de la función de tradeoff convexa que se elija. El máximo *fitness* que puede obtener cualquier grupo de estas células es $W = \frac{1}{3^3}$.
- El *fitness* máximo grupal se alcanza en los grupos que tienen un número de integrantes igual a 3 o múltiplos de 3, y en esos casos las células integrantes del grupo, deben repartir su esfuerzo en tercios entre las tres funciones excluyentes esenciales para la supervivencia celular.
- Existe fuerte incentivo en el *Micromundo 3* para que, en una población de células aisladas, aparezca el agrupamiento de 3 células, con la especialización de cada célula en una de las 3 funciones esenciales, porque de ese modo el grupo alcanza el máximo *fitness* posible.
- No existen incentivos extras, por el lado del *fitness*, para agrupamientos con un número de células distinto a 3. En efecto, si bien todos los grupos tienen *fitness* mucho mayores que el correspondiente a células aisladas, el valor máximo de *fitness* alcanzable por los grupos, en cualquier caso, no supera al obtenible por los grupos con 3 células. La posibilidad de que un grupo de 3 células modifique sus integrantes, no agrega ninguna sinergia al conjunto.
- En el *Micromundo 3* los grupos con una cantidad de células que no sea múltiplo de 3, no logran alcanzar el valor máximo de *fitness* obtenible, por lo que es esperable que no prosperen.

Finalmente, un paso natural en nuestro trabajo, fue considerar la posibilidad de generalizar los resultados de *Micromundo 2* y *Micromundo 3* y plantearnos un Modelo de un *Micromundo n*.

Supusimos que *Micromundo n* está compuesto por células todas del mismo tipo, con n funciones excluyentes esenciales de supervivencia cada una. Otra vez mantuvimos el resto de las hipótesis antes utilizadas.

En particular, se asume la convexidad de la función de tradeoff entre las n funciones esenciales, y que el fitness grupal es aditivo y definido como producto de promedios de los componentes de fitness celulares.

En el *Micromundo n* encontramos resultados armónicos con los presentados antes.

Las conclusiones halladas fueron las siguientes:

CONCLUSIONES EN MICROMUNDO n

- Se verifica una tendencia natural hacia la cooperación y especialización de las células cuando se integran en grupos, favoreciendo la creación de entidades de mayor nivel (grupos multicelulares).
- El *fitness* máximo alcanzable por los grupos integrados con esas células es de $W_{\max} = \frac{1}{n^n}$. Dicho valor no depende de la función tradeoff convexa elegida, ni tampoco del número N_g de integrantes del grupo.
- El *fitness* máximo grupal se alcanza en los grupos que tienen un número de integrantes igual a n o múltiplos de n . En esos casos $1/n$ del total de las células integrantes del grupo se debe especializar en una de las n funciones esenciales, repartiéndose entre todas equitativamente el esfuerzo.
- Existe fuerte incentivo para que, en una población de células aisladas con n funciones esenciales, aparezca el agrupamiento de n células, y que en ese caso se produzca la especialización complementaria entre las células del grupo, donde cada célula se especializa en una de las n funciones esenciales. De ese modo el grupo podrá alcanzar el máximo *fitness* posible para los grupos.
- No existen incentivos extras, por el lado del *fitness*, para agrupamientos con un número de células distinto a n . En efecto, si bien todos los grupos tienen *fitness* mucho mayores que el correspondiente a células aisladas, el valor máximo de *fitness* alcanzable por los grupos, en cualquier caso, no supera al obtenible por los grupos con n células. La posibilidad de que

un grupo de n células modifique sus integrantes, no agrega ninguna sinergia al conjunto

- En el Micromundo n los grupos con una cantidad de células que no sea múltiplo de n , no logran alcanzar el valor máximo de *fitness* obtenible, por lo que es esperable que no prosperen.

En resumen, en el marco de la simulación del funcionamiento de los sencillos modelos de Micromundos, hemos podido encontrar explicaciones plausibles de porque, ***entidades independientes capaces de sobrevivir por sí solas, en determinado momento se unen en grupos creando una entidad mayor, y a partir de allí se especializan y dividen trabajo cooperando para tener un fitness mayor en el nuevo organismo.***

Por lo expuesto, entendemos que hemos alcanzado el objetivo planteado, al aportar explicaciones razonables, al patrón evolutivo encontrado por John Maynard Smith y Eors Szathmáry en la evolución de la complejidad en los seres vivos.

La simplicidad de los modelos utilizados, tiene como contrapartida, que ellos no sean capaces de capturar, otros fenómenos también cruciales de la evolución de la complejidad, que se presentan en la biósfera.

Ejemplos de ello pueden ser el efecto Allee (1932) y la percepción del cuórum (quorum sensing). Ambos fenómenos centrados en la influencia de la densidad poblacional en la aptitud (fitness) de los organismos.

El efecto Allee describe una relación positiva entre la densidad poblacional y el *fitness* individual o colectivo de una especie. Es decir, en ciertos casos, la viabilidad y el éxito reproductivo de una población pueden depender de que haya un número mínimo de individuos presentes.

Por su parte, la percepción del cuórum es un mecanismo de comunicación y coordinación que utilizan algunas bacterias y otros microorganismos unicelulares, para regular su comportamiento en función de la densidad poblacional circundante. Esta forma de comunicación les permite tomar decisiones colectivas y coordinar acciones cuando la población alcanza un cierto umbral o "quórum" de células.

Naturalmente que, con la simplicidad funcional de las células que utilizamos en nuestros Micromundos, así como, con las definiciones de fitness aplicadas, no

debería sorprendernos que nuestros modelos no puedan dar cuenta de fenómenos como los citados.

Sin perjuicio de ello, y establecido el objetivo de construir un modelo capaz de reproducir algún fenómeno más complejo como los mencionados, no descartaría a priori la posibilidad de tener éxito, incorporando a los Micromundos nuevas propiedades de mayor complejidad, que apunten a lograr funcionamientos del nuevo modelo que reproduzcan el fenómeno en cuestión.

REFERENCIAS

Allee WC, Bowen E (1932). *Studies in animal aggregations: mass protection against colloidal silver among goldfishes*. Journal of Experimental Zoology. 61 (2): 185–207.

Batten, D, et al, (2008), *Visions of Evolution: Self-organization proposes what natural selection disposes*.

Corning, P.A. (2003) *Nature's Magic: Synergy in Evolution and the fate of Humankind*. Cambridge University Press.

Corning, P.A. (2005) *Holistic Darwinism. Synergy, Cybernetics and the Bioeconomics of Evolution*. University of Chicago Press.

Dennett, D. (2017) *From Bacteria to Bach and Back. The Evolution of Minds*. W.W. Norton & Company Ltd.

Herron, M.D, R. Michod. (2008). *Evolution of complexity in the volvocine algae: transitions in individuality through Darwin's eye*. Evolution. 62-2: 436–451

Jacobson R. (2012). *"Slime Molds: No Brains, No Feet, No Problem"*. PBS Newshour.

Kauffman, S., (2000). *Investigations*, Oxford University Press.

Kauffman, S., (2008). *Reinventing the sacred*. Basic Books.

Kin K, Schaap P (2021). *Evolution of Multicellular Complexity in The Dictyostelid Social Amoebas*. Genes. 12 (4): 487

Kirk, D. L. (1998) *Volvox: Molecular-Genetic Origins of Multicellularity and Cellular Differentiation*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.

Margulis, L. (1993) *Symbiosis in Cell Evolution, Microbial Communities in the Archean and Proterozoic Eons*. W. H. Freeman, New York.

Maynard Smith, J. Szathmary E., (1995). *The Major Transitions in Evolution*. Freeman, San Francisco.

Michod, R. (2006) *The group covariance effect and fitness tradeoffs during evolutionary transitions in individuality*. PNAS, vol 103, no.24.

Michod, R. (2007). *Evolution of individuality during the transition from unicellular to multicellular life*. PNAS, USA. 104: 8613-8618.

Mitchell, M. (2009). *Complexity. A guided Tour*. Oxford University Press.

Nedelcu A.M., Michod R. (2006). *The evolutionary origin of an altruistic gene in Volvox carteri*. Molecular Biology and Evolution.

Ridley, M. (2015) *The evolution of everything: how new ideas emerge*. HarperCollins Publishers.

Roff, D. A. (2002) *Life History Evolution* (Sinauer, Sunderland, MA)

Solari, C. A., Kessler, J. O. & Michod, R. E. (2006) Am. Nat. 167, 537–554.

Veloz, T. et al, (2023) *Complexity and Evolution*. Entropy 25,286