

Capítulo 16: SELECCIÓN DEPENDIENTE DE LA FRECUENCIA

Miguel A. Rodríguez-Gironés y Rodrigo A. Vásquez

CENTRE FOR LIMNOLOGY, NETHERLANDS INSTITUTE OF ECOLOGY.

PO Box 1299, 3600 BG Maarssen, Holanda. Fax: +31 - 294 23 22 24. E-mail: rodriguez@cl.nioo.knaw.nl

DEPARTAMENTO DE CIENCIAS ECOLÓGICAS. FACULTAD DE CIENCIAS. UNIVERSIDAD DE CHILE.

Las Palmeras 3425, Casilla 653, Santiago, Chile. Fax: +56 - 2 - 272 7363. E-mail: rvasquez@uchile.cl

Existe selección dependiente de la frecuencia cuando la eficacia biológica de una estrategia depende de la frecuencia con que se encuentran esa u otras estrategias en la población. En este capítulo consideramos algunos de los muchos ejemplos en los que la selección dependiente de la frecuencia afecta el resultado del proceso evolutivo.

Las estrategias seguidas por los depredadores pueden beneficiar a presas con apariencia similar o diferente de la norma. Esto puede conducir a la aparición de mimetismos y polimorfismos, respectivamente. La selección dependiente de la frecuencia afecta el reparto de recursos tanto si los individuos que interactúan tienen intereses comunes o divergentes. La distribución de individuos en un hábitat, el comportamiento durante encuentros agonísticos, los sistemas de comunicación cuando el emisor y el receptor no tienen intereses idénticos y el mutualismo deben estudiarse dentro del marco de la selección dependiente de la frecuencia. El valor reproductivo de una hembra, relativo al de un macho, depende de la proporción de hembras en la población. La proporción de hembras en una nidada o camada puede, en algunos casos, ajustarse a las condiciones ambientales. Como la proporción de hembras en la población depende de la frecuencia con que las nidadas individuales tienen muchas o pocas hembras, la proporción de sexos es otro ejemplo de selección frecuencia-dependiente.

Introducción

Si sólo existiese un automóvil en el mundo, importaría relativamente poco que circulase por la derecha, por la izquierda o por el centro de las carreteras. Al haber más automóviles, sin embargo, las cosas cambian. Si hubiera, aproximadamente, tantos conductores circulando por la izquierda como por la derecha, le iría igualmente mal a todos. Si la mayoría circulara por la derecha, los conductores que circularan por la izquierda encontrarían obstáculos en su camino con mayor frecuencia que los que circularan por la derecha: sería preferible circular con la mayoría.

En biología evolutiva se habla de selección dependiente de la frecuencia cuando la eficacia biológica (adecuación darwiniana) de una determinada estrategia (e.g., rasgos morfológicos, conductuales, u otros, y/o combinaciones de ellos) varía con la frecuencia relativa de otras estrategias en la población (para una discusión reciente, véase Heino et al. 1998). A menudo, para calcular la estrategia óptima de un individuo necesitamos saber la estrategia utilizada por los demás individuos con los que interactúa. Esto ocurre si el resultado de una acción depende de lo que otros individuos estén haciendo. Por ejemplo, la forma de un ave que minimiza el coeficiente de rozamiento al volar no depende de que otras aves sean gordas o delgadas, largas o chatas. Pero la forma del pico que optimiza la eficacia del ave para conseguir alimento sí depende de lo que otros individuos hagan. La forma y

tamaño del pico determinan las presas o semillas que un individuo puede ingerir. Si todas las aves se especializan en las presas más abundantes, estas presas se volverían más escasas y sería favorable la especialización en otras.

Desde el punto de vista mecanístico, hay dos caminos que llegan a la selección dependiente de la frecuencia. La eficacia biológica de un gen puede depender de la frecuencia con que dicho gen se encuentra en la población, o de la frecuencia con que un gen interactúa con “estrategias” determinadas por otros genes (Reeve y Dugatkin 1998). Un ejemplo clásico del primer caso es el de “ventaja heterocigota”. En algunas poblaciones humanas afectadas de malaria, cierto locus es polimórfico para dos alelos: los homocigotos de un alelo (S) mueren casi invariablemente de anemia falciforme, los homocigotos del otro alelo (s) son susceptibles a la malaria y los heterocigotos son viables y resistentes a la malaria (Allison 1954). La eficacia biológica de cada alelo depende, claramente, de la frecuencia con que se encuentra en la población: si la población es casi monomórfica para S , el alelo s tiene una gran eficacia biológica porque casi siempre se encuentra en individuos heterocigotos, pero si la frecuencia de S es muy baja, los genes s se encuentran normalmente en estado homocigótico, susceptible a la malaria. Como ejemplo del segundo mecanismo tenemos los sistemas de comunicación (considerados en más detalle en la sección 3.3): si el chochín, *Troglodytes troglodytes*, utiliza su canto para atraer hembras a su territorio, la eficacia biológica de un

macho puede o no depender de las canciones utilizadas por otros machos, pero depende sin ninguna duda de cómo respondan las hembras a su canción. Es altamente improbable que los genes que determinan la canción utilizada por el macho sean los mismos que determinan la respuesta de la hembra, aunque pueden tender a evolucionar juntos ("runaway" de Fisher 1930). Con frecuencia, ambos mecanismos actúan en paralelo.

El trabajo de D'Arcy Thompson (1917) dio una nueva dimensión a los estudios evolutivos al aplicar técnicas inspiradas de la ingeniería. Thompson fue de los primeros en darse cuenta de que podemos explicar un gran número de características de los animales y plantas respondiendo a la siguiente pregunta: ¿Cuál es el diseño óptimo para realizar cierta función? El problema puede ser crear una concha de caracol en etapas sucesivas (el caracol necesita primero una concha pequeña, más tarde una grande, pero ¿le interesa agrandar la pequeña en lugar de tirarla y empezar la grande desde cero?), producir un tronco de altura suficiente como para que el árbol reciba luz o desplazar el peso enorme de un elefante. Podemos igualmente preguntarnos cómo conservar el calor en un clima frío, o cómo evitar la hipertermia en un ambiente árido. Cómo diseñar las alas de un ave para minimizar el coste de vuelo o para maximizar la maniobrabilidad o velocidad de vuelo. El principio básico de diseño óptimo puede explicar mucha de la variabilidad presente en el mundo animal y vegetal (Alexander 1982). ¿Se puede decir lo mismo de la selección dependiente de la frecuencia? ¿Determina ésta el comportamiento y la apariencia de los organismos que observamos? Para contestar a esta pregunta, consideraremos algunos ejemplos. Los ejemplos elegidos no pretenden ser una lista exhaustiva de las situaciones en las que la selección dependiente de la frecuencia tiene importantes implicaciones para la evolución. Reflejan, más bien, nuestros intereses personales y no pretenden sino dar una idea de la diversidad de situaciones en las que la selección dependiente de la frecuencia determina el resultado de los procesos evolutivos. Varios capítulos de este libro discuten en más detalle otros contextos en los que la selección dependiente de la frecuencia va a delimitar los comportamientos y rasgos morfológicos que observamos en la naturaleza. Entre ellos caben destacar la competencia espermática (capítulo 14), la selección sexual (capítulo 13) y las relaciones entre miembros de una familia (cuidado parental –capítulo 10, competencia entre hermanos y conflicto padre-hijo).

La introducción de la teoría de juegos a la biología ha permitido un desarrollo sistemático del estudio de los problemas dependientes de la frecuencia. Ronald Fisher (Fisher 1930) y Bill Hamilton (Hamilton 1967) aplicaron conceptos de teoría de juegos en el estudio de la proporción de sexos, pero el formalismo fue introducido explícitamente por Maynard Smith y Price (1973). Desde su introducción a la biología evolutiva, la teoría de juegos ha experimentado un gran desarrollo. El presente capítulo no pretende hacer una revisión exhaustiva de los modelos usados. En realidad, no es nuestra intención exponer la metodología usada, ni mostrar al lector cómo se

pueden formular y desarrollar modelos para estudiar problemas dependientes de la frecuencia. Nos limitaremos a analizar las consecuencias que la selección dependiente de la frecuencia tiene en tres contextos. Empezaremos por considerar las consecuencias evolutivas y ecológicas de la depredación frecuencia-dependiente. A continuación veremos la importancia de la selección dependiente de la frecuencia en sistemas competitivos y cooperativos, continuando con la importancia en la reproducción sexual, particularmente la razón de sexos. El lector interesado en aprender a formular y resolver problemas como modelos de teoría de juegos puede consultar Maynard Smith (1982), Vincent y Brown (1988) o Gomulkiewicz (1998). Rodríguez-Gironés (1994) proporciona una introducción en castellano al uso y desarrollo de este tipo de modelos.

Frecuencia-dependencia vía depredación: selección apostática y permutación de presas.

La depredación puede generar selección frecuencia-dependiente cuando la mortalidad de un tipo de presas depende de la frecuencia relativa de dicho tipo en la población de presas. Dos tipos de selección frecuencia-dependiente pueden producirse como resultado de la depredación: (i) selección frecuencia-dependiente positiva, cuando la mortalidad de las presas es una función decreciente de su frecuencia, y (ii) selección frecuencia-dependiente negativa, cuando la mortalidad de las presas es una función creciente de su frecuencia. Ambos tipos de selección pueden ser producidos por diferentes tipos de depredadores, incluyendo tanto depredadores vertebrados como invertebrados (Allen 1988, Sherratt y Harvey 1993).

La ocurrencia de selección frecuencia-dependiente vía depredación ha sido estudiada tanto por genetistas de poblaciones como por ecólogos. Los primeros, interesados en la selección de diferentes fenotipos (morfos) de presas de una misma especie o población, llaman "selección apostática" a la selección frecuencia-dependiente (Clarke 1962), y los segundos, interesados en estudiar las preferencias que muestran los depredadores hacia diferentes especies de presas, la llaman "permutación de presas" (Murdoch 1969, ver después). Ambas definiciones se utilizan normalmente para describir casos de selección frecuencia-dependiente negativa (Figura 1). Para clarificar el uso de dichas definiciones, se han generado términos que dejan explícito el signo (positivo o negativo) de la selección: (i) selección pro-apostática y permutación (Greenwood 1984), se utiliza para el caso en que los depredadores consumen en menor proporción a su frecuencia relativa presas que son relativamente escasas (i.e., frecuencia-dependencia negativa), y (ii) selección anti-apostática (Greenwood 1984) o permutación negativa (Chesson 1984), para cuando los depredadores consumen en mayor proporción las presas que son relativamente más escasas (i.e., frecuencia-dependencia positiva). Dado que en la literatura se utiliza usualmente el término selección apostática para el caso específico de la selección frecuencia-dependencia negativa (i.e., pro-apostática), en este

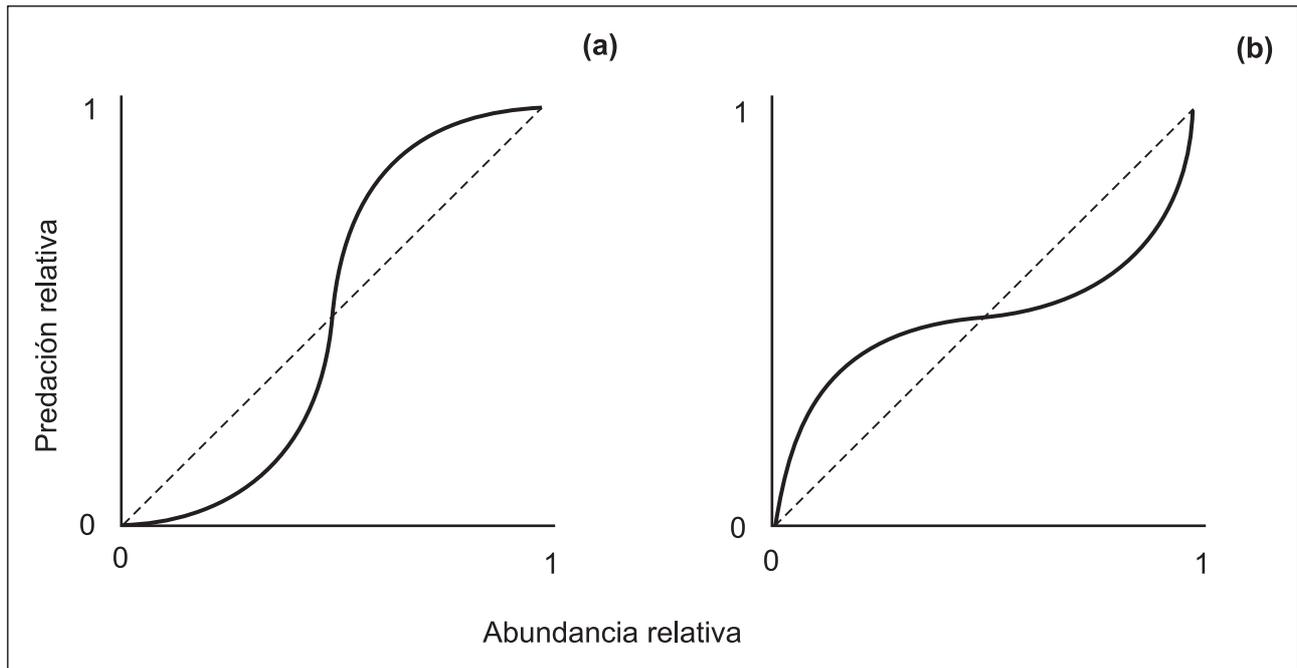


Figura 1. Selección frecuencia-dependiente (a) negativa, y (b) positiva sobre un tipo de presa (relativa a otras presas), producida por la depredación. La línea segmentada muestra selección frecuencia-independiente (i.e., proporcional a las abundancias relativas).

capítulo seguiremos dicha nomenclatura. La Figura 1 muestra los distintos tipos de selección frecuencia-dependiente que puede causar la depredación.

Selección apostática

Muchos depredadores consumen un determinado tipo de presa en mayor proporción que la frecuencia relativa con que ocurre dicha presa en la población. Pollitos de gallina (*Gallus sp.*) que depredan sobre presas con dos morfos diferentes (coloraciones verde y marrón) muestran selección apostática (Fullick y Greenwood 1979). Cuando el morfo marrón representa menos del 20% de la población de presas, los polluelos consumen preferentemente el tipo de presa alternativo.

Diversos mecanismos conductuales pueden ocasionar depredación apostática. La utilización de una "imagen de búsqueda" (representación mental que realiza un depredador de un tipo particular de presa sobre la cual ha focalizado su atención y esfuerzo de captura), produce un aumento transitorio en la capacidad de capturar un tipo particular de presas y puede generar depredación apostática, ya sea a través de la formación (aprendizaje) de la imagen, y/o a través de la interferencia que podría ocurrir en la capacidad de atención visual entre imágenes de diferentes tipos de presa (Endler 1991). El aprendizaje, no de imágenes de búsqueda, sino de detección y reconocimiento de presas también puede producir depredación apostática. Los tipos de presas más comunes serán encontrados con mayor frecuencia y en consecuencia, un depredador sin experiencia (e.g., juvenil) tendrá una mayor probabilidad de aprender y podrá detectar antes presas comunes que presas infrecuentes (Endler 1988). Esta selección apostática también puede ser el resultado de

cambios en la velocidad de búsqueda de presas. Si la probabilidad de detectar presas disminuye con la velocidad de búsqueda del depredador, la velocidad óptima representa un compromiso entre la detección de presas y la tasa de encuentro con ellas (Gendron y Staddon 1983). Sin embargo, la distinción entre los efectos de la velocidad de búsqueda y de la imagen de búsqueda puede complicarse debido a los mecanismos de percepción (Endler 1991, Giraldeau 1997). Por ejemplo, ciertas presas (e.g., escasas y/o crípticas) pueden involucrar mayores tiempos de búsqueda para su detección, lo cual puede implicar menores velocidades de desplazamiento, ya sea para aumentar la probabilidad de detección y/o para la formación de la imagen de búsqueda (Gendron 1986, Endler 1991). Otros mecanismos que pueden estar involucrados en la ocurrencia de depredación apostática son la aversión a presas raras, y el aumento en la eficiencia de captura, manipulación y/o digestión de las presas comunes (Dawkins 1971, Endler 1988).

Selección anti-apostática

Diversas especies de depredadores, tanto vertebrados (Allen 1988), como invertebrados (Sherratt y Harvey 1993), muestran también selección anti-apostática. Generalmente, este tipo de depredación ocurre cuando al menos un tipo de presa se encuentra en altas densidades. Por ejemplo, John Allen y colaboradores (1998) estudiaron la depredación que ejercen aves silvestres de diferentes especies sobre poblaciones de presas artificiales con dos morfos de coloración distintos y bajo diferentes condiciones de frecuencia relativa y densidad poblacional total. Ellos encontraron que a bajas densidades totales de presas (menos de 100 presas por metro cuadrado) la de-

predación producía selección apostática, en tanto que a densidades altas (más de 1000 presas/metro cuadrado), ocurría selección anti-apostática. Este estudio determinó que la transición desde selección apostática a selección anti-apostática era gradual y predecible y en este sistema ocurría a una densidad aproximada de 131 presas/metro cuadrado (Allen et al. 1998).

La selección anti-apostática se produce porque a altas densidades de presas, el fenotipo de presa más frecuente pasaría a ser percibido como parte del fondo visual (e.g., sustrato), y entonces el fenotipo escaso sería más detectable (Allen 1988). Este fenómeno parece aumentar cuando las presas son altamente móviles, como lo demuestran ejemplos del “efecto confusión” (*sensu* Landeau y Terborgh 1986), donde un depredador en ataque inicialmente se confunde por una alta cantidad de presas con movimientos independientes y no logra focalizar su captura a ninguna presa particular, salvo a aquellas presas que difieren notoriamente. Por ejemplo, los cardúmenes de pececillos, *Hybognathus nuchalis*, se benefician de este fenómeno, dado que el éxito de captura por parte de sus depredadores (*Micropterus salmoides*) disminuye con el aumento del tamaño del cardumen (Landeau y Terborgh 1986). Del mismo modo, la presencia de algunos individuos diferentes a la mayoría poblacional (individuos raros o excéntricos) aumenta la probabilidad de captura de dichos individuos (véase Mueller 1975, para un ejemplo con rapaces que depredan roedores). La disminución en el riesgo de depredación que experimentan las presas vía el efecto confusión podría ser una de las causas que favorecen la vida en grupos altamente cohesivos (Curio 1976, Landeau y Terborgh 1986, ver capítulo 11).

Polimorfismos y mimetismos

La selección apostática, dado que confiere una ventaja selectiva sobre los tipos de presas que son relativamente poco frecuentes en la población, favorece la permanencia de polimorfismos (i.e., la existencia de dos o más fenotipos (morfos) en la población de presas). Por ejemplo, el isópodo acuático *Odotea baltica* presenta un marcado polimorfismo en coloración, con al menos seis morfos diferentes determinados genéticamente (Jormalainen et al. 1995). Machos y hembras de esta especie difieren en su selección de hábitat, lo cual conlleva diferencias intersexuales en la vulnerabilidad de los morfos a la depredación por peces. Esta depredación apostática desigual sobre morfos machos y hembras contribuye a la permanencia de polimorfismos diferenciales a nivel local en poblaciones naturales de la mencionada especie de isópodo (Jormalainen et al. 1995).

Si bien existe consenso que la selección apostática puede contribuir a la permanencia de polimorfismos en poblaciones naturales (Allen 1988, Endler 1988), su efecto sobre la dinámica temporal en sistemas depredador-presa ha sido difícil de estudiar. Un estudio reciente, utilizando un sofisticado sistema semi-natural ha permitido explorar dicha dinámica. Bond y Kamil (1998) han podido entrenar a arrendajos azules (*Cyanocitta cristata*) a capturar

imágenes virtuales de ordenador de la mariposa nocturna *Catocala relictata*, una de las presas naturales de los arrendajos. Simulando imágenes con diversos grados de crípsis, Bond y Kamil pudieron comprobar que la detección de presas crípticas involucra depredación apostática, y que esta selección frecuencia-dependiente puede mantener polimorfismos dinámicos en poblaciones de presas.

La selección apostática también juega un papel en la evolución y permanencia de los mimetismos (Endler 1991). En la ocurrencia de “mimetismo Batesiano”, donde una especie comestible se ha mimetizado evolutivamente y se asemeja a una especie modelo venenosa o de mal sabor (ocasionalmente “aposemática”), existe una ventaja frecuencia-dependiente que disminuye a medida que la frecuencia relativa de la especie mimética aumenta. Cuando la especie mimética (comestible) es relativamente escasa, los depredadores aprenden rápidamente a evitarla, ya que la mayoría de las presas con similar apariencia corresponden a la especie modelo (venenosa). Cuando la especie mimética es relativamente abundante, los depredadores experimentan un refuerzo positivo (presa comestible) en la mayoría de los encuentros con presas. Por lo tanto, la supervivencia de la especie mimética es frecuencia-dependiente negativa (apostática) (Ridley 1996). Este tipo de selección parece explicar la ocurrencia de polimorfismos en especies con mimetismo Batesiano, por ejemplo, en mariposas de la familia Papilionidae (Mallet y Joron 1999).

Por el contrario, en el “mimetismo Mülleriano”, donde un morfo o especie mimética venenosa se asemeja a otra especie también venenosa, la depredación produce selección frecuencia-dependiente positiva. La especie mimética experimenta selección anti-apostática, ya que su supervivencia aumenta a medida que su frecuencia se incrementa en la población (véase ejemplo con mariposas del género *Heliconius* en Ridley 1996). Los morfos comunes experimentan la ventaja de facilitar la evitación por parte de los depredadores, mientras los morfos relativamente escasos tienen una desventaja en términos de supervivencia, i.e., la eficacia biológica de cada morfo es anti-apostática. Por lo tanto, la selección anti-apostática, como lo demuestra el mimetismo Mülleriano, tiende a eliminar los polimorfismos en las poblaciones de presas.

Permutación de presas

En 1969 Bill Murdoch introdujo el término (en inglés) “switching”, el cual traducimos como permutación de presas, para referirse a la tasa de captura preferencial que comúnmente ejerce un depredador sobre aquellas especies de presas que son relativamente más abundantes (frecuencia-dependencia negativa). Por ejemplo, el porcentaje de presas de larvas de Efemerópteros de la especie *Cloën dipterum* es más baja en la dieta del depredador invertebrado *Notonecta glauca* que la abundancia relativa de dichas presas cuando se encuentran en baja proporción; en esa situación la presa alternativa *Asellus aquaticus* es consumida en mayor proporción que su abundancia relativa. Cuando la frecuencia relativa de *Cloën dipterum*

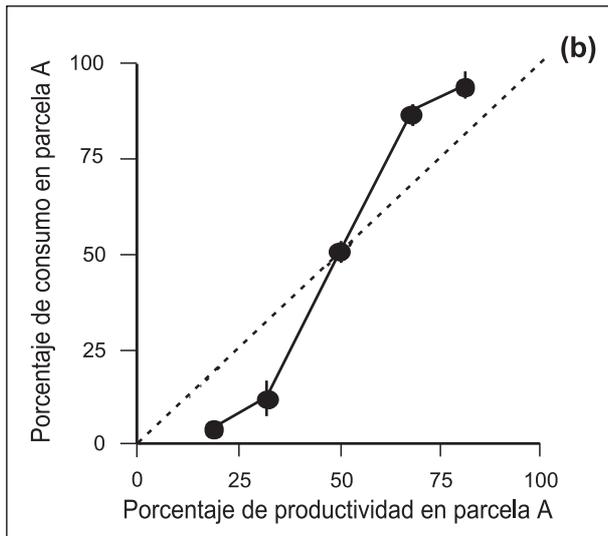


Figura 2. Permutación de presas en parcelas espacialmente explícitas. Porcentaje de consumo de presas (media \pm EE) por estorninos (*Sturnus vulgaris*) en parcela A en función del porcentaje de productividad (presas/minuto) de la parcela A en relación a la parcela B (de Vásquez 1995).

aumenta, entonces pasa a ser consumida preferentemente (véase Fig. 7.3 de Hassell 1978).

Si bien la mayoría de los estudios se han focalizado en la permutación que ocurre sobre especies de presas coexistentes (Murdoch y Oaten 1975), la permutación de presas se favorece cuando las diferentes especies de presas se encuentran en hábitats distintos (Murdoch et al. 1975, Hassell 1978). Un ejemplo de este caso corresponde a un estudio en donde los estorninos (*Sturnus vulgaris*) explotaron un ambiente experimental compuesto por dos parcelas espacialmente distantes y con diferente abundancia relativa de presas (Vásquez 1995). Las presas eran idénticas, y las parcelas solo diferían en la tasa de aparición de presas, siendo una de las parcelas más productiva que la otra. Dado que las presas eran idénticas, este experimento corresponde más bien a un caso de selección apostática espacialmente explícito. La Figura 2 muestra la permutación espacial que experimentaron los estorninos, y se observa que cuando una parcela tenía una productividad baja (aproximadamente 0.5-1.0 presas/minuto), los estorninos sesgaron sus esfuerzos de captura hacia la parcela más productiva (4.0-8.0 presas/minuto; Vásquez 1995).

Frecuencia-dependencia en sistemas competitivos y cooperativos

Competencia y distribución libre ideal

La distribución heterogénea de los recursos determina en gran medida la distribución de grupos o poblaciones animales, la cual a su vez depende de las respuestas y decisiones individuales de sus miembros. La teoría de la distribución libre ideal (Fretwell y Lucas 1969) y mode-

los derivados de ella, han sido exitosos para explicar los patrones de selección de hábitat y de distribución de grupos de organismos (véase Milinski y Parker 1991, Kacelnik et al. 1992, Kennedy y Gray 1993, Tregenza 1995, Sutherland 1996, para revisiones). La teoría supone que los organismos poseen información completa sobre las características de los hábitats, y por lo tanto seleccionan los hábitats más adecuados. Además, supone que los animales pueden desplazarse libremente entre hábitats, que todos los individuos son iguales, y que la eficacia biológica disminuye con la densidad poblacional en cada hábitat. Este último supuesto, que ocurre en todo sistema competitivo, determina la ocurrencia de selección frecuencia-dependiente en la eficacia de un organismo particular (Bulmer 1994). Por lo tanto, la distribución libre ideal representa el resultado de una estrategia frecuencia-dependiente formalmente análoga a una “estrategia evolutivamente estable” de explotación de hábitat a nivel poblacional (Maynard Smith 1982). En esta sección nos limitaremos a presentar brevemente algunos avances realizados a partir del modelo original, particularmente focalizados en estudios comportamentales destinados a investigar la dinámica a corto plazo de grupos de forrajeo.

El modelo competitivo más simple de distribución libre ideal corresponde a la “regla de igualación de hábitats” (Pulliam y Caraco 1984), en el cual la razón de densidades (N_i y N_j) de organismos entre dos hábitats (i y j), es igual a la razón entre las productividades (P_i y P_j) de los dos hábitats, i.e., $N_i/N_j = P_i/P_j$. Este modelo ha sido estudiado extensamente en sistemas de entrada continua de recursos, y predice que todos los individuos obtienen la misma tasa de forrajeo (y teóricamente la misma eficacia biológica). Un estudio empírico de este modelo lo representa el trabajo de Godin y Keenleyside (1984), en donde grupos de peces cíclidos de la especie *Aequidens curviceps*, explotaban dos parcelas de forrajeo ubicadas en los extremos de un estanque experimental. El alimento llegaba con diferentes tasas de entrada y se estudiaba la distribución de los cardúmenes de peces entre las parcelas. La Figura 3 muestra los resultados más importantes de dicho estudio. Se observa que cuando la tasa de entrada de alimento es igual en ambas parcelas, los peces se distribuyen en igual proporción en las dos parcelas. En cambio, cuando una parcela es 5 veces más productiva que la otra, el grupo de peces se redistribuye de acuerdo a esta nueva proporción.

Si bien los estudios comportamentales sobre la distribución libre ideal han sido relativamente exitosos, la mayoría muestra discrepancias cuantitativas, y a veces cualitativas, con los modelos en estudio. Las críticas principales se centran en las diferencias inter-individuales que existen en poblaciones naturales (Parker y Sutherland 1986), la falta de información completa por parte de los animales (Abrahams 1986), los cambios temporales en estado fisiológico (McNamara y Houston 1990), y problemas de diseño experimental (Kennedy y Gray 1993), entre otras (véase además Milinski y Parker 1991, Tregenza 1995). Tanto los modelos teóricos como los es-

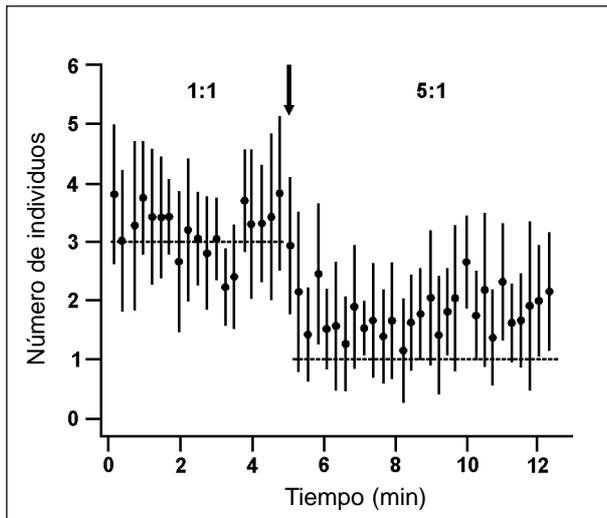


Figura 3. Número promedio de peces (*Aequidens curviceps*) observado en la parcela menos productiva en función del tiempo de experimentación. Antes de la flecha indicada, los grupos de seis peces cada uno, experimentaron parcelas de igual productividad. Después de la flecha, las parcelas tuvieron una razón de productividades de 5:1. La línea de puntos muestra la predicción según la regla de igualdad de hábitats (Modificado de Godin y Keenleyside 1984).

tudios empíricos de la distribución libre ideal suponen que la competencia por recursos, ya sea por explotación o por interferencia, es un resultado directo del efecto del grupo que determina una disminución en la eficiencia de captura de un individuo particular (Sutherland 1996). Sin embargo, los efectos sociales pueden afectar la tasa de captura independientemente de las oportunidades de forrajeo, por ejemplo, en ausencia de competencia. Así, los estorninos disminuyen su tasa de forrajeo cuando se encuentran en grupos, incluso cuando no existe interferencia y/o contacto físico entre ellos (Vázquez y Kacelnik 2000), demostrando que los efectos sociales de la frecuencia-dependencia afectan directa e indirectamente la explotación de recursos.

Comportamientos agonísticos

En un mundo donde los recursos son limitados, las disputas por obtener dichos recursos son acontecimientos de rutina. Cada día, individuos de las más diversas especies deben competir por el acceso a los mejores comederos, por defender los límites de sus territorios o por obtener parejas con las que reproducirse. ¿Cómo se resuelven estos conflictos? En los encuentros agonísticos, la frecuencia con que distintas acciones ocurren cobra una importancia primordial. En una contienda, el valor de cada movimiento depende de cómo reaccione el adversario. ¿Va a acobardarse, a huir, si lo amenazamos? ¿O va, por el contrario, a saltarnos al cuello? Claramente el valor de una amenaza depende de la probabilidad de que nuestro adversario nos ataque o se retire, de la frecuencia con que las estrategias “huye en respuesta a una amenaza” y “ataca a quien te amenace” se empleen en la población.

Una de las primeras contribuciones de la teoría de juegos en biología evolutiva fue explicar la frecuencia con la que situaciones de conflicto se resuelven mediante combates ritualizados. La explicación clásica de este fenómeno era que las especies se beneficiaban al evitar combates reales, en los que los combatientes corrían el riesgo de resultar gravemente heridos. Si los miembros de una especie mueren en sus luchas internas (por ejemplo, en combates territoriales), la productividad de la especie baja y la especie puede ser suplantada por otra que resuelva sus conflictos domésticos de forma ritualizada. Este argumento, sin embargo, reposa sobre una base débil de selección de grupo (véase capítulo 5 de este libro). Si los animales utilizan gruñidos y posturas en lugar de zarpazos y mordiscos para resolver sus disputas, debemos suponer que lo hacen para evitar un mal mayor a nivel individual, y no por el bien de la especie. La teoría de juegos resultó la herramienta ideal para analizar dichos conflictos (Riechert 1998).

Comunicación en sistemas padres-crías

La selección dependiente de la frecuencia afecta la evolución de las señales a dos niveles distintos. Para que el emisor tenga información que transmitir, ha de haber variabilidad en el estado de los individuos. Este es el primer nivel: un sistema de comunicación no evolucionará a no ser que existan distintos “tipos” de individuos, cada tipo con cierta frecuencia, cuyo estado pueda ser comunicado. El segundo nivel en el que la selección dependiente de la frecuencia afecta la evolución de las señales es al considerar éstas como estrategias cuyo éxito depende de las estrategias utilizadas por otros individuos. La señal utilizada por el emisor va a depender de cómo respondan los receptores a cada tipo de señal. Igualmente, la respuesta del receptor a una señal dependerá del estado en que se encuentren (en promedio) los emisores de dichas señales.

A nivel teórico, los estudios sobre evolución de sistemas de comunicación se han centrado en los modelos de teoría de juegos. Uno de los elementos clave en estos estudios es el “principio del handicap” (Zahavi 1975), según el cual si una señal es honesta es porque el emisor de la señal, si quisiese manipular al receptor proporcionándole información falsa, incurriría un costo superior al beneficio derivado de la manipulación. La popularidad de que goza el principio del handicap es tal que, con frecuencia, se supone que una señal no puede transmitir información sin ser costosa. Debemos señalar, sin embargo, que esta generalización no es cierta: cuando las señales que se utilizan son discretas, es posible mantener un sistema de comunicación sin incurrir costo alguno (Enquist 1985, Maynard Smith 1994, Lachmann y Bergstrom 1998). Lo que ocurre es que, por regla general, si las señales no son costosas la información que se transmite es escasa (Enquist et al. 1998).

Se han estudiado principalmente tres tipos de sistemas de comunicación: comunicación durante encuentros

agresivos, comunicación relacionada con la selección sexual, y peticiones de alimentación. En este apartado consideraremos brevemente este último tipo. En la mayoría de las aves nidícolas, los pollos reciben a sus padres con llamadas conspicuas. La intensidad de las llamadas aumenta con el tiempo que los pollos llevan sin comer y los padres traen más comida al nido si los pollos pían con más intensidad. Parece pues que estas llamadas son señales que transmiten información a los padres sobre el estado nutricional de los pollos. Kilner y Johnstone (1997) han revisado la evidencia experimental que apoya esta hipótesis. Las peticiones de alimentación son costosas, ya que pueden aumentar (en algunas especies) el riesgo de predación (Haskell 1994, Leech y Leonard 1997) y disminuir la tasa de crecimiento (Rodríguez-Gironés et al. 2001). Este sistema parece, pues, ideal para aplicar el principio del handicap. Efectivamente, Godfray (1991, 1995) ha demostrado que, si las peticiones de alimentación son costosas, puede haber un equilibrio evolutivo en el que los pollos piden comida con una intensidad que refleja su estado nutricional. Esta interpretación, sin embargo, no está exenta de problemas. Por un lado, el modelo tiene gran número de equilibrios, incluyendo uno en el que los pollos se comportan de tal forma que no revelan su estado (Rodríguez-Gironés et al. 1996). Este equilibrio es evolutivamente estable, mientras que el equilibrio donde los pollos proporcionan información sobre su estado interno no lo es (Rodríguez-Gironés et al. 1998). Para estabilizar el equilibrio en el que se transmite información hay que añadir otros elementos. Por ejemplo, si suponemos que los padres no controlan cómo se reparte el alimento entre los pollos, sino que cada uno tiene acceso a una porción de la comida proporcional a la intensidad con la que solicita alimento, el equilibrio en el que no se transmite información se desestabiliza y el equilibrio en el que se transmite información se hace estable (Rodríguez-Gironés 1999). En este contexto, la selección dependiente de la frecuencia influye en el proceso evolutivo porque la cantidad de alimento que recibe un polluelo depende de la frecuencia con que cada estrategia se emplea en el nido.

Cooperación

Las conductas cooperativas altruistas pueden originarse entre individuos sin parentesco genético si ambos interactores actúan recíprocamente, de modo que un individuo receptor recibe un beneficio mediante un acto altruista de un individuo beneficiado anteriormente por el receptor. Este mecanismo, conocido como altruismo recíproco fue originalmente propuesto por Robert Trivers (1971), quien sugirió además que su formalización teórica podía ser desarrollada utilizando teoría de juegos, particularmente el juego conocido como “dilema del prisionero” (véase Von Neumann y Morgenstern 1944, Axelrod y Hamilton 1981, Dugatkin 1997).

En biología evolutiva y ecología del comportamiento se entiende por cooperación aquellas conductas frecuen-

cia-dependientes que, a pesar de los costos potenciales para el individuo, provocan un beneficio (en términos de eficacia biológica) para los miembros de un grupo, y cuya ejecución requiere cierta acción colectiva (Dugatkin 1998). El dilema del prisionero ejemplifica el altruismo recíproco haciendo explícitas las relaciones de costo y beneficio entre interactores (véase Dugatkin 1997, 1998, para una explicación detallada de dicho juego). El resultado esperado para el dilema del prisionero jugado en un único encuentro, es que ambos jugadores actúen egoístamente. Si embargo, cuando los encuentros entre jugadores se repiten en el tiempo, otras estrategias pueden ser evolutivamente estables. Robert Axelrod y Bill Hamilton (1981) llevaron a cabo simulaciones en ordenador de encuentros repetitivos del dilema del prisionero, realizando competencias entre diferentes estrategias teóricamente posibles. La estrategia que resultó ganadora de esta competencia se denomina en inglés “Tit for Tat” (abreviada TFT), que podríamos traducir como “hoy por ti, mañana por mí”. Esta estrategia obtuvo resultados de largo plazo superiores a cualquier otra estrategia, y consiste en cooperar en el primer encuentro, y posteriormente repetir la conducta mostrada por el interactor en el encuentro inmediatamente anterior (Axelrod y Hamilton 1981).

Un interesante caso de reciprocidad cooperativa, que parece cumplir con los requerimientos del dilema del prisionero y la estrategia TFT, corresponde a las conductas de acicalamiento en impalas (*Aepyceros melampus*), estudiadas por Hart y Hart (1992). Normalmente ocurre acicalamiento recíproco cuando un impala espontáneamente comienza a acicalar a un coespecífico. El acicalamiento reduciría los ectoparásitos en los individuos receptores de la acción altruista. A su vez, en los individuos altruistas, aumentarían algunos costos tales como mayor gasto energético, menor tiempo de asignación a vigilancia y/o pérdida de electrolitos a través de la saliva. El acicalamiento involucra normalmente una secuencia de unos pocos actos recíprocos, en donde cada uno consiste en seis a doce acciones de acicalamiento. La reciprocidad en esta conducta ocurre entre parejas de individuos del mismo o diferente sexo, sin mediar parentesco genético, independientemente de la edad, y casi invariablemente involucra la misma cantidad de actos de acicalamiento por cada individuo interactor (Hart y Hart 1992).

Frecuencia-dependencia y proporción de sexos

Como se explica en el capítulo 9 de este libro, la preponderancia de la reproducción sexual es uno de los problemas más fascinantes en biología evolutiva. En gran parte de las especies con reproducción sexual, los machos aportan poco a la producción de crías. Su contribución se limita, en la mayor parte de los procesos, a los genes transmitidos en el espermatozoide. Nos preguntamos, ¿por qué las hembras gastan tantos recursos en producir machos que no parecen servir para gran cosa? Dicho de otra forma, ¿constituyen los machos un gran des-

perdicio de recursos? En aquellas especies donde los machos no contribuyen a la producción de sus crías, ¿por qué no se limitan las hembras a producir sólo unos pocos machos? Si se produjesen tan sólo los machos necesarios para fertilizar a todas las hembras, no se desperdiciarían tantos recursos en producir machos. Y, con poco que la reproducción sexual fuese ventajosa, entenderíamos su casi ubicuidad. Pero no: por regla general, hay (más o menos) el mismo número de machos que de hembras. ¿Por qué?

Fisher (1930) fue probablemente el primero en darse cuenta de que la solución al problema de la proporción de sexos se haya en la selección dependiente de la frecuencia. Cada cría tiene un padre y una madre. El éxito reproductivo promedio de una hembra (un macho) es el número total de crías dividido por el número total de hembras (machos) en estado reproductivo. Por tanto, si hay más hembras que machos, los machos tienen, en promedio, más descendientes que las hembras. En una población donde se producen muy pocos machos, una hembra que produzca más machos que las demás tendrá, en promedio, más nietos. Producir pocos machos es como pagar impuestos: ideal para la población pero no para el individuo.

Hamilton (1964) señaló que el argumento de Fisher no es válido si la competencia por hembras es mayor entre hermanos que entre machos no emparentados. Esto explica por qué, en algunos insectos y ácaros (especies en las que las hembras son fecundadas casi sin excepción por sus hermanos) se encuentran mayor número de hembras que de machos. Trivers y Willard (1973) extendieron el argumento de Fisher para incluir variabilidad en el estado de las madres. Estos trabajos constituyen la base de un gran número de estudios, teóricos y experimentales, sobre la variabilidad en la proporción de sexos. Godfray y Werren (1996) ofrecen una revisión de los problemas investigados y resultados obtenidos. En esta sección nos limitaremos a discutir un ejemplo reciente.

Uno de los ejemplos más impresionantes de modificaciones adaptativas de la proporción de sexos es el relatado por Jan Komdeur (Komdeur 1996, Komdeur et al. 1997). En el mosquitero de las islas Seychelles, *Acrocephalus sechellensis*, las hembras permanecen en el territorio natal ayudando a criar nuevas nidadas y los machos dejan el territorio poco después de abandonar el nido. El efecto de los ayudantes juveniles en el éxito de las futuras nidadas depende de la calidad del territorio. En buenos territorios, donde la comida es abundante, uno o dos ayudantes aumentan la probabilidad de sacar la nueva nidada adelante. En territorios donde la comida es escasa, por el contrario, la probabilidad de sacar adelante una nidada es menor si los padres tienen "ayudantes" (ya que éstos consumen la comida necesaria para los pollos). Las hembras que crían en buenos territorios y que no tienen ayudantes producen casi exclusivamente hembras (que permanecen en el territorio), mientras que las mismas hembras empiezan a producir una gran proporción de machos (que dejan el territorio natal) si tienen ya dos ayudantes en el territo-

rio. Los territorios de mala calidad producen básicamente machos, y una hembra puede cambiar de producir sólo machos a producir sólo hembras si es trasladada experimentalmente de un territorio malo a otro bueno.

Conclusiones y prospectos

Los fenómenos sujetos a selección dependiente de la frecuencia constituyen un factor importante en la evolución de la diversidad a diferentes niveles de complejidad biológica (Clarke y Partridge 1988). Por una parte, la depredación apostática puede contribuir grandemente a la permanencia de polimorfismos en las poblaciones de presas. Por otra parte, la ocurrencia de estrategias mixtas en las relaciones sociales entre individuos de una misma especie, también contribuye a la permanencia de variabilidad. Otras formas de selección frecuencia-dependiente también pueden generar y/o mantener la variabilidad poblacional.

El marco conceptual apropiado para analizar estrategias fenotípicas frecuencia-dependientes es la teoría de juegos, propuesta originalmente por Von Neumann y Morgenstern (1944). A partir de sus inicios, la teoría de juegos evolutiva se ha desarrollado en diferentes direcciones, con importantes refinamientos teóricos (e.g., Eshel et al. 1997), así como reveladoras aproximaciones experimentales (e.g., Milinski 1987, véase además Dugatkin 1997). Estos desarrollos han puesto en evidencia la complejidad de las relaciones frecuencia-dependientes y los efectos que tienen las estrategias individuales a otros niveles de organización biológica (grupos, poblaciones, comunidades).

En este capítulo hemos hecho una revisión sucinta de modelos de teoría de juegos aplicados al estudio de algunas problemáticas frecuencia-dependientes en biología evolutiva, etología, y ecología. Hemos dejado fuera o abordado marginalmente diversas problemáticas, como por ejemplo, aspectos de selección sexual (véase capítulos 13 y 28 de este volumen), forrajeo social de productores y aprovechadores, sesgos reproductivos, aprendizaje, estrategias de vida (capítulo 8), y patrones de diversidad (capítulo 17), especiación (capítulo 18) y dinámica adaptativa, entre otras. Salvo por un breve ejemplo, en este capítulo tampoco hemos revisado la extensa literatura sobre genética de poblaciones y modelos genéticos de frecuencia-dependencia (capítulo 6).

La teoría de juegos, y particularmente el concepto de estrategia evolutivamente estable, ha sido posiblemente la contribución teórica más significativa al estudio biológico del comportamiento animal. Además, los modelos de estrategias evolutivamente estables han permitido establecer un puente entre teoría y experimentación (e.g., Milinski 1987). En este sentido, vislumbramos mayores desarrollos hacia el futuro, particularmente en áreas que, si bien ya han tenido un cierto avance, aún muestran lagunas de conocimiento. Entre éstas, se encuentran áreas tales como dinámica e inversión en sistemas cooperativos, comunicación, incluyendo la evolución del lenguaje

humano, y dinámica adaptativa, así como integraciones más explícitas con disciplinas complementarias, particularmente genética cuantitativa. Un aspecto en el cual preveamos significativos avances, es en el estudio de la dinámica espacial de las relaciones frecuencia-dependientes, como ya ha ocurrido en estudios sobre cooperación y comunicación. Además, también esperamos que en el futuro las conexiones entre predicciones teóricas y contrastaciones experimentales sean cada vez más explícitas y sólidas.

Agradecimientos

Este capítulo es la publicación 2726 del Instituto Holandés de Ecología (NIOO), y una contribución del Centro para Estudios Avanzados en Ecología e Investigaciones en Biodiversidad (Núcleo Milenio P99 - 103 - FICM-Chile). Discusiones sobre el material del presente capítulo fueron posibles gracias a FONDECYT (Chile) 1990049 y 7990034 a RAV y MAR-G.

Bibliografía

- ABRAHAMSON, M.V. 1986. Patch choice under perceptual constraints: a cause for departures from ideal free distribution. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 19: 409-415.
- ALEXANDER, R. McN. 1982. *Optima for animals*. Edward Arnold, London.
- ALLEN, J.A. 1988. Frequency-dependent selection by predators. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B* 319: 485-503.
- ALLEN, J.A., RAISON H.E., y WEALE M.E. 1998. The influence of density on frequency-dependent selection by wild birds feeding on artificial prey. *Proc. R. Soc. Lond. B* 265: 1031-1035.
- ALLISON, A.C. 1954. Notes on sickle-cell polymorphism. *Ann. Hum. Genet.* 19: 39-57
- AXELROD, R. y HAMILTON, W.D. 1981. The evolution of cooperation. *Science* 211: 1390-1396.
- BOND, A.B. y KAMIL, A.C. 1998. Apostatic selection by blue jays produces balanced polymorphism in virtual prey. *Nature* 395: 594-596.
- BULMER, M. 1994. *Theoretical evolutionary ecology*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- CHESSON, P.L. 1984. Variable predators and switching behavior. *Theor. Pop. Biol.* 26: 1-26.
- CLARKE, B.C. 1962. Balanced polymorphism and the diversity of sympatric species. En: *Taxonomy and geography*. D. Nichols (ed): Systematics Association publication No. 4. Pp. 47-70. Oxford University Press, Oxford.
- CLARKE, B.C. y PARTRIDGE, L. (eds.) 1988. *Frequency-dependent selection*. Cambridge University Press, Cambridge.
- CURIO, E. 1976. *The ethology of predation*. Springer-Verlag, Berlin.
- DAWKINS, M. 1971. Perceptual changes in chicks: another look at the 'search image' concept. *Animal Behaviour* 19: 566-574.
- DIECKMANN, V. y METZ, J.A.J. (en prensa). *Elements of adaptive dynamics*. Cambridge University Press.
- DUGATKIN, L.A. 1997. Cooperation among animals: an evolutionary perspective. Oxford University Press, Oxford.
- DUGATKIN, L.A. 1998. Game theory and cooperation. En: L.A. Dugatkin y H.K. Reeve (eds): *Game theory and animal behavior*. Pp. 38-63. Oxford University Press, Oxford.
- DUGATKIN, L.A. y REEVE, H.R. (eds.) 1998. *Game theory and animal behavior*. Oxford University Press, Oxford.
- ENDLER, J.A. 1988. Frequency-dependent predation, crypsis and aposomatic colorations. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B* 319: 505-523.
- ENDLER, J.A. 1991. Interactions between predators and prey. En: J.R. Krebs y N.B. Davies (eds.): *Behavioural ecology: an evolutionary approach*, 3rd edition. Pp. 169-196. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- ENQUIST, M. 1985. Communication during aggressive interactions with particular reference to variation in choice of behaviour. *Anim. Behav.* 33: 1152-1161.
- ENQUIST, M., GHIRLANDA, S. y HURD, P.L. 1998. Discrete conventional signalling of a continuous variable. *Anim. Behav.* 56: 749-754.
- ESHEL, I., MOTRO, U. y SANSONE, E. 1997. Continuous stability and evolutionary convergence. *J. Theor. Biol.* 185: 333-343.
- FISHER, R.A. 1930. *The genetical theory of natural selection*. Oxford University Press, Oxford.
- FRETWELL, S.D. y LUCAS, H.J. 1969. On territorial behavior and other factors influencing habitat distributions in birds. *Acta Biotheor.* 19: 16-36.
- FULLICK, T.G. y GREENWOOD, J.J.D. 1979. Frequency dependent food selection in relation to two models. *Am. Nat.* 113: 762-765.
- GENDRON, R.P. 1986. Searching for cryptic prey: evidence for optimal search rates and the formation of search images in quail. *Anim. Behav.* 34: 898-912.
- GENDRON, R.P. y STADDON, J.E.R. 1983. Searching for cryptic prey: the effect of search rate. *Am. Nat.* 121: 172-186.
- GIRALDEAU, L.A. 1997. The ecology of information use. En: J.R. Krebs y N.B. Davies (eds.): *Behavioural ecology: an evolutionary approach*, 4th edition. Pp. 42-68. Blackwell Science, Oxford.
- GODFRAY, H.C.J. 1991. Signalling of need by offspring to their parents. *Nature* 352: 328-330.
- GODFRAY, H.C.J. 1995. Signalling of need between parents and young: parent-offspring conflict and sibling rivalry. *Am. Nat.* 146: 1-24.
- GODFRAY, H.C.J. y WERREN, J.H. 1996. Recent developments in sex ratio studies. *Trends Ecol. Evol.* 11: 59-63.
- GODIN, J.G.J. y KEENLEYSIDE, M.H.A. 1984. Foraging on patchily distributed prey by a cichlid fish (Teleostei, Cichlidae): a test of the ideal free distribution theory. *Anim. Behav.* 32: 120-134.
- GOMULKIEWICZ, R. 1998. Game theory, optimization and quantitative genetics. En: L.A. Dugatkin y H.K. Reeve (eds.): *Game theory and animal behavior*. Pp. 283-303. Oxford Univer. Press, Oxford.
- GREENWOOD, J.J.D. 1984. The functional basis of frequency-dependent food selection. *Biol. J. Linn. Soc.* 23: 177-199.
- HAMILTON, W.D. 1964. The genetical evolution of social behaviour. I and II. *J. Theor. Biol.* 7, 1-16; 17-32.
- HAMILTON, W.D. 1967. Extraordinary sex ratios. *Science* 156: 477-488.
- HART, B.L. y HART L. 1992. Reciprocal allogrooming in impala. *Anim. Behav.* 44: 1073-1083.
- HASKELL, D. 1994. Experimental evidence that nestling begging behaviour incurs a cost due to predation. *Proc. Roy. Soc. Lond B* 257: 161-164
- HASSELL, M.P. 1978. *The dynamics of arthropod predator-prey systems*. Princeton University Press, Princeton.
- HEINO, M., METZ, J.A.J. y KAITALA, V. 1998. The enigma of frequency-dependent selection. *Trends Ecol. Evol.* 13: 367-370
- JORMALAINEN, V., MERILAITA, S. y TUOMI, J. 1995. Differential predation on sexes affects colour polymorphism of the isopod *Idotea baltica* (Pallas). *Biol. J. Linn. Soc.* 55: 45-68.
- KACELNIK, A., KREBS, J.R. y BERNSTEIN, C. 1992. The ideal free distribution and predator-prey populations. *Trends Ecol. Evol.* 7: 50-55.
- KENNEDY, M. y GRAY, R.D. 1993. Can ecological theory predict the distribution of foraging animals? A critical analysis of experiments on the Ideal Free Distribution. *Oikos* 68: 158-166.

- KILNER, R. y JOHNSTONE, R.A. 1997. Begging the question: are offspring solicitation behaviours signals of need? *Trends Ecol. Evol.* 12: 11-15.
- KOMDEUR, J. 1996. Facultative sex ratio bias in the offspring of the Seychelles warblers. *Proc. Roy. Soc. London B*, 263, 661-666
- KOMDEUR, J., DAAN, S., TINBERGEN, J. y MATEMAN, C. 1997. Extreme adaptive modification in sex ratio of the Seychelles warbler's eggs. *Nature* 385: 522-525.
- LACHMANN, M. y BERGSTROM C.T. 1998. Signalling among relatives. II. Beyond the tower of Babel. *Theor. Popul. Biol.* 54: 146-160
- LANDEAU, L. y TERBORGH, J. 1986. Oddity and the "confusion effect" in predation. *Anim. Behav.* 34: 1372-1380.
- LAWTON, J.H., BEDDINGTON, J.R. y BONDER, R. 1974. Switching in invertebrate predators. En: M.B. Usher y M.H. Williamson (eds): *Ecological stability*. Pp. 141-158. Chapman and Hall, London.
- LEECH, S.M. y LEONARD, M.L. 1997. Begging and the risk of predation in nestling birds. *Behav. Ecol.* 8: 644-646.
- MALLET, J. y JORON, M. 1999. Evolution of diversity in warning color and mimicry: polymorphisms, shifting balance, and speciation. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 30: 201-233.
- MAYNARD SMITH, J. 1982. *Evolution and the theory of games*. Cambridge University Press, Cambridge.
- MAYNARD SMITH, J. 1994. Must reliable signals always be costly? *Anim. Behav.* 47: 1115-1120.
- MAYNARD SMITH, J. y PRICE, G.R. 1973. The logic of animal conflict. *Nature*, 246: 15-18.
- McNAMARA, J.M. y HOUSTON, A.I. 1990. State-dependent ideal free distributions. *Evol. Ecol.* 4: 298-311.
- METZ, J.A.J., GERITZ, S.A.H., MESZÉNA, G., JACOBS, F.J.A. y VAN HEERWAARDEN, J.S. 1996. Adaptive dynamics, a geometrical study of the consequences of nearly faithful reproduction. En: S.J. van Strien y S.M. Verduñ Lunel (eds.): *Stochastic and spatial structures of dynamical systems*. Pp. 183-231. North-Holland, Amsterdam.
- MILINSKI, M. 1987. TIT FOR TAT and the evolution of cooperation in sticklebacks. *Nature* 39: 989-991.
- MILINSKI M. y PARKER, G.A. 1991. Competition for resources. En: J.R. Krebs y N.B. Davies (eds.): *Behavioural ecology: an evolutionary approach*, 3rd edition. Pp. 137-167. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- MUELLER, H.C. 1975. Hawks select odd prey. *Science* 188: 953-954.
- MURDOCH, W.W. 1969. Switching in general predators: experiments on predator specificity and stability of prey populations. *Ecol. Monogr.* 39: 335-354.
- MURDOCH, W.W. y OATEN, A. 1975. Predation and population stability. *Adv. Ecol. Res.* 9: 1-131.
- MURDOCH, W.W., AVERY, S. y SMYTH, M.E.B. 1975. Switching in predatory fish. *Ecology* 56: 1094-1105.
- PARKER, G.A. y SUTHERLAND, W.J. 1986. Ideal free distributions when individuals differ in competitive ability: phenotype-limited ideal free models. *Anim. Behav.* 34: 1222-1242.
- PULLIAM, H.R. y CARACO, T. 1984. Living in groups: is there an optimal group size? En: J.R. Krebs y N.B. Davies (eds.): *Behavioural ecology: an evolutionary approach*, 2nd edition. Pp. 127-147. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- REEVE, H.K. y DUGATKIN, L.A. 1998. Why we need evolutionary game theory. En: L.A. Dugatkin y H.K. Reeve (eds.): *Game theory and animal behavior*, pp. 304-311. Oxford University Press, Oxford.
- RIECHERT, S.E. 1998. Game theory and animal contests. En: L.A. Dugatkin y H.K. Reeve (eds.): *Game theory and animal behavior*, pp. 64-93. Oxford University Press, Oxford.
- RIDLEY, M. 1996. *Evolution*, 2nd edition. Blackwell Science, Oxford.
- RODRÍGUEZ-GIRONÉS, M.A. 1994. Estrategias evolutivamente estables: el juego de la eficacia biológica. En: J. Carranza (ed.): *Etología: introducción a la ciencia del comportamiento*. Pp. 181-203. Universidad de Extremadura, Cáceres.
- RODRÍGUEZ-GIRONÉS, M.A. 1999. Sibling competition stabilizes signalling resolution models of parent-offspring conflict. *Proc. Roy. Soc. Lond. B* 266: 2399-2402
- RODRÍGUEZ-GIRONÉS, M.A., COTTON, P.A. y KACELNIK, A. 1996. The evolution of begging: signaling and sibling competition. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 93: 14637-14641
- RODRÍGUEZ-GIRONÉS, M.A., ENQUIST, M. y COTTON, P.A. 1998. Instability of signaling resolution models of parent-offspring conflict. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 95: 4453-4457
- RODRÍGUEZ-GIRONÉS, M.A., ZÚÑIGA, J.M. y REDONDO, T. 2001. Effects of begging on growth rates of nestling chicks. *Behav. Ecol.* 12: 269-274.
- SHERRATT, T.N. y HARVEY, I.F. 1993. Frequency-dependent food selection by arthropods: a review. *Biol. J. Linn. Soc.* 48: 167-186.
- SUTHERLAND, W.J. 1996. *From individual behaviour to population ecology*. Oxford University Press, Oxford.
- THOMPSON, D.W. 1917. *On growth and form*. Cambridge University Press, Cambridge.
- TREGENZA, T. 1995. Building on the ideal free distribution. *Adv. Ecol. Res.* 26: 253-307.
- TRIVERS, R.L. 1971. The evolution of reciprocal altruism. *Q. Rev. Biol.* 46: 35-57.
- TRIVERS, R.L. y WILLARD, D.E. 1973. Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science* 179: 90-92.
- VÁSQUEZ, R.A. 1995. Decision making in variable environments: individuals, groups, and populations. D. Phil. thesis, University of Oxford, Oxford.
- VÁSQUEZ, R.A. y KACELNIK, A. 2000. Foraging rate versus sociality in the starling *Sturnus vulgaris*. *Proc. Roy. Soc. Lond. B* 267: 157-164.
- VINCENT, T.L. y BROWN, J.S. 1988. The evolution of ESS theory. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 19: 423-443.
- VON NEWMANN, J. y MORGENSTERN, O. 1944. *Theory of games and economic behavior*. Princeton University Press, Princeton.
- ZAHAVI, A. 1975. Mate selection -a selection for a handicap. *J. Theor. Biol.* 53: 205-214.

Lecturas recomendadas

- (1) MAYNARD SMITH, J. 1982. *Evolution and the theory of games*. Cambridge University Press, Cambridge. Lectura obligatoria para quienes quieran iniciarse en teoría de juegos evolutiva. Muestra los modelos iniciales sobre estrategias evolutivamente estables (halcones y palomas), y además aborda diversos temas entre los que se incluyen estrategias mixtas, aprendizaje, modelos genéticos, conductas sociales, dispersión, y rasgos de historia de vida. Este importante libro sentó las bases de lo que ha sido el desarrollo de la disciplina.
- (2) RODRÍGUEZ-GIRONÉS, M.A. 1994. "Estrategias evolutivamente estables: el juego de la eficacia biológica". En: J. CARRANZA (ed.): *Etología: introducción a la ciencia del comportamiento*. Pp. 181-203. Universidad de Extremadura, Cáceres. El capítulo es una introducción escrita en castellano sobre modelos de teoría de juegos y estrategias evolutivamente estables.
- (3) CLARKE, B.C. y PARTRIDGE, L. (eds.) 1988. Frequency-dependent selection. Cambridge University Press, Cambridge. Corresponde a un simposio organizado por la Royal Society of London sobre selección frecuencia-dependiente, e incluye aspectos de dinámica poblacional, interacciones biológicas y genética de poblaciones.
- (4) DUGATKIN, L.A. y REEVE, H.R. (eds.) 1998. *Game theory and animal behavior*. Oxford University Press, Oxford. Excelente compendio de aproximaciones recientes en el uso de modelos de teoría de juegos en etología y ecología del comportamiento.