

Modelos matemáticos en ecología: aplicación al dilema halcón vs. paloma

V. Polo ^{1,*}

(1) Departamento de Biología y Geología, ESCET, Universidad Rey Juan Carlos, c/ Tulipán s/n, 28933 Móstoles, Madrid, España

* Autor de correspondencia: V. Polo [vicente.polo@urjc.es]

> Recibido el 16 de octubre de 2013, aceptado el 05 de noviembre de 2013.

Polo, V. 2013. Modelos matemáticos en ecología: aplicación al dilema halcón vs. paloma. *Ecosistemas* 22(3):6-11. Doi.: 10.7818/ECOS.2013.22-3.02

Los modelos matemáticos, por su propiedad de síntesis de variables con efectos dominantes, pueden suponer una herramienta clave en la comprensión y en la reformulación de nuevas hipótesis sobre el funcionamiento de los sistemas biológicos a muy diferentes escalas: desde la bioquímica celular hasta los complejos ecosistemas. A pesar de esto, no son pocas las reticencias a su empleo, debidas al no siempre fácil dialogo en el binomio matemáticas-biología. Pero los modelos solo deben entenderse como una aproximación, más o menos razonable, al mundo real del que parten y su empleo solo debería estar justificado cuando su uso trasciende al conocimiento del estudio experimental u observacional. El objetivo del presente trabajo es describir alguno de los pasos clave a la hora de ajustar diferentes modelos un mismo hecho biológico. El ejemplo se aplica al conocido dilema entre las conductas contrapuestas halcón vs. paloma, formulado por Maynard Smith. Primero, se ajustan cuatro modelos diferentes para reproducir la conducta en una población mixta de halcones y palomas que disputan por la propiedad de un recurso valioso. Segundo, se analizan la dinámica y el equilibrio evolutivamente estable en poblaciones dimórficas. Tercero, se discute el rango de validez de las soluciones y las limitaciones de esos modelos cuando se comparan con los con las poblaciones naturales.

Palabras clave: estrategias evolutivamente estables; poblaciones polimórficas; teoría de juegos.

Polo, V. 2013. 2013. Mathematical modeling in ecology: on the hawk vs. dove game. *Ecosistemas* 22(3):6-11. Doi.: 10.7818/ECOS.2013.22-3.02

Mathematical modeling is a synthetic combination of variables with dominant effects on a natural system. Thus it provides a tool to understand the meaning and the new reformulation of hypothesis in the wide range of biological systems: from the cell to the complex ecosystems. Unfortunately, because of the difficult understanding between biologist and mathematicians, this is far from appreciated to most students and professionals. But mathematical models also have some limitations. Even if they were a feasible approximation to the biological problem, then only work when they solve doubts and/or transcend the knowledge with respect to an observational or experimental approach. The goal of the present study is to describe some steps in the construction of models fitted to a biological problem. I used a known behavioral example: the hawk vs. dove behavioral dilemma firstly formulated by Maynard Smith. First, I fitted four different models to reproduce the behavior of mixed proportions of hawks and doves that confront between them by the property of a valuable resource. Second, I analyze the dynamic and the evolutionarily stable strategy in dimorphic populations. And third, I discuss the range of valuable predictions and the limitations of these models when confronted to natural populations.

Key words: evolutionarily stable strategy; game theory; polymorphic populations.

Introducción

Las matemáticas son el cemento con el que está construido el universo que conocemos. Esto es válido tanto para los procesos y leyes que rigen la materia y energía de los sistemas inorgánicos como para los que se aplican al mundo biológico. Al igual que una roca y un ser vivo están contruidos con los mismos ladrillos (los átomos) y siguen los mismos principios termodinámicos, sus leyes y esencia pueden ser escritos en el mismo lenguaje de las matemáticas. Desgraciadamente, este hecho suele pasarse por alto por muchos biólogos, tanto en formación como en el caso de especialistas, y es frecuente el desdén hacia lo que las matemáticas pueden aportar a su esfera de conocimiento; desde la bioquímica y los orgánulos celulares hasta las poblaciones de seres vivos interconectadas en los ecosistemas más complejos.

En este mismo sentido, la UNESCO ha declarado el año 2013 como el "Año de las Matemáticas del Planeta Tierra" (De León et

al. 2013). Esta declaración hace hincapié en la importancia de los modelos matemáticos sobre cuatro grandes áreas de conocimiento: 1) la dinámica planetaria global; 2) el papel de la Tierra como cuna presente y futura de la humanidad; 3) el sostenimiento y estabilidad de los ecosistemas y la biodiversidad; y 4) los riesgos, amenazas y cambios de la dinámica global producidos en un entorno cambiante, ya sea éste producido por efecto antrópico o por otras causas.

Son escasas, pero muy notables, las aportaciones realmente relevantes sobre la aplicación de modelos al mundo biológico. Por citar solo unos pocos destacaré a: Ronald Aylmer Fisher, notable investigador de formación integral, fundador de la inferencia estadística y uno de los padres de la genética de poblaciones (p.e. Fisher 1930); D'Arcy Wentworth Thompson, que llevó los principios físicos a la biología y posibilitó, entre otras muchas cosas, el estudio de las alometrias y las física de las dimensiones y proporciones corporales (ver la versión actualizada en Thompson 1961) y John

Maynard Smith, que llevó al campo de la conducta animal los trabajos de los matemáticos John Forbes Nash y John von Newman e introdujo el importante concepto de *estrategia evolutivamente estable* (Smith 1982).

La construcción de un modelo es un arte en sí mismo que requiere de una serie de pasos (p.e. Otto y Day 2007). En esencia, y a riesgo de resultar algo simplista, se precisan tres condiciones, que no necesariamente tienen que darse en la misma persona: 1) un profundo conocimiento de las bases matemáticas adecuadas; 2) una gran experiencia sobre el funcionamiento del sistema a modelizar; y 3) una elevada capacidad de síntesis y abstracción de la realidad, para destacar las variables con efectos clave. En el caso de la biología, y debido al ya mencionado desdén hacia las matemáticas, este proceso suele implicar a dos personas: un biólogo y un matemático. Pero la comunicación entre ambos no suele ser fácil, razón que explica el hecho de que la gran mayoría de aportaciones hayan sido realizadas por personas aisladas con conocimientos generalistas en ambos campos.

El presente trabajo no es más que una modesta aportación sobre como las matemáticas pueden resultar una herramienta clave para la comprensión de los sistemas biológicos. No pretendo enseñar a modelizar, hecho del todo imposible con la lectura de este trabajo y prácticamente imposible con la lectura de cualquier buen texto sobre modelización biológica (p.e. Otto y Day 2007). Lo que verdaderamente me propongo es, basándome en un sencillo hecho biológico, mostrar las utilidades que los modelos pueden aportar y como debería ser el diálogo entre matemático y biólogo.

El ejemplo que presento es un caso particular del conocido dilema *Halcones contra Palomas* de Maynard Smith (Smith y Price, 1973; Smith 1982). Se trata de una confrontación entre parejas de individuos de una población de una determinada especie que compiten por la consecución de un recurso valioso con las conductas contrastadas que equivalen a las de un halcón o una paloma (ver más adelante la descripción del modelo). El problema puede modelizarse de dos formas: 1) suponiendo que todos los animales de la población son iguales y pueden elegir entre ambas conductas con una cierta probabilidad o estrategia; o 2) asumiendo que la población es dimórfica y una parte de los animales actúan siempre como halcones mientras la restante siempre actúa con la conducta de palomas. En ambos casos lo que se pretende es conocer la situación de equilibrio poblacional cuando se añaden las funciones de coste y beneficio de cada conducta y estrategia (ver modelo). En el primer caso se trata de obtener la estrategia evolutivamente estable (i.e. en qué proporción un individuo se debe comportar como halcón y cuando como paloma) que no puede ser desplazada por mutantes o migrantes que muestren una estrategia diferente. En el segundo caso, el desarrollado en el presente estudio, se pretende obtener la situación de equilibrio de una población dimórfica; en resumidas cuentas: cuantos halcones y cuantas palomas debe haber en la población.

Métodos

1) Asunciones iniciales

Se supone una población muy grande de individuos de la misma especie que presentan dos tipos de conductas contrastadas, tipo "halcón" y tipo "paloma", en su confrontación por un recurso. Un individuo tipo "halcón" lucha sin tregua por apropiarse del recurso en litigio, aun a costa de no conseguirlo y sufrir graves heridas. Un individuo tipo "paloma" nunca lucha, por el contrario prefiere dialogar y en caso de que esto no surta efecto opta por dejarle el recurso al contrincante. Sea E el beneficio de obtener el recurso, H el coste de sufrir una herida y T el tiempo perdido dialogando (en realidad no es un tiempo sino una medida de energía equivalente al tiempo perdido dialogando). Por simplificar supondré que las peleas, cuando estas se producen, son muy rápidas (i.e. no implican pérdida de tiempo) y en ellas el ganador, que nunca sufre heridas, acaba infringiendo heridas al perdedor y se lleva el recurso.

Lo primero que es preciso establecer es el resultado de los tres tipos de interacciones que pueden darse entre parejas de individuos de la población (Tabla 1). En una interacción entre dos halcones uno de ellos se lleva el beneficio E del recurso y el otro el coste de la herida $-H$. Como no hay razones para presuponer cuál de ellos va a ser el ganador y cuál el perdedor se asigna a cada halcón el promedio de ambas situaciones $(E-H)/2$. En una interacción entre un halcón y una paloma, el halcón hace una exhibición agresiva ahuyentando a la paloma y llevándose el recurso; por tanto recibe un beneficio E , mientras la paloma huye sin sufrir heridas ni perder tiempo, por lo que recibe un beneficio nulo. Finalmente, en una interacción entre dos palomas, ambas pierden un tiempo T "dialogando" hasta que una de ellas cede y la otra se lleva el recurso; por tanto una gana $E-T$, mientras que la otra se va sin nada y tiene una ganancia negativa por el tiempo perdido de valor $-T$. Como tampoco hay una razón previa para presuponer cuál de ellas va a ser la ganadora, se asigna a cada una de ellas el promedio de ambas situaciones $(E-2T)/2$.

Tabla 1. Ganancia promedio para cada uno de los individuos A y B que compiten por la obtención de un recurso según su conducta sea halcón o paloma. El primer dato de cada casilla representa la ganancia promedio del individuo A y el segundo lo mismo para el individuo B

	B halcón	B paloma
A halcón	$(E-H)/2$; $(E-H)/2$	E ; 0
A paloma	0 ; E	$(E-2T)/2$; $(E-2T)/2$

2) Estado final

Lo primero que precisamos determinar es el estado estable de la población polimórfica. La obtención de este estado final (que no la transición hacia dicho estado partiendo de una situación inicial cualesquiera) es fácil e intuitiva a partir de su estabilidad ante el intento de invasión por una pequeña cantidad de mutantes (o emigrantes). Supongamos una población monomórfica de halcones ¿sería estable ante la introducción de unas pocas palomas? Como la población es muy grande la mayoría de los halcones interaccionarían con otro halcón, con beneficio promedio $(E-H)/2$. Mientras que las pocas palomas deberían interaccionar con un halcón con beneficio medio 0 . En el caso particular de que el coste de sufrir una herida sea mayor que el beneficio de ganar el recurso, el beneficio neto de un halcón sería negativo (i.e. $E-H/2 < 0$), con lo que las palomas proliferarían inicialmente e invadirían a la población monomórfica de halcones. Por ello, una población toda ella de halcones no puede ser evolutivamente estable.

Aplicando un razonamiento similar se analiza el resultado de la invasión de una población monomórfica de palomas por una pequeña cantidad de halcones. La mayoría de palomas interaccionarían con otra paloma, con beneficio neto $(E-2T)/2$. Los pocos halcones interaccionarían con una paloma con beneficio neto $E > (E-2T)/2$. Así, los halcones tendrían mayor éxito inicial y proliferarían a costa de las mayoritarias palomas. Por ello, una población entera de palomas tampoco puede ser evolutivamente estable.

Por tanto, el estado evolutivamente estable, de existir, debe ser intermedio entre las dos poblaciones monomórficas. Esto se satisface con una población dimórfica con una mezcla concreta de individuos de cada tipo. Por ejemplo, partiendo de la situación del párrafo anterior, los halcones se propagarán por la población de palomas hasta alcanzar una proporción de p halcones y $1-p$ palomas para la que el beneficio neto de ser halcón, G_H , iguale al beneficio neto de ser paloma, G_P . Estos valores se obtienen fácilmente de la Tabla 1:

$$G_H = \frac{E-H}{2} p + E(1-p) \quad (1)$$

$$G_P = \frac{E-2T}{2} (1-p) \quad (2)$$

Igualando (1) y (2) se obtiene la proporción evolutivamente estable de halcones en la población dimórfica:

$$p = \frac{E + 2T}{H + 2T} \quad (3)$$

Cuando el beneficio de ganar el recurso supera al coste de recibir una herida la ecuación (3) produce un valor imposible $p > 1$ y la solución real sería una población monomórfica de halcones. En los demás casos el estado final es una población dimórfica de halcones y palomas en una proporción dada por (3).

Todo lo anterior es harto conocido y puede encontrarse en los numerosos tratados sobre el dilema (p.e. [Smith y Price 1973](#); [Smith 1982](#); [Carranza 1994](#)). Pero no me voy a detener en este punto, sino que también presentaré como es la transición hacia el estado final. Esta parte es algo más compleja y precisa de una serie de suposiciones que expondré en las asunciones de los diferentes modelos (ver resultados).

Resultados

Partimos de una población de un tamaño grande y estable de, pongamos, N individuos. Suponemos, por simplificar, no solapamiento entre generaciones, equilibrio de sexos, tanto en el grupo de halcones como en el de palomas, y que la eficacia biológica de cada individuo es proporcional al valor promedio que obtiene en las confrontaciones con otros individuos de la población dados en la [Tabla 1](#): los valores G_H y G_P . La última asunción es ciertamente problemática pues equivale a dar por hecho que la mayoría de recursos de los individuos viene de este tipo de disputas (ver, sin embargo, discusión).

Queremos conocer la transición desde un estado inicial arbitrario de p_0N halcones y $(1-p_0)N$ palomas hacia el estado evolutivamente estable determinado por (3). La transición obtenida es muy dependiente de las asunciones que se hagan. En los siguientes puntos simulo cuatro posibles escenarios.

a) Modelo 1

En un primer paso damos por válida la, aparentemente razonable, suposición de que los halcones y palomas producen únicamente hijos de su tipo (i.e. no se mezclan reproductivamente) y que el número total de hijos producidos en la población es directamente proporcional al número de parentales y a su ganancia media neta G_H y G_P , respectivamente. Por tanto, si tenemos p_tN halcones y $(1-p_t)N$ palomas en la generación t el número de sus hijos será:

$$\text{Hijos}_H \propto p_t N G_H \quad (4)$$

$$\text{Hijos}_P \propto (1-p_t) N G_P \quad (5)$$

Las funciones (4) y (5) deben ajustarse mediante un parámetro de proporcionalidad para que el número total de hijos coincida con el valor N del número de sus padres. Por tanto, la proporción de halcones en la generación siguiente, $t+1$, es:

$$p_{t+1} = \frac{p_t G_H}{p_t G_H + (1-p_t) G_P} \quad (6)$$

El cambio en la proporción de halcones entre dos generaciones sucesivas es:

$$p_{t+1} - p_t = \frac{p_t(1-p_t)(G_H - G_P)}{p_t G_H + (1-p_t) G_P} \quad (7)$$

Aparentemente hemos resuelto el problema en el primer intento. Por ejemplo, simulando el caso de una intrusión de halcones en proporción $p_0 = 0.01$ en una población compuesta íntegramente por palomas, con parámetros $E = 1$, $H = 2$ y $T = 0.03$, se obtiene una transición de tipo sigmoideo con valor final $p = 0.515$ determinado por (3) ([Fig. 1](#)). Pero no todo es correcto pues veamos lo que sucede

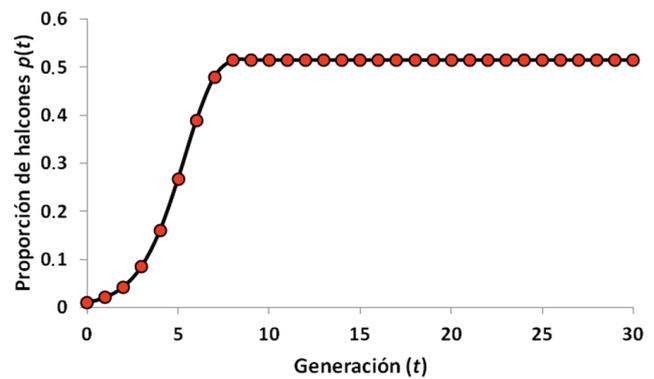


Figura 1. Trayectoria de la proporción de halcones en una población dimórfica de halcones y palomas hacia el estado de equilibrio. Se representa el caso de una intrusión de una proporción de 0.01 halcones en una población de palomas para valores de los parámetros: $E = 1$, $H = 2$ y $T = 0.03$ (ver métodos). Son necesarias menos de 10 generaciones para alcanzar el equilibrio esperado con una proporción de halcones $p = 0.515$.

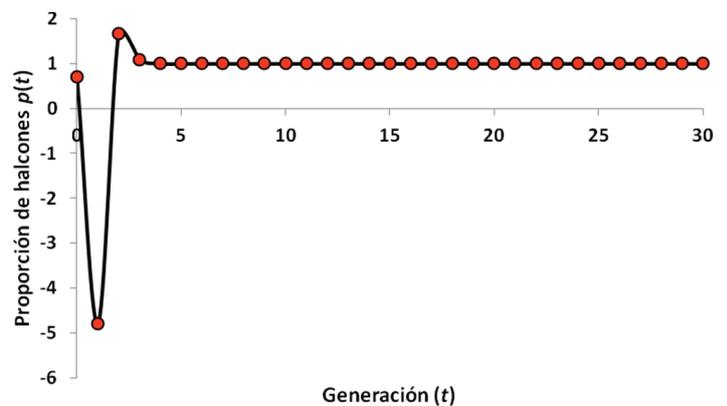


Figura 2. El mismo caso de la [Figura 1](#) pero para una proporción inicial de halcones de valor $p = 0.7$. El sistema evoluciona de manera incorrecta y muestra la fijación de los halcones cuando estos deben llegar a una proporción $p = 0.515$.

cuando la proporción de halcones inicial es un valor claramente superior al valor de equilibrio ($p_0 = 0.7$ en [Fig. 2](#)). En ese caso la transición es totalmente anómala y el sistema se fija en una población monomórfica de halcones, cuando por (3) sabemos que esto no es cierto. ¿Qué está sucediendo? Pues que en proporciones inicialmente altas de halcones el beneficio neto de ser halcón, G_H , toma valores negativos lo que determina valores anómalos en (6).

Es evidente que el modelo no funciona de manera adecuada para un rango de valores iniciales: cuando $p_0 > 0.515$ proporciona una transición extraña y cuando $p_0 > 0.66$ también es incorrecto el estado final. Esto significa que alguna de las asunciones que hemos realizado no es correcta, al menos, en todas las situaciones.

b) Modelo 2

El problema del modelo anterior radica en que aparecen situaciones en las que (6), como una proporción que es, se sale del rango permitido $0 \leq p \leq 1$. Como una segunda aproximación al problema hacemos que el cambio en la proporción de halcones entre dos generaciones sucesivas sea proporcional a la diferencia entre ganancias netas de ser halcón y de ser paloma, G_H y G_P , es decir:

$$p_{t+1} - p_t = k(G_H - G_P) \quad (8)$$

Siendo k una constante de proporcionalidad que debe ser ajustada "de forma aproximada" para lograr que el cambio en las proporciones no exceda o acorte la duración de los transitorios ni lleve al sistema a valores fuera del equilibrio determinado por (3).

En la **Figura 3** se representan los mismos casos de las **Figuras 1 y 2** para un valor arbitrario de k . Se observa como ahora las transiciones desde cualquier proporción inicial de machos producen siempre el valor final correcto determinado por (3). Sin embargo algo falla, como se comprueba fácilmente al comparar las **Figuras 1 y 3**. El cambio en frecuencia debería ser proporcional a dos factores: 1) la diferencia en beneficio $G_H - G_P$ (produce valores mayores en ambos extremos del rango de p) y 2) la cantidad inicial de individuos mutantes que posibilitan el cambio (produce valores muy bajos en ambos extremos del rango de p). Entonces ¿cómo es posible que el primer cambio en la proporción de halcones (**Fig. 3**) sea tan elevado (para aumento o disminución) si hay tan pocos halcones o tan pocas palomas? Este modelo, por tanto, soluciona los problemas del modelo 1 en cuando a la determinación del estado evolutivamente estable pero falla en la forma de los estados transitorios hacia dicha solución estable.

c) Modelo 3

Una forma de solucionar el problema de los estados transitorios del modelo 2 es hacer que el cambio en la proporción de halcones (o de palomas) entre dos generaciones sucesivas sea también proporcional a la cantidad actual de halcones (o de palomas). Esto se logra cambiando la constante k de la expresión (8) por una función que tome valores bajos cuando hay muy pocos halcones (o palomas) y valores mayores en proporciones intermedias. La función más sencilla que cumple este requisito es el producto $p(1-p)$. Incluyéndola en (8), así, se obtiene una nueva expresión para el cambio en la proporción de halcones:

$$p_{t+1} - p_t = mp_t(1-p_t)(G_H - G_L) \quad (9)$$

Siendo m una constante de ajuste que cumple los mismos requisitos que cumplía la constante k en la expresión (8). En la **Figura 4** se simulan los estados transitorios desde dos situaciones opuestas: en la invasión de una población monomórfica de palomas por unos pocos halcones ($p_0 = 0.01$) y en la invasión de una población monomórfica de halcones por unas pocas palomas ($p_0 = 0.99$). Las transiciones tienen ahora la forma y el estado estable correctos.

Pero tampoco debemos cantar victoria en este caso. A pesar del “aparentemente” correcto funcionamiento en los estados transitorios, el modelo 3 sigue siendo una aproximación razonable, pero no del todo correcta, al fenómeno real. Las razones principales son dos. Primero, que hay razones para pensar que los transitorios desde situaciones opuestas (p_0 cercado a 0 y a 1) no tienen por qué ser simétricas entre sí (ver discusión) y el transitorio por invasión de palomas ($p_0 = 0.99$) debería ser más rápido que el transi-

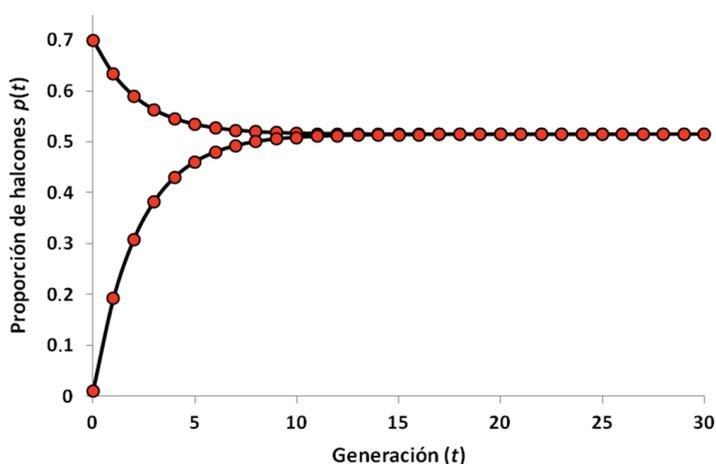


Figura 3. Trayectorias de la proporción de halcones en una población dimórfica con parámetros $E = 1$, $H = 2$, $T = 0.03$ y $k = 0.35$ (ver modelo 2). Se simulan los transitorios desde dos proporciones iniciales de halcones: $p_0 = 0.01$ y $p_0 = 0.7$. En ambos casos son necesarias menos de 10 generaciones para alcanzar el equilibrio esperado con una proporción de halcones $p = 0.515$.

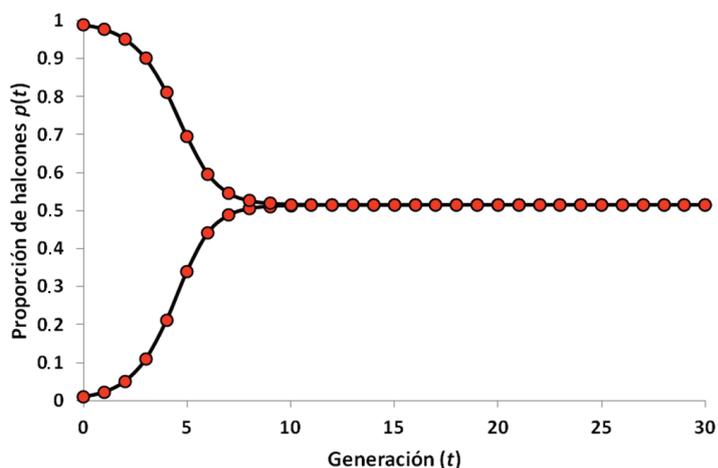


Figura 4. Trayectorias de la proporción de halcones en una población dimórfica con parámetros $E = 1$, $H = 2$, $T = 0,03$ y $m = 2,5$ (ver modelo 3). Se simulan los transitorios en dos situaciones opuestas: cuando una proporción $p_0 = 0,01$ de halcones invade una población de palomas, y cuando una proporción similar de palomas invade una población de halcones $p_0 = 0,99$. En ambos casos son necesarias menos de 10 generaciones para alcanzar el equilibrio esperado con una proporción de halcones $p = 0,515$ y los transitorios tienen la típica forma logística.

torio por invasión de halcones ($p_0 = 0.01$). Segundo, que los halcones y las palomas en los modelos 1 a 3 son tratados por separado a la hora de reproducirse. ¿Qué impide que un halcón se reproduzca con una paloma? ¿Cuál sería el resultado de este cruzamiento? ¿Un halcón? ¿Una paloma? ¿La mitad de cada tipo?

d) Modelo 4

Podríamos haber empezado por un modelo más completo que incluyera todas las posibilidades de cruzamiento a la hora de producir la generación filial. Para este propósito vamos a realizar un sencillo modelo genético. Supongamos, por ejemplo, que los fenotipos halcón y paloma se deben a la segregación de un locus dialélico autosómico (i.e. que se encuentra localizado en un cromosoma autosómico, no sexual), a , h , con dominancia del alelo h : los individuos con genotipo aa manifiestan fenotipo paloma mientras que los que tienen genotipos ah y hh presentan, ambos, fenotipo halcón. Sean P , S y H las respectivas frecuencias de los genotipos aa , ah y hh en una generación dada ($P+S+G=1$). La relación entre las frecuencias génicas y genotípicas en cada generación viene dadas por:

$$a = P + \frac{S}{2} \quad (10)$$

$$h = H + \frac{S}{2} \quad (11)$$

La generación filial se obtiene a partir de la frecuencia, eficacia biológica y segregación de cada tipo de cruzamiento (ver **Tabla 2**). La primera se obtiene de los términos del desarrollo del cuadrado $(P+S+G)^2$. De manera similar a como hemos hecho en los anteriores modelos, la eficacia biológica de cada emparejamiento se asume como la suma del beneficio neto de ambos progenitores (pero ver un poco más adelante). Siguiendo la **Tabla 2**, la producción de cada genotipo filial se obtiene de las sumas de productos de frecuencia, eficacia biológica y segregación filial, L_P , L_S y L_H . Pero estos valores no son verdaderas proporciones debido al proceso selectivo determinado por las diferencias en eficacia biológica. Por tanto, deben ser reajustados para producir las frecuencias genotípicas en la descendencia:

$$P_{t+1} = \frac{L_P}{L_P + L_S + L_H} \quad (12)$$

$$S_{t+1} = \frac{L_S}{L_P + L_S + L_H} \quad (13)$$

$$H_{t+1} = \frac{L_H}{L_P + L_S + L_H} \quad (14)$$

Haciendo un poco de algebra se obtiene la frecuencia genotípica de palomas en la generación filial:

$$P_{t+1} = \frac{2a^2G_H + aS(G_H - G_P)}{2G_H - 2P(G_H - G_P)} \quad (15)$$

Donde las frecuencias génicas y genotípicas y las eficacias biológicas vienen referidas a la generación parental, t . La proporción del fenotipo de halcones es, por tanto, $1 - P_{t+1}$ pues está compuesto de la suma de los individuos de los genotipos S_{t+1} y H_{t+1} . El cambio en la frecuencia de palomas entre la generación de los hijos y la de los padres es:

$$P_{t+1} - P_t = \frac{a(1-a)P(G_H - G_P)}{2G_H - 2P(G_H - G_P)} \quad (16)$$

Curiosamente, en la expresión (16) aparecen todos los términos de (9) más un factor de corrección variable que sustituye a la constante m . Esto determina que el aspecto de los transitorios hasta el valor de equilibrio debe tener un aspecto logístico similar al del modelo 3.

Llegados a este punto conviene incluir una nueva modificación para solucionar el principal problema del modelo 1. Recordemos, en los casos en los que la proporción inicial de halcones en la población es muy elevada G_H toma valores negativos, lo que saca del rango los valores de frecuencia fenotípica por la sencilla razón de que "no tiene sentido producir un número negativo de hijos". Este inconveniente se soluciona de manera sencilla sin más que sumar una cantidad constante G_0 a los beneficios promedio de halcones y palomas (1) y (2):

$$G_H = \frac{E - H}{2}(1 - P) + EP + G_0 \quad (17)$$

$$G_P = \frac{E - H}{2}P + G_0 \quad (18)$$

Donde $1 - P$ y P son ahora las respectivas proporciones fenotípicas de halcones y palomas. La inclusión de este término constante no tiene efecto alguno en el punto de equilibrio (3), debido a que la resta de (17) y (18) lo elimina. Pero cuando hablamos de los transitorios es otro cantar; a menor valor de G_0 menor es el incremento en la duración de los transitorios desde el valor inicial hasta el valor de equilibrio y mayor es la asimetría entre las transiciones desde las dos situaciones extremas (comparar las trayectorias desde $P_0 = 0.01$ y 0.99 en la **Figura 5** para $G_0 = 0.5$). Las implicaciones biológicas de término G_0 se dejan para el apartado de discusión.

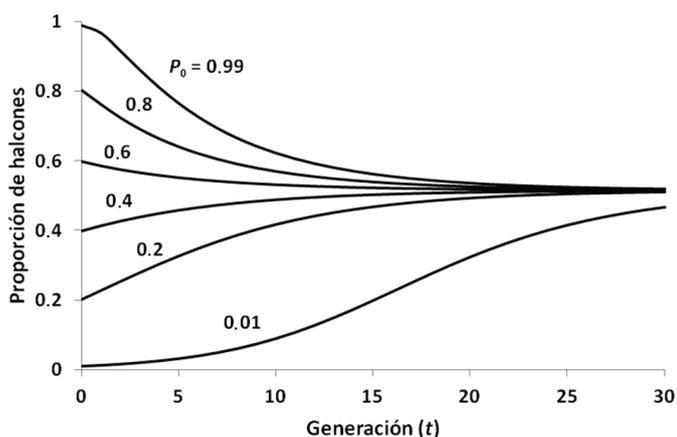


Figura 5. Cambio en la proporción de halcones para una inyección de 0,01 halcones en una población entera de palomas con parámetros $E = 1$, $H = 2$, $T = 0,03$. Se ha sumado una cantidad constante de 0,5 unidades a los beneficios G_H y G_P (ver modelo 4). El tránsito hasta la frecuencia esperada $S+H = 0,515$ tienen la típica forma logística pero requiere bastante más generaciones (unas 40) que en el observado en la **Figura 4**.

Tabla 2. Segregación de conductas halcón y paloma mediadas por un locus dialélico, a , h , con dominancia del locus h (aa fenotipo paloma; ah y hh fenotipo halcón). La eficacia biológica para cada emparejamiento es proporcional a la suma de beneficio promedio de cada progenitor. L_P , L_S y L_H son la suma de genotipos en la generación filial y deben ser corregidos para convertirlos en proporciones (ver modelo 4).

♂×♀	Frecuencia	Eficacia biológica	Generación filial		
			aa	ah	hh
$aa \times aa$	P^2	$2G_P$	1	0	0
$aa \times ah$	PS	G_P+G_H	1/2	1/2	0
$aa \times hh$	PH	G_P+G_H	0	1	0
$ah \times aa$	PS	G_P+G_H	1/2	1/2	0
$ah \times ah$	S^2	$2G_H$	1/4	1/2	1/4
$ah \times hh$	SH	$2G_H$	0	1/2	1/2
$hh \times aa$	PH	G_P+G_H	0	1	0
$hh \times ah$	SH	$2G_H$	0	1/2	1/2
$hh \times hh$	H^2	$2G_H$	0	0	1
Total	1		L_P	L_S	L_H

Discusión

Un modelo no es más que la descripción formal y simplificada de un proceso natural. Pero llegar a una abstracción tal no suele ser tarea fácil ya que requiere de la experiencia contrastada en campos variados del conocimiento; en el caso que nos ocupa en matemáticas y biología (Edelstein-Keshet 2005; Otto y Day 2007). Es por esto, que una mayoría de biólogos prefiere no pasar de una descripción meramente relacional y estadística de su aproximación metodológica, observacional o experimental, aplicada a su sistema de interés. Pero una reformulación del proceso en términos matemáticos permitiría, en ciertos casos, conocer los elementos del sistema (la caja negra) por los que una dinámica espacio-temporal de entradas (estímulos) produce unas determinadas salidas (respuestas). Esta perspectiva matemática posibilitaría un conocimiento más hondo del fenómeno biológico y la predicción de nuevas respuestas del mismo. Sin embargo, el diálogo entre matemático y biólogo puede resultar fallido cuando el primero no comprende la trascendencia realista y el rango de limitaciones impuestas a los estímulos y a las respuestas y cuando el segundo no es del todo capaz de podar el árbol del proceso biológico dejando únicamente unas pocas ramas con efectos importantes. La colaboración así se hace tediosa y no fructifica. Los halcones y palomas del ejemplo no son más que una excusa para presentar las ventajas y dificultades de una formulación matemática aplicada a un hecho biológico.

El dilema Halcón vs. Paloma que presento es una versión simplificada del estudio de Maynard Smith y colaboradores (Smith y Price 1973; Smith 1982; ver también Rodríguez-Gironés 1994). Lo primero que conviene decir es que este modelo es la base de otro mucho más realista en el que compiten en una población tres tipos de individuos (o tres tipos de conductas a elegir por un mismo individuo según la aproximación que utilizemos): *halcón*, *paloma* y *burgués*. El burgués es un tipo especial de individuo (o de conducta, según corresponda) que se comporta como un halcón cuando se sabe en la propiedad de un recurso y como una paloma en el caso contrario (Smith 1982; ver también Rodríguez-Gironés 1994). La utilidad de ese modelo ampliado radica en que una población compuesta solo de burgueses, al contrario de lo que sucedía con una de halcones o con una de palomas, sí es evolutivamente estable. Pero las interesantes implicaciones a este hecho escapan a las intenciones más modestas del presente artículo (se recomienda una lectura más especializada como Argasinski y Broom (2013) y las referencias allí incluidas).

Fuera de la pérdida de realismo por la restricción a solo dos tipos de individuos (o a solo dos conductas), comentada en el párrafo anterior, la limitación más seria a los modelos 1, 2 y 3 (pero no al modelo 4) es el supuesto de que la eficacia biológica de los individuos es únicamente proporcional a los beneficios netos que obtienen en sus interacciones con otros individuos. Es del todo evidente que los animales pueden encontrar recursos estando ellos solos y, por tanto, sin necesidad de competir con un conespecífico. ¿Cómo si no podrían sobrevivir los individuos de una población pura de halcones si solo extrajeran del medio el valor negativo de sus interacciones pareadas definidos por la **Tabla 1**? Este problema ya fue tenido en cuenta y solucionado en el modelo simplificado de **Maynard Smith (1982)** mediante la suma del término constante G_0 en las expresiones (17) y (18). La no consideración de ese término conlleva dos consecuencias perniciosas. La primera es el incorrecto funcionamiento del modelo 1 para aquellos valores de la proporción de halcones que hacen negativo el valor de G_H (i.e. para $p_0 > 0.66$ con los valores de los parámetros usados en las figuras). La segunda, y no menos importante, se refiere a anomalías en la duración de los transitorios desde la situación inicial hasta el valor de equilibrio cuando se comparan las dos situaciones opuestas de invasión de una población de halcones, por unas pocas palomas, y de invasión de una población de palomas, por unos pocos halcones. Los modelos 2 y 3 presentan transitorios equivalentes en duración (ver **Fig. 3 y 4**), mientras que el modelo 4 presenta una transición más rápida hasta el punto de equilibrio cuando se invade una población monomórfica de halcones que cuando se invade una de palomas (compárense las curvas para $P_0 = 0.01$ y 0.99 en la **Fig. 5**). La forma correcta es, lógicamente, la asimétrica presentada en el modelo 4. Esta asimetría se debe a la menor eficacia biológica de halcones y palomas cuando las palomas son las invasoras ($G_H = -0.5$, $G_P = 0$ para $P_0 = 0.99$) que cuando los halcones invaden una población monomórfica de palomas ($G_H = 1$, $G_P = 0.48$ para $P_0 = 0.01$). La transición desde la población monomórfica de halcones se acelera pues la eficacia biológica de todos los individuos, halcones y palomas, va incrementándose a medida que se va llegando al punto de equilibrio.

Los cuatro modelos desarrollados en este trabajo predicen el estado estable y, con mayor o menor fortuna, las transiciones hacia él desde cualquier situación inicial en una población dimórfica de halcones y palomas. Situaciones de estabilidad semejante en poblaciones polimórficas ya han sido observadas en otras especies, como por ejemplo las tres formas de color, amarilla azul y negra, en la base del cuello de los machos de lagartija del mezquite, *Sceloporus grammium*, en sus interacciones agresivas pareadas en la competición intrasexual por el acceso a las hembras de la especie (**Bastiaans, et al. 2013a y b**). Sin embargo, el problema de la competencia entre halcones y palomas puede modelizarse de una segunda forma, bastante más interesante y ajustada a la realidad, suponiendo que todos los animales de la población son idénticos (población monomórfica) y lo que cambia es la proporción de las veces que un individuo debe comportarse como halcón o como paloma. Planteado el problema desde esta segunda perspectiva lo que se pretende es conocer la estrategia evolutivamente estable entre las conductas halcón y paloma. Siguiendo el paralelismo con el modelo 4, lo que estaría programado en los genes no sería el presentar los fenotipos halcón o paloma sino la proporción de las veces que un individuo elegirá la conducta halcón o paloma. Aunque la formulación del problema sería algo más compleja, por fortuna las soluciones obtenidas para la estrategia evolutivamente estable son las mismas que las obtenidas en nuestras poblaciones polimórficas. Se deja al lector interesado que profundice en esta tipo de análisis (p.e. **Argasinski y Broom 2013**).

Para finalizar conviene hablar un poco sobre el control de calidad de los modelos matemáticos. ¿Cómo se mide el ajuste de un modelo a un sistema o hecho biológico? La respuesta a esta pregunta no siempre es única ni sencilla. El caso más simple es aquel en el que se pueden obtener datos del hecho biológico con los que comparar las predicciones del modelo. En este caso la bondad del modelo puede obtenerse mediante la proporción de varianzas explicada de los datos naturales. En otros muchos casos, como en nuestra irreal población de halcones vs. palomas, el modelo simplifica tanto el

hecho natural que no pueden obtenerse situaciones reales con las que poder compararlo. En este caso el modelo sirve de otra forma, quizás más importante: el objetivo del modelo podría ser crear la base mínima conceptual que con la menor cantidad de asunciones añadidas llegue a simular el hecho natural. En el caso que nos ocupa esto implica la ya comentada necesidad de añadir un tercer tipo de individuos (o una tercera conducta): los burgueses. Por poner un ejemplo más aclaratorio, el modelo de Sistema Solar heliocéntrico de Nicolás Copérnico de mediados del siglo XVI supuso una gran revolución al mostrar que los planetas giran alrededor del Sol, pero no permitiría poner un satélite en órbita de, pongamos, la Luna. Esto solo puede hacerse cuando el sistema se complica añadiendo las órbitas elípticas que predice la Ley de Gravitación Universal de Isaac Newton (*Philosophiae Naturalis Principia Mathematica* 1687).

Conclusiones

Un modelo no es más que una abstracción o idealización, más o menos precisa, de un proceso biológico concreto. Este hecho se pone de manifiesto con la serie de modelos 1 al 4 en orden creciente de ajuste. Los modelos no son buenos ni malos en sí mismos, simplemente tienen que cumplir la misión para la que han sido diseñados. Así, por ejemplo, los modelos 1 al 4 predicen, con bastante precisión, el estado final de equilibrio en una población polimórfica (y por tanto la estrategia evolutivamente estable en una población monomórfica de individuos con varias conductas a elegir), pero únicamente el modelo 4 consigue precisión sobre la forma y duración de los transitorios hacia el estado estable. Una de las propiedades importantes de un modelo es la predicción de nuevos hechos no observados.

En el caso que nos ocupa ya **Maynard Smith (1982)** comprobó que la estrategia mixta estable en el sistema halcón vs. paloma es desplazada por una invasión de un nuevo tipo de individuos: los burgueses. Por tanto, ni tan siquiera el modelo 4 es una representación fiel de la mayoría de las poblaciones naturales. Aun así su utilidad ha sido históricamente grande como fuente de nuevas hipótesis que explican la competencia de los conespecíficos por los recursos. Como corolario final estaría bien decir que un modelo nunca puede ser más complejo que la realidad que quiere simular y que su utilidad pierde sentido cuando no permite la elaboración de nuevas hipótesis y cuando una explicación meramente verbal es más conservadora y explicativa de los mismos hechos.

Referencias

- Argasinski, K., Broom, M. 2013. Ecological theatre and the evolutionary game: how environmental and demographic factors determine payoffs in evolutionary games. *Journal of Mathematical Biology* 67:935-962.
- Bastiaans, E., Morinaga, G., Gaytan, J.G.C., Marshall, J.C., Sinervo, B. 2013a. Male aggression varies with throat color in 2 distinct populations of the mesquite lizards. *Behavioral Ecology* 24:968-981.
- Bastiaans, E., Marshall, J.C., Sites, J., Morinaga, G., Sinervo, B. 2013b. Interpopulation variation in throat color morphs in an incipiently speciating lizard: from blue to white and back again? *Integrative and Comparative Biology* 53:E11-E11.
- Carranza, J. 1994. *Etología. Introducción a la Ciencia del Comportamiento*. Universidad de Extremadura, Cáceres, España.
- De León, M., Mancho, A.M., Tello, L., Bascompte, J., Saldaña, J., Sánchez, A., 2013. Informe Especial de las Matemáticas del Planeta Tierra. *Investigación y Ciencia* 445:47-59.
- Edelstein-Keshet, L. 2005. *Mathematical Models in Biology*. McGraw Hill, New York, USA.
- Fisher, R.A. 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Clarendon Press. Oxford, UK.
- Otto, S.P., Day, T. 2006. *A Biologist's Guide to Mathematical Modeling in Ecology and Evolution*. Princeton University Press. New Jersey, USA.
- Rodríguez-Gironés, M.A. Estrategias evolutivamente estables: el juego de la eficacia biológica. En: *Etología. Introducción a la Ciencia del Comportamiento*. Carranza, J. (ed.), pp: 181-203. Universidad de Extremadura, Cáceres, España.
- Smith, J.M. 1982. *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- Smith, J.M., Price, G.R. 1973. The logic of animal conflict. *Nature* 246:15-18.
- Thompson, D.A.W. 1961. *On the Growing and Form*. Cambridge University Press. Cambridge, UK.