

Capítulo 6

La teoría de los juegos en la evolución: Estrategias de supervivencia y selección natural

*Andrés Gálvez Rodríguez
Jesús Alejandro Ayala Aguilar*

DOI: <https://doi.org/10.61728/AE26001692>



Introducción

La teoría de juegos ha evolucionado de un marco analítico centrado en la economía y la estrategia militar a una disciplina interdisciplinaria esencial para comprender la complejidad de las interacciones humanas y biológicas. El problema fundamental que esta teoría se propone resolver es cómo modelar y predecir resultados en situaciones donde el destino de un actor individual no es independiente, sino que está inextricablemente vinculado a las decisiones y acciones de múltiples participantes (Szabó y Gábor, 2007). Esta capacidad predictiva y explicativa ha propiciado su adopción en un vasto espectro de campos, incluyendo la biología evolutiva, la psicología conductual, la informática, la antropología y la ciencia política, donde el análisis de la dinámica estratégica es crucial (Binmore, 1994; Gintis, 2009).

En su esencia, la teoría de juegos investiga la toma de decisiones estratégicas por parte de individuos, denominados "jugadores", quienes actúan anticipando las posibles respuestas de otros agentes. Esta anticipación recíproca genera una dinámica de interacción que es inherentemente compleja y, con frecuencia, conflictiva (von Neumann & Morgenstern, 1947). El principio subyacente que cimenta esta teoría es que las decisiones individuales rara vez se toman de forma aislada; por el contrario, cada elección se formula considerando exhaustivamente las acciones, motivaciones e incluso las limitaciones cognitivas de los demás participantes (Dixit y Nalebuff, 1991). Este enfoque ha posibilitado el desarrollo de sofisticados modelos matemáticos capaces de simular una diversidad de escenarios, que van desde complejas negociaciones económicas hasta la intrincada regulación de comportamientos sociales y biológicos.

Dentro de este marco conceptual, la teoría de juegos establece una distinción crucial entre dos categorías principales de interacciones estratégicas. Por un lado, se encuentran los juegos cooperativos, en los que los jugadores tienen la posibilidad de formar alianzas, coordinar sus

estrategias y compartir los beneficios derivados de sus acciones conjuntas (Myerson, 1991). Estos juegos exploran cómo se forman coaliciones y cómo los acuerdos pueden generar resultados colectivamente superiores. Por otro lado, la teoría aborda los juegos no cooperativos, en los que cada agente actúa exclusivamente en función de su propio interés, sin la posibilidad de establecer pactos vinculantes o acuerdos formales con otros participantes (Van Damme, 2015). En este tipo de juegos, la maximización del beneficio individual a menudo conduce a resultados subóptimos para el colectivo, un dilema que ha sido ampliamente estudiado. La riqueza de esta dicotomía reside en su capacidad para iluminar las diferentes estructuras de incentivos que subyacen a la interacción estratégica, proporcionando herramientas analíticas para desentrañar la lógica detrás de la cooperación y el conflicto en diversos contextos.

La evolución del comportamiento como problema estratégico

La aplicación de la teoría de juegos en el dominio biológico ha sido particularmente transformadora, ofreciendo una solución invaluable al problema de la evolución del comportamiento en el reino animal y en las dinámicas humanas (Smith, 1982). Este enfoque postula que las acciones, o “fenotipos conductuales”, están sujetas a la selección natural y deben evaluarse no por su valor intrínseco, sino por su rendimiento relativo frente a las estrategias adoptadas por el resto de la población. Esto contrasta con la visión darwiniana tradicional, que a menudo se centraba en la aptitud absoluta de un rasgo físico.

Un paradigma fundamental en este campo es el juego del gavián y la paloma (*Hawk-Dove game*), propuesto originalmente por Maynard Smith y Price (1973). Este modelo describe la competencia por un recurso finito entre dos arquetipos estratégicos: el gavián, que representa la agresividad y está dispuesto a escalar el conflicto hasta el combate físico, y la paloma, que encarna la evasión y la retirada táctica para evitar los altos costos de la confrontación. Este modelo seminal demostró matemáticamente que diversas estrategias pueden coexistir en equilibrio en una población, desmintiendo la noción de que solo la estrategia más agresiva puede dominar.

El resultado más significativo de este análisis fue la formulación de la Estrategia Evolutivamente Estable (ESS), un concepto central definido como un patrón de conducta que, una vez adoptado por la mayoría de la población, es resistente a la invasión de cualquier estrategia mutante o alternativa (McNamara y Houston, 2005). El ESS es, esencialmente, un equilibrio de Nash en el contexto de la selección natural. Su solidez ofrece una explicación matemática para la estabilidad de ciertos comportamientos en la naturaleza a lo largo de extensos periodos de tiempo.

Además de modelar la competencia directa, la teoría de juegos evolutiva es fundamental para desentrañar cómo factores tanto intrínsecos como extrínsecos influyen en la selección de comportamientos óptimos. Las decisiones estratégicas de un organismo, ya sea la elección de una pareja, la defensa territorial o la búsqueda de alimento, están profundamente influenciadas por una compleja interacción de elementos. Estos incluyen la base genética del comportamiento, las experiencias pasadas y el aprendizaje social (Dall et al., 2004; Dugatkin, 2022), así como las condiciones ambientales cambiantes, como la disponibilidad de recursos y la densidad poblacional. Esta interdependencia introduce un componente notablemente dinámico y adaptativo en el proceso de evolución de las especies, donde el comportamiento se convierte en un rasgo plástico y de alto valor estratégico.

Un paradigma de interacción compleja

En definitiva, la teoría de juegos evolutiva se establece firmemente como un paradigma integrador que ofrece una perspectiva estratégica enriquecedora para la comprensión integral de la evolución conductual. Este enfoque analítico va más allá de la mera descripción de la selección natural, expandiendo su ámbito de análisis hacia los niveles social y ecológico, y redefiniendo el criterio de éxito evolutivo (Kokko, 2007). El punto central es que la supervivencia y la maximización de la aptitud ya no dependen primariamente de la fuerza física bruta o la superioridad morfológica. En su lugar, el éxito radica en la capacidad adaptativa del individuo para tomar decisiones estratégicas eficaces dentro de un contexto de interacción compleja, donde las acciones de los demás modifican constantemente el paisaje de las recompensas y los costos (Sih et al., 2004).

Al concebir la evolución como un juego de múltiples jugadores, la teoría evolutiva de juegos permite modelar y anticipar la aparición de fenómenos complejos como el altruismo, la cooperación, el cleptoparasitismo y las señales honestas de calidad (Axelrod y Hamilton, 1981). Estos comportamientos, que a primera vista parecen contradecir el interés egoísta del gen, encuentran su explicación en las dinámicas de repetición, reputación y la frecuencia de las estrategias en la población. La visión estratégica transforma la selección natural en un proceso más sofisticado, donde la inteligencia ecológica y la habilidad de predecir o reaccionar a los movimientos de los cohabitantes del ecosistema se vuelven tan vitales para la supervivencia como cualquier rasgo puramente físico o fisiológico. Así, esta disciplina no solo profundiza en la biología evolutiva, sino que establece un puente robusto con las ciencias sociales, ofreciendo un lente unificado para estudiar la toma de decisiones bajo interdependencia.

Materiales y métodos

La metodología de investigación para este estudio se basó en una revisión documental exhaustiva de carácter cualitativo y teórico. El objetivo principal fue analizar y sintetizar la literatura académica más relevante con el fin de integrar los principios clave de la teoría de juegos en el estudio de fenómenos biológicos evolutivos esenciales, tales como la competencia intra e interespecífica, la dinámica de la cooperación y los mecanismos de adaptación conductual en entornos naturales.

Estrategia de búsqueda y selección de fuentes

Para garantizar la rigurosidad, la base documental se construyó mediante una estrategia de búsqueda sistemática. Se consultaron bases de datos académicas primarias, incluyendo Web of Science, Scopus y Google Scholar. Los términos clave utilizados en la búsqueda, combinados mediante operadores booleanos, incluyeron: “teoría de juegos evolutiva”, “estrategias evolutivamente estables (ESS)”, “ecología conductual”, “cooperación y juego”, “cleptoparasitismo” y “plasticidad adaptativa”. Se priorizaron las fuentes primarias (artículos científicos y reviews in-

dexados y revisados por pares) y los ensayos teóricos fundamentales. Los criterios de inclusión se centraron en la validez académica, la relevancia directa con la aplicación de modelos matemáticos de juego a la biología evolutiva y la actualidad, aunque se incluyeron obras seminales clásicas esenciales para el marco teórico. Se excluyó activamente el material de divulgación o la literatura no indexada para mantener el rigor del análisis.

Base conceptual y modelos analizados

La base conceptual del estudio se articuló mediante el análisis en profundidad de los modelos más representativos de la teoría de juegos evolutiva.

1. **Modelo fundacional (Juego del gavián y la paloma):** Se analizó exhaustivamente el modelo propuesto por Maynard Smith y Price (1973), considerado la piedra angular de esta subdisciplina. Este análisis se centró en la capacidad del modelo para ilustrar el equilibrio de estrategias agresivas y evasivas en poblaciones, proporcionando la justificación matemática para el concepto de ESS.
2. **Modelos de interacción específica:** Se incorporaron investigaciones que extienden el alcance del análisis a variantes de comportamiento complejas, como el cleptoparasitismo (robo de recursos). Se revisaron trabajos de Auger et al. (2002) y Yates y Broom (2007) para comprender cómo la viabilidad de una estrategia parasitaria depende de los costos y beneficios de la caza o la búsqueda de alimento en el entorno.
3. **Integración de componentes ambientales y conductuales:** Se incluyeron estudios que introducen variables dinámicas en los modelos estratégicos. Esto abarcó los trabajos de McNamara y Houston (2005), enfocados en la noción de autoconsciencia de la capacidad de combate en animales, y las investigaciones de Fromhage y Schneider (2005) sobre la influencia del estado reproductivo o fisiológico en la elección estratégica. Estos aportes fueron cruciales para entender cómo los factores genéticos y externos condicionan la selección de estrategias adaptativas (Dall et al., 2004; Demetrius y Gundlach, 2000).

Enfoque multidisciplinario

Para garantizar una comprensión holística y robusta del fenómeno, la revisión documental fue inherentemente multidisciplinaria. Se incorporaron textos y artículos de la economía del comportamiento (Camerer et al., 2004), la psicología evolutiva y la teoría matemática (Owen, 2004a), ya que estas disciplinas han sido esenciales para el desarrollo y la formalización matemática de los modelos estratégicos aplicados a la biología. En su conjunto, esta metodología sistemática y multidisciplinaria permitió articular una visión sólida sobre cómo la teoría de juegos evolutiva ofrece un marco robusto no solo para explicar patrones observables en la naturaleza, sino para guiar futuras investigaciones en el campo de la ecología adaptativa y la evolución del comportamiento.

Resultados

El análisis de la literatura académica sobre la teoría de juegos evolutiva demuestra que esta ofrece un marco robusto y predictivo para identificar y explicar los patrones conductuales que surgen de la competencia por recursos y la interacción social en poblaciones biológicas.

Coexistencia estratégica y equilibrios dinámicos

Uno de los hallazgos principales y más fundamentales es la capacidad de la teoría para explicar cómo estrategias aparentemente opuestas, como la agresión (lucha) y la evasión (retirada o despliegue), pueden coexistir en un mismo ecosistema. El modelo del gavián y la paloma (Maynard y Price, 1973) es el ejemplo más representativo, ya que ilustra un equilibrio dinámico en el cual el éxito adaptativo (aptitud) de una estrategia individual está directamente ligado a su frecuencia relativa dentro de la población (McNamara y Houston, 2005). Esto significa que no existe una única estrategia “ganadora” en términos absolutos; su valor reside en su pertinencia dentro de un contexto ecológico y social particular.

De esta dinámica de frecuencias emerge el concepto de estrategia evolutivamente estable (ESS), que se confirma como un punto de equi-

libro de Nash en el contexto darwiniano. Una ESS es aquella conducta que, una vez adoptada por la mayoría de la población, es resistente a la invasión de cualquier estrategia mutante o alternativa. Este resultado es crucial porque proporciona una explicación matemática a la estabilidad de ciertos comportamientos en la naturaleza a lo largo de vastos periodos temporales, tales como el ritualismo en los combates (Smith, 1982).

La competencia intraespecífica y fenómenos complejos

La teoría de juegos evolutiva permite entender y modelar fenómenos conductuales complejos que se dan en el seno de la competencia por recursos limitados.

1. Cleptoparasitismo como ESS viable: Se evidenció que el cleptoparasitismo (robo de alimento o recursos) se consolida como una estrategia viable en entornos donde los costos de la obtención directa del recurso son elevados. Este comportamiento, aunque conlleva riesgos sociales o de castigo, se mantiene como una ESS en una mezcla polimórfica junto a las estrategias de "productores" (Yates y Broom, 2007; Auger et al., 2002), lo que demuestra que diferentes estilos de vida pueden coexistir dentro de una misma especie.
2. Rivalidad sexual y jerarquías sociales: Los resultados revisados subrayan que la competencia no se limita a las interacciones depredador-presa, sino que es un motor fundamental de la evolución intraespecífica. La teoría de juegos explica las rivalidades por el acceso a parejas o territorios, donde la elección de conductas como la intimidación, el combate ritualizado o la retirada táctica tiene consecuencias directas sobre el éxito reproductivo diferencial. En el contexto del conflicto sexual, las estrategias adoptadas por machos y hembras son interdependientes, tal como se analiza en los modelos de Fromhage y Schneider (2005). Estas dinámicas estratégicas son esenciales para la comprensión de jerarquías sociales y la estructura de los grupos en numerosas especies, donde el establecimiento de rangos reduce la frecuencia de enfrentamientos costosos (Dugatkin, 2022).

Figura 1

Representación conceptual de la coexistencia de estrategias en un ecosistema bajo la teoría de juegos evolutiva



Nota: elaboración propia.

Estos fenómenos estratégicos se ilustran conceptualmente en la Figura 1, que representa un ecosistema dinámico en el que coexisten múltiples especies con distintas estrategias de comportamiento, un concepto central en la teoría de juegos evolutiva. Se observa un águila y un halcón que representan dos estrategias de competencia por recursos: la caza activa y el conflicto directo. Un zorro simboliza el cleptoparasitismo, una táctica en la que se aprovecha del trabajo de otros para obtener alimento. Además, en el entorno, se muestran palomas y ardillas que encarnan estrategias de evasión y búsqueda de refugio, contrastando con la agresividad de sus depredadores. Las flechas direccionales de diferentes colores conectan a los animales, simbolizando las interacciones estratégicas y el flujo de energía en el ecosistema. Por último, los hexágonos flotantes en la parte superior destacan los conceptos clave del estudio: ESS (Estrategia

Evolutivamente Estable), Estrategia Evolutiva y Coexistencia. En conjunto, la imagen enfatiza que el éxito adaptativo no se basa únicamente en la fuerza, sino en la capacidad de elegir la estrategia más eficaz en un contexto de interacción compleja y constante cambio.

Influencia de factores ambientales y plasticidad adaptativa

Finalmente, un hallazgo trascendente es la influencia determinante de los factores ambientales y fisiológicos en la elección de estrategias. La teoría de juegos no se limita a modelos estáticos, sino que se enriquece con la inclusión de variables de estado:

1. **Plasticidad adaptativa:** La disponibilidad de alimento, el estado de salud, la edad o las experiencias previas no solo modifican las probabilidades de éxito de cada conducta, sino que revelan que los organismos poseen una notable plasticidad adaptativa. Esta plasticidad permite a los individuos ajustar sus decisiones estratégicas en tiempo real en respuesta a las condiciones cambiantes del entorno, lo que enriquece la teoría de la selección natural al mostrar que la evolución conductual no es un proceso pasivo, sino una interacción activa y estratégica entre el individuo y su entorno (Dall et al., 2004; Sih et al., 2004). Por ejemplo, un animal en buen estado físico puede optar por la estrategia “gavilán”, mientras que el mismo individuo, si está débil o herido, optará por la “paloma”, revelando una estrategia condicional que es más adaptativa que cualquier estrategia pura.
2. **Modelos de señalización:** Se analizó cómo la teoría modela la comunicación en los juegos de conflicto. Las señales honestas de calidad o de intención (como las exhibiciones de amenaza) se mantienen estables porque el costo de la señalización es prohibitivamente alto para los individuos que mienten, asegurando que solo los individuos con alta capacidad (aptitud) puedan permitirse la señalización más intensa, lo que reduce la necesidad de un combate físico real y costoso.

Discusión

La aplicación de la teoría de juegos a la biología evolutiva representa un cambio de paradigma conceptual profundo que enriquece significativamente la comprensión de la selección natural. Al trasladar el foco del análisis de los rasgos puramente físicos a las estrategias conductuales en un contexto de interdependencia, la teoría demuestra que la supervivencia y el éxito reproductivo no se definen únicamente por la fuerza bruta o la agresión absoluta. Por el contrario, dependen fundamentalmente de la capacidad de los organismos para tomar decisiones flexibles y adaptativas, anticipando las acciones de sus cohabitantes en un contexto de interacción social. Esta perspectiva se aleja de la visión clásica, predominantemente gen-céntrica del darwinismo, para ofrecer un marco más complejo en el que la evolución es intrínsecamente un juego estratégico regido por la selección dependiente de la frecuencia (Demetrius y Gundlach, 2000; Smith, 1982).

El papel central de la ESS y la estabilidad del comportamiento

El concepto de estrategia evolutivamente estable (ESS) se sitúa en el centro neurálgico de esta discusión. Su importancia no solo radica en su capacidad para explicar cómo ciertos comportamientos, como la coexistencia de la agresión y la evasión (modelo gavián y paloma), se mantienen estables a lo largo del tiempo, sino en que proporciona un modelo matemático y predecible de la dinámica de las poblaciones (McNamara y Houston, 2005). El ESS, al ser un equilibrio de Nash en el contexto biológico, garantiza que la estrategia prevalente sea resistente a la invasión de cualquier mutante o estrategia alternativa. Esto subraya que la evolución no es un proceso pasivo de filtrado, sino una adaptación continua que premia la estabilidad conductual frente a la presión selectiva constante. Esta visión eleva el comportamiento de un mero resultado de la evolución a la categoría de un rasgo clave que puede ser formalizado, modelado y analizado con la misma rigurosidad que un rasgo morfológico o fisiológico.

El análisis costo-beneficio de la interacción estratégica

Un hallazgo crucial desprendido de los modelos es que la agresión no siempre es la táctica más ventajosa. La teoría de juegos revela que en escenarios donde los costos del conflicto son intrínsecamente elevados (riesgo de lesión, gasto energético), la adopción de una estrategia pasiva, evasiva o ritualizada puede generar un mayor beneficio neto y, por lo tanto, una mayor aptitud (Dall et al., 2004). Este análisis costo-beneficio resalta que el éxito evolutivo no se define por la victoria en el combate singular, sino por la capacidad de tomar la decisión más adaptativa para la supervivencia y la maximización de los recursos reproductivos. Este principio es fundamental para explicar la coexistencia de múltiples estrategias en un mismo ecosistema, lo que contribuye a un equilibrio ecológico más dinámico y resiliente. El caso del cleptoparasitismo (Yates y Broom, 2007; Auger et al., 2002) ejemplifica perfectamente cómo una estrategia que a primera vista parece oportunista o subóptima se convierte en una ESS viable bajo un marco de costos y beneficios dependientes de la frecuencia poblacional y la eficiencia de los “productores”.

Plasticidad adaptativa y estrategias condicionales

Además, el entorno emerge como un factor determinante que trasciende la simple presión selectiva, actuando como una variable que modifica la matriz de pagos en el juego estratégico. La disponibilidad de recursos, la densidad poblacional, las condiciones climáticas o la distribución espacial de los competidores actúan como variables que modifican los posibles resultados y, en consecuencia, la prevalencia o el cambio de ciertas tácticas. Estos ajustes reflejan una notable plasticidad adaptativa, donde los organismos no solo heredan patrones conductuales rígidos, sino que los ajustan activamente en respuesta a las demandas cambiantes del entorno (Sih et al., 2004). El concepto de estrategia condicional (ej. ser gavián solo si se está en buen estado físico) es la manifestación de esta plasticidad, demostrando que la evolución selecciona no solo la mejor acción, sino la mejor regla de decisión.

La coevolución gen-cultura y el aprendizaje social

Finalmente, la discusión sugiere que muchas de estas estrategias conductuales no solo se transmiten genéticamente, sino también a través del aprendizaje social y la observación, un fenómeno que amplía drásticamente las posibilidades de adaptación y añade una capa de complejidad a la dinámica evolutiva. Los modelos teóricos que incorporan el aprendizaje social han demostrado que la transmisión cultural de estrategias puede acelerar la fijación de una ESS en la población o, por el contrario, generar fluctuaciones estratégicas en respuesta a cambios rápidos del entorno (Auger et al., 2006). Esta coevolución entre genes y cultura enriquece la visión de la selección natural, demostrando que la supervivencia depende de una interacción estratégica constante y dinámica, donde la inteligencia, la capacidad de decisión y la transmisión de información son tan vitales como cualquier rasgo puramente físico.

Conclusiones

La aplicación de la teoría de juegos al estudio de la evolución se consolida como un marco conceptual indispensable, proporcionando una visión estratégica y sofisticada que trasciende las interpretaciones tradicionales de la selección natural. Este estudio confirma que la adaptación exitosa no reside en la fuerza o la fijación de un rasgo físico único, sino en la capacidad de los organismos para adoptar tácticas flexibles que maximicen su éxito reproductivo en un contexto de interacción dinámica. Esta perspectiva introduce un nivel de complejidad crucial al reconocer la selección dependiente de la frecuencia, redefiniendo la competencia en la naturaleza como un juego de estrategia en lugar de una simple lucha por la existencia (Smith, 1982; Demetrius y Gundlach, 2000).

La estabilidad matemática del polimorfismo conductual

Uno de los principales aportes teóricos de este enfoque es su capacidad para explicar la coexistencia estable de múltiples comportamientos dentro de una misma población, un fenómeno biológico común que las

teorías evolutivas tradicionales con dificultad abordan de manera integral. La teoría proporciona el concepto de estrategia evolutivamente estable (ESS), que se establece como un punto fijo en la dinámica evolutiva. Este concepto es trascendente porque demuestra que la evolución conductual no es un proceso lineal que converge hacia una única 'mejor' estrategia, sino que se rige por un equilibrio matemático en el que la aptitud de cada táctica es una función de la frecuencia de las otras. La robustez del ESS (como un equilibrio de Nash biológico) nos permite modelar y predecir el polimorfismo conductual con precisión, ya sea en una estrategia pura condicional o en una mezcla estable de fenotipos (como gavián y paloma), demostrando que la diversidad de comportamientos es, en sí misma, una característica evolutiva estable y resistente a la invasión (McNamara y Houston, 2005).

La importancia de la plasticidad adaptativa y las estrategias condicionales

Un hallazgo central y de gran relevancia empírica es la plasticidad adaptativa que emerge de los modelos de juegos. Los resultados demuestran que los organismos no están limitados a patrones conductuales heredados rígidamente. Por el contrario, la selección natural premia la habilidad de emplear estrategias condicionales, ajustando las decisiones en tiempo real a las variables de estado internas (salud, reservas energéticas, estado reproductivo) y externas (disponibilidad de recursos, densidad de competidores, tasas de depredación) (Dall et al., 2004; Sih et al., 2004). Esta capacidad de modulación conductual, facilitada a menudo por el aprendizaje social (Auger et al., 2006), establece una coevolución entre los factores genéticos y las influencias ecológicas y culturales. Esto enriquece la visión de la evolución, al ofrecer un entendimiento más profundo y realista de los procesos que moldean la vida en la naturaleza, desde la competencia intraespecífica por parejas y territorio hasta la compleja emergencia de la cooperación y el altruismo (Axelrod y Hamilton, 1981), que se validan bajo un marco de interacciones repetidas y el mantenimiento de la reputación social.

Proyección interdisciplinaria y futuras líneas de investigación

La teoría de juegos evolutiva se consolida como un paradigma integrador que establece un marco explicativo aplicable a cualquier sistema de agentes autointeresados donde la supervivencia depende de la toma de decisiones estratégicas bajo interdependencia. Sus hallazgos trascienden la biología para ofrecer una base conceptual sólida en las ciencias sociales (economía, sociología y antropología), mostrando que la capacidad de adaptación reside en la inteligencia para navegar en entornos inciertos y complejos.

Sin embargo, el estudio de este campo debe abordar sus limitaciones inherentes, que también delimitan las futuras líneas de investigación:

1. Complejidad y bounded rationality: La mayoría de los modelos asume una población bien mezclada y una “racionalidad perfecta” o “información completa” en el juego (aunque el gavián y la paloma relajan esto). La investigación futura debe incorporar la racionalidad limitada (bounded rationality) y el costo del cómputo biológico en la toma de decisiones.
2. Estructura poblacional y redes: Es crucial pasar de los modelos de población infinitamente grande y bien mezclada a modelos de juegos en grafos y redes complejas (Szabó y Gábor, 2007). Las interacciones biológicas rara vez son aleatorias; están limitadas por la geografía, el parentesco o la estructura social. Modelar estas redes espaciales y sociales permitirá una predicción más precisa de la evolución de la cooperación y el altruismo en entornos realistas.
3. Dinámica no lineal y fenómenos estocásticos: Los sistemas biológicos son inherentemente estocásticos. Los futuros modelos deben enfocarse en la dinámica no lineal de los juegos de múltiples jugadores y en la inclusión de ruido ambiental o genético, explorando cómo las fluctuaciones y los eventos raros pueden empujar a una población fuera de un equilibrio ESS hacia un nuevo régimen conductual.

Podemos concluir que la teoría de juegos evolutiva no solo ha revolucionado nuestra comprensión de la selección natural al introducir la

estrategia como motor evolutivo, sino que también ha sentado las bases para un análisis riguroso de la complejidad biológica. El desafío futuro es aumentar la fidelidad de los modelos a la realidad empírica, integrando las complejidades de la cognición, la estructura social y la dinámica ecológica.

Referencias bibliográficas

- Auger, P., Charles, S., & Poggiale, J. C. (2006). Evolution of cooperation in the presence of social learning. *Theoretical Population Biology*, 70(2), 241–251.
- Auger, P., Sánchez, A., & Lanchier, N. (2002). Evolution of cleptoparasitism in a predator-prey system. *Theoretical Population Biology*, 62(3), 231–237.
- Axelrod, R., & Hamilton, W. D. (1981). The evolution of cooperation. *Science*, 211(4489), 1390–1396.
- Binmore, K. G. (1994). *Game theory and the social contract: Vol. 1: Playing fair*. MIT Press.
- Camerer, C. F., Teck, H. H., & Chong, J. K. (2004). Behavioral game theory: thinking, learning and teaching. In S. Huck (Ed.), *Advances in understanding strategic behaviour* (pp. 120–180). Palgrave Macmillan.
- Dall, S. R. X., Houston, A. I., & McNamara, J. M. (2004). The behavioural ecology of personality: Consistent individual differences in the choice of adaptive strategies. *Journal of Theoretical Biology*, 227(4), 519–532.
- Demetrius, L., & Gundlach, M. (2000). The game theory of evolution: The dynamics of frequency-dependent selection. *Journal of Theoretical Biology*, 203(3), 263–277.
- Dixit, A. K., & Nalebuff, B. J. (1991). *Thinking strategically: The competitive edge in business, politics, and everyday life*. W. W. Norton & Company.
- Dugatkin, L. A. (2022). *Principles of animal behavior* (4th ed.). University of Chicago Press.
- Fromhage, L., & Schneider, J. M. (2005). Male and female mating strategies in a context of sexual conflict. *Evolution*, 59(1), 108–118.

- Gintis, H. (2009). *Game theory evolving: A problem-centered introduction to modeling strategic behavior* (2nd ed.). Princeton University Press.
- Kokko, H. (2007). *Modelling for field biologists*. Cambridge University Press.
- Maynard Smith, J., & Price, G. R. (1973). The logic of animal conflict. *Nature*, 246(5427), 15–18.
- McNamara, J. M., & Houston, A. I. (2005). The Hawk–Dove game and the analysis of animal contests. *Journal of Theoretical Biology*, 235(3), 441–454.
- Myerson, R. B. (1991). *Game theory: Analysis of conflict*. Harvard University Press.
- Owen, G. (2004a). Game Theory. In *International Encyclopedia of the Social and Behavioral Sciences* (pp. 5863–5868).
- Sih, A., Bell, A. M., Johnson, J. C., & Ziemba, R. E. (2004). Behavioral syndromes: an integrative perspective. *The Quarterly Review of Biology*, 79(3), 241–277.
- Smith, J. M. (1982). *Evolution and the theory of games*. Cambridge University Press.
- Szabó, G., & Gábor, F. (2007). *Evolutionary game theory*. Cambridge University Press.
- Van Damme, E. (2015). *Evolutionary game theory*. In *The new palgrave dictionary of economics* (2nd ed.). Palgrave Macmillan.
- von Neumann, J., & Morgenstern, O. (1947). *Theory of games and economic behavior* (2nd ed.). Princeton University Press.
- Yates, A., & Broom, M. (2007). The effect of resource distribution on the evolution of kleptoparasitism. *Evolutionary Ecology Research*, 9(8), 1261–1279.

