

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

FACULTAD DE CIENCIAS FÍSICAS

Departamento de Física de Materiales



**MÉTODOS ESTADÍSTICOS EN ECOLOGÍA:
COLONIALIDAD Y APRENDIZAJE EN AVES**

**MEMORIA PRESENTADA PARA OPTAR AL GRADO DE
DOCTOR POR**

María Ángeles Rodríguez de Cara

Bajo la dirección de los Doctores:
Francisco Guinea López
Fernando Hiraldo Cano

Madrid, 2004

ISBN: 978-84-669-1758-2

©María Ángeles Rodríguez de Cara, 2003

Métodos estadísticos en Ecología Colonialidad y aprendizaje en aves

María Ángeles Rodríguez de Cara

Instituto de Ciencia de Materiales de Madrid
Consejo Superior de Investigaciones Científicas
2003

Memoria presentada en el
Departamento de Física de Materiales
de la Universidad Complutense de Madrid
para optar al grado de Doctor en Ciencias Físicas.
Directores: **Prof. Francisco Guinea López y
Prof. Fernando Hiraldo Cano**
Tutor: **Prof. Juan Manuel Rojo Alaminos**

Métodos estadísticos en Ecología Colonialidad y aprendizaje en aves

María Ángeles Rodríguez de Cara

Instituto de Ciencia de Materiales de Madrid
Consejo Superior de Investigaciones Científicas
2003

Memoria presentada en el
Departamento de Física de Materiales
de la Universidad Complutense de Madrid
para optar al grado de Doctor en Ciencias Físicas.
Directores: **Prof. Francisco Guinea López y
Prof. Fernando Hiraldo Cano**
Tutor: **Prof. Juan Manuel Rojo Alaminos**

A mi familia y otros parientes

Agradecimientos

Esta tesis es el resultado del trabajo desarrollado desde enero de 1998 en el Instituto de Ciencia de Materiales de Madrid (CSIC), y que no hubiera podido llevarse a cabo sin la codirección de Francisco Guinea y Fernando Hiraldo, además del importante soporte que este proyecto ha tenido por parte del Consejo Superior de Investigaciones Científicas. Agradezco enormemente el apoyo de Juan Rojo a lo largo de este tiempo, desde la tutoría que ha sustentado.

Juan Manuel García Ruiz hizo posible que la autora decidiera trabajar en un proyecto que ha vinculado centros del CSIC en Madrid, Sevilla y Granada, además de un año en Oxford y medio año en Austria. Paco Guinea aceptó codirigir esta tesis, y ha sido la persona que me ha apoyado con más fuerza a lo largo de este tiempo, en todos los proyectos que he comenzado. Este apoyo ha sido crucial ante las múltiples dificultades no habituales de una tesis interdisciplinar.

Estoy enormemente agradecida a Óscar Pla, con el que realicé mis primeros programas y produje mis primeros resultados del juego de la minoría. A él le debo su entusiasmo, dedicación y paciencia, junto a su enorme habilidad con la programación y los sistemas operativos.

Mis estancias en la Estación Biológica de Doñana (CSIC) en Sevilla han sido especialmente útiles gracias a José Luis Tella. Gracias a su experiencia, he tenido la posibilidad de entender, en la medida de lo posible sin hacer estudios de campo, el comportamiento colonial, además de un enorme criticismo de toda simplificación teórica.

Del tiempo dedicado en el Instituto de Ciencia de Materiales de Madrid destaca el apoyo, muchas veces en tono de humor, de Ángeles Hernández Vozmediano, Pilar López Sancho, Gloria Platero, Ramón Aguado, Pedro de Andrés, Luis Brey, Enrique Chacón, Carlos Herrero, Rafael Ramírez, además del resto de los miembros del departamento Manuel Nieto, Pedro Serena, Víctor Velasco y José Antonio Vergés, que me han ayudado con múltiples consejos, así como ayuda con los ordenadores y burócratas.

Los becarios del ICMC han hecho que este tiempo haya sido más agradable y en ocasiones divertido, gracias a Ricardo, María José, Rosa, Belén, Víctor, y mis compañeros de despacho, Leni, Pablo, Patrick y Simone (y en mis primeros meses, Ramón). A lo largo de este tiempo, la amistad y compañerismo de David y Tito han sido los mejores aliados por estos lados del instituto. Gracias a Charles por su apoyo para la conclusión de esta tesis, además de su rigor y método a la hora de analizar un problema.

Quisiera agradecer a María Jesús Almeida y Ángel Montes la ayuda prestada para la obtención de todas las referencias necesitadas en este tiempo, de difícil obtención. Nacho

Requera y Fernando Rodríguez Novo han ayudado en la parte más computacional del trabajo, así como Miguel Ángel Cortés para la impresión de esta tesis, además del personal técnico, que han sido imprescindibles en todo tipo de ocasiones.

Durante este tiempo he tenido la posibilidad de conocer a muchas personas que me han ayudado de una u otra forma, y que quisiera aquí agradecer. De mi estancia en Friburgo (Suiza), agradezco la hospitalidad de Yi-Cheng Zhang, padre del juego de la minoría. Paolo de los Ríos me hizo sentir como en casa, junto con Dionys Baeriswyl, Andrea Capocci, Damien Challet, Matteo Marsili, Susanne Moelbert y Cristiane de Morais Smith. Los meses en la Estación Biológica de Doñana (CSIC) en Sevilla han sido únicos para interactuar con biólogos de campo, y saber de sus formas de ver a los teóricos. Gracias a la enorme hospitalidad de todos los miembros de la estación, especialmente a Fernando Hiraldo, José Antonio Donázar, Manuela González Forero, Pepe Tella y David Serrano. Una estancia de casi un año en Oxford, en el departamento de Zoología, ha sido clave para introducirme en el campo de Ecología Evolutiva Teórica, gracias a Vincent Jansen y a Robert M. May. La colaboración con Robert Payne me hizo posible aprender el proceso de especiación simpátrica por selección sexual, no introducido en esta tesis. Quisiera agradecer especialmente la hospitalidad de los miembros del grupo: Anne Schneeberger y Michael Stumpf, junto con nuestro líder Bob May. John Clarke, Judy Omumbo, Robert Payne y Vincent Jansen hicieron del departamento un entorno más agradable. Para hacerme sentir como en casa, gracias a Tomás Alarcón, Chema Diego, Ignacio Ferreras (y su infinita hospitalidad) y Esteban Moro.

Ulf Dieckmann y el programa de verano de IIASA (Laxenburg, Austria) me han permitido continuar mi proyecto de especiación simpátrica, además de entrar en el mundo de Adaptive Dynamics. Gracias a Sebastianne Barot, Martijn Egas, Bruno Ernande, Rob Grift y Reinier Hille Ris Lambers por su ayuda.

De otros viajes, estancias breves, etcétera, quisiera agradecer a Fernando Vega por su invitación a Alicante. Albert Diaz-Guilera, Félix Ritort y Miguel Rubí por la estancia en Barcelona, además de sus entonces estupendos becarios, especialmente Xavier Guardiola, David Reguera y Marta Sales. Álvaro Corral y Montse hicieron la estancia más agradable. Gracias a Juan Manuel López por la estancia en Roma, y saberme guiar allí con mis datos de firmas.

Una mención aparte es para la organización Precarios, originada en el otoño de 1999, y que no hubiera sido posible sin la colaboración de César Talón, Pastora Martínez y Xavi de Pedro.

El apoyo que por parte de mi familia he encontrado en todo momento ha sido indispensable. La infinita paciencia de mi madre y hermanos, además de su tolerancia hacia mis decisiones, junto con la curiosidad de mi padre, han sido claves para la realización de esta tesis.

Quisiera por último agradecer la colaboración económica del CSIC en forma de beca de proyecto, beca a la Unidad Asociada del País Vasco y de proyecto financiado por la Caja de Ahorros de Granada “La General”, la beca del British Council para la estancia en Oxford, y la ayuda de la TMR europea “Fractals and Self-Organisation” ERB4061PL970910.

Índice General

1	Introducción	1
1.1	Detalles preliminares	1
1.2	Modelos multiagente	2
1.3	“El Farol” como modelo de economía adaptativa	4
1.3.1	El juego de la minoría	5
1.4	Organización de la tesis	6
2	El juego de la minoría	9
2.1	Introducción	9
2.2	Fases en el juego de la minoría	11
2.3	Interpretación.	15
2.3.1	Correlación entre agentes	15
2.3.2	Aplicación de técnicas de vidrios de espín	18
2.4	Importancia de la función de pago.	20
2.5	El juego de la mayoría.	21
2.6	Conclusiones.	24
3	Información individual en el juego de la minoría	25
3.1	Introducción	25
3.2	El papel de la información	28
3.2.1	Uso de historias individuales	28
3.2.2	Uso de información individual e información colectiva	32
3.3	El juego de la minoría en una red	36
3.4	Juego de la minoría orientada	40
3.5	Conclusiones	43
4	Comportamiento colonial en aves	45
4.1	Introducción	45
4.2	Factores principales hacia el comportamiento colonial	47
4.2.1	Espacio y alimento	47
4.2.2	Predación	53
4.3	Factores indirectos y nuevas hipótesis	57
4.3.1	Parásitos y enfermedades	57

4.3.2	Paternalidad en la colonia	58
4.3.3	Selección de hábitat	59
4.3.4	Selección sexual	61
4.4	Conclusiones	61
5	¿ Puede la presión de depredación originar la colonialidad en aves?	63
5.1	Introducción	63
5.2	Métodos	65
5.2.1	Escenario ecológico y evolutivo	65
5.2.2	Agregaciones pasivas en el nido	66
5.2.3	Agregaciones activas por decisiones individuales	66
5.2.4	Modelización de la distribución de colonias	71
5.3	Resultados	72
5.3.1	Agregaciones pasivas	72
5.3.2	Agregaciones activas por decisiones individuales	74
5.3.3	Modelización de la distribución de colonias	80
5.4	Conclusiones	84
5.4.1	Selección de hábitat, riesgo de depredación y evolución hacia colonialidad	84
5.4.2	Aprendizaje y vida media de las especies modelo	85
5.4.3	Relevancia de otros factores en la evolución hacia la colonialidad	86
	Sumario y Conclusiones	89
	Bibliografía	93

Capítulo 1

Introducción

En los últimos años, la llamada “econofísica” se ha establecido como área de investigación interdisciplinar. En esta introducción, exponemos el origen de este campo, así como su diversidad, para concentrarnos en los modelos basados en la interacción entre agentes que dieron lugar al problema del bar “El Farol”, junto con una explicación al mismo y la organización de la tesis.

1.1 Detalles preliminares

En las últimas décadas, la comunidad de físicos ha mostrado un interés creciente en el comportamiento macroscópico de sistemas constituidos por unidades interactuantes. La búsqueda de propiedades universales y propiedades emergentes ha llevado al estudio de sistemas no físicos, tales como el mercado de valores (Mantegna y Stanley, 1999) o evolución biológica (Bak y Sneppen, 1993).

Una de las causas que permiten este tipo de estudios, es el avance experimentado en las últimas tres décadas en mecánica estadística, entre los que destaca la introducción de la técnica de grupos de renormalización, que permitió, entre otras cosas, la elucidación del concepto de universalidad, central en todos los estudios de criticalidad. Otros estudios claves para este avance son sistemas desordenados que muestran frustración, tales como los vidrios de espín, y sistemas que muestran una dinámica no lineal o caótica, en los cuales ha sido fundamental el aumento de potencia computacional.

Tras la aparición de la criticalidad auto-organizada (SOC) (Bak *et al.*, 1987), han sido múltiples los experimentos y modelos en todo tipo de sistemas (i.e. la original pila de arena, el modelo de evolución biológica introducido por Bak y Sneppen (1993) y vórtices superconductores), y es probable que, a pesar de la falta de un formalismo para el estudio de todo sistema que muestre SOC, sea una de las principales causas que ha llevado a la

actual cantidad de trabajos por parte de físicos en cualquier tipo de área de investigación.

Uno de los campos adquiridos más recientemente por los físicos es el de la economía, con la consecuente creación de la llamada econofísica a mediados de los años 90. Las líneas de investigación que se dan lugar en este campo son diversas, y van desde el análisis de las series temporales de mercados de valores, hasta los modelos microscópicos de interacción entre agentes.

Las analogías entre las propiedades sistemas físicos y sistemas económicos son múltiples, aunque creemos que han de ser tratadas con cuidado. Entre otras están las destacadas por Arthur (1988), en un estudio sobre mecanismos de auto-refuerzo, los fenómenos de ruptura de simetría, orden o patrón emergente a través de fluctuaciones que pueden darse en el mercado. Ejemplos anteriores históricamente que pueden considerarse econofísica son el estudio de Mandelbrot (1963) sobre la distribución de los cambios de precios, de acuerdo con una distribución de Lévy.

Hacia 1985 son ya frecuentes los estudios de economistas aplicando dinámica no lineal a la teoría económica y análisis de datos, así como caos (ejemplos de ello pueden encontrarse en Anderson *et al.*, 1988). Tras el auge del caos, encontramos principalmente dos tipos de estudios, aquellos que analizan el mercado como un sistema complejo compuesto de muchas subunidades que interactúan de forma no lineal tras un cierto feedback, y que junto con una posible estructura microscópica enfocan en las propiedades macroscópicas, y aquellos otros estudios basados en datos del mercado de valores, derivados u otros, y que principalmente miran al scaling que estos datos y sus distribuciones toman, así como posibles predicciones de valores futuros (Mantegna y Stanley, 1999; Arthur *et al.*, 1997).

1.2 Modelos multiagente

Si hemos de definir un modelo microscópico que describa la dinámica macroscópica del mercado financiero, habremos de hacerlo utilizando como mínima unidad los denominados *agentes*. Un agente es el objeto, sea éste una persona o un ente artificial, que basado en un conjunto de modelos y en expectativas, toma decisiones que determinan el comportamiento del mercado, o bien, actúa (y de ahí que también pueda denominarse *actor*).

El origen de este tipo de modelos se remonta a la teoría de juegos, cuyo formalismo fue introducido por Neumann y Morgenstern (1953), en referencia al comportamiento humano en economía. Clásicamente se ha asumido que los agentes (o jugadores en este caso) se comportan de manera racional y de acuerdo a sus intereses individuales (Maynard Smith, 1982), así como que tienen un conocimiento completo del sistema, es decir, saben cuales son las estrategias de los otros agentes en el sistema, sus acciones y los beneficios que de ellas obtienen. Bajo estas hipótesis, la solución del sistema se encuentra en el llamado equilibrio de Nash, en el que todos los agentes optimizan sus estrategias, condicionados a que todos los demás agentes optimizen simultáneamente sus estrategias (no es la opti-

mización de una función global). Este equilibrio es puramente determinista, y no resulta apropiado para estudiar sistemas dinámicos.

Parece además claro tanto en economía como en biología, los dos principales campos de aplicación de la teoría de juegos, que las hipótesis de conocimiento completo, así como racionalidad perfecta no son en absoluto realistas.

Las aplicaciones de teoría de juegos a la biología se realizan principalmente en problemas evolutivos, donde el criterio de racionalidad se reemplaza por la estabilidad de la dinámica de la población, y los intereses individuales por la eficiencia biológica (o fitness). Esto ha dado lugar a la llamada teoría de juegos evolutiva, en el sentido descrito por Maynard Smith (1982). Las estrategias en biología están directamente relacionadas con algún fenotipo específico, y el equilibrio del sistema se alcanza cuando todos los animales de la población tienen la llamada *estrategia evolutivamente estable* (ESS), en cuyo caso, ninguna otra estrategia (o mutación del fenotipo) puede invadir la población (Maynard Smith, 1982, 1998; Lincoln *et al.*, 1998). A pesar de haberse mostrado de extrema utilidad, no hay que olvidar las principales críticas que la teoría de juegos recibe (evolutiva o no) en biología, que son, por un lado, que lleva a error pensar en animales (o poblaciones) como optimizadores, y a ello se añade que la capacidad de desarrollo de un animal es limitada, y puede no alcanzar el óptimo teóricamente descrito.

En economía, estas hipótesis han sido reemplazadas por los conceptos de *racionalidad limitada* y *razonamiento inductivo*, de forma opuesta a los juegos de información completa. El concepto de racionalidad limitada fue introducido por Simon (1969) como una aproximación más realista. Sin embargo, es cierto que tiene mayores limitaciones a la hora de realizar aproximaciones analíticas, cuando se compara con un estudio del sistema en equilibrio. En un esquema de racionalidad limitada, y en una aproximación dinámica del sistema, los agentes no han de maximizar sus pagos, y sus estrategias reflejan la forma que los agentes tienen de operar (Axelrod, 1984). Esta situación se da en escenarios complejos en los que muchos agentes interactúan, como sucede en los mercados de valores, de tal forma que no parece realista que los agentes en competición actúen de forma perfectamente racional, así como con creencias objetivas bien definidas. Así, el proceso de aprendizaje fuera de equilibrio que tiene lugar en estas situaciones no será el resultado de un equilibrio de creencias, expectativas o estrategias. La complejidad de la situación lleva a los agentes a actuar de forma inductiva, en comparación con un proceso de optimización deductivo, y los agentes descartarán sus estrategias si encuentran una mejor. Ejemplos de este tipo pueden encontrarse en la literatura de mercados financieros artificiales, basados en modelos multiagente (LeBaron, 1999).

1.3 “El Farol” como modelo de economía adaptativa

El problema en un sistema fuera de equilibrio en economía, es que las hipótesis clásicas de información completa y razonamiento deductivo no están bien definidas. Es decir, en un entorno donde la información es parcial o incompleta y con individuos con racionalidad limitada, hay que replantear el modelado del comportamiento de estos agentes.

Consideremos el sistema como un conjunto de agentes heterogéneos, que forman hipótesis o modelos mentales. Cada agente sabe como esas hipótesis han funcionado anteriormente, y a la hora de tomar una nueva decisión es muy probable que elija aquella que le haya proporcionado mejor resultado, sin dejar de considerar el resto de las que tiene en mente. De esta forma, el agente puede alternar entre diversas hipótesis, o usar una combinación de las mismas, según considere más apropiado en cada nueva decisión.

Así, los agentes aprenden cuales de sus hipótesis funcionan, y pueden descartar aquellas que no les reporten ningún beneficio. En ese caso, los agentes pueden generar una nueva hipótesis, ya sea por imitación de otros agentes, por “mutación” o combinación de otras hipótesis.

En este tipo de sistemas no existe una hipótesis que sea la correcta, sino la mejor en ese momento. Es decir, en caso de existir una forma de jugar perfecta, todos los agentes la utilizarían, provocando la cancelación de dicha forma de juego. De forma general, al modelar la economía como un proceso de aprendizaje, se considera que los agentes comparten un modelo con parámetros desconocidos, y que actúan según los valores más plausibles de estos parámetros.

Entre otras complicaciones, no existe una forma clara en economía de modelar estas hipótesis o creencias. Así, Arthur (1994) se inspiró fundamentalmente en algoritmos genéticos para su modelo del bar “El Farol” como caso de razonamiento inductivo.

El bar “El Farol” es un pub en Santa Fe donde un día a la semana hay música en vivo, lo cual resulta en que nuestro sistema de N agentes quiera ir allí. Sin embargo, la capacidad de dicho bar lo hace incómodo si concurren más del 60% de los N agentes, y en ese caso es preferible quedarse en casa. Los agentes no tienen forma de conocer con anterioridad cuál será el porcentaje de agentes que irá la próxima semana, por lo que las decisiones de los agentes se basarán en una previsión subjetiva, y que varía entre individuos. La información que los agentes utilizan en este modelo es el número de agentes que ha ido al bar la semana anterior, y que todos los agentes conocen al hacerse este número público.

De esta forma, no hay modelo, estrategia o hipótesis que pueda hacer a los agentes preveer cuál será el número de individuos que asisten al bar cada semana, ya que todos ellos lo utilizarían, y al tomar todos las mismas decisiones en cada paso de tiempo, lo anularían como modelo óptimo. Es decir, no existe una solución deductiva, y los agentes tienen que actualizar continuamente, a base de aprendizaje (proceso inductivo) cual puede ser la mejor estrategia a utilizar en cada semana.

Por otro lado, si las expectativas generadas por los agentes son muy similares, se anularán mutuamente, de forma que los agentes están forzados a generar expectativas que difieran entre ellos, si quieren tener mejor resultado.

Así, Arthur (1994) dio a los agentes un cierto número de predictores, diferentes entre los agentes, y formados a base de combinaciones entre el número de agentes que ha asistido al bar en las semanas anteriores. La idea que subyace detrás de estos predictores es que al enfrentarnos a situaciones complejas, tendemos a buscar patrones que hayamos encontrado con anterioridad, y así, en el modelo del bar “El Farol”, los agentes encontrarán este patrón en la información proveniente de un cierto número de semanas. Cada agente utiliza un número limitado de estos predictores, y toma decisiones basándose en el que mejor ha funcionado, actualizando el ranking de sus predictores tras cada suceso.

Los mejores predictores determinan el número de gente que asiste, y éste a su vez, determina cuales son los mejores predictores.

Las simulaciones de Arthur (1994) mostraban como el sistema de los N agentes se auto-organiza en un 60%/40% de agentes asistiendo/no asistiendo, como estructura emergente de la dinámica compleja del sistema.

1.3.1 El juego de la minoría

Al parecer, fue gracias a la publicidad realizada por Per Bak, y a un encargo de Physica A, que Challet y Zhang (1997) desarrollaron el modelo de la minoría, basado en el bar “El Farol”. Las estrategias utilizadas por los N agentes quedan en el juego de la minoría mejor definidas, así como la información utilizada por los agentes.

El juego de la minoría es el modelo más sencillo de los utilizados por los físicos, así como probablemente el más utilizado y estudiado, como esquema sencillo de un modelo con las características del mercado de valores.

La diferencia principal con el bar “El Farol” es que en el juego de la minoría, los agentes no conocen el número exacto de gente que ha asistido al bar, sino cuál era la decisión óptima: 0, si ha resultado preferible no ir al bar, y 1, en caso contrario. En comparación con “El Farol”, el juego es simétrico en el sentido de que el máximo número de agentes que estarían cómodos en el bar es el 50%.

Los agentes recuerdan el grupo óptimo de las anteriores m semanas, y tienen s estrategias o predictores para tomar decisiones. Dadas las m semanas que pueden recordar, los patrones que los agentes encontrarán serán 2^m , y cada estrategia se define como una decisión a cada uno de estos patrones. El proceso de aprendizaje sucede en la actualización de la mejor de las estrategias de las s que cada agente tiene.

Cada semana, los agentes utilizan la mejor hasta ese momento de sus estrategias. Tras conocer el resultado del mejor grupo posible, los agentes actualizan el ranking asignando

una puntuación a sus estrategias, de forma que aumenta esta puntuación en una cantidad Δ .

El resultado del proceso es un sistema que se organiza en un 50% de agentes asistiendo en promedio al bar. Dada la clara definición del juego de la minoría en comparación con el modelo del bar “El Farol”, en el sentido de una mejor definición de los parámetros y estrategias en juego, esto llevó a estudiar la dependencia del sistema con los parámetros, en concreto, al estudio de las fluctuaciones del sistema.

1.4 Organización de la tesis

Esta tesis está dedicada al estudio del juego de la minoría (Challet y Zhang, 1997), y de forma original, a la primera aplicación de este modelo a un problema ecológico: el comportamiento colonial en aves (Brown y Brown, 1996).

Una introducción al juego de la minoría introducido por Challet y Zhang (1997) se estudia en el capítulo 2. Así, se define el juego y se destaca el importante papel que las fluctuaciones del número de asistentes al bar tiene, así como las fases del modelo y el parámetro de orden que las caracteriza. Estas características principales son introducidas en un estudio que analiza, a través de las distribuciones de número de agentes que asiste al bar, el proceso de “manada” que sucede en la fase en la que los predictores o estrategias de los agentes son muy similares, y al no haber un proceso evolutivo en el caso más simple, no pueden evitar coincidir en sus decisiones la mayor parte del tiempo. De forma breve, introducimos una explicación del diagrama de fases del modelo, y de este proceso de manada. Realizamos además un análisis de la dependencia con la puntuación asignada a las estrategias, e introducimos el juego de la mayoría, que resulta, de forma contraria a lo que inicialmente podríamos esperar, altamente no trivial.

El capítulo 3 muestra los resultados de una de las formas de hacer el sistema más eficiente, sin introducir evolución (en el sentido darwiniano) en los agentes. Este es el llamado juego minoritario individual, donde los agentes utilizan la información resultante de sus decisiones, y siguen recibiendo feedback al mantener el objetivo común de estar en el grupo minoritario. Esto resulta en un sistema más eficiente, en el que principalmente se evita el anteriormente mencionado proceso de manada, dada que la diferencia entre los agentes es aquí mayor al hacer uso de diferente información. Si además permitimos a los agentes hacer uso de ambas fuentes de información, nos encontramos con un caso claramente de mayor complejidad, en el que los resultados muestran como el diagrama de fases muestra características del juego minoritario y el juego minoritario individual (en concreto, esto puede apreciarse en la combinación de parámetros que optimiza la eficiencia del sistema).

Múltiples aplicaciones del juego de la minoría se han realizado para modelos económicos. Sin embargo, para nuestro conocimiento, sólo la desarrollada por de Cara *et al.* (2002)

(mayor detalle biológico se muestra en Tella *et al.* (2002)) ha aplicado el juego de la minoría a un problema biológico, el comportamiento colonial de aves en la época de cría.

Una introducción al problema de la colonialidad en aves se presenta en el capítulo 4. Este es un problema altamente complejo, y con múltiples factores interactuando. El interés de la colonialidad en la época de cría se debe a que, a pesar de la abundante literatura, poco se sabe sobre cual fue el mecanismo generador de dicho comportamiento, así como las causas que lo mantienen. En este capítulo resumimos los considerados factores principales, así como factores secundarios o indirectos. Introducimos entonces las hipótesis relacionadas con la distribución de alimento y su variabilidad temporal, y la distribución de lugares disponibles para anidar, que relacionan la colonialidad con una distribución de recursos altamente heterogénea. Más recientes son las hipótesis de la colonia como centro de información o centro de reclutamiento, que consideran la colonia como un banco de información o como un centro de potenciales buscadores de alimento, siendo la diferencia entre ellas la “honestidad” de la señal ofrecida desde la colonia en la hipótesis de centro de información. Uno de los principales factores en la evolución de la colonialidad, y el de mayor relevancia para esta tesis, es la predación, y el beneficio que los pájaros que han evolucionado a coloniales obtienen frente a este factor, siendo la mayor ventaja la dilución de la predación en la colonia, junto con una mayor detección y disuasión de los predadores desde la colonia. Junto con estos efectos, se introduce además el de atracción de predadores a las colonias, pero que no tiene por que resultar en un mayor coste individual. En los últimos años, han surgido perspectivas alternativas, destacando el cambio de un análisis económico de costes y beneficios hacia la llamada selección de comodidades. Así, junto con factores indirectos de la cría en colonia, introducimos esta reciente hipótesis, basada principalmente en la selección de hábitat y selección sexual.

Considerando el papel principal que la predación tiene en la colonialidad, analizamos en el capítulo 5 nuestra versión individual del juego de la minoría (de Cara *et al.*, 2000) aplicada a este caso. Para ello, tomamos como modelo el estudio de la población de cernícalo primilla (*Lesser Kestrel*) en Los Monegros (Aragón), realizado por Tella (1996). Este ave migratoria muestra tanto un comportamiento territorial como colonial a la hora de anidar para la cría, lo cual la hace idónea para un estudio comparativo de los costes y beneficios que diversos efectos tienen en la cría colonial y la cría solitaria (Tella, 1996). Considerando la disposición territorial de estas aves en ausencia de predación, y el efecto de dilución en la colonia, mostramos un análisis que indica como la colonialidad puede originarse inicialmente gracias a movimientos aleatorios entre lugares de anidamiento. Una vez que los pájaros conocen la posibilidad de este tipo de anidamiento, pueden seguir un proceso de aprendizaje similar al de los agentes en el juego de la minoría, por lo que aplicamos la variación individual de éste con un tipo de puntuación diferente, ajustado a la preferencia del cernícalo primilla a anidar en solitario en la ausencia de predación. Resultados de posibles tipos de puntuación son estudiados, junto con un modelo para las distribuciones de colonias obtenidas por Tella (1996). Nuestro estudio muestra así la idoneidad del juego de la minoría para modelar problemas biológicos que involucran aprendizaje por parte de los individuos en juego.

Capítulo 2

El juego de la minoría

En este capítulo, introducimos el modelo del bar “El Farol”, propuesto para estudiar la dinámica resultante de la competición entre agentes o individuos en un escenario caracterizado por la racionalidad limitada y aprendizaje a través de la experiencia, tal y como introdujo Arthur (1994) en comparación con los clásicos análisis de optimización en los que se asume información completa. A continuación, introducimos el juego de la minoría (Challet y Zhang, 1997), detallando las tres regiones del diagrama de fases que lo caracterizan: ineficiente, mejor que aleatoria y eficiente. Analizando en detalle la región ineficiente del diagrama de fase, mostramos la estructura no trivial de las distribuciones obtenidas, así como las consecuencias del cambio de la función “payoff” hacia una peor distribución de recursos.

2.1 Introducción

El estudio de la dinámica de sistemas con individuos interactuantes con el mismo objetivo, y consecuente frustración, ha experimentado un interés creciente en las últimas décadas. Muchos de estos sistemas se caracterizan por la aparente sencillez de la dinámica, así como reglas simples en el comportamiento individual, en contraste con una dinámica cooperativa altamente no trivial. Estas premisas generales se han aplicado a problemas en diferentes campos, desde economía (Anderson *et al.*, 1988), ecología (May, 1973) o física (Wolfram, 1983; Rammal *et al.*, 1986).

Como ilustración Arthur (1994) introdujo el llamado problema del bar “El Farol”, un modelo en contraposición a los modelos de optimización con conocimiento detallado del sistema. N agentes o individuos han de decidir cada semana (o unidad de tiempo) entre ir al bar o quedarse en casa. Ir al bar es agradable si el número de agentes que han tomado esa misma decisión no sobrepasa un límite superior, pero en caso de que el número de agentes sea muy elevado, es preferible quedarse en casa. Los individuos no tienen in-

formación previa sobre cual será la decisión a haber tomado. Para ser capaces de tomar una decisión en cada paso de tiempo, los agentes tienen un conjunto de estrategias, el cual puede variar entre individuos. Los agentes basan sus decisiones en el uso de estas estrategias, así como el conocimiento de la decisión óptima en la porción de tiempo que pueden recordar.

Challet y Zhang (1997) introdujeron una definición más concisa de las reglas que determinan el modelo. Las dos posibles decisiones, ir al bar o quedarse en casa, se representan por 0 y 1 (posteriormente $\{-1, 1\}$ para la equivalencia con vidrios de espín). La mejor decisión es aquella que lleva al agente a estar en el grupo minoritario, es decir, una elección tiene éxito si el porcentaje de agentes que toman esa misma decisión es menor o igual que el 50%. El resultado de una simulación dada es representado por una serie de 0's y 1's que caracterizan el grupo ganador en cada paso de tiempo. Cada agente utiliza un conjunto fijo de s estrategias, tomadas al azar del conjunto de todas las posibles estrategias. Una estrategia se define como una tabla que da respuesta a todas las posibles situaciones a las que un individuo puede enfrentarse. De esta forma, la estrategia utiliza la información de los m anteriores pasos de tiempo para predecir el siguiente. Teniendo en cuenta las dos posibles decisiones, y la memoria m de los agentes, hay 2^m historias posibles que el individuo puede recordar, y por tanto, 2^{2^m} estrategias. Tras cada suceso, los agentes actualizan las puntuaciones de todas sus estrategias. La ganancia obtenida por las estrategias ganadoras puede fijarse en una cantidad constante o bien ser una función dependiente del tamaño del grupo que se forma en cada paso de tiempo. En la versión más sencilla del modelo, se aumenta la puntuación de las estrategias que han acertado en dar la mejor predicción con un punto. Aquellas estrategias que han predecido la decisión errónea mantienen la misma puntuación, o bien se reduce ésta en un punto. Esta es la función de pago original, aunque en este capítulo mostramos el efecto de otras funciones de pago, en la misma línea que trabajos anteriores (Challet y Zhang, 1997, 1998; Zhang, 1998). Conviene destacar que el trabajo original de Arthur (1994) usaba un conjunto de estrategias definidas de una forma mucho más vaga, así como el umbral de comodidad, o límite en el que los agentes prefieren estar en casa, era del 60%. Para tomar una decisión, cada individuo elige la estrategia que tiene mayor puntuación. En caso de tener dos o más estrategias con la misma puntuación, elige una de ellas aleatoriamente. De esta forma, el juego queda definido por tres parámetros: N , el número de agentes en el sistema, m , memoria o número de pasos de tiempo que cada agente puede recordar, y s , el número de estrategias que cada individuo utiliza para tomar la mejor decisión.

El modelo, con el conjunto de reglas así definidas, ha sido analizado en múltiples artículos (para conocer el estado del arte, véase <http://www.unifr.ch/econophysics/minority>, mantenida por Damien Challet). De los primeros estudios, los estudios hechos por (Savit *et al.*, 1997, 1999; Savit, 2000; Cavagna, 2000; Challet y Zhang, 1998) ya destacaban la posibilidad de una transición de fase en el sistema. Para ello, se analiza la media y las fluctuaciones del tamaño de los grupos tomando una de las dos posibles decisiones (i.e., $\langle N_1 \rangle$ y $\sigma_{\langle N_1 \rangle}^2$). El parámetro de orden $\rho = 2^m/N$ puede así caracterizar las distintas fases del sistema, en función del rendimiento o eficiencia de la cooperación entre agentes. Con-

siderando que el umbral para estar en la minoría es del 50% del tamaño del sistema, los tamaños de los grupos promedian en torno a $\frac{N}{2}$, siendo la distribución de tamaños simétrica en torno a este valor. El estudio de las fluctuaciones respecto a este valor se hace a través de la desviación cuadrática media de este promedio, σ , cuyo valor depende de la eficiencia del sistema, así como los puntuación acumulada por las estrategias. Esta puntuación es máxima cuando la diferencia de tamaño de los dos grupos (i.e., los que han ido al bar N_1 y los que se quedan en casa N_0) son casi iguales en tamaño a lo largo del juego, es decir, para σ tales que $\sigma \sim O(1)$. En función de σ^2/N y ρ , se pueden distinguir tres fases en función del número de estrategias s que cada agente utiliza (Savit *et al.*, 1997, 1999; Savit, 2000; Cavagna, 2000): i) Para $\rho \gg 1$, la cantidad de información almacenada y el número de estrategias totales es excesivamente grande como para que los agentes puedan hacer un uso eficiente de sus estrategias, de forma tal que el valor de σ alcanza el límite que esperaríamos si los agentes jugaran al azar, es decir, $\sigma^2/N = 1/4$. ii) Si $\rho \ll 1$, el número total de estrategias es pequeño en comparación con el número de agentes; así, la diferencia de puntuación entre estrategias es pequeña, y es muy probable que distintos agentes tengan conjuntos de estrategias iguales, resultando en el fenómeno de “herding”; esta es la fase en la que σ es mayor que si jugaran al azar, y consecuentemente llamada fase “worse-than-random”, al ser $\frac{\sigma^2}{N} > \frac{1}{4}$. iii) Para $\rho \sim 1$ la relación entre el número de agentes y la información en el sistema es óptima para jugar mejor que al azar, y la curva de $\frac{\sigma^2}{N}$ frente a ρ tiene un mínimo. Las fases (i) y (ii) fueron denominadas por Savit *et al.* (1997) como ineficiente y eficiente, respectivamente, dado que en la fase (i) los agentes tienen poca información sobre el sistema, mientras que en (ii) los agentes tienen toda la información del sistema.

En la sección 2.2, analizamos el modelo así definido, con especial énfasis en la estructura de las distribuciones de tamaño de grupo en la región eficiente. La sección 2.3 presenta la interpretación originariamente presentada, junto con un resumen del análisis de la transición de fase estudiado por vidrios de espín (Challet *et al.*, 2000b; Heimerl y Coolen, 2001). En la sección 2.4 discutimos los resultados obtenidos modificando la función de pago que determina la elección de estrategia. El juego de la mayoría es analizado en la sección 2.5, una variación aparentemente trivial. Cierra el capítulo la presentación de las conclusiones.

2.2 Fases en el juego de la minoría

La transición discutida en (Savit *et al.*, 1997, 1999; Savit, 2000; Cavagna, 2000) se muestra en la figura (2.1), para $s = 2$ y $s = 6$. La diferencia entre los regímenes eficiente e ineficiente es más acusada para valores pequeños de s . Cada simulación del modelo comienza no a través de juego aleatorio, sino con una historia de $m + 3$ unidades de tiempo para inicializar la puntuación de las estrategias. Los resultados que aquí mostramos son promedios sobre las 2^{m+3} posibles condiciones iniciales definidas de esta manera. En casi

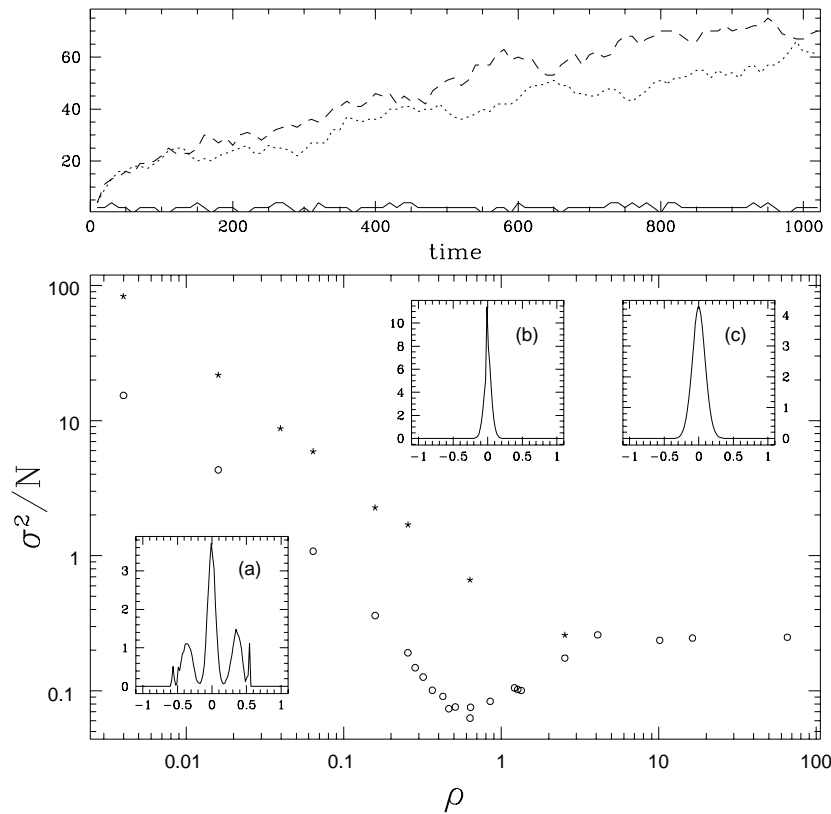


Figura 2.1: Diferentes fases encontradas en el juego de la minoría. Abajo, variación de σ^2/N en función de ρ , donde los círculos son los valores obtenidos para $s = 2$ y las estrellas para $s = 6$. Los insets muestran las distribuciones obtenidas para la distribución de asistencia al bar, normalizada entre -1 y 1, en las diferentes fases: (a) eficiente, con $m = 2$ y $s = 2$, (b) mejor que aleatoria, $m = 6$ y $s = 2$ y (c) ineficiente, con $m = 10$ y $s = 2$. La figura superior muestra la diferencia de puntuación entre la mejor y la peor estrategia en estos tres casos: línea continua para (a), línea discontinua para (b) y línea de puntos para (c).

todos los casos, el sistema evoluciona hacia un estado estacionario que es independiente de las condiciones iniciales.

Los picos en la distribución de tamaños de N_1 , donde 1 representa al bar, pueden aproximarse con distribuciones gaussianas. El máximo valor de σ en la región eficiente es debido a la formación de picos separados de $N/2$. Este efecto puede apreciarse claramente en las figuras 2.2 y 2.3, donde los diferentes regímenes se muestran para un tamaño constante del sistema, $N = 1001$ agentes, variando entonces la memoria m de los agentes, así como s . Las distribuciones han sido normalizadas en el intervalo $[-1, 1]$. En el rango de valores de ρ en el que se pueden distinguir tres picos, el peso del pico central es la mitad del total, y los otros dos picos corresponden cada uno a un cuarto del total de asistencias al bar. El pico central en esta región eficiente se puede aproximar siempre por una

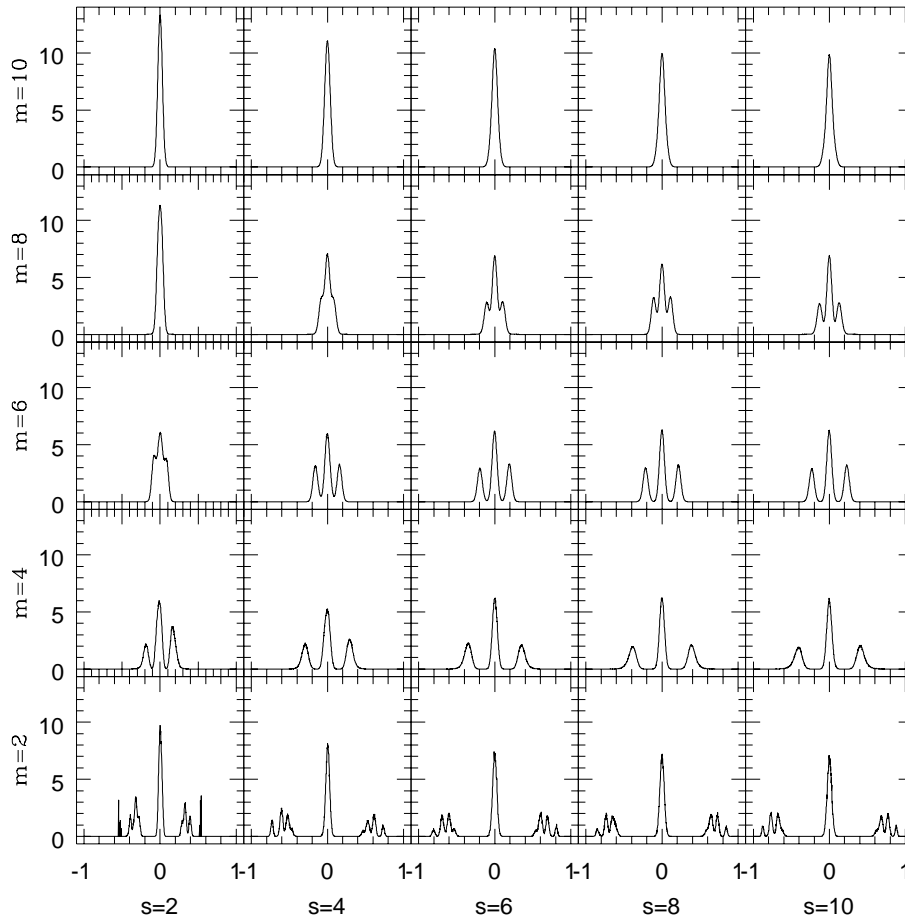


Figura 2.2: Distribuciones de asistencia para $N = 1001$ (arriba) y $N = 101$ (abajo).

distribución normal con ancho $\sqrt{N}/2$ (ver figura (2.4)), que corresponde a las decisiones aleatorias de los agentes.

A medida que nos alejamos de la región eficiente (i.e., en orden creciente con ρ), los picos se juntan en el central, cuyo ancho disminuye primero y luego aumenta, hasta alcanzar de forma aproximada el valor que tendría si fuera al azar para $\rho \gg 1$. Para $\rho \ll 1$, región ineficiente, la distribución muestra una estructura muy rica, y parece auto-similar, como se muestra en la figura (2.4).

Como se destaca en diversos trabajos (Savit *et al.*, 1997, 1999; Savit, 2000; Cavagna, 2000), resulta sorprendente el comportamiento de los agentes cuando tienen para su uso una mayor cantidad de información. Es aún más remarcable la rica estructura de la figura (2.4), que muestra que la evolución del sistema está lejos de ser aleatoria o trivial. Este comportamiento es consistente con la existencia de patrones no triviales en los análisis de

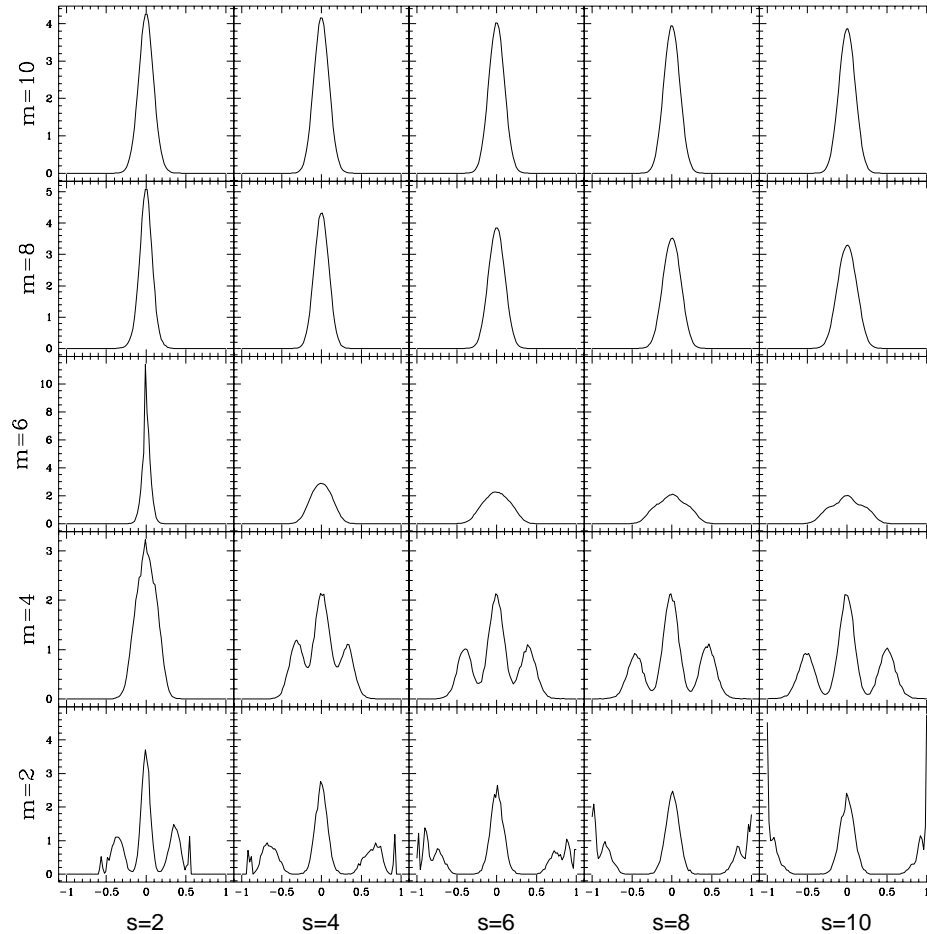


Figura 2.3: Distribuciones de asistencia para $N = 1001$ (arriba) y $N = 101$ (abajo).

series temporales, más allá de la capacidad de análisis de los agentes (Savit *et al.*, 1997, 1999; Savit, 2000; Cavagna, 2000).

Una gráfico de las asistencias en tiempos consecutivos se muestra en la figura (2.2). Hemos elegido los parámetros de forma tal que la distribución de las asistencias mostraría tres picos separados.

Hemos completado el estudio de la evolución de diferentes picos con el análisis temporal tras una serie de decisiones aleatorias. En las series temporales mostradas en la figura (2.6), los agentes toman decisiones aleatoriamente, pero sus estrategias se puntúan con los mismos criterios que si estuvieran en juego. Para un cierto paso de tiempo ($t=2048$), los agentes comienzan a usar las estrategias a su disposición de forma no aleatoria.

La estructura de picos es robusta y se desarrolla inmediatamente. Tal y como se muestra

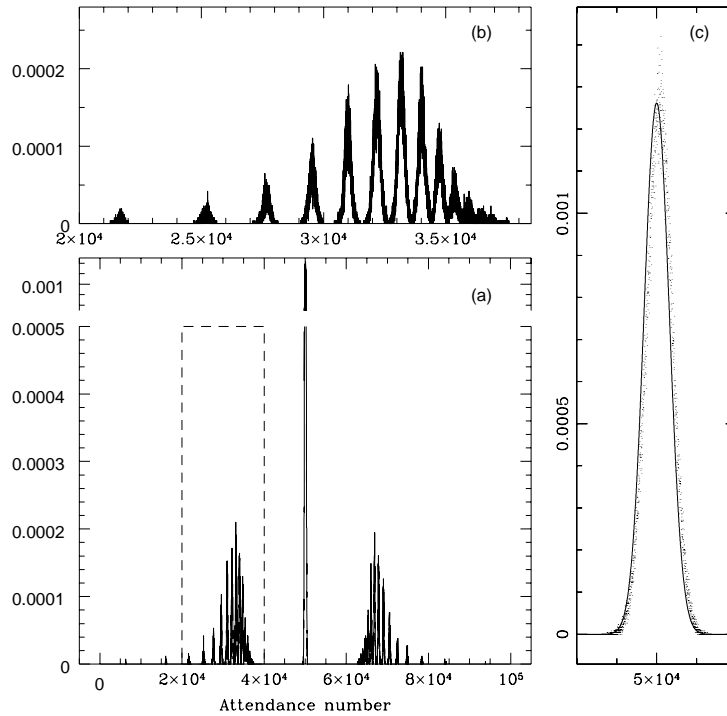


Figura 2.4: Distribución de asistencia para $N = 100001$, $s = 4$ y $m = 4$, normalizadas en el intervalo $[0, 100001]$. (a) Distribución completa donde el eje de ordenada ha sido truncado para poder apreciar mejor el peso y distribución de los picos laterales. (b) Ampliación de la región marcada en (a) con línea discontinua. (c) Distribución en el área central. La línea continua es una distribución gaussiana, centrada en $N/2$, con peso la mitad del total de la distribución y desviación $\sqrt{N}/2$.

en la figura (2.6), los picos se separan del central hacia sus posiciones en el estado estacionario. La diferencia en la velocidad en alcanzar el estacionario entre los dos gráficos en fig. (2.6), se debe a una mayor distancia de la transición de fase para aquel en el que el estacionario se alcanza antes.

2.3 Interpretación.

2.3.1 Correlación entre agentes

Los resultados presentados en la sección anterior permiten entender la dinámica compleja de la región eficiente. En esta región, ninguna estrategia se mantiene con la máxima puntuación por un largo lapso de tiempo. El uso repetido de una estrategia dada por un número significativo de agentes lleva al uso de otras estrategias, preferiblemente aquellas más

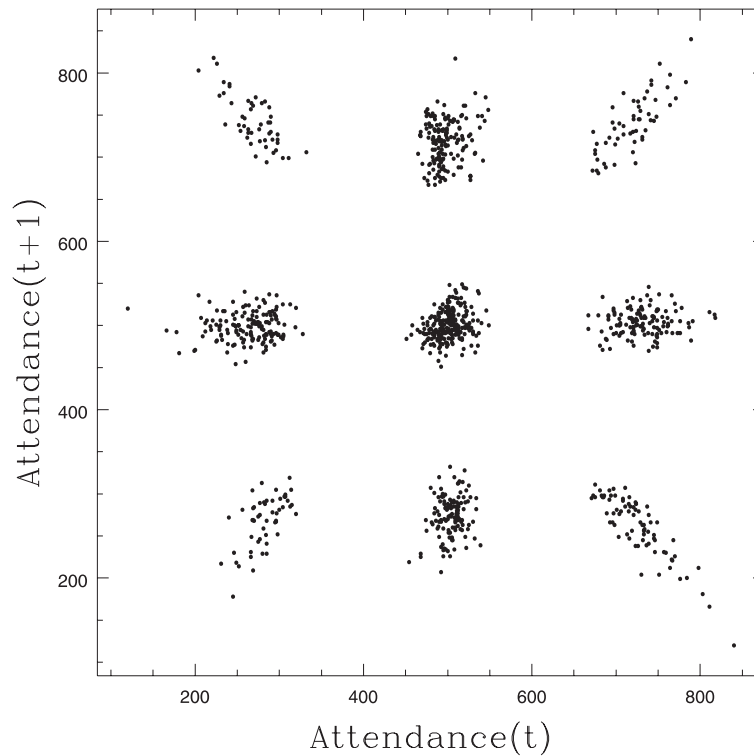


Figura 2.5: Asistencia en uno de los dos grupos en dos tiempos consecutivos. Los parámetros utilizados son $s = 2$, $m = 2$ y $N = 1001$.

anticorrelacionadas con la que está en juego. Como resultante de ello, la estrategia más puntuada tiene muchas posibilidades de hacer a sus agentes perder. Así eventualmente, los agentes se segregan en grupos anticorrelacionados cuando cierto grado de evolución se incorpora en el juego (Johnson *et al.*, 1998, 1999b).

Para simplicidad, asumimos ahora que hay dos estrategias anticorrelacionadas, x y \bar{x} que tienen las puntuaciones más altas en ese momento. Denotamos así n_x y $n_{\bar{x}}$ el número de agentes que tienen la estrategia x y \bar{x} respectivamente. Tomamos $n_x \approx n_{\bar{x}} = n_{correl}$. n_{random} es el número de agentes que no tienen x ni \bar{x} . Las decisiones de estos n_{random} agentes pueden tomarse como al azar, ya que son incapaces de reconocer las series que dan lugar a mayores puntuaciones para x y \bar{x} .

Cuando la estrategia x tiene la mayor puntuación, los dos grupos tendrán tamaños similares a $n_{random}/2 + n_{correl}$ y $n_{random}/2 - n_{correl}$, respectivamente. Este resultado llevará a que x no aumente su puntuación, mientras que \bar{x} , que llevaba a una decisión acertada, aumenta su puntuación en uno. Si la puntuación de x sigue siendo mayor que la de \bar{x} , el proceso se repite de nuevo. Un desempate a esta situación se produce cuando las estrategias x y \bar{x} difieren en un punto, proceso tras el que los grupos desiguales de tamaño $n_{random}/2 + n_{correl}$ y $n_{random}/2 - n_{correl}$, se pasa a dos grupos similares de tamaño $\approx N/2$

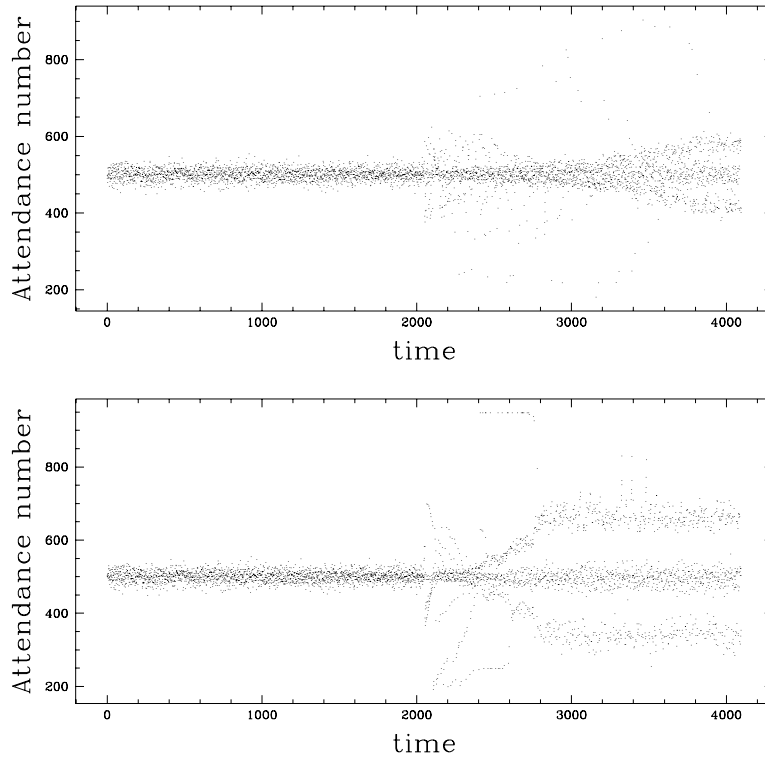


Figura 2.6: Evolución temporal del número de agentes que asiste al grupo 1 (bar), para un juego en el que forzamos una transición de juego aleatorio a juego minoritario. Los parámetros son $N = 1001$, $s = 4$ y $m = 4$ (6) para la figura inferior (superior).

Del trabajo realizado por Zhang (1998), se puede hacer una estimación de n_{correl} . Las 2^{2^m} estrategias pueden clasificarse en grupos de 2^m estrategias mutuamente decorrelacionadas, con correlación máxima o anticorrelacionadas. Así, $n_x \approx N/2^m = 1/\rho$.

Este análisis es el introducido por de Cara *et al.* (1999) sobre la formación de picos en la región eficiente del espacio de parámetros, y que puede extenderse con facilidad cuando las estrategias dominantes son más de dos. En ese caso, dos o más estrategias dominantes pueden tener la misma puntuación. Imaginemos el caso en que las estrategias x_1 , x_2 , \bar{x}_1 y \bar{x}_2 tienen las puntuaciones más altas. Así, en un instante dado, la estrategia con mayor puntuación puede ser x_1 , x_2 , ..., pero puede que sean x_1 y x_2 simultáneamente. Si a eso se añade que x_1 y x_2 llevan a la misma decisión, el grupo mayoritario será de tamaño $n_{random}/2 + n_{x_1} + n_{x_2}$. Esta combinación es menos probable, llevando a picos de menor peso, separados de la gaussiana central, de acuerdo con los resultados mostrados en la anterior sección.

Este comportamiento se puede comprobar de forma clara cuando los agentes tienen todas

las estrategias posibles, i.e., $m = 2$ y $s = 16$. La distribución de tamaños muestra dos picos claros en 1 y N , y la gaussiana central tiene la mitad del peso de la distribución, $N/2$, y una desviación $\sqrt{N}/2$.

Esta interpretación es equivalente de forma cualitativa al análisis de “crowds” y “anticrowds” realizado por Johnson *et al.* (1999a), basado en la correlación entre las estrategias de los agentes (Zhang, 1998). En la región eficiente, $2^m \ll N$, la memoria de los agentes es pequeña, y por tanto el espacio de estrategias es pequeño. En ese caso nos encontraremos con que si x tiene la mayor puntuación en un instante de tiempo, la mayoría de los agentes tienen x o una estrategia muy similar a ella. Es en ese régimen que las “crowds” dominan, y sólo se producen estados intermedios cuando todas las estrategias tienen la misma puntuación, como hemos descrito anteriormente.

En la región ineficiente, $2^m \gg N$ dado que las estrategias de los agentes representan una pequeña porción del total de estrategias posibles, la probabilidad de que un agente tenga su mejor estrategia anticorrelacionada con la mejor estrategia de otro agente es baja. En consecuencia, los agentes actúan de forma independiente, lo cual resulta en un juego aleatorio.

Es en la región $2^m \approx N$ donde se pueden formar “anticrowds” o grupos de agentes cuya mejor estrategia tiene una puntuación baja en comparación con la mejor en ese momento, que en esta región compensan los “crowds” de agentes, al ser los tamaños de “crowds” y “anticrowds” equivalentes.

2.3.2 Aplicación de técnicas de vidrios de espín

El trabajo de Cavagna (1999) mostró una de las claves del juego de la minoría para ser estudiado por técnicas de vidrios de espín: la irrelevancia de la memoria en el juego de la minoría. Por irrelevancia, Cavagna (1999) se refería al hecho de que la historia que los agentes utilizan para tomar decisiones puede ser reemplazada por una historia aleatoria de longitud m unidades, y los resultados son los mismos. La clave está en que todos los agentes comparten la misma información.

Basándose en este hecho, Challet y Marsili (1999) mostraron la posibilidad de describir la transición de fase del juego de la minoría como una transición de fase dinámica con ruptura de simetría. En la fase eficiente $\rho < \rho_c$ los agentes utilizan todas sus estrategias, mientras que en la fase $\rho > \rho_c$, una fracción ϕ de los agentes utiliza sólo una de sus estrategias, que en el formalismo de vidrios de espín se corresponde con la aparición espontánea de campo magnético. Challet y Marsili (1999) utilizaron el caso de $s = 2$ para poder hacer un estudio analítico. El promedio sobre el desorden del sistema se facilita gracias a que el sistema es equivalente con el uso de información aleatoria, y así, Challet

y Marsili (1999) dedujeron la siguiente ecuación para σ

$$\sigma^2 \simeq \frac{1}{P} \sum_{\mu=1}^P (\Omega^\mu)^2 + 2 \sum_{i=1}^N h_i \langle s_i \rangle + \sum_{i,j=1}^N J_{i,j} \langle s_i s_j \rangle, \quad (2.1)$$

donde $\langle \rangle$ es el promedio temporal, $P = 2^m$, μ es la historia, $\Omega^\mu = \sum_i \omega^m u_i$, donde $\omega^m u_i$ es la suma para cada agente de sus dos decisiones para la historia μ . Hay que destacar que en Challet y Marsili (1999) y los posteriores análisis por vidrios de espín pasan de utilizar $\{0, 1\}$ como el posible conjunto de decisiones a $\{-1, 1\}$. h_i y $J_{i,j}$ son

$$h_i = \frac{1}{P} \sum_{\mu=1}^P \Omega^\mu \xi_i^\mu, \quad (2.2)$$

$$J_{i,j} = \frac{1}{P} \sum_{\mu=1}^P \xi_i^\mu \xi_j^\mu. \quad (2.3)$$

ξ_i^μ es la diferencia entre las decisiones de las dos estrategias de los agentes para una historia dada μ . Gracias a extensivas simulaciones numéricas (Challet y Marsili, 1999) como de un estudio analítico basado en el ansatz de las réplicas (Challet *et al.*, 2000b), se encuentra una transición de fase para $\rho \approx 0.34$.

Utilizando una aproximación a tiempo continuo de la dinámica discreta del juego de la minoría, Garrahan *et al.* (2000) mostraba el desacuerdo de la descripción de Challet y Marsili (1999) para la fase eficiente $\rho < \rho_c$, y su única validez para la fase $\rho > \rho_c$.

Sin entrar en más detalle sobre las diferencias de los análisis de Challet y Marsili (1999) y Garrahan *et al.* (2000), hay que destacar que ambos son aproximaciones y no soluciones exactas para todas las fases, y ambas han sido reunidas en el trabajo realizado por Marsili y Challet (2001). El análisis realizado por Heimel y Coolen (2001) da la solución exacta, y es capaz de resolver la dinámica del juego de la minoría en todas sus fases.

Heimel y Coolen (2001) basan su análisis en que la fase eficiente corresponde a una fase no ergódica, y las condiciones iniciales determinan el estado estacionario del sistema. El juego de la minoría no puede ser resuelto a través de técnicas de mecánica estadística del equilibrio, ya que no cumple el principio de balance detallado. De esta forma, Heimel y Coolen (2001) utilizan técnicas de funcional generatriz, o teoría de campo medio dinámica, introducidas por De Dominicis, y que permiten realizar promedios sobre el desorden en un contexto dinámico. En el límite $N \rightarrow \infty$, la dinámica puede describirse a través de una ecuación estocástica no markoviana que describe la dinámica de un agente, cuyas propiedades estadísticas son equivalentes a las del sistema promediado sobre el desorden. Heimel y Coolen (2001) encuentran la transición de fase ocurre para $\rho_c \approx 0.33740$.

2.4 Importancia de la función de pago.

En esta sección analizamos el efecto de cambiar la función de pago con la que las diferentes estrategias actualizan sus puntuaciones una vez que se conoce el grupo ganador en cada paso de tiempo. La modificación más simple es hacer el pago dependiente del tamaño del grupo minoritario (Challet y Zhang, 1997, 1998). Así, asumimos que dicho pago, Δp , varía de forma lineal con el tamaño, a . Si la puntuación del grupo se aumenta con a , las estrategias que llevan a grupos minoritarios de tamaños cercanos a $N/2$ se favorecen. Por el contrario, si la puntuación se aumenta con $\frac{N}{2} - a$, la tendencia es la contraria, y las estrategias que llevan a grupos minoritarios pequeños son así favorecidas.

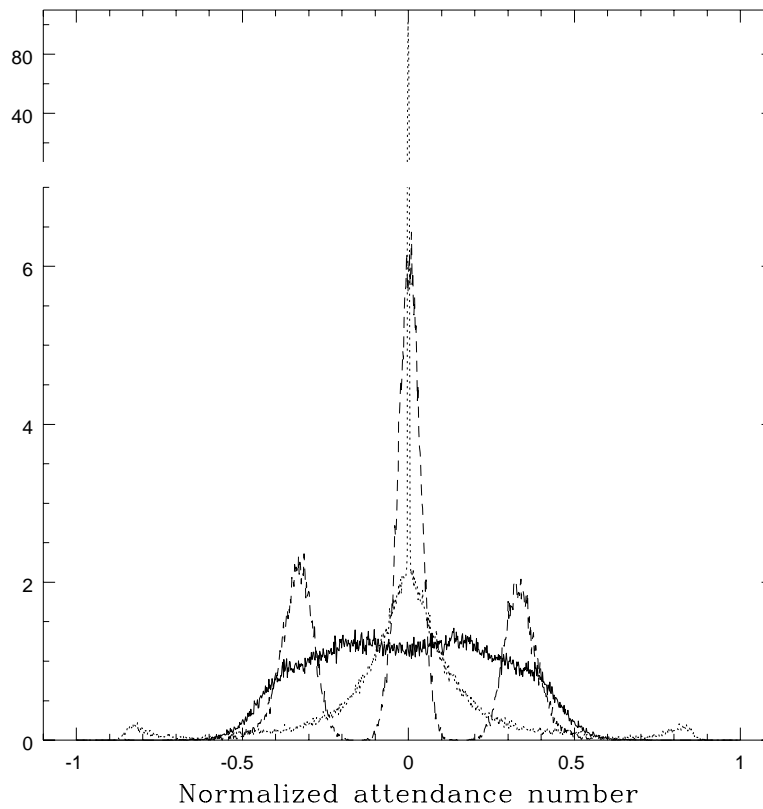


Figura 2.7: Distribución de tamaños de asistencia para $N = 1001$, $m = 4$ y $s = 4$, normalizada entre $\{-1, 1\}$. La línea discontinua representa la distribución obtenida para la función de pago utilizada en las secciones anteriores (i.e., función escalón). La línea continua representa dicha distribución para $\Delta p = a$, y la línea de puntos para $\Delta p = \frac{N}{2} - a$.

Las distribuciones resultantes de estas funciones de pago se muestran en la figura 2.4. Para poder comparar, la distribución obtenida para la función de pago escalón discutida en las secciones anteriores se muestra junto con las otras dos.

De forma anti-intuitiva, las dos distribuciones parecen ir de forma contraria a lo que la función de pago nos llevaba a pensar. Hay que destacar que cuando la segunda función de pago se desplaza con una constante, $\Delta p = \frac{N}{2} - a + k$, el pico central tiende a desaparecer, siendo reemplazado por dos picos laterales. Este resultado es equivalente a los encontrados en otros trabajos cuando la función de pago favorece la formación de grupos pequeños (Challet y Zhang, 1998).

Nuestra interpretación para la formación de una distribución ancha para la función de pago a es la rapidez con que las mejores estrategias dejan de serlo. Al ser los grupos que se forman de tamaños similares, esto da lugar a grandes cambios en las puntuaciones de las estrategias. Así, ciclos tales como el descrito en la interpretación por la teoría de formación “crowd-anticrowd”, no aparecerán, ya que requieren mayor igualdad entre las puntuaciones de estrategias similares. Si ordenásemos las estrategias por su puntuación, este ranking cambiaría rápidamente. Además, como todas las estrategias están en juego, habrá mayor variedad entre los tamaños de los grupos que se forman en diferentes pasos de tiempo, a pesar de que esta función de pago favorece tamaños cercanos a $N/2$.

En el caso contrario, cuando la función de pago es igual a $\frac{N}{2} - a$, atribuimos el peso del pico que se forma en $N/2$ (nótese, que en la figura, al estar la distribución normalizada, ese pico corresponde a 0), a la frecuencia con la que muchas estrategias tienen puntuaciones equivalentes. Esta situación se mantiene por si misma (i.e., tiene un feedback positivo) dado que, cuando dos grupos son de tamaños $N/2$ y $N/2 + 1$ consecutivamente, no hay cambio en la puntuación de las estrategias. Esto es lo que sucede en la mitad de las 2^{m+3} condiciones iniciales, y corresponde con la delta que se forma en la figura 2.4. El resto de la distribución es un buen promedio de lo que sucede en la otra mitad de las condiciones iniciales. El desplazamiento del pago por una constante descrito anteriormente reduce la probabilidad de los empates entre las puntuaciones de las estrategias, y lleva a una distribución con dos picos laterales. Estos picos desplazados del centro parecen equivalentes a los dos picos que se forman cuando la función de pago es una función escalón. Es probable que la evolución del sistema esté gobernada por ciclos donde un pequeño número de estrategias dominan.

2.5 El juego de la mayoría.

Para completar este capítulo, analizamos aquí los resultados obtenidos en el estudio del juego de la mayoría, en el que los agentes prefieren estar en el grupo mayoritario: estar en el bar cuando está saturado de gente, o dejar el bar vacío. La metodología es la misma que para el juego de la minoría, en el que las diferentes condiciones iniciales tienden a dar resultados similares. En este caso, diferentes condiciones iniciales pueden provocar grandes cambios en la distribución de tamaños de asistencia.

Tan sólo cuando los agentes tienen todas las estrategias posibles, $s = 2^m$, los resultados

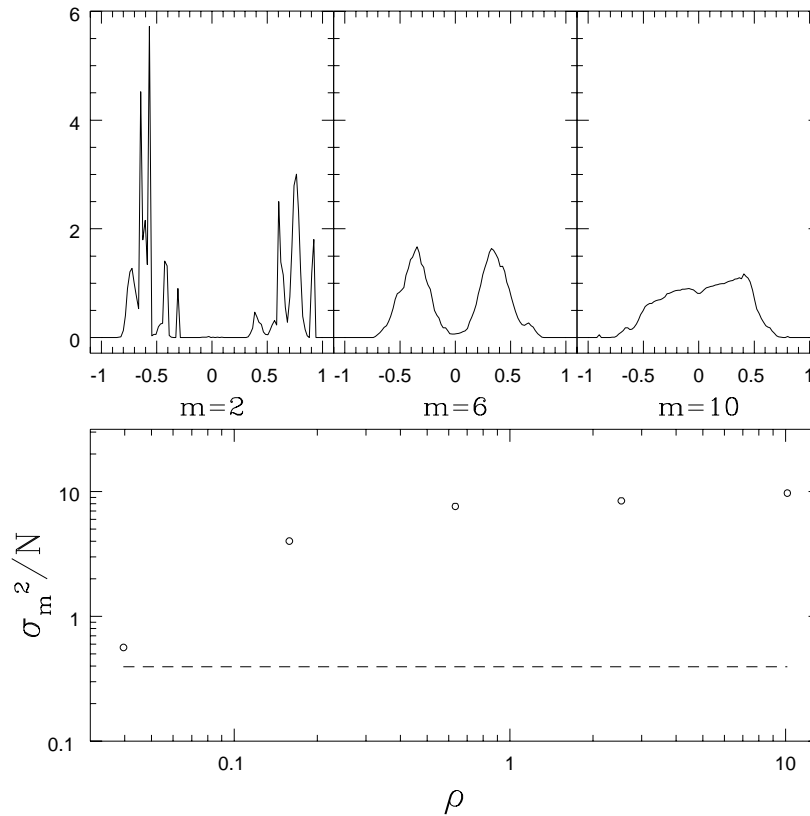


Figura 2.8: Diagrama análogo al de la figura 2.1 para el juego de la mayoría. Aquí, $N = 101$ y $s = 4$. La línea discontinua es para $\sigma_m = N/2^s$.

son triviales, es decir, un grupo mayoritario con todos los agentes se obtiene en cada paso de tiempo. Incluso en este caso y dependiendo de las condiciones iniciales, cuál de las dos decisiones resulta mayoritaria puede oscilar en el tiempo entre ambas (0 ó 1).

Las distribuciones obtenidas para diferentes valores de m y, consecuentemente, ρ se muestran en las figuras 2.5 y 2.5.

Dado que los puntos fijos en la evolución temporal aparecen en posiciones específicas del tamaño del grupo mayoritario, hemos de utilizar una mejor medida de la eficiencia del sistema. Para ello, hemos usado convenientemente la desviación cuadrática media σ_m , calculada alrededor del valor N para el tamaño de asistencia, y aquellas asistencias de tamaño a menor que $N/2$ las hemos desplazado hacia $a + N$. Así, σ_m nos sirve como medida de la ganancia media de los agentes. En los tres gráficos dibujados en la figura 2.5, no hemos hecho este desplazamiento, así como hemos evitado dibujar los dos picos laterales que se forman cerca de N y 0 para apreciar mejor el resto de la estructura. Estos dos picos laterales corresponden a ciclos límite donde la asistencia no fluctúa.

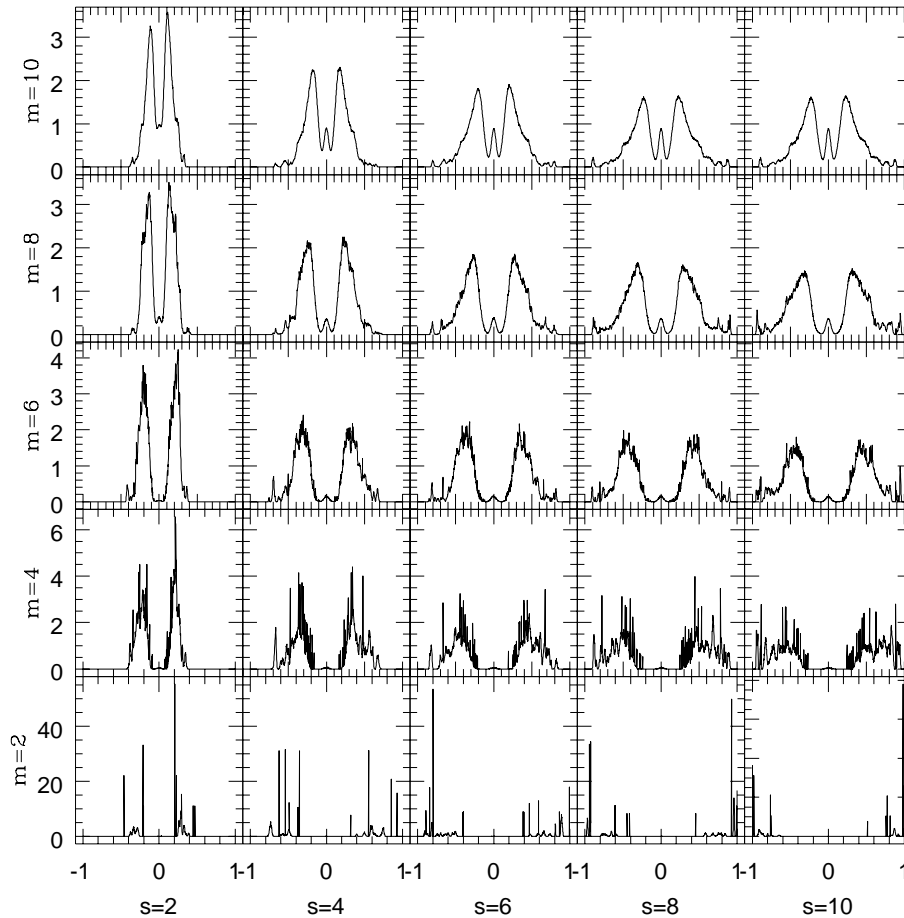


Figura 2.9: Distribución de tamaños para $N = 1001$ para distintos valores de m y s , donde hemos quitado los picos laterales.

El peso específico de este pico, para $s = 4$, y para tiempos suficientemente largos, es de 0.56 para $m = 2$, 0.078 para $m = 6$ y 0.031 para $m = 10$. El número de agentes que son capaces de coordinar entre ellos y tomar parte de este ciclo es, en promedio, $N - \frac{N}{2^s}$, si $s < 2^m$. Así, el límite inferior para σ_m^2/N es $N/2^{2s}$. Este valor se muestra también en la figura 2.5.

El peso específico de este pico, que representa el número medio de agentes coordinados, converge para tiempos suficientemente largos hacia los valores arriba indicados de 0.56 para $m = 2$, 0.078 para $m = 6$ y 0.031 para $m = 10$. Hay que destacar que los agentes no son muy efectivos en actuar de una manera coordinada. La mayoría de las condiciones iniciales llevan a historias donde el grupo mayoritario está muy por debajo del límite que esperaríamos de forma intuitiva. Estos resultados son consistentes con las características

de este sistema como un vidrio de espín, estudiadas en múltiples trabajos (Savit *et al.*, 1997, 1999; Savit, 2000; Cavagna, 2000; Heimel y Coolen, 2001).

2.6 Conclusiones.

Como hemos visto a lo largo de este capítulo, el juego de la minoría, y de forma equivalente para el juego del bar “El Farol”, tiene una rica estructura. Hemos mostrado especial énfasis en la conducta de los agentes en el régimen eficiente, donde muchas de las estrategias están a disposición de los agentes.

Como ya se destaca en los trabajos de (Savit *et al.*, 1997, 1999; Savit, 2000; Cavagna, 2000), el modelo tiene muchas características en común con sistemas frustrados en mecánica estadística. Para ello, hemos introducido un breve resumen de los análisis por técnicas de vidrios de espín (Challet y Marsili, 1999; Garrahan *et al.*, 2000; Heimel y Coolen, 2001).

En particular, la mayoría de las condiciones iniciales llevan a un bajo rendimiento del sistema, de forma macroscópica. El modelo parece incapaz de seleccionar del conjunto de estrategias en juego aquellas que le maximizarán la ganancia de los agentes. En concreto, aquellos agentes que tienen acceso a las estrategias con las puntuaciones más altas en un momento dado, juegan peor que aquellos que no las tienen. Estos últimos juegan básicamente al azar, y se benefician de la falta de coordinación de los jugadores utilizando las “nominalmente” mejores estrategias.

Este efecto permanece cuando cambiamos los pagos a las diferentes estrategias. Es notable que la frustración intrínseca del sistema aparece cuando los agentes intentan todos estar en la mayoría. En este caso, la mayoría de las condiciones iniciales llevan a una evolución donde los agentes fallan en coordinarse entre ellos.

Capítulo 3

Información individual en el juego de la minoría

El modelo de la minoría fue introducido para estudiar la competición entre agentes con información limitada. Uno de los resultados más sorprendentes es que, al aumentar el número de estrategias que los agentes tienen para su uso, la ganancia colectiva del sistema se reduce. Este efecto resulta de que una mayoría de agentes utiliza la misma estrategia, cuando sólo una minoría puede beneficiarse en cada paso de tiempo, mientras que todos los agentes utilizan la misma información. En este capítulo mostramos como las propiedades del sistema cambian de manera drástica si los agentes basan sus decisiones en el uso de información individual, manteniendo el resto de las reglas del juego sin cambiar. Esta variación del modelo reduce la frustración intrínseca del juego de la minoría, y mejora la tendencia hacia la cooperación y auto organización. Para completar esta investigación, estudiamos la mezcla de información individual y colectiva.

3.1 Introducción

Como hemos visto en el capítulo anterior, el juego de la minoría (Challet y Zhang, 1997) fue introducido en el análisis de toma de decisiones por agentes con racionalidad limitada, basado en el problema del bar “El Farol” (Arthur, 1994). Un número de agentes han de tomar una decisión entre dos alternativas. La elección resulta beneficiosa para un cierto agente si el número total de agentes que toman dicha decisión es menor que un cierto valor umbral. El juego fue reformulado en una manera más concisa por Challet y Zhang (1997), tal y como lo hemos analizado en el anterior capítulo. La racionalidad limitada de los agentes se modela asumiendo que cada agente sólo recuerda los últimos m pasos de tiempo. Dadas las 2^m posibles situaciones a las que el agente se puede enfrentar, hay 2^{2^m} estrategias. Cada agente tiene s estrategias, tomadas al azar del “banco” o conjunto total de las 2^{2^m} existentes, y para realizar la próxima decisión, cada agente selecciona la estra-

tegia que ha funcionado mejor hasta el momento de las s que tiene en su propio conjunto. La decisión tomada tiene éxito si el agente está en el grupo minoritario, lo cual indica que el umbral anteriormente mencionado está en el 50% del número total de agentes. Por último, los agentes asignan una puntuación a cada una de sus estrategias. Siguiendo la función de pago escalón (Challet y Zhang, 1997), la puntuación de las estrategias que han precedido el grupo minoritario correcto se aumenta en un punto.

Desde su introducción en 1997, el juego de la minoría se ha estudiado de forma extensiva. Dadas las características del sistema, se ha mostrado especial énfasis en el estudio de la desviación cuadrática media del número de agentes que toman una de las dos decisiones (o bien, en la desviación en la diferencia de tamaño entre los dos grupos), σ , ya que mide la eficiencia del sistema. Cuando las fluctuaciones son grandes (mayor σ) el número de agentes en el grupo mayoritario (el número de perdedores) aumenta. De esta manera, la varianza mide el grado de cooperación, o el beneficio mutuo de los agentes.

Del estudio de la dependencia de σ con las otras variables del sistema, se puede mostrar que la varianza escala con $\rho \equiv 2^m/N$ (Challet y Zhang, 1997, 1998; Zhang, 1998; Savit *et al.*, 1999), donde N es el número de agentes y 2^m es el número de diferentes configuraciones que los agentes son capaces de procesar (o *estados del mundo*, como se les refiere en Challet y Marsili (1999)).

Para $\rho \gg 1$, la cantidad de información accesible a los agentes es lo suficientemente grande como para que no sean capaces de procesarla eficientemente y explotarla, y los agentes toman decisiones como si jugaran al azar, de forma que en este límite $\sigma^2/N \rightarrow 1/4$.

En el límite opuesto, $\rho \ll 1$, el conjunto de estrategias de diferentes agentes son muy similares. Así, en esta fase, los agentes tienden a tomar decisiones la misma decisión, lo que sitúa a muchos de ellos en el grupo mayoritario. Los agentes juegan aquí mucho peor que al azar, y σ^2 escala con N^2 , en vez de con N . Este régimen resulta en un rendimiento global altamente ineficiente, cuando sin embargo, los agentes están haciendo uso de toda la información que reciben de la historia colectiva (hemos de mencionar aquí que este régimen ha sido denominado eficiente e ineficiente de acuerdo al rendimiento del sistema y a la cantidad de información que los agentes manejan, respectivamente). Como hemos visto en el capítulo anterior (publicado de Cara *et al.*, 1999), este régimen lleva a valores de σ grandes que se reflejan en una compleja estructura en la distribución de asistencias.

Para valores intermedios de ρ , σ tiene un mínimo que puede apreciarse mejor para valores pequeños de s . En este mínimo, los agentes juegan mejor que aleatoriamente, y podría decirse que se establece un cierto grado de cooperación. Como hemos visto en la sección 2.3, este mínimo puede entenderse como un punto crítico en un modelo efectivo de espines, con interacciones frustradas y un campo magnético aplicado (Challet y Marsili, 1999; Heimel y Coolen, 2001).

Un ingrediente crucial para el modelo de la minoría es el hecho de que todos los agentes

actúan en base a la misma señal o información recibida, irrespectivamente de como ésta ha sido generada. Los resultados obtenidos con un juego minoritario pueden reproducirse entonces si las historias o señales dadas a los agentes se toman al azar de entre todas las posibles secuencias de m unidades, siempre que todos los agentes reciban esta misma información (Cavagna, 1999). Este hecho ha permitido un estudio analítico del problema (Cavagna *et al.*, 1999, 2000; Challet *et al.*, 2000a; Challet y Marsili, 1999; Heimerl y Coolen, 2001).

De forma separada, se han realizado múltiples variaciones al problema, evolutivas, en las que los agentes pueden tener diferente número de estrategias s , diferente memoria m , u otros parámetros ajustables (Challet y Zhang, 1998; Johnson *et al.*, 1998, 1999a). En el caso introducido por (Johnson *et al.*, 1999a) y recientemente reevaluado por Hod y Nakar (2002), la evolución consiste en reemplazar la única estrategia que los agentes tienen, en caso de tener ésta una puntuación muy baja; los agentes utilizan su estrategia con probabilidad p , y siguen la tendencia opuesta con probabilidad $1 - p$.

El juego de la minoría ha sido utilizado para describir las interacciones de agentes compitiendo por recursos en diferentes contextos (Challet y Zhang, 1998; Savit *et al.*, 1999; Challet *et al.*, 2000c, 2001). Sin embargo, es improbable que las reglas por las que los agentes toman sus decisiones definan una estrategia evolutivamente estable, en el sentido comúnmente entendido en biología teórica (Maynard Smith, 1982). La baja ganancia global en el límite $\rho \ll 1$ indica que reglas alternativas de otro tipo pueden fácilmente mejorar la eficiencia del juego. Esta hipótesis ha sido verificada en diferentes variaciones (Paczuski *et al.*, 1999; Kalinowski *et al.*, 2000) del juego de la minoría original. La competición entre agentes con diferentes memorias ha sido analizada por Challet y Zhang (1998). Las reglas han sido extendidas utilizando un parámetro adicional que mejora la capacidad de los agentes de utilizar estrategias anticorrelacionadas, y que depende de la dinámica evolutiva que intenta favorecer la eficiencia de los agentes (Johnson *et al.*, 1999b). Johnson *et al.* (1999c) demostró que dos poblaciones de agentes con diferentes memorias m , realizan un juego más eficiente que poblaciones “puras” tomadas por separado. La renovación de las estrategias que los agentes tienen para su uso lleva también una mejora en la eficiencia (Li *et al.*, 2000a,b).

En este capítulo analizamos la relevancia de la información colectiva al ser reemplazada por información individual. Así, en la sección 3.2 estudiamos primero el juego con historias individuales (subsección 3.2.1) para luego pasar al estudio de doble información (subsección 3.2.2). El principal objetivo es así estudiar de forma clara el que luego llamaremos *Individual Minority Game* (juego de la minoría individual), del que luego haremos uso en el capítulo 5. En la sección 3.3 introducimos el juego de la minoría en una red, y los principales resultados obtenidos. La sección 3.4 estudia el juego de la minoría con un número de agentes que toman siempre la misma decisión (juego de la minoría dirigido), induciendo un campo en el sistema. Por último, conclusiones y trabajo abierto en el juego de la minoría.

Señal	Decisión
11	1
10	1
01	0
00	1

Tabla 3.1: Ejemplo de una estrategia para $m = 2$

3.2 El papel de la información

3.2.1 Uso de historias individuales

Analizamos aquí una extensión simple del juego de la minoría, y que mantiene la estructura básica del proceso de decisiones de los agentes. Como en el juego original, cada agente tiene un número de estrategias s , definidas de la manera introducida por Challet y Zhang (1997), que procesan la información de los m pasos de tiempo anteriores (un ejemplo de una estrategia para $m = 2$ se muestra en la tabla 3.1). En el juego original, los agentes utilizan como información de entrada (input) en sus estrategias, la serie de m bits resultante de los últimos grupos ganadores. En el juego de la minoría con información individual, la serie viene determinada por las decisiones tomadas por el agente en los m anteriores pasos de tiempo. De esta forma, cada agente procesa diferente información. Para entender mejor esta diferencia, mostramos en la tabla 3.2 un ejemplo para ambos tipos de información. La actualización de la puntuación de las estrategias depende, de la misma forma que el juego original, de si la decisión de la estrategia le llevaba a estar en la minoría. Las interacciones efectivas entre agentes aparecen de que ambos proceden a actualizar sus estrategias de la misma forma. En el caso mostrado en la tabla 3.2, cuando el grupo minoritario es 1, la estrategia mostrada en 3.1 recibe un punto en el modelo individual, mientras que recibiría 0 puntos en la versión canónica (colectiva) del juego de la minoría.

Asumiendo un contexto de información incompleta, o racionalidad limitada, creemos que esta versión así introducida puede ser no sólo relevante, sino aplicable a múltiples situaciones. En la falta de un procedimiento detallado o exacto para optimizar las decisiones individuales, parece muy plausible que los agentes consideren sólo sus anteriores acciones, o aquellas de un pequeño subgrupo de agentes, con los que les relacione algún tipo de afinidad. De manera obvia, si el resultado viene determinado por el comportamiento global, la tendencia a repetir estas acciones que llevan a una minoría óptima estarán influenciadas por la dinámica de toda la población.

Mientras que la extensión al uso de información individual presentada aquí es relativamente directa, este modelo cambia significativamente algunas de las características que se requieren para una aproximación analítica del modelo. Como discutimos más adelante,

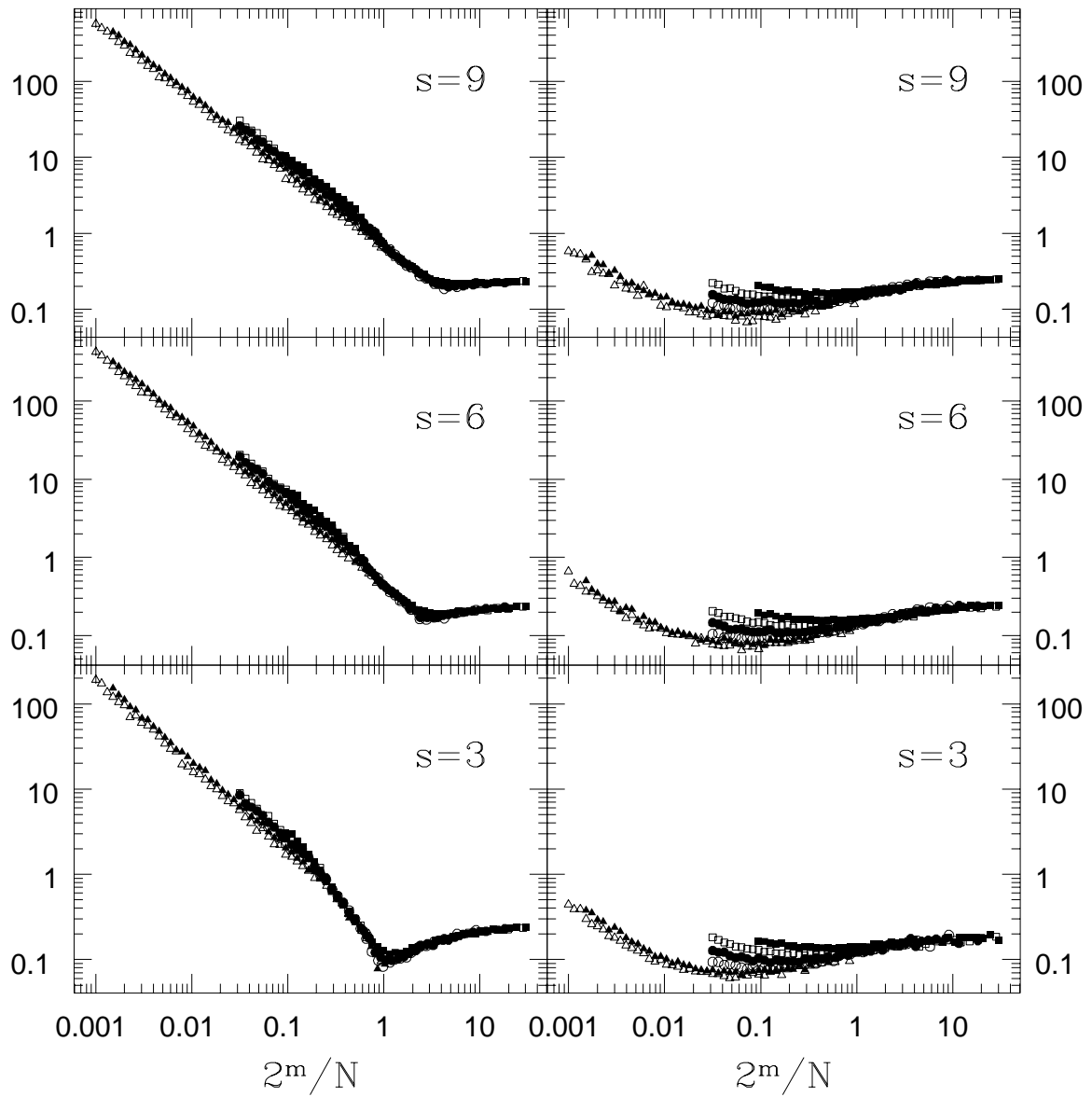


Figura 3.1: σ^2/N vs $2^m/N$ en el juego colectivo (columna izquierda) y en el juego individual (columna derecha), para $s = 3, 6$ y 9 . Cada punto corresponde al promedio sobre 5 realizaciones para diferentes valores de N , y $m = 4$ (Δ), $m=5$ (\blacktriangle), $m=6$ (\circ), $m=7$ (\bullet), $m=8$ (\square), y $m=9$ (\blacksquare). Para mayor claridad, cada valor de s se representa en gráficos separados.

este modelo no satisface la independencia de historias encontrada en el juego de la minoría estándar (Cavagna, 1999). Por tanto, la correspondencia del problema a un modelo efectivo de vidrios de espín (Challet y Marsili, 1999; Challet *et al.*, 2000b) no es posible. Como discutimos más adelante, los resultados numéricos no muestran una transición de fase en el rango de parámetros donde esta se ha encontrado para el juego de la minoría estándar, y podríamos considerar que nuestro modelo pertenece a una clase diferente de universalidad. Los resultados aquí presentados muestran como una de las características más relevantes del juego de la minoría estándar, la presencia de frustración, parece suprimirse considerablemente. Así, nuestra versión del juego de la minoría con información individual provee un sencillo esquema en el que un colectivo de agentes egoistas pueden evitar, hasta cierta magnitud, la llamada “tragedia de los comunes” (Hardin, 1968).

Para caracterizar los diferentes regímenes del modelo, hemos comparado los valores de la desviación cuadrática media de la asistencia a uno de los grupos, σ , en esta versión individual con los resultados del juego canónico en la figura 3.1.

En el límite en el que la cantidad de información a disposición de los agentes es muy grande, encontramos que $\sigma^2 \rightarrow \frac{N}{4}$ que es el resultado que obtendríamos si los agentes tomaran decisiones al azar, tan sólo en el caso de s grande, en comparación con el juego estándar, como hemos visto en el capítulo anterior (ver sección 2.2 del capítulo 2). Para $s = 3$, podemos apreciar como en el límite $2^m/N \gg 1$ $\sigma^2 \rightarrow \frac{N}{5}$, y este valor parece ser aún menor para $s = 2$. $s = 1$ es, como en el juego original, altamente sensible a las condiciones iniciales, y promediar sobre ellas da una dispersión igual a $N/4$, independientemente de ρ . En el límite $\rho \rightarrow 0$, los valores de σ son significativamente menores en la versión individual aquí introducida, y comparable, o menor, que aquellos encontrados en otras variaciones del modelo. Dependiendo de m y N , hay una dispersión significantem lo cual parece indicar que $\rho = \frac{2^m}{N}$ no es el parámetro que escale estos resultados de la mejor manera. El uso de ρ como parámetro de orden (o para reescalar) asume de forma implícita que todas las posibles historias aparecen con la misma probabilidad en los resultados colectivos (Zhang, 1998; Cavagna, 1999; Challet y Marsili, 1999). En la presente versión del modelo, si las historias individuales son reemplazadas por series aleatorias de m bits, σ toma valores cercanos al juego aleatorio, independientemente del valor de ρ . Así, la principal hipótesis utilizada para justificar la forma de escalar en el juego de la minoría en la forma definida por Challet y Zhang (1997) no es válida en este caso de información individual.

El grupo que estaba en la minoría puede deducirse del “comfort” que el agente ha ganado tras cada resultado colectivo. Esta información se utiliza en actualizar la puntuación de las estrategias, que, sin embargo, actúan en una señal diferente. Como esta señal no es la misma para todos los agentes, éstos no tendrán obstáculos en seguir una dinámica anticorrelacionada, incluso cuando todos utilizan estrategias muy similares. La medida en la que esta correlación puede ser analizada explícitamente es a través del promedio de la distancia de Hamming entre las historias de los agentes.

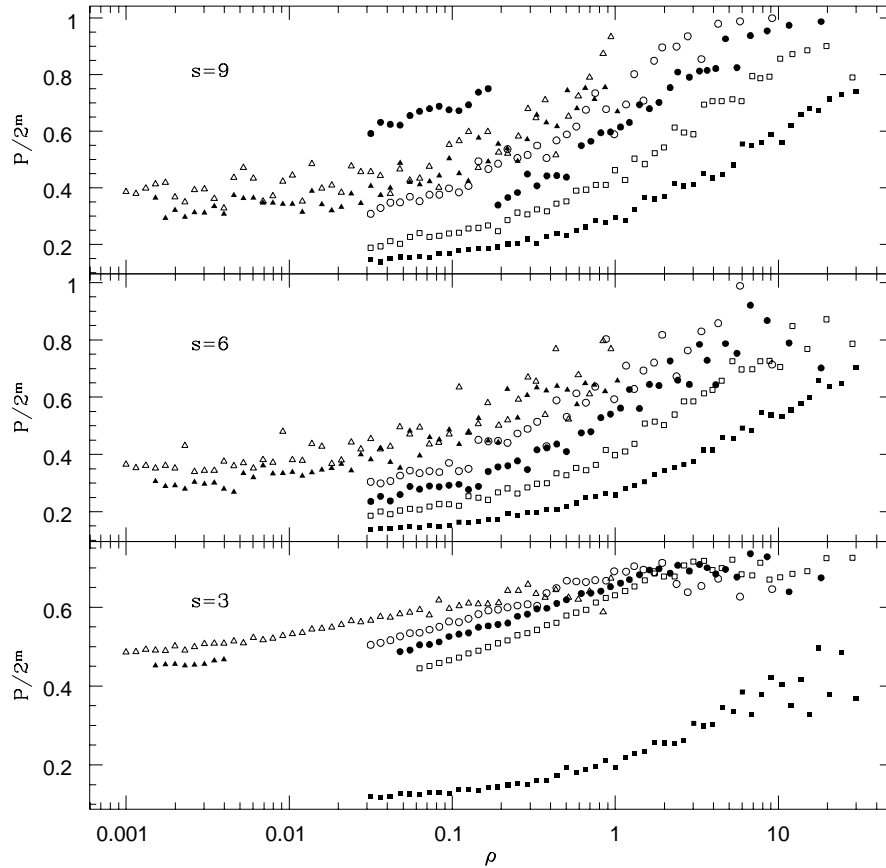


Figura 3.2: Fracción de historias que aparece en promedio en la serie resultante de las historias individuales, $P/2^m$. Nótese la diferencia de escalas para diferentes valores de s . Diferentes símbolos corresponden a diferentes valores de m , tal y como se indica en la figura 3.1.

La distancia de Hamming mide la diferencia entre dos secuencias de una cierta longitud L , de forma que para $s(i)$ y $t(i)$, ambas de dicha longitud, la distancia de Hamming vendría dada por

$$d_L(s, t) = \frac{1}{L} \sum_{i=1}^L |s(i) - t(i)|. \quad (3.1)$$

Hemos analizado esta característica con el cálculo del número medio de historias procesadas por los agentes. El número de historias es siempre significativamente menor que en el modelo canónico, donde $P = 2^m$ es el número de historias posibles, lo que implica que el sistema tiende a quedarse bloqueado en situaciones donde los agentes generan un número relativamente pequeño de historias individuales posiblemente anticorrelacionadas. Este número P es también una función de m , N y s , de tal manera que este disminuye monótonicamente al aumentar N y disminuir m . Cuando s es pequeño, en el límite de m

	t_{n-2}	t_{n-1}	Decisión del agente i en t_n
h_c (Group minoritario)	0	1	0 (MG colectivo)
h_i (Grupo decidido por agente i)	1	0	1 (MG individual)

Tabla 3.2: Decisiones tomadas por un agente que juega utilizando la información de la historia colectiva h_c y utilizando la historia individual h_i , con la estrategia de la tabla 3.1. La historia colectiva h_c es la serie de grupos minoritarios globales, y la historia individual h_i es la serie de decisiones tomadas por el agente i .

grande y N pequeño, no toma el valor 2^m , sino siempre algún valor menor. Esto explicaría que $\sigma^2/N \neq 1/4$ en el límite $\rho \gg 1$, tal y como hemos comentado anteriormente. Estos resultados pueden verse en la figura 3.2.

La versión del modelo así definida, no necesita definir una estrategia evolutivamente estable. Si hay información disponible en las series del grupo minoritario global, un agente que utilice las reglas del juego canónico se beneficiará de ello.

3.2.2 Uso de información individual e información colectiva

En este caso, hemos analizado la competición entre agentes con dos tipos de comportamiento, permitiendo a los agentes actualizar sus estrategias con dos puntuaciones para cada una de ellas. De esta forma, todas las estrategias tienen dos puntuaciones, una correspondiente a la resultante del juego colectivo o juego de la minoría estándar, en el que la información es la serie de grupos minoritarios, y otra puntuación correspondiente al juego individual, en el que la información de entrada a la estrategia viene dada por la serie de decisiones tomadas por el agente.

Cada agente utiliza en cada paso de tiempo aquella estrategia que tiene la puntuación más alta. Así, la población puede dividirse en aquellos que utilizan sus estrategias según la información colectiva y aquellos que toman decisiones siguiendo su información individual. Los valores de σ , i.e., desviación cuadrática media en la asistencia a uno de los grupos, obtenidos de esta forma, así como la fracción de agentes que juegan utilizando una estrategia colectiva se muestran en la figura 3.3. Una scaling diferente se muestra en la figura 3.4, donde se muestra la desviación cuadrática media de la cantidad de jugadores que se deciden por el grupo 1, utilizando la información individual σ_i y utilizando la información individual σ_c .

En el límite en que la cantidad de información para uso de los agentes es grande, $\rho \rightarrow \infty$, nos encontramos en la misma situación que para el juego de la minoría estándar, es decir,

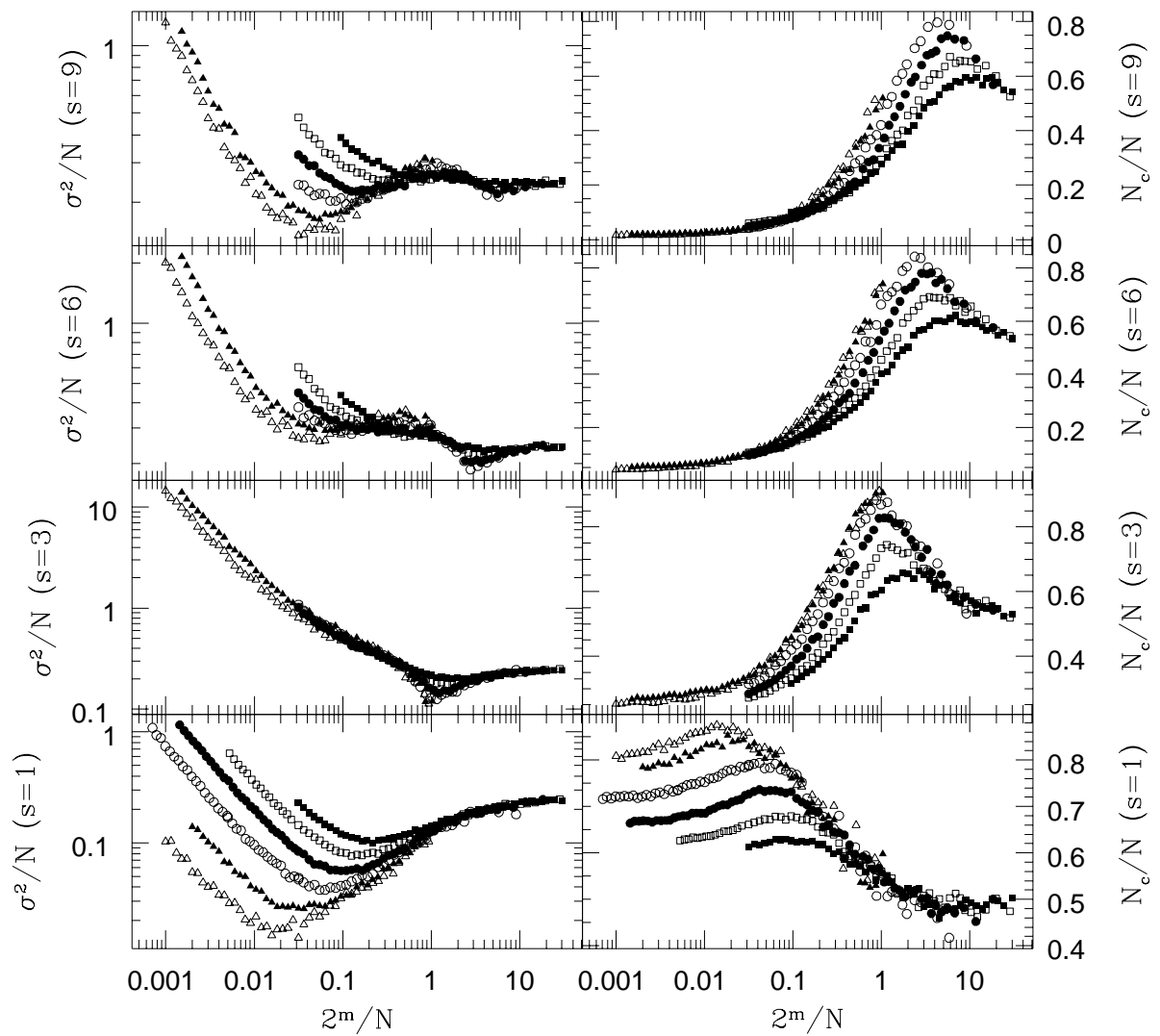


Figura 3.3: Desviación cuadrática media de la asistencia al grupo 1 en el modelo donde los agentes utilizan reglas colectivas e individuales (columna izquierdo), y fracción de agentes que utilizan una regla colectiva (columna derecho), para $s = 1, 3, 6$ y 9 . Los diferentes símbolos corresponden a diferentes elecciones de m , tal y como en la figura 3.1.

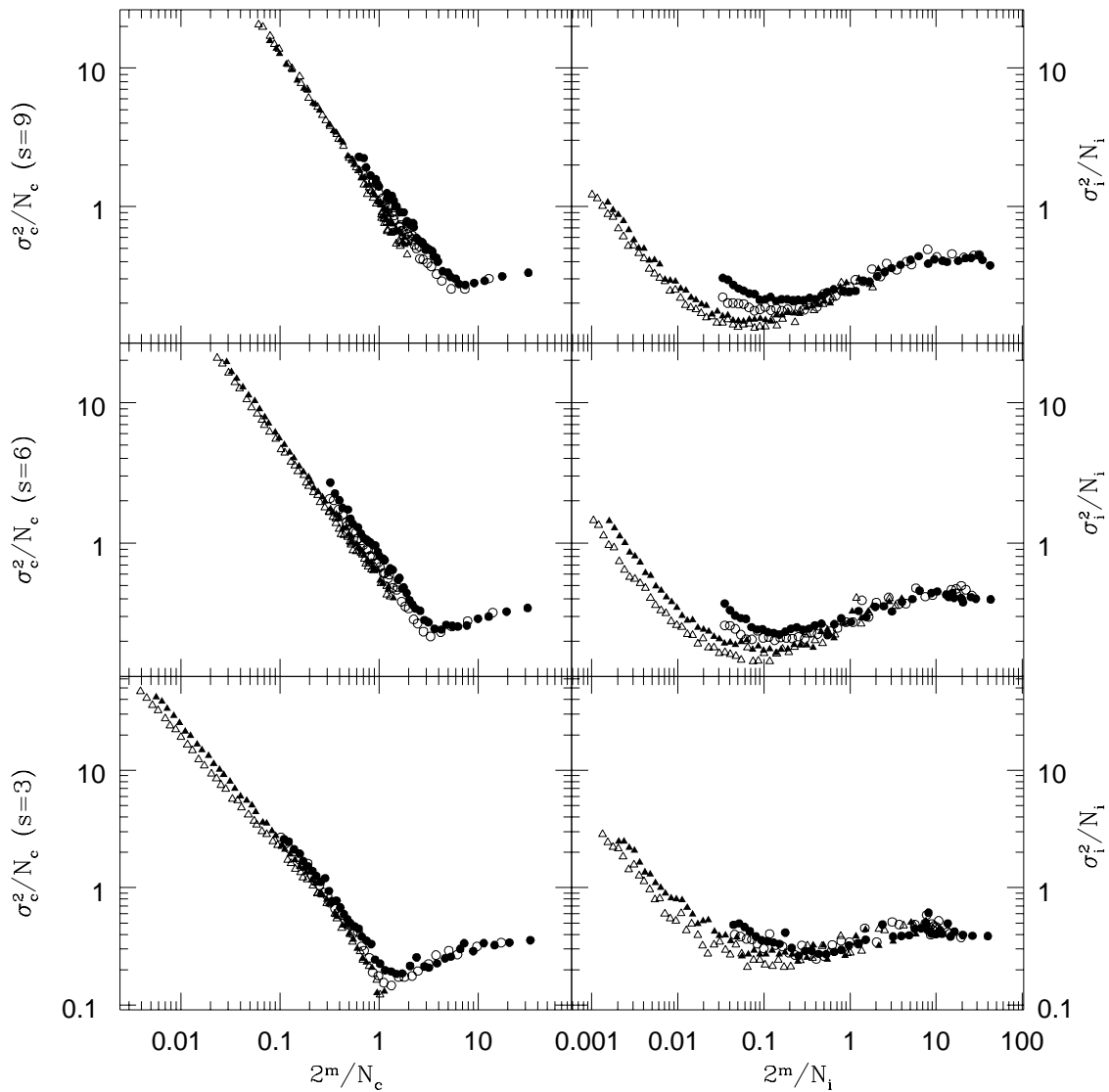


Figura 3.4: Desviación cuadrática media de la asistencia al grupo 1 de los agentes utilizando reglas colectivas σ_c (izquierda) e individuales σ_i (derecha), escalada con la asistencia media a dicho grupo de agentes utilizando reglas colectivas N_c y reglas individuales N_i . La cantidad de información se ha escalado de la misma forma con N_c y N_i . De abajo a arriba, $s = 3, 6$ y 9 , y los diferentes símbolos corresponden a diferentes valores de m ($m = 4 \triangle, 5 \blacktriangle, 6 \circ, 7 \bullet, 8 \square$ y $9 \blacksquare$), tal y como en la figura 3.1.

la eficiencia del sistema es equivalente a la que tendríamos en caso de jugar los agentes al azar, y $\sigma^2 \approx N/4$. Así, en este límite, podemos considerar el comportamiento resultante de jugar con información colectiva, y el resultante de jugar con información individual, como indiferentes, utilizando los agentes el 50% de las veces cada uno de ellos. La fracción de agentes que utilizan un comportamiento colectivo tiene un máximo cerca del valor de ρ para el que σ tiene un mínimo en la versión estándar del juego de la minoría. Por contra, el número de agentes que utiliza información colectiva tiende a cero de manera drástica a medida que ρ disminuye ($\rho \rightarrow 0$). En este límite, resulta preferible el uso de la información individual, aunque una pequeña fracción de agentes utilizando información colectiva permanece. Esto provoca que la eficiencia global disminuya, o bien, σ^2/N aumente. Consecuentemente, aunque una población mixta parece ser la situación estable en el estado estacionario, la pequeña proporción de agentes que siguen las reglas colectivas se comportan parasitariamente, reduciendo la ganancia global.

La diferencia más llamativa con el juego de la minoría estándar es el caso en el que los agentes tienen una sola estrategia para su uso, $s = 1$. Este caso es trivial en el juego de la minoría original, ya que los agentes no tienen forma de aprender o de adaptarse, y de la misma forma sucede también para el juego de la minoría individual. Cuando los agentes pueden usar el mejor de los dos comportamientos, la única estrategia que cada agente tiene, puede procesar los dos tipos de señal: la historia colectiva del grupo ganador, o la serie resultante de decisiones anteriores hechas por dicho agente. Los resultados que se obtienen para el caso de $s = 1$ se muestran en la figura 3.3.

El rendimiento global de un conjunto híbrido de agentes utilizando tanto reglas colectivas como individuales es óptimo para el caso $s = 1$, para un amplio rango de valores de ρ . Una explicación cualitativa de la adaptabilidad de los agentes en este límite extremo viene dada por el hecho que cuando un agente toma la decisión incorrecta de forma repetida, su historia individual está anticorrelacionada con la secuencia de las mejores decisiones colectivas. Así, si la estrategia a su disposición da una decisión diferente para dos secuencias distintas (decisiones individuales y secuencias colectivas), el agente tenderá a tener una respuesta opuesta a la utilizada de forma errónea. En este modelo hay un mecanismo autocorrector, el cual tiende a prevenir rendimientos muy negativos. Por contra, si los agentes se quedan bloqueados en una situación donde cada uno de ellos obtiene cerca del 50% de los puntos posibles, se puede alcanzar una situación estable, donde los agentes permanecen anticorrelacionados a base de alternar entre los dos tipos de información a su disposición.

Así, hemos estudiado aquí una de las extensiones más sencillas del juego de la minoría, que mantiene los parámetros básicos del modelo. Hemos demostrado como agentes con la misma capacidad que en el modelo original pueden tener un rendimiento mucho mejor si utilizan la información resultante de sus decisiones, en vez de la resultante de la evolución del total del sistema. Una situación estable aparece cuando los agentes pueden utilizar tanto estrategias colectivas como individuales. La capacidad de los agentes de adaptarse y aumentar la eficiencia global mejora de forma significativa, y los efectos resultantes

de la similitud entre los agentes desaparecen en un amplio rango. Estas características cambian cualitativamente de manera drástica incluso en el más simple y trivial de los casos del juego de la minoría.

3.3 El juego de la minoría en una red

En esta sección analizamos brevemente el juego de la minoría local, tal y como se describe en el estudio realizado por Moelbert y de los Rios (2002). En este caso, los agentes se encuentran distribuidos espacialmente en una red, que en nuestro caso hemos estudiado tan sólo en una dimensión, con condiciones de contorno periódicas. Cada agente está conectado a otros k agentes, i.e., en una red ordenada a $k/2$ vecinos, y su objetivo es encontrarse en la minoría local. De esta forma, como en los casos anteriormente estudiados, cada agente tiene una información diferente, ya que cada uno pertenece a un grupo diferente. Los agentes utilizan como información los últimos m grupos ganadores locales, y para tomar decisiones tienen s estrategias para su uso. El tamaño total del sistema es N agentes, siendo k siempre par, mientras que N puede tomar ahora valores tanto pares como impares. En el límite $k \rightarrow \frac{N}{2}$ recuperamos entonces los resultados del juego de la minoría estándar.

Al igual que en los casos anteriores, dado que los agentes utilizan una información diferente para tomar su próxima decisión, la aproximación por técnicas de vidrios de espín resulta más complicada, y tan sólo resultados numéricos pueden obtenerse (para un análisis más detallado de este aspecto nos remitimos a Moelbert y de los Rios, 2002).

Una de las características más espectaculares de esta versión del modelo es que pueden darse situaciones en las que todos los agentes se coordinen y estén en una minoría local. Este sería el caso si todos se distribuyeran como en un antiferromagneto, en una cadena de estados opuestos. Sin embargo, dada la dependencia con las condiciones iniciales, se forman dominios en los que los agentes ganan sucesivamente, pero entre los cuales hay agentes frustrados. Esto puede verse en la figura 3.5, en la que se muestra la evolución temporal de una red de agentes con interacciones locales, para dos intervalos de tiempo diferentes. En dicha figura, se muestra un caso en el que los agentes tienen todas las estrategias posibles, lo cual no evita la frustración de los agentes en las fronteras de dominio.

Hemos estudiado el número de agentes que en promedio gana $\langle g \rangle$, y podemos ver en la figura 3.6 que los mayores porcentajes de $\frac{\langle g \rangle}{N}$ se obtienen para valores de m menores. Podemos comparar con el juego de la minoría estándar para los mismos parámetros en la figura 3.7.

Por último, hemos estudiado qué sucede al introducir un cierto desorden en la red. Este era el motivo inicial de nuestro estudio, la combinación de un juego de la minoría en una red de las llamadas “small-world”, introducidas por Watts y Strogatz (1998). Así, cada

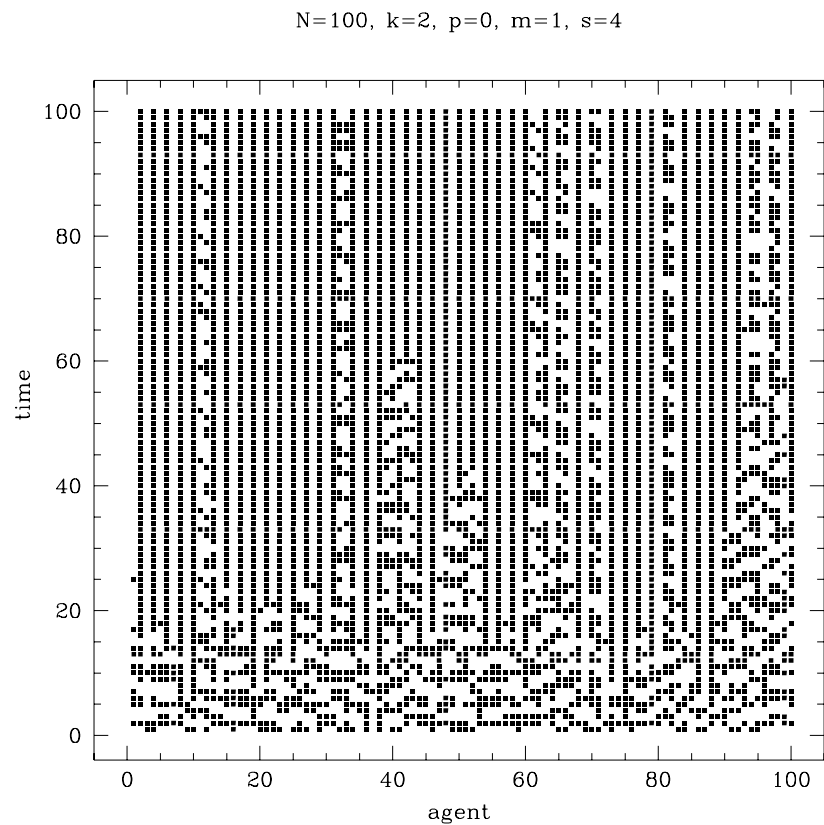
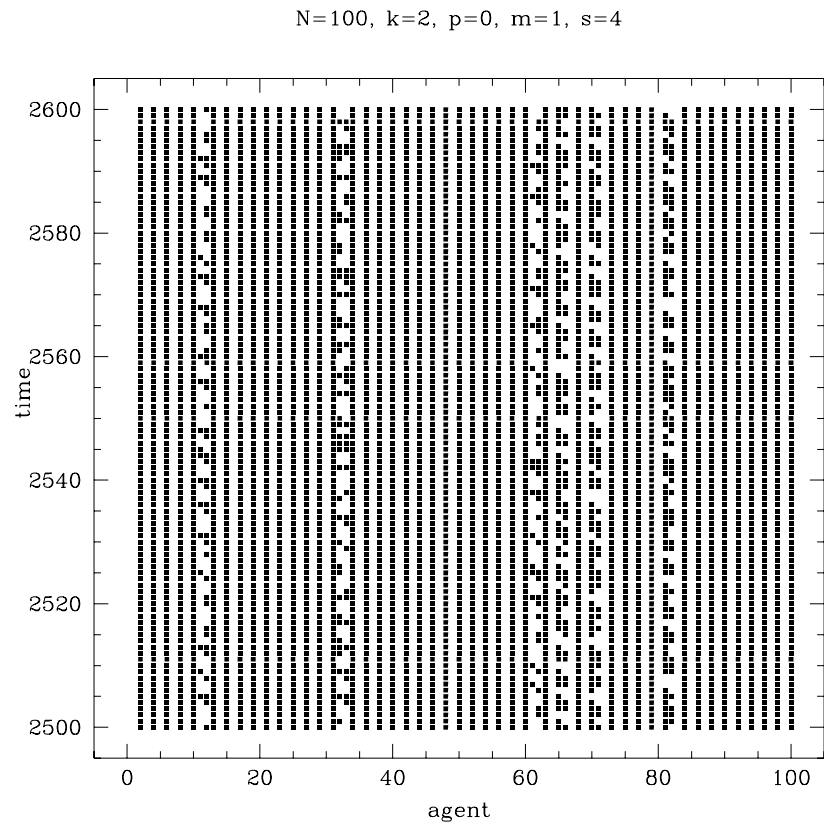


Figura 3.5: Evolución temporal de un sistema de 100 agentes conectados a primeros vecinos. Cada uno de ellos tiene $m = 1$ y $s = 4$. La figura inferior muestra como los 100 primeros pasos de tiempo, y la figura superior muestra el sistema una vez que los dominios se han formado y sólo aquellos agentes entre dominios cambian de decisión.

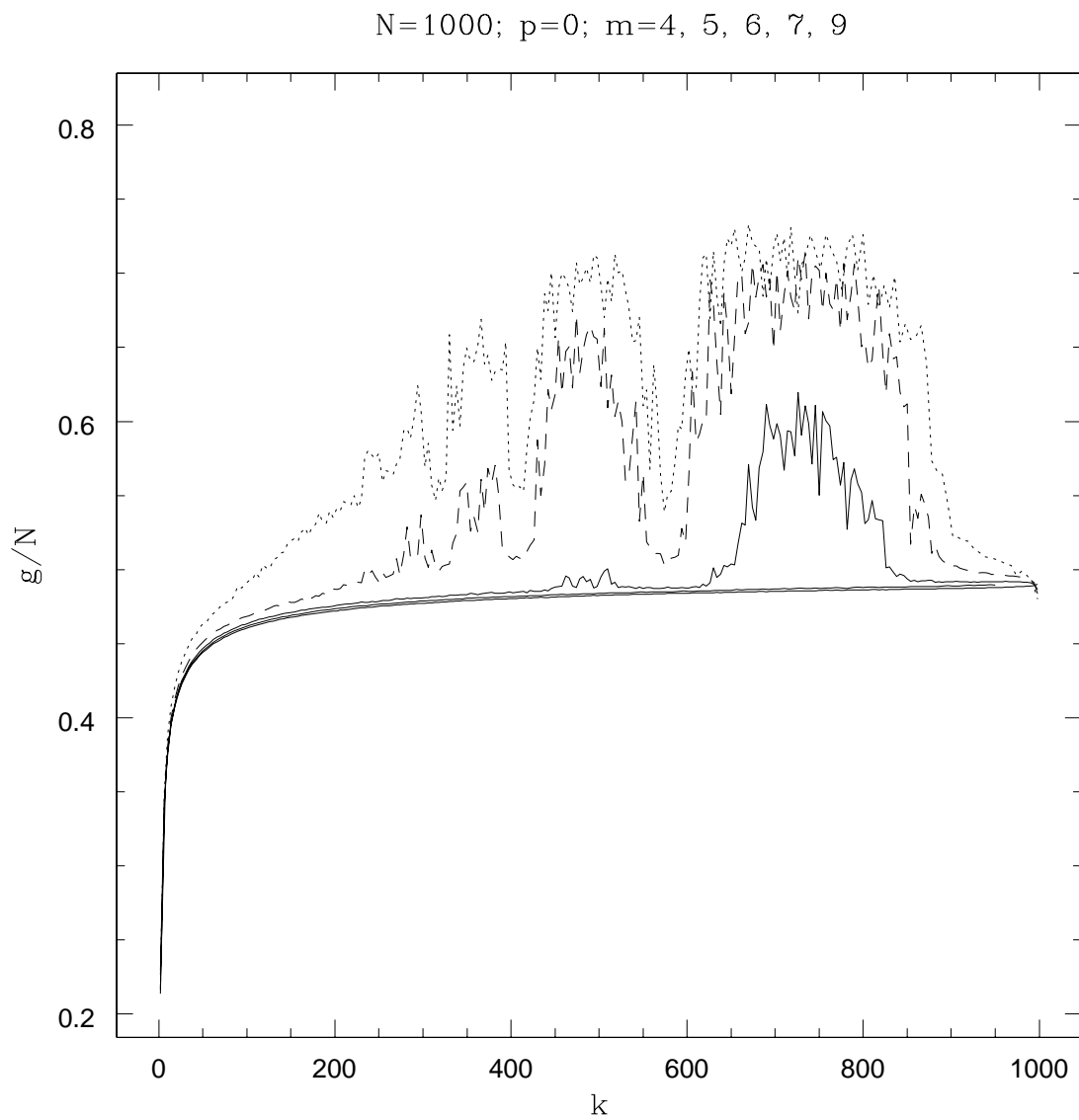


Figura 3.6: Proporción de agentes ganadores en función de la coordinación k . $N = 1000$ agentes, $s = 2$ y $m = 4, 5, 6, 7$ y 9 , siendo $m = 4$ la que alcanza mayores proporciones de agentes ganadores.

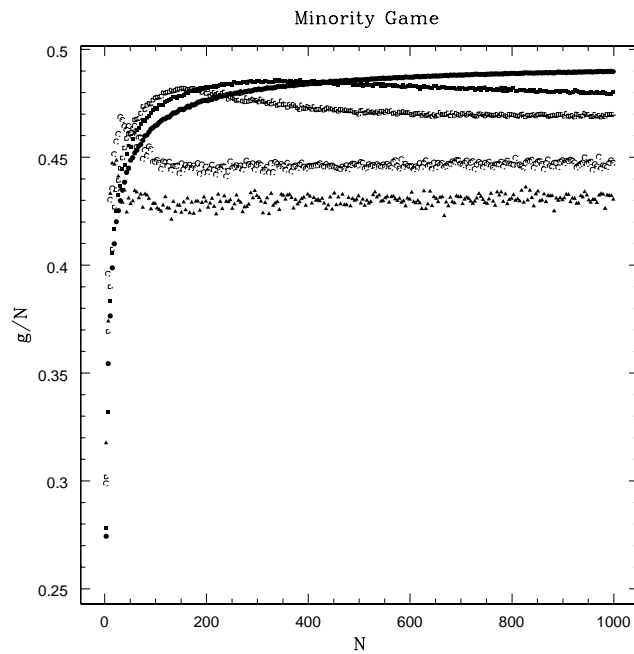


Figura 3.7: Proporción de agentes ganadores en el juego de la minoría estándar. $N = 1000$ agentes, $s = 2$ y $m = 3$ (\blacktriangle), 4 (\circ), 6 (\square), 7 (\blacksquare) y 9 (\bullet).

enlace en la red tiene una probabilidad p de romperse y enlazarse con cualquier otro nodo de la red. El estudio de Watts y Strogatz (1998) mostraba como para valores pequeños de p las propiedades cambian drásticamente, y se tiene una red que tiene propiedades locales (medidas a través del llamado clustering entre agentes) y propiedades de una red aleatoria (la distancia media entre nodos se reduce drásticamente con p). Esto se puede ver en la figura 3.8.

Por contra de lo que inicialmente esperábamos, el régimen small-world (región de valores de p en los que la conectividad es casi equivalente a la de la red ordenada, mientras que la distancia media entre nodos se reduce drásticamente) no parece añadir ninguna diferencia cualitativa respecto a la red ordenada, y es sólo para valores de p cerca de una red aleatoria para los que el sistema se ve afectado de forma tal que el número de agentes promedio que ganan aumenta.

Así, introduciendo dicha probabilidad p en nuestra red, y dejando a los agentes jugar, obtenemos los resultados que se muestran en las figuras 3.9 y 3.10.

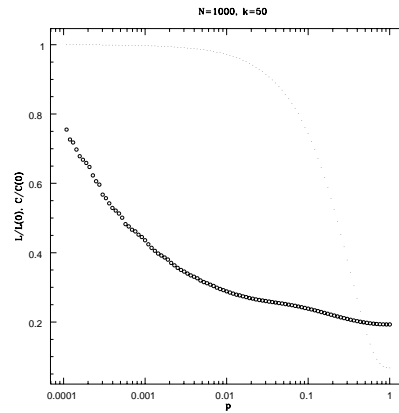


Figura 3.8: Distancia media entre nodos y coeficiente de clustering entre vecinos en una red “small-world” normalizados con dichos coeficientes para la red ordenada: $L(p)/L(0)$ (.) y $C(p)/C(0)$ (o) (ver Watts y Strogatz, 1998, para definiciones). En la figura, $N = 1000$ y $k = 50$.

3.4 Juego de la minoría orientada

Esta sección introduce unos resultados recientemente obtenidos, en una variación del juego de la minoría en la que un cierto número f de agentes toman siempre la misma decisión, independientemente de la puntuación de sus estrategias. Nuestro interés con esta variación era ver si el efecto de estos agentes era igual al que un campo magnético daría en sistema de espines, e intentar realizar una aproximación analítica.

El juego minoritario resultante está definido por N agentes, f de los cuales toman siempre la misma decisión (en los casos estudiados aquí, esta decisión es el grupo 0), mientras que el resto utiliza como información los m últimos grupos minoritarios. Para tomar la siguiente decisión, cada agente tiene s estrategias para su uso (en toda esta sección, tratamos con $s = 2$).

Para dicho sistema, hemos medido la desviación cuadrática media de la asistencia al grupo 1, así como la media. Dichos resultados pueden observarse para un sistema de $N = 101$ agentes en la figura 3.11. En ella se muestran los resultados de jugar con la información de la serie de los grupos minoritarios en cada paso de tiempo, o con una cadena de m unidades aleatoria. Así, puede observarse como la desviación cuadrática media, σ , disminuye hasta tener un mínimo local para un cierto valor máximo de f , tras el cual los resultados con historias aleatorias tienden a un valor de σ^2/N que parece independiente de f , mientras que el valor de σ para agentes que juegan con la serie de grupos minoritarios tiende a cero drásticamente a medida que nos acercamos a $f = \frac{N}{2}$. Este valor de $\sigma \approx 0$ se debe a que, a medida que nos acercamos a $f = N/2$, el grupo es constante, siendo para un f fijo y tal que $f < \frac{N}{2}$ dependiente únicamente de las condiciones iniciales.

Teniendo en cuenta el valor de $\rho_c \approx 0.34$ en el que la transición se daría para el juego

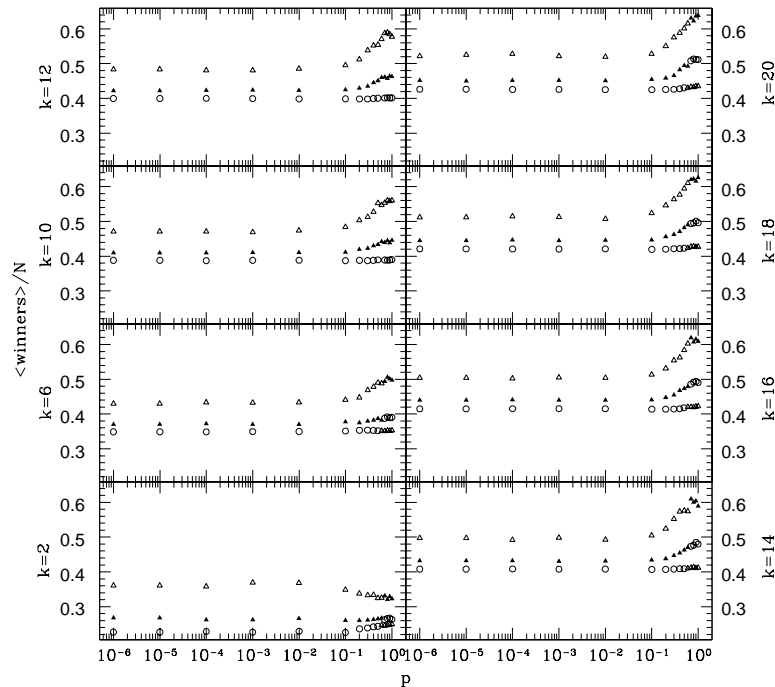


Figura 3.9: Resultados para una red no ordenada. Número de ganadores vs p , en un sistema de $N = 1000$ agentes, para k desde 2 hasta 20. Distintos símbolos corresponden a distintos valores de m , así, $\triangle m = 2$, $\blacktriangle m = 3$ y $\circ m = 4$

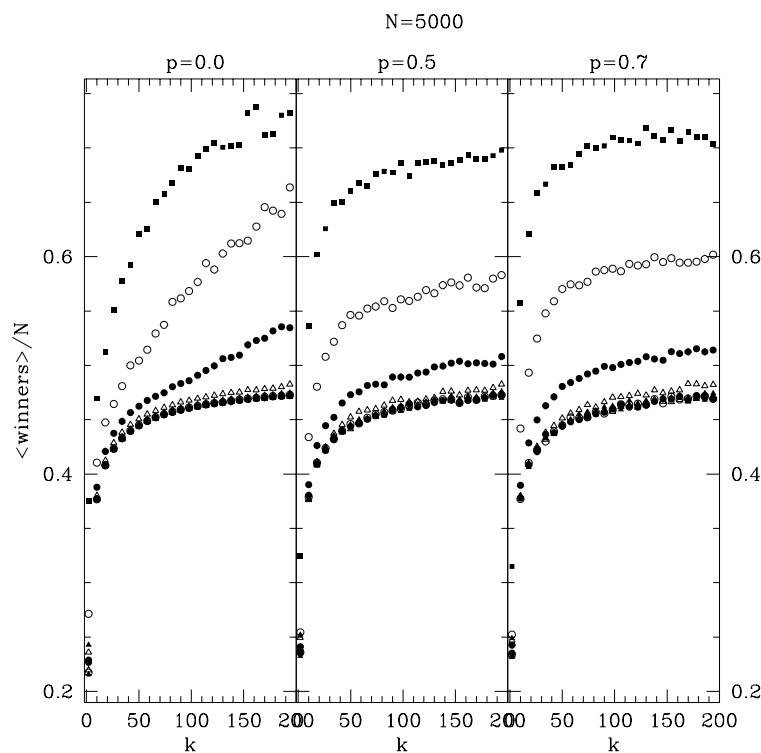


Figura 3.10: Fracción de ganadores vs k en el juego de la minoría local para una red con cierto grado de desorden, medido por la probabilidad de que un enlace no sea ordenado p . $N = 5000$ y $p = 0$, $p = 0.5$ y $p = 0.7$. Diferentes símbolos corresponden a diferentes valores de m , de forma que $\blacksquare m = 2$, $\circ m = 3$, $\bullet m = 4$ y $\triangle m = 5$.

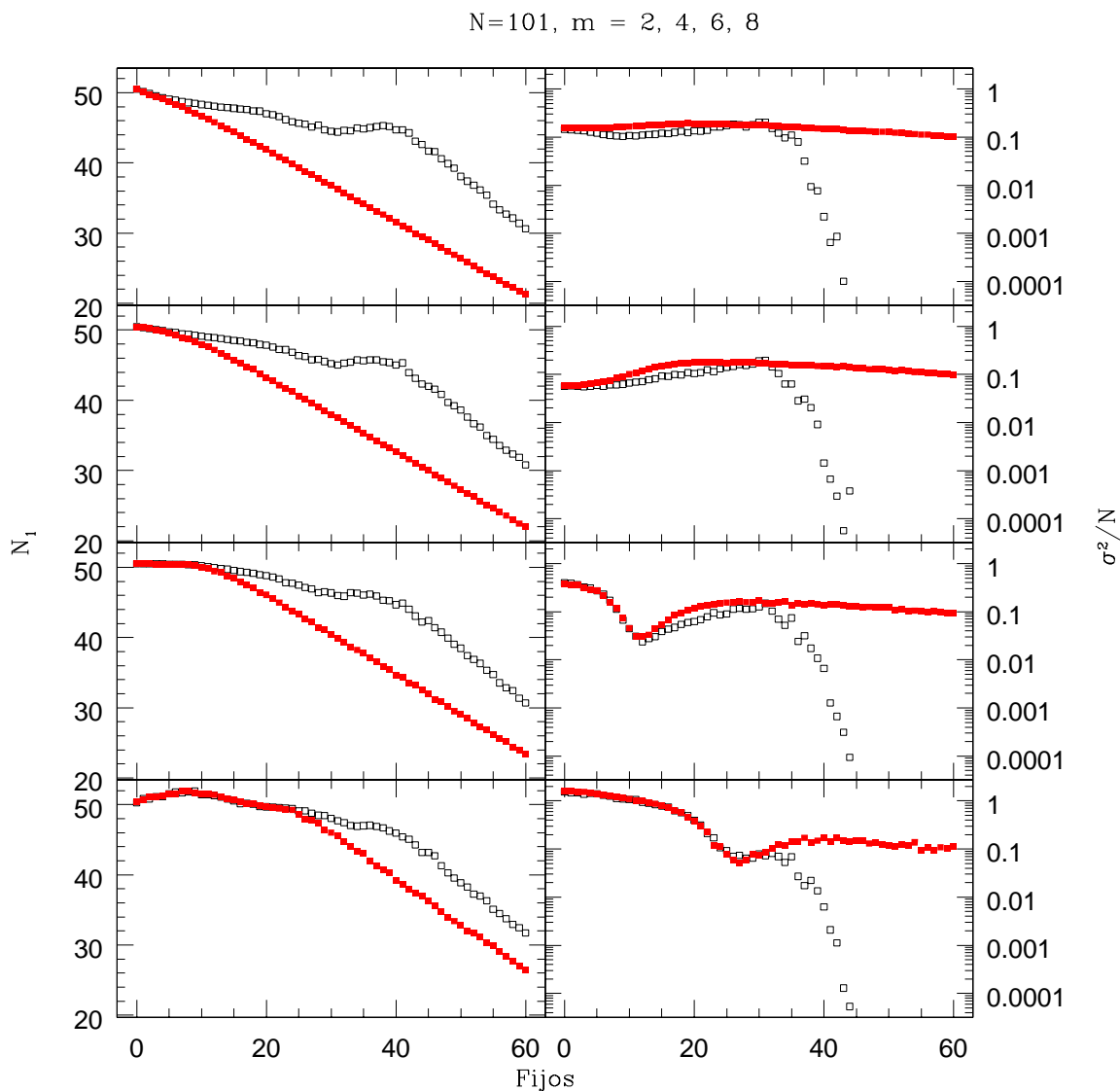


Figura 3.11: Juego de la minoría con f agentes decidiendo siempre por el grupo 0, para un sistema con un total de $N = 101$ agentes. De abajo a arriba, $m = 2, m = 4, m = 6$ y $m = 8$. Las gráficas de la derecha muestran $\langle N_1 \rangle$ vs f , para 100 realizaciones tomando promedios desde $t_1 = 20000$ hasta $t_2 = 30000$. Las gráficas de la izquierda muestran σ^2/N vs f . Diferentes símbolos muestran los resultados para agentes que juegan con la historia de los grupos minoritarios (\square), y para agentes que juegan con historias al azar (\blacksquare).

de la minoría estándar ($s = 2$), para un sistema de $N = 101$ agentes la transición tendrá lugar entre $m = 5$ y $m = 6$. Los análisis de Challet y Marsili (1999), muestran que en la fase $\rho > \rho_c$ los agentes son capaces de explotar la información que se da en las series temporales de grupos minoritarios. Dicho análisis y los resultados que se muestran en la figura 3.11, parecen indicar que un número de agentes fijos no será capaz de mejorar dicha fase $\rho > \rho_c$, mientras que para la fase $\rho < \rho_c$ el introducir un cierto número de agentes fijos puede mejorar la eficiencia del sistema hasta valores cercanos al óptimo de la transición de fase, para valores de f en los que el sistema no está aún completamente dominado por estos agentes fijos.

El hecho de que historias aleatorias no den los mismos resultados que el uso de la historia de los grupos minoritarios era de esperar, dado que introducir una proporción de agentes jugando a una misma decisión todo el tiempo (1, en nuestro caso), va a hacer que no todas las historias aparezcan con la misma proporción. Para comprobar esto, hemos realizado simulaciones donde la mitad de los agentes fijos toma una decisión (1) opuesta a la de la otra mitad de agentes fijos (0). Estos resultados se muestran en la figura 3.12, donde puede verse como para ese caso, los resultados con historias aleatorias coinciden con historias de los grupos minoritarios.

3.5 Conclusiones

En este capítulo hemos introducido diversas variaciones del juego de la minoría estándar (Challet y Zhang, 1998), siendo la más relevante para los capítulos consecutivos el juego de la minoría con información individual.

Creemos que la introducción de diversas fuentes de información, ya sea la serie de decisiones individuales, información mixta o información local, pueden ser más realistas y de mayor aplicación que el juego de la minoría estándar.

Las variaciones introducidas a lo largo de este capítulo tienen todas una estructura compleja, y son de difícil aproximación analítica. La variación a uso de información individual mejora la eficiencia del sistema, de forma abrupta para la fase donde los agentes juegan peor que al azar. Esta misma mejora se produce cuando los agentes combinan información colectiva e información individual

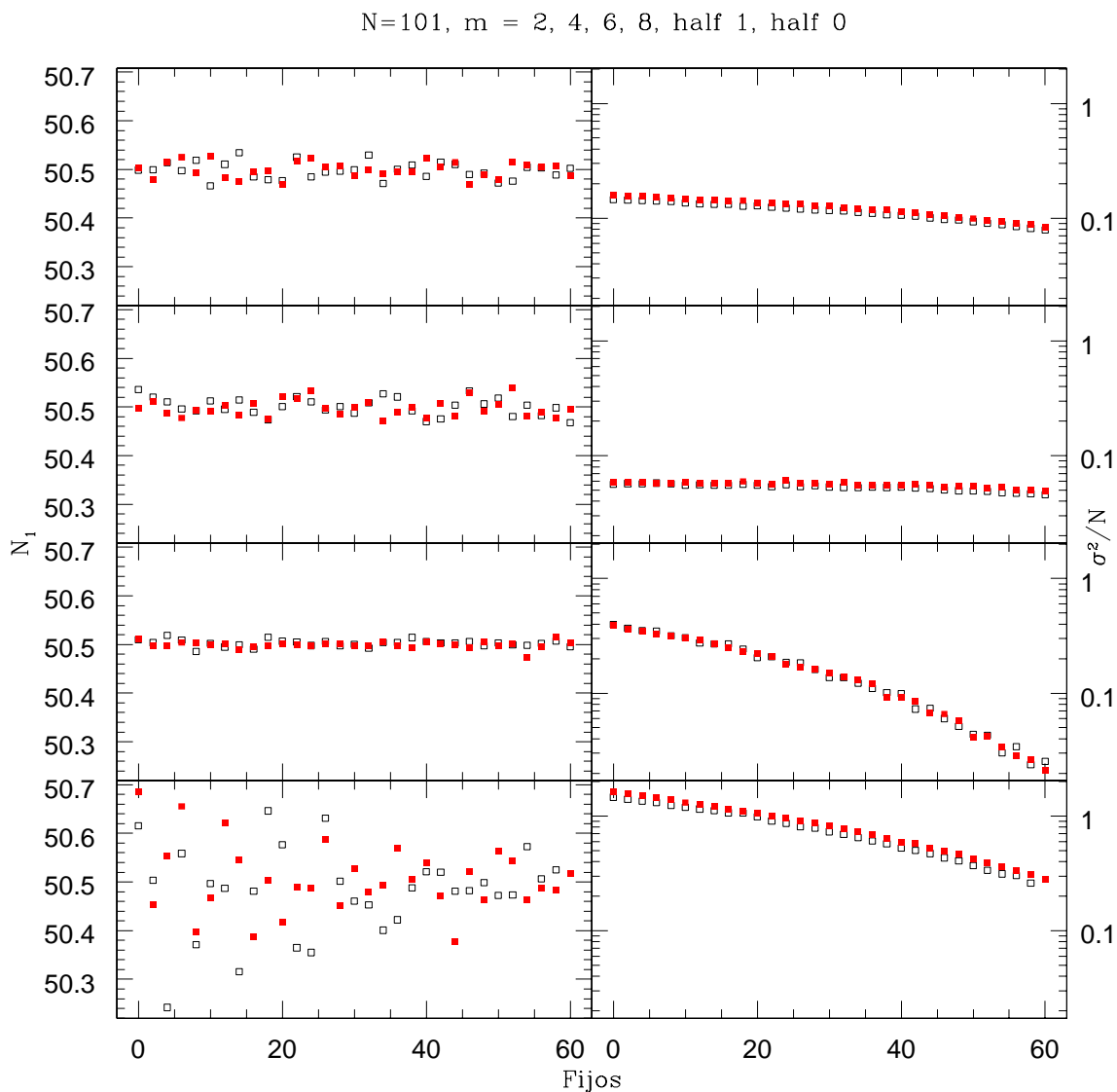


Figura 3.12: Juego de la minoría con $\frac{f}{2}$ agentes decidiendo siempre por el grupo 0, y $\frac{f}{2}$ agentes decidiendo siempre por el grupo 1, para un sistema con un total de $N = 101$ agentes. De abajo de arriba, $m = 2$, $m = 4$, $m = 6$ y $m = 8$. Las gráficas de la derecha muestran $\langle N_1 \rangle$ vs f , para 100 realizaciones tomando promedios desde $t_1 = 20000$ hasta $t_2 = 30000$. Las gráficas de la izquierda muestran σ^2/N vs f . Diferentes símbolos muestran los resultados para agentes que juegan con la historia de los grupos minoritarios (\square), y para agentes que juegan con historias al azar (\blacksquare).

Capítulo 4

Comportamiento colonial en aves

Este capítulo intenta ser un compendio de las causas y consecuencias ecológicas del comportamiento colonial en aves. Para ello, en la sección 4.1 introducimos el concepto de colonialidad, así como las diferencias con los otros dos principales comportamientos animales. En la sección 4.2 resumimos los principales factores que condicionan colonialidad. En la sección 4.3, nos referimos brevemente a aquellos otros factores que son importantes en el comportamiento colonial, pero que no pueden considerarse causa de éste, así como incluimos nuevas tendencias en los estudios de la colonialidad. En la sección 4.4 presentamos las conclusiones que se derivan de las diversas hipótesis y estudios. Como especies ejemplo, enfocamos principalmente en los casos en aves, y en concreto en la población de cernícalo primilla (*Lesser Kestrel*) de Monegros (Aragón).

4.1 Introducción

El estudio del comportamiento animal comprende el análisis de las posibles pautas de comportamiento en los organismos animales. Así concierne tanto a las causas, funciones, desarrollo y origen de los patrones de comportamiento y su evolución temporal. Los tipos de comportamiento de un organismo animal pueden ser clasificados como instintivos o como comportamientos aprendidos durante la vida del animal, debido a una respuesta a experiencias vividas por éste. Conviene destacar que cuando al aislar a un animal, éste puede dejar de manifestar su conducta habitual por falta del estímulo necesario para ello. Esto involucra que los estudios del comportamiento animal no siempre pueden realizarse como un sistema cerrado, en el que podríamos separar los diversos factores que condicionan una respuesta animal.

Al analizar la estructura espacio-temporal de una población animal, parece cada vez más claro que las pautas de comportamiento son uno de los principales condicionantes, y de esta forma procesos clave en dicha estructura tales como dispersión (Clobert *et al.*,

2001), pueden ser más deterministas de lo que se pensaba. De esta forma, se puede vincular directamente las pautas de comportamiento de un animal con la conservación de la población.

Los sistemas sociales vertebrados pueden dividirse en tres grandes grupos según su comportamiento durante la época de reproducción: territoriales, cooperativos o comunales y coloniales. Esta división se basa en la relación conespecífica ¹ con el resto de los habitantes de la colonia, así como en el uso del espacio. No todas las especies tienen un comportamiento claro durante la época de reproducción, y este comportamiento puede variar en una misma especie entre distintas poblaciones.

El comportamiento territorial se caracteriza porque el animal marca y defiende su territorio contra intrusos (Lincoln *et al.*, 1998). El origen y evolución de este comportamiento se entiende por medio de un análisis de costes y beneficios, dándose el caso en los animales territoriales de que el coste de la defensa de recursos mínimos es menor que los beneficios de excluir a otros animales, siendo de esta forma preferible hacer un uso exclusivo del territorio. Ejemplo de animal territorial es el gavilán *Accipiter nisus* (Newton, 1986).

Se entiende por comportamiento cooperativo o comunal aquel en el que animales relacionados genóticamente (o conespecíficos) comparten el territorio, y típicamente permanecen juntos. La evolución hacia un comportamiento cooperativo se entiende gracias al concepto de eficacia biológica inclusiva (“inclusive fitness”) (ver Hamilton, 1964), y la limitación de hábitat. Debido a la falta de recursos y de espacio, puede resultar más beneficioso para el animal no reproducirse y ayudar a la cría de conespecíficos.

Las causas del origen y la evolución hacia un comportamiento colonial son aún un problema abierto, que a diferencia de los otros dos comportamientos, falta de una explicación teórica del problema. Son múltiples las hipótesis que se han avanzado a través diversos estudios experimentales (Birkhead, 1985; Brown *et al.*, 1990; Burger, 1981; Lack, 1968; Tella, 1996; Siegel-Causey y Kharitonov, 1990; Wittenberger y Hunt, Jr., 1985), pero pocas han sido probadas de forma adecuada, de forma que de todos los estudios realizados no se ha podido concluir cuáles son las causas más probables.

Considerando que la principal diferencia de la colonialidad frente a una población dispersa es la agregación, para poder entenderla es preciso poder determinar los costes y los beneficios de este agrupamiento, así como la caracterización de las colonias (en tamaño, distribución espacial y variabilidad temporal). A esto se añade el impacto del comportamiento colonial en la organización social de la especie, y viceversa.

Una complicación añadida es la interdependencia de los diversos factores, y de esta forma no es posible en muchos casos realizar análisis separados de los distintas presiones selectivas o caracteres adaptativos.

La definición de colonialidad varía según autores, pero de forma general, se considera

¹Dos animales son conespecíficos si pertenecen a la misma especie.

colonia el lugar en el que un cierto número de individuos anidan o asientan (Wittenberger y Hunt, Jr., 1985; Brown y Brown, 1996).

Una aproximación generalizada en evolución es la enumeración de los costes y beneficios de un determinado comportamiento, para evaluar el *beneficio neto* de éste. Los trabajos de Alexander (1971, 1974) han dirigido la mayor parte de la investigación posterior a estos estudios, en los que se supone que las principales fuerzas selectivas que llevan a un comportamiento colonial son: la capacidad de los individuos en grupo de evitar los sucesos de predación con más éxito que no agregados, su capacidad para encontrar alimento más fácilmente y la necesidad de los individuos de agregarse allí donde los recursos son limitados. A estas tres fuerzas primarias nos dirigimos en la sección 4.2. En la sección 4.3 enfocamos a los factores considerados secundarios, tales como la transmisión de parásitos, así como revisamos los nuevos estudios, basados en nuevos métodos y en el intento de incluir aproximaciones diferentes a la tradicional de costes y beneficios.

4.2 Factores principales hacia el comportamiento colonial

4.2.1 Espacio y alimento

Desde los estudios realizados por Lack (1968), una de las hipótesis más antiguas es la de que la colonialidad se genera por la falta de suficientes sitios de anidamiento. Esta hipótesis se ha tomado como cierta en múltiples estudios de campo, cuando un análisis crítico no la hace tan realista para la mayoría de las especies coloniales (Tella, 1996; Blanco y Tella, 1999; Brown y Brown, 1996, 2001). Parte del problema reside en la falta de una definición de un lugar como posible sitio de anidamiento, para estimar así los posibles lugares potencialmente anidables. Aquellas aves donde más tiempo se ha asumido su colonialidad debido a la falta de lugares de anidamiento es en las aves marinas, ya que se creía que su colonialidad era debida a su preferencia por sitios tipo isla, lugares seguros frente a predadores. Sin embargo, el análisis filogenético realizado por Rolland *et al.* (1998), parece mostrar que la colonialidad en aves marinas se generó antes de que pasaran a ocupar hábitats marinos.

Una de las principales ventajas de vivir en colonia fue propuesta por Horn (1968), y consiste en la optimización de las distancias recorridas para encontrar alimento (ver Fig. 4.1). Horn (1968) demostró por medio de un modelo geométrico que si la disponibilidad de recursos no es constante en el tiempo y en el espacio, las distancias medias recorridas son más cortas para individuos que aniden en una colonia central que para individuos que aniden de forma aislada distribuidos uniformemente. El problema de este modelo, uno de los más citados al tratar las ventajas de la colonialidad, es que las tres hipótesis en las que se basa son difíciles de obtener en una situación real, esto es: que la

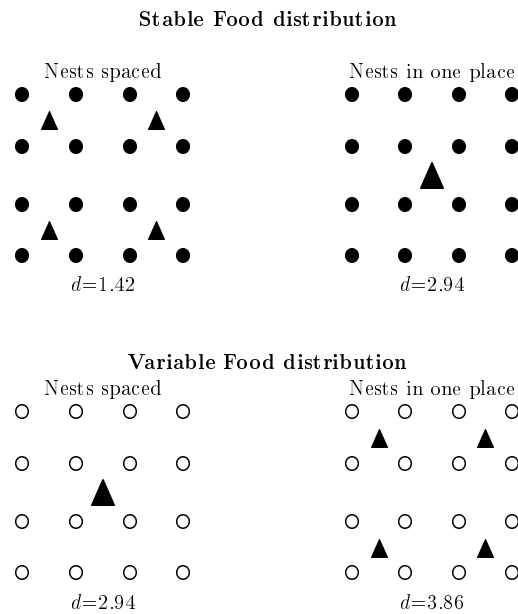


Figura 4.1: Modelo geométrico para la colonialidad en aves. ● representan fuentes de recursos no variables, mientras que ○ representan fuentes de recursos que varían espacio y temporalmente, y que son explotadas en la misma magnitud a lo largo de la época de reproducción. Los ▲ representan nidos solitarios, mientras ▲ representan colonias de 4 nidos. La distancia media viajada (d) para encontrar comida es menor cuando se los asentamientos están dispersos si los recursos están distribuidos homogéneamente y está siempre disponible (“Stable Food distribution”), pero en el caso en que los recursos varíen espacio y temporalmente una colonia central mayor optimiza la distancia media recorrida (“Variable food distribution”). Figura reproducida de Horn (1968).

colonia está localizada en el centro del área de obtención de recursos, que cada individuo prospecte con la misma intensidad cada posible foco de alimento y, por último, que la disponibilidad de alimento sea impredecible en tiempo y espacio.

Múltiples son las causas que invalidan este modelo teórica y experimentalmente, si bien cabe destacar el ejemplo de Wittenberger (1981), en el que la zona de obtención de comida no tiene límites, de forma que cada pareja (nido aislado) podría estar en el centro de una zona de forrajeo, no siendo entonces más beneficiosa la agregación.

Centros de información

La colonia como *centro de información* (Ward y Zahavi, 1973; Zahavi y Zahavi, 1997) resulta una de las hipótesis más posibles de darse en la naturaleza. En ésta se supone que los individuos aprenden la localización de recursos de otros miembros de la colonia y que, a largo plazo, este intercambio de información resulta en un aumento generalizado en el éxito de obtención de comida.

En el estudio original de Ward y Zahavi (1973) se trabajó con una población de Lavandera blanca (*Motacilla alba*). Esta población muestra una alta variabilidad en el comportamiento entre individuos, que a la vez, está fuertemente correlacionado con la distribución de recursos. Si los recursos se distribuían en cúmulos de comida, cada uno de éstos era defendido por un individuo, mientras que si la comida estaba esparcida, los individuos se alimentaban juntos compartiendo el territorio. Como caso extremo en los estudios de Ward y Zahavi (1973), se paró de suministrarles comida, con la consecuencia de que los pájaros retornaban a la bandada principal. Este es el primer caso experimental en el que se demostró que cambios en factores medioambientales pueden modificar la conducta social.

A pesar de la variabilidad individual en la conducta de la lavandera blanca, resulta sorprendente como las reuniones en dormitorios al atardecer se mantenía constante, llegando a concentrarse hasta miles de individuos, provenientes tanto de territorios individuales como de bandadas. Este comportamiento no es único de la lavandera, y ha sido estudiado en muchas otras poblaciones, tales como en estorninos, gaviotas, gorriones, garcetas, golondrinas y cornejas.

Desde que la teoría de la colonia como centro de información fuera introducida, han surgido múltiples estudios que la apoyan en diversas especies (i.e., ver Parker-Rabenold, 1978; Broom *et al.*, 1976; Heinrich, 1988; Heredia *et al.*, 1991; Hiraldo *et al.*, 1993).

Se podría pensar que la causa de tales agregaciones puede ser la búsqueda de lugares seguros frente a predadores o la protección térmica que los pájaros pueden encontrar en estos lugares. Sin embargo, los lugares seguros frente a predadores o resguardados no son escasos, por lo que viajar para encontrar el dormitorio no puede ser considerado como beneficio.

Ward (1965) en su estudio de dormitorios de mediodía, concluyó que éstos pueden ser útiles en el intercambio de información para aquellos pájaros que no han encontrado alimento durante la mañana. Esta teoría había sido anticipada ya por Darling (1938), en su explicación del valor de las colonias reproductivas, donde comprobó que las gaviotas que no encontraban alimento en la mañana podían seguir a aquellos vecinos que habían tenido éxito en su búsqueda.

En los estudios de Ward y Zahavi (1973), se pudo comprobar además que en casos de especies con dormitorios grandes, los recursos se presentaban en concentraciones con una alta variabilidad espacio-temporal, por lo que parece razonable, aunque aún controvertido, pensar que en estas especies los individuos comparten y usan su conocimiento para un beneficio mutuo. Por otro lado, se ha visto que allí donde los individuos anidan solos o en concentraciones de grupos pequeños, los recursos están esparcidos espacialmente, y no satisfacen más que a pequeños grupos. El almacenamiento de información resulta especialmente útil en los casos en que, debido a cambios en el hábitat que lleven a escasez de recursos, los individuos deciden migrar a un nuevo área.

A pesar de todos los factores y estudios hasta aquí comentados en apoyo de la colonia como centro de información, no son menos los trabajos que hacen de ella una teoría controvertida (Wittenberger y Hunt, Jr., 1985). Otros dos mecanismos de transferencia de información que pueden mejorar la eficacia en la prospección han sido utilizados para evaluar la validez de la hipótesis de la colonia como centro de información. Estos consisten: (1) la posibilidad de aprendizaje de los tipos y localizaciones de microhábitats por prospección en bandadas pequeñas (Turner, 1965; Krebs *et al.*, 1972; Krebs, 1974), y (2) la posible localización de grupos de comida por llegar casualmente a lugares donde el comportamiento de otros animales les haga ver que es un “parche” de comida.

Ward y Zahavi (1973) argumentan que las especies que se benefician de una mejora local deberían tener la capacidad de seguir a otros a una colonia central, y, en apoyo de este argumento, citan la correlación general entre alimentación en bandada y anidamiento colonial o en dormideros (Crook, 1964; Lack, 1968). Destacan además que la prospección en bandada no es necesaria para que las colonias actúen como centros de información, y que la organización social en colonia no es precisa para la prospección en bandada ni la mejora local. Sin embargo, la correlación entre colonialidad y prospección en bandada parece reflejar una asociación entre recursos distribuidos en parches con ambos, pero no implica que la colonialidad evolucione para facilitar la prospección en bandada o la transferencia de información por otras vías.

La única forma de transferencia de información que podría favorecer la colonialidad surge del posible seguimiento que prospectores sin éxito hacen de aquellos otros que han tenido éxito, y este seguimiento se realiza desde colonias. Para poder considerar colonialidad como un proceso de adaptación resultante de la utilidad de la transferencia de información en la colonia, las siguientes hipótesis han de cumplirse: Primero, los recursos han de estar distribuidos heterogéneamente y ser efímeros, ya que de otro modo no sería necesaria la información que puede obtenerse de otros animales; a su vez, el tiempo que los recursos duran no puede ser muy corto, o no habría tiempo suficiente para aprender de los otros. Segundo, los miembros de la colonia han de ser capaces de distinguir entre prospectores con éxito y prospectores sin éxito, referido este éxito al inmediato precedente a la próxima prospección. Tercero, ha de existir algún condicionante para que los prospectores retornen a la colonia después de haber tenido éxito, o de no ser así, los prospectores sin éxito no podrían aprender de ellos. Cuarto, los prospectores sin éxito han de tender a seguir a aquellos con éxito en su próxima prospección. Quinto, aquellos prospectores sin éxito que siguen a los exitosos debieran tener más éxito en la próxima prospección que aquellos sin éxito que no siguen a los exitosos.

Estas hipótesis han sido testeadas con distintas especies, siendo sólo algunas de ellas las que parecen indicar que la transferencia de información resulta de la organización social en colonia.

De esta forma, se concluye que en la evolución hacia la colonialidad, la importancia de la colonia como centro de información como un factor principal es incierto, debido

a que requiere la existencia previa de un grupo al que los animales han de retornar, es decir, la hipótesis de la colonia como centro de información no explica las causas de una agregación inicial que forme la colonia. No hay que descartar, sin embargo, la posibilidad de que la transferencia de información sea una adaptación secundaria que mejore los efectos de la competición entorno a las colonias.

La colonia como centro de reclutamiento

Richner y Heeb (1996) propusieron la idea alternativa de la colonia como centro de reclutamiento, que relaciona la habilidad de encontrar alimento con colonialidad. En su estudio sugirieron que los beneficios derivados de la prospección en grupo, frente a los derivados de transferencia de información en la colonia, parecen favorecer más a un sistema de prospección basado en colonias que la hipótesis de la transferencia de información. Los beneficios que se derivan de la prospección en grupo pueden compensar los costes de revelar información, mecanismo necesario en la hipótesis de colonia como centro de información, y parece posible así explicar el retorno de los prospectores con éxito a un lugar común. Su principal diferencia con el centro de información reside en que el centro de reclutamiento da una causa natural para la agregación inicial, esto es, la colonia se forma como consecuencia de un beneficio neto de la prospección en grupo.

Con un análisis de costes y beneficios mostraron como la hipótesis de centro de reclutamiento explica tanto la vuelta de los prospectores con éxito a la colonia y la facilitación de información al encontrar un buen “parche” de comida. Sus conclusiones están en acuerdo con anteriores hipótesis que argumentaban que allí donde haya buenos recursos de comida muy efímeros, la competición por el alimento no será tan pronunciada, debido a que la duración de la fuente de comida no está correlacionada con la tasa de explotación. En estas condiciones, aquellos individuos en busca alimento estarán dispersos, haciendo más probable que el reclutamiento en la colonia sea más efectivo que esperar en el “parche” de comida a que otros pájaros se unan. La hipótesis propone que los prospectores con éxito se pueden beneficiar del uso de una colonia donde reclutar conspecíficos para su recién descubierto “parche” de comida; aquellos individuos con menos éxito se pueden beneficiar entonces de información sobre lugares de alimento y así seguir a los individuos con éxito.

Aunque se han encontrado señales que pueden interpretarse como funciones de reclutamiento en especies coloniales (Blanco y Tella, 1999), sin embargo, y a pesar de los beneficios que esta hipótesis parece ofrecer a favor de la colonia como lugar de información, no hay consenso alguno que la acredite como causa única de este comportamiento.

Variabilidad temporal de recursos: competición por alimento

Un requisito indispensable para la formación de la colonia es la existencia de recursos. Las colonias se forman en todos los posibles lugares de nidificación, sino allí donde hay además se añade la presencia cercana de comida.

Cuando la distribución de recursos es altamente variable, la competición por éstos se incrementa, pudiendo afectar a la eficacia biológica de la especie (Wittenberger y Hunt, Jr., 1985), debido a una menor obtención de alimento o a un aumento en el gasto energético de los individuos. En este caso, la colonia no parece energéticamente una estrategia reproductiva óptima, dada la mayor concentración de individuos y, consecuentemente, una mayor competencia entre ellos.

Fretwell y Lucas (1969) propusieron la *distribución libre ideal* como idea alternativa, basada en la idea de que el tamaño de la colonia se ajusta a la distribución de recursos, de forma tal que la densidad local de individuos es proporcional a la densidad local de alimento. De esta forma, el grado de competencia está distribuido de forma homogénea entre individuos e independientemente de la estrategia reproductiva elegida (i.e., colonial o no colonial).

Una *distribución libre ideal*, en caso de producirse en la naturaleza, daría una distribución homogénea en caso de hábitat homogéneo. Para un hábitat fragmentado y estable temporalmente, se esperaría una distribución heterogénea, mientras que para un hábitat fragmentado y variable temporalmente, no parece existir mecanismo que permita a los individuos seguir las variaciones de calidad de hábitat.

Sin embargo, las medidas para comprobar si la *distribución libre ideal* se da en la naturaleza, o si la distribución de tamaño de colonia se debe a otros factores, resulta extremadamente difícil de verificar en estudios de campo. Sólo en aquellas especies que tienen poblaciones puramente coloniales, mientras otras poblaciones muestran una estrategia reproductiva solitaria, se puede analizar la variación de la distribución de recursos en el entorno de la colonia, el tamaño de la pollada, la frecuencia de las cebas, y comparar entre las poblaciones coloniales y las no coloniales.

Diversos resultados (Wittenberger y Hunt, Jr., 1985) sugieren que la competencia en la colonia es mayor, dada la disminución de recursos en su entorno, siendo este efecto más acentuado cuanto mayor es la colonia. Esto está en acuerdo con los resultados recolectados en Monegros (Tella, 1996) indican que la colonialidad no sólo no facilita la obtención de alimento, sino que la dificulta. Esto parece afectar de forma negativa a la colonialidad en distintas especies. Recientemente, la revisión de Brown y Brown (2001) destaca la dificultad de medir la cantidad de alimento disponible en relación con el tamaño de la colonia, de forma que no se puede concluir la relación negativa que tiene el efecto de tamaño en la colonialidad.

Una medida que encuentra mayor consenso es la de que a mayores distancias viajadas,

menor es la cantidad de comida en el entorno de la colonia. Múltiples estudios de campo muestran una correlación entre las distancias viajadas por los individuos y el tamaño de la colonia en la que anidan (Brown y Brown, 1996, 2001; Tella, 1996; Horn, 1968; Furness y Birkhead, 1984), siendo aquella mayor cuanto más grande es la colonia.

Aún así, no parece poder concluirse que la relación entre la cantidad de alimento en el entorno de la colonia y la competición entre individuos por estos recursos sean una restricción para la evolución hacia la colonialidad.

4.2.2 Predación

La predación es uno de los factores tradicionalmente considerado como fuerza primaria hacia la agregación, en forma de bandadas en época no reproductiva y en forma de colonias durante la época reproductiva (Tella, 1996; Brown y Brown, 1996, 2001; Wittenberger y Hunt, Jr., 1985; Siegel-Causey y Kharitonov, 1990; Lack, 1968). La forma en que la agregación puede disminuir el efecto de la predación se presenta en distintas maneras, tales como una mayor habilidad en la detección de predadores en grupo, una mayor eficiencia en la defensa del predador y una dilución del efecto de predación en la bandada o colonia. Frente a estos beneficios de la colonialidad como mecanismo de defensa frente a la predación, no hay que olvidar la evidencia de la atracción que representa para un predador atacar una colonia frente a atacar un asentamiento individual.

El factor de la predación como causa de la colonia es uno de los más debatidos. Si bien parece claro que no sería el único causante de la colonialidad, son muchos los estudios que lo muestran como factor principal (Tella, 1996). A pesar de haber despreciado otras hipótesis por los estudios filogenéticos realizados por Rolland *et al.* (1998), no han podido por contra mostrar un patrón claro entre la presencia de predadores y el grado de colonialidad de la especie, por lo que parece que sea una explicación debida a factores ecológicos la que resulte más óptima.

Atracción de depredadores a la colonia

Como ya se ha mencionado anteriormente, las colonias representan concentraciones de alimento para los predadores. El hecho de que las colonias atraen depredadores parece obvio (Wittenberger y Hunt, Jr., 1985; Phillips, 1990; Burger, 1984; Lack, 1968), pero lo que resulta clave es si presión por individuo, en comparación con la que tendría si anidara solitario, es decir, la tasa de ataques de una colonia frente a un nido solitario. Esta medida resulta fundamental para saber si una colonia representa un coste o un beneficio en la evasión de predadores.

Diversos estudios de campo han mostrado que el riesgo, medido a través de tasa, de predación y la pérdida de nidos por ataques, es mayor en colonias grandes (Brunton,

1997; Szep y Barta, 1992; Kaiser, 1989; Wiklund y Andersson, 1994; Brown y Brown, 1996).

Sin embargo, una mayor tasa de predación no significa que el riesgo por individuo sea mayor. El efecto de dilución (que se explica más adelante) puede funcionar mientras los individuos tengan una expectativa de menor riesgo anidando en colonia frente a anidar solitariamente (Inman y Krebs, 1987). En esta dirección, no hay ningún estudio con un análisis formal sobre como varía la predación con el tamaño de colonia.

Detección de predadores

A través de diversos estudios de campo en distintas aves (Roberts, 1995; Caraco *et al.*, 1980), se ha comprobado la relación entre la disminución del tiempo de detección de predadores que realizan los individuos y el tamaño de colonia, siendo áquel menor cuanto mayor es el tamaño de la colonia. Esto parece debido a la combinación resultante de una mayor probabilidad de que algún miembro de la colonia detecte al predador (Bertram, 1980; Powell, 1974) y la menor probabilidad de un individuo de ser atacado por un predador en caso de que éste llegue a la colonia.

Este efecto se refleja en un beneficio de la colonialidad, tanto en el menor tiempo gastado, como en la posibilidad de dedicar más tiempo entonces a otras actividades de anidamiento. Esta hipótesis de mayor tiempo para realizar otras actividades en los individuos coloniales, y que se ve frecuentemente reflejada en estudios de campo, no ha podido comprobarse en estudios de campo.

Sin que se haya podido encontrar en todos los estudios una relación de menor tiempo gastado en detección, el número de estudios que la apoyan nos hacen creer que se trata de una hipótesis válida (Tella, 1996; Brown y Brown, 2001).

Efectos de acoso y disuasión hacia predadores en colonias

Una característica de los individuos que anidan tanto colonial como solitariamente, es el intento de disuasión de predadores por parte de los individuos adultos. Este efecto se produce principalmente en el lugar de asentamiento, y rara vez se observa en las bandadas de individuos prospectores. El acoso al predador consiste en vuelos de individuos en su entorno, de forma coordinada, pudiendo presentar otros aspectos tales como llamadas de alarma y ataques directos al predador, en forma de saltos o agresión física. De esta forma, el resultado es más efectivo en asentamientos coloniales que en asentamientos solitarios, relacionado directamente con el tamaño de la colonia, siendo más frecuente cuanto mayor es ésta (Wittenberger y Hunt, Jr., 1985; Wiklund y Andersson, 1994; Burger *et al.*, 1991).

Al parecer, este efecto de acoso no resulta de una cooperación entre individuos, sino de una respuesta colectiva de un conjunto de aquellos individuos que han tenido perjuicios

en sus nidos (Horn, 1968; Brown y Brown, 1996, 2001). El acoso al predador parece producir un efecto disuasorio en éste, aunque esta relación no parece del todo clara. Los estudios que ofrecen unas conclusiones más claras sobre disuasión como producto del acoso son los de Robinson (1985) en paucar o arrendajo (*Cacicus cela*), y Elliot (1985) en avefría (*Vanellus vanellus*). Las especies de predadores involucrados en estos estudios eran aves, y esto parece indicar que el acoso a predadores de esta familia resulta más efectivo que el acoso a otras familias de animales, como se ha visto en estudios donde los predadores eran serpientes o mamíferos (Brown y Brown, 1996).

Efecto de dilución en la colonia

Uno de los efectos más citados en la literatura en defensa de la predación como factor principal hacia la evolución del comportamiento colonial, o como propulsor de éste una vez que los individuos conocen esta estrategia reproductiva, es el efecto de dilución, que consiste en que en anidamientos coloniales el riesgo per capita de cada individuo frente al ataque de un predador es menor que el riesgo anidando de forma solitaria. De esta forma, se asume que el riesgo de ser atacado por el predador en un ataque se reduce con el número de individuos en la colonia.

A esto se une el efecto de saturación que se da en colonias grandes, en las que el predador no podrá atacar a todos los miembros de la colonia.

La dilución del riesgo en anidamientos coloniales puede suceder en múltiples formas. Una reproducción sincronizada de los pájaros reduce el riesgo individual por nido de ser predador, además de saciar temporalmente al predador, mientras que la falta de sincronización facilita al predador múltiples pequeños ataques. Las ventajas de la sincronización no pueden ser consideradas si los predadores reclutan a las colonias, como se deriva del trabajo de Ims (1990), así como hemos de suponer que la atracción por un asentamiento colonial es igual a la atracción de un asentamiento individual, es decir, asumiendo que el número de visitas del predador a la colonia no es mayor que al asentamiento individual en una relación 1: N , donde N sería el tamaño de la colonia (Inman y Krebs, 1987; Turner y Pitcher, 1986).

Otra de las formas de dilución se presenta si los individuos se colocan en la colonia entre otros nidos, reducen el riesgo de que su nido sea atacado a base de aumentar el riesgo de los nidos vecinos, formando la llamada “selfish herd” introducido por Hamilton (1971) y reflejado tanto teórica como experimentalmente en otros estudios (Tenaza, 1971; Vine, 1971).

A pesar de haberse demostrado la existencia de múltiples mecanismos de dilución de predación en la colonia, no está claro el grado de la reducción de costes que da la dilución a través de estos medios. Esto se debe a la interacción de otros efectos con los mecanismos de dilución, como es el caso de la posible confusión de heterogeneidad espacial en la predación (“selfish herd”) con la diferencia de calidad entre los nidos centrales y los del

borde en una colonia (Wittenberger y Hunt, Jr., 1985; Kharitonov y Siegel-Causey, 1988; Coulson y Dixon, 1979). Uno de los estudios más claros es el realizado por Bunin y Boates (1994), en el que, a través de separar los efectos de la calidad del pájaro y la posición espacial, vieron que ambos afectaban al éxito de los grupos de individuos que estudiaban.

Anidar en el centro de la colonia no garantiza el éxito ante la predación, reflejado en una menor tasa de ataque, como se ha visto en diversos estudios de campo, tanto en aves (Brunton, 1997; Bellinato y Bogliani, 1995) y en otras especies (Parrish, 1989; Strassmann, 1991).

El papel que juega la predación en la sincronización de la reproducción en las colonias no es claro. Diversos estudios han demostrado la tendencia a la sincronización en múltiples especies coloniales, normalmente mayor de lo que cabría esperar si se debiera únicamente a factores temporales. Fue Darling (1938) el que introdujo por vez primera el hecho de que individuos con reproducción sincronizada tienen más éxito. Este éxito por sincronía puede ser debido a periodos de abundancia de recursos, de clima favorable u otras razones cíclicas, o porque facilita la prospección en bandadas.

Del estudio intensivo realizado en el cernícalo primilla (*Falco naumanni*) por Tella (1996), se pudo ver claramente como la colonia representa una ventaja frente a la predación. En este trabajo se diferenciaba entre dos tipos de predadores: catastróficos, tales como mamíferos, y ocasionales, principalmente ratas y rapaces. Los efectos de predadores catastróficos no se diferenciaban con el tamaño de la colonia, debido a que atacan de noche, acabando con la mayoría de los individuos que en ella anidaban. Así, no se podía concluir que la defensa comunal fuera el mecanismo utilizado frente a estos predadores, así como no quedaba claro la reducción del efecto de estos predadores en una colonia frente a un nido solitario.

Del efecto de los predadores ocasionales sí podía por contra deducirse que la colonia fuera un beneficio frente a la predación, debido a que cuanto mayor es la colonia, menor es el daño causado por estos predadores. En los ataques sufridos por parte de rapaces esta reducción del riesgo puede asociarse a un mecanismo de defensa comunal, pero el hecho de que los ataques de ratas sean altamente efectivos, es decir, que este ataque tenga el mismo efecto sobre un nido en colonia que sobre un nido solitario, parece indicar que no es la defensa comunal el mecanismo que reduce la predación en colonias, sino un mecanismo indirecto, tal y como es la dilución de la predación en colonias.

Los trabajos realizados en el cernícalo primilla parecen sugerir el importante beneficio que juega la colonialidad frente a la predación, e indican además la posibilidad de que sea la predación la fuerza principal que genere esta estrategia reproductiva (Brown y Brown, 1996; Wiklund y Andersson, 1994; Wittenberger y Hunt, Jr., 1985; Forbes, 1989; Burger, 1981)

4.3 Factores indirectos y nuevas hipótesis

En esta sección hacemos un compendio de aquellos factores que surgen como consecuencia de la colonialidad, pero que no pueden considerarse como causa de este comportamiento. Además, incluimos las nuevas teorías de selección de hábitat y selección sexual, esta última ya existente en viejos estudios.

4.3.1 Parásitos y enfermedades

Los costes de la colonialidad con estrategia reproductiva han sido estudiados desde los trabajos de Alexander (1971, 1974).

Uno de los más estudiados es el efecto de la agregación en el parasitismo, y la variación de éste con el tamaño de la colonia. Diversos estudios de campo (Moller, 1987, 1990; Brown y Brown, 1996; Shields y Crook, 1987; Lehmann, 1993) han demostrado que la tendencia en las colonias es una tasa media per cápita de parásitos mayor cuanto más grande es el tamaño de la colonia, así como la consecuente influencia que esto tiene en el éxito reproductor y en la supervivencia de los polluelos. La intensidad con que este efecto se muestra depende fuertemente del tipo de parásito y del hábitat. Parásitos que requieran de un vector móvil para su dispersión encuentran un efecto de dilución equivalente al de la predación, mientras que aquellos parásitos que sólo requieran contacto directo con el cuerpo del huésped, serán mucho más efectivos en una colonia que en un asentamiento individual. Respecto al hábitat, zonas áridas tales como Monegros, donde anida la población de cernícalo primilla estudiada por Tella (1996), no propician la presencia de parásitos. Uno de los análisis recientes más concluyentes es el resultante de la comparación directa entre el número de parásitos en sangre en especies coloniales y especies solitarias, donde se ha mostrado una diferencia acusada de la prevalencia de estos parásitos en especies con estrategia reproductiva colonial (Tella, 2002).

Conclusiones similares se deducen de los estudios de estallidos de epidemias en aves marinas (ver revisión en Wittenberger y Hunt, Jr., 1985), donde se ha visto que cuanto mayor y más densa es la agregación, la epidemia se da con mayor virulencia. Los recientes trabajos de difusión de epidemias, tales como paperas y fiebre aftosa, y transmisión de parásitos en humanos (Grenfell y Harwood, 1997; Keeling y Grenfell, 1997, 2001), dan la oportunidad de estudiar estos fenómenos en colonias de aves.

No podemos entonces concluir que la colonialidad de forma general favorezca el ectoparasitismo ni la propagación de enfermedades con el tamaño de colonia, sino que parece un efecto resultante de distintos factores, si bien es cierta esta tendencia en distintas especies. En cualquier caso destacar que allí donde haya una mayor presencia de parásitos, esto se verá reflejado directamente en la eficacia biológica de la especie, a través de la tasa de supervivencia, tanto en adultos como en polluelos, el éxito reproductor y la tasa

de dispersión de polluelos.

4.3.2 Paternidad en la colonia

Frecuentemente se observa en las colonias un incremento de las interacciones sociales, refiriéndonos aquí a la parte que conlleva el proceso de reproducción y cría de polluelos. La parte social de la colonialidad puede resultar costosa para estos dos procesos, a través de copulaciones extramaritales (y la competencia espermática que deriva) y adopción de pollos.

Poliginia en la colonia

Dada la concentración espacial de más de una pareja, la colonialidad representa una oportunidad para las relaciones extramaritales. Fue Gladstone (1979) el que observara este proceso por vez primera, y posteriormente diversos estudios han mostrado su existencia en múltiples especies, así como una posible relación entre el número de copulaciones extramaritales y el tamaño de colonia o la densidad de la agregación de animales, además de una mayor frecuencia en asentamientos coloniales que en asentamientos individuales.

La causa de una frecuencia mayor en colonias parece debida a la cercanía de otros individuos potencialmente copulables, y, aunque menos frecuente, de la sincronía que se ha observado en el proceso de reproducción en animales coloniales.

A pesar de la abundancia de estudios mostrando el aumento de la frecuencia de las relaciones extramaritales en colonias, es difícil evaluar si ésta resulta un coste para esta estrategia reproductiva. Muchas de estas copulaciones no dan lugar a fertilización, lo cual disminuiría el supuesto coste de la poliginia (Moller y Birkhead, 1993). Las copulaciones fuera de la pareja pueden resultar un coste para ciertos individuos de la colonia, y un beneficio para otros de la misma colonia. Recientemente, se ha buscado como las relaciones extramaritales benefician a individuos que optan por una estrategia reproductiva colonial, a través de múltiples fertilizaciones y como éstas fomentan la evolución de la colonialidad (Wagner, 1993, 1997; Brown y Brown, 1996).

Adopción de polluelos

Como consecuencia de la relativa sincronización de la reproducción en colonia, o, en general, por interacciones sociales, la cría y la época de vuelo de los polluelos llegue en “avalancha”, dándose la posibilidad de que la colonialidad promueva la cría en adopción debido a la proximidad entre nidos y el posible retorno del polluelo a un nido distinto del suyo. Diversos comportamientos se dan cuando esto sucede (ver revisiones de Pierotti, 1991; Riedman, 1982), desde que los adultos críen y alimenten a polluelos sin relación

sanguínea (Tella *et al.*, 1997; Brown y Brown, 1996), hasta el canibalismo de adultos en polluelos no consanguíneos que intenten entrar en su nido, o la reducción del éxito reproductor en padres adoptivos que en no adoptivos (Pierotti, 1991).

La adopción de polluelos no muestra una tendencia clara a ser coste o beneficio, y varía fuertemente entre especies. Sin embargo, parece que en aquellas especies donde no hay una repulsión por los no consanguíneos, y por tanto no presentan canibalismo, la adopción tiene claros beneficios, tales como la posibilidad para un polluelo de cambiar de nido cuando no está alimentado suficientemente por sus padres.

4.3.3 Selección de hábitat

Los recientes trabajos de Danchin y Wagner (1997) y Wagner *et al.* (2000) han llamado la atención sobre la posibilidad de poder explicar la colonialidad a través de los procesos de selección de hábitat, tales como éxito reproductor y atracción a conoespecíficos. La idea que yace en las observaciones de estos autores es que el hábitat es heterogéneo, y no todos los sitios tienen la misma calidad, de forma que los pájaros cuyo éxito reproductor sea bajo o nulo pueden utilizar esa información para mejorar dicho éxito, y las colonias se formarían en lugares favorables para la reproducción. A pesar de la relevancia que esta nueva perspectiva parece tener, ésta no explica cuáles son las causas de que ciertos lugares tengan más éxito que otros, ni por qué, bajo un mismo hábitat, ciertas especies se agregan, mientras otras no lo hacen.

Una de las medidas más relevantes a este respecto es la relación éxito reproductor con el tamaño de colonia, medido el éxito reproductor como la media de los individuos que hay en una colonia. Sin embargo, no hay conclusión que se pueda sacar de los múltiples trabajos en los que se ha medido, dada la gran variabilidad entre individuos, la variabilidad que muestra una especie en distintas poblaciones y la variabilidad entre especies (Brown y Brown, 1996, 2001; Wittenberger y Hunt, Jr., 1985; Kharitonov y Siegel-Causey, 1988).

Transferencia de información sobre éxito reproductor

Los trabajos de Danchin y Wagner (1997) y Forbes y Kaiser (1994) propusieron la idea de que el hábitat se selecciona a través de prospecciones realizadas por los pájaros durante una temporada sobre otras colonias distintas a la suya, obteniendo así información sobre otras colonias mejores a la suya, en las que deciden anidar para mejorar su éxito reproductor. De esta forma, Danchin y Wagner (1997); Forbes y Kaiser (1994) proponen que la colonialidad no es sino un resultado indirecto de la selección de hábitat.

Estas conclusiones habían sido anticipadas por Shields *et al.* (1988), que modeló la formación de colonias como un proceso en el que se asume que el éxito reproductor de una colonia es predecible de año a año, de forma que las agregaciones tienden a formarse

en los mismos sitios. Así, para tiempos suficientemente largos, se obtendría una distribución de tamaños de colonias sesgada hacia tamaños grandes, más que una distribución con un amplio rango de tamaños, como las que se observan en los estudios de campo (Tella, 1996; Brown y Brown, 1996; Brown y Rannala, 1995).

La novedad de los trabajos de Danchin y Wagner (1997, 1999) y Forbes y Kaiser (1994), reside en la hipótesis de que los individuos tienen conocimiento sobre cuáles son las colonias con mayor éxito reproductor. Los pájaros obtienen esta información a través de prospecciones, y no es a través de su propio éxito reproductor durante esa temporada por lo que deciden buscar otra colonia, sino a través del éxito que otros tienen.

Uno de los problemas inherentes a todas las hipótesis de evolución hacia la colonialidad como un mecanismo derivado del proceso de selección de hábitat, tales como la hipótesis de selección de comodidades, es que indirectamente asume que el éxito de una colonia es autocorrelacionado positivamente, es decir, que la tendencia temporal del éxito en una colonia se mantiene. En el caso de la hipótesis de selección de comodidades implica además el hecho de que los individuos basan sus decisiones en la historia reproductiva de otros, pudiéndose dar la circunstancia de que al no tener información, los individuos no tomarían decisiones.

La validez de esta hipótesis puede testarse en estudios de campo a través de comprobar sus consecuencias, tales como (Brown y Brown, 2001): una relación entre la decisión de los individuos de cambiar de colonia y el éxito reproductor de éstas, por lo que la filopatría en las colonias con alto (bajo) éxito reproductor sería alta (baja). Las colonias a las que los individuos se mueven han de tener un éxito reproductor mayor. Por último, el crecimiento de las colonias con un éxito reproductor mayor que el éxito reproductor de toda la población, debería ser mayor.

Es elevado el número de especies que muestran una correlación entre éxito reproductor y selección de hábitat, considerando que son pocos los estudios que lo han estudiado directamente. Sin embargo, no son menos las especies en que el éxito reproductor no afecta directamente al proceso de decisión de colonia en la próxima temporada, ya sea por una alta variabilidad en el hábitat que impide que la información resulte válida, o por otros procesos.

A pesar de la utilidad y validez que esta hipótesis parece tener, deja sin explicar cuáles son las causas y mecanismos que forman la agregación inicial, y qué hace que unos sitios sean favorables para la formación de una colonia y otros no. De la misma forma, la hipótesis de selección de comodidades (Danchin y Wagner, 1997; Forbes y Kaiser, 1994) llevaría a los mismos resultados que el modelo de Shields *et al.* (1988) en la obtención de una distribución de tamaño de colonias sesgada hacia tamaños grandes. La selección de comodidades no explica por qué esto no sucede en la naturaleza, aunque Wagner (1999) indica que puede ser debido a una ruptura en la autocorrelación positiva del éxito reproductor de una colonia.

Por último, los trabajos de Danchin y Wagner (1997, 1999) parecen indicar la falta de validez de la aproximación tradicional económica, basada en la evaluación de costes y beneficios de la colonialidad, debido a que ha fallado en dar una explicación a la colonialidad (Tella *et al.*, 1998). Sin embargo, parece claro que no será sin el uso de la aproximación económica y de la hipótesis la selección de hábitat mediada por éxito reproductor que podrán determinarse las causas y mecanismos de la colonialidad en aves.

4.3.4 Selección sexual

Una hipótesis antigua pero recientemente relanzada es la que implica que las colonias son la resultante de las preferencias de apareamiento de las hembras (Wagner *et al.*, 2000; Collias y Collias, 1969). La idea es que al agruparse la probabilidad para los machos de ser encontrados por una hembra es mayor, y consecuentemente, su probabilidad de aparearse aumentará. Recientemente, se ha encontrado que hembras de especies que se creían monogamas, mantienen relaciones extra-pareja, y su búsqueda por estas relaciones puede llevar a que machos de esa especie se establezcan en su entorno. El atractivo de esta idea, colonialidad debida a procesos de selección sexual, se debe a que enfoca en el comportamiento de los individuos al comienzo de la temporada, que es el momento de que la colonia se forme.

A pesar de que las colonias parecen influenciar claramente las estrategias de apareamiento, tanto de machos como de hembras, parece claro, o, al menos, estudiado insuficientemente, concluir que las relaciones extra-pareja o el agrupamiento de machos son uno de los procesos principales en la formación de colonias. Esto se deriva no sólo de los pocos estudios específicos que hay, sino del análisis filogenético realizado por Dubois *et al.* (1998).

4.4 Conclusiones

En este capítulo hemos presentado un compendio de las causas y mecanismos que pueden llevar a la colonialidad, a través de las diversas hipótesis que hasta ahora se han realizado.

La colonialidad como estrategia reproductiva en aves, sigue siendo el mecanismo peor entendido. Parte de la causa reside en su complejidad, así como en las múltiples interacciones entre los diversos mecanismos. De esta forma, resulta muy difícil, si no imposible, saber analizar los datos obtenidos en los estudios de campo.

Otro de los problemas reside en que es posible que la colonialidad no haya evolucionado de la misma forma en todas las especies, y que no se pueda entonces hacer un análisis, o una teoría, que resulte válido para todas estas especies.

Esta introducción a la colonialidad en aves nos permite así entrar en una aproximación

numérica al problema, como se verá en los siguientes capítulos.

Capítulo 5

¿ Puede la presión de predación originar la colonialidad en aves?

Como hemos visto en el capítulo anterior, las causas de la evolución hacia el comportamiento colonial son un problema abierto. En este capítulo introducimos un modelo para la evolución a la colonialidad como respuesta al riesgo de predación. Mostramos así la respuesta adaptativa de una especie ante predaciones constantes o variables en el tiempo. Introducimos primero unas simulaciones en las que se muestran que las agregaciones originales pueden surgir de movimientos aleatorios de individuos entre nidos, debido a la predación en su nido. Posteriormente introducimos una variación del juego de la minoría individual, presentado en el capítulo 3, en el que, basados en su experiencia previa, los individuos deciden anidar individual o colonialmente, donde el factor principal que controla el éxito de las estrategias es el factor dilución introducido en el capítulo 4. Los resultados muestran como la colonialidad resulta de una respuesta a la presión de predación, y como aumenta con ésta así como con la vida media de la especie.

5.1 Introducción

Las causas que han conducido a que ciertos animales aniden en grupo sigue siendo uno de los problemas clave en ecología evolutiva y del comportamiento, a pesar de los múltiples trabajos e hipótesis planteadas. De estos estudios, muchos de ellos han enfocado en colonialidad en aves, dada la frecuencia de este comportamiento en pájaros (Rolland *et al.*, 1998), donde colonialidad es la agregación de reproductores en territorios con alta densidad cuyos únicos recursos son los sitios de anidamiento. Históricamente, la colonialidad en aves se ha relacionado a la distribución heterogénea de recursos (i.e., sitios de anidamiento y alimento), así como a una respuesta a la presión de predación (Lack, 1968). Mientras que la disminución de sitios de anidamiento raramente ha sido sugerida como promotora de la colonialidad, la existencia de comportamientos que mejoren la eficiencia

de las prospecciones por alimento en hábitats heterogéneos y cuyos recursos tienen una variabilidad considerable, es una de las causas más utilizadas en estudios de evolución de la colonialidad en aves. De esta forma, los pájaros podrían juntarse para anidar de forma colonial en el lugar óptimo para la minimización de las distancias a viajar para conseguir alimento, de acuerdo con su distribución (Horn, 1968). La búsqueda de alimento podría mejorarse además a través de la observación de prospectores conoespecíficos, así como por el proceso de transferencia de información en las colonias.

Estas hipótesis han sido complementadas y reforzadas por estudios tanto teóricos (e.g., Beauchamp y Lefebvre, 1988; Buckley, 1997), como por contribuciones empíricas (reviewed by Brown y Brown, 1996), pero su contribución en explicar la evolución de la colonialidad es aún debatida (Danchin y Wagner, 1997). Más aún, mientras que la evolución de la colonialidad parece estar correlacionada con la falta de anidamiento territorial o solitario, estudios recientes parecen indicar que, tras la evolución al comportamiento colonial, éste puede provocar la evolución de mecanismos que mejoren la búsqueda de alimento (Buckley, 1997; Rolland *et al.*, 1998).

El trabajo de Lack (1968) en la evolución de la colonialidad, destacaba la defensa hacia los predadores como la principal presión selectiva que provoca esta evolución. La defensa pasiva hacia los depredadores incluye el agrupamiento de nidos en lugares seguros, y la dilución de la predación con el tamaño de la colonia. La distribución espacial de nidos en una colonia puede también reducir este riesgo para las colonias centrales, a lo que se añade que mecanismos tales como vigilancia, detección y acoso de predadores pueden mejorar con el anidamiento colonial. La efectividad de la disuasión del predador puede aumentar con la sincronización en las colonias, haciendo así que la presa sea demasiado abundante para el depredador y aumentando la defensa del grupo. El agrupamiento puede no sólo reducir la predación del nido sino también disminuir la de los adultos, permitiendo entonces una inversión menor en defensa y mayor en tareas tales como cría de polluelos. Así la defensa hacia el depredador ha demostrado ser una ventaja crucial en ciertas especies de aves (Brown y Brown, 1996, 2001)

La falta de conductas antipredador o de altas presiones de predación se han utilizado, sin embargo, como evidencias en contra de la hipótesis de predación (Burger, 1981; Forbes, 1989). Adem'as, allí donde una serie de costes y beneficios se presentan para una cierta especie, la predación no parece uno de las principales ventajas, o ha sido interpretado como consecuencia indirecta de la colonialidad (Brown y Brown, 1996). Estos resultados, junto con el hecho de que la colonialidad puede aumentar la vulnerabilidad frente a la predación (debido a un aumento de visitas del predador a la colonia), han provocado la no aceptación de ésta como factor que favorezca la colonialidad (Clode, 1993).

Los recientes análisis filogenéticos de Rolland *et al.* (1998) han vuelto a abrir el debate, dada la correlación entre colonialidad y exposición a predadores. A pesar de esta interpretación, Rolland *et al.* (1998) advirtieron de que de sus resultados no podía inferirse causalidad, es decir, que la colonialidad pudo aparecer como una respuesta a altas presio-

nes de predación o el orden pudo ser inverso, de forma que estas presiones de predaciones en las colonias aparecieron tras originarse la colonialidad. De esta forma, el papel de la predación en la evolución de la colonialidad es aún no conocido.

Uno de los problemas principales en los estudios empíricos es la dificultad de separar los procesos que pueden haber estado involucrados en el origen de la colonialidad, ya que ésta puede haberse originado por múltiples factores que no han de estar presentes en los costes y beneficios actuales de la especie, como ya indicaron Danchin y Wagner (1997). En este trabajo los autores introdujeron la hipótesis de selección de comodidades, como alternativa al análisis económico de costes y beneficios. Esta hipótesis propone que la agregación en colonias es la resultante indirecta de la selección individual de comodidades, i.e., parejas o hábitats adecuados para el anidamiento, de forma que optimizen así su eficacia biológica.

Considerando la predación del nido como el principal factor que lleva al fracaso reproductivo y considerando la selección de hábitat que lleva implícita la hipótesis de selección de comodidades, presentamos un modelo para la evolución a la colonialidad.

5.2 Métodos

5.2.1 Escenario ecológico y evolutivo

En los modelos aquí presentados hemos simulado cambios en el comportamiento en la época de cría de especies que eran solitarias en su origen, de acuerdo con su conducta ancestral (Rolland *et al.*, 1998). Suponemos que estas especies explotan recursos altamente variables y con alimento distribuido en parches. Consecuentemente, estas especies no necesitan o no pueden defender territorios de alimentos, lo que puede permitir, aunque no fuerza, la aparición del comportamiento colonial (Rolland *et al.*, 1998). El número de parches potenciales de anidamiento para estas especies es mucho mayor que el número de pájaros, con lo que evitamos que la agregación sea un resultado de la escasez de hábitat de anidamiento (Shields y Crook, 1987). Consideramos como parches de anidamiento cualquier fragmento de hábitat adecuado para una especie, donde más de una pareja pueda criar (ejemplos de estos hábitats son islas, playas, bosques, etcétera).

Dada la universalidad de la predación del nido como principal causa de pérdida de nidos en un amplio rango de especies, asumimos que es éste el mecanismo principal que condiciona el éxito de la cría así como la selección del lugar de anidamiento en nuestras especies modelo.

Considerando la posibilidad de que aquellos individuos que aniden y reproduzcan con éxito tenderán a volver al mismo parche de anidamiento, mientras que aquellos cuyos nidos sean predados tienden a cambiar de parche, hemos considerado tanto el caso en el que

los individuos seleccionan la estrategia a tomar cada temporada, como aquel caso en el que los individuos sólo seleccionan cuando sufren predación del nido. Esta regla surge de la evidencia de que los pájaros tienden a dispersarse tras una mala reproducción, en concreto, después de predación del nido. Esto se ha visto tanto en especies territoriales (e.g., Greenwood y Harvey, 1982; Greig-Smith, 1982; Dow y Fredga, 1983; Gavin y Bollinger, 1988; Beletsky y Orians, 1991; Wiklund, 1996; Forero *et al.*, 1999; Hakkarainen *et al.*, 2001) como coloniales (Burger, 1982; Robinson, 1985; Simpson *et al.*, 1987; Oro *et al.*, 1999; Serrano *et al.*, 2001).

5.2.2 Agregaciones pasivas en el nido

En las primeras simulaciones realizadas, intentamos responder si la agregación de los nidos pudo aparecer debida a movimientos tras falta de éxito reproductor. Con este objetivo, realizamos simulaciones en las que los individuos se mueven aleatoriamente entre parches (Itzykson y Drouffe., 1989; Zhang *et al.*, 1990), de forma que eventualmente se producen agregaciones en el mismo parche.

Aquellos individuos que se reproducen con éxito no cambian de lugar de reproducción entre temporadas, mientras que aquellos sin éxito reproductor se mueven a otro lugar de anidamiento aleatoriamente, sin preferencia a estar agregado o no. Dadas las diferencias entre especies en la distancia y otros rasgos de dispersión, dependiendo en su ecología y en sus estrategias vitales (e.g., Greenwood y Harvey, 1982; Paradis *et al.*, 1998), por simplicidad y generalización hemos considerado que las especies estudio no tienen preferencia espacial ni preferencia en la distancia de dispersión. Así simulamos una red en la que todos los parches tienen la misma probabilidad de estar ocupados por un individuo. Este tipo de simulaciones puede entonces producir un proceso de agregación (Zhang *et al.*, 1990), aunque éste está limitado por la vida finita de las especies.

5.2.3 Agregaciones activas por decisiones individuales

Proceso de aprendizaje

Una vez que la colonialidad aparece como posible comportamiento durante la época de cría, los individuos pueden decidir cada temporada entre anidar solitariamente o en la proximidad de otros nidos para criar colonialmente (Sasvári y Hegyi, 1994). El proceso de decisión es modelado utilizando una variación del problema del bar “El Farol”, originalmente creado para problemas en sociología y economía (ver Arthur, 1994), y posteriormente desarrollado como el juego de la minoría (Challet y Zhang, 1997, 1998; Zhang, 1998; de Cara *et al.*, 1999, 2000) (ver capítulos 2 y 3). El propósito del modelo es analizar el comportamiento colectivo de un conjunto de agentes con información limitada del sistema. En este juego binario, N agentes han de decidir entre dos alternativas,

originalmente definidas como $\{0, 1\}$, posteriormente como $\{-1, 1\}$, y a las que aquí nos referimos con $\{S, C\}$. El razonamiento limitado de los individuos es modelado a través de la posibilidad de recordar m pasos de tiempo, y así, dados los 2^m estados diferentes a los que un agente puede enfrentarse, hay 2^{2^m} estrategias.

La decisión se basa en el resultado colectivo, resultando la elección tomada favorable para un individuo si éste ha tomado la decisión minoritaria. La información limitada se modela a través de la hipótesis de que los individuos (o agentes) pueden recordar los resultados de las últimas m rondas. De esta forma, dados los 2^m posible historias que un agente ha de recordar, hay 2^{2^m} estrategias posibles, de las que un agente tiene para su uso s de ellas tomadas aleatoriamente del total.

Así el juego está definido por tres parámetros: N , el número de agentes, m , el número de pasos de tiempo (o temporadas reproductoras en el caso de los pájaros) que los individuos utilizan para determinar su próxima decisión, y s , el número de estrategias que tiene cada agente para su uso. Dependiendo de la relación $\alpha = 2^m/N$, se ha encontrado una transición de fase (Savit *et al.*, 1999; Challet *et al.*, 2000b; Garrahan *et al.*, 2000; Heimel y Coolen, 2001), que puede ser descrita en términos de teoría de campo medio dinámica, pasando de múltiples estados estáticos para pequeños valores de α , a un sólo estado estático para valores grandes de α .

Diferentes versiones del modelo han sido desarrolladas¹, tales como el “Individual Minority Game” (ver de Cara *et al.*, 2000, y capítulo 3). En esta versión del modelo, los agentes utilizan su experiencia individual para la toma de decisiones, en vez del resultado colectivo. Esto hace extremadamente complicado un análisis por teoría de vidrios de espín o teoría de campo medio dinámica (Challet *et al.*, 2000b; Heimel y Coolen, 2001), debido a que la hipótesis de información aleatoria no puede ser hecha.

En nuestra aproximación al comportamiento colonial, los individuos eligen entre dos comportamientos alternativos durante la época de cría, anidar en solitario (S en la tabla 5.1) frente a agregarse en una colonia (C en la tabla 5.1), decisión que toman basándose en los previos sucesos de reproducción. Así tenemos un sistema binario de decisiones, por lo que podemos hacer uso de los estudios en el “Individual Minority Game”.

A los parámetros arriba comentados del “Minority Game”, se añade la vida finita de los pájaros, que hemos modelado como una probabilidad de actualizar las puntuaciones a cero, $p = \frac{1}{\nu}$ en cada paso de tiempo, donde ν es la vida media de los pájaros. Esto equivale a introducir un nuevo pájaro sin experiencia previa, y nos permite mantener el tamaño de la población constante en el tiempo.

El proceso de aprendizaje es modelado como sigue:

- Definición de estrategias utilizadas para el comportamiento durante la época de cría

¹Ver <http://www.unifr.ch/econophysics/minority>, y las referencias ahí mencionadas, para mayor información.

Historia	Elección
<i>S S</i>	<i>S</i>
<i>S C</i>	<i>S</i>
<i>C S</i>	<i>C</i>
<i>C C</i>	<i>S</i>

Tabla 5.1: Ejemplo de una posible estrategia para memoria $m = 2$. *S* reproducción en solitario, *C* cría colonial

(ver tabla 5.1):

- i) Cada individuo utiliza la información sobre sus m previas decisiones de reproducción (i.e., solitaria o colonial). El número de posibles combinaciones de previas decisiones es así $M = 2^m$ (columna izquierda en la tabla 5.1).
- ii) Cada estrategia es entonces el conjunto de decisiones asociadas a cada posible previa historia, y por tanto hay 2^{2^m} estrategias de las cuales cada individuo tiene s de ellas para su uso.
- iii) Tras cada época de reproducción, los individuos actualizan las puntuaciones de sus estrategias de acuerdo a su rendimiento (i.e., a si la decisión que predecían era acertada o no). La estrategia elegida por un individuo en la siguiente temporada es aquella que ha acumulado la mayor puntuación.

- Puntuación de las estrategias:

Cómo se puntúan las estrategias depende en este modelo de la decisión tomada por el individuo, es decir, si reprodujo solitaria o colonialmente. Como veremos en detalle en las próximas secciones, hemos trabajado con distintas formas de puntuar (ver secciones 5.2.3y 5.2.3), aunque en todas se mantiene la idea de que en ausencia de predación, los individuos preferirían ser solitarios (esto se basa en una tendencia innata), por lo que hay un ratio 2:1 hacia las decisiones individuales frente a las coloniales. Las puntuaciones de las estrategias se actualizan cada temporada, y reflejan el éxito reproductor que hubiera tenido el individuo en caso de haber utilizado esa estrategia a lo largo de su vida.

Puntuando doblemente el éxito de los reproductores solitarios frente al éxito de los coloniales, asumimos que los pájaros tienen una tendencia a mantener su comportamiento ancestral (reproducción en solitario) durante la transición a la colonialidad, haciendo así nuestras simulaciones conservativas. Al mantener esta relación 2:1 a lo largo del tiempo de evolución cubierto por las simulaciones, potencialmente estamos incluyendo indirectamente factores que pueden desaparecer o mitigarse frente a los beneficios de la colonialidad, tales como aumento de la transmisión de parásitos y competición intraspecífica (Brown y Brown, 1996). Sin embargo, no hemos incluido beneficios derivados de la cría en colonia (Brown y Brown, 1996, 2001).

- Elección de las estrategias:

Existen numerosos estudios de campo que demuestran que las aves utilizan tanto su experiencia reproductora inmediata (Greig-Smith, 1982; Dow y Fredga, 1983; Gavin y Bollinger, 1988; Beletsky y Orians, 1991; Wiklund, 1996) como la experiencia reproductora acumulada (Forero *et al.*, 1999; Oro *et al.*, 1999; Serrano *et al.*, 2001) para la decisión de dónde dispersarse y anidar en cada época reproductora.

Como se explica más adelante, hemos utilizado dos formas de puntuar, a las que llamamos puntuaciones colectivas y puntuaciones individuales.

En este último caso, hemos estudiado dos tipos de elección de estrategia, una que en cada temporada de reproducción los pájaros eligen aquella estrategia con mayor puntuación de entre las que tienen (a la que llamamos de continuo chequeo), y otra en la que sólo aquellos que han tenido una mala temporada reproductora seleccionan de entre todas las estrategias aquella que tiene la mayor puntuación, mientras que los que tienen una buena reproducción mantienen con la misma decisión en la siguiente temporada (a esta elección de estrategia la llamamos de chequeo no continuo). Tanto en el caso de chequeo continuo como de no continuo, la selección de estrategia se basa un proceso de “maximizing”, aunque es cualitativamente equivalente a los resultados que se obtienen con un proceso de “matching”² (Davison y McCarthy, 1987).

Puntuación colectivas

En nuestra primera aproximación al problema de la colonialidad en aves, asumimos que los pájaros eligen si anidar en colonia o en solitario de acuerdo a su experiencia individual previa, pero aquellas estrategias que indicaban una decisión no tomada se puntuaban de acuerdo al promedio del éxito de esa decisión entre los individuos que han seguido dicho comportamiento, como se indica en la tabla 5.2. En esa tabla, Δ es el aumento en la puntuación de una estrategia, dependiendo de si su predicción ha tenido éxito (i.e., el pájaro no ha sido predado) o no (i.e., el pájaro ha sido predado). Mantenemos aquí la hipótesis conservativa de que los pájaros tendrían un comportamiento solitario en ausencia de predación.

Al no tener los individuos información sobre el posible éxito de la decisión no elegida, aquellas estrategias que la predecían se actualizan con un aumento Δ que depende en este caso de la probabilidad de predación, el tamaño de la población y el número de pájaros coloniales n_c , asumiendo que los pájaros tienen una tendencia innata a reproducir en solitario. Consideramos además en este caso que todos los pájaros coloniales anidan juntos, intentando mantener así la idea de campo medio en la que reside el “Minority Game” original.

²Maximizing equivale a elegir la estrategia con mayor puntuación, mientras que matching corresponde al caso en el que cada estrategia tiene una probabilidad igual al ratio de su puntuación sobre la suma de la puntuación de todas las estrategias del individuo.

Decisión	Éxito	Δ_i	Δ_c
Individual	Predado	0	$1 - 2 \times p/N$
	No Predado	2	
Colonial	Predado	$2 \times (1 - p)$	$1 - 2/n_c$
	Not Predado		1

Tabla 5.2: Puntuación colectiva, donde N es el número de pájaros, p es la probabilidad de predación y n_c es el número de pájaros coloniales. Δ_i es el aumento en la puntuación de una estrategia con predicción solitaria y Δ_c es el aumento en la puntuación de una estrategia con predicción colonial.

Decisión	Éxito	Δ_i	Δ_c
Individual	Predado	0	1
	No Predado	2	0
Colonial	Predado	2	0
	No Predado	0	1

Tabla 5.3: Puntuación en un modelo de puntuaciones individuales. Δ_i es el aumento de la puntuación de una estrategia que indicaba comportamiento individual, y Δ_c es el aumento de la puntuación de una estrategia que indicaba un comportamiento colonial.

La puntuación de las estrategias se actualiza considerando la preferencia innata hacia comportamiento solitario (Tella, 1996), que se incluye a través del bias 2:1 anteriormente comentado, es decir, si el pájaro es solitario y no es predado, entonces una estrategia cuya predicción era solitaria será puntuada con un aumento doble comparado con el aumento en la puntuación de una estrategia que predice colonial, en caso de ser el pájaro colonial y no predado (ver tabla 5.2).

El efecto dilución de la predación en las colonias es incluido de dos formas: primero, aquellos pájaros que eligen comportamiento individual actualizan las puntuaciones de las estrategias que indicaban comportamiento colonial considerando la dilución de la predación en una colonia grande que incluye todos los pájaros, y segundo, aquellos pájaros que eligen un comportamiento colonial son predados con una menor probabilidad, dependiendo esta probabilidad del tamaño de la colonia en la que anidan, que hemos asumido incluía todos los pájaros coloniales.

Puntuaciones individuales

Para una mayor consistencia con los datos de campo, hemos estudiado un segundo esquema de puntuaciones, basado en que el individuo actualice las puntuaciones de sus estrategias de acuerdo con su propia experiencia, y sin conocimiento de lo que otros pájaros experimentan.

Esto requiere una modificación de las puntuaciones anteriormente mencionadas e incluidas en la tabla 5.2, para los casos correspondientes a los comportamientos no seguidos por el individuo.

El caso más simple es asumir que cuando los pájaros no tienen éxito reproductor, por eventos de predación menores, el pájaro asigna puntuaciones positivas a aquellas estrategias que le indicaban seguir el comportamiento contrario al seguido, con un valor equivalente al que ese comportamiento tiene en ausencia de predación. Un pájaro que ha tenido éxito reproductor por ausencia de predación, actualiza sólo las puntuaciones de aquellas de sus estrategias que le indicaban dicho comportamiento. Este esquema de puntuaciones puede verse en la tabla 5.3, donde Δ_i es el aumento de la puntuación de una estrategia que indicaba comportamiento individual, y Δ_c es el aumento de la puntuación de una estrategia que indicaba comportamiento colonial.

En este caso, además, hemos supuesto que la probabilidad de predación no es la misma para todos los pájaros coloniales. Esto se debe a que hemos asumido una distribución de tamaños de colonia que considera diferentes tamaños, a diferencia del caso anterior en el que los únicos tamaños considerados eran 1 ó n_c (considerando la pareja como unidad, y donde n_c es el número de pájaros coloniales). La distribución asumida sigue una ley de potencia, de forma que el número de colonias de tamaño w es proporcional a $1/w$ (Zipf, 1949). Este comportamiento es el esperado cuando las fluctuaciones relativas de los tamaños de colonia es aleatoria. Así, asumimos que el comportamiento de los individuos es tal que hará seleccionar por un tamaño de colonia óptima (ver Brown *et al.*, 1990) o que grandes colonias (por atracción conespecífica; ver Smith y Peacock, 1990; Reed y Dowson, 1993; Tella *et al.*, 1998) no aún aparecido en estas especies.

En cada paso de tiempo, correspondiente a una época reproductora, hay una probabilidad finita p de que un nido sea predado. Hemos estudiado tanto casos de probabilidad constante en el tiempo como altamente variable, siendo ambos casos cualitativamente equivalentes.

Como en el esquema de puntuaciones colectivas, las estrategias individuales, cuando llevan al pájaro a tener éxito reproductor, obtienen un aumento en sus puntuaciones mayor que las estrategias coloniales en el mismo caso (2 vs. 1), reflejando así la tendencia innata (o genética) de los pájaros a anidamiento en solitario en ausencia de predación.

5.2.4 Modelización de la distribución de colonias

Como última parte, hemos calculado en un modelo espacialmente explícito las distribuciones de tamaño de colonia que se derivan con las mínimas hipótesis hechas. Modelamos el espacio como una red unidimensional, teniendo los pájaros acceso a todos los sitios. Además, nos restringimos al caso en el que el número de pájaros n_b es mucho menor que el número de sitios n_s , $n_b \ll n_s$, de forma que la colonialidad no aparecería a consecuencia

de la escasez de sitios anidables.

Los pájaros tienen aquí dos posibles estrategias o comportamientos, individual o colonial, cuyas puntuaciones reflejan el éxito reproductor que un pájaro hubiera tenido en caso de haber seguido esos comportamientos. Hay que destacar que en este modelado no estamos utilizando las tablas de estrategias del “Minority Game”, sino tan sólo estas dos estrategias, además de la información de la última época de reproducción del pájaro.

Los pájaros sufren una presión de predación como en los casos anteriores, que, salvo que se especifique lo contrario, se mantiene constante en el tiempo. El esquema de actualización de puntuaciones es equivalente al del anterior modelo, para el caso de puntuaciones individuales (ver tabla 5.3). Los pájaros deciden en cada paso de tiempo, basándose en las puntuaciones de sus estrategias, si comportarse coloniales o solitarios. Aquellos pájaros con conducta colonial se agregarán a una colonia ya existente. Dada la condición inicial de que todos los pájaros sean individuales, aquellos pájaros que decidan ser coloniales se agregarán entre ellos. Todas las colonias tienen la misma probabilidad de que un pájaro que está en cambio de comportamiento se agregue a ellas. Así, este proceso de agregación no es determinista, y existe la probabilidad de que el pájaro en búsqueda de colonia no se agregue a ninguna de las existentes, anidando entonces en solitario en cualquiera de los sitios vacíos.

Los pájaros tienen una vida media v , que sigue una distribución normal centrada en un valor medio cuyo valor hemos variado para ver el efecto de la longevidad de la especie. Mantenemos el número de pájaros n_b constante reintroduciendo un pájaro sin experiencia cuando otro muere. Este nuevo pájaro tiene estrategias con puntuación nula, y cuya tendencia inicial es a comportarse como solitario.

Por último, hemos considerado tanto el caso en el que los individuos toman una nueva decisión cada época reproductora, como el caso en el que los individuos mantienen su comportamiento, y sólo en caso de tener una mala época reproductora seleccionarán de nuevo su comportamiento de la mejor de sus estrategias.

5.3 Resultados

5.3.1 Agregaciones pasivas

Este modelo muestra como la colonialidad pudo originarse por movimientos aleatorios de los pájaros entre “patches” de potencial anidación. Los pájaros no cambian de “patch” has que no sufren una mala época de éxito reproductor por predación.

Se han realizado dos casos de simulaciones: Primero, cuando quitamos la hipótesis de dilución de predación en las colonias, aunque mantenemos el hecho de que los animales se mueven cuando sufren predación; Segundo, cuando tenemos dilución de predación en

las colonias, de forma que la probabilidad de ser predado en una colonia es inversamente proporcional al número de pájaros en dicha colonia.

Los escenarios utilizados van desde aquellos en los que apenas hay presencia de predadores, a entornos en los que la frecuencia de visita de predadores hagan que los individuos tengan escaso éxito reproductor cada temporada.

Los resultados se muestran en la figura 5.1, donde se presentan resultados para especies de vida corta ($v = 3$, parte superior en fig. 5.1) y vida larga ($v = 15$, parte inferior en fig. 5.1), y para el caso sin dilución en las colonias (parte izquierda en fig. 5.1) y con dilución en las colonias (parte derecha en fig. 5.1). Para cada uno de los 4 casos, se ha trabajado con predaciones máximas de predación que van desde $p_{max} = 0.01$ a $p_{max} = 0.99$. Al considerar estocasticidad medioambiental, la probabilidad de predación en cada época reproductora varía desde 0 hasta dicha probabilidad máxima p_{max} , lo que, junto a la vida finita de la especie, añade fluctuaciones al porcentaje de pájaros coloniales.

Los resultados mostrados en la fig. 5.1 se basan en una red espacial con $n_s = 150000$ sitios de anidamiento, y $n_b = 10000$ pájaros, de forma que el porcentaje de pájaros coloniales nunca será excesivamente alto debido a la condición inicial de ser solitarios, a su vida finita y a esta relación $n_b \ll n_s$.

Como podemos ver en dicha figura, el porcentaje de pájaros coloniales es, en promedio, apreciablemente mayor para especies con mayor vida ($v = 15$, parte inferior fig. 5.1). Esto se debe principalmente a que los pájaros nuevos introducidos buscan un “patch” donde anidar en solitario, y requieren ser predados para moverse a otro “patch” en la siguiente época reproductora. Por tanto, especies de vida corta no tendrán apenas experiencia para aprender, y tendrán además menor oportunidad de anidar en colonia, tanto si es una ventaja frente a la predación como si no.

Las simulaciones sin la hipótesis de dilución muestran que la colonialidad pudo surgir incluso sin tener ésta ninguna ventaja inicial, tanto en especies de vida corta como de mayor vida, a pesar de la clara diferencia entre la proporción de coloniales en ambos casos, como acabamos de mencionar. La diferencia entre los porcentajes resultantes sin y con la hipótesis de dilución de predación en las colonias (columna izquierda y derecha, respectivamente, en fig. 5.1) es claramente mayor para especies con mayor vida, siendo la diferencia mayor cuanto mayor es la predación.

Así, los resultados más relevantes de estas simulaciones son el posible origen de la colonialidad debido sólo a movimientos aleatorios entre “patches” potenciales de anidación. Una mayor vida permitirá entonces más movimientos entre “patches”, hasta finalmente encontrar una colonia, donde, para predaciones altas, tenderá a mantener al pájaro allí, aumentando así el porcentaje de pájaros coloniales.

Ya a nivel biológico es importante destacar la presencia, aunque pequeña, de pájaros coloniales para probabilidades de predación muy bajas ($p_{max} = 0.01$), inclusive en ausencia de la hipótesis de dilución. Es además importante que el porcentaje promedio de colonia-

les se mantiene incluso con las fluctuaciones de la probabilidad de predación, para todos los valores de p_{max} estudiados, y el comportamiento colonial no desaparece entonces en ninguno de los escenarios considerados.

5.3.2 Agregaciones activas por decisiones individuales

Puntuación colectiva

Hemos estudiado este modelo para múltiples valores de los parámetros (memoria m , número de estrategias por individuo s y número de pájaros N), encontrando que son más o menos equivalentes cualitativamente. Resultados típicos para vidas medias ($v = 9$) pueden verse en la figura 5.2, donde se muestran tanto la evolución temporal del porcentaje de pájaros coloniales, como la distribución del tamaño de la colonia resultante (que equivale a la distribución del porcentaje de coloniales).

A pesar de que biológicamente el caso de vida infinita ($v \rightarrow \infty$), que se muestra en la figura 5.3. En esta figura puede verse como los pájaros se comportan de manera tal que sólo existe un posible estado estacionario, en el que todos los pájaros son coloniales o solitarios, con una transición de fase cerca de $p = 0.5$. Este resultado puede obtenerse a través de una estimación del balance de los costes y beneficios para la población. Así, el esquema de aprendizaje descrito por este modelo llevará a una conducta óptima si la capacidad de aprendizaje, o la memoria guardada a través de las puntuaciones de los pájaros, es infinita. Cerca de $p = 0.5$ encontramos un transitorio muy largo, que se asemeja a un decaimiento en ley de potencia, de acuerdo con la relajación crítica (critical slowing down) que ocurre cerca de una transición de fase de segundo orden (Hohenberg y Halperin, 1977). En este sentido, uno puede considerar la distribución estacionaria a vidas finitas (fig. 5.2) como el equivalente de efectos de tamaño finito cerca de una transición de fase continua.

Puntuaciones individuales

Dada que este esquema de puntuaciones es aún más realista biológicamente, este es el caso en que el que hemos estudiado mayor variedad de casos, tanto con predación constante como con predación variable. Para este segundo caso de predación variable además, hemos añadido el proceso por el que los pájaros sólo cambian de estrategia tras una mala época reproductora, y lo hemos comparado con resultados provenientes de las mismas hipótesis, exceptuando el bias 2:1 hacia territorial.

Los resultados para probabilidad de predación constante se muestran en la figura 5.4, para valores de los parámetros $m = 1$, $s = 4$ y $N = 10000$. En esta figura se puede observar que las características para $v = 3$ y $v = 15$ son equivalentes cualitativamente, pero, como ya hemos visto en el caso de puntuaciones colectivas, a mayor vida media,

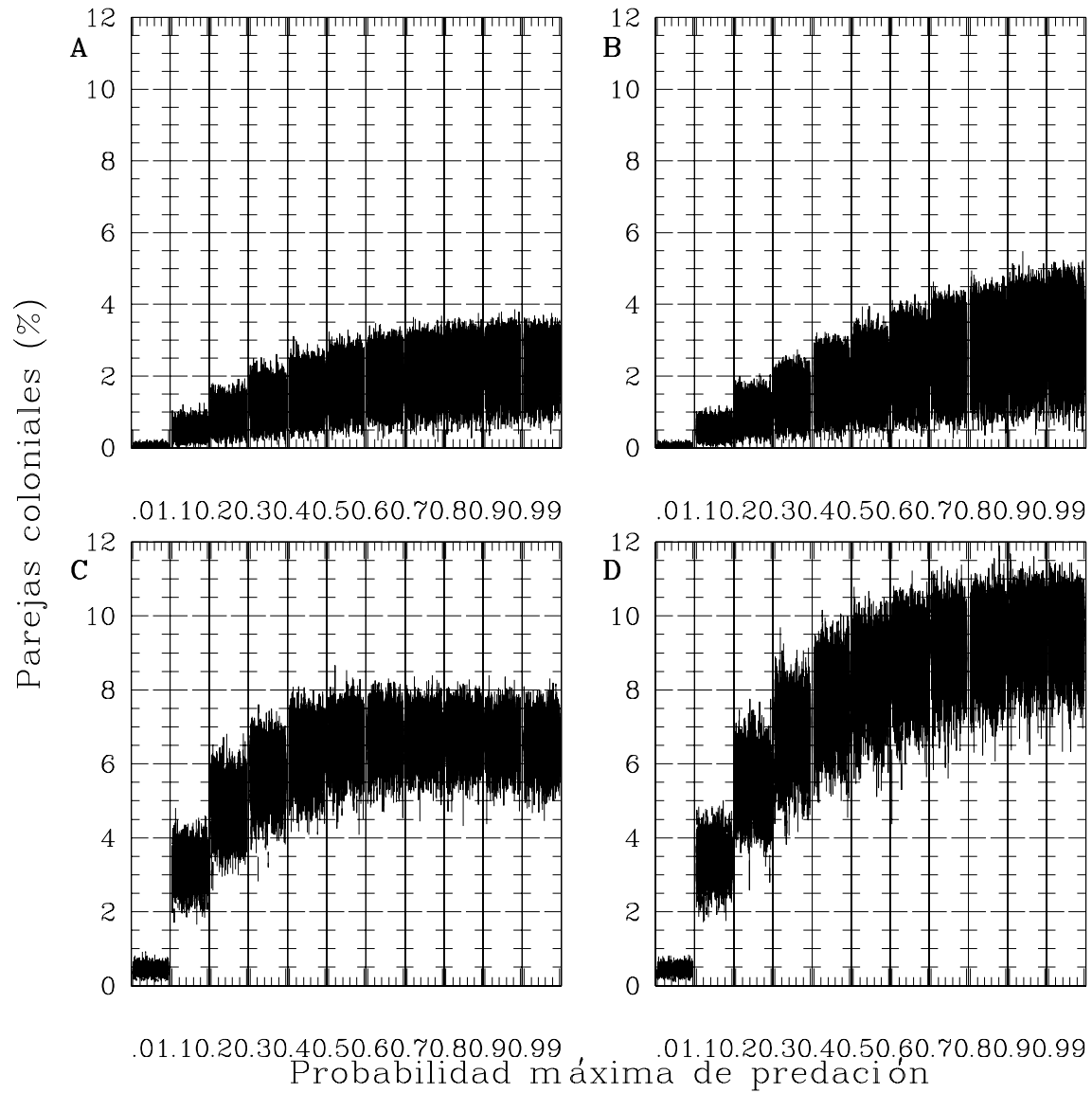


Figura 5.1: Resultados para el modelo de agregación pasiva, para $n_b = 10000$ pájaros y $n_s = 150000$ sitios de anidamiento, para predaciones máximas p_{max} que van desde 0.01 hasta 0.99. **A** y **C** muestran los casos para $\nu = 3$ y $\nu = 15$, respectivamente, sin la hipótesis de dilución en las colonias, mientras que **B** y **D** muestran los resultados para $\nu = 3$ y $\nu = 15$, respectivamente, con la hipótesis de dilución de predación en las colonias

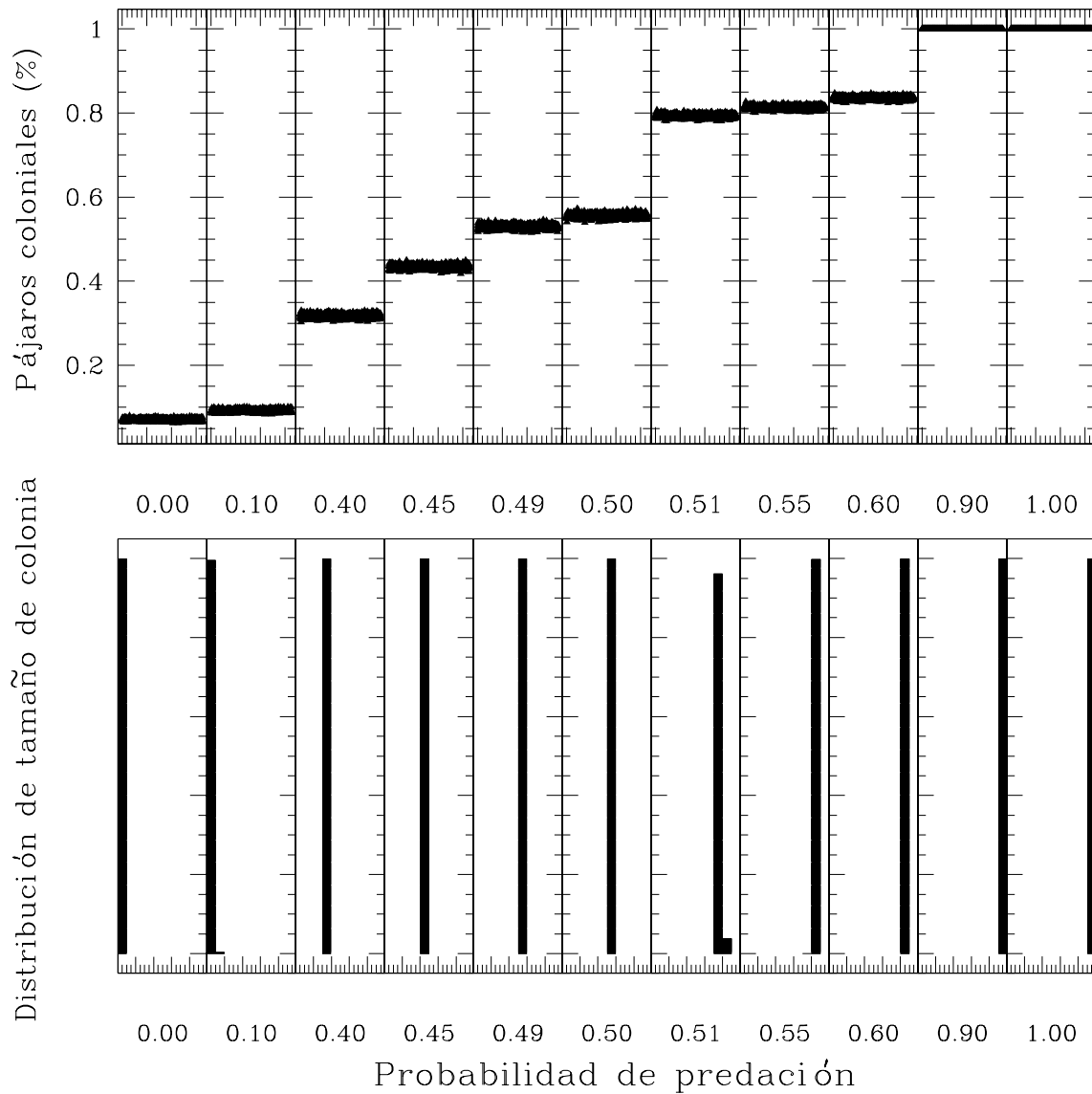


Figura 5.2: Resultados de agregaciones activas, con el esquema de puntuaciones colectivas, para $m = 2$, $s = 5$ y $N = 10000$, en el caso de $v = 9$. La parte superior de la figura muestra la evolución temporal del porcentaje de pájaros coloniales, desde $t = 1$ hasta $t = 16384$, para probabilidades de predación p desde 0 hasta 1. La parte inferior muestra la distribución del tamaño de la colonia.

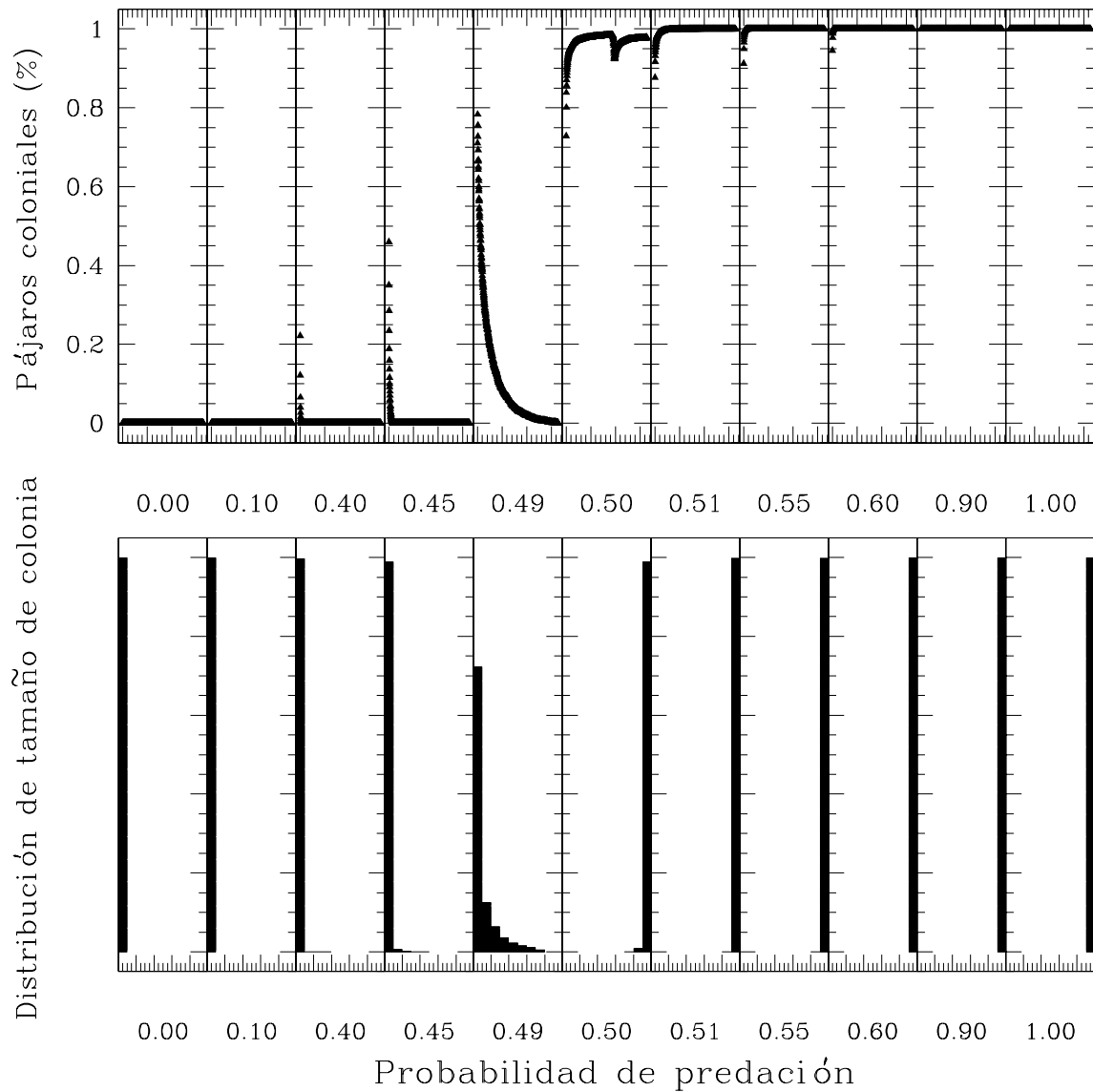


Figura 5.3: Resultados de agregaciones activas, con el esquema de puntuaciones colectivas, para $m = 2$, $s = 5$ y $N = 10000$, en el caso de $\nu \rightarrow \infty$. La parte superior de la figura muestra la evolución temporal del porcentaje de pájaros coloniales, desde $t = 1$ hasta $t = 16384$, para probabilidades de predación p desde 0 hasta 1. La parte inferior muestra la distribución del tamaño de la colonia.

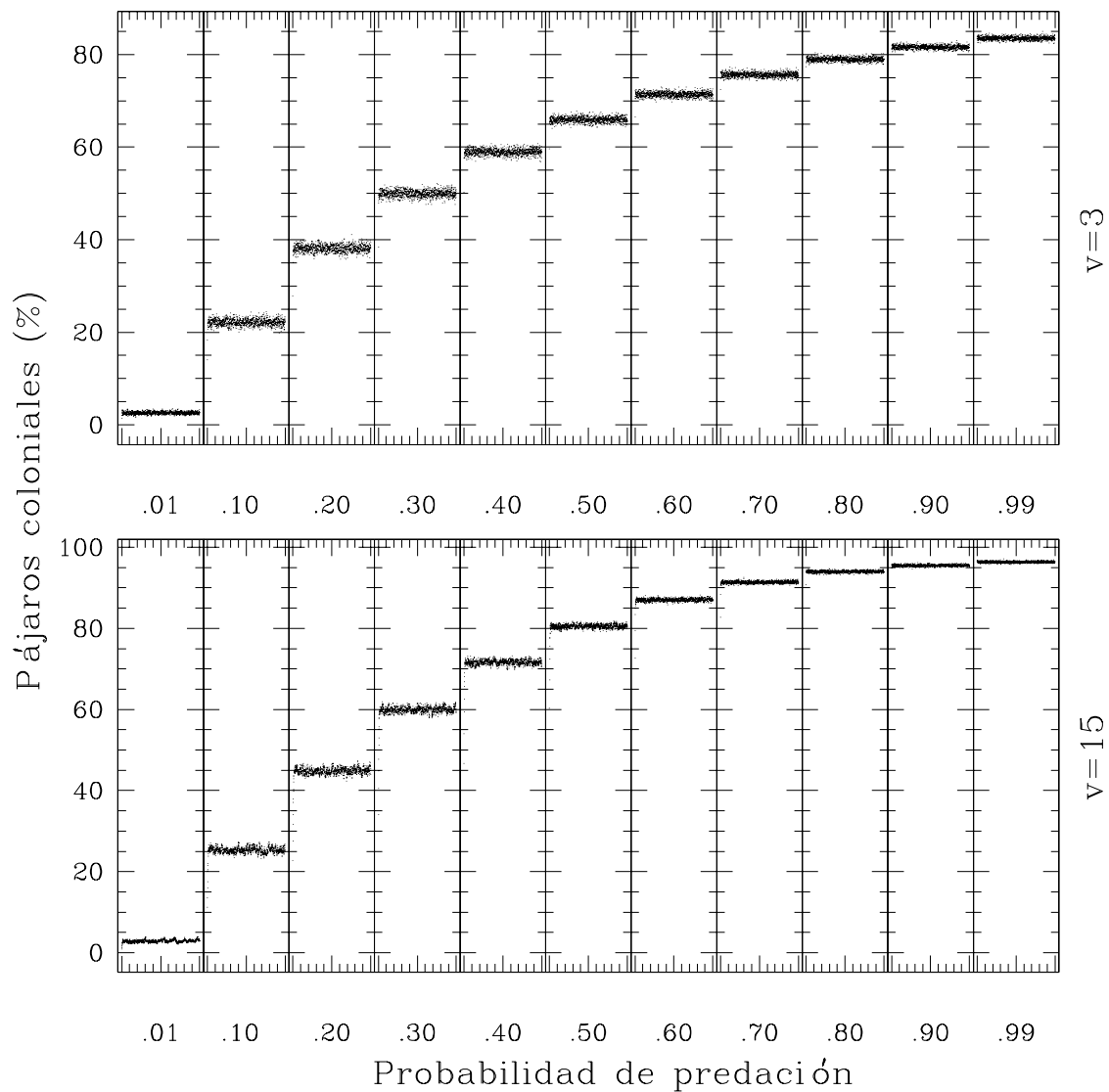


Figura 5.4: Resultados para agregación activa por el esquema de puntuaciones individuales, para memoria $m = 1$, número de estrategias por individuo $s = 4$, y número de individuos $N = 10000$. Evolución temporal desde $t = 1$ hasta $t = 10000$, para predaciones constantes en cada simulación, que van desde $p = 0.01$ hasta $p = 0.99$, para vidas $v = 3$ (figura superior) y $v = 15$ (figura inferior).

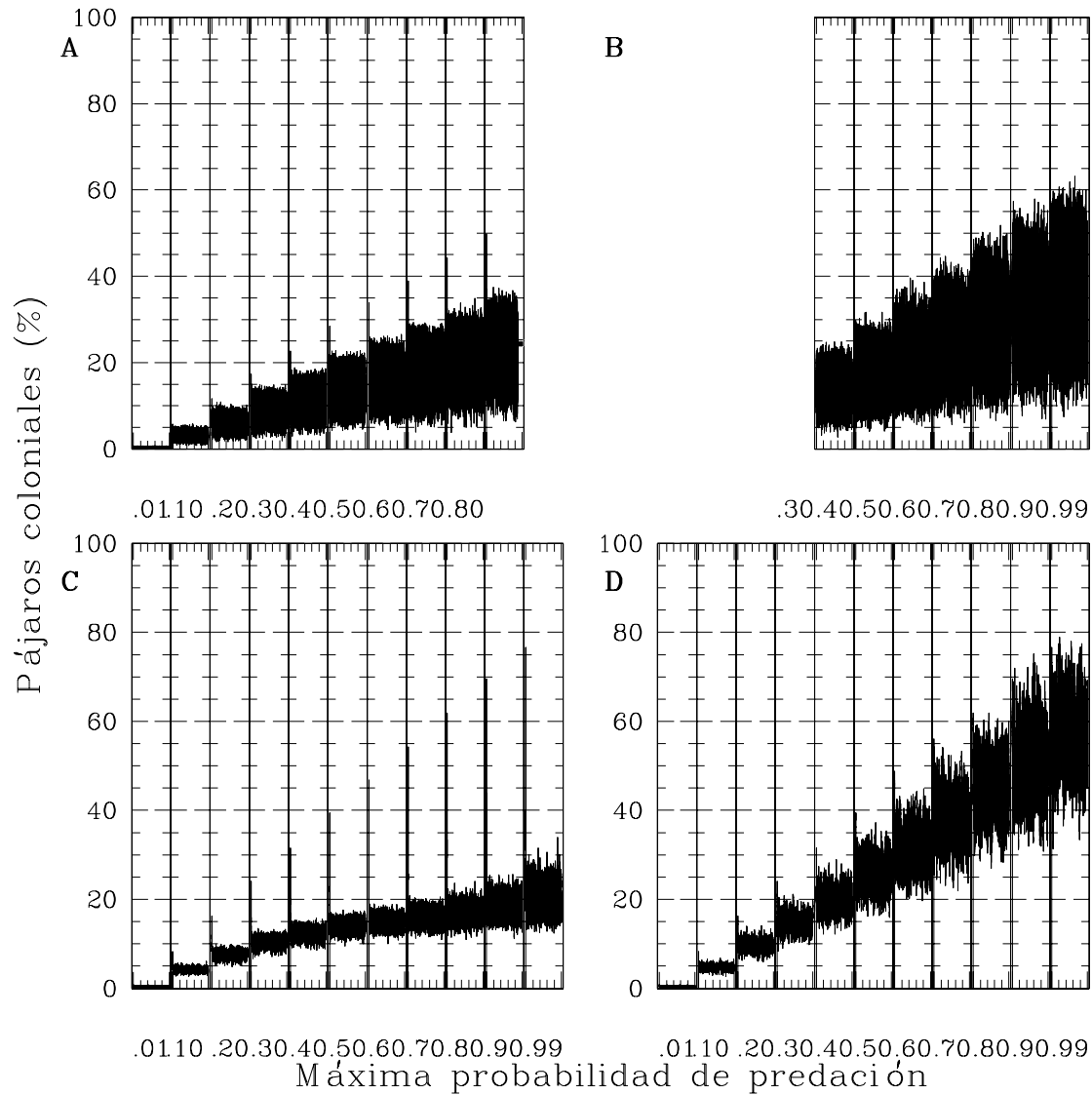


Figura 5.5: Resultados para agregación activa por el esquema de puntuaciones individuales, para memoria $m = 1$, número de estrategias por individuo $s = 4$, y número de individuos $N = 10000$. Evolución temporal desde $t = 1$ hasta $t = 10000$, para predaciones variables de 0 a p_{max} en cada simulación, que van desde $p_{max} = 0.01$ hasta $p_{max} = 0.99$, para vidas $v = 3$ (parte superior) y $v = 15$ (parte inferior).

mayor aprendizaje, y por tanto el proceso de adaptación es más eminente para $v = 15$. Estos resultados están en buen acuerdo con estudios de campo (Tella, 1996).

Hemos incluido estocasticidad en el hábitat a través de una probabilidad de predación que varía en cada temporada, variando entonces desde 0 hasta una probabilidad máxima p_{max} . Hemos comparado los resultados obtenidos para vidas cortas ($v = 3$) y vidas largas ($v = 15$) con los mismos resultados en caso de quitar la hipótesis de dilución de la predación en las colonias.

La figura 5.5 muestra los resultados para predaciones variables, tanto en el caso sin dilución (parte izquierda de la figura), como en el caso con dilución (parte derecha), para vidas promedio $v = 3$ y $v = 15$.

Los resultados sin dilución de la predación muestran que la colonialidad puede producirse gracias a la toma de decisiones individuales, como mostraban ya los resultados anteriores (figuras A y C en fig. 5.5), al compararse con los resultados producidos por agregaciones pasivas (figuras A y C en fig. 5.1). Esto se puede apreciar desde riesgos de predación muy pequeños ($p_{max} = 0.01$), y más acentuado para mayores riesgos de predación. Hay que señalar que estos resultados sin dilución muestran ya una tendencia o bias hacia la colonialidad, dado que los individuos toman una nueva decisión después de una mala época reproductora, y en ausencia de la dilución, esta decisión no influenciará la posibilidad de ser predado en las consecuentes épocas reproductoras.

Para los resultados con dilución (figuras B y D en fig. 5.5, el porcentaje de pájaros coloniales aumenta claramente en comparación a los resultados sin dilución (fig. 5.4), siendo este aumento es mayor cuanto más longeva es la especie. Como ya sucedía en los resultados de agregaciones pasivas (ver fig. 5.1), las fluctuaciones en el porcentaje de pájaros coloniales resultan mayores para menor vida y para mayores probabilidades máximas de predación.

Al ser equivalente realizar una simulación suficientemente larga, en vez de varias simulaciones cortas para el análisis de promedios, hemos preferido usar una simulación de 10,000 pasos de tiempo. La varianza en los valores de número de pájaros coloniales que pueden obtenerse en un año es la misma que la varianza en los valores obtenidos en la evolución temporal. Consideramos las diferencias significantes cuando los cambios en el valor del número de pájaros individual es mucho mayor entre simulaciones que a lo largo de un sola simulación, dado el carácter probabilístico de la predación (Buckley, 1997).

5.3.3 Modelización de la distribución de colonias

Este modelo lleva a muy diferentes distribuciones de tamaños de colonia. En general, tras un transitorio, aparecen colonias grandes que pueden crecer indefinidamente, llevando así a que la distribución esté sesgada hacia grandes tamaños. En este sentido, el modelo difiere de los anteriores. En el modelo de puntuaciones colectivas discutido en 5.2.3,

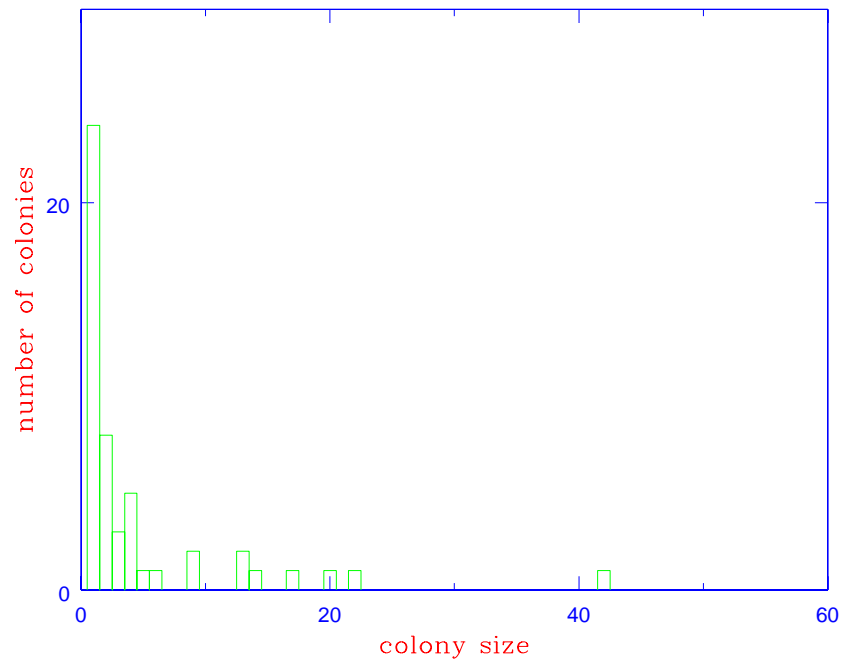


Figura 5.6: Ajuste a la distribución de colonias para una población de aproximadamente 300 parejas de *Lesser Kestrel* en Los Monegros (Tella, 1996). El número de parejas es 300 y el número de sitios disponibles es 15000 donde se pueden formar colonias. La presión de predación es $p = 0.08$, y hay una predación catastrófica $p_{cat} = 0.01$ que limita el tamaño máximo de colonia a ~ 100

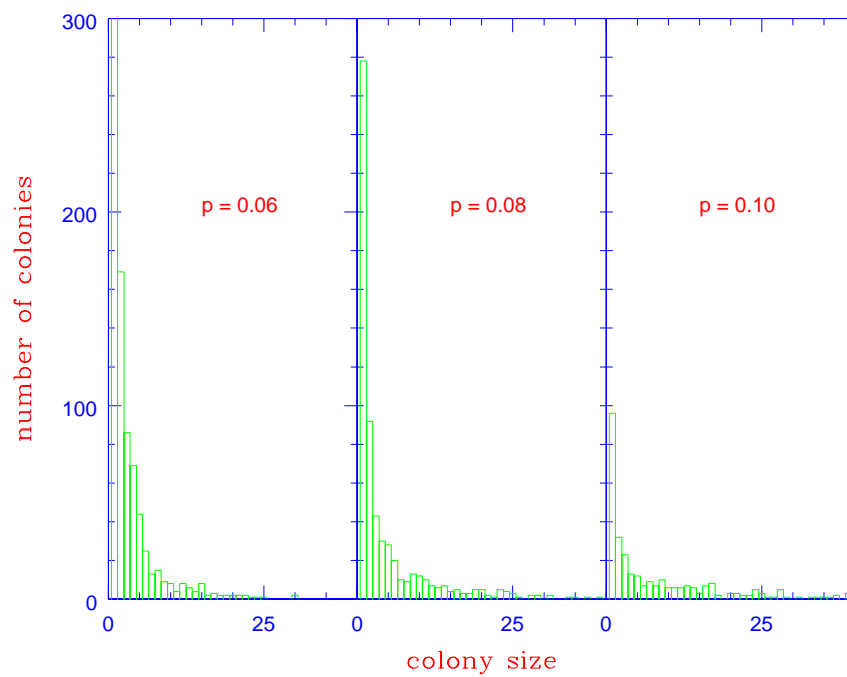


Figura 5.7: Distribuciones de colonia obtenidas para una población de 3000 parejas, a la izquierda $p = 0.06$, $p = 0.08$ en el centro y $p = 0.10$ a la derecha

el crecimiento de grandes colonias estaba limitado ya que los pájaros eran capaces de estimar el resultado colectivo resultante de un comportamiento colonial. Para el modelo de puntuaciones individuales discutido en 5.2.3, se asumía de antemano una distribución de tamaños de colonia. Combinando un esquema de puntuaciones individuales y sin imponer restricciones en la distribución de tamaños de colonia, encontramos aquí que el tamaño medio se desplaza hacia valores altos, inducido por la dilución de la predación cuanto mayor es la colonia.

Esta tendencia hacia grandes colonias, desde valores extremadamente pequeños de la probabilidad de predación, puede ayudar a explicar la existencia hoy en día de especies que forman grandes colonias, como pingüinos y otras aves marinas, sin que tenga apenas presión de predación. En muchos casos, sin embargo, existe un límite superior al tamaño que una colonia puede tener, debido a las diferentes desventajas de la colonialidad, tales como parasitismo, transmisión de enfermedades, falta de comida en las vecindades de la colonia y la mayor atracción de predadores a grandes colonias. Hemos incorporado esta posibilidad asumiendo que existen eventos catastróficos que actúan en todos los miembros de una colonia, y cuya probabilidad aumenta con el tamaño de colonia. Un efecto similar se obtiene si la probabilidad de predación incluye la posibilidad de que haya sucesos en los que toda la colonia desaparece por predación (por parte de un mamífero o gran ave).

Este modelo, incluyendo una pequeña cantidad de sucesos catastróficos que limitan el máximo tamaño de la colonia, nos permite ajustar, de forma aproximada, las distribuciones observadas de “Lesser Kestrel” en Los Monegros Tella (1996), tal y como puede verse en la figura 5.6. La presión de predación es en dicha figura $p = 0.08$, la vida media $\nu = 5$, y el ratio entre el éxito de un pájaro individual y un pájaro colonial, en la ausencia de predación, es $\Delta_i/\Delta_c = 2$. Además, asumimos una predación catastrófica $p_{cat} = 0.01$, lo que implica que las colonias no pueden crecer a tamaños mucho mayores que 100.

Cuando introducimos un límite superior al tamaño de colonia, los resultados numéricos sugieren una transición de fase de segundo orden, como en los casos discutidos en 5.2.3. Encontramos un régimen en el que la mayoría de los pájaros eligen estrategias o comportamientos individuales, y un régimen en el que la mayoría forman colonias. La diferencia principal con los casos anteriores es la probabilidad de predación crítica p_c , en la que la transición tiene lugar, y que es ahora mucho menor. Nuestros resultados sugieren que, para este modelo, $p_c \approx 0.08$. Esta disminución del valor de p_c es consistente con la mayor tendencia hacia colonialidad en esta versión del modelo. La evolución hacia un estado estacionario es muy lenta, y, para los valores de los parámetros utilizados, al menos se requieren 10^3 pasos de tiempo.

Es de interés destacar que el mejor valor de p que ajusta las distribuciones de colonia de *Lesser Kestrel* mencionadas está cerca de un valor crítico que separa los dos regímenes descritos anteriormente. Esto se aprecia mejor en la figura 5.7, donde hemos repetido los resultados que llevaban a la figura 5.6, para $p = 0.08$, y también $p = 0.06$ y $p = 0.10$, para una población de 3000 pájaros, y sin cambiar el resto de los parámetros. Estos

resultados sugieren que la hipótesis de distribución como ley de potencia realizada en el modelo de puntuaciones individuales de la sección 5.2.3 es consistente.

5.4 Conclusiones

5.4.1 Selección de hábitat, riesgo de predación y evolución hacia colonialidad

Los resultados numéricos de las agregaciones pasivas (ver secciones 5.2.2, 5.3.1 y figura 5.1) muestran que las agregaciones pueden surgir por azar, como resultado de individuos moviéndose entre posibles sitios donde anidar, sin preferencia, y como respuesta a una mala época reproductora. Este resultado está de acuerdo con la hipótesis de selección de hábitat propuesta por Wagner *et al.* (2000). Las agregaciones pueden ser un resultado colateral así de individuos en la búsqueda de comodidades tales como lugares más seguros frente al predador, y no han de ser necesariamente un beneficio para aquellos individuos que se agregan (Wagner *et al.*, 2000).

Hemos considerado la predación como la causa más común del fallo reproductor que lleva en consecuencia a la migración para la cría. No hay que olvidar la existencia de múltiples factores que se ha observado que producen un efecto similar, tales como la inundación del hábitat puede causar la falta de éxito reproductor en las colonias y afecta a la estancia del individuo en su lugar de anidamiento (Burger y Shisler, 1980; Burger, 1982). El comportamiento colonial aumenta claramente con la consideración del efecto de dilución, incluso si las colonias atraen a más predadores, como incluimos en algunas simulaciones para ver la estabilidad de las colonias.

La toma de decisiones activas por parte del individuo no hace sino reforzar dicho proceso (secciones 5.2.3, 5.3.2 y figuras 5.2, 5.3, 5.5 y 5.4). Así, la presión de predación pudo no sólo originar la colonialidad, sino además haberla reforzado posteriormente.

Estos resultados por decisiones activas del individuo muestran un claro aumento al comparar con agregaciones pasivas, y pueden explicar el importante papel de la predación en la aparición de la colonialidad tanto para hábitats con alta densidad de predadores, como con baja densidad de predadores (Forbes, 1989).

La hipótesis de predación como una de las principales causas de la colonialidad ha sido devaluada y no considerada frecuentemente, debido a la falta de comportamientos anti-predadores (tales como detección y disuasión del predador) en ciertas especies coloniales, o porque las presiones de predación observadas son suficientemente pequeñas como para no considerarlas una presión importante (ver Forbes, 1989).

Se han utilizado otros factores en contra de esta hipótesis, tales como que las colonias de

aves marinas de gran tamaño anidan en lugares libres de predación por parte de mamíferos (Clode, 1993). Los estudios que tan sólo utilizan la situación de la colonia actual han de tomarse con precaución, debido a que la selección ha podido forzar hacia la única existencia de colonias libres de predadores (e.g., Anderson, 1991), y así una baja incidencia de predación sólo refleja la actual habilidad del anidamiento colonial en evitar la predación. A esto se añade que la densidad de predadores y su eficacia en las colonias puede haber cambiado considerablemente con el tiempo, y en caso de que la colonialidad apareciera como respuesta a la predación, esta conducta puede mantenerse al reducirse la presión de predación (Forbes, 1989).

Las bajas presiones de predación observadas hoy en día pueden ser el resultado de cambios en la abundancia de predadores y de pájaros anidando en lugares libres de predadores (Forbes, 1989), pero la presión de predación puede cambiar y aumentar en ambos casos. Esto se ha observado en las colonias de aves marinas, que durante décadas anidaron en lugares seguros frente al predador, y que han disminuido en tamaño e incluso desaparecido tras la llegada de un predador (Burger, 1982; Bertram, 1995; Birkhead y Nettleship, 1995; Craik, 1997; Gaston y Masselink, 1997; Penloup *et al.*, 1997; Burger *et al.*, 1994).

5.4.2 Aprendizaje y vida media de las especies modelo

Tanto las agregaciones pasivas individuales como el posterior reinfuerzo de la colonialidad a través de las decisiones activas, por cualquiera de los esquemas de puntuación, son más claras para especies modelo con mayor vida. Estos resultados están de acuerdo con el hecho de que la colonialidad parece prevalecer en especies de mayor vida que en las de menor vida (Rolland *et al.*, 1998). Las aves de mayor vida, al ser predadas un número mayor de veces en promedio que un ave de vida corta, tienen entonces una mayor probabilidad de cambiar de sitio de anidamiento y eventualmente formar una colonia (para las agregaciones pasivas). Además, parece cada vez más claro que los individuos adquieren una memoria sobre su experiencia (e.g., Bednekoff *et al.*, 1997), y en consecuencia consideran las posibles alternativas y eligen aquella que creen que tendrá mayor éxito, o evitando aquellas opciones por las que no tengan preferencia, a través de proceso de información y de la toma de decisiones (“decision making”) (Dukas, 1998; Griffin, 1988). De esta forma, pueden no sólo utilizar su experiencia inmediata sino también la acumulada, para la posterior toma de decisiones (Southern *et al.*, 1985; Bollinger y Gavin, 1989; Thompson y Hale, 1988; Oro *et al.*, 1999; Serrano *et al.*, 2001). Esto indica cierto grado de memoria individual sobre épocas de reproducción con éxito. La colonialidad puede haber sido así reforzada en especies de larga vida, por la mayor experiencia de reproducción acumulada. Esto también explica una menor fluctuación en el porcentaje de pájaros coloniales, al trabajar con predación variable, para estas especies de mayor vida. Como se sabe que sucede en el reconocimiento de enemigo y posterior la respuesta (Smith *et al.*, 1984; Conover, 1987; McLean y Rhodes, 1991), la habilidad de adquirir respuestas

adaptativas en el comportamiento requieren un cierto periodo de tiempo.

Los resultados obtenidos son así coherentes con las observaciones actuales de los patrones a la hora de anidar que siguen aves facultativamente coloniales, i.e. aquellas que anidan tanto en colonias como en solitario (Brown *et al.*, 1990), así como con la variabilidad entre épocas reproductoras y entre poblaciones en el porcentaje de individuos coloniales (Wiklund y Andersson, 1994; Hogstad, 1995).

Así, estos resultados sugieren que la selección por predación del comportamiento colonial pudo desarrollarse en un período corto de tiempo, al ser un factor cultural (adaptativo) y no genético (Arroyo, 1995).

5.4.3 Relevancia de otros factores en la evolución hacia la colonialidad

Hemos mostrado así como la presión de predación puede conducir hacia el comportamiento colonial, teniendo en cuenta que esta hipótesis ha sido denegada en los últimos años. Sin embargo, es cierto que este análisis basado en esta única presión, como cualquier análisis con un solo factor, puede ser considerado excesivamente simple como para explicar la diversidad de caracteres coloniales en aves (Wittenberger y Hunt, Jr., 1985), y por tanto, no queremos excluir que otros factores pudieron estar involucrados en la evolución de la colonialidad en aves, y cuyo peso específico depende de la ecología y de las estrategias vitales de cada especie. Además, diversos factores actúan en conjunto y posiblemente interactuando, lo cual puede explicar la existencia de especies estrictamente coloniales (i.e., que no presentan dualidad solitario-colonial).

El uso de colonias como centro de información, o alguna otra conducta relacionada con la mejora en la obtención de alimento, conduce hacia la colonialidad (ver Brown y Brown, 1996). Este uso puede desarrollarse también tras la aparición del comportamiento colonial (Buckley, 1997), y posteriormente promover la toma de decisiones activas por los individuos para el anidamiento colonial. La atracción de conespecíficos (Burger, 1988; Smith y Peacock, 1990; Reed y Dowson, 1993; Serrano *et al.*, 2001) puede también reforzar este tipo de anidamiento, a través de la obtención de información gracias a la presencia de conespecíficos en ciertas colonias, lo cual puede indicarles cuán ventajoso es un determinado “patch” para anidar y criar en él o frente a la presencia de predadores (Forbes y Kaiser, 1994), y así, colonias mayores pueden tener mayor capacidad de atracción que la que sería de esperar sin considerar el tamaño de la misma, como sucede si los pájaros eligen sitio basados en la distribución de recursos (Brown y Rannala, 1995). De la misma forma, la colonialidad puede reforzar la diversidad en la elección de pareja y los mecanismos de decisión de ésta que tienden a agregar individuos entorno aquellos con mayor calidad (Danchin y Wagner, 1997). Estos dos mecanismos, atracción por conespecíficos y atracción hacia una pareja, podrían ser incluidos en los modelos desarrollados, y una mayor atracción de individuos por parte de las colonias sería de esperar que tan sólo por

la observación de la bondad de la colonia para criar en ella. Por tanto, la dilución de la presión de predación combinada con la posibilidad de mayores colonias, resultaría en un posible dominio del comportamiento colonial, como sucedía ya en el modelo presentado en la sección 5.2.4.

Otro mecanismo introducido recientemente por Danchin y Wagner (1997), es el de la toma de decisión solitario-colonial basándose en el éxito reproductor de conespecíficos en otras colonias y evaluar así la calidad de estas otras colonias, para decidir posteriormente en qué colonia anidar. Esta hipótesis tenía base empírica previa, como se muestra en los trabajos de Brown *et al.* (2000); Danchin *et al.* (1998). Es de esperar que este mecanismo reforzase el comportamiento colonial en nuestros modelos, ya que los individuos tenderían a agregarse en colonias gracias a sus ventajas para la cría frente al predador (por dilución) y a ventajas para encontrar alimento.

Por último, hemos mostrado como la presión de predación puede explicar la evolución hacia la colonialidad en aves, pero otros factores han de ser tomados en consideración, principalmente en aquellas especies estrictamente coloniales. Las conclusiones principales y más claras que se derivan de nuestros resultados son, primero, que otros factores diferentes y no la predación han de contribuir para la aparición de la colonialidad en especies sometidas a una baja presión de predación (y no sólo actualmente, sino durante su evolución a este comportamiento) así como en aquellas especies de vida corta.

Sumario y Conclusiones

El objetivo principal de la presente tesis ha sido la modelización de la colonialidad en aves como resultante de la presión selectiva de la predación. Para ello, hemos expuesto primero el modelo del juego de la minoría, técnica que luego hemos utilizado para dicho objetivo. Los capítulos 2, 3 y 5 son trabajos originales, mientras que el capítulo 4 es una introducción al comportamiento colonial en aves.

De esta forma, en el capítulo 1 hemos situado el origen del juego de la minoría, como modelo multi-agente resultante de los primeros trabajos interdisciplinarios entre físicos y economistas. Esta tendencia se ha visto impulsada desde los años ochenta, donde, tras la “moda” del caos, aparecen los autómatas celulares y reaparecen los estudios en sistemas complejas, empezando a ser considerados como disciplina. La atención que dichos sistemas reciben en esos años no resulta en vano, ejemplo de lo cual es la creación en los Estados Unidos del Santa Fe Institute en 1984. Este centro es una pieza clave en el impulso que reciben los estudios interdisciplinarios, dada la interacción que en el cual se da entre biólogos, físicos, economistas, matemáticos, científicos de la computación y otras disciplinas. El economista W. Brian Arthur, con interés en el estudio de la economía como un sistema con múltiples equilibrios, así sobre cual es el camino que lleva a cualquiera de los múltiples estados finales, en contraposición a la visión clásica de un único equilibrio estable, aprovechó la interacción con John H. Holland, experto en algoritmos genéticos, para idear un sistema basado en agentes de mercado con unos predictores que utilizan según su funcionamiento. Este es el origen del problema del bar “El Farol”, un problema que modeliza el aprendizaje de un conjunto de agentes a través de un mecanismo de prueba y error. Si los predictores que cada agente tiene resultan demasiado ineficientes, los agentes generarán otros predictores nuevos que los reemplacen. Los mecanismos en los que se basa, son los llamados racionalidad limitada y razonamiento inductivo. Este es uno de los modelos que más llama la atención de un grupo de físicos, liderados por el recientemente fallecido Per Bak.

Así, en 1997 Damien Challet y Yi-Cheng Zhang proponen el “Minority Game”, que a lo largo de esta tesis hemos denominado juego de la minoría, que utiliza estos dos mecanismos en los que se basa el problema del bar “El Farol” para realizar una definición más clara de predictores. Este es el modelo que hemos introducido y analizado en el capítulo 2, donde hemos introducido el juego de la minoría, donde un conjunto de N agentes con me-

moria m y s estrategias para su uso (el equivalente a los predictores de W. Brian Arthur) utilizan una información común a todos los N agentes para tomar una decisión en cada paso de tiempo. De esta forma, la variable del sistema que describe la eficiencia global de los agentes es la desviación cuadrática media σ del número de agentes que toman una de las dos posibles decisiones, si consideramos que el sistema es más eficiente cuantos más agentes están en la minoría. Las fases del sistema se describen según la relación número de agentes N y el parámetro de orden que describe el sistema $\rho = 2^m/N$. Un estudio detallado de las distribuciones obtenidas en la fase simétrica del juego se presenta, en las que se aprecia claramente el efecto crowd-anticrowd que sucede en dicha fase, así como la robustez de dicho efecto. De forma breve, introducimos la interpretación presentada en de Cara *et al.* (1999), paralela a la presentada por Johnson *et al.* (1999a) de crowds y anticrowds. La transición de fase del juego de la minoría se han descrito en función de técnicas de vidrios de espín, siendo el trabajo de Heimel y Coolen (2001) el que presenta mayor detalle, dada que al usar técnicas de funcional generador de Dominicis, permite describir las propiedades dinámicas del sistema, que en una de sus fases está fuera de equilibrio. En dicho capítulo se presentan además la resultante del cambio de la función de pago en las distribuciones resultantes, así como un estudio del juego de la mayoría, que resulta no trivial. El juego de la minoría destaca así como un sistema altamente frustrado para un amplio rango de valores de m y N , y esta frustración permanece incluso para el caso en el que todos intentan jugar a estar en el grupo mayoritario.

El capítulo 3 presenta una variación clave para el juego de la minoría, y que elimina parte de la frustración de dicho juego. La fase frustrada del juego de la minoría se debe a la alta semejanza entre agentes, es decir, dado que la cantidad total de estrategias es 2^{2^m} , si N es relativamente grande y m es más bien pequeño, para valores pequeños de s , los agentes solaparán con frecuencia en sus decisiones, dado que la información que usan para tomar decisiones es la misma para todos los agentes. Así, en este capítulo, analizamos el juego de la minoría con información individual, de forma que hay mayor diferencia entre los agentes, y la eficiencia del sistema es mayor en un amplio rango de valores de N y m . Además, hemos estudiado el caso en el que los agentes utilizan ambas informaciones, que es más eficiente que el juego de la minoría original, y además tiene una rica estructura, que parece indicar que el juego de la minoría original y el definido por el uso de información individual pertenecen a dos clases distintas de universalidad, dado el distinto scaling que muestran. Juntos con estos resultados, claves para la aplicación en comportamiento animal, presentamos además el juego de la minoría en una red (en el caso presentado, unidimensional), en el que los agentes juegan intentando estar en la minoría de su grupo local. Destaca de esta versión del modelo los altos porcentajes de agentes que pueden ganar en promedio, así como la frustración intrínseca que aparece de nuevo al estudiar los patrones espacio-temporales que se forman. Por último, hemos introducido en este capítulo unos recientes resultados de un juego de la minoría en el que un número de agentes toman la misma decisión cada paso de tiempo, independientemente de la información que tienen y de lo bien o mal que esto les resulte. Esto parece equivalente a introducir un campo magnético en el sistema, y la fase más frustrada o más ineficiente del juego

gana con una pequeña proporción de este tipo de agentes. Para comparar, hemos realizado simulaciones en las que los agentes utilizan información aleatoria, y que para valores de $\rho < \rho_c$ parecen coincidir casi exactamente hasta que el sistema está dominado por esta fracción de agentes fijos. Dados los recientes análisis de Marsili y Challet (2001), una aproximación a esta variación por técnicas de vidrios de espín parece adecuada para explicar estos resultados.

El capítulo 4 es una introducción al problema de la colonialidad en aves, es decir, al comportamiento que siguen ciertas especies y poblaciones de aves cada época de cría de anidar en una colonia, frente a anidar de forma aislada. Este es un problema complejo, sin que hasta ahora se haya encontrado una explicación evolutiva al proceso. Los métodos tradicionales se han basado en un análisis económico, es decir, en un análisis de los costes y beneficios que esta forma de cría tiene. De forma reciente, las hipótesis de la colonia como centro donde las aves seleccionan comodidades, tales como hábitat o ventajas a la hora de emparejarse. En este capítulo introducimos entonces los factores considerados a la hora de realizar un análisis económico de costes y beneficios. Una de las hipótesis más antiguas es que la colonialidad se da en lugares donde la distribución de recursos es altamente heterogénea, es decir, son pocos los lugares buenos para anidar, o donde se dan recursos alimenticios en el entorno. La falta de lugares disponibles para anidar lleva a las aves a agregarse y, consecuentemente, a poder obtener las ventajas de la agregación. La colonia como centro de información es una hipótesis introducida por Ward y Zahavi (1973), y a pesar de la atención recibida, es incapaz por sí misma de explicar la colonialidad. Esta hipótesis afirma las ventajas que las aves obtienen de la agregación, no siempre en la colonia, sino a veces en lugares donde los pájaros se reúnen en un período del día, a través de la información que pueden recibir de otros conespecíficos sobre áreas en las que obtener recursos alimenticios. Las objeciones recibidas por esta hipótesis parecen indicar que en ningún caso explica por sí misma la colonialidad, aunque sí parece cierto que la información obtenida de conespecíficos es una ventaja que mejora la competición por el alimento en el entorno de la colonia. Recientemente, Richner y Heeb (1996) propusieron la hipótesis de la colonia como centro de reclutamiento. Esta hipótesis se ha considerado muchas veces como un subconjunto de la hipótesis de la colonia como centro de información. La principal diferencia es que la colonia no se reclama como resultante de la hipótesis del centro de reclutamiento, en la que los individuos obtienen beneficios al forrajear con otros, y dejan de forrajear con ellos en caso de dejar de obtener beneficios. Es decir, la colonia como centro de reclutamiento se basa en la prospección en grupo más que en la información que se obtiene de estar en grupo. Uno de los factores clásicamente considerado como principales en la evolución hacia la colonialidad es la predación, es decir, el menor efecto que un individuo tiene si anida en colonia frente a anidar en grupo. Las formas en que la predación se ve reducida son varias, y van desde una mayor detección de los predadores en la colonia, los efectos de acoso y disuasión por parte de los individuos adultos principalmente, y el clásico factor de dilución de la predación, por el que los individuos en la colonia tienen un menor riesgo de ser predados. Por contra, anidar en colonia tiene la desventaja de que se produce una mayor atracción de predadores

hacia la colonia. El factor predación es uno de los más debatidos en la literatura, y aunque parece claro que los pájaros se benefician de la agregación ante los predadores, no se ha encontrado una correlación clara entre exposición a predadores y colonialidad. Factores añadidos al anidamiento en colonia son una mayor transmisión de parásitos y enfermedades, que no se da en anidamientos territoriales (aislados), así como los costes energéticos que conlleva la poliginia o copulaciones extramaritales en la colonia, y la adopción de polluelos que hembras de la colonia han de hacer de pollos que no son suyos. Por último, se introducen en este capítulo la hipótesis reciente de la colonialidad como resultante de una selección de hábitat y mayor probabilidad de emparejamiento, que se basa en la selección de comodidades que las aves pueden realizar.

Por último, en el capítulo 5, hemos introducido un modelo para intentar explicar el papel relevante de la predación en la colonialidad, que tras la introducción de las hipótesis basadas en selección de hábitat, ha sido despreciado. Para ello, hemos utilizado el modelo presentado en el capítulo 3 en el que los individuos utilizan su información individual en vez de la información colectiva, además de que ahora las estrategias de los individuos obtienen una puntuación en función de su éxito reproductor, que no depende del resto de los individuos, sino de la predación menor que pueden sufrir por parte de ratones y serpientes, y que resultan en la destrucción de los huevos de la pareja, y en un éxito reproductor nulo. Nuestras simulaciones indican como la colonialidad puede ser la resultante de la predación. Hemos considerado que las agregaciones pueden originarse por un proceso aleatorio por el cual más de una pareja anida en el mismo sitio. Considerando el efecto de dilución como el factor principal que reduce la predación en la colonia, de forma inversamente proporcional al tamaño de la colonia, mostramos como el grado de colonialidad de la especie aumenta con la presión de predación, y el proceso de adaptación por el cual los individuos deciden entre solitario o colonial fomenta claramente este grado de colonialidad. Además, nuestros resultados parecen mostrar claramente como el proceso de aprendizaje se da más claramente en aves con mayor vida media, lo cual está de acuerdo con estudios de campo y estudios filogenéticos, y con la posibilidad de que los individuos adquieran una memoria sobre su experiencia. A pesar de la relevancia biológica que nuestros resultados parecen tener a la hora de explicar la colonialidad como un proceso de adaptación ante la predación, no podemos por ello dejar de considerar los otros múltiples factores que actúan en este proceso, así como que todos estos factores actúan en conjunto, y es por ello que no es fácil encontrar uno claro que explique la colonialidad de manera aislada.

Esperamos con estos resultados haber contribuido a entender el juego de la minoría, claro ejemplo de sistema complejo, además de las múltiples variaciones con características nada triviales. Con nuestra contribución en la única aplicación biológica, para nuestro conocimiento, del juego de la minoría, esperamos atraer a otros físicos a este tipo de aplicaciones a otros campos, que son todo un campo abierto (Guinea *et al.*, 2003).

Bibliografía

- Alexander, R. D. (1971), *The search for an evolutionary philosophy of man*, R. Soc. Victoria Proc. **84**, 99–120.
- Alexander, R. D. (1974), *The evolution of social behavior*, Ann. Rev. Ecol. Syst. **5**, 325–383.
- Anderson, D. J. (1991), *Apparent predator-limited distribution of galápagos red-footed boobies sula sula*, Ibis **133**, 26–29.
- Anderson, P., K. Arrow y D. Pines (eds.) (1988), *The economy as an evolving complex system*, vol. 5 of *Santa Fe Institute studies in the science of complexity*, Addison-Wesley & co, Reading, Massachusetts.
- Arroyo, B. (1995), *Breeding ecology and nest dispersion of montagus harrier Circus pygargus in central Spain*, Ph.D. thesis, University of Oxford.
- Arthur, W. B. (1988), *Self-reinforcing mechanisms in economics*, in P. W. Anderson, K. J. Arrow y D. Pines (eds.), *The economy as an evolving complex system*, vol. 5 of *Santa Fe Institute studies in the science of complexity*, Addison-Wesley & co, Redwood City, pp. 9–31.
- Arthur, W. B. (1994), *Inductive reasoning and bounded rationality*, American Economists Association Papers and Proceedings **84**, 406–411.
- Arthur, W. B., S. N. Durlauf y D. A. Lane (eds.) (1997), *The economy as an evolving complex system II*, Santa Fe Institute studies in the science of complexity, Addison-Wesley & co, Reading, Massachusetts.
- Axelrod, R. (ed.) (1984), *The evolution of cooperation*, Basic Books.
- Bak, P. y K. Sneppen (1993), Phys. Rev. Lett. **74**, 4083–4086.
- Bak, P., C. Tang y K. Wiesenfeld (1987), *Self-organized criticality: An explanation of the 1/f noise*, Phys. Rev. Lett. **59**, 381–384.
- Beauchamp, G. y L. Lefebvre (1988), *Food finding in colonially nesting birds.*, J. Theor. Biol **132**, 357–368.

- Bednekoff, P. A., R. P. Balda, A. C. Kamil y A. G. Hile (1997), *Long-term spatial memory in four seed-catching corvid species*, *Animal Behavior* **53**, 335–341.
- Beletsky, L. D. y G. H. Orians (1991), *Effects of breeding experience and familiarity on site fidelity in female red-winged blackbirds*, *Ecology* **72**, 787–796.
- Bellinato, F. y G. Bogliani (1995), *Colonial breeding imposes increased predation: experimental studies with herons*, *Ethol. Ecol. Evol.* **7**, 347–353.
- Bertram, B. C. R. (1980), *Vigilance and group size in ostriches*, *Animal Behavior* **28**, 278–286.
- Bertram, D. F. (1995), *The roles of introduced rats and commercial fishing in the decline of ancient murrelets on langara island, british columbia*, *Conservation Biology* **9**, 865–872.
- Birkhead, T. R. (1985), *Coloniality and social behaviour in the atlantic alcidae*, in D. N. Nettleship y T. R. Birkhead (eds.), *The Atlantic alcidae*, Academic Press, London, pp. 355–382.
- Birkhead, T. R. y D. N. Nettleship (1995), *Arctic fox influence on a seabird community in labrador: a natural experiment.*, *Wilson Bulletin* **107**, 397–412.
- Blanco, G. y J. L. Tella (1999), *Communal roosting in choughs*, *Animal Behavior* **57**, 1219–1217.
- Bollinger, E. K. y T. A. Gavin (1989), *The effects of site quality on breeding-site fidelity in bobolinks*, *Auk* **106**, 584–594.
- Broom, D. M., W. J. A. Dick, C. E. Johnson, D. I. Sales y A. Zahavi (1976), *Pied wagtail roosting and feeding behaviour*, *Bird Study* **23**, 267–280.
- Brown, C. R. y M. B. Brown (1996), *Coloniality in the Cliff Swallow*, The University of Chicago Press, Chicago.
- Brown, C. R. y M. B. Brown (2001), *Avian coloniality*, in *Current Ornithology*, vol. 16, Plenum Press, New York, pp. 1–82.
- Brown, C. R., M. B. Brown y E. Danchin (2000), *Breeding habitat selection in cliff swallows: the effect of conspecific reproductive success on colony choice*, *Journal of Animal Ecology* **69**, 133–142.
- Brown, C. R. y B. Rannala (1995), *Colony choice in birds: models based on temporally invariant site quality*, *Behavioural Ecology and Sociobiology* **36**, 221–228.
- Brown, C. R., B. J. Stutchbury y P. D. Walsh (1990), *Choice of colony size in birds*, *Trends Ecol. Evol.* **5**, 398–403.

- Brunton, D. (1997), *Impacts of predators: center nests are less successful than edge nests*, *Condor* **99**, 372–380.
- Buckley, N. J. (1997), *Spatial-concentration effects and the importance of local enhancement in the evolution of colonial breeding in seabirds*, *American Naturalist* **149**, 1091–1120.
- Bunin, J. S. y J. S. Boates (1994), *Effects of nesting location on breeding success of arctic terns on machias seal island*, *Can. J. Zool.* **72**, 1841–1847.
- Burger, J., y M. Gochfeld (1991), *The Common Tern: Its Breeding Biology and Social Behavior*, Columbia University Press, New York.
- Burger, J., y M. Gochfeld (1994), *Predation and effects of human on island-nesting seabirds*, in D. N. Nettleship, J. Burger y M. Gochfeld (eds.), *Seabirds on islands. Threats, Case Studies and Action Plans*, vol. 1 of *BirdLife Conservation Series*.
- Burger, J. (1981), *A model for the evolution of mixed-species colonies of ciconiiformes.*, *Quarterly Review of Biology* **56**, 143–167.
- Burger, J. (1982), *The role of reproductive success in colony-site selection and abandonment in black skimmers (rynchops niger)*, *Auk* **99**, 109–115.
- Burger, J. (1984), *Colony stability in least tern*, *Condor* **86**, 61–67.
- Burger, J. (1988), *Social attraction in nesting least terns: effects of numbers, spacing and pair bonds*, *Condor* **90**, 575–582.
- Burger, J. y J. Shisler (1980), *Colony and nest site selection in laughing gulls in response to tidal flooding*, *Condor* **82**, 251–258.
- Caraco, T., S. Martindale y H. R. Pulliam (1980), *Avian flocking in the presence of a predator*, *Nature* **285**, 400–401.
- Cavagna, A. (1999), *Irrelevance of memory in the minority game*, *Phys. Rev. E* **59**, R3783–R3786.
- Cavagna, A. (2000), *Comment on “adaptive competition, market efficiency, and phase transitions”*, *Phys. Rev. Lett.* **84**, 1058.
- Cavagna, A., J. P. Garrahan, D. Sherrington y I. Giardina (1999), *Thermal model for adaptive competition in a market*, *Phys. Rev. Lett.* **83**, 4429–4432.
- Cavagna, A., J. P. Garrahan, D. Sherrington y I. Giardina (2000), *Comment on “thermal model for adaptive competition in a market” - cavagna et al. reply*, *Phys. Rev. Lett.* **85**, 5009.

- Challet, D. y M. Marsili (1999), *Phase transition and symmetry breaking in the minority game*, Phys. Rev. E **60**, R6271–R6274.
- Challet, D., M. Marsili y R. Zecchina (2000a), *Comment on “thermal model for adaptive competition in a market”*, Phys. Rev. Lett. **85**, 5008.
- Challet, D., M. Marsili y R. Zecchina (2000b), *Statistical mechanics of systems with heterogeneous agents: Minority games*, Phys. Rev. Lett. **84**, 1824–1827.
- Challet, D., M. Marsili y Y.-C. Zhang (2000c), *Modeling market mechanism with minority game*, Physica A **276**, 284–315.
- Challet, D., M. Marsili y Y.-C. Zhang (2001), *Minority games and stylized facts*, Physica A **299**, 228–233.
- Challet, D. y Y.-C. Zhang (1997), *Emergence of cooperation and organization in an evolutionary game*, Physica A **246**, 407–423.
- Challet, D. y Y.-C. Zhang (1998), *On the minority game: analytical and numerical studies*, Physica A **256**, 514–532.
- Clobert, J., E. Danchin, A. A. Dhondt y J. D. Nichols (eds.) (2001), *Dispersal*, Oxford University Press.
- Clode, D. (1993), *Colonially breeding seabirds: predators or prey?*, Trends Ecol. Evol. **8**, 336–338.
- Collias, N. E. y E. C. Collias (1969), *Size of breeding colony related to attraction of mates in a tropical passerine bird*, Ecology **50**, 481–488.
- Conover, M. R. (1987), *Acquisition of predator information by active and passive mobbers in ring-billed gull colonies*, Behaviour **102**, 41–57.
- Coulson, J. C. y F. Dixon (1979), *Colonial breeding in sea-birds*, in *Biology and Systematics of Colonial Organisms*, Academic Press, New York, pp. 445–458.
- Craik, C. (1997), *Long-term effects of north american mink mustela vison on seabirds in western scotland*, Bird Study **44**, 303–309.
- Crook, J. H. (1964), *The evolution of social organization and visual communication in the weaver birds (ploceinae)*, Behaviour Suppl. **10**, 1–178.
- Danchin, E., T. Boulinier y M. Massot (1998), *Conspecific reproductive success and breeding habitat selection: implications for the study of coloniality.*, Ecology **79**, 2415–2428.
- Danchin, E. y R. Wagner (1997), *The evolution of coloniality: the emergence of new perspectives*, Trends Ecol. Evol. **12**, 342–347.

- Danchin, E. y R. Wagner (1999), *Commodity selection and coloniality: exaggerated traits are produced by processes of choice*, Proc. 22nd Internatl. Ornithol. Cong. , 1290–1292.
- Darling, F. F. (1938), *Bird flocks and the breeding cycle*, Cambridge University Press, Oxford.
- Davison, M. y D. McCarthy (1987), *The matching law: a research review*, Lawrence Erlbaum Associates, Hillsdale, N.J., USA.
- de Cara, M. A. R., O. Pla y F. Guinea (1999), *Competition, efficiency and collective behavior in the “el farol” bar model.*, Eur Phys. J. **B 10**, 187–191.
- de Cara, M. A. R., O. Pla y F. Guinea (2000), *Learning, competition and cooperation in simple games*, Eur Phys. J. **B 13**, 413–416.
- de Cara, M. A. R., O. Pla y F. Guinea (2002), *Adaptive learning and coloniality in birds* Nlin.A0/0207055.
- Dow, H. y S. Fredga (1983), *Breeding and natal dispersal of the goldeneye, bucephala clangula*, Journal of Animal Ecology **52**, 681–695.
- Dubois, F., F. Cezilly y M. Pagel (1998), *Mate fidelity and coloniality in waterbirds: a comparative analysis*, Oecologia **116**, 433–440.
- Dukas, R. (1998), *Cognitive ecology. The evolutionary ecology of information processing and decision making*, Oxford University Press, Oxford, UK.
- Elliot, R. D. (1985), *The exclusion of avian predators from aggregations of nesting lapwings*, Animal Behavior **33**, 308–314.
- Forbes, L. S. (1989), *Coloniality in herons: Lack’s predation hypothesis reconsidered*, Colonial Waterbirds **12**, 24–29.
- Forbes, L. S. y G. W. Kaiser (1994), *Habitat choice in breeding seabirds: when to cross the information barrier*, Oikos **70**, 377–384.
- Forero, M. G., J. A. Donázar, J. Blas y F. Hiraldo (1999), *Causes and consequences of territory change and breeding dispersal distance in the black kite*, Ecology **80**, 1298–1310.
- Fretwell, S. D. y H. L. Lucas (1969), *On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds*, Acta Biotheor. **19**, 16–36.
- Furness, R. W. y T. R. Birkhead (1984), *Seabird colony distributions suggest competition for food supplies during the breeding season*, Nature **311**, 655–656.
- Garrahan, J. P., E. Moro y D. Sherrington (2000), *Continuous time dynamics of the thermal minority game*, Phys. Rev. E **62**, R9–R12.

- Gaston, A. J. y M. Masselink (1997), *The impact of raccoons procyon lotor on breeding seabirds at engelefield bay, haida gwai, canada.*, Bird Conservation International **7**, 35–51.
- Gavin, T. A. y E. K. Bollinger (1988), *Reproductive correlates of breeding-site fidelity in bobolinks.*, Ecology **69**, 96–103.
- Gladstone, D. E. (1979), *Promiscuity in monogamous colonial birds*, American Naturalist **114**, 545–557.
- Greenwood, P. J. y P. H. Harvey (1982), *The natal and breeding dispersal of birds*, Annual Review of Ecology and Systematics **13**, 1–21.
- Greig-Smith, P. W. (1982), *Dispersal between nest-sites by stonechats (saxicola torquata) in relation to previous breeding success*, Ornis Scandinavica **13**, 232–238.
- Grenfell, B. y J. Harwood (1997), *(meta)population dynamics of infectious diseases*, Trends Ecol. Evol. **12**, 395–399.
- Griffin, D. R. (1988), *From cognition to consciousness*, Animal Cognition **1**, 3–16.
- Guinea, F., E. Louis y M. S. Miguel (2003), *La ubicuidad como futuro de la física estadística*, Revista Española de Física **en prensa**.
- Hakkarainen, H., P. Ilmonen, V. Koivunen y E. Korpimäki (2001), *Experimental increase of predation risk induces breeding dispersal of tengmalm's owl*, Oecologia **126**, 355–359.
- Hamilton, W. D. (1964), *The genetical evolution of social behavior*, J. Theor. Biol **7**, 1–52.
- Hamilton, W. D. (1971), *Geometry for the selfish herd*, J. Theor. Biol **31**, 295–311.
- Hardin, G. (1968), *The battle of the commons*, Science **162**, 1243.
- Heimel y Coolen (2001), *Generating functional analysis of the dynamics of the batch minority game with random external information*, Phys. Rev. E **63**, 056121.
- Heinrich, B. (1988), *Winter foraging at carcasses by the three sympatric corvids, with emphasis on the recruitment by the raven, corvus corax*, Behav. Ecol. Sociobiol. **23**, 141–156.
- Heredia, B., J. C. Alonso y F. Hiraldo (1991), *Space and habitat use by red kites, milvus milvus, during winter in the guadaluquivir marshes: A comparison between residents and wintering populations*, Ibis **133**, 374–381.
- Hiraldo, F., B. Heredia y J. C. Alonso (1993), *Communal roosting of wintering red kites, milvus milvus: Social feeding strategies for the exploitation of food resources*, Ethology **93**, 117–124.

- Hod, S. y E. Nakar (2002), *Self-segregation vs. clustering in the evolutionary minority game*, Phys. Rev. Lett. **88**, 238702.
- Hogstad, O. (1995), *Do avian and mammalian nest predators select for different nest dispersion patterns of fieldfares turdus pilaris? a 15-year study*, Ibis **137**, 484–489.
- Hohenberg, P. C. y B. I. Halperin (1977), *Theory of dynamic critical phenomena*, Rev. Mod. Phys. **49**, 435–479.
- Horn (1968), *The adaptive significance of colonial nesting in the brewer's blackbird euphagus cyanocephalus*, Ecology **49**, 682–694.
- Ims, R. A. (1990), *On the adaptive value of reproductive synchrony as a predator-swamping strategy*, American Naturalist **136**, 485–498.
- Inman, A. J. y J. Krebs (1987), *Predation and group living*, Trends Ecol. Evol. **2**, 31–32.
- Itzykson, C. y J.-M. Drouffe. (1989), *Statistical field theory*, vol. I, Cambridge University Press.
- Johnson, N. F., M. Hart y P. M. Hui (1999a), *Crowd effects and volatility in markets with competing agents*, Physica A **269**, 1–8.
- Johnson, N. F., P. M. Hui, R. Jonson y T. S. Lo (1999b), *Self-organized segregation within an evolving population*, Phys. Rev. Lett. **82**, 3360–3363.
- Johnson, N. F., P. M. Hui, D. F. Zheng y M. Hart (1999c), *Enhanced winnings in a mixed-ability population playing a minority game*, J. Phys. A **32**, L427–L431.
- Johnson, N. F., S. Jarvis, R. Jonson, P. Cheung, Y. R. Kwong y P. M. Hui (1998), *Volatility and agent adaptability in a self-organized market*, Physica A **258**, 230–236.
- Kaiser, G. W. (1989), *Nightly concentration oof bald eagles at an auklet colony*, Northwestern Nat. **70**, 12–13.
- Kalinowski, T., H. J. Schulz y M. Briese (2000), *Cooperation in the minority game with local information*, Physica A **277**, 502–508.
- Keeling, M. J. y B. Grenfell (1997), *Disease extinction and community size: modeling the persistence of measles*, Science **275**, 65–67.
- Keeling, M. J. y B. Grenfell (2001), *measles*, Nature **december2001**.
- Kharitonov, S. P. y D. Siegel-Causey (1988), *Colony formation in seabirds*, in R. F. Johnston (ed.), *Current Ornithology*, vol. 5, Plenum Press, New York, pp. 223–272.
- Krebs, J. R. (1974), *Colonial nesting and social feeding as strategies for exploiting food resources in the great blue heron (ardeas herodias)*, Behaviour **51**, 99–134.

- Krebs, J. R., M. H. MacRoberts y J. M. Cullen (1972), *Flocking and feeding in the great tit parus major- an experimental study*, *Ibis* **114**, 507–530.
- Lack, D. (1968), *Ecological adaptations for breeding in birds*, Methuen, London.
- LeBaron, B. (1999), *Agent based computational finance: suggested reading and early research*, *J Economic Dynamics and Control* .
- Lehmann, T. (1993), *Ectoparasites: direct impact on host fitness*, *Parasitology Today* **9**, 8–13.
- Li, Y., R. Riolo y R. Savit (2000a), *Evolution in minority games (i). games with a fixed strategy space.*, *Physica A* **276**, 234–264.
- Li, Y., R. Riolo y R. Savit (2000b), *Evolution in minority games (ii). games with variable strategy spaces.*, *Physica A* **276**, 265–283.
- Lincoln, R., G. Boxshall y P. Clark (1998), *A dictionary of Ecology, Evolution and Systematics*, Cambridge University Press.
- Mandelbrot, B. (1963), *The variation of certain speculative prices*, *J. Business* **36**, 394–419.
- Mantegna, R. N. y H. E. Stanley (1999), *An Introduction to Econophysics*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Marsili, M. y D. Challet (2001), *Continuum time limit and stationary states of the minority game*, *Phys. Rev. E* **64**, 056138.
- May, R. M. (1973), *Stability and Complexity in Model Ecosystems*, Princeton University Press, Princeton.
- Maynard Smith, J. (1982), *Evolution and the Theory of Games*, Cambridge University Press.
- Maynard Smith, J. (1998), *Evolutionary Genetics*, Oxford University Press, 2nd edn.
- McLean, I. G. y G. Rhodes (1991), *Enemy recognition and response in birds*, *Current Ornithology* **8**, 173–211.
- Moelbert, S. y P. de los Rios (2002), *The local minority game*, *Physica A* **302**, 217–225.
- Moller, A. P. (1987), *Advantages and disadvantages of coloniality in the swallow (hirundo rustica)*, *Animal Behavior* **35**, 819–832.
- Moller, A. P. (1990), *Effects of parasitism by a haematophagous mite on reproduction in the barn swallow*, *Ecology* **71**, 2345–2357.

- Moller, A. P. y T. R. Birkhead (1993), *Cuckoldry and sociality: a comparative study of birds*, *American Naturalist* **142**, 118–140.
- Neumann, J. V. y O. Morgernstern (1953), *Theory of games and economic behaviour*, Princeton University Press, Princeton.
- Newton, I. (1986), *The Sparrowhawk*, Poyser, Calton, UK.
- Oro, D., R. Pradel y J.-D. Lebreton. (1999), *Food availability and nest predation influence life history traits in audouins gull, larus audouinii*, *Oecologia* **118**, 438–445.
- Paczuski, M., K. E. Bassler y A. Corral (1999), *Self-organized networks of competing boolean agents*, *Phys. Rev. Lett.* **84**, 3185–3188.
- Paradis, E., S. R. Baillie, W. J. Sutherland y R. D. Gregory (1998), *Patterns of natal and breeding dispersal in birds*, *Journal of Animal Ecology* **67**, 518–536.
- Parker-Rabenold, P. (1978), *Recruitment to food in black vultures: Evidence for following from communal roosts*, *Animal Behavior* **35**, 1775–1785.
- Parrish, J. K. (1989), *Re-examining the selfish herd: are central fish saver?*, *Animal Behavior* **38**, 1048–1053.
- Penloup, A., J.-L. Martin, G. Gory, D. Brunstein y V. Bretagnolle (1997), *Distribution and breeding success of pallid swifts, apus pallidus, on mediterranean islands: nest predation by the roof rat, rattus rattus, and nest site quality*, *Oikos* **80**, 78–88.
- Phillips, J. B. (1990), *Lek behaviour in birds: do displaying males reduce nest predation?*, *Animal Behavior* **39**, 555–565.
- Pierotti, R. (1991), *Infanticide versus adoption: an intergenerational conflict*, *American Naturalist* **138**, 1140–1158.
- Powell, G. V. N. (1974), *Experimental analysis of the social value of flockings by starlings (sturnus vularis) in relation to predation and foraging*, *Animal Behavior* **22**, 444–451.
- Rammal, R., G. Toulouse y A. Virasoro (1986), *Ultrametricity for physicists*, *Rev. Mod. Phys.* **58**, 765–788.
- Reed, J. M. y A. P. Dowson (1993), *Behavioural constraints and conservation biology: conspecific attraction and recruitment*, *Conservation Biology* **8**, 253–256.
- Richner, H. y P. Heeb (1996), *Communal life: honest signaling and the recruitment center hypothesis*, *Behav. Ecol.* **7**, 115–119.
- Riedman, M. L. (1982), *The evolution of alloparental care and adoption in mammals and birds*, *Quart. Rev. Biol.* **57**, 405–435.

- Roberts, G. (1995), *A real time response of vigilance behaviour to changes in group size*, *Animal Behavior* **50**, 1371–1374.
- Robinson, S. K. (1985), *Coloniality in the yellow-rumped cacique as a defense against predators*, *Auk* **102**, 506–519.
- Rolland, C., E. Danchin y M. de Fraipont (1998), *The evolution of coloniality in birds in relation to food, habitat, predation, and life-history traits: a comparative analysis.*, *American Naturalist* **151**, 514–529.
- Sasvári, L. y Z. Hegyi (1994), *Colonial and solitary nesting choice as alternative breeding tactics in tree sparrow passer montanus*, *Journal of Animal Ecology* **63**, 265–274.
- Savit, R. (2000), *Comment on “adaptive competition, market efficiency, and phase transitions” - savit replies*, *Phys. Rev. Lett.* **84**, 1059.
- Savit, R., R. Manuca y R. Riolo (1997), *Adaptive competition, market efficiency, phase transitions and spin-glasses*, cond-mat/9712006 .
- Savit, R., R. Manuca y R. Riolo (1999), *Adaptive competition, market efficiency, and phase transitions*, *Phys. Rev. Lett.* **82**, 2203–2206.
- Serrano, D., J. L. Tella, M. G. Forero y J. A. Donázar (2001), *Factors affecting breeding dispersal in the facultatively colonial lesser kestrel: individual experience versus conspecific cues*, *Journal of Animal Ecology* **70**, 568–578.
- Shields, W. M. y J. R. Crook (1987), *Barn swallow coloniality: a net cost for group breeding in the adirondacks?*, *Ecology* **68**, 1373–1386.
- Shields, W. M., J. R. Crook, M. L. Hebblethwaite y S. S. Wiles-Ehmann (1988), *Ideal free coloniality in the swallows*, in *The Ecology of Social Behavior*, Academic Press, San Diego, pp. 189–228.
- Siegel-Causey, D. y S. P. Kharitonov (1990), *The evolution of coloniality*, in D. M. Power (ed.), *Current Ornithology*, vol. 7, Plenum, New York, pp. 285–330.
- Simon, H. (1969), *The Sciences of the Artificial*, MIT Press, Cambridge, Massachusets.
- Simpson, K., J. N. M. Smith y J. P. Kelsall (1987), *Correlates and consequences of coloniality in great blue herons*, *Canadian Journal of Zoology* **65**, 572–577.
- Smith, A. T. y M. M. Peacock (1990), *Conspecific attraction and the determination of metapopulation colonization rates*, *Conservation Biology* **4**, 320–323.
- Smith, J. N. M., P. Arcese y I. G. McLean (1984), *Age, experience and enemy recognition by wild song sparrows*, *Behavioural Ecology and Sociobiology* **14**, 101–106.

- Southern, W. E., S. R. Patton, L. K. Southern y L. A. Hanners (1985), *Effects of nine years of fox predation on two species of breeding gulls*, *Auk* **102**, 827–833.
- Strassmann, J. E. (1991), *Costs and benefits of social aggregation in the social wasp, polistes annularis*, *Behav. Ecol.* **2**, 204–209.
- Szep, T. y Z. Barta (1992), *The treat to bank swallows from the hobby at a large colony*, *Condor* **94**, 1022–1025.
- Tella, J. L. (1996), *Condicionantes ecológicos, costes y beneficios asociados a la colonialidad en el Cernícalo Primilla*, Ph.D. thesis, Universitat de Barcelona.
- Tella, J. L. (2002), *The evolutionary transition to coloniality promotes higher blood parasitism in birds*, *J. Evol. Biol.* **15**, 32–41.
- Tella, J. L., M. A. R. de Cara y F. Guinea (2002), *The role of predation and habitat selection on the evolution of coloniality in birds*.
- Tella, J. L., M. G. Forero, J. A. Donázar, J. J. Negro y F. Hiraldo (1997), *Non-adaptive adoptions of nestlings in the colonial lesser kestrel: proximate causes and fitness consequences*, *Behav. Ecol. Sociobiol.* **40**, 253–260.
- Tella, J. L., F. Hiraldo y J. A. Donázar (1998), *The evolution of coloniality: does commodity selection explain it all?*, *Trends Ecol. Evol.* **13**, 75–76.
- Tenaza, R. R. (1971), *Behavior and nesting success related to nest location in adielie penguins (pygoscelis adeliae)*, *Condor* **73**, 81–92.
- Thompson, P. S. y W. G. Hale (1988), *Breeding site fidelity and natal philopatry in the rendshank tringa totanus*, *Ibis* **131**, 214–224.
- Turner, E. R. A. (1965), *Social feeding in birds*, *Behaviour* **24**, 1–46.
- Turner, G. F. y T. J. Pitcher (1986), *Attack abatement: a model for group protection by combined avoidance and dilution*, *American Naturalist* **128**, 228–240.
- Vine, I. (1971), *Risk of visual detection and pursuit by a predator and the selective advantage of flocking behaviour*, *J. Theor. Biol* **30**, 405–422.
- Wagner, R. H. (1993), *The pursuit of extra-pair copulations by female birds: a new hypothesis of colony formation*, *J. Theor. Biol* **163**, 333–346.
- Wagner, R. H. (1997), *Hidden leks: sexual selection and the clustering of avian territories*, *Ornithol. Monogr.* **49**, 123–145.
- Wagner, R. H. (1999), *Sexual selection and colony formation*, *Proc. Intl. Ornithol. Cong.*, 1304–1314.

- Wagner, R. H., E. Danchin, T. Boulinier y F. Helfenstein (2000), *Colonies as byproducts of commodity selection*, Behavioral Ecology **11**, 572–573.
- Ward, P. (1965), *Feeding ecology of the black-faced dioch (quelea quelea) in nigeria*, Ibis **107**, 173–214.
- Ward, P. y A. Zahavi (1973), *The importance of certain assemblages of birds as "information-centres" for food finding*, Ibis **115**, 517–534.
- Watts, D. y S. H. Strogatz (1998), *Collective dynamics of "small-world" networks*, Nature **393**, 440–442.
- Wiklund, C. G. (1996), *Determinants of dispersal in breeding merlins (falco columbarius)*, Ecology **77**, 1920–1927.
- Wiklund, C. G. y M. Andersson (1994), *Natural selection of colony size in a passerine bird*, Journal of Animal Ecology **63**, 765–774.
- Wittenberger, J. F. (1981), *Animal Social Behavior*, Duxbury, Boston.
- Wittenberger, J. F. y G. L. Hunt, Jr. (1985), *The adaptive significance of coloniality*, in D. S. Farner y J. R. King (eds.), *Avian biology*, vol. 8, Academic Press, San Diego, pp. 1–78.
- Wolfram, S. (1983), *Statistical mechanics of cellular automata*, Rev. Mod. Phys. **55**, 601–644.
- Zahavi, A. y A. Zahavi (1997), *The handicap principle*, Oxford University Press.
- Zhang, Y.-C. (1998), *Modelling market mechanism with evolutionary games*, Europhysics News **28**, 51–55.
- Zhang, Y.-C., M. Serva y M. Polikarpov (1990), *Diffusion reproduction process*, Journal of Statistical Physics **58**, 849–861.
- Zipf, G. K. (1949), *Human behavior and the principle of least effort*, Addison-Wesley Inc., Cambridge.