

# GENERACIÓN DE SELECCIÓN DEPENDIENTE DE FRECUENCIAS EN SISTEMAS DE DOS COMPETIDORES: 1 MODELO DEL ESPACIO BIOLÓGICO UNIDAD APLICADO A COMPETIDORES MÓVILES

J. DOPAZO, A. BARBERÁ Y A. MOYA  
FACULTAT DE BIOLOGIA DE VALÈNCIA

*En este trabajo se ha desarrollado un algoritmo que genera selección dependiente de frecuencias en sistemas de dos competidores. El algoritmo trabaja con un modelo de espacios biológicos unidad los cuales aseguran el desarrollo de un organismo hasta su estado adulto una vez que son ocupados. El sistema se describe con tres parámetros: un coeficiente  $C_0$  de dominancia relativa de un competidor sobre el otro; un coeficiente  $f$  de fatiga que da cuenta del desgaste relativo de un competidor en la habilidad para ocupar un espacio tras una serie de búsquedas sin resultado y, por último, una viabilidad intrínseca de supervivencia,  $V_{A_i}$  o  $V_{B_i}$ , asignada a cada individuo. Dominancia y viabilidad intrínseca son variables aleatorias normalmente distribuidas.*

*Los resultados de la simulación han generado funciones de viabilidad de los competidores que son dependientes de la frecuencia y dependiendo de los valores de los parámetros pueden aparecer equilibrados estables en los sistemas.*

Keywords: FREQUENCY-DEPENDENT SELECTION. DENSITY-DEPENDENT SELECTION. STOCHASTIC SIMULATION. INTRINSIC VIABILITY. COMPETITION. BIOLOGICAL SPACE UNIT. STABLE EQUILIBRIUM.

## 1. INTRODUCCION.

Un aspecto importante en la biología de poblaciones es el relativo al de la coexistencia de diferentes competidores, bien sean esos genotipos de la misma especie o de especies diferentes (véase /16/ para una revisión del tema). Es bien conocido que dinámicas de competencia pueden conducir tanto a la desaparición como al mantenimiento de los competidores, dependiendo ello de los valores que toman los parámetros relevantes en los sistemas.

En el caso, por ejemplo, de genotipos de la misma especie se han planteado varios posibles mecanismos que pueden preservar a los competidores implicados. Clásicamente un genotipo heterocigoto más eficaz determina una segregación mendeliana sistemática de genotipos homocigotos (véase /2/ para una revisión del tema).

Equilibrios y estabilidad de los sistemas de competencia con genotipos de eficacia constante dependerían de los valores específicos

que estas eficacias toman y de las ventajas relativas de unos genotipos frente a otros. Por otro lado, el caso de eficacias variables en función, por ejemplo, de la frecuencia relativa de los dos competidores en la población, tiene un interés creciente especialmente por su mayor riqueza en cuanto a estabilidad y equilibrio. Veamos una formulación general. Si  $w_i$  y  $w_e$  son las eficacias de los dos competidores y  $p_1$  y  $p_e$  sus frecuencias antes del proceso de competencia, la eficacia media de la población  $W$  es, después del proceso de competencia:

$$W = \sum_i p_i \cdot w_i \quad (1)$$

La derivada de  $W$ , teniendo en cuenta que  $w_i$  puede ser función de la frecuencia  $p_i$ , será:

$$dW/dp_1 = \sum_i w_i \cdot (dp_i/dp_1) + \sum_i p_i \cdot (dw_i/dp_1) \quad (2)$$

En el caso particular de eficacias constantes el segundo término de (2) es nulo y por

- J. Dopazo, A. Barberá y A. Moya - Universidad de Valencia - Facultad de Biología - Depto. de Genética  
Dr. Moliner, 50 - 46100 BURJASSOT - Valencia

- Article rebut el maig de 1986.

lo tanto:

$$dW/dp_1 = \sum w_i \cdot (dp_i/dp_1) \quad (3)$$

Es decir:

$$dW/dp_1 = w_1 + w_2 \cdot (d(1-p_1)/dp_1) = w_1 - w_2 \quad (4)$$

Wright /19/ demostró que el cambio de la frecuencia de un sistema de dos competidores era igual a:

$$\Delta p = (p_1 p_2 / W) \cdot (dW/dp) \quad (5)$$

Es decir:

$$\Delta p = (p_1 p_2 / W) \cdot (w_1 - w_2) \quad (6)$$

En este caso, sólo cuando  $p_1=0$ ,  $p_2=0$  (dos soluciones triviales) o  $w_1=w_2$  se tendrá una situación de equilibrio ( $\Delta p=0$ ).

Asumamos ahora que las eficacias de los competidores son linealmente dependientes de su frecuencia de tal manera que:  $w_1 = a_1 + b_1 p_1$  y  $w_2 = a_2 + b_2 p_2 = a_2 + b_2 (1 - p_1) = (a_2 + b_2) - b_2 p_1$ . En este caso sustituyendo en (2) tendremos:

$$dW/dp = (a_1 - a_2 - 2b_2) + 2(b_1 + b_2)p_1 \quad (7)$$

En este caso, la situación de equilibrio -- aparece cuando:

$$p_1 = \frac{a_2 - a_1 + 2b_2}{2(b_1 + b_2)} \quad (8)$$

La mayor parte de las modelizaciones sobre selección dependiente de frecuencias parten del supuesto de su existencia, es decir, estudian las consecuencias que sobre el polimorfismo y el equilibrio poblacional tienen distintos modelos de eficacia como el presentado en (7) y (8). ¿Cuáles son, no obstante, las bases para asumir estos supuestos de eficacia?. Los procesos de competencia pueden ser simulados con la finalidad de detectar la posible existencia de selección dependiente de la frecuencia.

Pueden surgir modelos que sean más complicados que las sencillas dependencias lineales de la frecuencia (por ejemplo funciones polinómicas, hiperbólicas, logarítmicas, etc.). Muchos de ellos dependen de la cantidad de variables y del tipo de simulación utiliza-

da.

El objetivo del presente trabajo es el estudio mediante simulación de Monte Carlo /1/ de procesos de competencia por los recursos de sistemas con diferentes frecuencias de competidores.

## 2. PLANTEAMIENTO DEL MODELO.

### 2.1 CONSIDERACIONES GENERALES.

Se tiene una población compuesta por individuos de dos genotipos. Cada genotipo está caracterizado por dos atributos. Uno de ellos, la viabilidad intrínseca, dará cuenta de la selección dura /17/ o selección independiente de las relaciones del individuo -- con los demás, y el otro, su función de competencia, dará cuenta de la selección blanda /18/, o selección que se hará en función de su competición por los recursos con el resto de los individuos.

La viabilidad intrínseca,  $v_i$ , se supone distribuida según una normal en la población y es asignada a cada larva aleatoriamente. Para la asignación de viabilidades intrínsecas se usa el método de Knut /5/ que transforma números aleatorios que siguen una distribución uniforme en otros que siguen una normal.

La función de competencia es:

$$C = C_0 - f \cdot i \quad (9)$$

Donde C es el valor medio de predominancia del genotipo que denominaremos agresivo sobre el que denominaremos tímido. El valor de la dominancia en el primer intento es  $C_0$ , f es un factor de decrecimiento e i es el número de intento de ganar que está realizando el agresivo.

Esta función nos da el valor de C que va a utilizar el individuo agresivo para tratar de vencer al tímido. En este modelo el combate no es determinista: aunque el agresivo tiene ventaja no siempre ganará. Suponemos que su poder está distribuido normalmente -- alrededor de C, y ganará el combate con la consecuente ocupación del espacio biológico unidad si el valor escogido aleatoriamente de dicha distribución es mayor que 0 (/17/,

/18/. Si no lo es, no sólo no ocupa el espacio unidad, sino que su poder disminuye según la pendiente  $f$ . Se ha tomado arbitrariamente la función lineal como forma más sencilla de introducir el efecto de desgaste del individuo que no consigue ocupar. Se ha tomado un valor de 1 para la desviación estandar de la función normal usada para decidir quién gana en la competición. Valores de  $C$  mayores que 4 tienen una probabilidad de ganar del 100% y los menores de -4 una de perder del 100% ambas aproximadamente. Cuando  $C$  es menor que 0 el agresivo deja de serlo, ya que la probabilidad de ganar está a favor del tímido.

El objetivo de cada individuo es ocupar un espacio en el medio. Este espacio tiene la característica de permitir el desarrollo total del individuo que lo ocupa por lo que no comprende sólo un espacio físico sino todos los recursos que el individuo necesita para llegar a adulto. Los individuos que al cabo de cierto número de intentos no consiguen ocupar un espacio mueren.

En el modelo se lanzan secuencialmente  $N$  individuos en un medio que es un tablero cuadrado de lado  $K^{1/2}$ . El proceso comienza con la elección del primer individuo y termina cuando todos han ocupado un espacio o han muerto. En la figura 1 se ve el proceso completo, y sus partes se explican a continuación.

## 2.2. ELECCIÓN.

En un momento dado tenemos  $N$  individuos de los que  $N_A$  son de tipo agresivo, y  $N_B$  de tipo tímido tal que  $N = N_A + N_B$ . Para escoger el tipo que se va a lanzar al tablero se elige un número aleatorio entre 0 y 1. Si ese número es menor que la frecuencia a la que está el genotipo agresivo en el medio se lanza un agresivo; en caso contrario se lanza un tímido. En ambos casos se resta de la población correspondiente un individuo.

## 2.3. SIEMBRA.

Se elige un espacio aleatoriamente dentro del tablero, y se sitúa al individuo escogido en él.

## 2.4. SITUACIÓN.

El espacio escogido puede estar en tres estados: libre, ocupado por un individuo del mismo tipo que el que ha tocado sembrar, y ocupado por uno de distinto tipo. En el primer caso el que llega lo ocupa. En el segundo, como todos los individuos de un mismo tipo son indistinguibles, uno se queda ocupando y otro busca un nuevo espacio. Y en el tercer caso van a competir los dos por el espacio.

## 2.5. BÚSQUEDA.

Se busca aleatoriamente un nuevo espacio contiguo al espacio en conflicto de forma que no se produzcan movimientos de retroceso, es decir que si en una anterior búsqueda el individuo venía de un cierto espacio en el que ha sido rechazado no vuelva a él, y procede a la búsqueda de un nuevo espacio. Si se trata de un individuo agresivo se disminuye su poder de competencia  $C$  al contabilizar el nuevo intento.

## 2.6. COMPETENCIA.

Se elige un número aleatorio de una distribución normal con media  $C$  y desviación estandar 1. Si es mayor que 0 gana el agresivo; de lo contrario el tímido. El individuo que gana ocupa el espacio, y el perdedor tiene que realizar una búsqueda.

Cuanto menor sea  $C$  menor probabilidad de ganar tiene el agresivo. Si un agresivo pierde, en cada búsqueda que realice su valor  $C$  se reducirá aún más. Con esto se pretende reflejar el desgaste que resulta de no ocupar espacios y, por lo tanto, no disponer de recursos.

## 2.7. MUERTE.

Un individuo muere cuando no ha sido capaz de ocupar un espacio después de un cierto número de intentos. En este caso por limitaciones de tiempo de ejecución del programa se considera un máximo de 15 intentos.

## 2.8. CONTABILIZACIÓN.

Cuando todos los individuos que han podido -- han ocupado un espacio (y los que no, han --

muerto), se procede a la contabilización de los supervivientes.

Si  $N_{AO}$  y  $N_{BO}$  son los individuos que entraron a competir y  $N_{A1}$  y  $N_{B1}$  los supervivientes, sus viabilidades se calculan como sigue:

$$V_A = \left( \sum_{i=1}^{N_{A1}} V_{iA} \right) / N_{AO} \quad (10)$$

$$V_B = \left( \sum_{i=1}^{N_{B1}} V_{iB} \right) / N_{BO} \quad (11)$$

siendo  $V_{iA}$  y  $V_{iB}$  valores aleatorios distribuidos según una normal alrededor de las viabilidades intrínsecas medias de los tipos agresivo y tímido definidas previamente como parámetros de la simulación. En el presente modelo, tal y como se ha planteado, el componente más relevante de la eficacia es la viabilidad por lo que, aunque en adelante hablemos de viabilidad, podemos asimilarla a la eficacia ignorando otros componentes de ésta.

### 3. METODOLOGIA.

Todo el proceso anterior del que obtenemos para una frecuencia dada de ambos tipos los valores de sus viabilidades, se repite el número de veces necesario para que dichos valores se encuentren dentro de un margen de confianza previamente fijado. Utilizamos para ello el test de la t de Student.

Se obtienen una serie de ternas de valores  $(p, V_A, V_B)$  donde p es la frecuencia del tipo agresivo y  $V_A$  y  $V_B$  las viabilidades del agresivo y del tímido respectivamente obtenidas según (10) y (11) para dicha frecuencia. Estos puntos se ajustan por mínimos cuadrados a funciones de viabilidad lineales:

$$V_A = a_A + b_A \cdot p$$

$$V_B = a_B + b_B \cdot p$$

siendo a y b la ordenada en el origen y la pendiente estimadas respectivamente.

A partir de los valores  $V_A$  y  $V_B$  se obtienen los valores de eficacia como  $w = V_A - V_B$  que nos van a dar una medida de la supremacía del agresivo sobre el tímido. Valores de  $w > 0$  indican

que la aportación relativa del agresivo a la siguiente generación es mayor que la del tímido. Por el contrario valores de  $w < 0$  nos indican que estará en desventaja. Los nuevos puntos  $(w, p)$  se ajustan también por mínimos cuadrados a rectas:

$$w = a_w + b_w \cdot p.$$

Si la pendiente,  $b_w$ , es menor que 0 nos indica que, a medida que aumenta la frecuencia del agresivo en la población, su viabilidad disminuye. Si además, hay un punto  $p_e \in [0, 1]$  tal que  $w(p_e) = 0$ , entonces para dicho punto  $V_A = V_B$ , es decir, la aportación a la siguiente generación por parte de ambos tipos es idéntica. Ese es un punto de equilibrio estable. En la población, independientemente de sus frecuencias de partida, los dos tipos -- van a tender a alcanzar las frecuencias de equilibrio  $p_e$  y  $1 - p_e$  para el agresivo y el tímido respectivamente. Es fácil ver el motivo: si por una fluctuación aumenta la frecuencia del agresivo disminuiría su viabilidad, causando esto un retroceso en la frecuencia hasta el punto de equilibrio. Si, por el contrario, disminuye su frecuencia, aumentará su viabilidad volviendo así otra vez al punto de equilibrio. El razonamiento es aplicable también al tímido. Una vez alcanzado el equilibrio, la población se mantiene oscilando alrededor de  $p_e$  y  $1 - p_e$ .

Los programas se han realizado en Pascal /3/ (Pascal Turbo 2.0) y se han ejecutado en un IBM PC.

### 4. RESULTADOS.

Todos los resultados que se van a mostrar se han obtenido para valores de  $K=50$  y  $N=70$ . Estos valores parecen los más adecuados dado -- que valores menores producen una excesiva --- fluctuación en los resultados, y valores mayores no mejoran los resultados excesivamente, mientras que sí aumentan mucho el tiempo de ejecución del programa. En experiencias de competencia larvaria en Drosophila, se ha puesto de manifiesto que sistemas de 70 larvas (a las que corresponden, teóricamente, 50 unidades de espacio biológico aproximadamente) con 0.5 ml. de alimento a base de levadura en viales de -- 40x8 mm. son adecuados para el estudio de la -

misma /7/, /10/, /11/.

#### 4.1. EFECTO DE LA DOMINANCIA ( $C_0$ )

Una dominancia mayor o igual que 0 siempre va a producir una pendiente negativa en la función de viabilidad del agresivo, ya que cuanto mayor sea su frecuencia en la población más sufrirá sobre sí su propia agresividad. Sin embargo, en contra de lo que podría pensarse, valores mayores de  $C_0$  originan pendientes mayores (véase Tabla 1 y Figura 2). La explicación de esta aparente -- contradicción puede verse en la viabilidad del tímido. El efecto de agresión a dominancias altas es tan fuerte sobre el tímido -- (Tabla 1, Figura 3) que aún sufriendo una -- alta competencia intratípica, el agresivo -- desplaza al tímido con tanta fuerza que encuentra menos problemas para ocupar un espacio.

El efecto general que produce el aumento de  $C_0$  es un aumento de la eficacia del agresivo frente al tímido. Este aumento se traduce en un crecimiento de la pendiente de la función de eficacia como se puede ver en la Tabla 1 y en la Figura 4.

La acción de  $C_0$  se realiza principalmente sobre la pendiente de las funciones, actuando como selección blanda /17/, /18/. En el caso más interesante, el de la función de eficacia que mide la superioridad del agresivo sobre el tímido, se observa que para valores bajos de  $C_0$  la pendiente puede ser negativa. Esto da una opción a la aparición de equilibrios estables si la ordenada en el origen "lo permite". Como se observa en la Tabla 1 y la Figura 4, hay un punto de equilibrio -- estable ( $p_e=0.5$ ) para  $C_0=0.0$ .

#### 4.2. EFECTO DEL FACTOR DE FATIGA ( $f$ )

La fatiga produce una disminución de la dominancia del agresivo, y por lo tanto de su probabilidad de ocupar un espacio. Esta disminución se produce principalmente por el -- encuentro de dos agresivos en el que obligatoriamente uno de ellos ha de buscar un nuevo espacio disminuyendo su dominancia, y en menor medida en encuentros con tímidos a pesar de su mayor probabilidad de ganar. Su

efecto se hace más patente a altas frecuencias del agresivo donde estos sufrirán mayor cantidad de encuentros consigo mismo como -- muestra la Tabla 2 y la Figura 5. La fatiga, pues, tiene carácter de selección blanda /17/ /18/.

Hay veces, sin embargo, en las que la mejor estrategia no es la mínima fatiga. En la Tabla 3 y en la figura 6 se puede ver una situación de fatiga óptima: para un cierto valor de fatiga distinto de 0 la función de -- eficacia es máxima (al menos en la mayor parte del intervalo de frecuencia). Esto es debido al equilibrio entre dos situaciones desfavorables para el agresivo: el sufrir una -- alta fatiga disminuye su viabilidad en general, pero por otra parte, el no sufrir fatiga le producirá, especialmente a altas frecuencias, un alto grado de competición consigo mismo que disminuirá también su viabilidad. Este fenómeno de la fatiga óptima difícilmente podría haberse postulado del planteamiento del modelo y es una muestra de la utilidad de la simulación para el estudio de -- sistemas de competencia.

#### 4.3. EFECTO DE LAS VIABILIDADES INTRINSECAS DE LOS COMPETIDORES.

Como se puede ver en la Tabla 4, las viabilidades intrínsecas de los individuos agresivo y tímido son independientes entre sí e independientes de  $C_0$  y  $f$ . Su disminución produce una sistemática disminución de la ordenada -- en el origen, es decir, actúan independientemente de la frecuencia por lo tanto, actúan como una selección dura /17/, /18/.

Distintas viabilidades intrínsecas simplemente desplazan las funciones hacia arriba o hacia abajo, pudiéndose aprovechar para generar equilibrios estables. Si por ejemplo, la función de eficacia que estrictamente nos da la diferencia de viabilidad entre los agresivos y los tímidos es de pendiente negativa pero no se hace 0 en el intervalo de frecuencias [0,1], podemos, rebajando la viabilidad intrínseca del agresivo, o aumentando la del tímido, reducir la eficacia. Con ello logramos que se anule en algún punto del intervalo de frecuencias y por lo tanto obtenemos un equilibrio estable como se ve en la Tabla 5 y en la Figura 7.

## 5. DISCUSION Y CONCLUSIONES.

El estudio de las respuestas del modelo para los diferentes valores de sus tres parámetros fundamentales, dominancia, fatiga y viabilidad intrínseca permite detectar la presencia de una gran gama de situaciones observadas experimentalmente. La primera de ellas es la detección de selección dependiente de frecuencias. En la literatura no es abundante el estudio de modelos matemáticos que generen eficacias dependientes de la frecuencia (/6/, /13/, /15/, /14/, /4/). Estas aportaciones son importantes por cuanto tratan de ver qué parámetros relevantes en los procesos de competencia por recursos (entendidos estos en términos muy generales) pueden acabar en funciones de eficacia de los competidores dependientes de sus frecuencias relativas antes del proceso de competencia.

Nosotros hemos puesto de manifiesto que un modelo en el que se discretizan los recursos espacio-temporales en forma de unidades de supervivencia mínima denominadas espacios biológicos (en /15/ se desarrolla un modelo en forma parecida) y en el que intervienen al menos dos parámetros puede generar selección dependiente de frecuencias. Dependiendo de valores específicos de estos parámetros se pueden crear situaciones de estabilidad que aseguren el mantenimiento de los competidores en un futuro bajo el mismo proceso selectivo. De Jong /4/ también encuentra eficacias lineales dependientes de la frecuencia con modelos de dos parámetros relevantes: cantidad mínima de alimento por genotipo para llegar a la madurez y tasa de alimentación. Aunque los modelos y la simulación no son descripciones totales de los sucesos que acontecen en la competición por los recursos sí que permiten delimitar qué condiciones mínimas son necesarias para generar estabilidad por selección dependiente de frecuencias.

Siguiendo las ideas de Wallace de selección dura y blanda, en nuestro caso parece claro que el parámetro de dominancia modifica las rectas dependientes de la frecuencia (véase Tabla 1 y Figuras 2, 3 y 4), conforme al efecto esperado en un proceso de selección blanda. Los cambios de las pendientes son notorios por efecto de  $C_0$  y no parece de mayor interés, cuando se mantiene constante la fatiga y las viabilidades intrínsecas varían

alrededor de una normal de media constante, el efecto que sobre la ordenada en el origen de las funciones de viabilidad y eficacia tiene el parámetro de dominancia. Lo mismo se puede decir para el parámetro de fatiga respecto a su actuación como factor de selección blanda. Cabe destacar de la fatiga su dependencia del valor de  $C_0$  y el curioso efecto de fatiga óptima detectado (ver Tabla 3 y Figura 6).

También se puede hablar del efecto de selección dura que presenta la viabilidad intrínseca. Como puede observarse en la Tabla 5, cuando fijamos la viabilidad intrínseca media del tímido, las funciones de viabilidad del mismo apenas sí se ven afectadas en su ordenada en el origen y en su pendiente por la variación de las viabilidades intrínsecas medias del agresivo. La simulación efectuada, por otro lado, reproduce bastante bien lo que supone este parámetro en situaciones naturales: efecto exclusivo sobre la probabilidad de supervivencia de un individuo sin incidencia directa sobre otros.

## 6. BIBLIOGRAFIA.

- /1/ FISHMAN, G.S.: "Conceptos y métodos en la simulación digital de eventos discretos". Limusa, México, 1978.
- /2/ HEDRICK, P.: "Genetics of populations", Science Books International, Boston, 1983.
- /3/ JENSEN, K. y WIRTH, N.: "Pascal. User Manual and report", Springer Verlag, 1978.
- /4/ De JONG, G.: "A model for competition for food. Frequency-dependent viabilities". The American Naturalist, v.110, 1976, pp.1013-1027.
- /5/ KNUTH, D.E.: "Fundamental algorithms". Addison Wesley, Reading, Massachusetts, 1973.
- /6/ MATHER, K.: "Selection through competition", Heredity, v.24, 1969, pp.529-540.
- /7/ MENSUA, J.L. y MOYA, A.: "Stopped development in overcrowded cultures of Drosophila melanogaster", Heredity, v.51, 1983, pp. 201-207.

- /8/ MOYA, A.: "Estudio de selección competitiva durante el desarrollo larval en Drosophila melanogaster". Tesis Doctoral, Universitat de Valencia, 1983.
- /9/ MOYA, A., BARBERA, A. y DOPAZO, J.: "Simulation of the larval competition process" Dros. Inf. Serv., v.60, 1984, pp.151-153.
- /10/ MOYA, A. y BOTELLA, L.M.: "Larva-to-adult and pupa-to-adult mortality dynamics in crowded cultures of Drosophila melanogaster". Genetica, v. 67, 1985, pp.201-207.
- /11/ MOYA, A. y CASTRO, J.A. : "Larval competition in Drosophila melanogaster: the model of the bands of density", Oikos, en prensa.
- /12/ MOYA, A., MENSUA, J.L. y GONZALEZ, F.: "Dinámica de mortalidad durante la fase larva-adulto de Drosophila melanogaster". Genética Ibérica, v.37, 1985, pp. 141-154.
- /13/ NEI, M.: "Fertility excess necessary for gene substitution in regulated populations", Genetics, v. 68, 1971, pp. 169-184.
- /14/ NUNNEY, L. : "Sex differences in larval competition in Drosophila melanogaster : the testing of a competition model and its relevance to frequency-dependent selection". The American Naturalist, v.121, 1983, pp.67-93.
- /15/ OCAÑA, J.: "Un model de competició dependent de les freqüències i de la densitat". QUESTIIO, V. 6, 1982, pp. 285-289.
- /16/ ROUGHGARDEN, J. : "Theory of population genetics and evolutionary ecology", Mc Millan, New York, 1979.
- /17/ WALLACE, B. : "Hard and Soft Selection Revisited". Evolution, v.29, 1975, pp. 465-473.
- /18/ WALLACE, B. : "Basic Population Genetics". Columbia University Press, New York, 1981.
- /19/ WRIGTH, S. : "Population Genetics and Evolution", Vol. II, Chicago University Press. Chicago, 1969.

TABLA 1.

Efecto de la dominancia ( $c_0$ ) sobre la viabilidad del agresivo ( $v_A$ ), del tímido ( $v_B$ ) y la eficacia ( $w$ ) para los valores de fatiga ( $f$ ), viabilidad intrínseca del agresivo ( $v_{A1}$ ) y del tímido ( $v_{B1}$ ) de 0, 1 y 1 respectivamente.

$c_0$	viabilidad del agresivo	$r^*$	viabilidad del tímido	$r$	eficacia	$r$
4.0	-0.290p+1.075	-0.89	-0.779p+0.772	1.00	0.509p+0.303	0.98
0.8	-0.379p+1.066	-0.98	-0.123p+0.613	-0.52	0.256p+0.453	-0.72
0.0	-0.362p+0.937	-0.89	0.387p+0.554	0.91	-0.749p+0.383	0.89

\* Coeficiente de correlación.

TABLA 2.

Efecto de la fatiga ( $f$ ) sobre la viabilidad del agresivo ( $v_A$ ), del tímido ( $v_B$ ) y la eficacia ( $w$ ) para valores de dominancia ( $c_0$ ), viabilidad intrínseca del agresivo ( $v_{A1}$ ) y del tímido ( $v_{B1}$ ) de 0.8, 1 y 1 respectivamente.

$f$	viabilidad del agresivo	$r^*$	viabilidad del tímido	$r$	eficacia	$r$
0.0	-0.379p+1.066	0.98	-0.123p+0.613	-0.52	-0.256p+0.453	-0.72
-0.1	-0.242p+0.928	0.99	-0.040p+0.642	-0.20	-0.202p+0.287	-0.68
-0.5	-0.214p+0.828	0.87	-0.249p+0.611	0.91	-0.463p+0.217	-0.97

\* Coeficiente de correlación.

TABLA 3.

Efecto de la fatiga ( $f$ ) sobre la viabilidad del agresivo ( $v_A$ ), del tímido ( $v_B$ ) y la eficacia ( $w$ ) para valores de dominancia ( $c_0$ ), viabilidad intrínseca del agresivo ( $v_{A1}$ ) y del tímido ( $v_{B1}$ ) de 0, 1 y 1 respectivamente.

$f$	viabilidad del agresivo	$r^*$	viabilidad del tímido	$r$	eficacia	$r$
0.0	-0.290p+1.075	-0.89	-0.779p+0.772	1.00	0.509p+0.303	0.98
-0.1	-0.238p+1.067	-0.78	-0.924p+0.812	0.98	0.686p+0.255	0.93
-0.5	-0.300p+1.078	-0.88	-0.668p+0.747	0.99	0.368p+0.331	0.87
-1.0	-0.347p+1.068	-0.95	-0.489p+0.702	0.97	0.142p+0.366	0.56

\* Coeficiente de correlación.



TABLA 4.

Efecto de diferentes pares de viabilidades intrínsecas normalmente distribuidas del agresivo y del tímido ( $v_{IA}$  y  $v_{IB}$ ) sobre la viabilidad del agresivo, del tímido y la eficacia, para dominancia ( $c_D$ ) y fatiga ( $f$ ) de 0.8 y -0.5 respectivamente.

$v_{IA}$	$v_{IB}$	viabilidad del agresivo	$r^*$	viabilidad del tímido	$r$	eficacia	$r$
1.00	1.00	-0.214p+0.828	-0.87	0.249p+0.611	-0.91	-0.463p+0.217	-0.97
0.75	1.00	-0.124p+0.586	-0.76	0.267p+0.616	0.90	-0.391p-0.031	-0.95
0.50	1.00	-0.095p+0.401	-0.83	0.267p+0.622	0.92	-0.362p-0.220	-0.95
1.00	0.75	-0.199p+0.808	-0.82	0.231p+0.449	0.94	-0.430p+0.357	-0.96
1.00	0.50	-0.165p+0.779	-0.76	0.131p+0.310	0.96	-0.296p+0.469	-0.91
0.75	0.75	-0.131p+0.597	-0.77	0.181p+0.463	0.91	-0.312p+0.135	-0.94
0.50	0.50	-0.072p+0.383	-0.81	0.148p+0.304	0.90	-0.220p+0.080	-0.97

\* Coeficiente de correlación.

TABLA 5.

Efecto de la viabilidad intrínseca del agresivo sobre la viabilidad del agresivo, del tímido y la eficacia para valores del coeficiente de dominancia ( $c_D$ ), de fatiga ( $f$ ) y viabilidad intrínseca del tímido ( $v_{IB}$ ) de 0.8, 0 y 1 respectivamente.

$v_{IA}$	viabilidad del agresivo	$r^*$	viabilidad del tímido	$r$	eficacia	$r$
1.00	-0.379p+1.066	-0.98	-0.123p+0.613	-0.52	-0.256p+0.456	-0.76
0.75	-0.281p+0.800	-0.99	-0.123p+0.621	-0.56	-0.127p+0.443	-0.44
0.60	-0.232p+0.645	-0.96	-0.101p+0.601	-0.40	-0.130p+0.043	-0.42

\* Coeficiente de correlación.

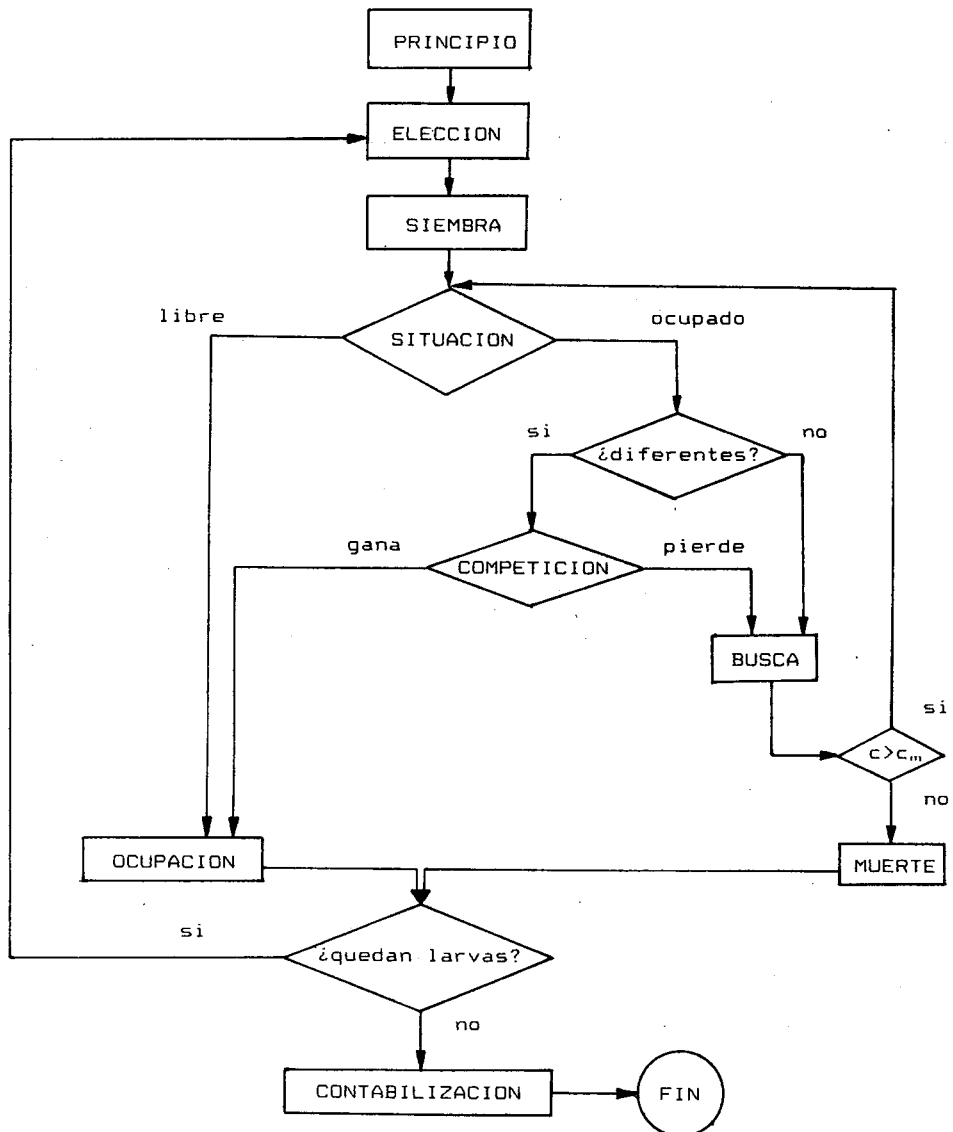


Figura 1: Diagrama del modelo.

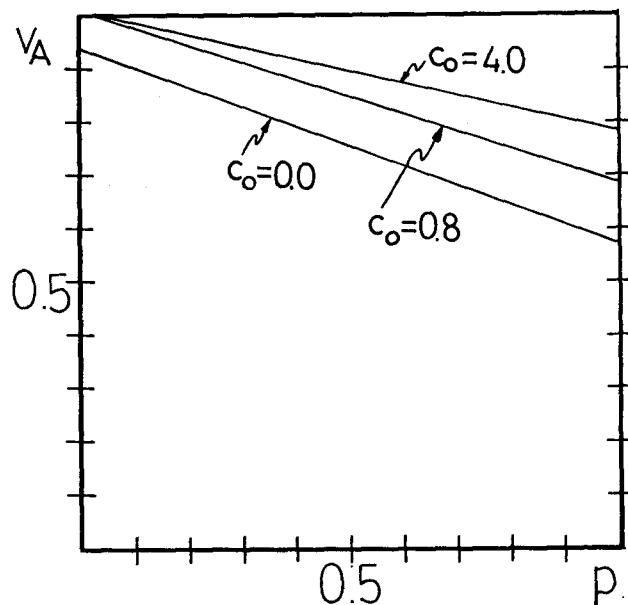


Figura 2: Viabilidad del agresivo ( $V_A$ ) en función de su frecuencia ( $p$ ) para tres valores distintos de dominancia ( $C_o$ ), siendo la viabilidad intrínseca del agresivo ( $V_{1A}$ ), del tímido ( $V_{1B}$ ) y la fatiga ( $f$ ) de 1, 1 y 0 respectivamente.

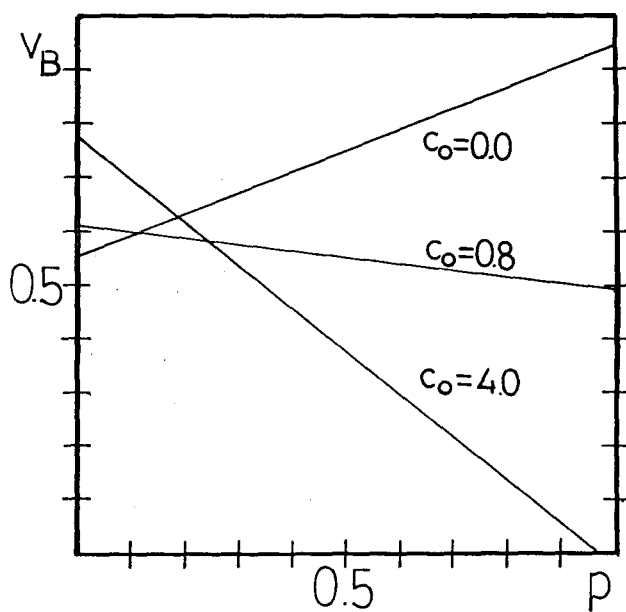


Figura 3: Viabilidad del tímido ( $V_B$ ) en función de la frecuencia del agresivo ( $p$ ) para tres valores distintos de dominancia ( $C_o$ ), siendo la viabilidad intrínseca del agresivo ( $V_{1A}$ ), del tímido ( $V_{1B}$ ) y la fatiga ( $f$ ) de 1, 1 y 0 respectivamente.

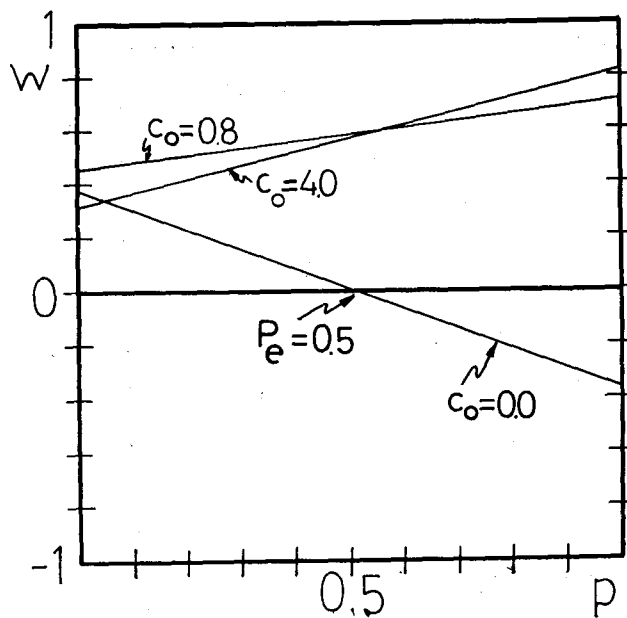


Figura 4: Eficacia (w) en función de la frecuencia del agresivo (p) para tres valores distintos de dominancia ( $C_o$ ), siendo la viabilidad intrínseca del agresivo ( $V_{1A}$ ), del tímido ( $V_{1B}$ ) y la fatiga (f) de 1, 1 y 0 respectivamente.

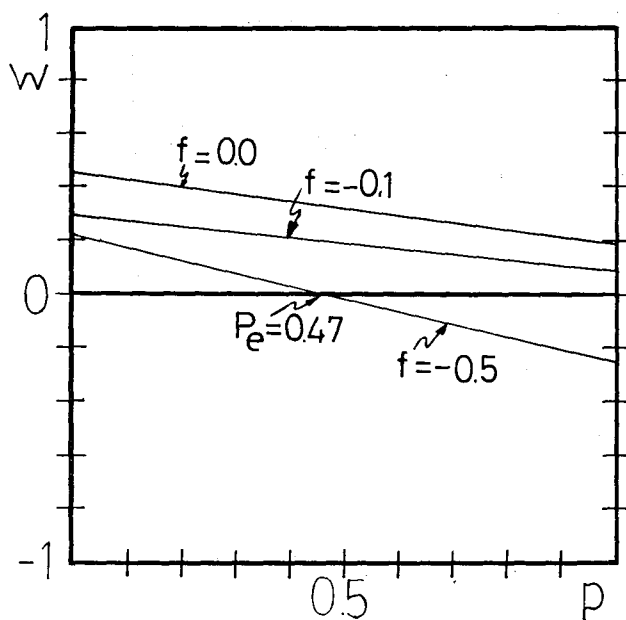


Figura 5: Eficacia (w) en función de la frecuencia del agresivo (p) para diferentes coeficientes de fatiga (f), siendo la viabilidad intrínseca del agresivo ( $V_{1A}$ ), del tímido ( $V_{1B}$ ) y el coeficiente de dominancia ( $C_o$ ) de 1, 1 y 0.8 respectivamente.

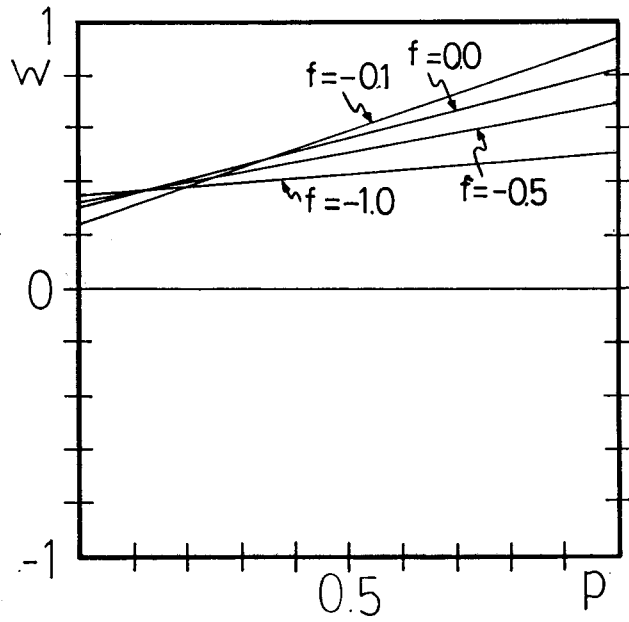


Figura 6 : Eficacia (w) en función de la frecuencia del agresivo (p) para diferentes coeficientes de fatiga (f), siendo la viabilidad intrínseca del agresivo ( $V_{1A}$ ), del tímido ( $V_{1B}$ ) y el coeficiente de dominancia ( $C_0$ ) de 1, 1 y 0 respectivamente.

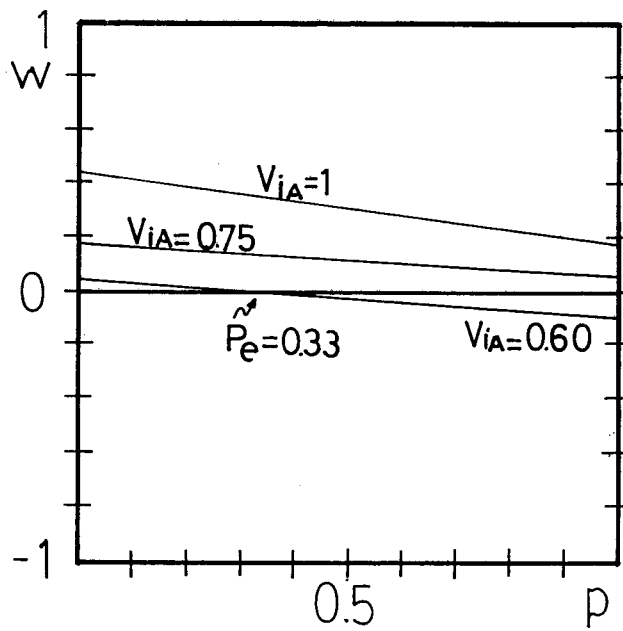


Figura 7 : Eficacia (w) en función de la frecuencia del agresivo (p) para diferentes valores de la viabilidad intrínseca del agresivo ( $V_{1A}$ ), siendo el coeficiente de dominancia ( $C_0$ ), la fatiga (f) y la viabilidad intrínseca del tímido ( $V_{1B}$ ) de 0.8, 0 y 1 respectivamente.