

estrategia evolutivamente estable (EEE) – evolutionarily stable strategy (ESS)

Authored by
memjavad

February 13, 2026

RECOMMENDED CITATION

memjavad (2026). *estrategia evolutivamente estable (EEE) – evolutionarily stable strategy (ESS)*. Spanish Psychological Databases. Retrieved from <https://spanish.arabpsychology.com/?p=9028>

Estrategia Evolutivamente Estable (EEE)

Campo(s) Disciplinario(s) Primario(s): [Biología Evolutiva](#), [Teoría de Juegos](#), Etología, Ecología del Comportamiento.

Proponentes: [John Maynard Smith](#), [George R. Price](#).

1. Principios Fundamentales de la Estrategia Evolutivamente Estable

La **Estrategia Evolutivamente Estable** (EEE o ESS, por sus siglas en inglés) representa un concepto fundamental en la biología moderna que aplica las herramientas de la teoría de juegos al estudio de la evolución biológica. En esencia, una EEE es una estrategia que, si es adoptada por la mayoría de los miembros de una población, no puede ser invadida por ninguna estrategia alternativa o "mutante" que sea inicialmente rara. Este concepto desplaza el enfoque de la supervivencia del individuo hacia la estabilidad de los rasgos conductuales o fenotípicos dentro de un contexto poblacional, donde el éxito de una estrategia depende directamente de qué están haciendo los demás individuos.

El núcleo de esta teoría reside en la **selección dependiente de la frecuencia**, un proceso donde la aptitud biológica (fitness) de un fenotipo particular está vinculada a su abundancia relativa en la población. A diferencia de los modelos evolutivos clásicos donde un rasgo es intrínsecamente "mejor" que otro, en el marco de la EEE, la eficacia de un comportamiento solo puede evaluarse en comparación con las estrategias predominantes. Por lo tanto, una EEE no busca necesariamente la optimización absoluta de la especie, sino un estado de equilibrio dinámico donde la selección natural actúa para castigar cualquier desviación individual de la norma establecida.

Para que una estrategia se considere evolutivamente estable, debe cumplir con dos condiciones de estabilidad matemática y biológica. Primero, debe ser una respuesta óptima contra sí misma; es decir, en una población donde todos juegan la estrategia dominante, un individuo no puede mejorar su éxito reproductivo cambiando de táctica. Segundo, si aparece una estrategia mutante que tiene el mismo éxito que la dominante frente a la población general, la estrategia dominante debe ser más efectiva contra el mutante de lo que el mutante lo es contra sí mismo. Este mecanismo de **auto-corrección poblacional** garantiza que las innovaciones conductuales desestabilizadoras sean eliminadas por la presión selectiva antes de que puedan propagarse.

Finalmente, es crucial entender que una EEE puede ser una "estrategia pura", donde todos los individuos realizan la misma acción, o una "estrategia mixta", donde la población mantiene un polimorfismo de comportamientos en proporciones específicas. En este último caso, la estabilidad se alcanza cuando las diferentes tácticas presentes en la población ofrecen, en promedio, la misma recompensa reproductiva. Este principio explica por qué en la naturaleza a menudo

observamos una diversidad persistente de comportamientos en lugar de una uniformidad total, permitiendo que la teoría de juegos explique fenómenos complejos como el altruismo, la agresión y el engaño.

2. Desarrollo Histórico y el Legado de Maynard Smith

El desarrollo de la Estrategia Evolutivamente Estable marcó un hito en la síntesis entre las matemáticas y las ciencias de la vida. Aunque las bases de la teoría de juegos fueron establecidas por [John von Neumann](#) y [John Nash](#) en el contexto de la economía y la estrategia militar, su aplicación a la biología no fue inmediata. Fue a principios de la década de 1970 cuando John Maynard Smith, inspirado por los trabajos previos de George R. Price sobre el conflicto animal, formalizó el concepto en su artículo seminal de 1973 titulado "The Logic of Animal Conflict", publicado en la revista *Nature*.

Antes de la formulación de la EEE, muchos biólogos explicaban los comportamientos sociales mediante la "selección de grupo", argumentando que los animales actuaban por el "bien de la especie". Maynard Smith y Price demostraron que esta visión era vulnerable a la explotación por parte de individuos egoístas. Al introducir el rigor de la teoría de juegos, proporcionaron una explicación basada en la **selección individual** y la aptitud inclusiva. Este cambio de paradigma permitió entender por qué los conflictos animales a menudo están ritualizados y rara vez resultan en la muerte de los contendientes, no por una moralidad intrínseca, sino porque la agresión extrema no suele ser una estrategia estable frente a tácticas más cautelosas.

La colaboración entre Maynard Smith y Price es una de las historias más fascinantes de la ciencia. Price, un polímata estadounidense, había desarrollado una ecuación matemática para la selección natural (la **Ecuación de Price**) que llamó la atención de Maynard Smith. Juntos, refinaron la idea de que la evolución no solo selecciona genes, sino también estrategias de interacción. El libro posterior de Maynard Smith, *Evolution and the Theory of Games* (1982), se convirtió en el texto fundacional que expandió estas ideas a casi todos los aspectos del comportamiento social, desde las proporciones de sexo hasta el cuidado parental y la comunicación animal.

El impacto histórico de la EEE se extiende más allá de la biología. Al demostrar que los sistemas biológicos pueden alcanzar estados de equilibrio sin una coordinación centralizada o una racionalidad consciente, la teoría influyó profundamente en la economía experimental y la sociología. La noción de que el éxito depende del contexto social se ha convertido en una herramienta estándar para analizar cualquier sistema donde los agentes interactúan de manera competitiva o cooperativa, consolidando el legado de Maynard Smith como uno de los pensadores más influyentes del siglo XX.

3. Conceptos y Componentes Clave

Estrategia: En el contexto evolutivo, una estrategia es un programa preestablecido o un fenotipo conductual que dicta cómo responde un individuo ante una situación específica. No implica una elección consciente por parte del organismo, sino que es el resultado de la programación genética y el desarrollo.

Aptitud Biológica (Payoff): Representa la recompensa de una interacción, medida generalmente en términos de éxito reproductivo o supervivencia. En los modelos de EEE, se utilizan matrices de pagos para cuantificar cómo una estrategia *A* se desempeña frente a una estrategia *B*.

Selección Dependiente de la Frecuencia: Es el mecanismo motor de la EEE. Establece que el valor adaptativo de un rasgo cambia según su prevalencia en la población. Un rasgo puede ser beneficioso cuando es raro pero perjudicial cuando es común, lo que lleva a equilibrios estables.

Invasión por Mutantes: Se refiere a la introducción de una nueva estrategia en una población establecida. Una EEE se define específicamente por su capacidad para resistir la propagación de estos mutantes, manteniendo la integridad del sistema conductual predominante.

Polimorfismo Estable: Situación en la que dos o más estrategias coexisten en una población en proporciones fijas. Esto ocurre cuando una estrategia mixta es la única EEE posible, o cuando múltiples estrategias puras tienen el mismo éxito promedio bajo ciertas condiciones de densidad.

4. Fundamentos Matemáticos de la Estabilidad

El análisis de una EEE requiere una formalización matemática precisa que se basa en la comparación de las utilidades o pagos esperados. Si denotamos como $E(S, T)$ el pago obtenido por un individuo que sigue la estrategia *S* cuando se enfrenta a un individuo que sigue la estrategia *T*, una estrategia *S* es evolutivamente estable si, para cualquier estrategia mutante *M*, se cumple una de las dos condiciones siguientes: 1) $E(S, S) > E(M, S)$, o 2) $E(S, S) = E(M, S)$ y $E(S, M) > E(M, M)$.

La primera condición establece que la estrategia *S* debe ser una respuesta estrictamente mejor contra sí misma que cualquier otra posible mutación. Esto significa que en una población dominada por *S*, un mutante *M* tendrá una aptitud inferior y será eliminado por la selección natural. Esta es la forma más fuerte de estabilidad y garantiza que la población sea "monolítica" en su comportamiento, ya que cualquier desviación es penalizada de inmediato por el entorno social.

La segunda condición aborda escenarios más complejos donde un mutante puede tener el mismo éxito que la estrategia dominante cuando ambos se enfrentan a la mayoría. En este caso, la estabilidad se mantiene solo si la estrategia dominante es superior al mutante cuando ambos se enfrentan entre sí (es decir, en los raros encuentros entre mutantes y residentes). Si esta condición no se cumpliera, el mutante podría aumentar su frecuencia mediante deriva genética o por tener un éxito igual, lo que eventualmente desestabilizaría la estructura de la población.

original.

Estas desigualdades permiten a los investigadores modelar interacciones biológicas complejas mediante matrices de pagos. Al resolver estas matrices, es posible predecir no solo qué comportamientos prevalecerán, sino también las proporciones exactas de diferentes tácticas en una población polimórfica. Este rigor matemático transformó la etología descriptiva en una ciencia predictiva, permitiendo a los biólogos poner a prueba hipótesis sobre el comportamiento animal mediante observaciones empíricas y simulaciones computacionales de alta precisión.

5. La Relación entre la EEE y el Equilibrio de Nash

Es fundamental distinguir y relacionar la EEE con el **Equilibrio de Nash**, un concepto central en la economía. Un Equilibrio de Nash ocurre cuando ningún jugador puede mejorar su situación cambiando unilateralmente su estrategia, asumiendo que los demás mantienen las suyas. En términos biológicos, toda Estrategia Evolutivamente Estable es un Equilibrio de Nash, pero no todo Equilibrio de Nash es necesariamente una EEE. La EEE es un refinamiento más estricto del equilibrio, diseñado para entornos donde las estrategias se heredan y se propagan a través de generaciones.

La principal diferencia radica en la dinámica de la población. Mientras que el Equilibrio de Nash se centra en la racionalidad y la elección individual en un momento dado, la EEE se centra en la **estabilidad contra la invasión** a largo plazo. Un sistema puede estar en un Equilibrio de Nash, pero si ese equilibrio es "débil" (donde un mutante tiene el mismo éxito que el residente), una pequeña perturbación o una mutación azarosa podría desplazar a la población hacia un nuevo estado. La EEE prohíbe esta vulnerabilidad mediante su segunda condición matemática de estabilidad.

Además, el concepto de EEE no requiere que los organismos sean agentes racionales que calculen sus beneficios. La "racionalidad" es impuesta por el proceso de selección natural: aquellos que poseen genes para estrategias subóptimas simplemente dejan menos descendencia. Por lo tanto, la EEE actúa como un puente conceptual que permite aplicar la lógica de la optimización económica a organismos que operan puramente bajo instintos biológicos y programación genética, validando la idea de que la evolución "diseña" soluciones inteligentes a problemas de interacción social.

6. Aplicaciones y Ejemplos: El Juego del Halcón y la Paloma

El ejemplo clásico para ilustrar una EEE es el modelo **Halcón-Paloma** (Hawk-Dove), formulado por Maynard Smith para explicar por qué las disputas territoriales entre animales a menudo no escalan a combates mortales. En este modelo, los "Halcones" siempre luchan agresivamente y solo se retiran si resultan gravemente heridos, mientras que las "Palomas" se limitan a

exhibiciones de amenaza y se retiran si el oponente ataca. Si dos Palomas se encuentran, comparten el recurso; si un Halcón encuentra a una Paloma, el Halcón gana todo; si dos Halcones se encuentran, luchan hasta que uno queda herido.

A través del análisis de la EEE, se descubre que ni "ser siempre Halcón" ni "ser siempre Paloma" son necesariamente estrategias estables por sí solas, dependiendo de los costos de las heridas y el valor del recurso. Si el costo de la herida es muy alto, una población de Halcones puede ser invadida por Palomas, ya que los Halcones se dañan demasiado entre sí. El resultado suele ser una EEE mixta: una proporción estable de comportamientos agresivos y pacíficos donde el éxito promedio de ambos es igual. Este modelo explica brillantemente la coexistencia de diferentes temperamentos en una misma especie.

Otra aplicación significativa se encuentra en la **proporción de sexos** (Sex Ratio). [Ronald Fisher](#) propuso originalmente que la selección natural favorece una proporción de 1:1 entre machos y hembras. Utilizando la teoría de la EEE, se ha demostrado que esta proporción es un equilibrio estable porque si un sexo se vuelve raro, los padres que produzcan ese sexo tendrán más nietos, aumentando la frecuencia de ese sexo hasta alcanzar de nuevo el equilibrio. Este es un ejemplo perfecto de cómo la selección dependiente de la frecuencia mantiene la estabilidad del sistema biológico.

Finalmente, la EEE se aplica al estudio del **altruismo recíproco** y la cooperación. Estrategias como "Tit-for-Tat" (Ojo por ojo) en el [Dilema del Prisionero](#) repetido pueden ser evolutivamente estables bajo ciertas condiciones. Esto explica cómo la cooperación puede surgir y mantenerse en un mundo aparentemente competitivo, siempre que los individuos interactúen repetidamente y puedan castigar a los desertores, asegurando que la estrategia cooperativa no sea invadida por "tramposos" egoístas.

7. Críticas y Limitaciones

A pesar de su enorme éxito, la teoría de la EEE ha enfrentado críticas, principalmente por su naturaleza estática. Los modelos de EEE tradicionales asumen poblaciones infinitamente grandes y no consideran explícitamente la genética de poblaciones subyacente. En la realidad, la **deriva genética** en poblaciones pequeñas puede permitir que estrategias no estables se fijen por azar, o que mutantes deletéreos persistan más tiempo del que predice la teoría de juegos pura.

Otra limitación es la suposición de que cualquier estrategia imaginable puede surgir mediante mutación. En la práctica biológica, existen **restricciones filogenéticas y de desarrollo** que limitan el espacio de estrategias disponibles. Un organismo no puede adoptar una estrategia que sus genes no pueden codificar o que su fisiología no puede soportar. Por lo tanto, lo que parece ser una EEE en un modelo matemático podría ser biológicamente imposible de alcanzar para una especie determinada, lo que requiere un análisis más integrado con la biología molecular.

Finalmente, algunos críticos señalan que la EEE se centra demasiado en el equilibrio y descuida la **dinámica evolutiva**. La teoría de juegos evolutiva moderna ha comenzado a abordar esto mediante el uso de ecuaciones diferenciales (ecuaciones de replicador) para estudiar cómo las frecuencias de las estrategias cambian con el tiempo. Estos modelos dinámicos muestran que algunas poblaciones nunca alcanzan un equilibrio estable, sino que entran en ciclos perpetuos de cambio, como sucede en el juego de "Piedra, Papel o Tijera" observado en algunas especies de lagartijas, donde tres estrategias diferentes se persiguen cíclicamente sin que ninguna logre la estabilidad total.

8. Impacto Interdisciplinario y Relevancia Moderna

La influencia de la Estrategia Evolutivamente Estable ha trascendido la biología para convertirse en una piedra angular de la **economía evolutiva**. A diferencia de la economía neoclásica, que asume agentes con racionalidad ilimitada, la economía evolutiva utiliza la EEE para modelar cómo las empresas y los consumidores adoptan comportamientos basados en el aprendizaje, la imitación y la supervivencia en el mercado. Las instituciones sociales y las normas culturales pueden verse como EEE que han cristalizado a lo largo del tiempo debido a su capacidad para resolver conflictos de coordinación.

En el campo de la **Inteligencia Artificial** y la robótica, los principios de la EEE se utilizan para diseñar algoritmos de aprendizaje por refuerzo multiagente. Los desarrolladores crean sistemas donde múltiples agentes deben aprender a interactuar de manera eficiente. Al aplicar criterios de estabilidad evolutiva, los ingenieros pueden asegurar que los protocolos de comunicación o cooperación desarrollados por las máquinas sean robustos frente a errores o agentes "maliciosos" que intenten explotar el sistema.

Hoy en día, la EEE sigue siendo vital para abordar desafíos globales como la **resistencia a los antibióticos** y la gestión de recursos comunes. Comprender las estrategias de las bacterias como una población en competencia permite diseñar tratamientos que dificulten la evolución de cepas resistentes. Asimismo, en la ciencia del clima y la política, la teoría de juegos evolutiva ayuda a modelar cómo se pueden estabilizar los acuerdos internacionales de cooperación, asegurando que la protección del medio ambiente se convierta en una estrategia estable frente a la tentación del incumplimiento unilateral.

9. Lecturas Adicionales

[Estrategia Evolutivamente Estable - Wikipedia, la enciclopedia libre](#)

[Evolutionary Game Theory - Stanford Encyclopedia of Philosophy](#)

[Game Theory, Evolutionary Stable Strategies and the Evolution of Biological Interactions - Nature Education](#)

[The logic of animal conflict: 40 years on - Royal Society Publishing](#)

[Evolutionary Stable Strategies - Encyclopedia Britannica](#)

ARABPSYCHOLOGY.COM