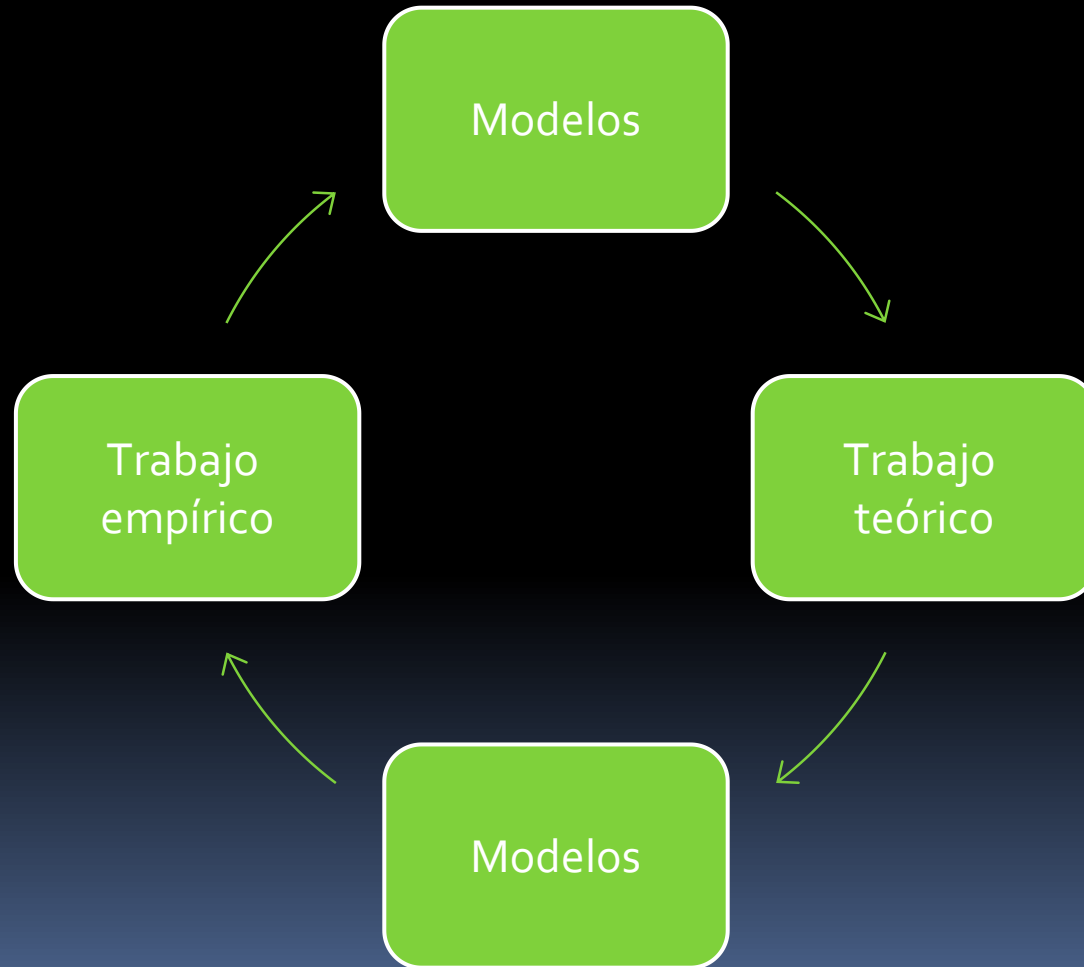
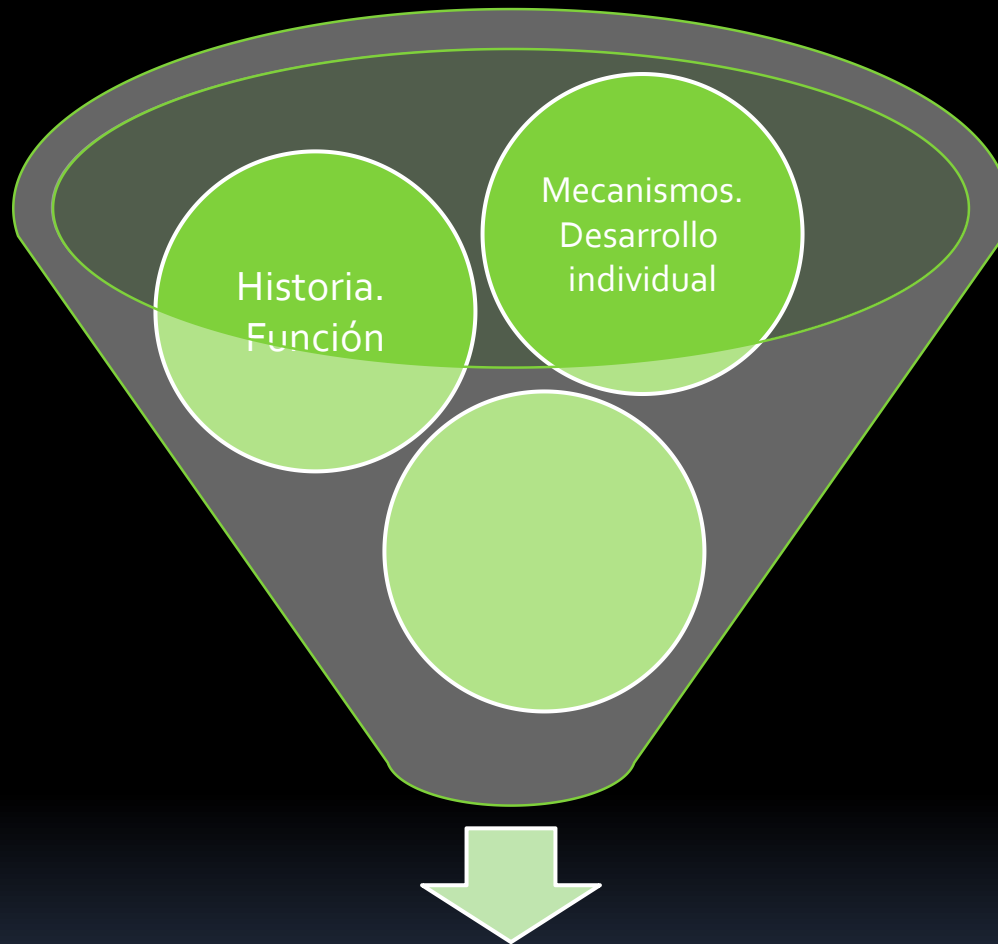




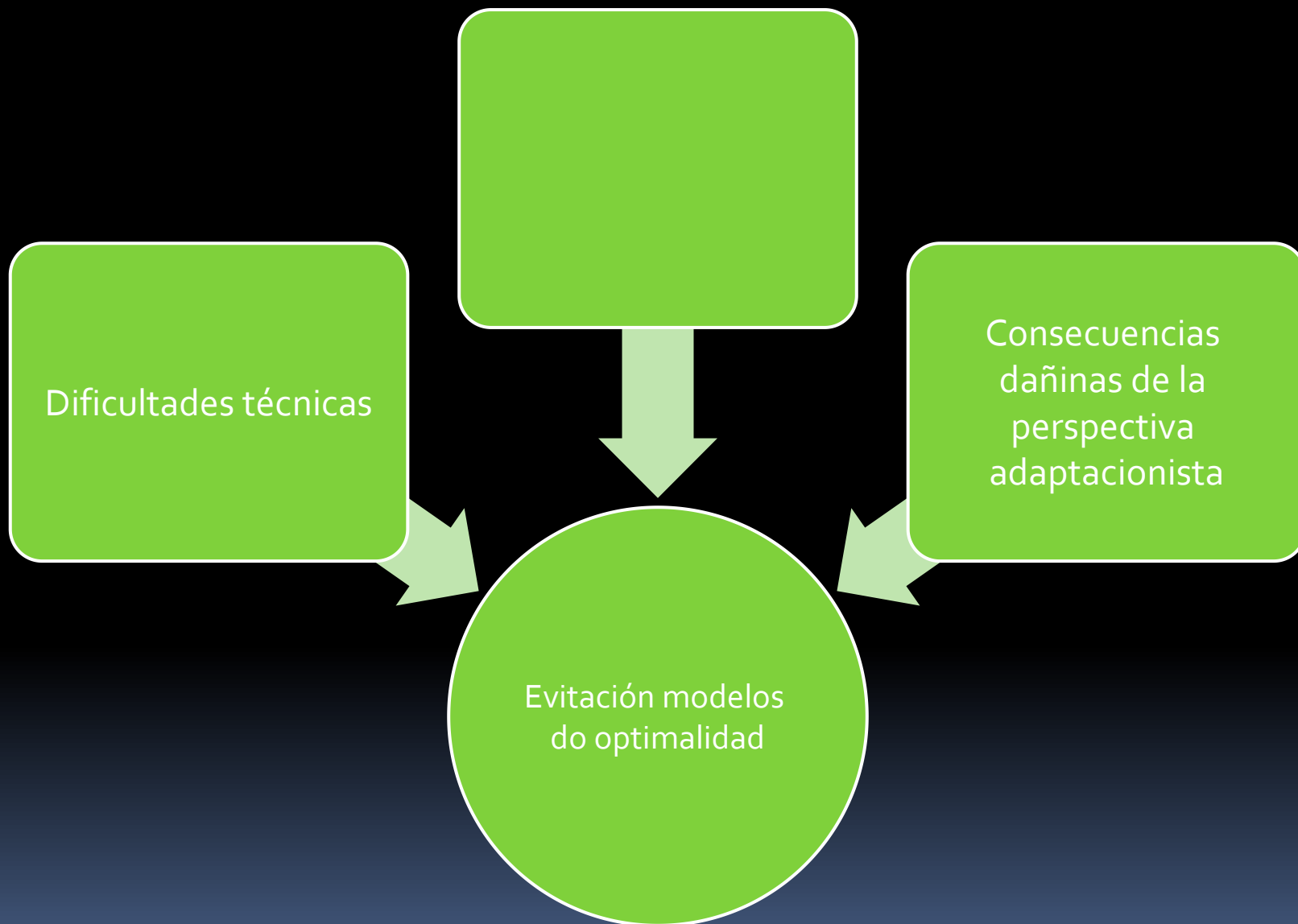
TEMA VIII: MODELOS DE OPTIMIZACIÓN EN ETOLOGÍA

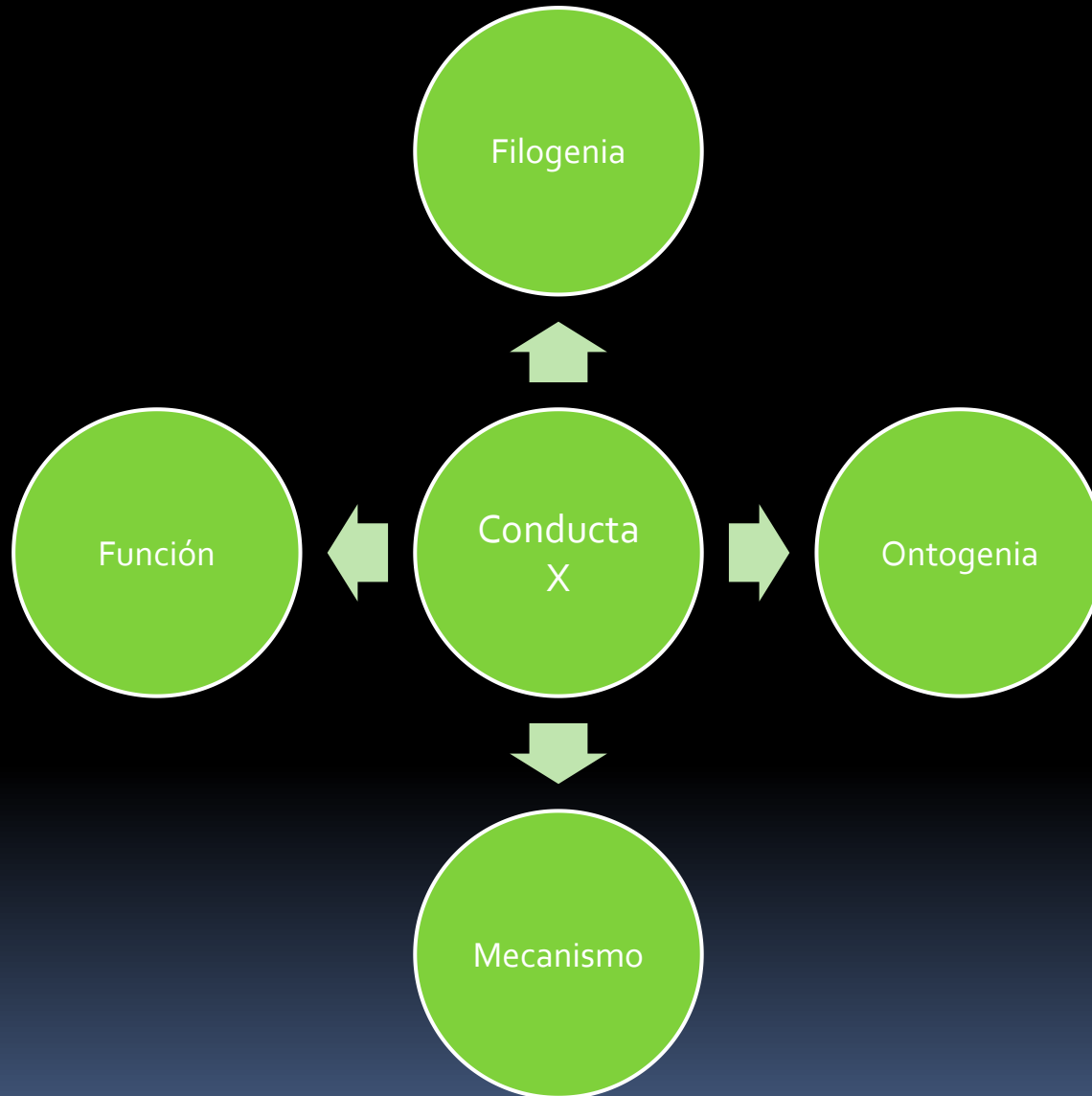
Modelos de optimización: herramientas imprescindibles en la investigación etológica contemporánea



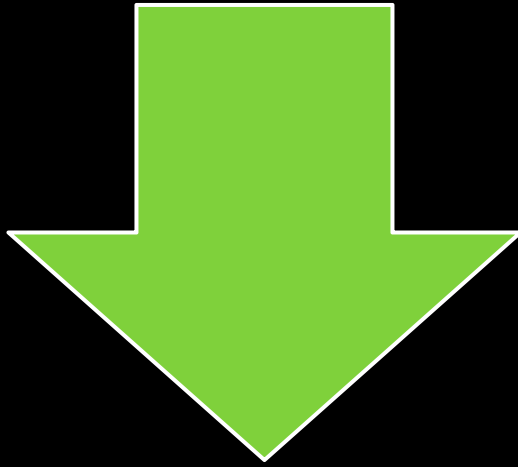


Modelo de Optimalidad

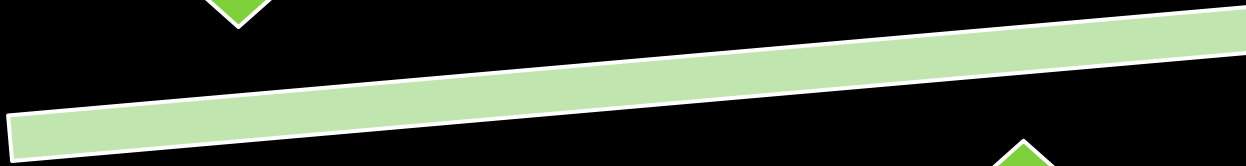




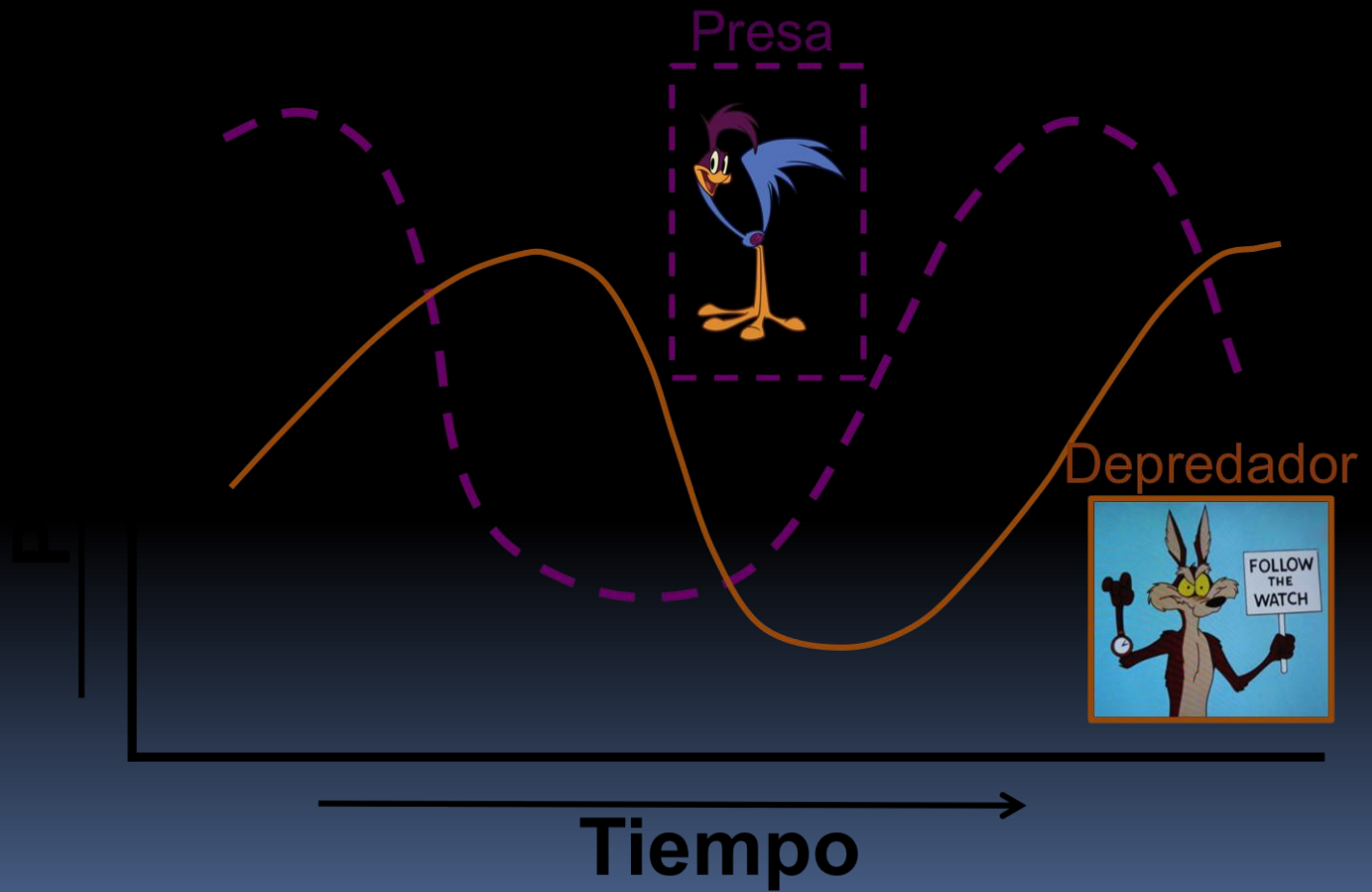
VENTAJAS DE TRABAJAR CON MODELOS DE OPTIMALIDAD



Conciencia del nivel de análisis. Integración de diversos niveles en una misma hipótesis



¿Qué es un modelo?





Formulación de un modelo matemático

Análisis del número de huevos puestos por las aves en cada nidada

Premisa darwiniana: la selección natural favorece a aquellos individuos que contribuyen con más descendientes a las siguientes generaciones

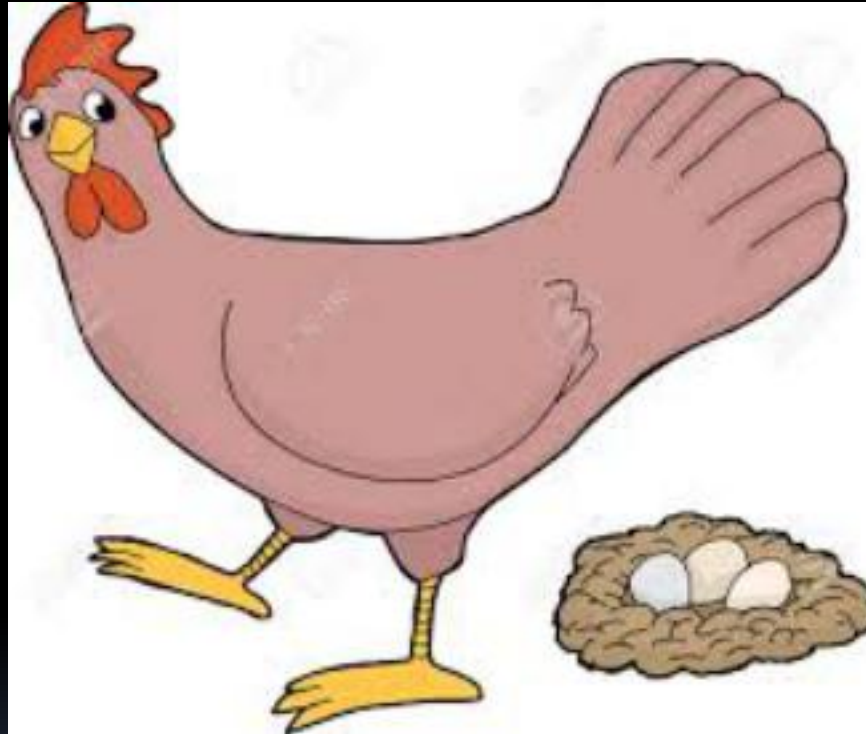
Análisis del n° huevos en una nidada: combinación de varios problemas



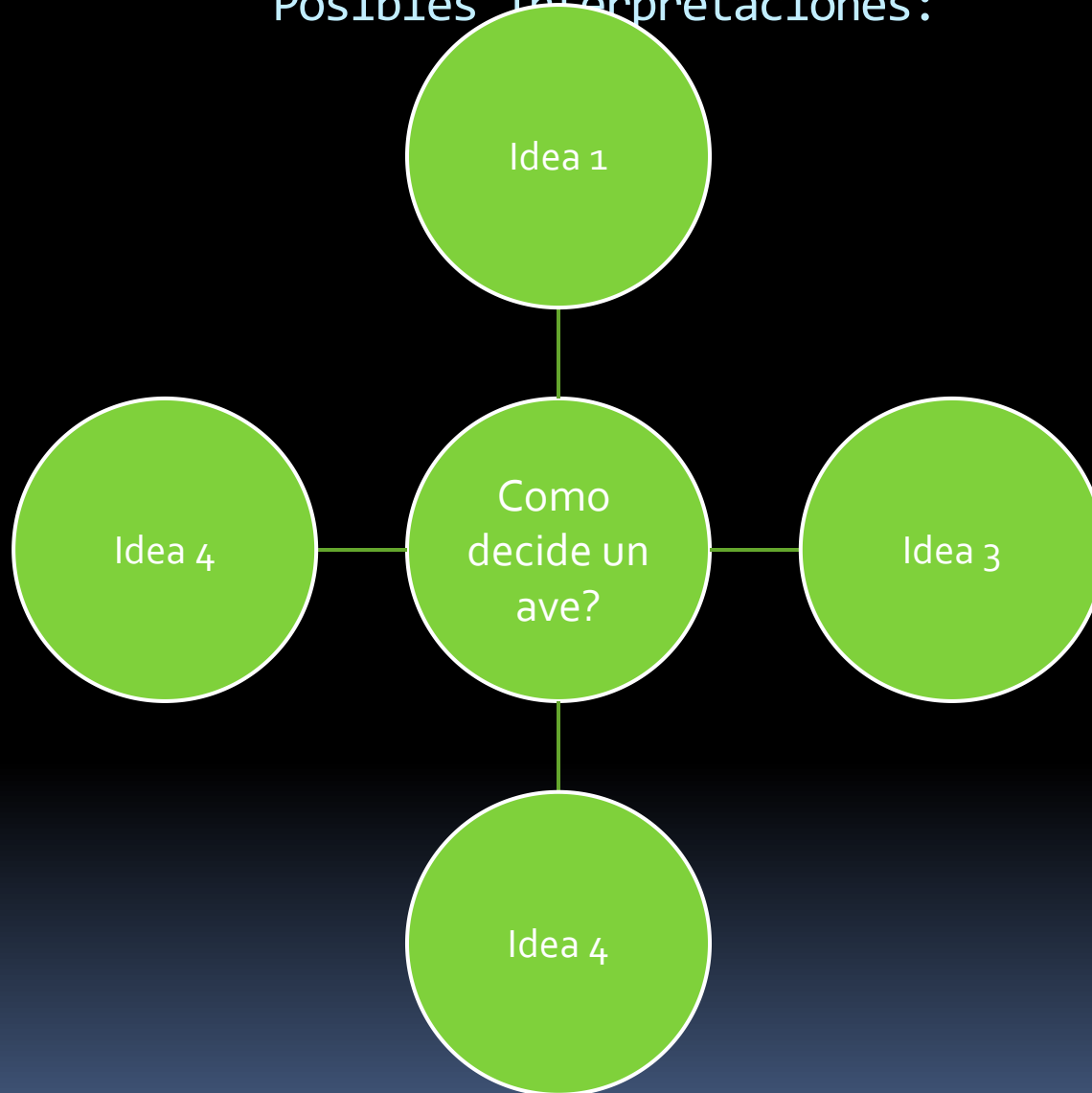
Premisa Darwiniana: Selección Natural premia a los que más contribuyen....con descendientes!



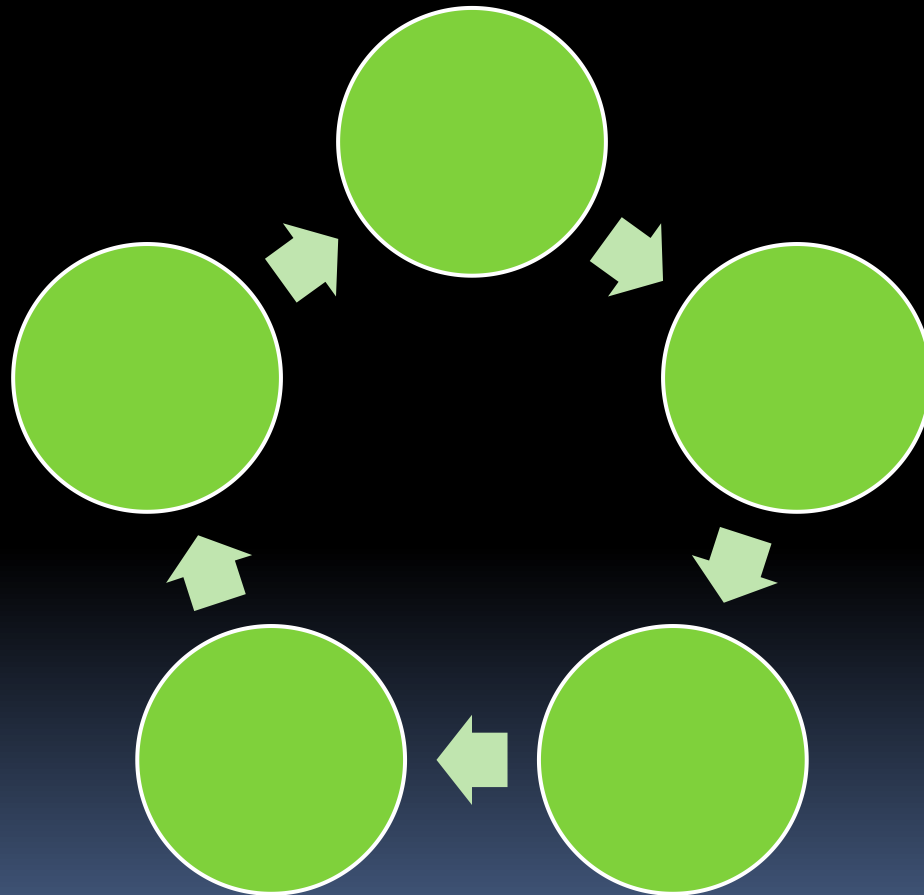
¿Cuántos huevos pongo?



Posibles interpretaciones:



Hipótesis: ponen el máximo número de huevos que pueden producir



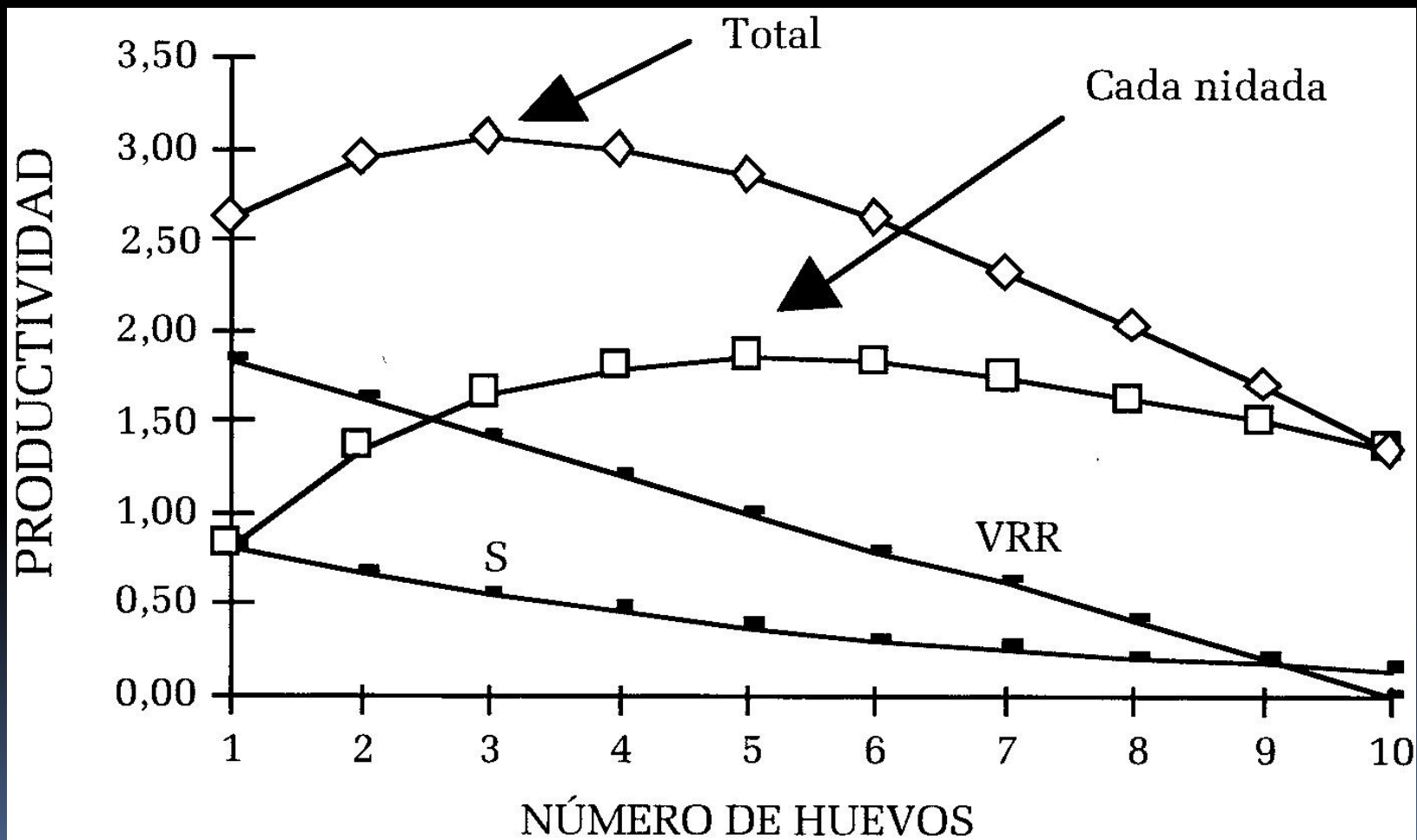
Tal vez las aves pongan el máximo número de huevos que pueden producir según la cantidad de alimento disponible



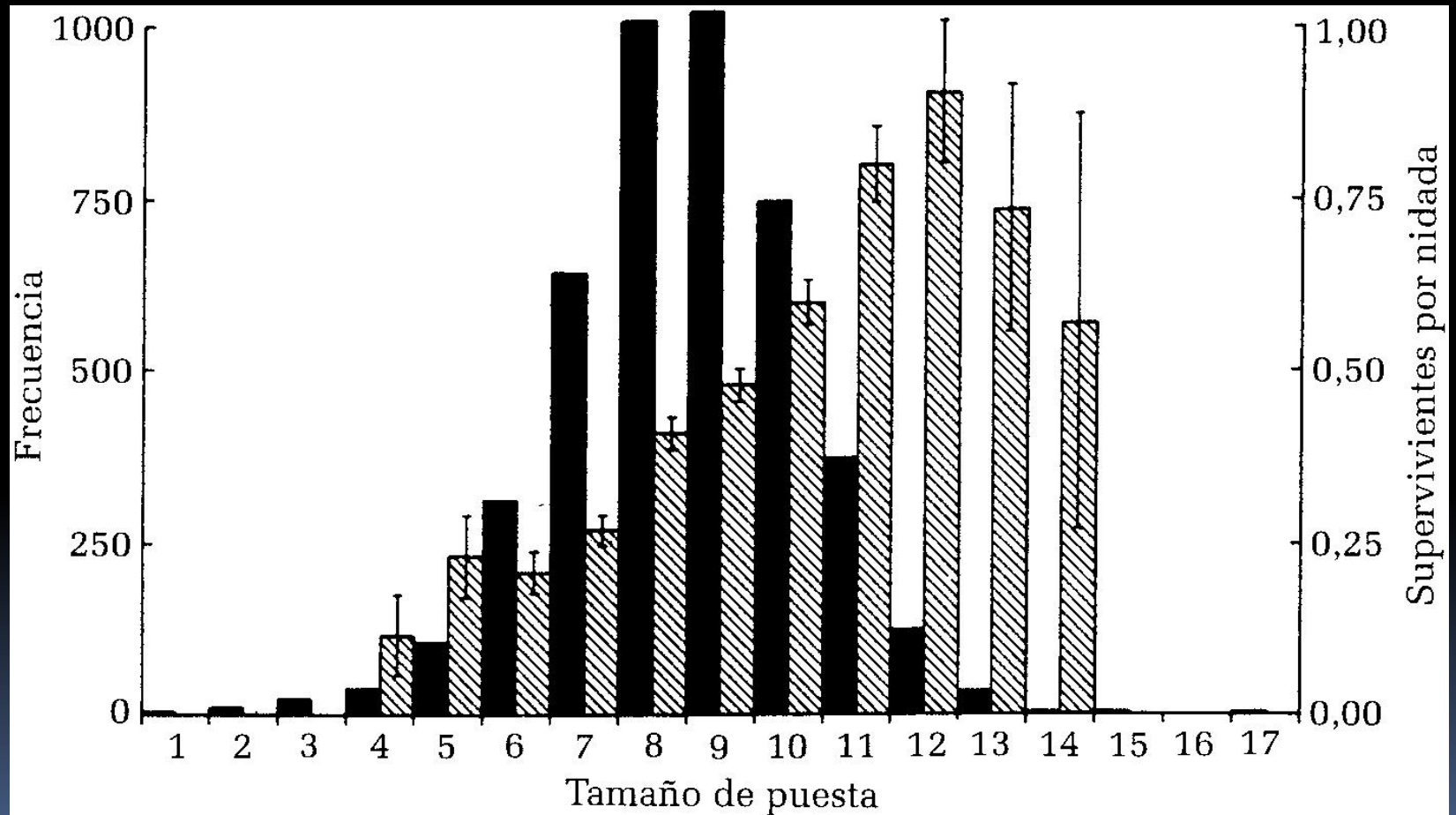
Otra hipótesis: el límite está puesto por la cantidad de polluelos que, en promedio, pueden ser alimentados en la etapa posterior a la eclosión.



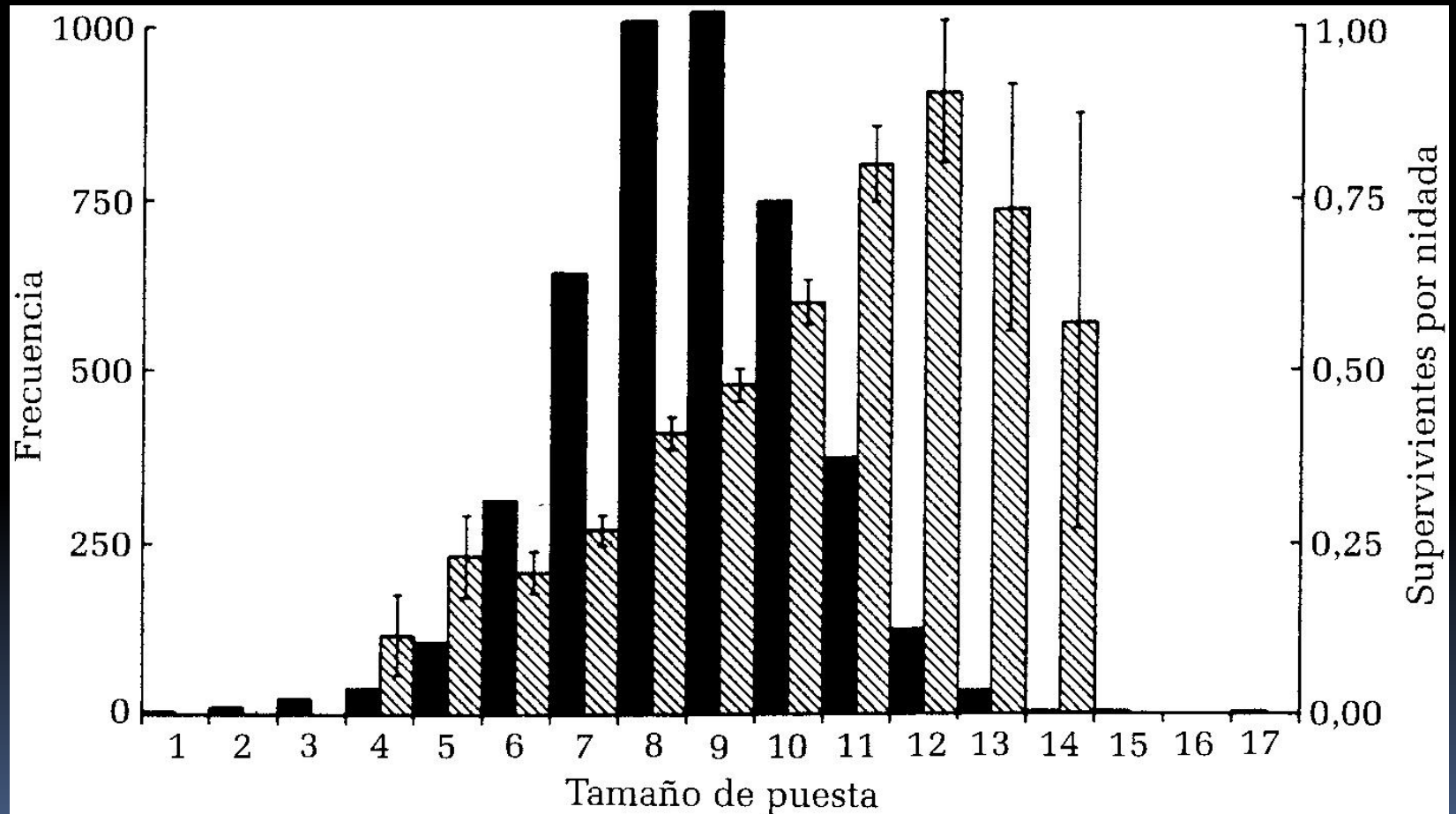
TAMAÑO OPTIMO DE LA NIDADA



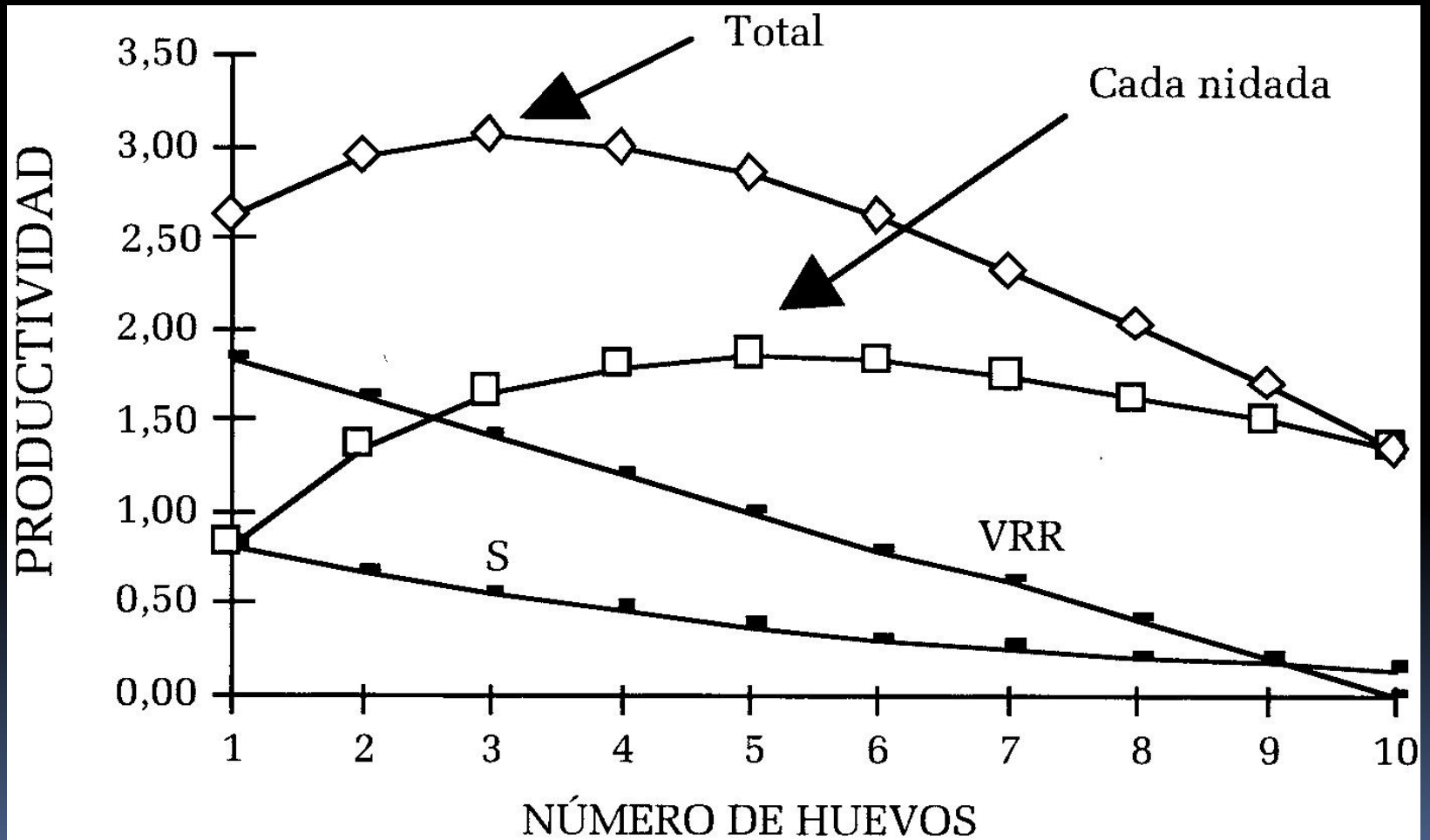
Distribución de frecuencias de distintos tamaños de puestas para 4489 nidos de *Parus major* (Boyce & Perrins 1987)



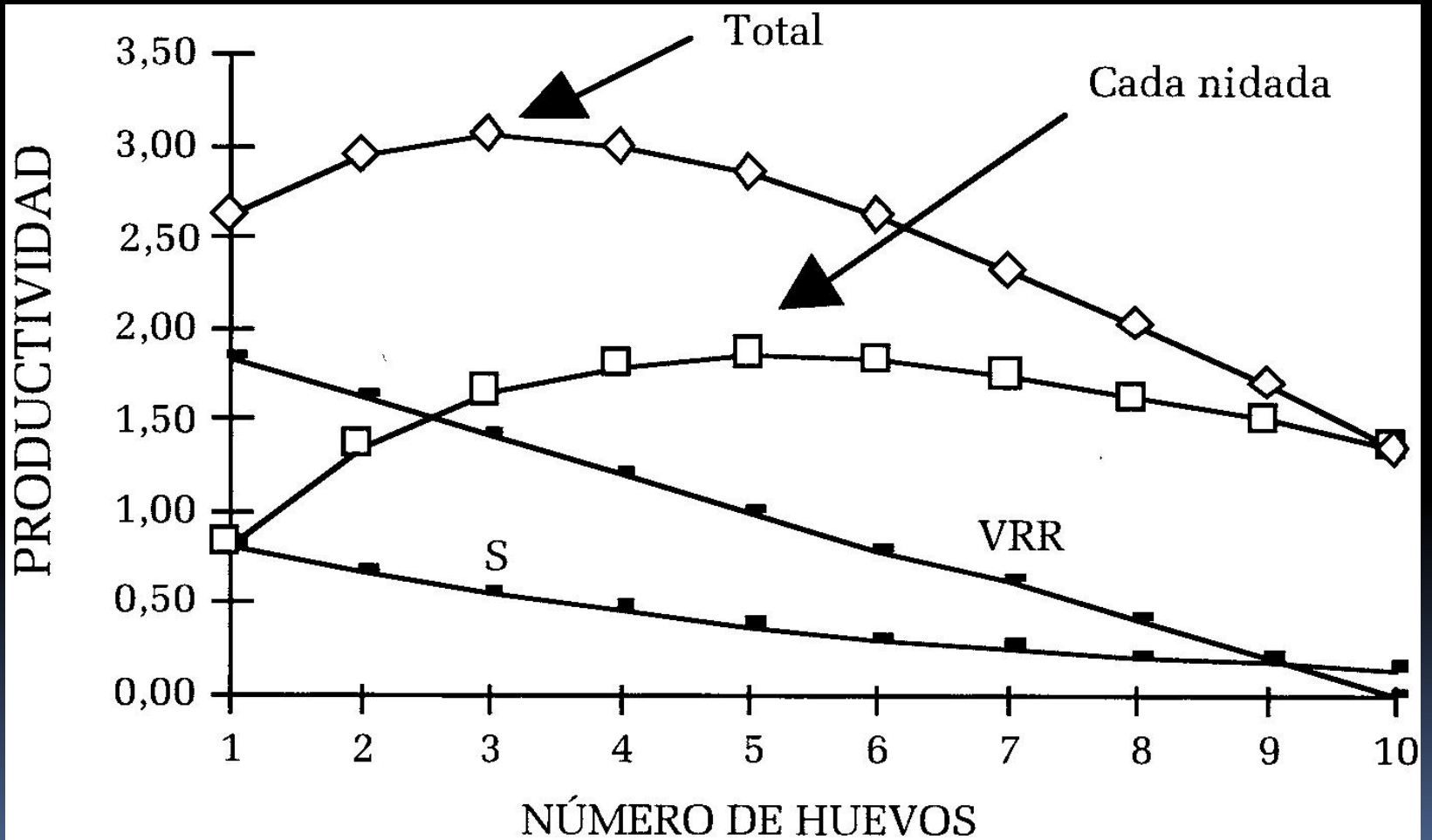
Si el n° de puestas más común= 9 huevos
y el n° de puestas que terminan con mayor n° polluelos= 12
huevos...fallaron las predicciones!



El modelo ayud  a repensar el problema, entonces....
 qu  factor hemos olvidado en nuestro modelo?



quizás que las aves se pueden reproducir varias veces a lo largo de su vida (Charnov & Krebs 1974)



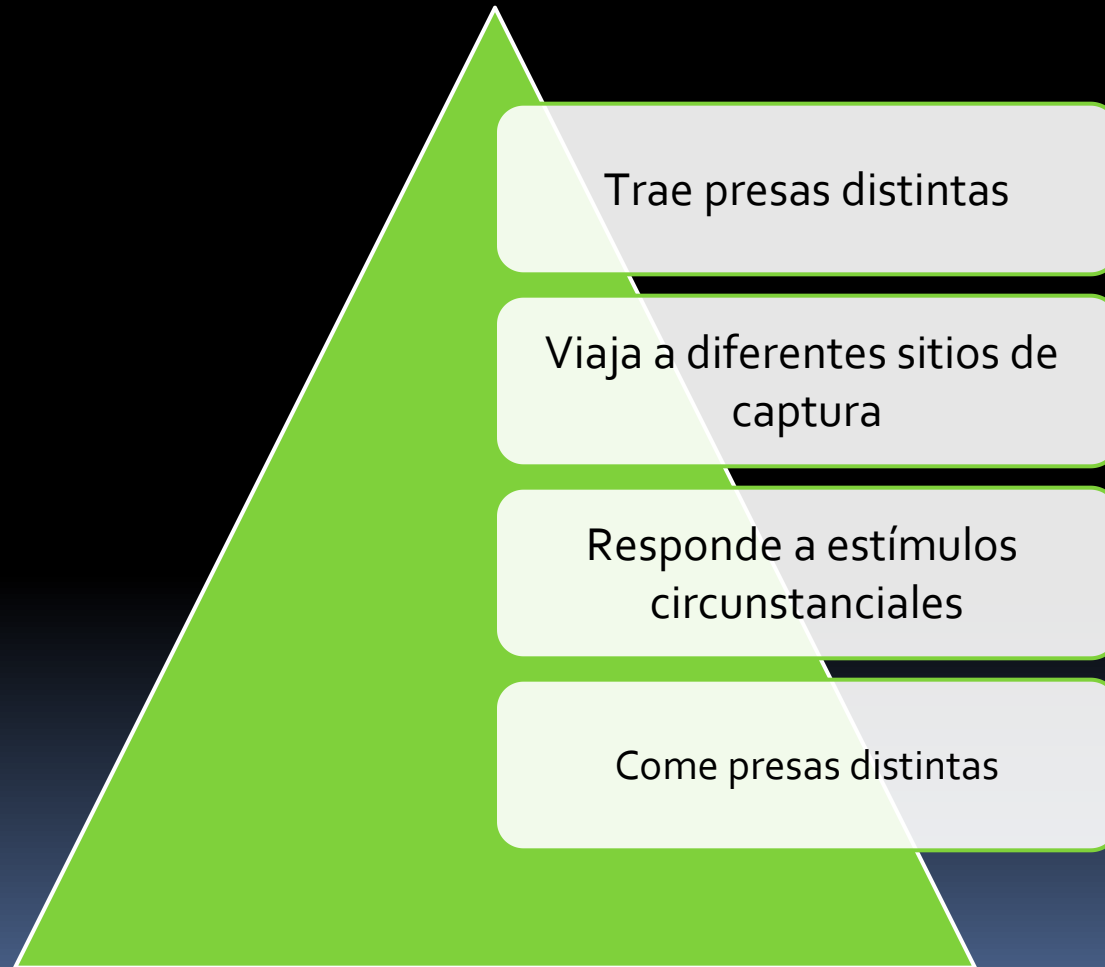


Explotación de parcelas: el teorema del valor marginal (TVM)

MODELOS CLÁSICOS DEL FORRAJEÓ ÓPTIMO



CIERTAS REGULARIDADES





INTUIMOS: supervivencia y crecimiento depende de la tasa de alimentación



SUPONEMOS: Todos los sitios están a igual distancia del nido y son igualmente ricos en insectos



FUNCIÓN MATEMÁTICA: CARGA ACUMULADA ES FUNCIÓN DEL TIEMPO DE BÚSQUEDA



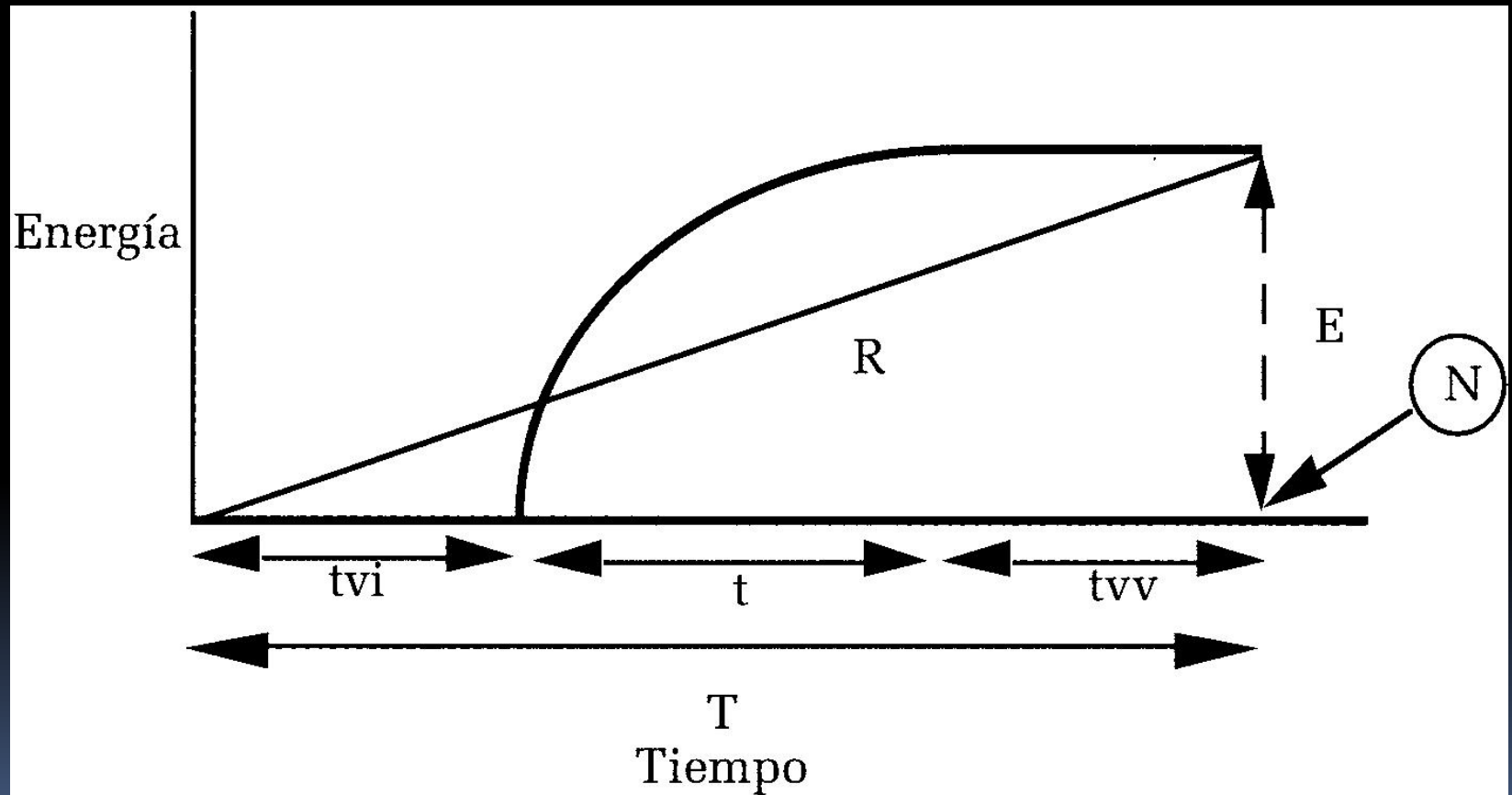
Hipótesis: el pájaro deberá maximizar la tasa de energía por unidad de tiempo que entrega a su cría



Suponemos que todos los sitios están a igual distancia y son igualmente ricos en insectos
Cuanto más lombrices en su pico, más se entorpece la tarea



Ganancia de energía debida a la captura de preseas en función del tiempo





¿Cuánto tiempo se quedará nuestra ave-modelo en cada sitio de caza?

Prioridad a ciertos problemas...

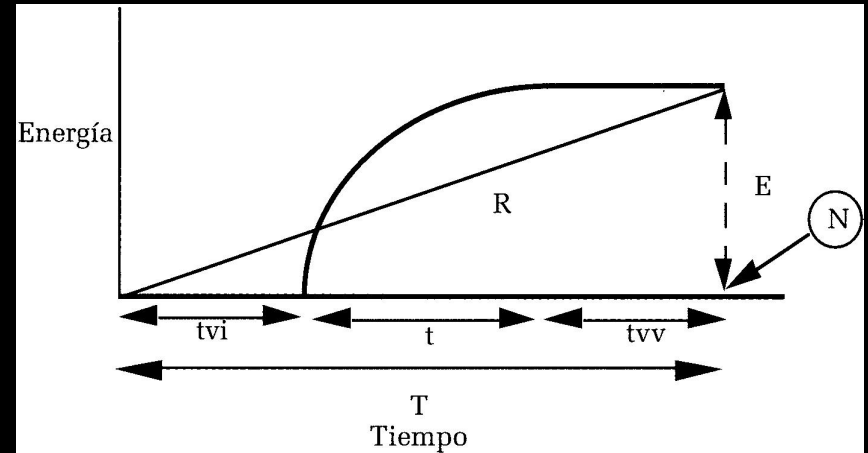
- T

nitidez en el foco, penumbra en la periferia...

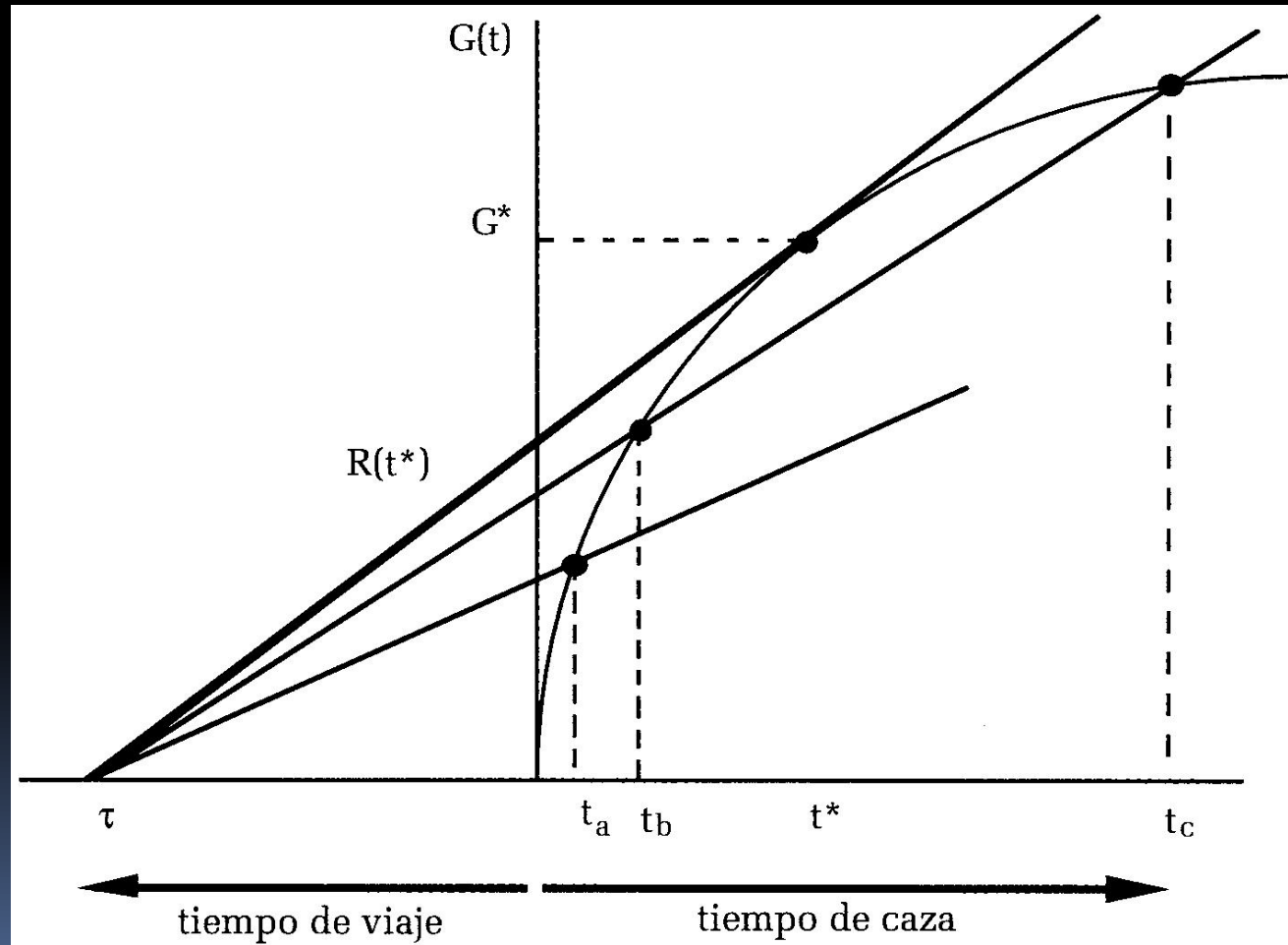


Podemos representar la curva por una función matemática

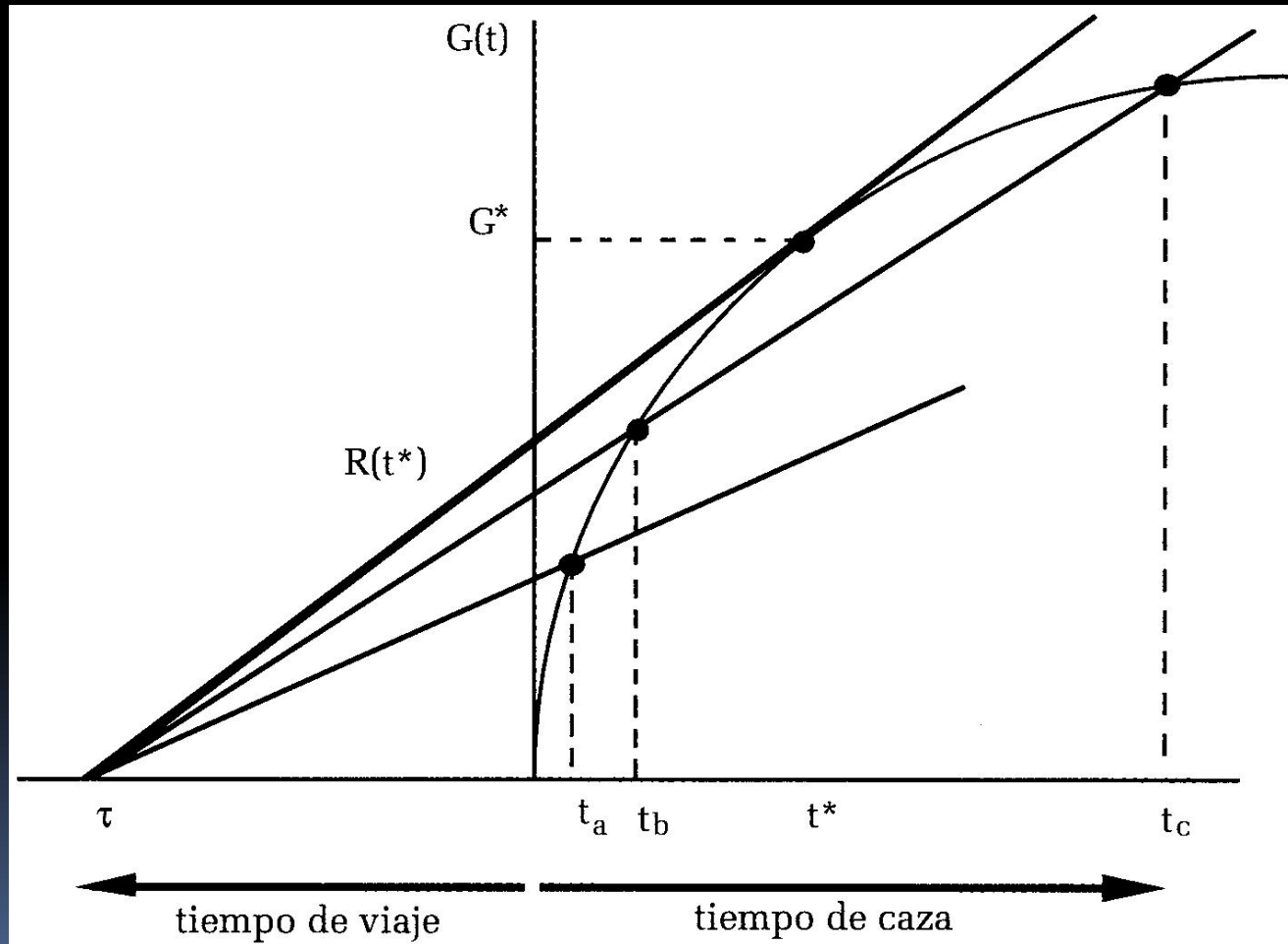
- $Tasa = G \frac{t}{t + \tau}$



Solución gráfica al tiempo de caza óptimo.



Posible estrategia para superar estos problemas es la de formular predicciones cualitativas



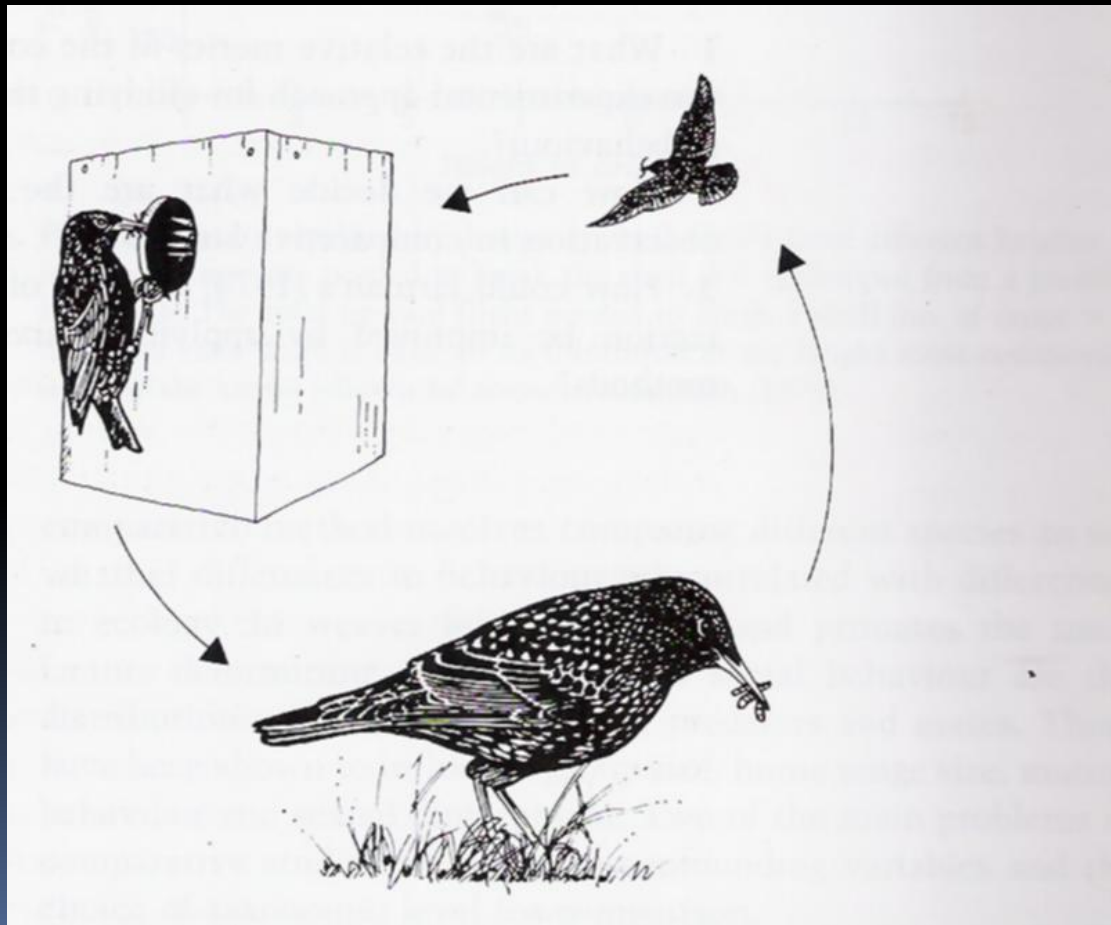
Estudio en *Oenanthe oenanthe* (Carlson & Moreno 1981)



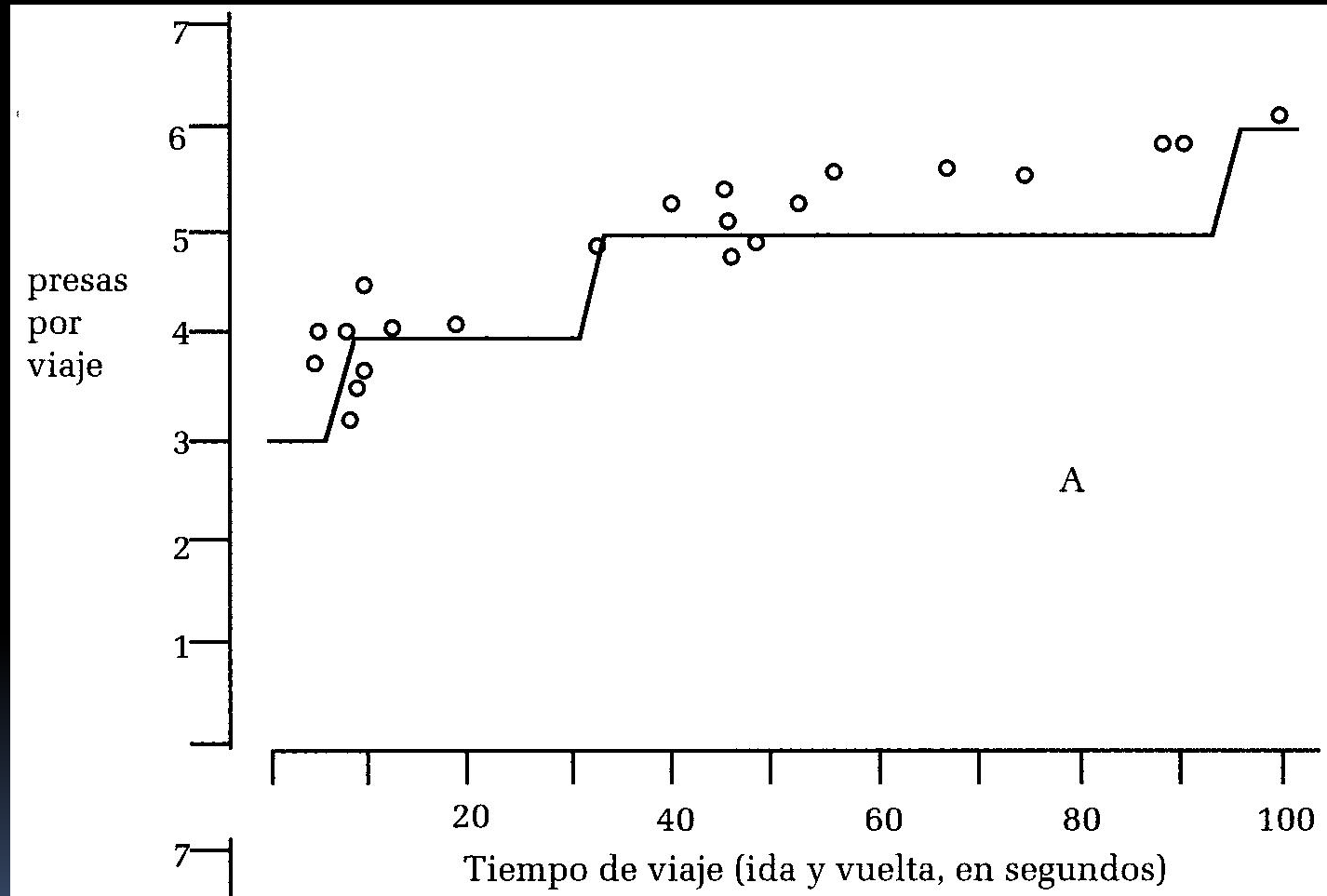
Los viajes del estornino...



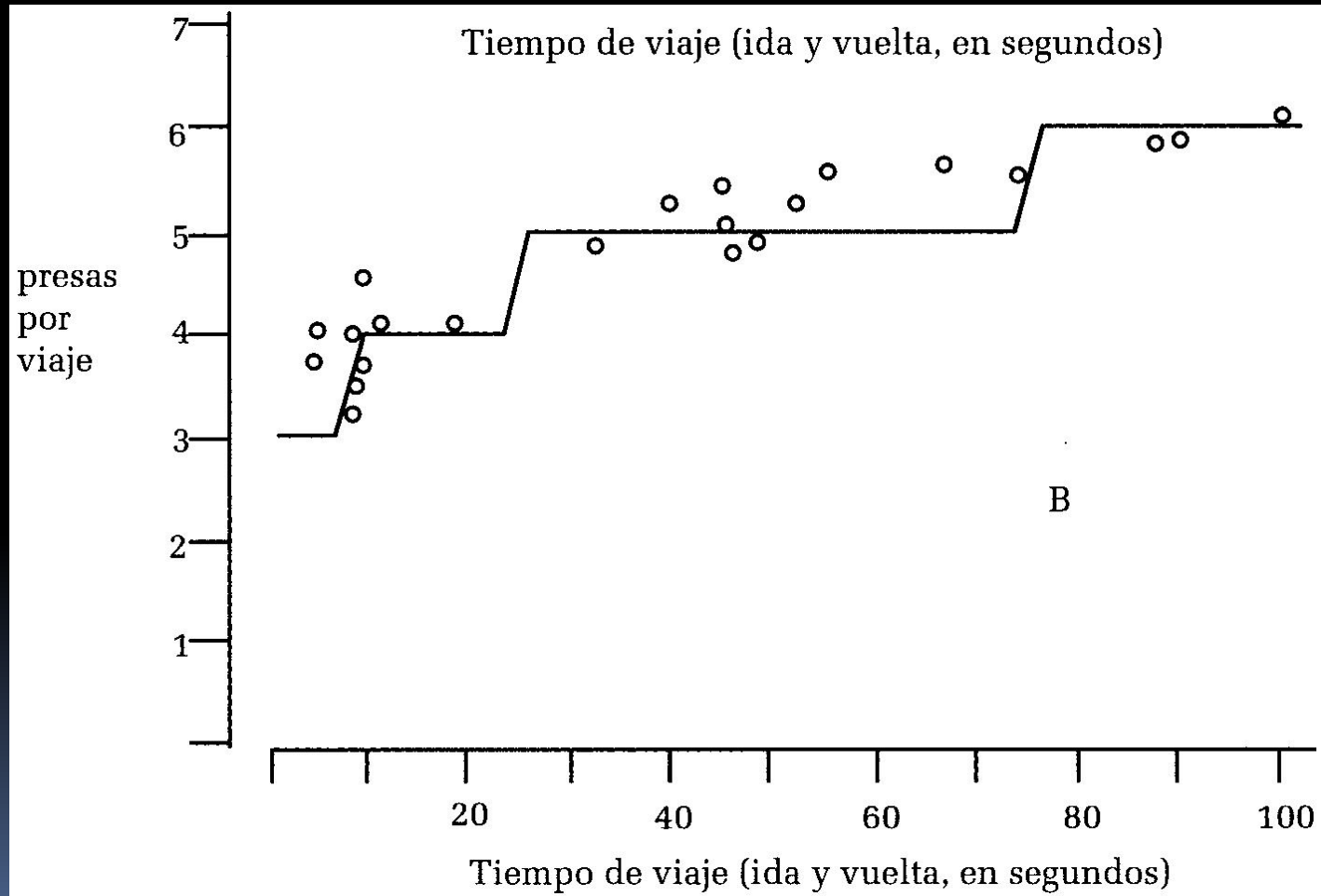
ANÁLISIS ECONÓMICO: COSTOS Y BENEFICIOS



Predicciones y resultados de puesta a prueba del valor marginal en estorninos (Kacelnik 1984)



Al incluir los costos fisiológicos en el modelo



El modelo clásico de selección de presas



Tringa totanus

- Goss-Custard (1977 a,b)
- A veces ignora los gusanos pequeños.
- Otras veces la captura es proporcional a la abundancia de gusanos grandes y pequeños



Nereis diversicolor

- Simplificación conceptual:
- El ave encuentra secuencialmente las presas
- “Moneda”: tasa de obtención de energía:
- 2 tipos de gusanos c/u con abundancia y tiempo manipuleo diferente



- Tasa: G/T
- T: tiempo total para alimentarse
- G: cantidad de alimento obtenida
- T: T_s/T_h
- Λ_1 : tasa de encuentro de gusanos grandes
- Λ_2 : tasa de encuentro de gusanos pequeños.
- h_1 : tiempo captura gusano grande
- h_2 : tiempo captura gusano pequeño

Modelo de selección de presas: ambiente donde sólo hay gusanos grandes y pequeños

- En un tiempo T_s el ave encuentra $\lambda_1 T_s$ gusanos grandes y dedica $h_1 \lambda_1 T_s$ a su captura e ingestión. El tiempo correspondiente para los gusanos pequeños es $h_2 \lambda_2 T_s$. Sumando ambos tiempos obtenemos el tiempo total utilizado en manipular alimento:
- $T_h = (h_1 \lambda_1 + h_2 \lambda_2) T_s$ (3)
- Si la energía obtenida de cada gusano grande es E_1 y la obtenida de cada pequeño es E_2 , la ganancia total será la suma de ambas energías multiplicadas por el número de capturas correspondiente:
- $G = (E_1 \lambda_1 + E_2 \lambda_2) T_s$ (4)
- $Tasa = \frac{(E_1 \lambda_1 + E_2 \lambda_2) T_s}{T_s + (h_1 \lambda_1 + h_2 \lambda_2) T_s}$ (5)
- $Tasa = \frac{E_1 \lambda_1 + E_2 \lambda_2}{1 + h_1 \lambda_1 + h_2 \lambda_2}$ (6)

Estrategias de cosecha o de forrajeo

Generalista

- Si el ave come gusanos de los dos tamaños proporcionalmente a su abundancia
- Tasa = $\frac{E_1\lambda_1 + E_2\lambda_2}{1+h\lambda_1+h\lambda_2}$ (6)

Especialista

- Si el ave ignora los gusanos pequeños :
- Tasa: $\frac{E_1\lambda_1}{1+h_1\lambda_1}$ (7)



SIMPLIFICACIONES IMPORTANTES EN EL MODELO DE SELECCIÓN DE PRESAS: los cambios en estas suposiciones pueden tener una influencia muy grande en las predicciones

- Hipótesis del modelo de selección de presas.
- 1. El tiempo de manipulación (persecución + captura + ingestión) de cada tipo de presa es fijo y no está bajo el control del depredador.
- 2. El depredador no puede manipular y buscar presas al mismo tiempo (de lo contrario no necesitaría ser selectivo).
- 3. Las presas son reconocidas instantáneamente y sin errores.
- 4. Las presas son encontradas secuencialmente y al azar. El tiempo medio para encontrar una presa de tipo i es $1/\lambda_i$.
- 5. El costo energético por unidad de tiempo de manipuleo de las presas es similar para los distintos tipos de presas.
- 6. Los depredadores maximizan la tasa de obtención de energía (E/T).
- 7. El valor de las presas puede ser medido en términos de una dimensión única.



Limitaciones de los modelos clásicos y técnicas alternativas

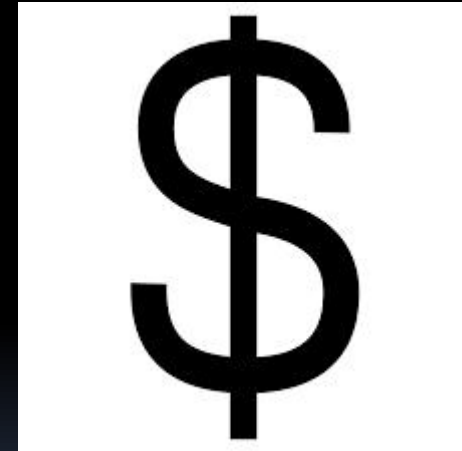
1. Uni-dimensionalidad
2. Independencia del estado
3. Determinismo
4. Horizonte de tiempo



Limitaciones de los modelos clásicos:

Uni-dimensionalidad

- La simplificación más peligrosa es la hipótesis sobre la moneda a maximizar.



Limitaciones de los modelos clásicos: independencia del estado

- Las predicciones no tienen en cuenta el estado (edad, sexo, estado fisiológico, etc.) del sujeto.





Limitaciones de los modelos clásicos: determinismo

- La limitación anterior se combina con la cuestión de la previsibilidad: principio de la pérdida de oportunidades.
 - Los modelos clásicos son deterministas porque en situaciones de cierta imprevisibilidad la conducta más favorable es aquélla que maximiza el promedio, sin consideración del costo de las desviaciones temporales del mismo.
 - Imaginemos un consumidor que encuentra en forma secuencial dos tipos de presas, superiores e inferiores y que según una ecuación de optimización clásica se favorece, en **promedio**, al especialista que rechaza las presas inferiores.
 - Un sujeto que ignora las presas menos favorables obtiene, en **promedio**, una tasa de ganancia mayor.
- 



Limitaciones de los modelos clásicos: determinismo

- Un consumidor que acepta una presa inferior puede perder una oportunidad de utilizar mejor su tiempo, pero si las presas aparecen en una secuencia impredecible habrá ocasiones en las que el Especialista deberá dejar pasar una presa inferior sin que aparezca una superior durante el intervalo que hubiese tomado el procesamiento de la presa perdida.
- Los modelos que incorporan la importancia de la imprevisibilidad y el costo de desvíos del promedio a largo plazo, son llamados **estocásticos**.

Limitaciones de los modelos clásicos: horizonte de tiempo

- Los modelos clásicos suponen implícitamente que los consumidores se enfrentan a una tarea de duración infinita.
- La existencia de horizontes de tiempo limitados puede afectar la forma de muchas decisiones.





¿Qué modelo?

- Existen diversos tipos de modelos de optimización.
 - Estáticos
 - Dinámicos
 - Unidimensionales
 - Multidimensionales
 - Gráficos
 - Analíticos
 - Lo que tienen en común todos los enfoques de optimización es la explicitación de la cantidad que se intenta maximizar, pero la moneda elegida cambia según el interés del biólogo en cada caso.
 - Levins (1966) discutió la imposibilidad de elegir un modelo que sea, al mismo tiempo, el mejor por su generalidad, realismo y precisión.
 - Las dudas de los biólogos no se reducen a si un modelo es más probable que sea cierto o falso que otro, sino a si es el más útil como guía para la acción.
- 



¿Qué modelo?

- Pero si en el proceso de formular, poner a prueba y modificar nuestras hipótesis un modelo sirve como cordón organizador de nuestro trabajo, es decir si ofrece un programa de investigación que nos obliga a hacer preguntas razonables y ofrece una manera constructiva de avanzar cuando sus predicciones fallan, el modelo cumplirá una función irreemplazable.
 - Esta es la visión de Lakatos (1970)
 - De acuerdo a esta perspectiva lo importante es juzgar la práctica real de un programa de investigación y no sólo su idealización.
 - Las técnicas de optimización ofrecen una herramienta más para llevar adelante el programa de la etología. Su contribución más obvia ha sido en el estudio funcional de la conducta, pero las aplicaciones actuales son igualmente significativas desde el punto de vista de los mecanismos.
- 



F

FIN

