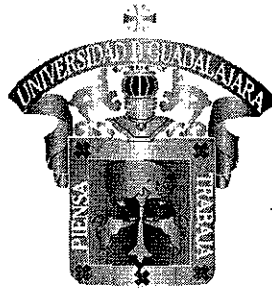


UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

CENTRO UNIVERSITARIO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AGROPECUARIAS

CENTRO DE ESTUDIOS E INVESTIGACIONES EN COMPORTAMIENTO



**EFFECTOS DE VARIACIONES EN LA DISTRIBUCIÓN ESPACIAL Y TEMPORAL DE RECURSOS
SOBRE LAS ESTRATEGIAS DE BÚSQUEDA Y CONSUMO DE ALIMENTO EN GRUPOS DE
RATAS**

**TESIS PROFESIONAL QUE PARA OBTENER EL GRADO DE MAESTRO EN CIENCIA DEL
COMPORTAMIENTO: OPCIÓN EN ANÁLISIS DE LA CONDUCTA**

PRESENTA

LUIS ALFARO HERNÁNDEZ

DIRECTORA: DRA. ROSALVA CABRERA CASTAÑÓN

COMITÉ: DR. ÓSCAR GARCÍA-LEAL

Guadalajara, Jalisco

Enero de 2010

Se agradece al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología el apoyo brindado para la realización del presente trabajo, en el marco de la Beca de Posgrado número 214051.

INDICE

Resumen.....	1
Introducción al problema de búsqueda de alimento en grupo	2
Una aproximación conceptual y sus expresiones formales	5
Modelo de Maximización de la tasa.....	5
Modelo de Minimización del déficit.....	9
Evidencia empírica	13
La porción consumida por el productor	13
Maximización de la tasa	13
Minimización del déficit.....	14
Características del grupo.....	20
Objetivo del proyecto.....	24
Estudio piloto	28
Objetivo.....	28
Método	28
Resultados	30
Orden de arribo a las fuentes de alimento	30
Índice Producir-Parasitar.....	31
Tiempo relativo de consumo.....	32
Tiempo entre aperturas sucesivas de fuentes por grupo.....	33
Tasa de encuentro promedio por productor.....	34
Tasa de encuentro del grupo.....	36
Discusión.....	37
Propuesta experimental	41
Serie A.....	41
Experimento 1.....	41
Experimento 2.....	43
Experimento 3.....	45
Serie B.....	47
Experimento 1.....	47
Experimento 2.....	49
Experimento 3.....	50
Avance experimental.....	53
Experimento 1.....	53
Referencias.....	64

Resumen

El tema central del presente trabajo es la búsqueda y consumo de alimento en condiciones grupales. Principalmente, los trabajos consultados para esta tesis están basados en el modelo propuesto por Barnard y Sibly (1986). En el desarrollo de esta tesis se pueden identificar las siguientes partes: 1) una breve introducción al problema de búsqueda de alimento en condiciones grupales; 2) una aproximación conceptual describiendo los principales modelos considerados en este tipo de trabajos, en concreto, los modelos de maximización de la tasa y minimización del déficit; 3) evidencia empírica obtenida en trabajos experimentales en los cuales se manipulan parámetros relativos a las características de la parcela y las propiedades de los organismos del grupo, la interpretación de los resultados es realizada a partir de los modelos descritos para este trabajo; 4) un estudio piloto, utilizando ratas como sujetos experimentales, que muestra empíricamente la viabilidad de estudiar en condiciones de laboratorio situaciones grupales de búsqueda y consumo de alimento; 5) el diseño de las dos series experimentales propuestas para este trabajo, específicamente, en la serie A se consideran diferentes manipulaciones de la distribución de los recursos y dos diferentes tamaños de grupo, en la serie B se considera diferentes manipulaciones de la disponibilidad espacio-temporal de los recursos y dos diferentes niveles de demanda energética, y por último 6) un avance experimental en el cual se reportan algunos resultados del primer experimento de la serie A.

Introducción al problema de búsqueda de alimento en grupo

El forrajeo puede ser entendido como el conjunto de actividades desplegadas por los organismos con la finalidad de explotar las fuentes de alimento disponibles en el medio. Las conductas de forrajeo pueden identificarse a través de las siguientes fases: búsqueda, manipulación y consumo (Stephens y Krebs, 1986). Cuando un organismo forrajea debe realizar una serie de conductas para suministrarse el alimento, éstas son moduladas por: el medio circundante, es decir, las características de la parcela y bajo qué circunstancias es realizada la búsqueda (en presencia/ausencia de competidores y/o predadores) además de las características propias de la especie en cuestión.

Gutiérrez (1998) menciona que en el proceso de alimentación están implicadas una serie de elecciones de diversos tipos. En general, los organismos eligen entre varias opciones vinculadas a: dónde buscar, qué comer, cuándo comer, qué cantidad consumir, cuándo es necesario desplazarse a otra fuente de alimento, qué cadena de respuestas desplegar para la obtención de alimento, etc...

El problema fundamental al que se enfrenta un organismo en situaciones de búsqueda e ingesta de alimento, radica en que para su supervivencia un organismo debe ejecutar una serie de estrategias que le permitan obtener mayor ganancia energética, en relación a las pérdidas derivadas del despliegue de dichas estrategias durante un periodo definido. Generalmente, las ganancias son dimensionadas en términos calóricos, mientras que las pérdidas son dimensionadas en términos de tiempo (Gutiérrez, 1998).

En general, los organismos buscan su alimento básicamente bajo dos condiciones en relación a la población involucrada en la situación, a saber: 1) de manera individual, es decir, en solitario; en este caso, la obtención de recursos alimenticios depende de la habilidad de cada sujeto para localizar las fuentes potenciales de alimento y la cantidad de alimento disponible en cada fuente -información individual-, o 2) de manera grupal, de modo que la obtención de recursos no sólo depende de las habilidades particulares de cada sujeto para localizar las fuentes de alimento potenciales; en este caso, los

organismos también pueden acceder a las fuentes a partir de observar a otros individuos - información pública- (Cabrera, Durán y Nieto, 2006a; 2006b; Dall, Giraldeau, Olsson, McNamara y Stephens, 2005; Hewitson, Gordon y Dumont, 2006).

El interés de este proyecto es abordar las situaciones de búsqueda de alimento bajo condiciones grupales. Por tanto, a partir de este momento la información que será presentada se basa en estudios y constructos teóricos explícitamente realizados con el fin de dar razón de lo que ocurre en este tipo de situaciones.

Según Barnard y Sibly (1981), en situaciones grupales de búsqueda de alimento es posible identificar dos tipos de respuesta mutuamente excluyentes para acceder al alimento en un momento determinado: a) las respuestas de producir y b) las respuestas de parasitar.

- a) Producir. Se entiende como la emisión de una respuesta que le permite a un sujeto liberar o tener acceso a una cantidad de alimento y generalmente poder consumirlo parcialmente antes que otros integrantes del grupo.
- b) Parasitar. Puede ser entendido como el consumo de alimento generado a partir de arribar a una fuente de alimento después de ser señalada por otro sujeto, consumiendo parte del alimento restante.

Estos mismos autores han señalado que en la mayoría de los casos se observa que los sujetos no despliegan un tipo de respuesta de manera exclusiva. Habitualmente, se observa que los sujetos alternan entre producir y parasitar a otros para acceder al alimento (Giraldeau y Lefebvre, 1986; Cabrera, Durán y Nieto, 2006a). Sin embargo, se identifica que algunos sujetos despliegan en mayor proporción una de estas dos respuestas para acceder a los recursos. A la tendencia que se observa en la respuesta de acceso al alimento para cada integrante del grupo se le denomina "estrategia de búsqueda" (Barnard y Sibly, 1981; Caraco y Giraldeau, 1991). Cuando un sujeto emite mayor proporción de respuestas de producción en relación al total de respuestas para acceder al alimento producido por otro sujeto, se dice que despliega una estrategia de "productor". Por otra parte, cuando un sujeto emite mayor proporción de respuestas de

participar del alimento producido por otros en relación al total de respuestas que le permiten acceder al alimento, se dice que despliega una estrategia de "parásito"¹ (Barnand y Sibly, 1981; Caraco y Giraldeau, 1991).

Habiendo descrito la nomenclatura que será empleada en este trabajo, conviene señalar los principales cuestionamientos al interior del área de estudio y sus alternativas de respuesta, una pregunta interesante en situaciones de búsqueda e ingesta de alimento en condiciones grupales es la siguiente: ¿qué factores situacionales pueden contribuir a la interacción entre sujetos en una situación de búsqueda de alimento? Posteriormente, si se observa interacción, puede ser interesante preguntarse ¿qué factores situacionales modulan la proporción con la que se ejecuta cada una de las estrategias al interior de un grupo? Para dar respuesta a estas dos preguntas, resulta útil identificar qué variaciones en las condiciones ambientales pueden producir cambios sustanciales en la composición de los grupos y en las estrategias desarrolladas a lo interno de los mismos, así como realizar manipulaciones sistemáticas de dichas variables.

Por otra parte, también resulta interesante preguntarse ¿qué variables en las características de la población pueden influir para que un organismo despliegue una estrategia en particular? Para dar respuesta a esta pregunta resulta pertinente realizar manipulaciones controladas sobre diferentes características de la población. Otra pregunta relevante es ¿qué aspectos relacionados con la disposición de los recursos afectan las estrategias de los integrantes de un grupo? Para responder a esta pregunta tienen que valorarse los efectos de diferentes condiciones espacio-temporales para presentar recursos.

¹ Sin embargo, la pertinencia de esta nomenclatura puede ser cuestionada por no utilizar los términos de un modo técnico, sino como términos del lenguaje ordinario. En biología se utiliza el término parásito para hacer referencia un organismo animal o vegetal: que vive a costa de otro **de distinta especie**, alimentándose de él y depauperándolo sin llegar a matarlo.

Una aproximación conceptual y sus expresiones formales

De acuerdo con lo anterior, los factores que modulan las estrategias de búsqueda y consumo de alimento a lo interno de grupos de sujetos pueden clasificarse en dos grandes grupos: por una parte, los factores ambientales y por otra parte, los factores relativos a la población. Con base en estos factores se han realizado algunas propuestas formales que enfatizan el papel que juegan algunas variables ambientales y poblacionales, para dar razón de cómo se afectan las estrategias de búsqueda y consumo de alimento a lo interno de un grupo.

Las propuestas derivadas de esta lógica, permiten predecir el consumo promedio estimado para cada estrategia. Sin embargo, principalmente, permiten dar razón de la proporción de sujetos que producen el alimento que consumen y la proporción de sujetos que siguen a los productores para acceder al alimento. A continuación se presentan dos variantes de estos modelos, a saber: 1) el modelo de Maximización de la tasa de Vickery, Giraldeau, Templeton, Kramer y Chapman (1991) y 2) el modelo de Minimización del déficit de Caraco y Giraldeau (1991). Estos dos modelos difieren principalmente en el énfasis que le atribuyen a diferentes variables ambientales y poblacionales. Por tanto, realizan predicciones semejantes bajo ciertas condiciones, pero difieren en algunas otras dependiendo de la implicación de las variables que operen en tales condiciones.

Modelo de Maximización de la tasa

Giraldeau y Livoreil (2000) basados en Vickery, et al. (1991) mencionan que cuando G sujetos buscan alimento en grupo, con base en el tipo de estrategia que despliegan para acceder al alimento, se pueden identificar al menos dos fracciones de integrantes: 1) G_p sujetos que fungen como productores (donde d es la proporción de productores) y 2) G_s sujetos fungen como parásitos (donde s es la proporción de parásitos). Este modelo asume que existe completa exclusividad en el uso de cada una de

las estrategias, es decir, los sujetos productores nunca siguen a otros para consumir alimento, mientras que los parásitos nunca producen el alimento que consumen.

Cuando un productor encuentra una fuente de alimento (F) consume parcialmente ésta de manera exclusiva. A esto se le refiere como "ventaja de producción" (a), la cual permanece hasta que los parásitos arriban a la fuente y consumen junto con el productor la comida restante ($F-a=A$). A es repartido en porciones similares para el total de sujetos que explotan la fuente (A/n), es decir, entre el total de parásitos y el productor ($n=G_s+1$). Nótese que el valor del total de parásitos más el productor (n) no necesariamente es igual al valor del tamaño de grupo (G). Esto se debe a que G , recoge el valor del total de sujetos que intervienen en el intervalo total de forrajeo (T), mientras que n hace referencia a los sujetos que intervienen en la explotación de cada fuente de alimento. En otros términos todos los parásitos más el productor. Por tanto, $n \leq G$.

La expectativa de ingesta para el productor (I_p) en un periodo de tiempo de forrajeo es formalizada de la siguiente manera:

$$I_p = \lambda T(a + A/n)$$

Es decir, I_d depende tres elementos: 1) la tasa de encuentro λ , 2) el tiempo total de búsqueda y consumo de alimento T y 3) la porción de alimento consumida por el productor ($a + A/n$). Donde λ es independiente del tiempo total de búsqueda y consumo. La tasa de encuentro puede ser afectada por factores relativos a las características de la parcela como: la cantidad de fuentes de alimento, la cantidad de alimento disponible en cada fuente, la distancia entre las fuentes (Coolen, 2002). Además, esta misma tasa puede ser afectada por ciertas características de la población como: la experiencia de los sujetos participantes en la ejecución de la respuesta de producir (Cabrera, Durán y Nieto, 2006a), esperando mayor tasa de encuentro en tanto más sujetos entrenados participen en la situación; la demanda energética de los sujetos (Koops y Giraldeau, 1996), debido a que se espera incremento en la motivación incrementando la tasa de respuestas para procurar el alimento (Bizo y Killeen, 1997). El periodo de búsqueda y consumo T , es el total que se invierte en explotar la parcela. En otros términos T hace referencia al tiempo empleado para encontrar e ingerir todas las fuentes de alimento disponibles en la parcela o

terminar el episodio debido a la saciedad. La porción de alimento consumida por el productor $(a+A/n)$, es afectada de manera general, básicamente por los siguientes factores: a) la cantidad de alimento disponible en la fuente (Coolen, 2002), b) la ventaja de producción que ésta le propicia (Alfaro y Cabrera, 2009; Coolen, 2002) y c) la cantidad de sujetos que participan en la explotación del alimento (Zamora, López, Andrade, Hernández, Rosas, Zermeño y Cabrera, 2007).

La expectativa de ingesta de un parásito (I_s) en un periodo de tiempo es formalizado de la siguiente manera:

$$I_s = \lambda qGTA/n$$

Es decir, I_s depende de los siguientes elementos: 1) la tasa de encuentro λ , 2) la proporción de sujetos productores p , 3) el tamaño del grupo G , 4) el tiempo total de búsqueda y consumo de alimento T , 5) la cantidad de alimento restante A , que se reparte entre los sujetos que acuden a explotar la fuente n . Donde λ es independiente del tiempo total de búsqueda y consumo. La tasa de encuentro puede ser afectada por factores relativos a las características de la parcela como: la cantidad de fuentes de alimento, la cantidad de alimento disponible en cada fuente, la distancia entre las fuentes (Coolen, 2002). Además, esta misma tasa puede ser afectada por ciertas características de la población como: la experiencia de los sujetos participantes en la ejecución de la respuesta de producir (Cabrera, Durán y Nieto, 2006a), esperando mayor tasa de encuentro en tanto más sujetos entrenados participen en la situación; la demanda energética de los sujetos (Koops y Giraldeau, 1996), debido a que se espera incremento en la motivación incrementando la tasa de respuestas para procurar el alimento (Bizo y Killeen, 1997). La proporción de productores p es afectada por factores relativos a las características de la población como: tamaño del grupo, entre más grande es el grupo se tiende a incrementar el uso de parasitar como estrategia de búsqueda (Coolen, 2002); nivel de demanda energética, a menor demanda energética se incrementa la cantidad de sujetos que utilizan parasitar como estrategia de búsqueda (Koops y Giraldeau, 1996), experiencia previa en la ejecución de la respuesta de producir, entre más sujetos cuenten con experiencia en la emisión de la respuesta de producción se tiende a disminuir la proporción de sujetos que

adoptan parasitar como estrategia para acceder al alimento (Cabrera, Durán y Nieto, 2006a).

Adicionalmente, la proporción de productores es afectada por algunas características de la parcela. En concreto, las que anteriormente se refirieron como moduladoras de la ventaja de producción. El tamaño del grupo G , es la cantidad de sujetos que se encuentran en la parcela. El periodo de búsqueda y consumo T , es el total que se invierte en explotar la parcela. En otros términos T hace referencia al tiempo empleado para encontrar e ingerir todas las fuentes de alimento disponibles en la parcela o terminar el episodio debido a la saciedad. La cantidad de alimento restante A repartida entre los sujetos que explotan la fuente n . De modo que, ésta es influida por la cantidad de alimento disponible en la fuente, a mayor cantidad de alimento se tiende a incrementar la tasa de ingesta de los parásitos (Coolen, 2002); la ventaja de producción que permite la fuente, a menor ventaja se tiende a incrementar la tasa de ingesta de los parásitos (Alfaro y Cabrera, 2009; Coolen, 2002) y la cantidad de sujetos utilizando parasitar como estrategia para consumir alimento, entre menor número de parásitos mayor ingesta para los mismos (Caraco y Giraldeau, 1991).

La proporción de sujetos productores necesaria para el equilibrio entre I_p y I_s se representa mediante p^* y se formaliza de la siguiente manera:

$$a/F + 1/G = p^*$$

En este modelo se asume que la cantidad de sujetos parásitos no tiene efecto sobre la tasa de encuentro con las fuentes de alimento por parte de los productores. Bajo estas condiciones, $(1-p^*)$, la proporción de sujetos utilizando parasitar como estrategia es dependiente de la ventaja al producir e independiente de la tasa de producción. Recíprocamente, la proporción de productores al interior de un grupo se incrementa proporcionalmente en relación a la "porción de alimento para los productores" en cada fuente $(a+A/n)$, pero ésta decrece en función del tamaño del grupo. De este modo, conforme se incrementa el tamaño del grupo para conservar estable la proporción de productores p , se requiere también un incremento en la ventaja de producción, de lo contrario parasitar tiende a incrementar su rentabilidad. En resumen, la frecuencia

estable de la estrategia de producir y parasitar se considera función del tamaño del grupo y de la ventaja de producción.

Modelo de Minimización del déficit

Se asume que la tasa de encuentro de un productor es aleatoria y ocurre a una tasa λ , de modo que el número de parches encontradas por un sujeto en un horizonte temporal T , $Y_i(T)$, se distribuye de acuerdo a una función de Poisson con un valor esperado igual a λT . Este modelo también asume que los sujetos compiten por cada uno de los c ítems (se asume que un ítem es indivisible) en una fuente de alimento de manera independiente. La probabilidad de que un sujeto productor obtenga un ítem es θ ($0 \leq \theta \leq 1$). La probabilidad de que ese ítem sea consumido por los parásitos es el valor complementario, $1 - \theta$. El número de ítems obtenidos de una fuente de alimento por un productor, se estima de acuerdo a una distribución binomial con valor esperado θc . Si ningún miembro del grupo funge como parásito ($G_s = 0$) entonces un individuo que funge como productor obtiene todos los ítems de una fuente de alimento con certeza. Cuando por lo menos un miembro funge como parásito ($G_s \geq 1$), el número de ítems obtenidos por un productor p es independiente de la cantidad de sujetos parásitos y solamente depende de θ . Esto asume que el productor gana cierta ventaja, posiblemente posicional o social, y ésta no puede ser alterada por la cantidad de parásitos. Sin embargo, para cada uno de los sujetos que fungen como parásitos s , la probabilidad de ganar un ítem de alimento es $(1 - \theta) / G_s$.

El número total de ítems consumidos ($X_i(T)$) para cada i sujeto que funge como productor p , se obtiene a partir de una distribución de probabilidad que es el resultado de la combinación de una función de probabilidad binomial (que proporciona el número de ítems consumidos, θc) y de una función de Poisson (que proporciona el número de fuentes de alimentación encontradas por p , λT), cuyo promedio y variabilidad, respectivamente se calcula de la siguiente manera:

$$E[X_i(T)] = \theta c \lambda T$$

$$V[X_i(T)] = \theta c \lambda T (1 - \theta + \theta c)$$

El organismo sufre un déficit energético si $E[X_i(T)] < R$, donde R es igual al requerimiento fisiológico del animal. Asumiendo que $\theta c \lambda T$ es lo suficientemente grande, Caraco y Giraldeau (1991) usan una función normal y expresan la probabilidad de un déficit energético utilizando una función normal estandarizada o típica " z_p " donde z_p es:

$$z_p = (R - \theta c \lambda T) / \{ \theta c \lambda T (1 - \theta c + \theta c) \}^{1/2}$$

Cualquier incremento en z_p incrementa la probabilidad de un déficit energético. Debido a esto, tanto más bajo es z_p , implica un mayor rentabilidad para un productor. Un proceso similar caracteriza las ganancias de fungir como s . Todos los G_s individualmente atienden cada una de las fuentes producidas por los sujetos G_p . El número total de fuentes de alimento producido, $Y(T)$, es también una distribución de Poisson con expectativa de $G_p \lambda T$. Similarmente, el número de unidades obtenidas de cada fuente por un j th parásito es modelada mediante una distribución binomial. Consecuentemente, las ganancias de los parásitos es también una función probabilística binomial de Poisson con respectiva media y varianza

$$E[X_j(T)] = (1 - \theta) c G_p \lambda T / G_s$$

$$V[X_j(T)] = ((1 - \theta) c G_p \lambda T / G_s) [1 - (1 - \theta) / G_s] + ((1 - \theta) c / G_s)$$

Otra vez, la probabilidad de déficit energético por parte de los parásitos $Pr[X_j(T) \leq R + \rho]$ (recordando que ρ es el costo de utilizar parasitar) lo cual puede ser calculo utilizando una función estandarizada normal Φ , donde z_s es

$$z_s = (R + \rho - \{(1 - \theta) c G_p \lambda T / G_s\}) / \{ V[X_j(T)] \}^{1/2}$$

Aquí también minimizando z_s se minimiza la probabilidad de un déficit energético, de manera que la rentabilidad de un sujeto que funge como s se incrementa conforme decrece z_s . En términos de varianza se puede simplificar por asumir que el número de de ítems obtenidos por fuente de alimento (c) se incrementa tanto de manera que el parásito

obtiene mayor alimento en la fuente ($\theta \ll (1-\theta)c$). En el caso en el que la varianza se aproxima a $G_p \lambda T / \{(1-\theta)c / G_s\}^2$ y por sustitución de esta expresión en la ecuación (6), la condición de estabilidad de producción puro $G_p = G$; $z_p(G_p=G) < z_s(G_s=1)$ se convierte en

$$R[(1-\theta)G_p^{1/2} - 1] + (1-\theta)c\lambda T - (G_p - G_s^{1/2}) < \rho$$

La solución de equilibrio de Nash para este juego (i.e., la frecuencia de las estrategias propicia que ningún cambio de estrategia por parte de un sujeto pueda ser rentable) es considerado una estrategia evolutivamente estable o en este contexto una estrategia desarrollablemente estable. El equilibrio corresponde a la combinación de p y s de tal manera que la probabilidad de un déficit energético es igual para ambas estrategias y ningún sujeto puede beneficiarse de manera unilateral si cambia de estrategia. Nótese que este equilibrio puede ocurrir en las frecuencias de parasitar cuando ningún sujeto espera alcanzar su propio requerimiento. En este caso, presumiblemente, el grupo se dispersa.

Usando la ecuación anterior, Caraco y Giraldeau (1991) predicen que la proporción de parásitos ($1-p$) podría ser pequeña o igual a 0 cuando el costo de parasitar (ρ) y/o la prioridad del productor (θ) son altos, el tamaño del grupo (G) es pequeño, y la expectativa de encuentro de fuentes de alimento por parte de los productores (λT) es pequeña. Manteniendo todos los otros parámetros constantes, el incremento en la proporción de sujetos utilizando parasitar es predicha por la expectativa de encuentro de parcelas (θT). El efecto del requerimiento fisiológico (R) depende del tamaño del grupo y de la extensión de la prioridad de producción (θ). Cuando un productor tiene una ventaja competitiva – que es por ejemplo de $\theta < 1 - (G-1)^{-1/2}$ – entonces la proporción de parásitos debería decrecer con el incremento del requerimiento. Cuando la prioridad de producción es baja – de manera que cuando $\theta < 1 - (G-1)^{-1/2}$ – entonces la proporción de parásitos deberá incrementar con el incremento del requerimiento.

Las predicciones anteriores pueden ser expresadas verbalmente de la siguiente manera:

1. Un incremento en la expectativa de encuentro de fuentes de alimento hace más probable que el requerimiento fisiológico sea excedido. Si este es el caso, cualquier ganancia debería propiciar aversión al riesgo reduciendo la varianza y debido a esto se utilizaría mayoritariamente al interior del grupo la alternativa de parasitar.
2. Cuando el requerimiento fisiológico incrementa, se hace más probable que los forrajeadores no alcancen su requerimiento fisiológico utilizando parasitar como estrategia, dado que las ganancias obtenidas al emplearse esta estrategia son constantes pero bajas. Dado que producir propicia que las ganancias obtenidas sean más variables, y por tanto esta estrategia es más arriesgada, el modelo predice que la estrategia de producir debe ser más utilizada cuando el requerimiento se incrementa.
3. Sin embargo, cuando la prioridad de producción es baja, utilizar *p* es menos rentable conforme se incrementa el requerimiento, los sujetos deben incrementar el uso de parasitar pese a que es de carácter aversivo al riesgo. Este efecto es propiciado porque al tener baja prioridad de producción se reducen las diferencias entre las ganancias de los productores y los parásitos, incrementando el riesgo de no obtener alimento suficiente para los productores.

Estos modelos han guiado una serie de experimentos que han permitido poner a prueba sus predicciones, así como contrastar las bondades explicativas entre ellos. En concreto, en relación a las variables ambientales se ha contrastado el efecto de manipular: 1) la cantidad de alimento otorgado en cada fuente; 2) la cantidad de fuentes de alimento presentes en la situación 3) el tipo de alimento y; 4) la configuración espacial de distribución de los recursos. En relación a las variables vinculadas con las características de la población se ha contrastado el efecto de manipular: 1) el tamaño del grupo; 2) la densidad específica de productores -parásitos y 3) la demanda energética.

Evidencia empírica

De manera general, Giraldeau y Caraco (2000) consideran que cuando un grupo de sujetos se encuentra en una situación de búsqueda e ingesta de alimento, este tipo de entornos pueden ser caracterizados como situaciones de interdependencia económica concurrente entre los costos y beneficios de los integrantes del grupo. Como se mencionó anteriormente la rentabilidad de cada estrategia y la proporción de sujetos que despliegan cada una de ellas se determina en función de: 1) **la porción consumida por el productor**; relativa parcialmente a las características de las fuentes de alimento y; 2) ciertas propiedades relativas a la población, siendo **el tamaño del grupo** la variable con más peso, pero no depende exclusivamente de ésta. A continuación se refieren algunos de los efectos más generales en relación a estos factores:

La porción consumida por el productor

En los dos modelos descritos anteriormente se le atribuye gran importancia a la porción de alimento que es consumida por el sujeto que produce. Sin embargo, la forma en la que los modelos la estiman es diferente.

Maximización de la tasa

Este modelo propuesto por Vickery, et al. (1991) asume que la ventaja de producción es la principal variable moduladora de la porción consumida por el productor. Este modelo supone que en un grupo compuesto por G sujetos, es posible identificar dos fracciones de integrantes; una de productores (G_p) y otra de parásitos (G_s), de manera que se considera $G_p + G_s = 1 = G$. Cuando un productor propicia el acceso a una fuente de alimento (F), obtiene una cantidad de alimento para su ingesta exclusiva (a) y comparte el resto del alimento (A) con los parásitos. Adicional a esta ventaja, se asume que los productores consumen el alimento restante de manera equitativa con el resto de los sujetos que visitan la fuente de alimento producida. Sin embargo, la porción más

relevante de alimento para determinar la rentabilidad de cada estrategia, es la ventaja de producción.

En general, se considera que en situaciones donde la ventaja de producción es grande, fungir como productor es considerablemente más rentable, debido a que los sujetos que producen el alimento consumen la mayor parte de éste y comparten el remanente con los otros sujetos del grupo. Por tanto, en situaciones donde la ventaja de producción es grande, producir como respuesta para acceder al alimento tiende a ser más frecuente entre los sujetos que componen el grupo. Por el contrario, en situaciones donde la ventaja de producción es pequeña, fungir como productor se vuelve menos rentable, dado que la cantidad de alimento que se consume por producir y parasitar tiende a ser muy semejante y el gasto energético por producir es mayor. Por tanto, en este tipo de situaciones, parasitar como respuesta para acceder al alimento tiende a ser más frecuente entre los sujetos que componen un grupo.

Minimización del déficit

Este modelo propuesto por Caraco y Giraldeau (1991) asume que la principal variable moduladora de la porción que es consumida por parte del productor es la eficiencia competitiva. Al igual que en modelo anterior se supone que en un grupo compuesto por G sujetos, es posible identificar dos fracciones de integrantes; una de productores (G_p) y otra de parásitos (G_s), de manera que se considera $G_p + G_s = 1 = G$. La eficiencia competitiva considera la probabilidad que tiene un productor de consumir un ítem de alimento $\theta = (0 \leq \theta \leq 1)$. El número de ítems conseguidos por un productor (c_p) depende de su eficiencia competitiva y de la cantidad de ítems c al interior de la fuente, esto es θc .

Los autores mencionan que la eficiencia competitiva por parte del productor tiende a incrementarse si las variables de la parcela que se mencionan a continuación o la combinación de ellas operan en la situación: a) el costo de parasitar (ρ) es alto, b) la expectativa de encuentro de fuentes de alimento por parte de los productores (λT) es pequeña. Sin embargo, se predicen efectos contrapuestos de la porción consumida por los

productores en relación a la combinación de su eficiencia competitiva y el nivel de requerimiento fisiológico, afectando la proporción de sujetos a lo interno del grupo utilizando cada estrategia (*Tabla 1*).

Tabla 1. Muestra cuál es la estrategia más rentable y en qué magnitud en relación al efecto de interacción de la eficiencia competitiva y el requerimiento fisiológico.

		θ Eficiencia competitiva	
		Alta	Baja
R Requerimiento Fisiológico	Alto	<i>Producir</i> Considerablemente Rentable	<i>Parasitar</i> Considerablemente más Rentable
	Bajo	<i>Parasitar</i> Ligeramente más Rentable	<i>Parasitar</i> Ligeramente más Rentable

Quando la eficiencia y el nivel de requerimiento fisiológico son altos, producir se hace considerablemente más rentable, por tanto, se esperaría mayor proporción de sujetos utilizando producir como estrategia. Sin embargo, cuando la eficiencia es alta pero el requerimiento fisiológico es bajo, parasitar se hace ligeramente más rentable, por tanto, se esperaría mayor proporción de sujetos utilizando parasitar como estrategia. Cuando la eficiencia es baja pero el nivel de requerimiento fisiológico es alto, parasitar se hace considerablemente más rentable, por tanto se esperaría mayor proporción de sujetos utilizando parasitar como estrategia. Sin embargo, cuando la eficiencia y el requerimiento son bajos, parasitar se hace ligeramente más rentable, por tanto, se esperaría mayor proporción de sujetos utilizando parasitar como estrategia.

A continuación se describen con mayor detalle los efectos de algunas variables relativas a la parcela que modulan el consumo de alimento de los sujetos productores y por tanto inciden en la proporción con la que se despliega cada estrategia en un grupo. En algunos casos ambos modelos predicen los mismos resultados, sin embargo, en algunos otros las predicciones realizadas por los dos modelos suponen resultados distintos.

- 1) La cantidad de alimento por fuente. Giraldeau y Livoreil (2000) mencionan que cuando se comparan las estrategias producir-parasitar desarrolladas por un mismo grupo en dos parcelas que contienen la misma cantidad de alimento pero con

diferente distribución, una con pocas fuentes de alimento con abundantes ítems al interior de las mismas y otra con muchas fuentes de alimento con escasos ítems, se observan diferencias en la proporción de sujetos que despliega cada una de las estrategias en las dos condiciones. En general, se menciona que la proporción de productores tiende a decrecer cuando la parcela contiene pocas fuentes con muchos ítems y viceversa, es decir, la proporción de productores tiende a incrementarse cuando la parcela contiene muchas fuentes con pocos ítems. Por ejemplo, Coolen, Giraldeau y Lavoie (2001) utilizando grupos de nutmeg mannikins, manipularon la distribución espacial de semillas, empleando dos diferentes tratamientos; uno *disperso* de 40 fuentes con 5 semillas y otro *agrupado* de 10 fuentes con 20 semillas. El objetivo de este estudio fue comparar si las estrategias de los sujetos correspondían con los cambios predichos por los modelos descritos anteriormente. Su indicador de estrategias fue la postura corporal; cuando los sujetos permanecieron con la cabeza agachada se asumió que estaban en posición de producción, mientras que cuando lo hicieron con la cabeza levantada se asumió que estaban en posición de parasitar. observó que los grupos incrementaron la proporción de sujetos empleando producir como estrategia de búsqueda cuando se expusieron al tratamiento *disperso* en relación al tratamiento *agrupado*. Además, se observó relación entre la posición corporal de los sujetos y las estrategias de búsqueda en todas las condiciones.

- 2) La cantidad de fuentes de alimento en la parcela. Giraldeau, Soos y Beauchamp (1994) mencionan que al incrementarse las oportunidades de producción de alimento se incrementa la tasa de ingesta pero se reduce el déficit energético y la motivación por conseguir alimento. Por tanto, cuando se incrementa la cantidad de fuentes de alimento la estrategia de producir tiende a decrementar, tanto en frecuencia, como en proporción. Mientras que la proporción de respuestas de producción de los productores remanentes se incrementa. Por ejemplo, Koops y Giraldeau (1996) utilizaron grupos de estorninos para evaluar el efecto de la cantidad de fuentes de alimento disponibles sobre las estrategias de búsqueda producir-parasitar. En este estudio, los grupos fueron expuestos en diferentes secuencias a dos tratamientos

distintos, uno con *pocas* fuentes de alimento 5/15 y otro con *muchas* fuentes de alimento 10/15, manteniendo constante la cantidad de ítems al interior de cada fuente en ambos tratamientos. Bajo tales condiciones, el modelo de maximización de la tasa predice que la proporción de sujetos utilizando cada estrategia de búsqueda no se afecta con la cantidad de fuentes de alimento disponibles, por tanto, debería observarse el mismo patrón de estrategias para ambos tratamientos. Por otra parte, el modelo de minimización del déficit predice que la proporción de sujetos utilizando cada estrategia de búsqueda se afecta con la cantidad de fuentes de alimento disponibles, en concreto, se espera mayor proporción de sujetos utilizando parasitar como estrategia cuando se incrementa la cantidad de fuentes de alimento disponibles en la parcela. Los resultados obtenidos fueron comparados con la predicción derivada del modelo de maximización de la tasa y la predicción derivada del modelo de minimización del déficit, para determinar cuál de ellas se ajustaba más a los resultados. El modelo que más se ajustó a los resultados obtenidos fue el modelo de minimización del déficit, es decir, se observó incremento de la proporción de sujetos utilizando parasitar como estrategia de búsqueda en el tratamiento que ofrecía *muchas* fuentes de alimento en comparación con la proporción observada para el tratamiento de *pocas* fuentes de alimento.

- 3) El tipo de alimento. Giraldeau y Caraco (2000) mencionan que el tipo de comida puede ser considerado un factor modulador de la porción de alimento ingerida por el productor. En algunos casos el productor puede consumir casi inmediatamente lo encontrado y reducir rápidamente el número de ítems disponibles para los parásitos. Sin embargo, en otros casos los sujetos parásitos pueden incluso quitar al sujeto productor la posibilidad de comenzar a ingerir parte del alimento. El que el alimento disponible sea de lenta ingestión incide en la promoción de las respuestas de parasitar a otros para consumir alimento. Por ejemplo, Alfaro y Cabrera (2009) en un experimento que empleaba grupos de ratas ($n=4$) como sujetos experimentales manipularon el tipo alimento otorgado durante la sesión experimental. El objetivo de este experimento fue evaluar el nivel de interacción entre los sujetos participantes

promovido por las propiedades del alimento dispuesto (el tipo de alimento dispuesto). En general, se observaron diferencias claras entre los patrones de búsqueda e ingesta de los dos grupos analizados. Por una parte, para el grupo al que se le otorgaron croquetas como alimento, se observó mayor desplazamiento por parte de los productores hacia las esquinas del aparato una vez que tuvieron acceso al alimento; los sujetos parásitos estuvieron más alejados de los productores en el momento de emitir algunas respuestas de acceso (desplazar la compuerta), por lo que se infiere interferencia en la percepción de la respuesta de producción para los parásitos. Por otra parte, para el grupo al que se le otorgaron semillas de girasol, se reportó mayor interacción entre los integrantes del grupo. Es decir, se observó permanencia en la fuente de alimento por parte de los sujetos productores y de los parásitos que llegaban a consumir el alimento recién producido, observándose mayor cercanía entre los sujetos participantes. Por tanto, la latencia para acceder al alimento por parte de los sujetos parásitos fue menor; asumiéndose mayor facilidad para los parásitos en la percepción de la respuesta que propiciaba la disponibilidad del alimento. A partir de estos resultados se puso de manifiesto que las características de las fuentes de alimento, incluyendo, en este caso las propiedades mismas del alimento disponible, pueden influir sobre el nivel de interacción y por consecuencia en las estrategias de búsqueda e ingesta de alimento que se promuevan al interior de un grupo (Caraco y Giraldeau, 2000; Giraldeau y Livoreil, 2000).

- 4) Configuración espacial de distribución de los recursos. Kim y Grant (2007) manipularon la forma del área de la parcela de manera independiente al tamaño de la misma utilizando parcelas cuadrangulares (13.6 x 13.6 cm), rectangulares (46.5 x 4.0 cm), y alargadas (93.0 x 2.0cm) presentando peces de tres dimensiones diferentes pequeños, medianos y grandes en grupos de varios tamaños tres, seis y 12 peces. En este estudio se evaluaron los efectos del tamaño del perímetro y del tamaño del grupo sobre el éxito de los peces dominantes para defender el alimento disponible en la parcela, el éxito de los intrusos para conseguir alimento y la tasa de crecimiento de estos. En general, se reportó para los sujetos dominantes, que conforme se

incrementaba el perímetro de la parcela y/o cuando el tamaño del grupo se incrementaba, la frecuencia de agresiones así como la proporción de agresiones por parte del sujeto dominante decrecieron, por tanto, se sugirió que en tales condiciones el éxito en la defensa de los recursos por parte del sujeto dominante tendía a decrecer. Mientras que para los intrusos se observó que, conforme se incrementaba el perímetro de la parcela y/o cuando el tamaño del grupo se incrementaba, la proporción de intrusos, el tiempo que estos permanecían en la parcela así como la tasa de crecimiento de éstos también incrementó, lo que sugiere en términos generales que bajo tales condiciones su éxito fue mayor. Estos resultados sugieren que al incrementarse la distancia máxima entre fuentes de alimento más sujetos pueden explotar el alimento, sin embargo, no queda claro cuál es el efecto de modificar la forma y/o la distancia mínima entre fuentes de una misma parcela sobre las estrategias producir-parasitar.

Otros factores que inciden en la porción del productor involucran ciertas ventajas en la posición del productor al momento de explotar una fuente de alimento. También, la ventaja de producir en algunos casos depende de la distribución del alimento (i.e., la concentración del alimento, la distancia entre las fuentes, etc...). Factores como los mencionados afectan a la demora, entre el acceso a una fuente por parte de un productor y el arribo de un parásito (Caraco y Giraldeau, 2000).

Una pregunta fundamental derivada de este modelo es ¿por qué los sujetos productores realizan esta actividad de manera sistemática? Dado que el modelo asume que la ventaja por producir propicia que los sujetos que despliegan esta estrategia se expongan al alimento durante más tiempo, se espera que la cantidad de alimento ingerida por estos sujetos al término del periodo de un episodio de búsqueda y consumo de alimento, sea también mayor. Si los indicadores de ingesta para los sujetos que fungen como productores son mayores en comparación a los indicadores de los sujetos que fungen como parásitos, entonces se podría atribuir el mantenimiento de esta respuesta debido a las consecuencias producidas por la respuesta (ejecutando una respuesta más adaptativa). Por otra parte, como se mencionó con anterioridad, no solamente las

variables que afectan a la parcela influyen sobre la proporción con la que se ejecuta cada una de las estrategias, también las características de la población inciden en la proporción con la que se ejecuta cada una de las estrategias.

Características del grupo

De igual manera que los modelos descritos poseen algunas predicciones compatibles y otras incompatibles relativas a las variables de la parcela, es posible identificar acuerdos y desacuerdos en las predicciones realizadas por ambos modelos en relación con las características de la población. En general, esto se debe principalmente al distinto énfasis que cada modelo le otorga a este tipo de variables. Como se mencionó el modelo propuesto por Vickery, et al. (1991) considera el tamaño del grupo como el único factor que incide en la modulación de la proporción de sujetos productores y parásitos. En cambio, el modelo propuesto por Caraco y Giraldeau (1991) adicionalmente considera que el requerimiento fisiológico que en este trabajo se refiere como demanda energética, afecta a la proporción con la que se ejecuta cada una de las estrategias. Además, dado que este modelo no sólo realiza predicciones sobre la proporción con la que se emplea cada una de las estrategias al interior de un grupo, sino también permite realizar predicciones sobre la frecuencia con la que se ejecuta cada una de las respuestas, posibilita estudiar el efecto de reunir a sujetos con diferentes características en un mismo grupo (grupos heterogéneos).

- 1) El tamaño del grupo. Giraldeau y Caraco (2000) mencionan que en la mayoría de los casos, el rendimiento para los miembros de un grupo de "cierto" tamaño es mayor al rendimiento de un sujeto que busca alimento de manera solitaria (Clark y Mangel, 1984). La rentabilidad para los integrantes de un grupo, al menos inicialmente, se incrementa en función del tamaño del grupo. Sin embargo, conforme el tamaño del grupo se incrementa, la competencia y la interferencia pueden reducir las ventajas de ser miembro de un grupo. A este fenómeno se le conoce como "paradoja del tamaño del grupo". Por tanto, una función gaussiana desplazada hacia la izquierda (véase

Figura 1) puede ser útil para representar este fenómeno, como se refiere en Clark y Mangel (1986).

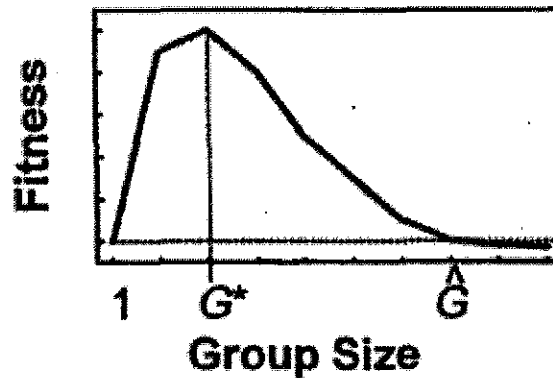


Figura 1. La función muestra cómo se distribuyen las ganancias conforme se incrementa el tamaño de un grupo.

Adicionalmente, se pueden identificar al menos dos aspectos interesantes a la búsqueda de alimento sobre los que influye el tamaño del grupo:

- a) La proporción de sujetos que tienden a producir alimento. En general, cuando el tamaño del grupo es pequeño la proporción de sujetos que funcionan como productores tiende a ser mayor a la proporción de integrantes que funcionan como parásitos. Cuando el tamaño del grupo es grande la proporción de integrantes que funcionan como productores es menor a la proporción de sujetos que funcionan como parásitos (Coolen, 2002).
- b) La estabilidad en las estrategias desplegadas por los integrantes de un grupo. En general, cuando el tamaño del grupo es pequeño los sujetos tienden a desplegar estrategias mucho más evidentes y estables, pueden ser clasificados como productores o parásitos. Sin embargo, cuando el tamaño del grupo es grande los sujetos tienden a desplegar estrategias menos evidentes, es decir, no sólo se observan sujetos que pueden ser clasificados como productores o parásitos, sino que se incrementa la cantidad de sujetos que alternan entre ambas estrategias. Giraldeau y Caraco (2000) identifican a estos patrones de respuesta para acceder

al alimento como "oportunistas". Además, en grupos lo suficientemente grandes los sujetos tienden a subdividirse en grupos más pequeños, explotando de manera simultánea un mayor número de fuentes de alimento. Esto propicia mayor desventaja para los sujetos que emiten exclusivamente respuestas de producir o parasitar, debido a que pierden casi por completo la posibilidad de acceder a las fuentes disponibles de manera simultánea (Beauchamp, 2008).

- 2) Densidad específica de productores y parásitos. Cuando al interior de un grupo la densidad de los sujetos productores es mayor a la densidad de los sujetos parásitos; se dice que el consumo de productores y parásitos es muy semejante, pero, algunos autores consideran que el consumo total de los sujetos parásitos en relación al consumo de los sujetos productores es ligeramente mayor (Giraldeau, Soos y Beauchamp, 1994; Parker, 1984). Si la densidad de los sujetos parásitos es mayor a la de los sujetos productores el total de la ingesta se reduce, es decir, tanto productores como parásitos reducen la cantidad de alimento que ingieren, pero la reducción de la ingesta es mayor para los sujetos parásitos en relación a la ingesta de los sujetos productores (Giraldeau, Soos y Beauchamp, 1994; Parker, 1984). Sin embargo, si en una situación de búsqueda de alimento grupal aumenta el número de productores (debido al cambio de estrategia de algunos parásitos) se incrementa la cantidad de alimento ingerida para todo el grupo, pero sobre todo aumenta la cantidad de alimento consumida por los parásitos remanentes (Giraldeau y Caraco, 2000). En general, cuando para el total de sujetos de un grupo predomina notablemente alguna estrategia, los sujetos que desplieguen las estrategias poco frecuentes tendrán mayor rentabilidad en comparación con el resto de integrantes del grupo (Caraco y Giraldeau, 1991).
- 3) La demanda energética. Wu y Giraldeau (2005) mencionan que cuando decrece el nivel de la energía almacenada se incrementa el uso relativo al interior del grupo de la estrategia de producir. Por ejemplo, Koops y Giraldeau (1996) utilizando estorninos como sujetos experimentales, pretendieron analizar el efecto del requerimiento fisiológico para lo cual utilizaron un método de privación tradicional. En términos

generales reportaron que no necesariamente existe una relación directa entre el nivel de privación y el requerimiento fisiológico, pero cuando se consigue alterar el requerimiento fisiológico (i.e., después de varios días de privación) a pesar de no haber obtenido efectos claros, los autores mencionan que al incrementar el requerimiento fisiológico se observa mayor tendencia a producir el alimento, lo cual ha sido interpretado como una respuesta de tendencia arriesgada. Mientras que al disminuir el requerimiento se observa mayor proporción de respuestas de parasitar a otros para acceder al alimento, lo que ha sido interpretado como una respuesta conservadora (aversiva al riesgo).

Objetivo del proyecto

Aun cuando existe una gran cantidad de trabajos experimentales sobre forrajeo, son pocos los trabajos en los que se han evaluado sistemáticamente el papel de los factores de interacción con conespecíficos cuando los organismos se agrupan para obtener recursos; así, no se han encontrado trabajos que hayan evaluado de manera explícita cuestiones relacionadas con las características de la población en función de la riqueza de las fuentes de alimento disponibles, de la accesibilidad a las mismas en tiempo y espacio, del tipo de recursos a obtener. En el presente trabajo se pretende analizar los efectos de la interacción entre algunas variables ambientales y algunas variables relacionadas a las características específicas de los grupos, identificadas como moduladoras de los patrones de búsqueda e ingesta de alimento. Para tales fines, se recurre a los modelos teóricos descritos anteriormente para guiar la selección de algunas variables pertinentes y analizar los datos obtenidos.

En concreto, el objetivo principal de este estudio es analizar el efecto de **variar la distribución y la disponibilidad de alimento**, sobre las estrategias de búsqueda y consumo de alimento **en grupos de ratas con diferentes características**. Concretamente, se pretende evaluar:

1. ¿Cuáles son los efectos de realizar diferentes manipulaciones en la distribución y configuración espacial de recursos en relación con el tamaño del grupo sobre los patrones de búsqueda y consumo de alimento?
2. ¿Cuál es el efecto de manipular la cantidad de alimento disponible en función de la cantidad de sujetos que participan en la situación sobre los patrones de búsqueda y consumo de alimento?
3. ¿Cuáles son los efectos de realizar diferentes manipulaciones en la disponibilidad espacio-temporal de recursos en relación con el nivel de privación del grupo sobre los patrones de búsqueda y consumo de alimento?

Teniendo en cuenta que en términos del análisis experimental de la conducta las situaciones de búsqueda de alimento bajo condiciones grupales pueden delimitarse como situaciones de competencia, donde la disponibilidad de los recursos se presenta de manera concurrente en espacios diferentes, para evaluar los efectos de las variables consideradas en las preguntas mencionadas anteriormente, se propone utilizar algunos indicadores con base en el análisis experimental de la conducta que no han sido empleados hasta ahora en este tipo de estudios, pero que son pertinentes y retomar algunos otros típicamente empleados al interior del área. :

1. El orden de arribo de los diferentes sujetos a cada fuente. En este indicador se muestran los registros acumulativos de las respuestas que son emitidas por los sujetos, es decir, el orden en el que los sujetos inician el consumo del alimento de cada una de las fuentes disponibles en la parcela. A partir de este indicador es factible inferir la frecuencia con la que los sujetos consumen alimento así como la frecuencia con la que emiten cada una de las dos respuestas para hacerlo, además, de ayudar a determinar qué tipo de patrón de interacción se desarrolla al interior del grupo.
2. El índice productor-parásito para cada sujeto. Para este índice se contempla el número de respuestas de producción / número de respuestas producción + el número de respuestas de parasitar. Por tanto, permite identificar la proporción con la que los sujetos emiten cada una de las respuestas y en esa media el tipo de estrategia utilizada por cada sujeto.
3. El tiempo de permanencia de cada sujeto en cada fuente. Aun cuando los modelos descritos anteriormente realizan predicciones sobre la cantidad de alimento que es ingerido por cada sujeto en relación a la estrategia que despliega, en la mayoría de los trabajos revisados no se analiza la cantidad de alimento ingerido por cada sujeto, lo cual impide la contrastación de las predicciones de los modelos con la evidencia empírica. Este indicador pretende calcular de manera indirecta la cantidad de alimento ingerido por cada uno de los sujetos.
4. La cantidad de peso ganado al final de la sesión. Este indicador tiene la misma finalidad que la descrita para el anterior.

5. El tiempo promedio entre aperturas de fuentes de alimento por grupo. En este indicador se reporta el tiempo promedio que el grupo invierte en encontrar y agotar el alimento de cada una de las fuentes disponibles. Este indicador da cuenta de la velocidad con la que los sujetos terminan el alimento disponible en la parcela, sin embargo, no se establecen si las diferencias son atribuibles a la tasa de encuentro o a la tasa de consumo.
6. La tasa promedio de encuentro por productor. En este indicador se considera de manera específica la cantidad de fuentes que son producidas por cada uno de los productores por unidad de tiempo. Es decir, se calcula de manera individual para cada productor, la cantidad de fuentes producidas por unidad de tiempo sin considerar el tiempo de consumo.
7. La tasa de encuentro grupal de fuentes de alimento. En este indicador se considera de manera específica la cantidad de fuentes que son producidas por todo el grupo por unidad de tiempo.
8. La distancia recorrida por los sujetos con mejor desempeño en las estrategias de producir y parasitar. Los modelos descritos atribuyen cierta rentabilidad a cada una de las estrategias en diferentes condiciones. Sin embargo, no se han contrastado empíricamente estas atribuciones, de manera, que en este estudio se pretende considerar la distancia recorrida por los sujetos focales como un indicio del esfuerzo realizado para conseguir ingerir una determinada cantidad de alimento, permitiendo establecer un indicador de la rentabilidad de cada estrategia (cantidad de alimento consumido/ distancia recorrida). La distancia será calculada dividiendo la superficie de la plataforma experimental en cuadrantes y de acuerdo con las trayectorias desplegadas por los sujetos se calcularán las distancias recorridas.
9. Los índices de eficiencia de búsqueda a partir de los errores por: comisión, es decir, visitas con recurso disponible/ total de visitas realizadas, y omisión, es decir, desplazamientos para abrir depósitos con recurso/ total de desplazamientos realizados. Estos indicadores permiten establecer la eficiencia de búsqueda de las distintas estrategias. De este modo, será factible contrastar la eficiencia de búsqueda

de las dos estrategias en distintas condiciones. Para establecer la precisión con la que los sujetos inician desplazamientos para conseguir alimento.

Una diferencia adicional de este trabajo en relación a otros dentro del área de búsqueda de alimento en condiciones grupales, radica en que en este tipo de estudios generalmente el análisis de datos es realizado de manera parcial, utilizando sujetos focales que son designados a priori de la ejecución, para evaluar los efectos de las condiciones experimentales sobre los patrones de búsqueda y consumo de alimento. Sin embargo, esta estrategia de análisis no permite una comparación de las ganancias entre sujetos con diferentes estrategias al interior de mismo grupo y sometido a condiciones experimentales idénticas. Por lo que en este estudio se pretende realizar un análisis más incluyente, en lo posible considerando a todos los sujetos y determinar a posteriori cuáles sujetos son contemplados para un análisis más fino que permita evaluar al interior de un mismo grupo la rentabilidad de las distintas estrategias.

Con el objetivo de mostrar la viabilidad de estudiar los efectos de las variables antes mencionadas sobre las estrategias de búsqueda y consumo de alimento en una preparación experimental bajo condiciones de laboratorio, y la utilidad de emplear algunos indicadores adicionales a los típicamente empleados en este tipo de estudios, se presentan los resultados de un estudio piloto. En este estudio se empleó la preparación experimental básica y se emplearon algunos de los indicadores a utilizarse para analizar los resultados.

Estudio piloto

Objetivo

Evaluar el efecto del tipo de pre- exposición (individual vs colectiva) en una tarea de búsqueda y consumo de alimento sobre los patrones de búsqueda de alimento bajo condiciones grupales.

Método

Sujetos. Se utilizaron 6 ratas Wistar, machos, sin experiencia, de aproximadamente cinco meses de edad al inicio del experimento, los cuales se mantuvieron al 80% de su peso en alimentación libre.

Aparatos. El aparato experimental consistió en una tarima de madera de 180cm de largo por 120cm de ancho, la cual se situó sobre una base de madera de 20cm de altura. Sobre el perímetro de la tarima se colocó una pared de policarbonato transparente de 50cm de altura. En la tarima había 12 perforaciones circulares, cuyo diámetro fue de 6cm; la separación mínima entre perforaciones fue de 30cm y la máxima de 150cm. Debajo de cada perforación fue colocado un depósito de plástico con 2cm de profundidad. Los depósitos fueron cubiertos por una compuerta, de forma cuadrada, de madera, cuyo peso fue de 48 gr, la cual podía ser desplazada para dejar disponible el alimento.

Materiales. Se utilizó una cámara de video, una computadora personal y una consola para reproducción y análisis de datos.

Situación experimental. Los experimentos se llevaron a cabo en un laboratorio de 5m x 3m x 3m en cuyo suelo se colocó una tarima. La cámara de video se situó en arnés aéreo, el cual se ubicó a 2.5m del suelo y sobresaliendo 25cm de la pared, permitiendo filmar toda la superficie del aparato.

Procedimiento. Los sujetos fueron asignados aleatoriamente a uno de dos grupos experimentales; cada uno de ellos conformado por tres sujetos. El experimento constó de dos fases: una de pre-exposición y una de prueba. En la fase de pre-exposición los tres sujetos del *Grupo colectivo* fueron expuestos de manera conjunta durante tres sesiones consecutivas a la plataforma experimental, cuyos 12 depósitos contuvieron alimento. Por su parte, en el *Grupo individual*, cada uno de los sujetos de manera aislada (en ausencia de conespecíficos) tuvo tres sesiones consecutivas de exposición a la plataforma experimental bajo la misma distribución de alimento descrita anteriormente. En la fase de prueba, la cual inició una vez finalizado la pre-exposición, los tres sujetos de cada grupo fueron expuestos simultáneamente a la plataforma (Tabla 2).

Registro y análisis de datos. Las variables dependientes analizadas en la fase de prueba fueron: 1) los patrones de visitas a los depósitos (secuencias de arribo); 2) el desarrollo de las estrategias productor-parásito al interior de los grupos; 3) el tiempo relativo de consumo para cada sujeto; 4) la tasa de encuentro de fuentes de alimento de los productores; 5) la tasa de encuentro de fuentes de alimento grupal. Se consideró al sujeto que dejó disponible el alimento de una fuente como el productor de la misma, mientras que los siguientes sujetos que visitaron esa misma fuente fueron considerados como primer parásito y segundo parásito según la secuencia de arribo. Para identificar la estrategia de búsqueda que emplea cada uno de los sujetos se utilizó el índice productor-parásito, en éste se consideró a lo interno de cada una de las sesiones de prueba el número de respuestas en las que cada sujeto produjo la fuente sobre el total de visitas a depósitos con alimento disponible. Esto es, $\text{número de respuestas de producción} / \text{número de respuestas producción} + \text{el número de respuestas de parasitar}$.

Tabla 2. Presenta el diseño experimental del Estudio Piloto.

Grupo	Sesiones de adquisición (3)	Sesiones de prueba (2)
1. Individual	Exposición de los sujetos a la plataforma experimental de manera <i>individual</i> (15 min.).	Exposición <i>grupal</i> de los sujetos a la plataforma exp. Hasta agotarse el alimento o 15min.
2. Colectivo	Exposición de los sujetos a la plataforma experimental de forma <i>grupal</i> (15 min.).	Exposición <i>grupal</i> de los sujetos a la plataforma exp. Hasta agotarse el alimento o 15min.

Resultados

En las sesiones de prueba se observaron claras diferencias entre los patrones de búsqueda desplegados por los sujetos de ambos grupos. Dichas diferencias sugieren que la pre-exposición a la plataforma experimental tuvo efectos sobre los patrones de búsqueda y consumo de alimento.

Orden de arribo a las fuentes de alimento

En cuanto al orden de arribo a los depósitos se aprecia un diferente patrón de llegada para cada grupo. En el grupo individual se aprecia que los tres sujetos experimentales llegaron igual número de veces a los depósitos en primer lugar, lo cual confirma que jugaron el papel de productores de las fuentes de alimento, observándose cuatro producciones por sujeto en cada una de las dos sesiones de prueba y alternancia entre los tres sujetos experimentales en el parasitar a otros sujetos para acceder al alimento para la primera sesión (al menos una respuesta de este tipo para cada sujeto).

Por otra parte, en el grupo colectivo se aprecia mayor especificidad en el tipo de estrategia desplegada para acceder al alimento. El sujeto amarillo realizó 12 respuestas de producción y solamente 1 respuesta de parasitar en ambas sesiones de prueba. El sujeto rojo realizó 12 respuestas de producción y 6 de parasitar en ambas sesiones de

prueba. El sujeto azul realizó 0 respuestas de producción y 21 respuestas de parasitar (véase Figura 2).

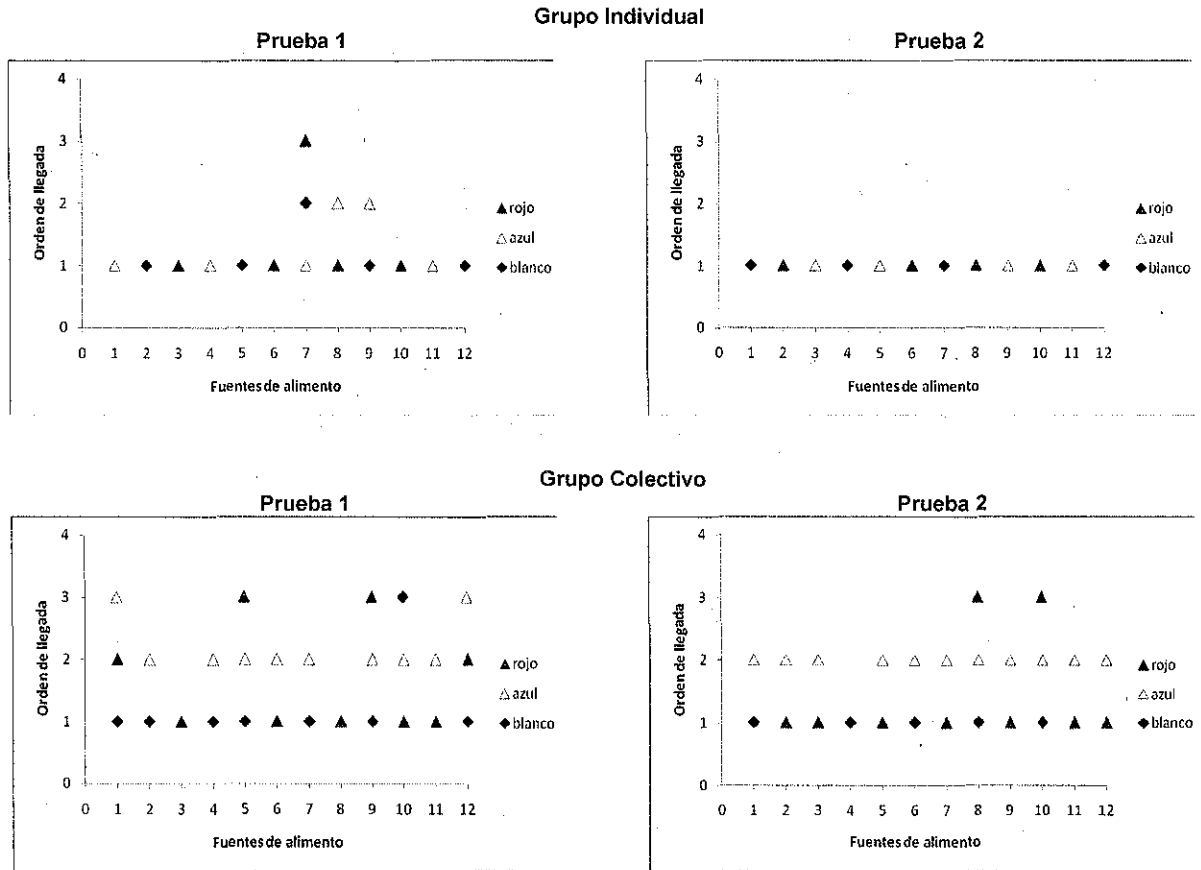


Figura 2. Orden de arribo para las sesiones de prueba a cada uno de los 12 depósitos. En la parte superior se presentan los resultados para cada una de las sesiones de prueba del grupo individual. En la parte inferior se presentan los resultados para cada una de las sesiones de prueba del grupo colectivo

Índice Producir-Parasitar

Una de las diferencias más interesantes entre los grupos, se observó al analizar la proporción de respuestas de parasitar. Esto se demuestra en la comparación de los índices obtenidos por cada grupo. En el grupo de pre-exposición individual la proporción de respuestas de producción para todos los sujetos fue superior a 0.66, y en la segunda sesión la proporción de respuestas de producción para todos los sujetos fue de 1.0. En otros términos, todos los sujetos aprendieron a producir y ejecutaron esta respuesta de

manera casi exclusiva. Mientras que, en el grupo de pre-exposición colectiva el número de respuestas de parasitar fue mayor en ambas sesiones de prueba. De manera que, la proporción de respuestas de producción fue para la primera prueba de 0.87, 0.55 y 0.0 y para la segunda de 1.0, 0.77 y 0.0 para los sujetos blanco, rojo y azul respectivamente. Es decir, en este grupo un sujeto no ejecutó ninguna respuesta de producir (véase Figura 3).

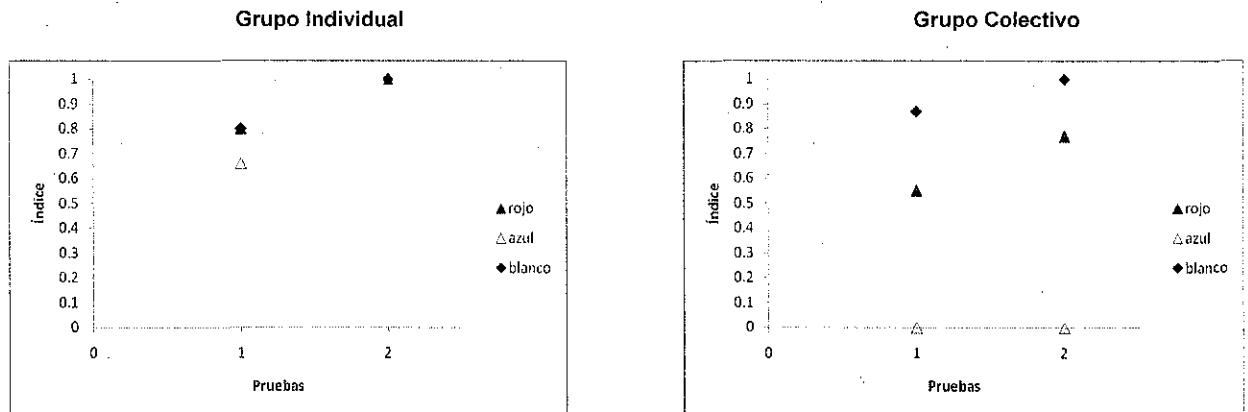


Figura 3. Índice productor-parásito. En este índice se cuantifica la cantidad de respuestas de producir sobre el total de respuestas de consumo. En la gráfica de la izquierda se presentan los resultados obtenidos en las dos pruebas del grupo individual. En la gráfica de la derecha se presentan los resultados obtenidos en las dos pruebas del grupo colectivo.

Tiempo relativo de consumo

Para estimar la tasa de ingesta para cada uno de los sujetos al interior de los grupos experimentales, se realizó el cálculo del tiempo relativo de consumo de alimento en cada uno de los depósitos y se promedió para cada sesión. De manera que, entre mayor es el valor de tiempo relativo de consumo se infiere que mayor es la tasa de ingesta para un sujeto en relación al resto del grupo. En general, a partir de estos indicadores se infiere que los sujetos de ambos grupos consumen aproximadamente la misma cantidad de alimento (véase Figura 4). Sin embargo, cuando la tasa de consumo de un sujeto es mayor al promedio, esto es atribuible a dos factores: 1) que exhibe ambos tipos de respuesta al menos en una ocasión y 2) a que visita mayor cantidad de fuentes de alimento.

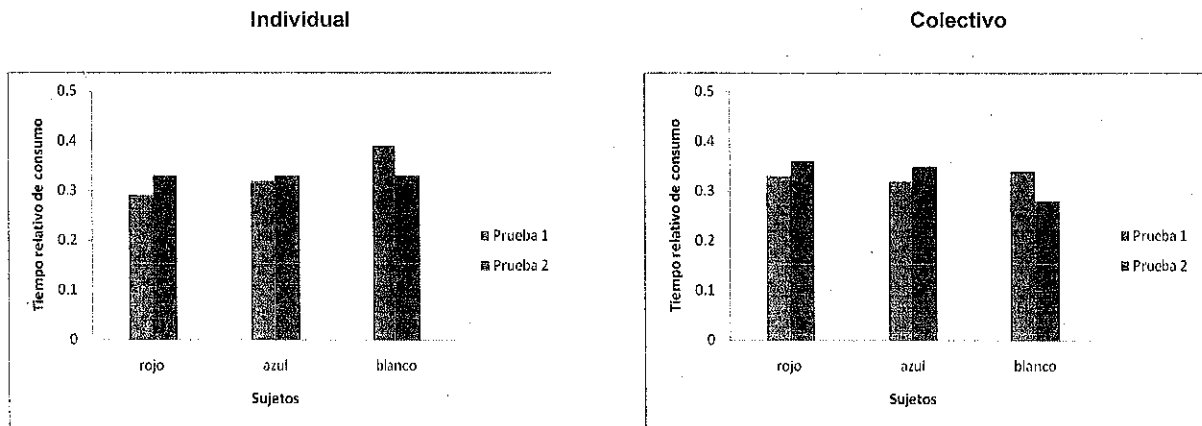


Figura 4. Índice de tiempo relativo de consumo. En este índice se representa la tasa de consumo para cada sujeto en relación al resto del grupo. En la gráfica de la izquierda se presentan los resultados obtenidos en las dos pruebas del grupo individual. En la gráfica de la derecha se presentan los resultados obtenidos en las dos pruebas del grupo colectivo.

Tiempo entre aperturas sucesivas de fuentes por grupo

Para obtener el tiempo promedio que cada grupo emplea para conseguir abrir dos fuentes de alimento de manera consecutiva, se contabilizó el tiempo requerido por el grupo para agotar la totalidad del alimento dispuesto en la parcela, en segundos, (la duración de la sesión) y se dividió entre el número de fuentes de alimento en la parcela (12). En este indicador se englobó el tiempo de búsqueda y el tiempo de consumo.

Comparando el tiempo promedio que transcurre en dos aperturas consecutivas de fuentes de alimento para cada grupo entre ambas pruebas, se apreció un decremento en la cantidad de tiempo requerido para abrir dos fuentes de alimento de la Prueba 1 a la Prueba 2. Este decremento es más evidente para el grupo Colectivo. En específico, durante la Prueba 1, el tiempo entre dos aperturas consecutivas de fuentes de alimento fue de 22s y 75s para el grupo Individual y Colectivo respectivamente. Durante la Prueba 2, el tiempo entre dos aperturas consecutivas de fuentes de alimento fue de 18s y 28s para el grupo Individual y Colectivo respectivamente. Estos resultados sugieren que los grupos incrementaron su eficiencia para agotar el alimento con la experiencia experimental.

Por otra parte, al contrastar los indicadores de los grupos en cada prueba se observa que el tiempo requerido para agotar el alimento de la parcela por el grupo Individual fue menor en comparación con el del grupo Colectivo. Este resultado apunta a que el tipo de pre-exposición a las condiciones experimentales influye considerablemente en la eficiencia de los sujetos para agotar el alimento de la parcela bajo condiciones grupales.

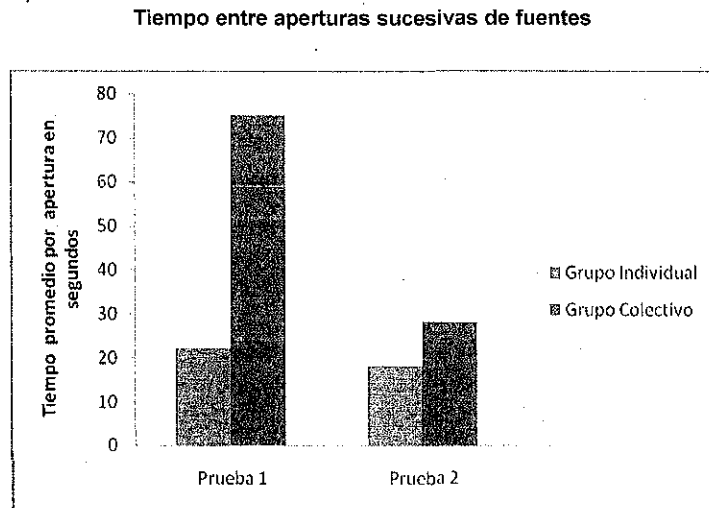


Figura 5. Muestra el tiempo promedio que transcurre entre dos aperturas sucesivas de fuentes. En las columnas de la izquierda de la gráfica se muestran los resultados de la primera prueba para cada uno de los grupos. En las columnas de la derecha de la gráfica se muestran los resultados de la segunda prueba para cada uno de los grupos.

Tasa de encuentro promedio por productor

Para estimar la tasa de encuentro promedio por minuto de los productores de cada grupo se realizó un procedimiento de análisis que constó de varios pasos. Primero, se contabilizó, en segundos, el tiempo que cada productor tardó en encontrar dos fuentes de alimento consecutivas, descontando el tiempo que el sujeto pasó consumiendo el alimento de la fuente. Este paso se repitió para cada una de las fuentes que fue producida por el mismo sujeto y se realizó la suma del total del tiempo. El total fue dividido entre la cantidad de fuentes abiertas por el mismo productor. De esta manera, se obtuvo el promedio de la latencia de encuentro neta de cada productor a lo largo de la sesión.

Posteriormente, estos resultados fueron promediados por grupo. Por último, se dividió 60 entre el promedio obtenido, éste resultado fue considerado como la tasa de encuentro por minuto para los productores de cada grupo.

Comparando las tasas obtenidas para cada grupo en ambas pruebas, se observó un incremento en la cantidad de fuentes abiertas por minuto de la Prueba 1 a la Prueba 2. En concreto, para el grupo *Individual*, se observó incremento en poco más de media fuente por minuto por productor. Sin embargo, para el grupo *Colectivo* el incremento observado fue de casi fuente y media por minuto por productor, casi triplicándose el número fuentes de alimento por minuto por productor. Estos resultados sugieren mejoramiento en la ejecución de la respuesta de búsqueda de los sujetos productores de ambos grupos.

Analizando las tasas de encuentro entre grupos, se observa que durante la Prueba 1, la tasa de encuentro promedio por productor para el grupo *Individual* fue de 1.96 fuentes de alimento por minuto y la tasa de encuentro promedio por productor del grupo *Colectivo* fue de 0.89 fuentes de alimento por minuto, es decir, la tasa exhibida por el grupo *Individual* fue del doble en relación a la exhibida por el grupo *Colectivo*; sin embargo, durante la Prueba 2, la tasas para ambos grupos fueron semejantes, en concreto, de 2.54 y 2.40 fuentes por minuto por productor para los grupos *Individual* y *Colectivo* respectivamente.

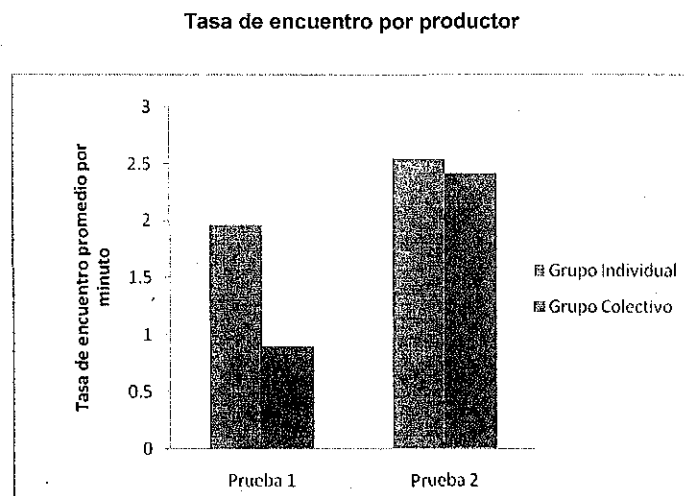


Figura 6. Muestra la tasa de encuentro de fuentes de alimento promedio de los productores por minuto. En las columnas de la izquierda de la gráfica se muestran los resultados de la primera prueba para cada uno de los grupos. En las columnas de la derecha de la gráfica se muestran los resultados

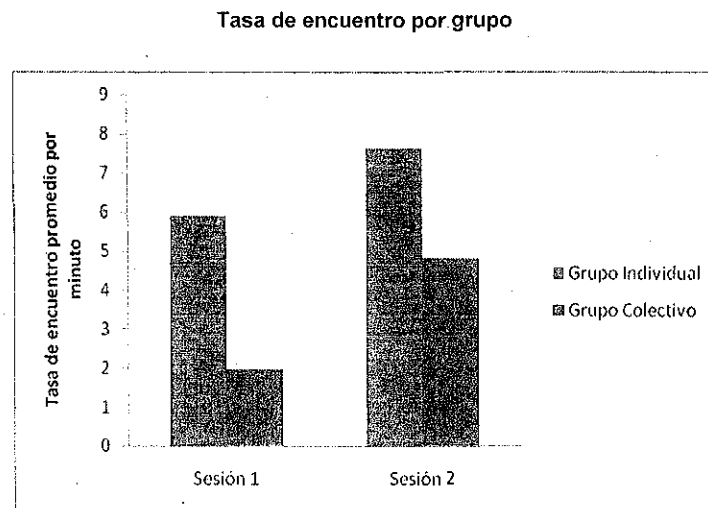


Figura 7. Muestra la tasa grupal promedio de encuentro de fuentes de alimento por minuto. En las columnas de la izquierda de la gráfica se muestran los resultados de la primera prueba para cada uno de los grupos. En las columnas de la derecha de la gráfica se muestran los resultados de la segunda prueba para cada uno de los grupos.

Discusión

De los resultados expuestos es posible inferir que en situaciones de búsqueda de alimento bajo condiciones grupales, ciertos factores relativos a la población, en este caso en particular la pre-disposición en la historia de relación entre los sujetos, pueden determinar si se presenta o no interacción entre los sujetos y el nivel de la misma. Además, de modular las estrategias para buscar y consumir alimento al interior de un grupo.

Al comparar algunos indicadores de los patrones de búsqueda y consumo de alimento entre grupos se aprecian algunos contrastes. Una de las principales diferencias entre los patrones de búsqueda y consumo exhibidos por ambos grupos radica en la cantidad de respuestas de "parasitar" que fueron emitidas en cada uno de ellos. Considerando los datos de las dos pruebas, el grupo *Individual* mostró significativamente menor cantidad de respuestas de parasitar en comparación con el grupo *Colectivo* (4 y 28 respectivamente). Por tanto, esto influyó sobre la diversidad de estrategias desplegadas

por los sujetos de cada uno de los grupos. El grupo *Individual* mostró homogeneidad en las estrategias desplegadas por los sujetos, es decir, todos los sujetos fueron productores. Mientras que, el grupo *Colectivo* mostró heterogeneidad en las estrategias desplegadas por los sujetos, es decir, se mostraron tres estrategias distintas, a saber de: productor, parásito y estrategia mixta u oportunismo (Giraldeau y Caraco, 2000).

En relación a los datos obtenidos de alimento consumido por sujeto, no se observan diferencias claras entre los sujetos de un mismo grupo. Esto puede deberse a los siguientes factores; 1) el tiempo de consumo de alimento es un indicador impreciso para estimar el consumo de alimento; 2) quizá tal como se refiere en la literatura independientemente de las estrategias desplegadas las diferentes estrategias tiende a propiciar ganancias desarrollablemente estables para todos los sujetos (Giraldeau y Caraco, 2000; Giraldeau y Livoreil, 2000) . Sin embargo, si se analizan los resultados de tiempo relativo de consumo obtenidos para el grupo de pre-exposición *Individual* durante la Prueba 2, dado que en todas las fuentes se dispuso la misma cantidad de alimento y teniendo en cuenta que todos los sujetos consumieron el alimento dispuesto en igual número de fuentes en su totalidad, se esperaría que el indicador de consumo fuese igual para todos los sujetos de este grupo, lo cual es recogido por este indicador, lo que apoyaría la hipótesis de que los sujetos al interior de un grupo tienden a desplegar estrategias desarrollablemente estables (Giraldeau y Caraco, 2000; Giraldeau y Livoreil, 2000).

Sin embargo, utilizar un indicador relativo intragrupal complica establecer comparaciones objetivas entre diferentes grupos. En este caso, la comparación entre grupos arroja datos similares para dos patrones de estrategias de búsqueda claramente diferenciados. Por tanto, es posible que utilizar otros indicadores de consumo sea más fructífero para realizar este tipo de comparaciones.

Por otra parte, aun cuando los datos de la pre-exposición no fueron analizados, es posible inferir los sujetos del grupo *Individual* fueron más eficientes que los sujetos del grupo *Colectivo* dadas las diferencias en el tiempo requerido para conseguir la apertura de dos fuentes consecutivas entre ambos grupos para la Prueba 1. Además, es factible que

esto se deba específicamente a las diferencias en la tasa de encuentro promedio para los productores de cada grupo, debido a que al comparar en la Prueba 1 la tasa de encuentro del grupo *Colectivo* y la tasa de encuentro para cada uno de los productores del grupo *Individual*, se obtuvo el mismo valor (1.96 y 1.96 respectivamente) para ambos indicadores. Con base en lo anterior, se asume que la pre-exposición de manera individual a las condiciones experimentales propició incremento en la tasa de encuentro de cada uno de los sujetos que integraron este grupo. Por tanto, cuando los sujetos del grupo *Individual* fueron probados bajo condiciones grupales el número de fuentes de alimento encontradas por unidad de tiempo fue muy superior al observado para el grupo *Colectivo*.

Estos resultados son compatibles con los reportados por Courant y Giraldeau (2008) investigando el efecto de exponer a nutmeg mannikins silvestres bajo condiciones de laboratorio en presencia o ausencia de conoespecíficos para consumir semillas de milo presentadas en un ambiente camuflado (que dificultaba su acceso por hacer menos saliente la presencia de las mismas) o en un ambiente no-camuflado (que facilitaba su acceso por hacer más saliente la presencia de las mismas). En ambientes camuflados, se observó que la presencia de un conoespecífico afectó significativamente reduciendo la eficiencia de búsqueda, es decir, se consumió menor cantidad de alimento por unidad de tiempo. Con esta evidencia se sugiere que los costos por buscar alimento grupalmente en ambientes que las presas están ocultas son mayores para los sujetos que lo hacen en presencia de otros sujetos en comparación con los sujetos que lo hacen individualmente.

De este modo, los resultados del estudio piloto indican que, en situaciones grupales de búsqueda de alimento, bajo condiciones ambientales similares, si se incrementa la cantidad de sujetos emitiendo respuestas de producción es factible que se incremente la tasa de encuentro del grupo, incrementando también la posibilidad de tener disponibilidad de alimento en más de una fuente de manera simultánea (Beauchamp, 2008). Por tanto, se infiere que cuando en un grupo cada uno de los sujetos poseen una tasa de encuentro lo suficientemente alta, es posible observar baja frecuencia de respuestas de parasitar y evitar que la estrategia de parásito sea exhibida, si la porción de alimento consumida por el productor es lo suficientemente grande en relación al total del

alimento disponible en la fuente (Vickery, et al., 1991; Caraco y Giraldeau, 1991) y la cantidad de fuentes de alimento es muy superior al tamaño del grupo (Caraco y Giraldeau, 1991).

Además, estos resultados sugieren que la preparación experimental es útil para analizar las estrategias de búsqueda y consumo de alimento en grupos. Adicionalmente, los resultados reportados muestran que la mayoría de los indicadores empleados para este estudio son sensibles a variaciones en las estrategias de búsqueda de alimento. Por tanto, algunos de estos indicadores serán utilizados para evaluar los resultados de las series experimentales que se describen a continuación.

Propuesta experimental

Serie A.

Analizar el efecto de manipular variables relacionadas con la distribución espacial de alimento en una situación de búsqueda, sobre las estrategias de búsqueda y consumo de alimento en los integrantes de diferentes grupos de ratas, cuyo número de integrantes variará.

Experimento 1

Objetivo: Evaluar el efecto de diferentes configuraciones espaciales de las estaciones con disponibilidad de alimento sobre las estrategias de búsqueda y consumo de alimento en grupos de ratas de diferentes tamaños.

Método

Sujetos. Los sujetos serán 24 ratas Wistar, machos, sin experiencia, de aproximadamente cinco meses de edad al inicio del experimento, los cuales se mantendrán al 80% de su peso en alimentación libre.

Situación experimental. Los experimentos se llevarán a cabo en un laboratorio de 5m x 3m x 3m en cuyo suelo será colocada la tarima. La cámara de video se ubicará en arnés aéreo, el cual se ubica a 2.5 m del suelo y sobresale 25 cm de la pared, de tal manera que permite la filmación de toda la superficie del aparato.

Aparatos. El aparato experimental consistirá en una tarima de madera que mide 180cm de largo por 120cm de ancho, la cual descansará sobre una base de madera de 20cm de altura. Sobre cada orilla de la tarima habrá una pared de policarbonato transparente de 50cm de altura. En la tarima habrá 12 perforaciones circulares, cuyo diámetro será de 6.0cm; la separación mínima entre perforaciones será de 30cm y la máxima de 150cm. Debajo de cada perforación será colocado un depósito de plástico cuya profundidad será de 2cm. Los depósitos estarán cubiertos por una compuerta de madera cuyo peso es de 48 gr, la cual podrá ser desplazada para dejar disponible el alimento.

Materiales. Se utilizará una cámara de video, una computadora personal y una consola para reproducción y análisis de datos.

Procedimiento. Los sujetos serán asignados aleatoriamente a uno de cuatro grupos experimentales; dos grupos estarán conformados por 4 sujetos y otros dos grupos por 8 sujetos.

Cada grupo de sujetos será expuesto al aparato experimental, cuyos depósitos estarán con la compuerta cerrada, de tal manera que no se identifique al inicio de cada sesión la disponibilidad de alimento. Las sesiones experimentales finalizarán cuando todos los depósitos con alimento hayan sido agotados o una vez que hayan transcurrido 15 minutos. Los sujetos serán expuestos a esta situación experimental durante 5 sesiones consecutivas.

Los *Grupos Matriz* serán expuestos a una condición en la que sólo 4 estaciones contiguas contendrán una cantidad 3 gr de semillas de girasol por sujeto. De tal manera que la disponibilidad de alimento quede restringida a una esquina del aparato, formándose un rectángulo entre las estaciones con alimento disponible.

Los *Grupos Zig-zag* serán expuestos a una condición en la que también sólo cuatro de las 12 estaciones contuvieron alimento. En esta condición, dos fuentes de alimento estarán ubicadas de forma alternada en una hilera periférica de cuatro depósitos, mientras que las otras dos fuentes se ubicarán de manera también alternada en la otra hilera periférica, pero evitando que las estaciones de ambas hileras coincidieran en el mismo plano. Así, entre dos filas consecutivas de depósitos la distancia entre estaciones será de aproximadamente 60 cm.

Registro y Análisis de Datos. Todas las sesiones serán video-grabadas y *a posteriori* se registrarán los siguientes datos: primer sujeto en explotar el recurso; segundo sujeto en explotar el recurso; tiempo de permanencia de los sujetos explotando el recurso y orden de llegada de los diferentes sujetos para explotar el recurso, cantidad de visitas a estaciones con y sin disponibilidad de alimento.

Resultados esperados. Según el modelo de maximización de la tasa se prevé que:

- 1) la proporción de sujetos que utilizarán producir como estrategia para consumir alimento será ligeramente menor para los grupos matriz en comparación a la proporción de sujetos que utilizarán esta misma estrategia en los grupos zig- zag.
- 2) por otra parte, dado que la cantidad de alimento disponible es proporcional a la cantidad de sujetos que participan en la situación experimental, no se esperarían diferencias en la proporción de productores entre los grupos en función del número de integrantes; no obstante, como la cantidad total de parcelas se mantiene constante y en $n=8$ se la cantidad de alimento y la población (misma cantidad per cápita de alimento), se espera un ligero decremento en la proporción de sujetos que utilizarán producir como estrategia para consumir alimento en estos grupos, dado que la porción de alimento obtenida como ventaja de producción es menor en relación al total de alimento disponible en la fuente .

Experimento 2

Objetivo: Analizar el efecto de manipular la cantidad de alimento en una parcela rica/pobre manteniendo la misma cantidad *per cápita* a lo interno de cada grupo experimental, sobre las estrategias de búsqueda y consumo de alimento en grupos de ratas de diferentes tamaños.

Método

Sujetos. Los sujetos serán 24 ratas Wistar sin experiencia, cuyas características serán las mismas descritas en el experimento 1.

Situación experimental. La descrita en el Experimento 1.

Aparatos. Será el mismo descrito en el Experimento 1.

Materiales. Serán los mismos descritos para el Experimento 1.

Procedimiento. Al igual que en el Experimento 1, los sujetos serán aleatoriamente asignados a cuatro grupos experimentales.

Los *Grupos Ricos* serán expuestos a una condición en la que todos los depósitos (12) contendrán una cantidad de 2 gr de semillas de girasol por sujeto, es decir, ocho gr por depósito para el grupo n=4, y 16 gr para el grupo n=8.

Los *Grupos Pobres* serán expuestos a una condición en la que todos los depósitos contendrán una cantidad de 0.5 gr de semillas de girasol por sujeto, es decir, 2 gr por depósito para el grupo n=4, y 4 gr para el grupo n=8.

Registro y Análisis de Datos. Todas las sesiones serán video-grabadas y *a posteriori* se registrarán los siguientes datos: primer sujeto en explotar el recurso; segundo sujeto en explotar el recurso; tiempo de permanencia de los sujetos explotando el recurso y orden de llegada de los diferentes sujetos para explotar el recurso.

Resultados esperados. Según el modelo de maximización de la tasa se prevé que:

- 1) la proporción de sujetos que utilizarán producir como estrategia para consumir alimento será menor para los grupos ricos en comparación a la proporción de sujetos que utilizarán esta misma estrategia en los grupos pobres.
- 2) por otra parte, dado que la cantidad de alimento disponible es proporcional a la cantidad de sujetos que participan en la situación experimental, no se esperarían diferencias en la proporción de productores entre los grupos en función del número de integrantes; no obstante, como la cantidad total de parcelas se mantiene constante y en n=8 se duplica la población, se espera un ligero incremento en la proporción de sujetos que utilizarán producir como estrategia para consumir alimento en estos grupos.

Experimento 3

Objetivo: Evaluar el efecto de presentar al alimento concentrado/ disperso sobre las estrategias de búsqueda y consumo de alimento en grupos de ratas con diferente densidad de sujetos.

Método

Sujetos. Los sujetos serán 24 ratas Wistar sin experiencia, cuyas características serán las mismas descritas en el experimento 1.

Situación experimental. La descrita en el Experimento 1.

Aparatos. Será el mismo descrito en el Experimento 1.

Materiales. Serán los mismos descritos para el Experimento 1.

Procedimiento. Al igual que en el Experimento 1, los sujetos serán aleatoriamente asignados a cuatro grupos experimentales.

Los *Grupos Dispersos*, serán expuestos a una condición en la que cada una de las 12 estaciones contendrá 1 gr de semillas de girasol por sujeto.

Los *Grupos Concentrados Contiguos*, serán expuestos a una condición en la cual sólo 4 depósitos adyacentes contendrán alimento, la cantidad de semillas de girasol en cada fuente será de 3 gr por sujeto.

Los *Grupos Concentrados Alejados*, serán expuestos a una condición en la cual sólo los 4 depósitos de las esquinas del aparato contendrán alimento, la cantidad de semillas de girasol en cada fuente será de 3 gr por sujeto.

Registro y Análisis de Datos. Todas las sesiones serán video-grabadas y *a posteriori* se registrarán los siguientes datos: primer sujeto en explotar el recurso; segundo sujeto en explotar el recurso; tiempo de permanencia de los sujetos explotando el recurso y orden de llegada de los diferentes sujetos para explotar el recurso, cantidad de visitas a estaciones con y sin disponibilidad de alimento.

Resultados esperados. Según el modelo de maximización de la tasa se prevé que:

- 1) la proporción de sujetos que utilizarán producir como estrategia para consumir alimento será mucho mayor para los grupos dispersos en comparación a la proporción de sujetos que utilizarán esta misma estrategia en los grupos concentrados. Además se anticipa que la proporción de sujetos que utilizará producir como estrategia para consumir alimento será ligeramente mayor para los grupos concentrados alejados en relación a los grupos concentrados contiguos
- 2) por otra parte, dado que la cantidad de alimento disponible es proporcional a la cantidad de sujetos que participan en la situación experimental, al interior de los grupos dispersos, se esperaría un ligero incremento en la proporción de sujetos que utilizarán producir como estrategia para consumir alimento en el grupo $n=8$ en relación al grupo $n=4$. Para los grupos concentrados en general, se esperaría un ligero decremento en la proporción de sujetos que utilizarán producir como estrategia para consumir alimento en los grupos $n=4$ en relación a los grupos $n=8$.

Serie B.

Analizar el efecto de manipular variables relacionadas con la disponibilidad temporal de alimento en una situación de forrajeo, sobre las estrategias de búsqueda y consumo de alimento, en los integrantes de grupos de ratas, los cuales ingresarán a la situación experimental con diferentes niveles de demanda energética.

Experimento 1

Objetivo: Comparar el efecto de mantener constante o variar la distribución espacial de las estaciones con disponibilidad de alimento, a través de ensayos sucesivos sobre las estrategias de búsqueda y el consumo de alimento en grupos de ratas con diferentes niveles de demanda energética.

Método

Sujetos. Los sujetos serán 16 ratas Wistar, machos, de aproximadamente cinco meses de edad al inicio del experimento, a los cuales se les hará un registro de peso y consumo de alimento aproximado en condiciones de acceso libre al alimento.

Situación experimental. Los experimentos se llevarán a cabo en un laboratorio de 5m x 3m x 3m en cuyo suelo será colocada la tarima. La cámara de video se ubicará en arnés aéreo, el cual se encuentra a 2.5m del suelo y sobresale 25 cm de la pared, de tal manera que permite la filmación de toda la superficie del aparato.

Aparatos. El aparato experimental consistirá en una tarima de madera que mide 180cm de largo por 120cm de ancho, la cual descansará sobre una base de madera de 20cm de altura. Sobre cada orilla de la tarima habrá una pared de policarbonato transparente de 50cm de altura. En la tarima habrá 12 perforaciones circulares, cuyo diámetro será de 6.0cm; la separación mínima entre perforaciones será de 30cm y la máxima de 150cm. Debajo de cada perforación será colocado un depósito de plástico cuya profundidad será de 2cm. Los depósitos estarán cubiertos por una compuerta de madera cuyo peso es de 48 gr, la cual podrá ser desplazada para dejar disponible el alimento.

Materiales. Se utilizará una cámara de video, una computadora personal y una consola para reproducción y análisis de datos.

Procedimiento. Los sujetos serán asignados aleatoriamente a uno de cuatro grupos experimentales conformados por 4 sujetos; a dos grupos se les proporcionará el 25% del alimento que consumen en acceso libre, de manera previa a la sesión experimental y otros dos grupos tendrán acceso al 75% de alimento en relación a su consumo en acceso libre de manera previa a las sesiones experimentales.

Cada grupo de sujetos será expuesto al aparato experimental, cuyos depósitos estarán con la compuerta cerrada, de tal manera que no se identifique al inicio de cada ensayo la disponibilidad de alimento. Los ensayos experimentales finalizarán cuando todos los depósitos con alimento hayan sido agotados o una vez que hayan transcurrido 15 minutos. Cada una de las sesiones experimentales estará conformada por 4 ensayos. Los sujetos serán expuestos a esta situación experimental durante 5 sesiones consecutivas.

Los *Grupos Variables*, con demanda del 25% y 75%, %, serán expuestos a una condición en la sólo 4 de las doce estaciones contendrán el 6.25% del alimento complementario a la demanda energética del grupo. A través de los ensayos se modificará aleatoriamente la distribución de las estaciones con disponibilidad de alimento.

Los *Grupos Fijos*, con demanda del 25% y 75%, serán expuestos a una condición en la sólo 4 de las doce estaciones contendrán el 6.25% del alimento complementario a la demanda energética del grupo. Se conservará la misma distribución espacial de las estaciones con disponibilidad de alimento a lo largo de los ensayos y de las sesiones.

Registro y Análisis de Datos. Todas las sesiones serán video-grabadas y *a posteriori* se registrarán los siguientes datos: primer sujeto en explotar el recurso; segundo sujeto en explotar el recurso; tiempo de permanencia de los sujetos explotando el recurso y orden de llegada de los diferentes sujetos para explotar el recurso, cantidad de alimento consumido en cada uno de los ensayos.

Resultados esperados. Según el modelo de minimización del déficit se prevé que:

- 1) la proporción de sujetos que utilizarán producir como estrategia para consumir alimento será ligeramente menor para los grupos fijos en comparación a la proporción de sujetos que utilizarán esta misma estrategia en los grupos variables
- 2) por otra parte, dado que la cantidad de alimento disponible está en función del nivel de demanda energética, para ambas condiciones (variables y fijos), se esperaría un incremento en la proporción de sujetos que utilizarán producir como estrategia para consumir alimento en los grupos con demanda energética del 75%, en relación a los grupos con demanda energética del 25%.

Experimento 2

Objetivo: Observar el efecto de exponer diferentes tipos de alimento (que varíen en sus propiedades físicas y nutrimentales) a través de ensayos sucesivos, sobre las estrategias de búsqueda y el consumo de alimento en grupos de ratas con diferentes niveles de demanda energética.

Método

Sujetos. Los sujetos serán 24 ratas Wistar sin experiencia, cuyas características serán las mismas descritas en el experimento 1.

Situación experimental. La descrita en el Experimento 1.

Aparatos. Será el mismo descrito en el Experimento 1.

Materiales. Serán los mismos descritos para el Experimento 1.

Procedimiento. Al igual que en el Experimento 1, los sujetos serán aleatoriamente asignados a cuatro grupos experimentales.

Los Grupos Varios, con demanda del 25% y 75%, serán expuestos a una condición en la sólo 4 de las doce estaciones contendrán el 6.25% del alimento complementario a la demanda energética del grupo. A través de los ensayos se cambiará el tipo de alimento que estará disponible en cada una de las estaciones.

Los Grupos Iguales, con demanda del 25% y 75%, %, serán expuestos a una condición en la sólo 4 de las doce estaciones contendrán el 6.25% del alimento complementario a la demanda energética del grupo. Se presentará el mismo tipo de alimento (semillas de girasol) en todos los ensayos.

Registro y Análisis de Datos. Todas las sesiones serán video-grabadas y *a posteriori* se registrarán los siguientes datos: primer sujeto en explotar el recurso; segundo sujeto en explotar el recurso; tiempo de permanencia de los sujetos explotando el recurso y orden de llegada de los diferentes sujetos para explotar el recurso, cantidad de alimento consumido en cada uno de los ensayos.

Resultados esperados. Según el modelo de minimización del déficit se prevé que:

- 1) la proporción de sujetos que utilizarán producir como estrategia para consumir alimento variará en relación a las propiedades físicas del alimento.
- 2) por otra parte, dado que la cantidad de alimento disponible está en función del nivel de demanda energética, para ambas condiciones (varios y iguales), se esperaría un incremento en la proporción de sujetos que utilizarán producir como estrategia para consumir alimento en los grupos con demanda energética del 75%, en relación a los grupos con demanda energética del 25%.

Experimento 3

Objetivo: Evaluar el efecto de renovar / agotar la cantidad de alimento disponible a través de ensayos sucesivos sobre las estrategias de búsqueda y el consumo de alimento en grupos de ratas con diferentes niveles de demanda energética.

Método

Sujetos. Los sujetos serán 24 ratas Wistar sin experiencia, cuyas características serán las mismas descritas en el experimento 1.

Situación experimental. La descrita en el Experimento 1.

Aparatos. Será el mismo descrito en el Experimento 1.

Materiales. Serán los mismos descritos para el Experimento 1.

Procedimiento. Al igual que en el Experimento 1, los sujetos serán aleatoriamente asignados a cuatro grupos experimentales.

Los *Grupos Renovables al 100%*, con demanda del 25% y 75%, serán expuestos a una condición en la que sólo cuatro de los doce depósitos tendrán alimento y, a través de los ensayos se presentará de manera constante el 6.25% del alimento complementario a la demanda energética del grupo.

Los *Grupos No renovables al 100%*, con demanda del 25% y 75%, %, serán expuestos a una condición en la que sólo cuatro de los doce depósitos tendrán alimento y, a través de los ensayos se disminuirá la cantidad de alimento disponible en cada fuente, en términos relativos a la demanda energética del grupo. En el primer ensayo, en cada fuente se dispondrá el 12.5%, en el segundo ensayo el 8.3%, en el tercer ensayo 4.15% y en el cuarto ensayo 0.

Los *Grupos Híbridos al 100%*, con demanda del 25% y 75%, serán expuestos a una condición en la que sólo cuatro de los doce depósitos tendrán alimento, dos de las cuales se renovaran a la misma tasa (6.25%), mientras las dos restantes disminuirán en la cantidad de alimento disponible de la manera descrita para los grupos No Renovables al 100%.

Los *Grupos No renovables al 50%*, con demanda del 25% y 75 serán expuestos a una condición en la que sólo cuatro de los doce depósitos tendrán alimento y, a través de los ensayos se disminuirá la cantidad de alimento disponible en cada fuente, en términos relativos a la demanda energética del grupo. En el primer ensayo, en cada fuente se dispondrá el 6.25%, en el segundo ensayo el 4.15%, en el tercer ensayo 2.1% y en el cuarto ensayo 0.

Registro y Análisis de Datos. Todas las sesiones serán video-grabadas y *a posteriori* se registrarán los siguientes datos: primer sujeto en explotar el recurso; segundo sujeto en explotar el recurso; tiempo de permanencia de los sujetos explotando el recurso y orden

de llegada de los diferentes sujetos para explotar el recurso, cantidad de alimento consumido en cada uno de los ensayos.

Registro y Análisis de Datos. Todas las sesiones serán video-grabadas y *a posteriori* se registrarán los siguientes datos: primer sujeto en explotar el recurso; segundo sujeto en explotar el recurso; tiempo de permanencia de los sujetos explotando el recurso y orden de llegada de los diferentes sujetos para explotar el recurso, cantidad de alimento consumido en cada uno de los ensayos.

Resultados esperados. Según el modelo de minimización del déficit prevé que:

- 1) en los grupos renovables al 100%, la proporción de sujetos que utilizarán producir como estrategia para consumir alimento será estable a lo largo de los ensayos; en los grupos no renovables al 100%, la proporción de sujetos que utilizarán producir como estrategia para el consumo de alimento será menor en los primeros dos ensayos y ligeramente mayor para el tercero, esto en relación a lo observado para los grupos renovables al 100%; en los grupos híbridos al 100%, la proporción de sujetos que utilizarán producir como estrategia de consumo de alimento será muy semejante a la descrita de manera previa, sin embargo se espera cierta atenuación en las diferencias entre los primeros dos ensayos y el tercero; en los grupos no renovables al 50%, la proporción de sujetos que utilizarán producir como estrategia para consumir alimento será mayor para todos los ensayos a lo observado para los grupos renovables 100% incrementando progresivamente hasta el tercer ensayo
- 2) por otra parte, dado que la cantidad de alimento disponible está en función del nivel de demanda energética, para ambas condiciones (variables y fijos), se esperaría un incremento en la proporción de sujetos que utilizarán producir como estrategia para consumir alimento en los grupos con demanda energética del 75%, en relación a los grupos con demanda energética del 25%.

Avance experimental

Experimento 1

Objetivo

Evaluar el efecto de diferentes configuraciones espaciales de las estaciones con disponibilidad de alimento sobre las estrategias de búsqueda y consumo de alimento en grupos de ratas de diferentes tamaños.

Método

Sujetos. Se utilizaron 24 ratas Wistar, machos, sin experiencia, de aproximadamente cinco meses de edad al inicio del experimento, los cuales se mantuvieron al 80% de su peso en alimentación libre.

Aparatos. El aparato experimental consistió en una tarima de madera de 180cm de largo por 120cm de ancho, la cual se situó sobre una base de madera de 20cm de altura. Sobre cada orilla de la tarima se colocó una pared de policarbonato transparente de 50cm de altura. En la tarima había 12 perforaciones circulares, cuyo diámetro fue de 6cm; la separación mínima entre perforaciones fue de 30cm y la máxima de 150cm. Debajo de cada perforación fue colocado un depósito de plástico con 2cm de profundidad. Los depósitos fueron cubiertos por una compuerta, de forma cuadrada, de madera, cuyo peso fue de 48 gr, la cual podía ser desplazada para dejar disponible el alimento.

Materiales. Se utilizó una cámara de video, una computadora personal y una consola para reproducción y análisis de datos.

Situación experimental. Los experimentos se llevaron a cabo en un laboratorio de 5m x 3m x 3m en cuyo suelo se colocó una tarima. La cámara de video se situó en arnés aéreo, el cual se ubicó a 2.5m del suelo y sobresaliendo 25cm de la pared, permitiendo filmar toda la superficie del aparato.

Procedimiento. Los sujetos fueron asignados aleatoriamente a uno de cuatro grupos experimentales; dos grupos estuvieron conformados por 4 sujetos y otros dos grupos por 8 sujetos.

Cada grupo de sujetos fue expuesto al aparato experimental, cuyos depósitos estuvieron con la compuerta cerrada, de tal manera que no se era posible para los animales identificar visualmente en que depósitos había la disponibilidad de alimento al inicio de cada sesión. Las sesiones experimentales finalizaron cuando todos los depósitos con alimento se agotaron o una vez transcurridos 15 minutos de sesión. Los sujetos fueron expuestos a esta situación experimental durante 6 sesiones consecutivas.

Los *Grupos Matriz* fueron expuestos a una condición en la que sólo 4 estaciones contiguas contuvieron una cantidad 3 gr de semillas de girasol por sujeto. De tal manera que la disponibilidad de alimento quedó restringida a una esquina del aparato, formándose un rectángulo entre las estaciones con alimento disponible.

Los *Grupos Zig- zag* fueron expuestos a una condición en la que también sólo cuatro de las 12 estaciones contuvieron alimento. En esta condición, dos estaciones con alimento estuvieron ubicadas de forma alternada en una hilera periférica de cuatro depósitos, mientras que las otras dos estaciones se ubicaron de manera también alternada en la otra hilera periférica, pero evitando que las estaciones de ambas hileras coincidieran en el mismo plano. Así, entre dos filas consecutivas de depósitos la distancia entre estaciones fue de aproximadamente 60 cm (véase *Figura 8*).

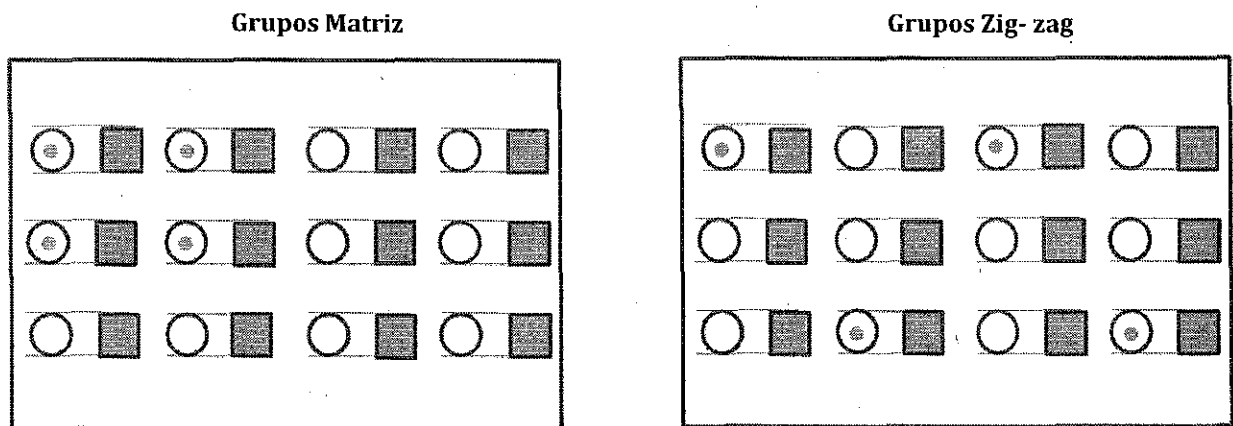


Figura 8. Distribución espacial del alimento para cada grupo considerado en avance experimental. configuración para los grupos Matriz se muestra del lado izquierdo. La configuración para los grupos Zig- se muestra del lado derecho.

Registro y Análisis de Datos. Todas las sesiones fueron video-grabadas y *a posteriori* se registraron los siguientes datos: primer sujeto en explotar el recurso; segundo sujeto en explotar el recurso; tiempo de permanencia de los sujetos explotando el recurso y orden de llegada de los diferentes sujetos para explotar el recurso, cantidad de visitas a estaciones con y sin disponibilidad de alimento.

Resultados

En las sesiones analizadas se observaron ciertas diferencias entre los patrones de búsqueda desplegados por los distintos grupos. Dichas diferencias sugieren que la configuración espacial de las fuentes de alimento y la cantidad de sujetos tienen efectos sobre los patrones de búsqueda y consumo de alimento.

Orden de arribo a fuentes de alimento

Analizado el orden de arribo para las últimas 5 sesiones de todos los grupos, se aprecian diferencias entre los patrones de llegada a las fuentes observados para los grupos expuestos las diferentes configuraciones de distribución de las fuentes de alimento, así como también se aprecian diferencias entre los grupos de diferentes tamaños expuestos a una misma configuración de la distribución de fuentes de alimento. En concreto, se aprecia menor regularidad en las secuencias de arribo a las fuentes de alimento por parte de los grupos matriz, tanto $n=4$ como $n=8$, en comparación a los grupos Zig-zag. Es decir, aparentemente cuando la distancia a la que están separadas las fuentes de alimento es menor, se facilita que la respuesta de apertura sea realizada por más sujetos en comparación a cuando la distancia entre fuentes es mayor. De manera que, en los grupos Matriz se observó a más sujetos realizando respuestas de apertura, incrementándose la probabilidad de observar aperturas simultáneas de fuentes de alimento y consumir el alimento disponible en las mismas de igual manera. De este modo para los grupos expuestos a mayores distancias entre fuentes adyacentes, se incrementa la variabilidad en el uso de respuestas para acceder al alimento.

Por otra parte, entre grupos expuestos a una misma configuración espacial de fuentes de alimento, se aprecia que: 1) los grupos $n=4$ muestran mayor regularidad en las secuencias de arribo a las fuentes de alimento en comparación con los grupos $n=8$; 2) no

obstante entre estos grupos, la proporción de sujetos con más de dos respuestas de apertura, a lo largo de las 5 sesiones analizadas, es aproximadamente la misma, para los grupos Matriz 0.75 y 0.75 para n=4 y n=8 respectivamente, para los grupos Zig-zag 0.5 y 0.62 para n=4 y n=8 respectivamente (véase Figura 9).

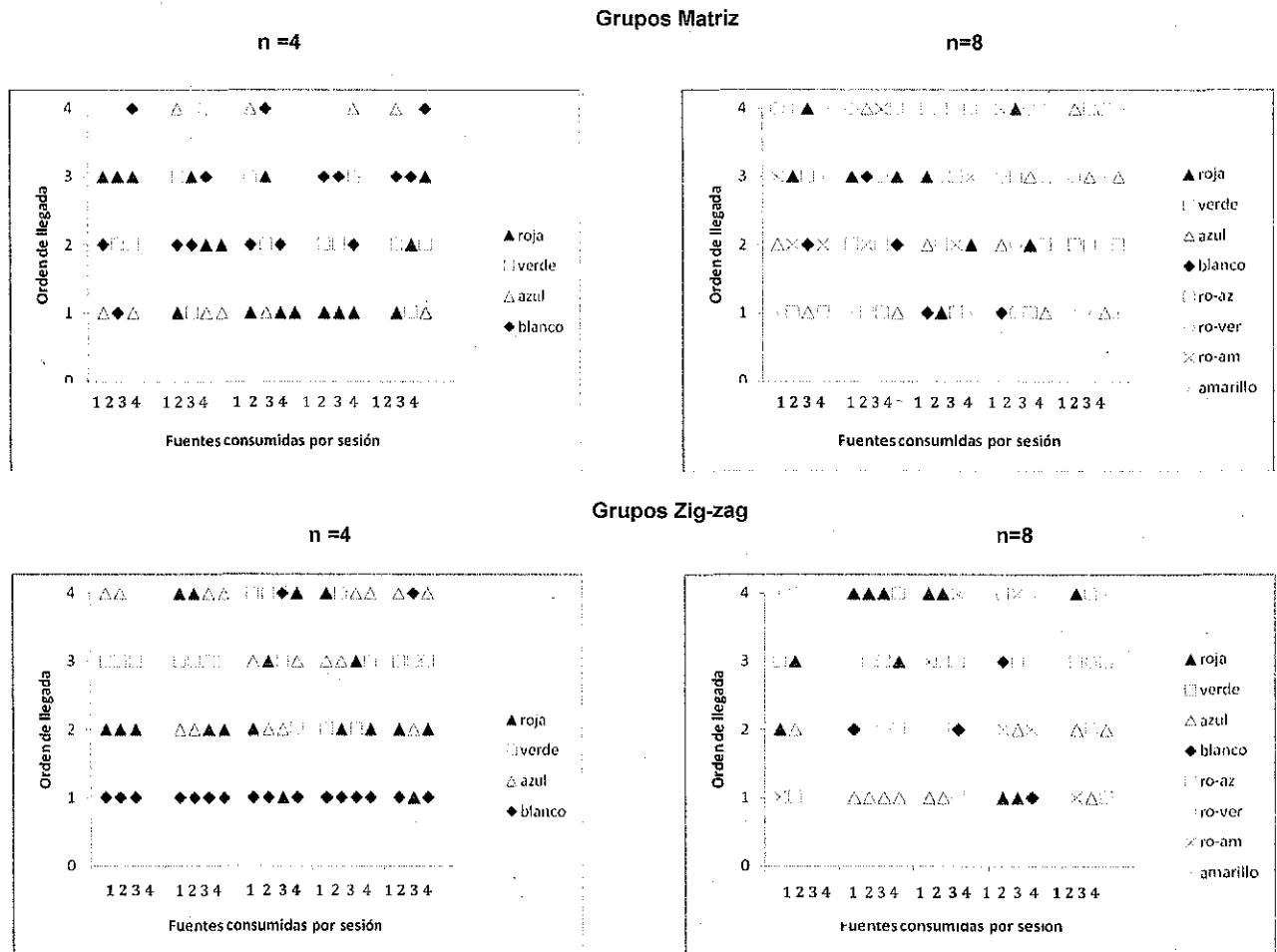


Figura 9. Se muestran las secuencias de arriba para cada uno de los grupos a lo largo de las cinco sesiones analizadas. Cada símbolo representa a un sujeto. En el eje de la abscisa se presentan cada una de las cuatro fuentes disponibles por sesión (se presentan las cinco sesiones en orden progresivo). En el eje de la ordenada se muestra el orden en el que es visitada cada una de las fuentes.

Índice producir-parasitar

En relación al índice producir-parasitar, se pueden señalar dos datos interesantes para realizar la comparación entre grupos: 1) la proporción de sujetos que obtuvieron un índice superior a cero en al menos una de las sesiones (lo que indica que emitieron al menos un respuesta de producir) y: 2) la proporción de sujetos que obtuvieron un índice superior a 0.5 en dos sesiones consecutivas o más (lo cual indica la proporción de sujetos con tendencia por producir su alimento).

Para el grupo Matriz $n=4$ se observó que el 100% de los sujetos obtuvieron un índice mayor a cero en al menos una de las sesiones, además, el 50% de los sujetos obtuvieron un índice igual o superior a 0.5 en dos sesiones consecutivas: en la 1 y 2 para el azul y en la 3 y 4 el rojo. Mientras que para el grupo Zig- zag $n=4$ se observó que solamente el 50% de los sujetos obtuvieron un índice mayor a cero en al menos una de las sesiones, además, solamente el 25% obtuvo un índice igual o superior a 0.5 en dos sesiones consecutivas.

Para el grupo Matriz $n=8$ se observó que el 75% de los sujetos obtuvieron un índice mayor a cero en al menos una de las sesiones. Además, el 25% de los sujetos obtuvieron un índice igual o superior a 0.5 en dos sesiones consecutivas: en la 1 y 2 para el verde y en la 3 y 4 para el blanco. Por otra parte, para el grupo Zig-zag $n=8$ se observó que el 62.5% de los sujetos obtuvieron un índice mayor a cero en al menos una de las sesiones, además, únicamente el 12.5% obtuvo un índice igual o superior a 0.5 dos sesiones consecutivas.

Estos resultados sugieren que la configuración espacial de las fuentes de alimento afecta a las estrategias de búsqueda. En este caso se aprecia que, comparando los grupos con una misma configuración espacial de las fuentes de alimento pero con grupos de diferente tamaño, decrece la proporción de sujetos que pueden identificarse como productores en tanto incrementa el tamaño del grupo: para los grupos matriz 50% y 25% para $n=4$ y $n=8$ respectivamente y para los grupos Zig-zag 25% y 12.5% para $n=4$ y $n=8$ respectivamente. De manera que, en los grupos Zig-zag, donde la distancia entre dos fuentes adyacentes es mayor, se incrementa tanto la proporción de sujetos que emiten

respuestas de parasitar así como la frecuencia con la que lo hacen, disminuyendo la proporción de sujetos desempeñan la estrategia de producir (véase Figura 10).

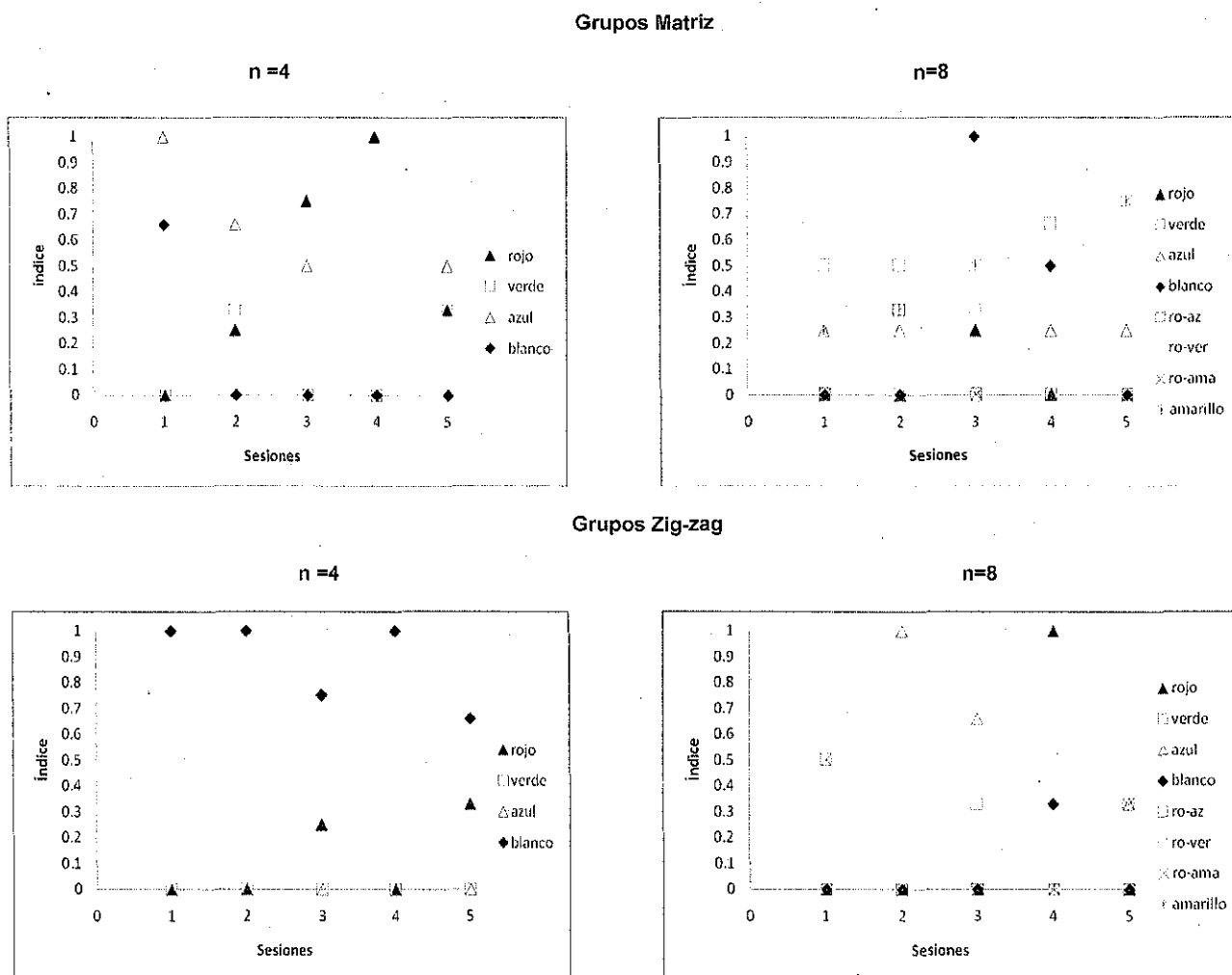


Figura 10. Se muestran los índices producir-parasitar para cada uno de los grupos a lo largo de las cinco sesiones analizadas. Cada símbolo representa a un sujeto. En el eje de la abscisa se presentan cada una de las sesiones (en orden progresivo). En el eje de la ordenada se muestra el índice que indica la tendencia a producir el alimento que se consume. Para los sujetos que presentan índices superiores a 0.5 puede considerarse que despliegan una estrategia de productor. Para los sujetos con índices menores a 0.5 puede considerarse que despliegan una estrategia de parásito.

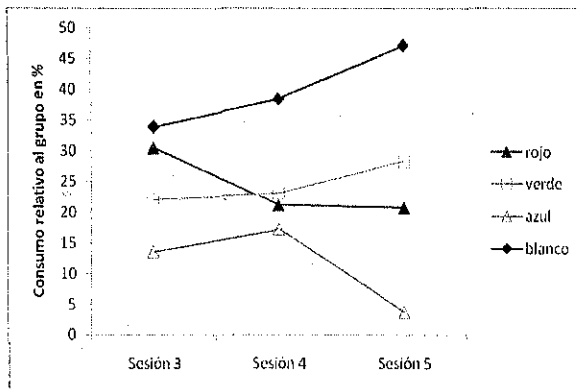
Consumo relativo de alimento

Para estimar la tasa de ingesta para cada uno de los sujetos al interior de los grupos experimentales, se realizó el cálculo del consumo relativo con base en el diferencial de peso obtenido al comparar el peso de cada uno de los sujetos al inicio y al término de cada una de las sesiones. De manera que, entre mayor es el valor de consumo relativo al grupo se infiere que mayor es la tasa de ingesta para un sujeto en relación al resto del grupo. En general, no se aprecian diferencias empíricas en el consumo relativo entre las diferentes condiciones de la parcela. Sin embargo, por razones obvias se aprecia que las diferencias en el consumo entre sujetos de un mismo grupo son más evidentes cuando los grupos son más pequeños.

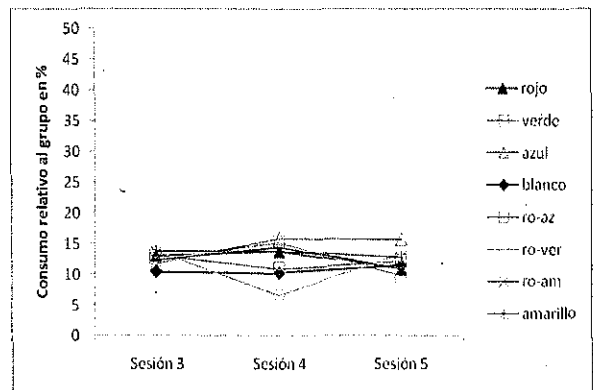
Al igual que en el estudio anterior, las diferencias en el consumo relativo pueden deberse principalmente a que los sujetos exhiban los dos tipos de respuesta y/o visiten más fuentes. Sin embargo, en el caso del grupo matriz $n=4$ se aprecian diferencias claras en el consumo relativo del sujeto blanco en relación al resto de sujetos del grupo, teniendo en cuenta que este sujeto no exhibe los dos tipos de respuesta ni visita más fuentes de alimento que los otros sujetos del grupo, las diferencias pueden ser atribuibles una mayor velocidad de consumo para este sujeto -mayor cantidad de ítems de alimento por unidad de tiempo- (véase *Figura 11*).

Grupos Matriz

n=4

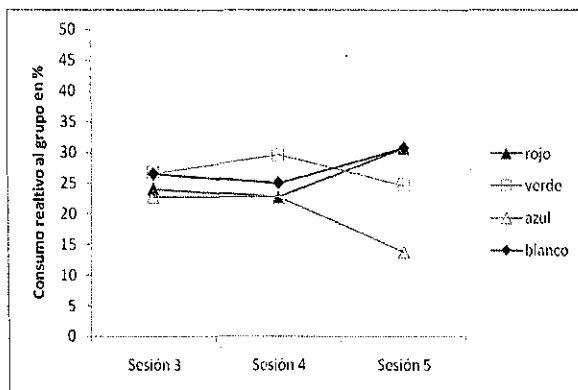


n=8



Grupos Zig-zag

n=4



n=8

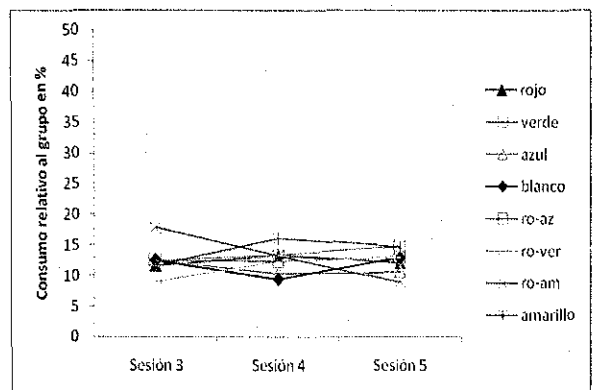


Figura 11. Se muestra el consumo relativo para cada sujeto en las tres últimas sesiones. En el eje de la abscisa se presentan en orden progresivo las sesiones analizadas. En el eje de la ordenada se presenta la tasa relativa de consumo.

Discusión

Con base en los datos analizados hasta ahora, es posible inferir que en situaciones grupales de búsqueda de alimento, factores relativos a la parcela como la distancia entre fuentes de alimento y factores relativos a las características de la población como el tamaño del grupo inciden sobre los patrones de búsqueda y consumo de alimento. De acuerdo con lo observado, la interacción entre ambas variables produce diferentes efectos sobre los indicadores analizados.

En cuanto al orden de arribo a las fuentes se aprecia que, conforme la distancia entre fuentes de alimento incrementa, se dificulta la ejecución de respuestas de apertura, reduciendo la proporción de sujetos desplegando respuestas de producción. A contra parte, conforme la distancia entre fuentes de alimento disminuye, se facilita la ejecución de respuestas de apertura, incrementando la proporción de sujetos desplegando respuestas de producción (Beauchamp, 2008). Además, se observó que conforme se incrementa el tamaño del grupo se incrementa la variabilidad en las respuestas empleadas por los sujetos para acceder al alimento (Coolen, 2002). Sin embargo, no es claro si este efecto se debe a la reducción de la cantidad de fuentes de alimento per-cápita o si se debe netamente a la presencia de más sujetos y sus repercusiones indirectas (i.e., mayor tasa de encuentro promedio grupal y mayor cantidad de fuentes de alimento disponibles de manera simultánea). En cuanto a la interacción de la distancia entre fuentes de alimento y el tamaño del grupo, es factible concluir que a mayor distancia entre fuentes se reduce la proporción de sujetos emitiendo al menos una respuesta de producción, sin embargo, este efecto es atenuado si se incrementa el tamaño del grupo, es decir, se incrementa la proporción de sujetos emitiendo al menos una respuesta de producción.

Comparando los índices producir- parasitar de las sesiones analizadas para los distintos grupos se aprecia que, al incrementarse la distancia entre fuentes adyacentes disminuye la proporción de sujetos que emiten mayor número de respuestas de producir, además de reducirse la frecuencia con la que lo hacen (Beauchamp, 2008) y esto pueden ser explicado si se considera que al incrementarse la distancia entre fuentes de alimento

incrementa el riesgo de sufrir un déficit energético para los organismos (Caraco y Giraldeau, 1991). En cuanto al tamaño del grupo se aprecia que, con el incremento del tamaño del grupo decrece la proporción de sujetos que despliegan la estrategia de producir (Coolen, 2002). Al evaluar la interacción de la distancia entre fuentes de alimento adyacentes y el tamaño del grupo se aprecia que ambas variables tienden a reducir la proporción de sujetos empleando producir como estrategia de búsqueda.

En relación a los datos obtenidos para comparar el alimento consumido por sujeto, salvo en el grupo Matriz $n=4$, no se aprecian diferencias consistentes entre los sujetos de un mismo grupo. Por tanto, los resultados sugieren que la distancia entre fuentes de alimento incidió en el consumo relativo de los sujetos sólo cuando su distancia fue pequeña, sin embargo, teniendo en cuenta que el sujeto que exhibió mayor tasa de consumo relativo no fue un productor, ni visitó más fuentes de alimento que los otros sujetos del grupo, esta diferencia puede atribuirse a la tasa de consumo, esto si se considera que al reducirse la distancia entre fuentes adyacentes la porción del productor se hace más similar a la del resto de los sujetos que participan del alimento (Caraco y Giraldeau, 1991; Vickery et al., 1991).

Por otra parte, los resultados señalan que el tamaño del grupo repercute claramente en el consumo relativo de los sujetos, de manera que conforme se incrementa el tamaño del grupo se reducen las diferencias del consumo relativo entre sujetos, dado que la porción de sujetos utilizando parasitar como estrategia es mayor, lo cual incide en que el alimento sea repartido de manera más equitativa entre los sujetos del grupo. Al evaluar el efecto de interacción entre la distancia de fuentes de alimento adyacentes y el tamaño del grupo sobre el tiempo relativo de consumo, sólo se apreciaron diferencias cuando la distancia entre fuentes adyacentes y el grupo fueron pequeños, incrementando las diferencias entre sujetos al interior de un mismo grupo. Sin embargo, las diferencias observadas no pueden ser atribuidas a la porción consumida por el productor, dado que las mayores tasas de consumo relativo no fueron obtenidas consistentemente por los sujetos que se desempeñaron como productores al interior de los grupos.

Además, teniendo en cuenta la cantidad de ítems de alimento dispuestos en cada fuente para los diferentes tamaños de grupo, se infiere que la porción consumida por el productor no fue lo suficientemente grande para manifestarse consistentemente en una mayor tasa de consumo relativo para los productores de los grupos (Caraco y Giraldeau, 1991; Vickery et al., 1991). Con base en lo anterior, además de la reducción de la cantidad de fuentes agotadas y el incremento progresivo de peso de los sujetos para las últimas sesiones analizadas, se infiere que la cantidad de alimento dispuesto en cada una de las fuentes hizo que los sujetos desplegaran estrategias de búsqueda y consumo semejantes a las observadas en otros estudios que emplearon parcelas ricas (Cabrera Durán y Nieto, 2006a; Koops y Giraldeau, 1996). Por lo que se sugiere que las cantidades de alimento por fuente consideradas para la serie experimental A sean reajustadas y de ser posible se replique este experimento con la cantidad de alimento por fuente pertinente.

Referencias

- Alfaro, L. y Cabrera, R. (2009). Una evaluación de diferentes estrategias productor parásito en grupos de ratas. *XIX Congreso Mexicano de Análisis de la Conducta*. Aguascalientes, México.
- Barnard, C.J. y Sibly, R.M. (1981). Producers and scroungers: a general model and its application to captive flocks of house sparrows. *Animal Behaviour*, 24, 543-550.
- Beauchamp, G. (2008). A spatial model of producing and scrounging. *Animal Behaviour*, 76, 1935-1942.
- Bizo, L. A. y Killeen, P.R. (1997). Models of ratio Schedule Performance. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 23, 351-367.
- Cabrera, R., Durán, A. y Nieto, J. (2006a). Aprendizaje social y estrategias de forrajeo en parvadas de palomas: efectos de la cantidad de alimento. *Revista Mexicana de Psicología*, 23, 111-121.
- Cabrera, R., Durán, A. y Nieto, J. (2006b). Aprendizaje social de respuestas óptimas y estrategias productor-parásito en parvadas de palomas. *Psicothema*, 18, 724-729.
- Caraco, T. y Giraldeau, L.-A. (1991). Social foraging: producing and scrounging in a stochastic environment. *Journal of Theoretical Biology*, 153, 559-583.
- Clark, C.W. y Mangel, M. (1984). Foraging and flocking strategies: Information in an uncertain environment. *Animal Nature*, 123, 626-641.
- Clark, C.W. y Mangel, M. (1986). The evolutionary advantages of group foraging. *Theoretical Population Biology*, 3, 45-75.
- Coolen, I. (2002). Increasing foraging group size increases scrounger use and reduces searching efficiency in nutmeg mannikins (*Lonchura punctulata*). *Behavioral Ecology Sociobiology*, 52, 232-238.

- Coolen, I., Giraldeau, L.-A. y Lavoie, M. (2001). Head position as indicator of producer and scrounger tactics in a ground-feeding bird. *Animal Behaviour*, 61, 895-903.
- Courant, S. y Giraldeau, L.-A. (2008). Conspecific presence makes exploiting cryptic prey more difficult in wild-caught nutmeg mannikins. *Animal Behaviour*, 75, 1101-1108.
- Dall, S.R.X., Giraldeau, L.-A., Olsson, O., McNamara, J.M. y Stephens, D.W. (2005). Information and its use by animals in evolutionary ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 20, 187-193.
- Giraldeau, L.-A. y Caraco, T. (2000). *Social Foraging Theory*. Princeton University Press: New Jersey.
- Giraldeau, L.-A. y Lefebvre, L. (1986). Exchangeable producer and scrounger roles in a captive flock of feral pigeons: a case for scrounger skill pool effect. *Animal Behaviour*, 34, 797-803.
- Giraldeau, L.-A. y Livoreil, B. (2000). Game Theory and Social Foraging. En: L.A. Dugatkin y H. K. Reeve (Eds). *Game Theory and Animal Behavior* (pp. 16-37). Oxford University Press: Chicago.
- Giraldeau, L.-A., Soos, C. y Beauchamp, G. (1994). A test of the producer-scrounger foraging game in captive flocks of spice finches, *Lonchura punctulata*. *Behavioral Ecology Sociobiology*, 34, 251-256.
- Gutiérrez, G. (1998). Estrategias de forrajeo. En R. Ardila y otros (Eds). *Manual de análisis experimental del comportamiento*. (pp.359-381). Biblioteca Nueva: Madrid.
- Hewitson, L., Gordon, I. J. y Dumont, B. (2006). Social context affects patch-leaving decisions of sheep in a variable environment. *Animal Behaviour*, 74, 239-246.
- Kim, J.-W. y Grant J. W. (2007). Effects of patch shape and group size on the effectiveness of defence by juvenile convict cichlids. *Animal Behaviour*, 73, 275-280.
- Koops, M.A. y Giraldeau, L.-A. (1996). Producer-scrounger foraging games in starlings: a test of rate-maximizing and risk-sensitive models. *Animal Behaviour*, 51, 773-783.

- Parker, G.A. (1984). Evolutionarily stable strategies. En J.R. Krebs y N.B. Davies (Eds). Behavioral ecology: an evolutionary approach, 2da edición. (pp.30-61). Sunderland: Sinauer.
- Stephens, D. W. y Krebs, J. R. (1986). *Foraging theory*. Princeton NJ: Princeton University Press.
- Vickery, W.L., Giraldeau, L.-A., Templeton, J. J., Kramer D.L. y Chapman C.A. (1991). Producers, scroungers and group foraging. *Animal Nature*, 137, 847-863.
- Wu, G.-M. y Giraldeau, L.-A. (2005). Risky decisions: a test of risk sensitivity in socially foraging flocks of *Lonchura punctulata*. *Behavioral Ecology*, 16, 8- 14.
- Zamora, A.J., López, M. E., Andrade L.P., Hernández D.F., Rosas M., Zermeño A. y Cabrera R. (2007). El estudio del aprendizaje social en grupos de aves. XVIII *Congreso Mexicano de Análisis de la Conducta*. Xalapa, México.