

UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA
CENTRO UNIVERSITARIO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AGROPECUARIAS
CENTRO DE ESTUDIOS E INVESTIGACIONES EN COMPORTAMIENTO



ESTUDIO EXPERIMENTAL DE LA EXPLOTACIÓN DE PARCHES EN UNA
SITUACIÓN DE BÚSQUEDA DE ALIMENTO

**TESIS QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRO(A) EN CIENCIA DEL COMPORTAMIENTO**

PRESENTA

MARYED ROJAS LEGUIZAMÓN

DIRECTOR: DR. ÓSCAR GARCÍA-LEAL

COMITÉ: DR. CRISTIANO VALERIO DOS SANTOS

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 220882.

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN	1
Ecología conductual y psicología.....	1
La Conducta de forrajeo o Búsqueda de alimento	4
Modelos para el estudio del forrajeo	7
Modelos de presa.....	7
Modelos de parche.....	8
Modelos presa-parche	12
Estudio experimental del forrajeo	12
Estudio de la elección de parche	14
OBJETIVO DEL PROYECTO	26
EXPERIMENTOS PILOTO	28
Experimento 1	28
Método.....	28
Resultados.....	29
Discusión	32
Experimento 2	32
Método.....	32
Resultados.....	34
Discusión	44
Experimento 3	46
Método.....	47
Resultados.....	50
Discusión	53
PROPUESTA EXPERIMENTAL.....	55
Serie A	55
Experimento 1	55
Experimento 2	58
Experimento 3	60
Serie B.....	61
Experimento 1	61
Experimento 2	62
Experimento 3	62
REFERENCIAS.....	64

INTRODUCCIÓN

ECOLOGÍA CONDUCTUAL Y PSICOLOGÍA

En la actualidad, caracterizar un objeto de estudio particular como propio de una disciplina resulta complejo y probablemente hasta innecesario. Un mismo objeto de estudio puede y debe ser abordado desde múltiples perspectivas y con supuestos teóricos diferentes que contribuyan a profundizar en la comprensión del mismo. Éste es el caso particular de las estrategias y conductas desplegadas por los organismos en la búsqueda de alimento, lo que comúnmente llamamos forrajeo. Cuando menos, este campo ha sido estudiado por los profesionales de dos disciplinas: la ecología y la psicología. Y, específicamente, por dos áreas de especialización particulares: la ecología conductual y el análisis experimental del comportamiento.

Caracterizar el área de interés de la ecología conductual y los supuestos desde los que se aborda el estudio de la búsqueda de alimento requiere detenerse someramente en el análisis de cuál es el objeto de estudio de la ecología en tanto disciplina. El término ecología fue acuñado por Ernst Haeckel en 1866 (citado por Mayr, 1997) para hacer referencia al estudio de los organismos en su hogar. Posteriormente, en 1869, el mismo Haeckel propuso una definición más elaborada en la que se entiende por ecología al cuerpo de conocimiento concerniente a la economía de la naturaleza, la investigación del total de relaciones del animal con su ambiente orgánico e inorgánico, incluyendo las relaciones con plantas y animales con las que tiene contacto directo o indirecto. En pocas palabras, la ecología es el estudio de todas las complejas interrelaciones referidas por Darwin como las condiciones de la lucha por la existencia (Mayr, 1997).

La ecología es, por tanto, aquella disciplina interesada en el estudio de los organismos en relación al medio circundante en el que viven. A este medio, se le denomina ambiente y se compone de elementos físicos, de otros organismos y de los efectos que dichos organismos. De este modo, los ecólogos están interesados básicamente en cómo un individuo se ajusta a su ambiente particular (Chapman y Reiss, 1999), con el objetivo de definir los principios generales que regulan esta interacción. En esta medida, una

característica definitoria de la ecología es su interdisciplinariedad en tanto el conocimiento aportado por otras disciplinas (botánica, zoología, etología, sociología, psicología, fisiología, meteorología, entre otras) es fundamental para disponer de un “mapa” completo del ambiente con el que un organismo particular se relaciona.

El objeto de estudio de la ecología se puede establecer a tres niveles de análisis fundamentales (Begon, Townsend y Harper, 2006). En un primer nivel, aquél que resulta de mayor interés para este trabajo, se encuentra la *ecología de individuos*, que se ocupa del estudio de las adaptacionesⁱ de un organismo para vivir en su ambiente (i.e., condiciones climáticas, recursos disponibles, probabilidad de ser depredado, etc.). En este sentido, la ecología de los individuos hace especial énfasis en el estudio de los mecanismos fisiológicos y conductuales implicados en la supervivencia y la reproducción. En un segundo nivel, se encuentra la *ecología de poblaciones* cuyo interés fundamental se centra en el análisis de la distribución y abundancia de los organismos y de las interacciones que determinan dicha distribución y abundancia (Begon, Townsend y Harper, 2006). En un último nivel, es posible estudiar las relaciones entre un organismo y su ambiente a nivel de comunidades (*ecología de comunidades*). Desde esta aproximación, el interés se establece en el estudio de la organización y composición de las comunidades, así como en el modo en el que distintas comunidades interactúan entre sí y con otros elementos del ambiente (Stiling, 1992).

Es en el primer nivel descrito en el que la conducta se destaca como una de las variables fundamentales que afecta la interacción entre los organismos y su ambiente. Es este aspecto de la ecología sobre el que recae el interés de la ecología conductual. La ecología conductual estudia las relaciones entre la conducta que los organismos exhiben y su ecología, es decir, describe la forma como los animales se comportan bajo condiciones ecológicas particulares (Klopfer y Podos, 1998). La ecología conductual pone especial énfasis en el estudio de la funcionalidad de la conducta en términos de cómo la conducta contribuye al éxito reproductivo. La conducta es concebida, desde este punto de vista, como

ⁱ Por adaptación, se entiende toda aquella característica de los individuos (morfológica, fisiológica o conductual) que aumenta su frecuencia en la población por el efecto directo que tiene sobre sus posibilidades de supervivencia, o sobre la probabilidad de descendencia.

una herramienta básica para los organismos que permite incrementar su *fitness*ⁱⁱ o eficacia biológica (Krebs y Davies, 1993).

Con el objetivo de abordar el estudio de las relaciones organismo-ambiente, se han utilizado básicamente tres diferentes estrategias: el análisis descriptivo, la experimentación en campo y los estudios de laboratorio. El método por excelencia de la ecología conductual ha sido el experimental, ya sea en ambientes controlados o en ambientes naturales. Además, ha incorporado de la economía el modelado matemático con el objetivo de realizar predicciones precisas sobre la conducta y contrastarlas empíricamente.

Las principales áreas de interés de la ecología conductual han sido: la conducta de búsqueda de alimento o forrajeo, la conducta sexual, el cuidado parental y la evitación de la predación. En estos temas, ha confluído el interés de ecólogos conductuales y psicólogos experimentales. El interés por estas conductas reside en el supuesto de que todas ellas se han visto sometidas a la selección natural. Específicamente, en el caso de la búsqueda de alimento, Charnov y Orians (1973) soportan este supuestos esgrimiendo los siguientes argumentos: (1) las estrategias de búsqueda de alimento tienen un efecto sobre la probabilidad de supervivencia durante el almacenamiento del alimento (cuando así ocurre), (2) influyen sobre la tasa de acumulación de reservas energéticas necesarias para la reproducción, (3) determinan la cantidad de tiempo que debe ser destinado a la búsqueda de alimento lo que a su vez afecta a la cantidad de tiempo disponible para otras actividades y (4) finalmente, toda estrategia de búsqueda de alimento tiene asociado un riesgo predatorio, de tal modo que cabría esperar que la selección natural hubiera probabilizado aquellas estrategias que minimizaran el riesgo predatorio.

Es posible afirmar que la relación entre la ecología conductual y la psicología experimental ha sido bidireccional. Por un lado, la ecología conductual se ha valido de algunos métodos de la psicología experimental como una herramienta para evaluar de forma precisa sus predicciones; por el otro, la psicología se ha visto atraída por la ecología

ⁱⁱ En la actualidad no hay consenso en relación a la definición de fitness (Hedrick y Murray, 1983; Endler, 1986). Una definición darwiniana conduce a considerar una única generación en la escala filogenética, aludiéndose al número medio de descendientes que produce una clase de organismos en un ambiente determinado. Se trata en este caso de una definición en términos absolutos. Una definición más aceptada es aquella que comprende al fitness en términos relativos y alude a la capacidad que tiene una clase de organismos con respecto al total de la población de perpetuarse las siguientes generaciones (fitness inclusivo). En este sentido, la noción de fitness alude esencialmente a un fenómeno ecológico, de interacción (Hull, 1981). El fitness es entendido como una consecuencia (Sober 1984).

conductual por ser una forma de aplicar los principios obtenidos en el laboratorio operante a un rango diferente de fenómenos y por ser una vía para evaluar e incorporar aspectos de la teoría del forrajeo óptimo. Teniendo esto en cuenta, es posible establecer las siguientes similitudes entre ambas disciplinas: el énfasis en el ambiente, el énfasis en el organismo completo (como un todo), su compromiso con la evaluación empírica y una preocupación por lograr una alta validez externa (Fantino, 1991).

Sin embargo, estas dos disciplinas que han convergido en objetos de estudio comunes se han aproximado de formas diferentes a los mismos fenómenos. Por un lado, las preguntas que pretende responder la ecología conductual son de tipo funcional, en el sentido que Niko Tinbergen (Krebs y Davies, 1993) sugiere, y muchas de sus afirmaciones reposan sobre el supuesto de que existen repertorios conductuales óptimos que permiten incrementar el *fitness* de los organismos, de modo que la conducta que exhibe un organismo, al ser un producto de la selección natural, es considerada la más adecuada para hacer frente a los problemas que el ambiente impone. Por otro lado, las preguntas que pretende responder la psicología son de tipo causal y de desarrollo, y más que determinar la estrategia óptima que debe emplear un animal en una situación determinada, pretende describir qué hace efectivamente el animal en la situación y determinar los procesos psicológicos implicados.

Otra razón por la cual los psicólogos se han interesado por los temas propios de la ecología conductual son los hallazgos que señalan que la forma en la que los distintos procesos psicológicos se instancian dependen en gran medida del sistema de conducta activo y, por tanto se ha volcado el interés sobre el estudio de dichos sistemas. Este es el caso del forrajeo, un área en la que los aportes de las dos disciplinas han permitido una mejor comprensión del fenómeno.

LA CONDUCTA DE FORRAJE O BÚSQUEDA DE ALIMENTO

El forrajeo o conducta de búsqueda de alimento comprende todas las actividades que los organismos realizan para proveerse de alimento, las cuales dependerán principalmente de la especie en cuestión y del medio circundante. Dichas actividades se han clasificado en grandes categorías para facilitar su análisis; de esta forma, se ha considerado que un episodio de forrajeo se compone de las siguientes etapas: búsqueda, encuentro, elección, manipulación y consumo (Stephens y Krebs, 1986), o más detalladamente: búsqueda,

identificación, elección, captura, manipulación, almacenamiento (para las especies en las que aplica) y consumo (Collier y Johnson, 2004).

Al hablar de *búsqueda*, se alude a todas las conductas que los animales exhiben antes de encontrar una presa, lo que en la mayoría de especies implica desplazarse y explorar el medio. Durante dicha búsqueda, el animal debe ser capaz de reconocer a sus potenciales presas una vez se topa con ellas. Cuando el animal encuentra el alimento, puede elegir aventurarse a su captura o proseguir en búsqueda de nuevas presas. En el primer caso, se da inicio a la etapa de *manipulación* de la presa, lo que incluyen actividades como acechar a la presa, perseguirla, cazarla o despellejarla, para el caso de un carnívoro por ejemplo. De este modo, el conjunto de conductas que se presentan entre el encuentro de la presa y su consumo corresponden a la etapa de manipulación. Por último, el animal procede a *consumir* la presa. A este respecto, algunos autores consideran al consumo uno de los elementos del forrajeo (Stephens y Krebs, 1986), mientras que otros lo consideran un elemento relativamente independiente de éste (Collier y Johnson, 2004). En todo caso, el consumo ha sido más ampliamente abordado por el área de la conducta alimentaria que por el área del forrajeo.

Se denomina *presa* a cada ítem discreto de alimento que puede consumir un animal. Cuando un forrajeador se dispone a buscar alimento, las presas no se encuentran distribuidas uniformemente a lo largo de todo su territorio; por el contrario, existen zonas del ambiente que están densamente pobladas de presas y otras en las que éstas escasean. A las áreas geográficas en las que es posible encontrar una colección de presas, separadas entre sí por áreas que no contienen presas, se les denomina *parches* (Shettleworth, 1988). Cada parche está definido en términos de sus propiedades. Un parche puede tener una alta o baja densidad de presas, exponer poco o mucho al forrajeador ante posibles predadores, agotarse más o menos rápido, contener un tipo particular de presa, entre otras. De esta forma, es posible considerar que los animales realizan búsquedas de presas al interior de zonas específicas (parches) y que transitan de un parche a otro dependiendo de sus características. Así mismo, es posible definir *ambiente*, como el conjunto de parches y de zonas de traslado en las que el animal explora en búsqueda de su alimento.

Es posible reestructurar nuestra clasificación de los elementos del forrajeo, considerando ahora que las presas están dispuestas en parches, de la siguiente forma: cuando

un animal sale de su morada y se dispone a buscar alimento, el lugar en el que se encuentra posee una cierta distribución de presas, así que el animal puede explorar dicha zona, eventualmente encontrar una presa, manipularla y consumirla pero también el animal puede, en un momento dado, abandonar dicha zona y desplazarse hacia otra. Así, un animal que se encuentra en una zona sin presas (un no parche, una zona de transición) se desplaza a lo largo de ella hasta encontrar un parche; una vez en él, el animal puede proseguir a explotarlo (buscar, manipular y consumir las presas que contiene) o abandonarlo y transitar a un nuevo parche. Teniendo en cuenta en cuál de estos dos elementos – presa o parche – se hace énfasis, es posible definir dos modos de abordaje del estudio de la búsqueda de alimento. Un punto central en el análisis del forrajeo es la *elección*, bien sea de parche o de presa.

Como se ha sugerido anteriormente, cuando un animal se encuentra buscando presas al interior de un parche, no todas las presas presentan las mismas características, algunas presas de gran tamaño pueden requerir grandes esfuerzos para su captura e incluso pueden implicar riesgos de daño para el forrajeador sin embargo, presas pequeñas y fáciles de manipular pueden ser insuficientes para suplir los requerimientos energéticos del animal. Debido a que involucrarse en la captura de cada presa implica un gasto de tiempo y de energía importante, el forrajeador no puede consumir cada presa que encuentre, sino que por el contrario debe ser selectivo e invertir dicho tiempo y energía de la forma que resulte más rentable. En otras palabras, el forrajeador debe gastar la menor cantidad de recursos posibles para obtener la mayor cantidad de energía del medio.

En el interior de un parche el problema al que hace frente el animal es diferente mientras que, en una situación de presa lo que el forrajeador puede controlar es si ataca o no a una presa encontrada, en una situación de parche lo que está bajo el control del animal es cuánto tiempo permanecer en un parche determinado y, en este sentido, en qué momento abandonarlo y transitar hacia otro. Persistir demasiado tiempo en un parche que, por ejemplo, ya ha sido explotado por competidores y tiene una baja densidad de presas puede implicar reducir la cantidad de alimento que obtiene. Así que, para fines de optimización, el forrajeador debe distribuir su tiempo entre los parches disponibles de modo que pueda obtener la mayor cantidad de comida posible. De esta forma, una vez un animal se encuentra en un parche se enfrenta al dilema de permanecer o abandonar y, una vez que decida

abandonar y se encuentre en una zona de tránsito, puede encontrar un nuevo parche y elegir ingresar en él o seguir buscando hasta encontrar otro.

MODELOS PARA EL ESTUDIO DEL FORRAJEO

Para dar cuenta de la conducta de forrajeo, la teoría más ampliamente aceptada y contrastada es la teoría del forrajeo óptimo (TFO). La teoría del forrajeo óptimo parte de los principios de optimización postulados por la ecología conductual y los aplica a situaciones de búsqueda de alimento. Los principales supuestos de dicha teoría son que la contribución de un individuo a las siguientes generaciones (su fitness) depende en alguna medida de su conducta mientras forrajea y que existen algunos componentes heredados de dicha conducta. Además, esta teoría retoma elementos de la teoría económica y diferencia entre los beneficios obtenidos en una situación de forrajeo y los costos en los que se incurre para obtener dichos beneficios, de modo que los animales son óptimos en la medida en que maximizan la tasa promedio de energía ingerida a largo plazo, es decir, cuando gastan la menor cantidad de energía o tiempo posible para obtener la mayor cantidad de ganancia (Pyke, 1984). Parte del éxito de la TFO se debe a que proporciona un marco teórico que permite formular hipótesis precisas susceptibles de contrastación.

En el marco de la teoría del forrajeo óptimo y a partir de la distinción entre presas y parches, han surgido tres tipos de modelos orientados a dar cuenta de la conducta de forrajeo: los modelos de parche, los modelos de presa y los modelos de presa-parche.

MODELOS DE PRESA

Se centran en el análisis de la elección de presa, esto es, la probabilidad de que un forrajeador ataque un tipo de presa, una vez encontrada. Estos modelos suponen que:

1. La búsqueda y la manipulación de las presas son actividades mutuamente excluyentes.
2. Las presas son encontradas de forma secuencial y aleatoria.
3. La tasa de encuentro, la energía neta y el tiempo de manipulación de una presa son fijos y no dependen de la elección del forrajeador.
4. Una presa que es encontrada pero no atacada no genera costos ni beneficios.

5. El animal tiene completa información sobre la situación de forrajeo, es decir que el animal conoce todos los parámetros del ambiente, como los costos de búsqueda, las tasas de encuentro de presas, la forma de las funciones de ganancia, etc. (Stephens y Krebs, 1986).

Las principales implicaciones de los modelos de presas son:

1. Dadas las características de un tipo particular de presa (la energía que ofrece y los costos de búsqueda y manipulación que implica), ésta es siempre aceptada o siempre rechazada. A esto se ha denominado como regla de cero-uno.

2. Los tipos de presas disponibles son ordenadas en una escala, de acuerdo a su tasa de energía por ataque sobre el tiempo de manipulación por ataque. Esta tasa se llama rentabilidad. De este modo, es posible establecer una escala de rentabilidad de presas. Los tipos de presa son incluidos en la dieta de acuerdo con la siguiente inecuación:

$$\frac{\sum_{i=1}^j \lambda_i e_i}{1 + \sum_{i=1}^j \lambda_i h_i} > \frac{e_{j+1}}{h_{j+1}}$$

Donde h_i representa el tiempo de manipulación gastado con un tipo de presa i , e_i es la energía neta que ofrece un ítem del tipo i , y λ_i es la tasa de encuentro de dicho ítem. Una presa i debe ser incluida en la dieta si dicha inecuación se satisface. Una comparación entre pares de ítems permitiría entonces, ordenar las presas en un rango de rentabilidad.

3. Independencia de inclusión de la tasa de encuentro: la inclusión de un tipo de presa en la dieta depende sólo de su rentabilidad y de las características de las presas de mayor rango, y no de su propia tasa de encuentro (Stephens y Krebs, 1986).

MODELOS DE PARCHE

Los modelos de parche se centran en el análisis de la elección de parche. Tradicionalmente se ha considerado que la elección de parche se refiere al tiempo de permanencia en el mismo y, por lo tanto, lo que se analiza es el momento en el que el animal lo abandona.

Los supuestos básicos de los modelos de parche son los siguientes:

1. El traslado entre parches y la búsqueda al interior de estos son actividades mutuamente excluyentes.

2. Los parches son encontrados de forma secuencial y aleatoria, y la probabilidad de que un parche de tipo i sea encontrado es independiente de los demás parches.

3. La energía ganada en un parche depende del tiempo gastado en él, de acuerdo con la función de ganancia que describe dicho parche.

4. El animal tiene completa información sobre la situación de forrajeo.

5. El animal puede abandonar un parche en cualquier momento.

En ambos casos (tanto en los modelos de parche, como en los de presa) la “moneda” es la maximización de la tasa promedio de energía ingerida a largo plazo.

Una de las diferencias centrales entre los modelos de presa y de parche descritos es que, en la situación de parche, la energía ganada está en función del tiempo gastado en él, de forma que, una duración cero conlleva a ganancia cero, las ganancias incrementan a medida que el animal busca alimento y después de cierto momento caen como consecuencia del agotamiento de comida en el parche. Por el contrario, en los modelos de presa la energía ganada y el tiempo de manipulación son independientes de la conducta del animal. Otra diferencia entre la elección de presa y de parche es el momento en el que ésta ocurre: mientras que en los modelos de presa la elección ocurre antes de tener acceso a ella, en los modelos de parche el animal elige una vez está en el interior del parche (Stephens y Krebs, 1986).

El modelo de parche más popular y que ha sido objeto de mayor contrastación es el Teorema del Valor Marginal (TVM) propuesto por Charnov (1976). El TVM asume que el ambiente está conformado por parches de distintos tipos que pueden ser descritos por una función de ganancia cuya principal característica es que es negativamente acelerada como se muestra en la Figura 1. La idea esencial de dicho teorema es que, dado que la tasa de captura en un parche decrece con el tiempo que el animal gasta buscando alimento allí, el animal debe abandonarlo cuando dicha tasa de captura caiga por debajo de un nivel crítico (Krebs, Ryan y Charnov, 1974). Dicho nivel crítico es el que se pretende obtener a partir del teorema. Entonces, se plantea que para que un forrajeador maximice la tasa de energía ingerida a largo plazo deberá elegir el tiempo de residencia en cada tipo de parche cuya tasa marginal de ganancia en el momento de abandonar sea igual a tasa de energía promedio

ingerida a largo plazo en el ambiente (Stephens y Krebs, 1986)(ver Figura 2). Los supuestos básicos de éste modelo son los mismos que los descritos anteriormente.

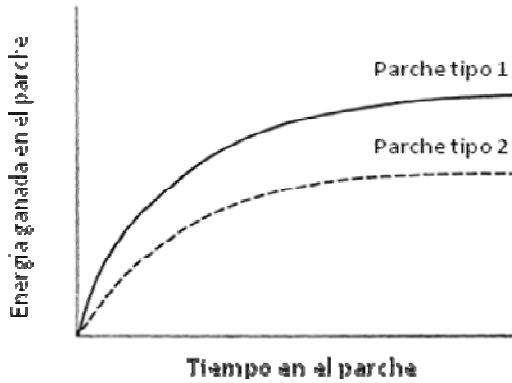


Figura 1. Función de ganancia que describe la energía ingerida por el tiempo gastado en un parche de cada tipo. Se asume que la función es negativamente acelerada y tiende a una asíntota. Adaptada de Charnov, (1976).

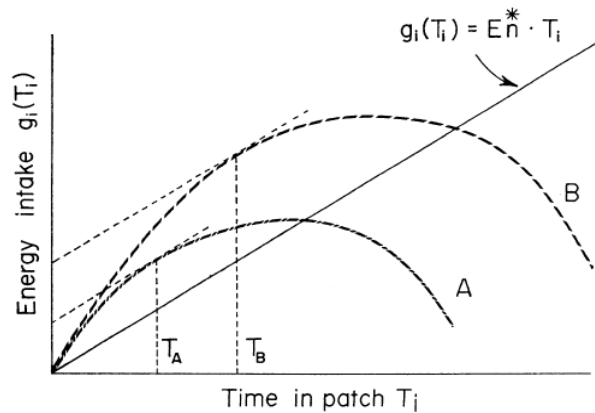


Figura 2. Uso óptimo de un hábitat con dos parches (A y B). La función $g_i(T_i)$ describe el promedio del hábitat. El tiempo óptimo de permanencia en cada parche (T_A y T_B) se encuentra construyendo la tangente de cada curva que es paralela a $g_i(T_i)$. Tomado de Charnov (1976).

Las principales predicciones a partir del Teorema del Valor Marginal son:

1. El animal debería gastar más tiempo y esfuerzo, y capturar más presas en parches ricos que en parches pobres (Hanson y Green, 1989).

2. Si el hábitat llega a empobrecerse (si la tasa de energía promedio ingerida a largo plazo en el ambiente decrece), el forrajeador deberá permanecer más tiempo en los parches que lo componen para maximizar la tasa de energía ingerida a largo plazo; del mismo modo, deberá permanecer menos tiempo en cada parche si el hábitat enriquece (Stephens y Krebs, 1986; Hanson y Green, 1989).

3. En un ambiente compuesto por parches de un solo tipo, el tiempo óptimo de permanencia puede obtenerse calculado la tangente de la curva con origen en el tiempo de traslado entre parches, como se ilustra en la Figura 3. De este mismo modo, pueden calcularse los tiempos óptimos en dicho parche cuando cambia el tiempo de traslado.

4. El animal debería tener un GUT (giving-up time) constante para todos los tipos de parches de un hábitat. El GUT se define como el intervalo entre la última captura y el momento de abandono (Krebs, Ryan y Charnov, 1974). Se profundizará acerca del análisis de GUT más adelante.

5. El GUT debería ser menor en hábitats ricos que en pobres (más precisamente, la razón de GUTs en dos hábitats debería ser igual a la media de la tasa de capturas para los dos ambientes) (Krebs, Ryan y Charnov, 1974).

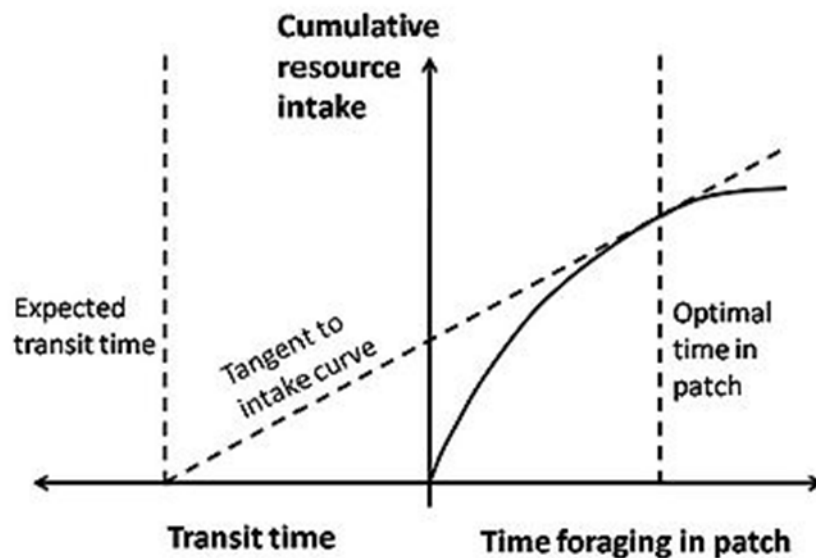


Figura 3. Tiempo de permanencia óptimo en un ambiente con parches de un sólo tipo.

MODELOS PRESA-PARCHE

Han existido intentos por integrar los modelos de presa y los de parche, tratando a las presas como parches (Burger, Hamilton y Walker, 2005), o a los parches como presa (Hanson y Green, 1989). Consideraremos aquí los modelos en los que los parches encontrados son tratados como presas, de modo que además de analizar el tiempo de permanencia en cada uno, se considera que cuando los animales encuentran un parche puede elegir entre entrar en él o no (Stephens y Krebs, 1986). Estos modelos consideran dos tipos de elección en una situación de parche: la primera, cuando un animal está trasladándose entre parches (a lo largo de una zona de no parche), y la segunda, una vez el animal ha ingresado en un parche determinado. En la primera, la elección consiste en entrar o no en un parche encontrado, y en la segunda, cuándo abandonar el parche en el que ya se encuentra, en cómo explotarlo.

ESTUDIO EXPERIMENTAL DEL FORRAJEJO

Como se mencionó anteriormente, la ecología conductual ha hecho uso de distintos tipos de procedimientos para el abordaje de su objeto de estudio, desde el trabajo de campo hasta el trabajo de laboratorio. Estos trabajos difieren en su grado de control y por lo tanto en la confiabilidad de sus resultados y en el tipo de elección de su interés. En esta sección, presentaré algunos procedimientos utilizados en el área de forrajeo y sus principales hallazgos a luz de los modelos presentados.

Debido a que el objetivo central de este trabajo es el análisis de la elección de parche, sólo se presentará un experimento para ejemplificar el estudio experimental de la elección de presa. El experimento presentado es una de las primeras simulaciones de forrajeo usando la metodología operante y su relevancia radica en que su procedimiento ha sido empleado y modificado por otros investigadores. Lea (1979) estudió el efecto de la tasa de encuentro de dos presas sobre su elección, manipulando el costo de búsqueda y la probabilidad de encuentro de la presa más rentable. Con dicho objetivo, simuló una situación de elección de presa en pichones de la siguiente forma: al iniciar un ensayo (un episodio de forrajeo), se ilumina una tecla blanca que el animal debe picotear de acuerdo a un programa de intervalo

fijo (IF), lo que simulaba la fase de búsqueda; una vez cumplido el requisito de respuesta, se encendía otra tecla de color rojo (con una probabilidad p) o verde (con una probabilidad $1-p$). La coloración verde o roja de la tecla identificaba dos tipos de presas. Una vez que una de ellas aparecía, el animal podía picar sobre la tecla e iniciar un nuevo programa IF, lo que representaba la fase de manipulación, o picar tres veces sobre la tecla blanca y regresar a la fase de búsqueda. Si el animal aceptaba la presa (picando a la tecla de color) y completaba el requisito del IF, obtenía acceso al alimento (ver Figura 4).

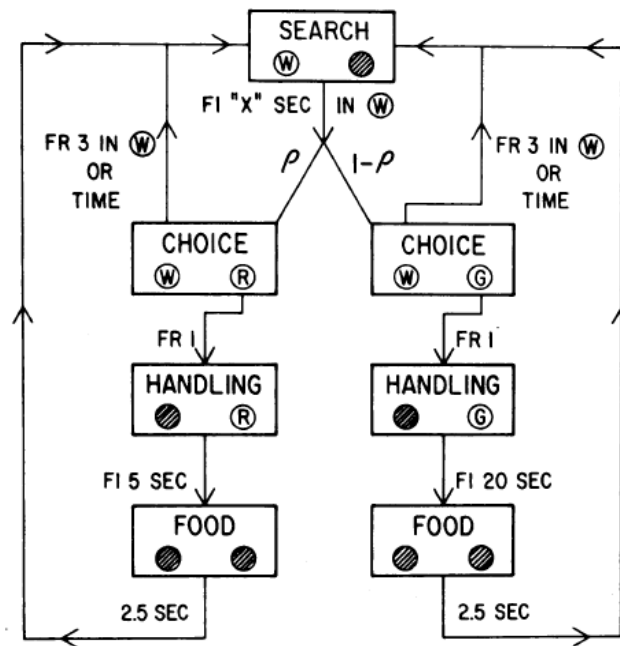


Figura 4. Esquema del procedimiento empleado por Lea (1979) para el estudio de la elección de presa.

Los resultados obtenidos por Lea (1979) se ajustan cualitativamente a las predicciones del modelo de presa, ya que los animales eligieron más frecuentemente la presa más rentable. Sin embargo, los animales también eligieron, aunque en menor proporción, la presa menos rentable, dependiendo de las condiciones del experimento, contrario a lo que se espera a la luz de la regla cero-uno que se deriva del modelo de presa.

El procedimiento de Lea (1979) es una buena simulación de una situación de elección de presa ya que la decisión que debe tomar el animal es aceptar o no la presa encontrada, y los eventos de forrajeo ocurren en el orden que se supone se presentarían en una situación natural (búsqueda, encuentro, elección, manipulación y consumo). Además, se

cumplen los supuestos de los modelos de presa, ya que 1) las fases de búsqueda y manipulación son independientes permitiendo que las actividades implicadas en cada una sean mutuamente excluyentes, 2) las presas son encontradas de forma secuencial y aleatoria, 3) la tasa de encuentro, la energía neta y el tiempo de manipulación de cada presa son fijos, y 4) el animal es expuesto repetidamente al arreglo de forma que pueda asumirse que tiene completa información sobre la situación de forrajeo. Dadas estas características y el rango de opciones que da el uso de programas de reforzamiento, el procedimiento propuesto por Lea (1979) permite simular de distintas formas el costo de búsqueda de una presa (que puede variarse tanto con el tiempo de búsqueda como con la probabilidad de aparición de la presa), el tiempo de manipulación de la presa y el acceso a la comida, y sus efectos sobre la elección de cada presa. Por esta razón, ha sido de gran importancia en el área, ya que ha sido el esquema básico que han utilizado otros investigadores y que han acoplado a sus necesidades.

ESTUDIO DE LA ELECCIÓN DE PARCHE

El Teorema de Valor Marginal (TVM) ha sido el marco de referencia más importante en el estudio de la elección de parche, de modo que a continuación presentaré algunos estudios que exploran la elección de parche y se analizarán a la luz del dicho modelo. El TVM predice que un animal debe permanecer en un parche hasta que la tasa de energía promedio obtenida en él sea equivalente a la tasa promedio de energía del ambiente. Por lo tanto, los factores que determinan la permanencia de un animal en un parche son la función de ganancia del parche actual, la función de ganancia de los demás parches y los costos de traslado entre parches.

Respecto a la función de ganancia de los parches, el modelo sugiere que un parche más rico, que entrega más presas en menos tiempo, deberá ser explotado más exhaustivamente que un parche pobre, es decir, que los animales permanecerán más tiempo y extraerán más presas en él. En cuanto al costo de traslado entre parches, el teorema predice que un mismo parche será explotado de manera más exhaustiva si el costo de traslado es incrementado, de modo que, en ambiente en los que los parches son encontrados frecuentemente, los animales permanecerán menos tiempo en cada parche, que en ambientes en los que parches son escasos y, por tanto, los costos de traslado son mayores. Este efecto

de sobre-explotación de los parches cuando los costos de traslado aumentan también puede esperarse cuando la tasa de energía ofrecida por todos los parches del ambiente disminuye. De este modo, es posible afirmar que el empobrecimiento de un ambiente, bien sea por la disminución de la tasa de energía de los parches y/o por el incremento de los costos de traslado, debe aumentar la explotación de todos los parche.

Varios estudios han tratado de contrastar los efectos de manipular la riqueza del parche. Uno de los estudios pioneros con este objetivo fue el realizado por Krebs, Ryan y Charnov (1974). En este estudio, realizado con herrerillos, se simularon dos ambientes compuestos por parches ricos, medios y pobres. En uno de los ambientes los parches ofrecían 6, 3 y 1 presa respectivamente; en el otro, contenían 3, 6 y 12. Además de analizar el tiempo de permanencia en cada parche, los autores proponen el uso del giving-up-time. Ya que el postulado general del TVM predice que un animal abandonará un parche cuando la tasa de ganancia en él sea igual a la tasa de ganancia del ambiente, la tasa de ganancia en el momento de abandono de todos los parches debe ser igual. Si todas las presas son del mismo tamaño y su tiempo de manipulación es pequeño, entonces la tasa de ganancia de un parche es igual al recíproco del intervalo inter-capturas. Por lo tanto, se predice que el giving-up-time (GUT), es decir, el tiempo transcurrido desde la última presa capturada y el momento de abandono del parche, será igual para todos los parches al interior de un hábitat, y será mayor en ambientes pobres que en ambientes ricos. Los resultados del experimento respaldaron las predicciones. En efecto, los animales permanecieron más tiempo en los parches ricos que en los pobres, y dichos tiempos de permanencia fueron mayores en el ambiente pobre que en el rico. Además pudieron corroborar las dos predicciones respecto al GUT: éste fue igual entre parches de un mismo ambiente y fue mayor en el ambiente pobre.

La mayoría de los estudios que han explorado el efecto de empobrecer-enriquecer el ambiente sobre la explotación de parche ha optado por manipular los costos de traslado, ya que éstos afectan en la misma medida a todos los parches, sin necesidad de manipular sus parámetros iniciales, haciendo más comparables entre sí la ejecución en cada ambiente. Por ejemplo, Mellgren, Misasi y Brown (1984) realizaron un experimento en el laboratorio simulando un ambiente natural. Por lo general, este tipo de aproximación pretende aumentar el grado de control de los estudios, conservando elementos a favor de la validez ecológica de los mismos. En este estudio, se evaluaron los efectos de la densidad de presas y los

requerimientos de traslado sobre la elección de parche en ratas, a la luz de la teoría del forrajeo óptimo. Con este fin, se diseñaron plataformas elevadas, arriba de las cuales se encontraba el alimento y conformaban un parche. Las plataformas, con forma de caja, contenían arena en la que se escondían las presas de cada parche. Se manipuló la densidad de presas con el número de trozos de comida introducidos en cada caja, y los requerimientos de traslado variando la altura a la que se encontraban los parches. En este estudio, se registró el orden de visitas a los parches, el tiempo de permanencia en ellos, el tiempo de traslado entre parches y el número de piezas de comida consumidos por parche.

Mellgren, Misasi y Brown (1984) analizan el giving-up-density (GUD), es decir la densidad de presas en el momento del abandono, en lugar del GUT. Las predicciones respecto a este indicador son las mismas que para el GUT: éste permanece constante al interior de los parches pero, ya que se predice que los animales explotan más cada parche en un ambiente pobre, éste debería disminuir en un ambiente pobre. Los resultados de este experimento en general se ajustan a las predicciones mencionadas; sin embargo, se encuentra que los animales tienden a sobre-utilizar los parches pobres y a sub-utilizar los ricos.

Estas predicciones del teorema también han sido testadas en situaciones de campo, en las cuales se ha encontrado evidencia tanto a favor como en contra del TVM. Por ejemplo, Alonso, Alonso, Bautista y Muñoz-Pulido (1995) estudiaron a un grupo de grullas con telescopios forrajeando en una zona en la que se encontraban varias granjas y en las que había cultivos de cereal, maíz y girasol. Se registraron distintas características de la explotación de los parches como el momento de arribo a cada uno, el tiempo gastado volando desde el parche anterior, tiempo de residencia y tasa de ingesta de comida, así como variables relacionadas con la búsqueda de alimento en grupo como el tamaño de la bandada en los parches. Los investigadores encontraron que las grullas permanecieron más tiempo en los parches ricos que en los parches pobres, como predice la TFO. Sin embargo, los efectos del cambio en la riqueza del ambiente sólo se vieron en los parches pobres: cuando la calidad del ambiente disminuyó los animales incrementaron el tiempo de permanencia sólo en parche pobres y cuando ésta aumentó ignoraron más parches pobres. En general, estos datos apoyan las predicciones del TVM, aunque, igual que en el caso anterior, existen algunos datos que no pueden explicarse a la luz de ese modelo; sin embargo, esto podría

deberse a una sobre-abundancia de los parches y los datos podrían entonces reflejar un efecto techo en dichos parches.

Amano, Ushiyama Fujita y Higuchi (2006), en un estudio con gansos, también obtuvieron evidencia parcial en campo a favor del TVM. En este estudio se observó a un grupo de Ánsares Caretos (*Anser albifrons*) forrajeando en un campo de arroz en Japón, en los que es difícil para los animales tener información acerca de la calidad de los parches antes de ingresar a ellos, y se analizó la permanencia de en los parches, la frecuencia de las visitas y los GUDs. Los animales explotaron más los parches más rentables, aunque no los visitaron más que a los parche pobres. Además encontraron GUDs constantes al interior de cada ambiente, pero diferentes en distintos ambientes en el sentido en el que el TVM lo predice.

En el laboratorio, Hanson y Green (1989) exploraron el efecto de la manipulación de los costos de traslado en palomas sobre la elección y explotación de parche. Esta preparación es una simulación operante de forrajeo mixta, ya que considera tanto la elección en el momento en el que se presenta el parche (entrar o no), como la elección en el interior del mismo (momento de abandono). Este procedimiento es una adaptación y extensión de la preparación de Lea (1979) a la situación de parche. En este caso, los autores hablan de elección de parche cuando se refieren a la elección de ingresar o no al parche, similar a lo que sucedería con una presa, y con explotación se refieren al tiempo de permanencia en el parche y a las presas encontradas. En este experimento, al igual que los de Lea, los ensayos se conforman de distintas fases que simulan distintos momentos del forrajeo. Se utilizó una caja operante con dos teclas, una blanca y una de color, y un dispensador de comida. La primera etapa del ensayo, en la que la luz blanca es iluminada y está vigente un programa de razón variable (RV), cumple el papel de la fase de traslado y representa el momento en el cual el animal se encuentra en una zona de tránsito en la cual no hay comida disponible. Explorando esta zona (una vez que se cumple el requisito de respuesta), el animal encuentra uno de dos parches con una probabilidad p . El animal, igual que en el caso anterior, puede aceptarlo dando un picotazo sobre la tecla de color o rechazarlo picando a la tecla blanca, lo que reinicia el ensayo. Si el animal acepta el parche comienza una fase de búsqueda al interior del parche, que consiste en un programa de RV cuyo valor aumenta progresivamente, lo que simula una disminución en la densidad de presas del parche, a lo

que se denomina agotamiento. Finalmente, el cumplimiento de la razón correspondiente tiene como resultado la entrega de comida. En este procedimiento el animal puede abandonar el parche durante la fase de búsqueda cuando lo desee picoteando sobre la tecla blanca.

Hanson y Green manipularon los tiempos de traslado, variando el valor de la razón variable en la fase traslado y también la probabilidad de encuentro del parche rico. Se utilizaron distintos costos de traslado, en un rango desde RV4 hasta RV120, y las probabilidades de encuentro del parche rico variaron de 0.1 a 0.9. Las razones progresivas utilizadas en los parches fueron RP2 y RP20, ambas con un incremento del 50% en cada ensayo.

Una primera predicción del modelo de presa respecto a esta situación es que los animales deberían explotar el parche rico en cada oportunidad que tuviesen; esta predicción fue corroborada por los resultados, ya que los animales aceptaron entre el 90 y el 100% de las veces el parche rico. Otra predicción del modelo es que, a medida que la calidad del hábitat disminuye (en este caso, a medida que se incrementan los valores de la razón variable en la fase de traslado o disminuye la probabilidad de encuentro del parche rico), el animal es menos selectivo y pasa de nunca elegir el parche pobre a elegirlo cada vez que lo encuentre. En este experimento, la probabilidad de aceptación del parche pobre sí estuvo en función de la calidad del hábitat, como predice el modelo; sin embargo, el cambio en las preferencias no sucedió en un solo paso como se espera a partir de la regla de uno-o-cero, sino que ocurrió de manera gradual. Respecto a la conducta de los animales al interior del parche, el TVM predeciría que ante el decremento de la calidad del hábitat los animales explotarían más exhaustivamente cada parche, es decir, que permanecerían más tiempo y sacarían más presas de cada uno. Los resultados se ajustaron a esta predicción, aunque al igual que en los estudios descritos anteriormente, los animales tendieron a sobre-explotar cada uno de los parches. En cuanto al GUT, éste tendió a ser similar entre parches como predice el TVM, pero no varió de acuerdo a la calidad del hábitat como se esperaría a partir del modelo.

El procedimiento propuesto por Hanson y Green (1989) además de simular varios aspectos de una situación de forrajeo natural (la búsqueda inter-parches, la búsqueda al interior del parche y el consumo) satisface los siguientes supuestos de la teoría del forrajeo:

1) la búsqueda intra e inter parches son actividades mutuamente excluyentes, 2) el encuentro de los parches es secuencial y aleatorio, 3) los tipos de parches disponibles se pueden discriminar y reconocer de forma clara e instantánea, 4) la curva de ganancia asociada con cada tipo de parche es negativamente acelerada, lo que se traduce en que la comida disponible en los parches se agota, 5) los parches son valorados (avaluados) diferencialmente de acuerdo a la tasa de energía ganada, y 6) el forrajeador tiene información precisa acerca de todos los parámetros ambientales (Hanson y Green, 1989).

A pesar de que todos estos supuestos se contemplan en los modelos de parche, la diferencia esencial de esta propuesta es que el análisis de los resultados se divide en dos: antes de estar en el parche (el ingreso o no ingreso) y después de entrar en el parche, utilizando para su interpretación los modelos de presa en el primer caso, y los modelos de parche en el segundo, aunque centrándose de hecho en el segundo. Este tipo de procedimiento permite analizar distintos momentos del forrajeo y el análisis de sus resultados dependerá entonces del énfasis que se ponga en una de los dos momentos de elección presentes en la situación.

Otro estudio sobre elección de parche en el laboratorio que evalúa el efecto del costo de traslado sobre la explotación de parche es el realizado por Cuthill, Kacelnik, Krebs, Haccou y Iwasa (1990). En este estudio, se utilizó el siguiente instrumento: al extremo de una zona de 1.40m de largo, se dispusieron dos perchas y, en una zona anexa más pequeña, otra percha y un dispensador de comida. En este caso, los sujetos (estorninos) debían volar de una percha a la otra en el compartimiento largo un determinado número de veces, para cumplir el requerimiento de traslado entre parches. Los requerimientos de traslado implementados fueron 5 o 60 vuelos, programados aleatoriamente. Una vez cumplido, se señalaba mediante una luz sobre la percha del compartimiento pequeño que ésta se encontraba disponible, lo que representaba el ingreso al parche. Una vez allí, el animal debía saltar sobre esta percha cierto número de veces lo que representaba el tiempo de búsqueda al interior del parche, después del cual se entregaba comida. Se utilizó un programa de razón progresiva al interior del parche. El animal podía permanecer en el parche y seguir buscando comida el tiempo que deseara, o abandonarlo saltando a una de las otras perchas. Este procedimiento es interesante ya que en este caso sólo hay un parche disponible y el animal no puede elegir entrar o no al parche, sólo cuándo abandonarlo. La predicción del TVM en

este caso es que los animales explotarán siempre los parches de forma similar, independientemente de los costos de traslado, ya que lo importante es el promedio de los costos de traslado. Los resultados de este estudio no corroboraron dicha predicción, ya que los animales fueron sensibles a la información más reciente y permanecieron más tiempo en el parche después de un traslado largo que después de uno corto. Sin embargo, si se analiza la situación de manera local, los resultados apoyarían la predicción del TVM.

Como puede verse, tanto en ambientes naturales, naturales simulados, como en el laboratorio, la calidad del ambiente ha sido la variable más explorada en el área. Otras variables que han sido analizadas en el área de la elección de parche son la inmediatez o “recencia” de la información, el tipo de agotamiento que sufre el parche y el riesgo predatorio. Sin embargo, dado que el TVM no hace predicciones directas sobre el efecto de estas variables, éstas han sido analizadas bajo un marco más general de TFO o a la luz de otros modelos.

Por ejemplo, Kamil, Yoerg y Clements (1988) estudiaron el efecto del número de presas disponibles antes del agotamiento en un parche con “muerte súbita”, es decir, que se agota en un solo paso. Dichos autores diseñaron un procedimiento para estudiar los efectos del agotamiento del parche sobre su elección, usando arrendajos azules. En éste, se presentaba a los sujetos dos teclas rectangulares que representaban los parches disponibles y debajo de cada una de ellas se dispuso una tecla circular con una línea horizontal o una vertical. Al inicio del ensayo, las teclas circulares se encendían y el animal elegía un parche u otro picoteando sobre alguna de ellas. El picoteo de una tecla apagaba la otra e iniciaba un intervalo (que simuló el tiempo de traslado), después del cual la primera respuesta daba lugar a la fase de búsqueda al interior del parche elegido. Durante la fase de búsqueda, la tecla circular cambiaba a amarillo y se proyectaba una lámina sobre la tecla rectangular, que podía o no contener la imagen de una polilla; en este punto, el animal podía picotear la tecla amarilla y terminar el ensayo, o picar sobre la tecla rectangular, lo que apagaba la tecla amarilla e iniciaba la fase de manipulación. La fase de manipulación consistía en un IF con dos posibles resultados: la entrega de comida si la lámina presentada contenía la imagen de una polilla, o la terminación del ensayo en caso contrario. De este modo, este procedimiento simula una situación de forrajeo teniendo en cuenta la siguiente secuencia: encuentro de parches, elección de parche, tiempo de traslado (que cambiaba si el parche elegido era igual

o diferente del ensayo anterior, siendo superior en el último caso), fase de búsqueda al interior del parche, tiempo de manipulación y consumo (ver esquema de la Figura 5).

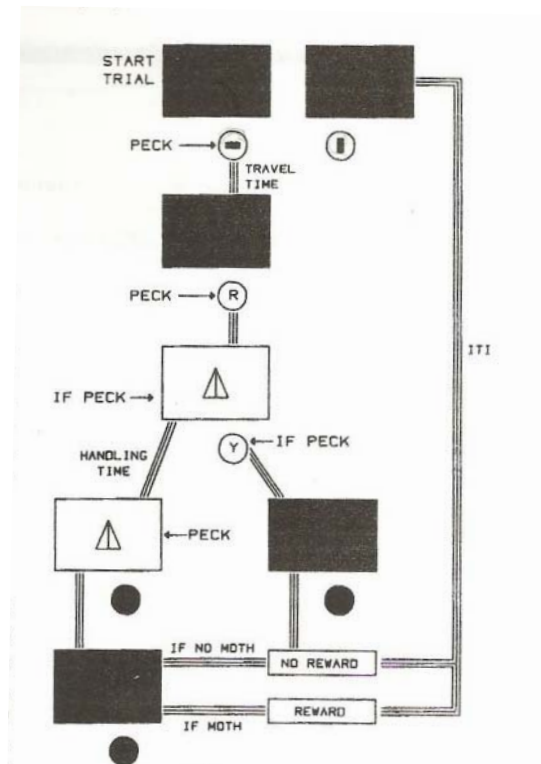


Figura 5. Esquema del procedimiento empleado por Kamil, Yoerg y Clements (1988).

El procedimiento de Kamil, Yoerg y Clements (1985) se ajusta a una situación de elección de parche ya que la decisión importante que debe tomar el animal no es aceptar o no la presa encontrada, sino permanecer o no en un parche, una vez ya se está en él. Al igual que en el procedimiento anteriormente descrito, los eventos de forrajeo ocurren en el orden que se supone se presentarían en una situación natural, en este caso trasladarse entre parches, buscar al interior de ellos, encontrar alimento, manipular, consumir y de nuevo un traslado que será mayor si se cambia de parche que si se permanece en el actual. También se pretende satisfacer los supuestos de los modelos de parche, haciendo que 1) la transición entre parches y explotación de los mismos, sean mutuamente excluyentes, 2) las parches son encontradas de forma secuencial y aleatoria, 3) la tasa de encuentro, la energía neta y el tiempo gastado en un parche dependen del animal, y la función de ganancia decrece con el tiempo (el parche sufre agotamiento de acuerdo con su explotación, y 4) el animal es

expuesto repetidamente al arreglo de forma que pueda asumirse que tiene completa información sobre la situación de forrajeo.

En este experimento, dado que el número máximo de presas que los animales pueden conseguir en un parche estuvo predefinido y el agotamiento fue súbito, no tiene sentido aplicar el TVM. Los autores proponen dos hipótesis para analizar sus resultados: *hunting-by-expectation*, y la regla de *run-of-bad-luck*. La hipótesis de *hunting-by-expectation* fue propuesta inicialmente por Gibs (1962, citado por Krebs, Ryan y Charnov, 1974) y sugiere que los animales se forman una expectativa acerca del número de presas en cada parche del ambiente y siguen una regla de abandono que consiste en abandonar después de un número fijo de presas. La regla de *run-of-bad-luck* propone que los animales cambian de parche después de una serie de ensayos en los que no obtienen presas. Los resultados obtenidos por la regla del número fijo de presas y la de *run-of-bad-luck* hacen parte de lo que los ecólogos han llamado *rules-of-thumb*, o reglas de primera mano, que son reglas simples de ejecución mediante las cuales los animales pueden ajustarse de forma cercana a lo óptimo en diversas situaciones de forrajeo. Kamil, Yoerg y Clements (1985) mostraron que los animales se ajustaron al número de presas disponibles y abandonaron el parche después de que éste se agotó, lo cual sugiere a los autores que los animales usaron las dos reglas propuestas para elegir el momento de abandono.

Otra de las variables comúnmente estudiadas es el riesgo predatorio. Aunque éste no es un factor contemplado por el TVM, es claro que cuando los animales se enfrentan a la búsqueda de alimento, no sólo deben ser óptimos para obtener energía, sino que además deben ser capaces de evitar a los predadores. Por esta razón, se ha propuesto que los animales requieren equilibrar o hacer un intercambio (*trade-off*) entre las estrategias para la búsqueda de alimento y las estrategias para evitar predadores (Brown, 1999) para obtener la mayor energía posible y mantenerse a salvo. Arcis y Desor (2003), en un experimento realizado con ratas, utilizaron una sala en la que diseñaron dos parches: uno en el que se encontraban cubos de madera con poca distancia entre ellos y otro en el que la distancia entre los cubos era mayor. En este caso, los parches se definieron de acuerdo a las características topológicas del lugar y de su densidad de presas. Se analizó el efecto de distintos valores de densidad de alimento y de la configuración de los parches, considerando que la zona en la que la distancia entre los cubos era menor tenía asociada un mayor riesgo

predatorio (riesgo predatorio indirecto), ya que para los roedores una zona más cubierta es una zona más segura para forrajear. La principal variable dependiente fue el tiempo de permanencia en cada parche. Cuando la densidad en los parches fue la misma y sólo varió la configuración de los parches, los animales gastaron más tiempo en el parche más cubierto (de menor riesgo). Cuando lo que se manipuló fue la densidad de los parches y la configuración de ambos fue idéntica, los animales gastaron más tiempo y recorrieron mayores distancias en el parche más rico que en el pobre, pero no hubo diferencias respecto al número de presas extraídas en cada uno. Por último, cuando las dos variables fueron cruzadas, los animales prefirieron el parche pobre pero seguro sobre el parche rico y riesgoso.

Winterrowd y Devenport (2004) también analizaron el efecto de la configuración de los parches, asociada con riesgo predatorio, sobre la elección de parche, pero a diferencia del estudio de Arcis y Desor (2003) los sujetos fueron ardillas y el experimento fue llevado a cabo en su ambiente natural. Además, se analizó el efecto de la recencia de la información presentada. Para ello, instalaron, a manera de parches, dos bandejas de madera con alimento sobre tubos de PVC de un metro de alto, en medio de un terreno rocoso en el que habitaba una población conocida de ardillas. En los parches se manipuló la calidad, el riesgo predatorio asociado a cada uno y el tiempo transcurrido desde el momento en el que los animales obtuvieron información acerca de las condiciones de estos. La calidad del parche tuvo dos valores, lleno de comida o vacío, al igual que el riesgo predatorio, alto riesgo y bajo riesgo, en el que el bajo riesgo se definía a partir de la presencia de una pila de rocas junto al tubo de PVC, donde los animales podían esconderse. Los animales fueron observados directamente por un grupo de tres experimentadores, registrando el número de veces que los sujetos ingresaban a cada uno de los parches. Los resultados de este experimento mostraron que las ardillas prefirieron el parche seguro (con pila de rocas) sobre el parche riesgoso en una proporción de 3 a 1. Respecto a la recencia de la información, los autores analizan sus resultados en términos de modelo de peso temporal, que postula que la diferencia de valor entre dos alternativas disminuye con el paso del tiempo, de modo que dos alternativas muy diferentes en un momento, con el paso del tiempo pueden llegar a ser valoradas del mismo modo. En general, los resultados de este experimento respecto al efecto

de recencia de la información respecto a la calidad del parche y al riesgo predatorio apoyan al modelo propuesto.

Un estudio sobre el efecto del riesgo predatorio, realizado con un procedimiento operante en el que el riesgo es simulado con descargas eléctricas, es el de Fanselow, Lester y Helmstetter (1988). En este estudio se analizó el efecto del riesgo predatorio sobre los patrones de comida de ratas mantenidas en economía cerrada. Fanselow, Lester y Helmstetter (1988) utilizaron una caja operante dividida en dos partes, una de las cuales cumplió la función de nido y la otra, de la zona de forrajeo. En la zona de forrajeo, operaba un programa encadenado cuyo eslabón inicial (RF32) daba lugar a un programa RF1, que se mantenía vigente hasta que el animal dejara de responder por más de 4 minutos. Los autores sugieren que la RF32 simula la obtención de una presa y la RF1 el consumo de dicha presa. Sin embargo, es posible, y quizás más adecuado, considerar la RF32 como un costo de traslado entre parches y la RF1 como la búsqueda al interior de un parche. Después de que los animales tuvieron niveles estables de respuesta, se introdujeron alrededor de 30 descargas eléctricas diarias, programadas de forma aleatoria e independiente de la conducta de los animales. Como consecuencia de la introducción de las descargas, los animales disminuyeron el número de entradas al parche e incrementaron el número de presas sacado en cada visita.

Como puede verse, el estudio de la conducta de forrajeo en situaciones de parche ha sido abordado desde distintas perspectivas metodológicas, y los resultados obtenidos han sido analizados predominantemente a la luz del TVM y la TFO en general. Los estudios presentados abarcan estudios de observación en campo, experimentos semi-controlados en campo, simulaciones semi-naturales en el laboratorio y simulaciones operantes. Las observaciones en campo no incluyen manipulación de variables, carecen de control experimental y sus medidas suelen ser poco precisas, pero aportan información valiosa acerca de cómo se comportan los animales en su ambiente natural y acerca de la generalidad de los datos obtenidos en el laboratorio. En segundo lugar, los experimentos realizados en el ambiente natural poseen las mismas debilidades y fortalezas que las observaciones de campo, pero aportan información más precisa acerca de la forma en cómo las variables implicadas se relacionan y el tipo de variables que son relevantes.

Otro tipo de estudio son aquellos llevados a cabo en ambientes naturales simulados en el laboratorio. Este tipo de aproximación pretende aumentar el grado de control de los estudios, conservando elementos a favor de la validez ecológica de los mismos. De este grupo de estudios es posible también extraer algunas generalidades. Una característica que tienen en común es el uso de instrumentos no estandarizados, que son diseñados de acuerdo a las necesidades del experimentador, del diseño y de la especie en cuestión, procurando acercarse al ambiente natural del animal, razón por la cual suelen tener grandes proporciones (abarcan toda una habitación). Otra característica, asociada a los instrumentos, es que la medición no se realiza de forma automática, lo que afecta su exactitud. Por último, estos estudios suelen realizarse en ensayos con largos periodos de tiempo, en los que la secuencia de conductas que el animal debe realizar no está altamente estructurada, y por tanto se espera que sea muy similar a lo que haría en el campo.

Por último, en búsqueda de un análisis detallado, sistemático y altamente controlado de la conducta de forrajeo, los investigadores han simulado sus elementos en el laboratorio, integrando métodos operantes. Estas simulaciones se caracterizan por: el uso de instrumentos altamente estandarizados y de registro automático, utilizar como parte de la simulación programas de reforzamiento, acudir generalmente en periodos de tiempo relativamente cortos y en espacios pequeños, la topografía de las conductas que los animales deben llevar a cabo para conseguir alimento no suele parecerse a las que realizarían en el ambiente natural, tienen un alto grado de control de variables y la manipulación de ellas es precisa, y finalmente, son diseñadas de forma en que se represente la secuencia de eventos de forrajeo como se supone que ocurre en el mundo real y se procura cumplir con los supuestos y restricciones de los modelos de forrajeo óptimo correspondientes.

OBJETIVO DEL PROYECTO

El estudio de la conducta de búsqueda de alimento en situaciones con parches se ha centrado en el análisis del abandono de parche, especialmente en la evaluación del Teorema del Valor Marginal. Como consecuencia de esto, el interés se ha centrado en el efecto de la tasa neta de energía que provee el ambiente y cada uno de los parches que lo componen sobre el abandono de parche y la elección del mismo. Del mismo modo, se ha ignorado a factores que no afectan la tasa neta de energía pero que plantean diferencias respecto a la forma en cómo el alimento es presentado.

Uno de los factores no explorados de manera sistemática ha sido el efecto del número de parches que componen el ambiente en el que el animal forrajea sobre la elección y explotación de dichos parches. Aunque se han realizado numerosos estudios en los que los animales tienen a su disposición más de dos parches (i.e. Krebs, Ryan, y Charnov, 1974; Mellgren, Misasi y Brown, 1984), lo más común en la literatura ha sido el uso de situaciones simples con sólo dos parches (i.e. Hanson y Green 1989) o incluso sólo uno (i.e. Cuthill, Kacelnik, Krebs, Haccou y Iwasa, 1990). Sin embargo, en dichos estudios, el número de parches en la situación ha sido constante a lo largo del experimento y se ha asumido que dicha variable no tiene efecto sobre el abandono de los parches, sino únicamente la tasa de energía neta provista.

Otros de los factores poco abordados en el área del forrajeo son: la forma cómo la tasa de energía es entregada al animal, la cantidad de tipos de presa que un parche ofrece y el efecto del riesgo predatorio.

De esta forma, el objetivo general de este proyecto es evaluar el efecto de variables que son independientes de la tasa de energía neta obtenida sobre la elección y explotación de parches. Estos factores pueden clasificarse en dos tipos: que afectan la configuración del ambiente, y que afectan la configuración al interior de los parches.

Respecto al primer tipo de factores, se pretende analizar el efecto de variar el número de parches disponibles sobre la elección y explotación de los mismos, manteniendo constante la tasa de energía promedio que ofrece el ambiente, así como analizar el efecto del

cambio del número de parches disponibles en el ambiente sobre las estrategias de explotación. Con relación al segundo grupo de factores el objetivo es analizar el efecto de variables diferentes a la tasa neta de energía al interior de un parche sobre su elección y explotación. Específicamente, la cantidad de tipos de presa que ofrece un parche, el riesgo predatorio y el efecto de la distribución temporal de las presas en el parche.

EXPERIMENTOS PILOTO

EXPERIMENTO 1

El primer experimento tuvo como objetivo elaborar las funciones de ganancia para cuatro programas de razón progresiva y verificar que se ajustan a una función negativamente acelerada. Se espera que las funciones sean negativamente aceleradas ya que esto representaría el agotamiento del parche y es un requisito para que las predicciones del TVM puedan aplicarse a un parche. A pesar de que los programas de razón implementados favorecen el ajuste de los resultados a esta función, es un supuesto que requiere de verificación, ya que si, por ejemplo, los sujetos respondieran con una velocidad proporcional al requisito de razón vigente en cada ensayo, la curva no tendría la forma esperada.

MÉTODO

Sujetos: se utilizaron cuatro ratas Wistar hembras de 258 gr (± 26). Las ratas fueron alojadas individualmente, con acceso ad libitum de agua y mantenidas al 83.4% promedio (DE=2.2) de su peso.

Instrumento: cajas operantes marca MED, modelo ENV-007, con dimensiones de 30cm de largo x 25cm de ancho x 21cm de alto. Cada una de ellas fue dotada con una palanca, una luz general y un dispensador de pellets. La palanca y el dispensador de pellets estaban ubicados uno al lado del otro, en el panel opuesto en el que se encontraba la luz general de la caja. La palanca estaba dispuesta a 6cm de la rejilla del piso, y en el extremo izquierdo del panel. El comedero estaba en el centro del panel, a 3.5cm de la palanca y a 2cm del piso. Se utilizó amaranto como reforzador.

Procedimiento: la sesión iniciaba con el encendido de la luz general de la caja y la presentación de la palanca. De acuerdo con el programa vigente en cada fase del experimento se entregó cada reforzador, que consistió en 0.045 gramos de amaranto aproximadamente. La entrega de cada reforzador fue señalada mediante el apagado de la luz general de la caja. Cada sesión de RP terminó después de transcurridos 15 minutos a partir del último reforzador obtenido. Se manipuló el valor del programa de RP y se midió el momento de obtención de cada reforzador y la cantidad de presas obtenida en cada sesión.

Diseño: todos los sujetos fueron sometidos a moldeamiento y luego a un programa de intervalo variable (IV) 30s, durante 11 sesiones, con el fin de estabilizar su tasa de respuesta. Posteriormente, cada sujeto fue expuesto en orden ascendente a cuatro programas de razón progresiva: RP2, RP4, RP5 y RP6 (el número después de cada razón representa el valor inicial), cada uno con un incremento del 25% en cada ensayo. Cada condición de razón progresiva se conformó de dos sesiones, intercaladas con otras dos sesiones de IV30s para restablecer los niveles iniciales de respuesta o, por lo menos, disminuir el efecto de acarreamiento de la razón progresiva previa.

RESULTADOS

Dado que el principal objetivo de este experimento era verificar si la forma cómo los animales obtienen alimento en los programas de razón progresiva utilizados se ajustaba a una función negativamente acelerada, se graficó el número acumulado de presas obtenidas a lo largo de las sesiones promediado para los cuatro sujetos y los puntos se ajustaron a una función logarítmica (ver Figura 6).

La función logarítmica utilizada se calculó a partir de la razón progresiva utilizada. Se asume que el tiempo necesario para obtener una presa (t) es proporcional al requisito de razón vigente que, a su vez, depende del valor inicial de la razón progresiva (r), el incremento de la razón (q) y la última presa obtenida, lo que se representa en la ecuación 1. En ésta, k es un parámetro de proporcionalidad, que puede ser interpretado como el tiempo entre respuestas.

$$t = k(rq^{n-1}) \quad (1)$$

Por lo tanto, el tiempo acumulado (T) es descrito por la ecuación 2.

$$T = \sum_{n=1}^n t = kr \frac{q^n - 1}{q - 1} \text{ si } q \neq 1 \quad (2)$$

Despejando n , la ecuación 3 describe el número de presas obtenido en función del tiempo de permanencia en el parche.

$$n = \left[\frac{\ln \left[\frac{T(q-1)}{kr} + 1 \right]}{\ln q} \right] \quad (3)$$

A partir de esta función, y despejando q y r , se obtuvieron las funciones a las que se ajustaron los datos de la Figura 6.

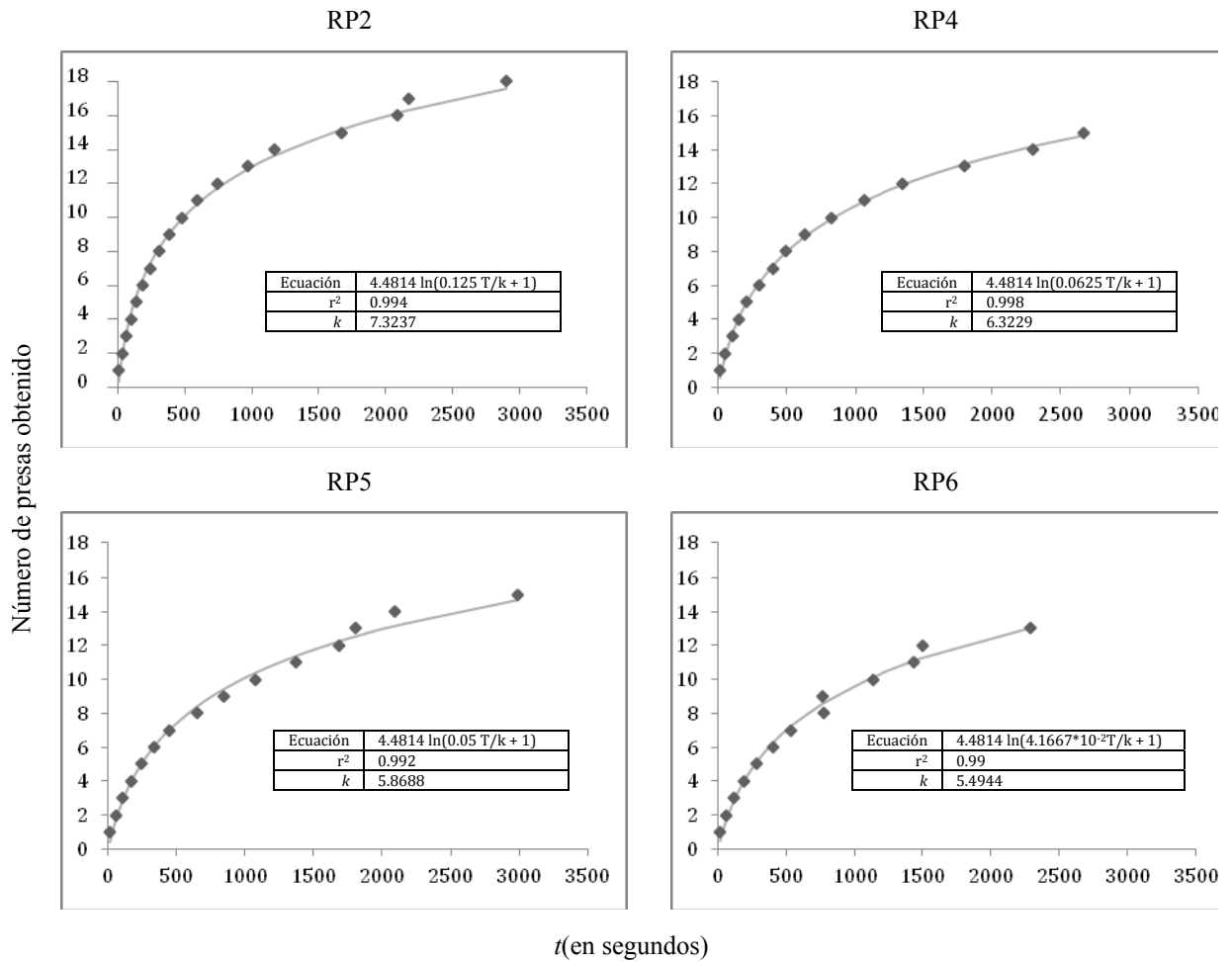


Figura 6. Funciones de ganancia obtenidas para cada una de las razones progresivas

Como puede verse, los datos son bien representados por una función negativamente acelerada y su ajuste a las curvas fue superior a $r^2=0.99$. En la Figuras 6 y 7, es posible apreciar las cuatro funciones se diferencian bien entre sí, no se entrecruzan y se organizan de la forma esperada, de modo que: la función de la RP2 representa un parche más rico, que la RP4, la RP4 uno más rico que la RP5 y la RP5 uno más rico que la RP6.

En el experimento también se observaron algunas diferencias individuales en la ejecución, ya que aunque la tasa de respuesta de los animales fue estable durante el IV30, algunos tuvieron tasas mucho mayores que otros. Por esta razón, no todos los animales tuvieron el mismo número máximo de presas.

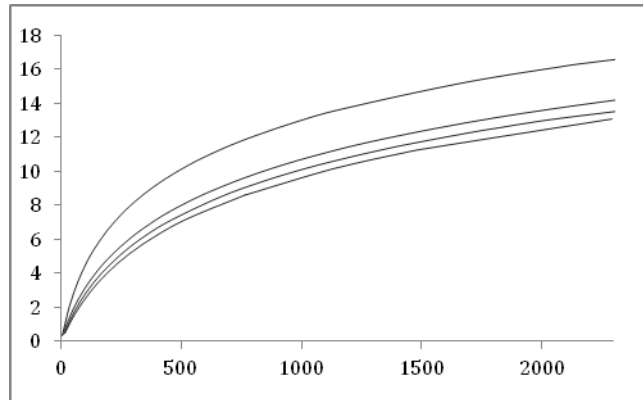


Figura 7. Funciones de ganancia para cada programa de razón progresiva.

Dado que el programa finalizó pasados 15 minutos desde la última presa, no todos los animales obtuvieron la misma cantidad de presas durante cada sesión. Sin embargo, el número promedio de presas obtenidas durante una sesión fue una variable sensible a las razones progresivas implementadas y guardó una relación inversamente proporcional con el valor de la razón (ver Figura 8).

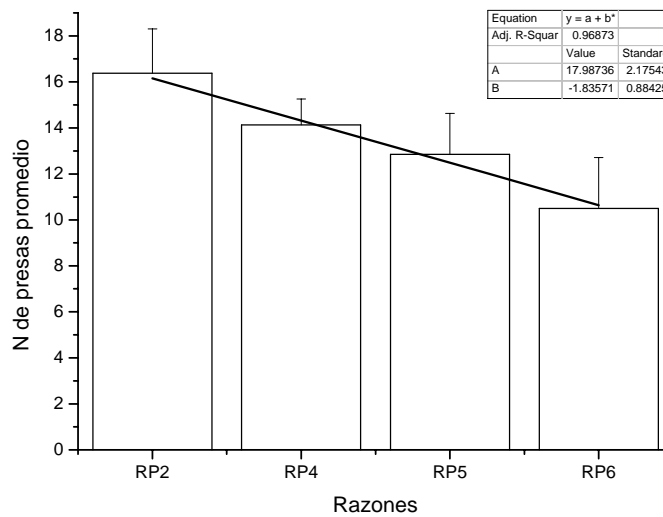


Figura 8. Número de presas promedio obtenido en una sesión para cada uno de los programas utilizados.

DISCUSIÓN

Los resultados del primer experimento piloto permiten asegurar que la función de ganancia que describe la obtención de alimento en los programas de razón progresiva es una función negativamente acelerada, y por lo tanto, dichos programas pueden ser utilizados para simular parches y aplicar a estos las predicciones del TVM. A partir de la ejecución de las ratas, es posible asegurar que los parches pueden ordenarse en una escala de rentabilidad, a partir del valor inicial de la razón. Esto sugiere que las razones progresivas empleadas son útiles para simular parches que se agotan gradualmente, y pueden utilizarse en experimentos posteriores. Además, se observa que la RP5 es una razón intermedia entre la RP4 y RP6, lo que será de utilidad a la hora de manipular la tasa promedio del ambiente en la serie A de la propuesta experimental

EXPERIMENTO 2

El segundo experimento realizado es una réplica parcial del experimento realizado por Hanson y Green (1989) en el que se manipuló la tasa de encuentro y el costo de búsqueda en una simulación operante de forrajeo en parches con palomas, se midió la elección y explotación de los mismos. Al ser éste un antecedente directo del procedimiento general propuesto en este proyecto, se consideró necesario buscar alguno de los efectos reportados en dicho experimento, así como evaluar las diferencias entre el uso de esta preparación y la propuesta.

MÉTODO

Sujetos: tres ratas Wistar hembras de 232 (± 1) gramos (R09, R10 y R11), alojadas individualmente, con acceso ad libitum de agua y mantenidas al 85% promedio (DE=7) de su peso. Uno de los sujetos (R11) fue retirado del experimento debido a que nunca obtuvo

más de 30 presas en una sesión y después de varias sesiones sus niveles de respuesta decayeron a cero.

Instrumento: se utilizaron cajas operantes marca MED, modelo ENV-007, de 30 cm de largo x 25 cm de ancho x 21 cm de alto. Las cajas fueron equipadas con dos palancas retráctiles, luz general, ruido blanco, un tono y un dispensador de pellets. Al igual que en el experimento anterior, las palancas y el dispensador de pellets estaban ubicados en el panel opuesto en el que se encontraba la luz general de la caja. Las dos palancas estaban dispuestas a 6cm de la rejilla del piso, cada una en uno de los extremos del panel. El comedero estaba en el centro del panel, a 3.5cm de cada palanca y a 2cm del piso. Al lado izquierdo de la luz general, se encontraban los estímulos auditivos. Se utilizó como reforzador amaranto.

Procedimiento: como se ilustra en la Figura 9, los sujetos debían cumplir un requisito de traslado, simulado con un programa de razón variable, para habilitar cada uno de los parches disponibles. Se utilizaron dos valores de razón variable, RV5 y RV10. La presentación de los parches fue secuencial y cada uno tuvo una probabilidad de 0.5 de ser presentado. La disponibilidad de cada parche fue señalada con un estímulo auditivo. El parche rico, señalado durante su presentación con un tono, consistió en un programa de razón progresiva con un valor inicial de 2 y un incremento del 50% después de cada presa. El parche pobre estuvo acompañado del ruido blanco y tuvo un programa de razón progresiva como el del parche rico pero con un valor inicial de 5. El costo de traslado fue cumplido en la palanca izquierda y la búsqueda al interior de los parches en la palanca derecha. Una vez presentado un parche, éste podía ser aceptado dando una respuesta sobre la palanca derecha, o rechazado dando una respuesta en la palanca izquierda. El animal también podía abandonar el parche en cualquier momento dando una respuesta sobre la palanca izquierda. Cada presa consistió en la entrega de aproximadamente 0.45 gramos de amaranto. Las sesiones tuvieron una duración de una hora. Se tuvo en cuenta la proporción de veces que cada opción fue aceptada, y el tiempo de permanencia, el número de presas obtenidas y el *giving-up-time* en cada parche.

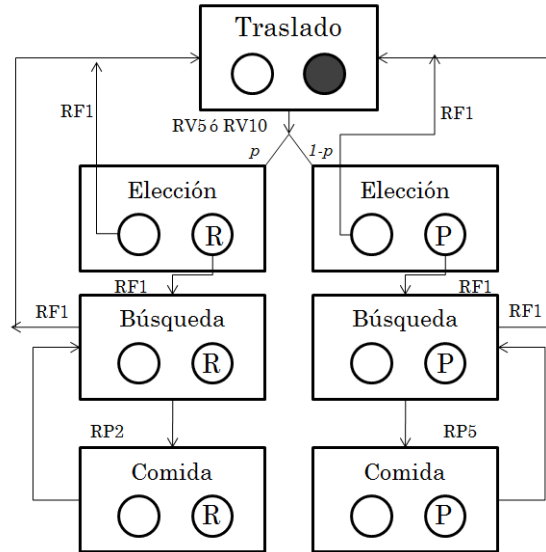


Figura 9. Esquema del procedimiento utilizado en el experimento piloto 2. Se representan los distintos momentos del forrajeo y los requisitos de respuesta para pasar de componente al otro.

Diseño: los animales fueron entrenados mediante un programa de automoldeamiento que duraba una hora y alternaba entre dos palancas cada 20 minutos. Posteriormente, fueron expuestos a un programa de RV5 que alternaba también entre palancas. Finalmente fueron expuestos a la situación experimental, durante aproximadamente 17 sesiones con un costo de traslado de RV5 y después a otras 17 sesiones la rata R09 y 14 sesiones la rata R10, con costo de traslado RV10.

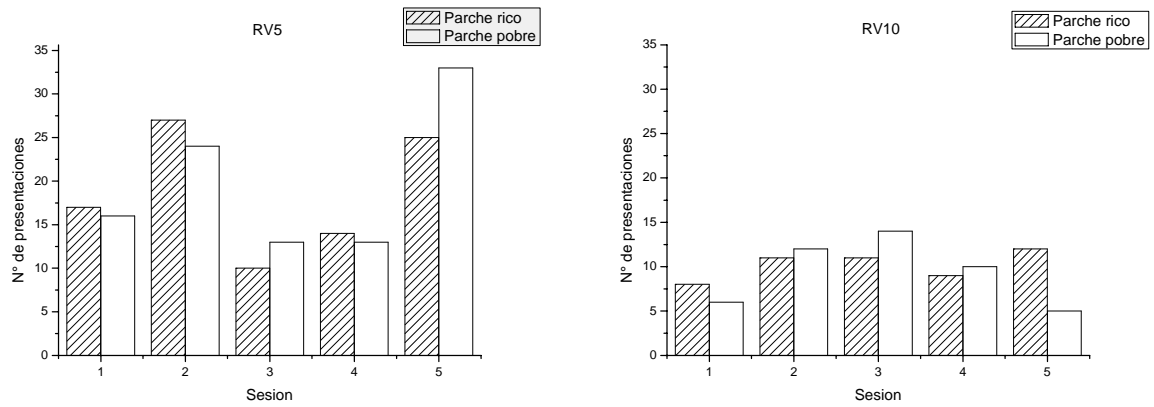
RESULTADOS

En este experimento, se analizaron las últimas cinco sesiones de cada condición, excepto para una de las ratas, cuyos datos de la penúltima sesión durante el costo de traslado RV5 no se registraron adecuadamente y, por tanto, no fueron considerados. Cada uno de los sujetos se analizó por separado, ya que sus niveles de ejecución fueron muy distintos; mientras que el sujeto R9 obtenía más de 90 presas durante cada sesión, el sujeto R10 nunca obtuvo más de 50. Para el análisis estadístico de las diferencias en la ejecución entre los parches se utilizó una prueba t para muestras independientes, suponiendo que la conducta en cada entrada a un parche es independiente de las anteriores, teniendo en cuenta que los

parches se renuevan después de cada visita. Para esto, se usó la herramienta estadística SPSS. La diferencia entre la ejecución en cada costo de traslado no fue sometida a análisis estadístico debido a que la prueba más adecuada en este caso era un estadístico para muestras dependientes y, dado que el número de datos no el mismo en todas las muestras y los datos no podían parearse entre sí, no se cumplían los requisitos para aplicarla.

Durante cada sesión, la probabilidad de presentación de cada parche fue de 0.5, y para determinar el parche presentado durante cada sesión se utilizó la herramienta de programación de MED. La Figura 10 muestra el número de veces que fue presentado cada parche, y permite corroborar que cada uno de ellos se presentó aproximadamente el 50% de las veces, y observar la cantidad de veces que cada animal habilitó los parches. Al igual que en las siguientes figuras, en la parte superior se presentan los datos del sujeto R9 y en la parte inferior los de R10; a la izquierda, se presentan los datos de las últimas cinco sesiones durante el costo de traslado de RV5, y al lado derecho, los del costo RV10. La rata R9 habilitó considerablemente más parches que la rata R10, y la cantidad de parches habilitados disminuyó con el incremento en los costos de traslado, mientras que en la rata R10 esto no sucede.

R09



R10

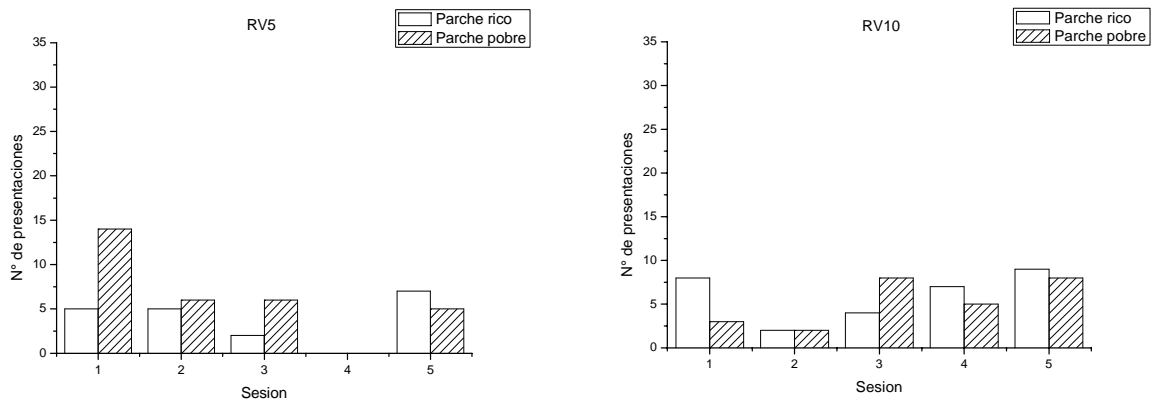
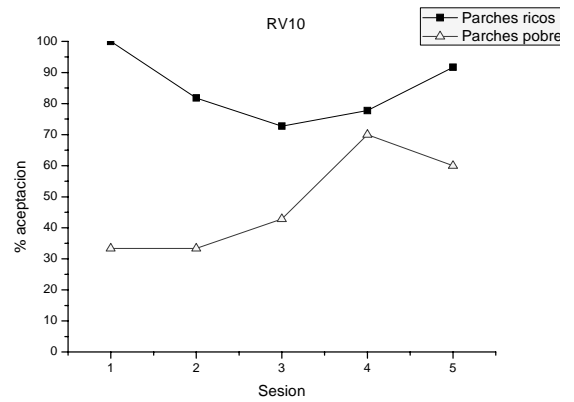
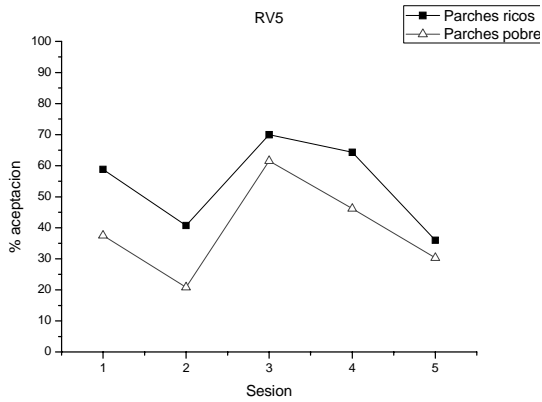


Figura 10. Número de veces que fue presentado cada parche durante las últimas cinco sesiones de cada condición, a los dos sujetos.

Los dos sujetos tendieron a aceptar un mayor número de veces el parche rico que el parche pobre, como se esperaba, pero existe gran variabilidad entre las sesiones. Aunque la rata R9 consistentemente acepta más el parche rico que el pobre, la aceptación del parche rico está por debajo de lo esperado. El sujeto R10 en varias sesiones acepta el parche rico el 100% de las veces, como es predicho por el modelo de presa; sin embargo, en otras sesiones, el porcentaje de aceptación llega incluso a ser menor que en el parche pobre (ver Figura 11).

R09



R10

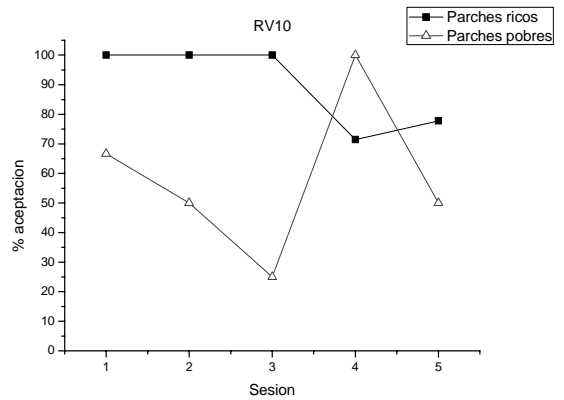
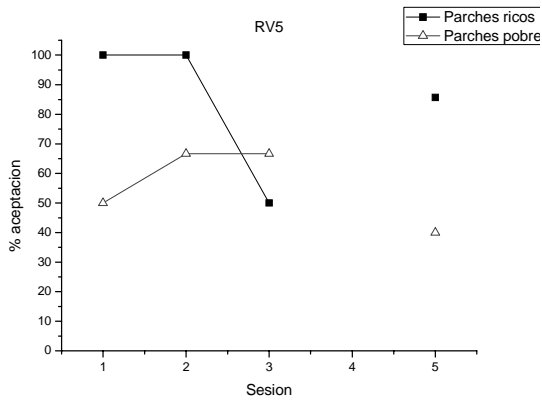


Figura 11. Porcentaje de veces que cada parche fue aceptado a lo largo de las últimas sesiones.

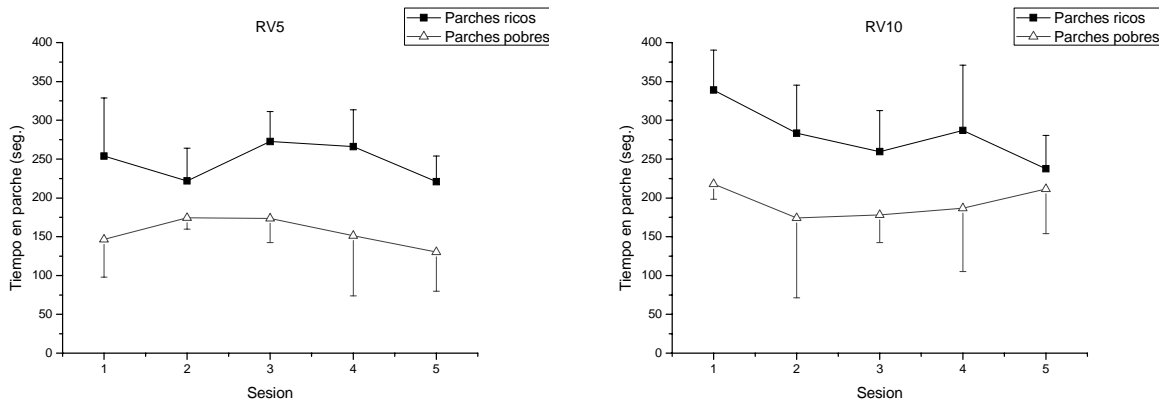
Un análisis más detallado de la aceptación de los parches permite ver que en la rata R09 como en la R10, el porcentaje de aceptación de los dos parches incrementó con el aumento de los costos de traslado. La Tabla 1 muestra que la rata R09 disminuyó el número total de parches encontrados por efecto del incremento en el costo de traslado, mientras que la rata R10 lo incrementó. Sin embargo, ambas disminuyeron su aceptación al parche pobre cuando la calidad del ambiente desmejoró y la rata R09 aumentó su la aceptación al parche rico.

Tabla 1. *Frecuencia de rechazo y aceptación de cada uno de los parche, para cada rata y condición.*

Costo de Traslado	Elección	R09					R10				
		Parche rico	%	Parche pobre	%	Total	Parche rico	%	Parche pobre	%	Total
RV5	Rechazo	47	50.5	64	64.6	111	2	10.5	14	45.2	16
	Aceptación	46	49.5	35	35.4	81	17	89.5	17	54.8	34
	Total	93	100	99	100	192	19	100	31	100	50
RV10	Rechazo	8	15.7	25	53.2	33	6	16.2	12	38.7	18
	Aceptación	43	84.3	22	46.8	65	31	83.8	19	61.3	50
	Total	51	100	47	100	98	37	100	31	100	68

Respecto a la explotación al interior del parche, ambos animales permanecieron más tiempo en el parche rico que en el pobre (Figura 12), y sus tiempos de permanencia fueron similares entre sí, excepto por la variabilidad de los datos del sujeto R10.

R09



R10

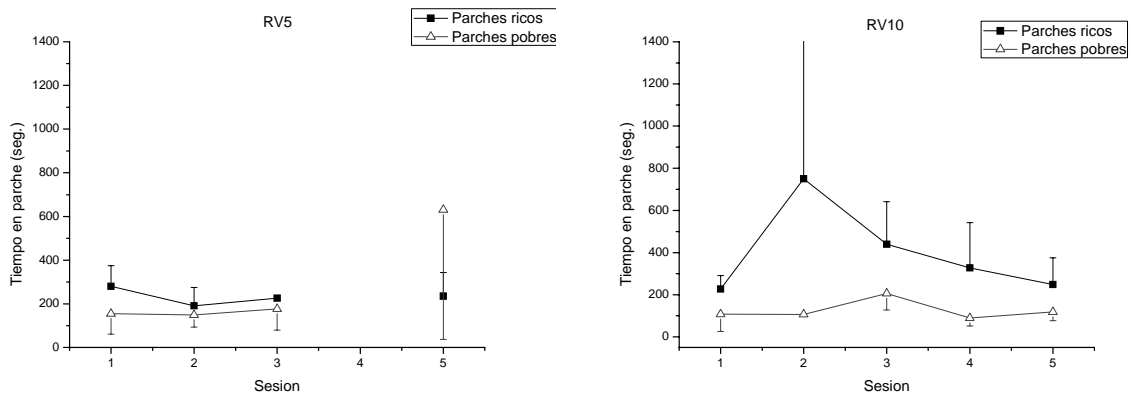


Figura 12. Tiempo de permanencia promedio en cada parche a lo largo de las últimas cinco sesiones de cada condición.

La Figura 13 muestra los promedios de los datos previamente presentados, con el objetivo de comparar la permanencia de cada rata en los parches para cada costo de traslado. En ésta, se puede ver que la diferencia entre la permanencia entre parches ricos y pobres es significativa para los dos ambientes, excepto para el sujeto R10 durante el costo RV5 (R09-Costo RV5: $t_{79}=7.99$; $p<0.01$; R09 Costo RV10: $t_{63}=5.219$; $p<0.01$; R10-Costo RV5: $t_{32}=0.34$; $p>0.05$; R10 Costo RV10: $t_{35.2}=4.989$; $p<0.01$). En la rata R09 se encontró el efecto esperado ante el aumento de los costos de traslado, ya que para los dos parches el tiempo de permanencia incrementó cuando el costo de traslado fue de RV10. En la rata R10

el efecto no se evidenció en el parche rico, y para el parche pobre el cambio fue en el sentido inverso al esperado.

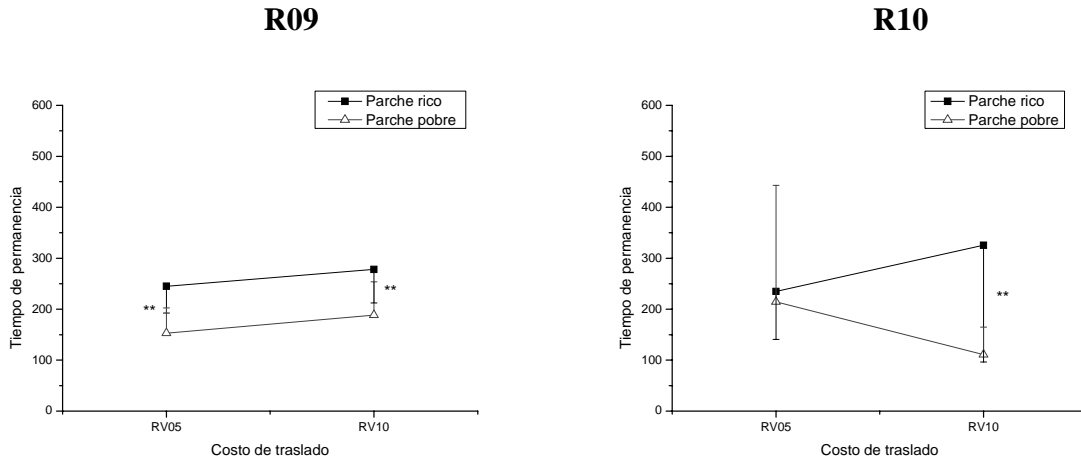
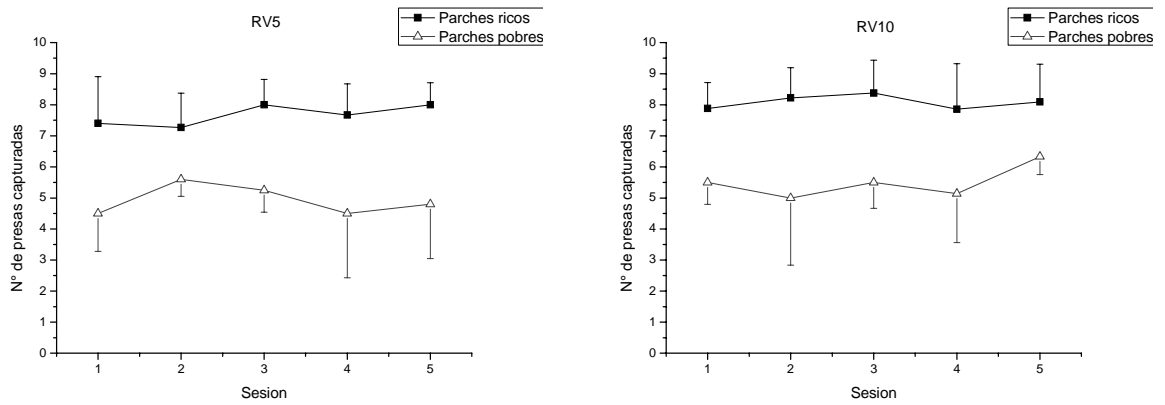


Figura 13. Tiempo de permanencia promedio en cada parche en segundos, para los dos costos de traslado utilizados. **p<0.01

La explotación diferencial de cada uno de los parches también se reflejó en el número de presas obtenido en cada uno de ellos. El número de presas obtenido también fue mayor en el parche rico que en el pobre, y fue mucho mayor en ambos casos para la rata R9 que para la R10 (Figura 14).

R09



R10

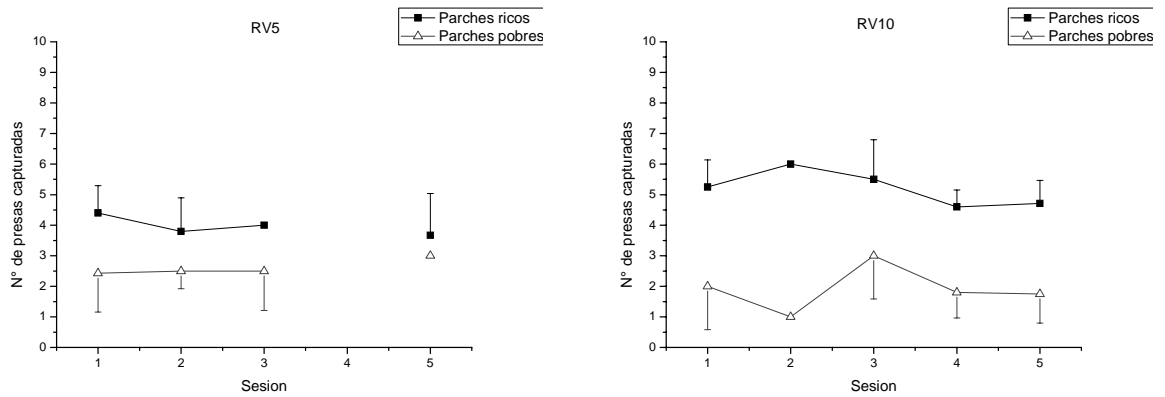


Figura 14. Número de presas ganado en promedio en cada visita a los parches durante las últimas cinco sesiones de cada condición.

El número promedio de presas capturadas por visita fue significativamente diferente en los dos parches, para los dos sujetos (R09-Costo RV5: $t_{79}=9.847$; $p<0.01$; R09 Costo RV10: $t_{63}=8.716$; $p<0.01$; R10-Costo RV5: $t_{32}=3.926$; $p<0.01$; R10 Costo RV10: $t_{48}=12.012$; $p<0.01$). En el sujeto R09, dicho número de presas parece aumentar en ambos parches como consecuencia del incremento en los costos de traslado. En la rata R10, sucedió lo mismo para el parche rico, pero disminuyó la cantidad de presas en el parche pobre (ver Figura 15).

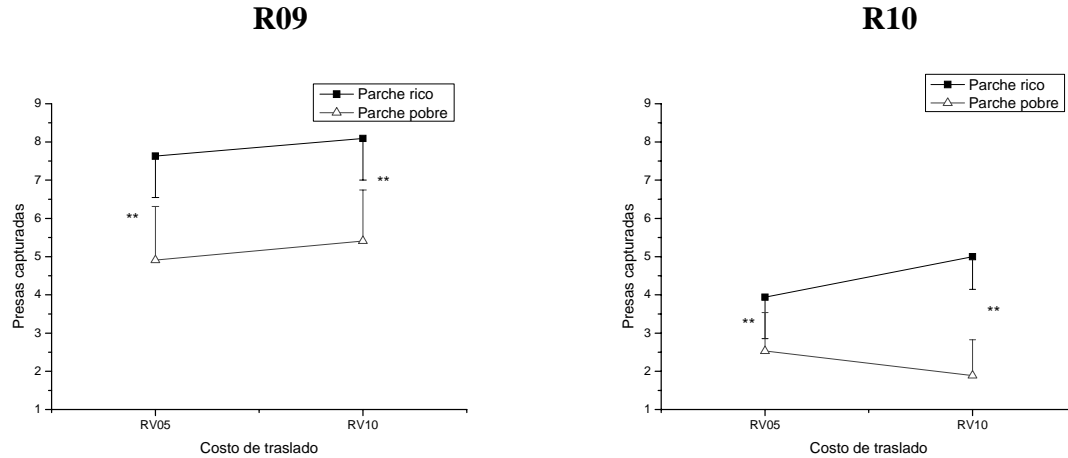
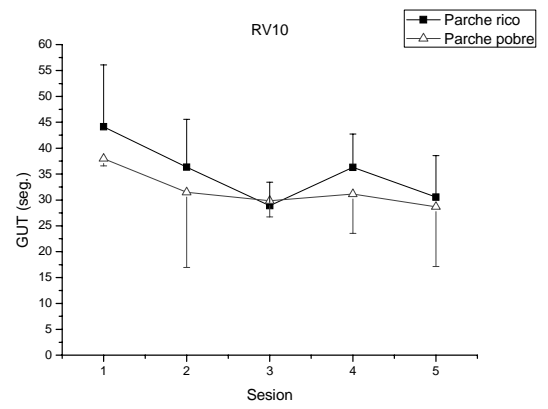
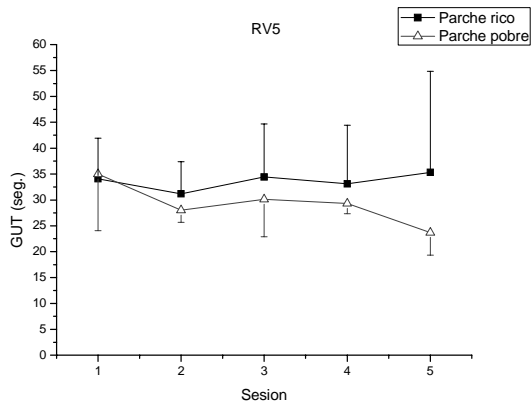


Figura 15. Número de presas ganado en promedio en cada visita a los parches. ** $p < 0.01$.

Por último, el análisis del GUT no permite ver una tendencia clara de los datos. A simple vista, no parece haber una diferencia importante entre el GUT de cada parche al interior de cada condición y pocas diferencias entre las dos condiciones (ver Figura 16). Sin embargo, el análisis estadístico revela diferencias significativas entre el GUT de los parches con el costo RV5 para la rata R09, y con el costo RV10 para la rata R10 (R09-Costo RV5: $t_{76.37} = 2.35$; $p < 0.05$; R09 Costo RV10: $t_{63} = 1.56$; $p > 0.05$; R10-Costo RV5: $t_{31} = 0.155$; $p > 0.05$; R10 Costo RV10: $t_{30.62} = 2.877$; $p < 0.01$).

R09



R10

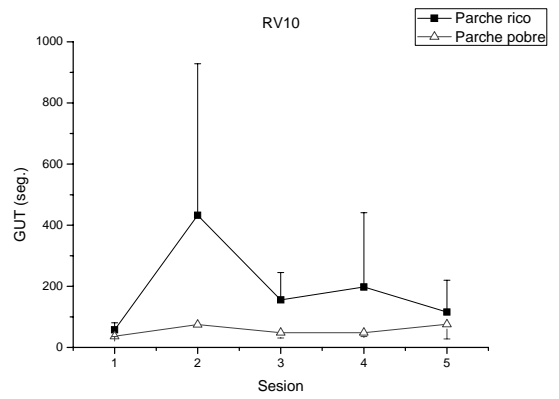
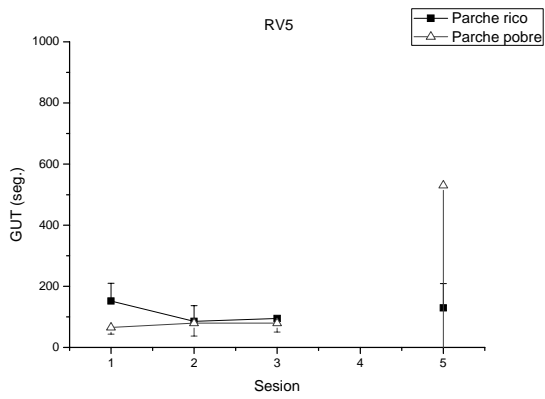


Figura 16. GUT promedio para cada uno de los parches en las sesiones analizadas.

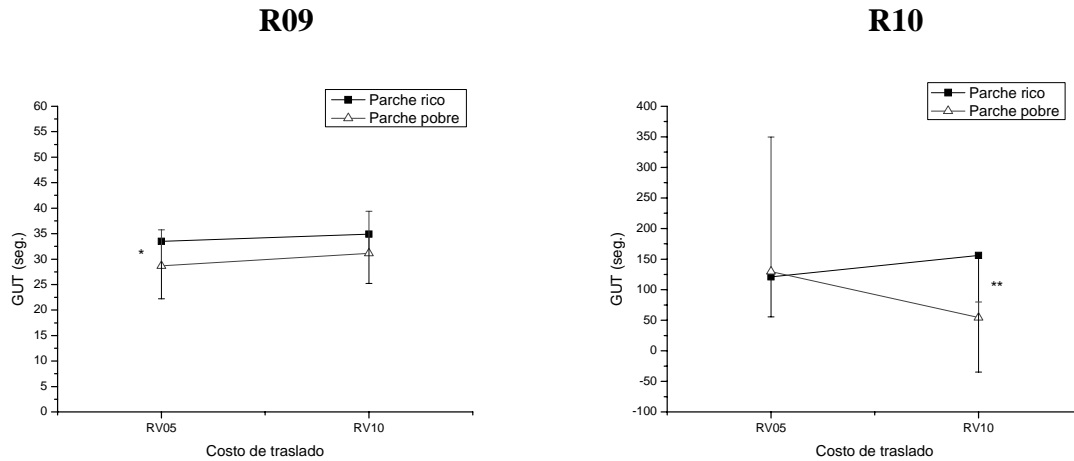


Figura 17. GUT promedio para cada uno de los parches ante los dos costos de traslado presentados. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$.

DISCUSIÓN

De acuerdo con el modelo de presa, aplicado al análisis de la elección de parche, se esperaba que los animales aceptaran siempre el parche rico y rechazaran siempre el pobre; sin embargo, como se ha corroborado en otros estudios, la elección de los animales toma valores intermedios y no suele ser de todo o nada. En nuestro experimento, los animales mostraron mayor aceptación el parche rico que en el parche pobre durante las dos condiciones, pero la aceptación del parche rico fue menor a la reportada en Hanson y Green (1989) y la del parche pobre, mayor. También se esperaba, a la luz de la teoría, que el cambio en los costos de traslado cambiara la preferencia por el parche pobre pero no por el rico, y en nuestro estudio la aceptación de ambos se vieron afectados por el cambio, ya que el incremento en el costo de traslado aumentó el porcentaje de aceptación de las dos alternativas.

En cuanto a la explotación de los parches, se esperaba que los animales permanecieran más tiempo y que consumieran más presas en el parche rico que en el pobre, y que dicha explotación fuera más exhaustiva cuando la calidad del ambiente disminuyó. En general, la primera de las predicciones se corroboró: los animales explotaron más los parches más ricos. Sin embargo, la predicción respecto al efecto del cambio en los costos de traslado

no pudo ser corroborada, ya que los animales no aumentaron de forma consistente la explotación del parche durante el costo RV10. El efecto buscado fue más claro en la rata R09, aunque el aumento en la captura de presas en el parche pobre no fue significativo. Los datos obtenidos de la rata R10 fueron más confusos, ya que se incrementó el tiempo de permanencia y la captura de presas en el parche rico, pero dicho cambio es significativo sólo respecto a la captura de presa. Por otro lado, en el parche pobre se encontró una disminución significativa del tiempo de permanencia y el número de presas capturados, resultados completamente contrarios a lo esperado.

Por último, el análisis del GUT no reveló claramente que los animales hayan seguidos una estrategia basada en el tiempo entre respuestas para abandonar los parches de manera óptima según el TVM. De acuerdo con el TVM, se esperaba que el GUT entre parches de un mismo ambiente tuviera valores semejantes. Esto fue así en el ambiente pobre para la rata R09 y en el ambiente rico de la rata R10 pero hubo diferencias entre los parches del ambiente rico y en el ambiente pobre para las ratas R09 y R10 respectivamente. El GUT de cada tipo de parche incrementó de manera no significativa con la disminución de la calidad del ambiente en la rata R09, pero en la rata R10 disminuyó en el parche pobre y aumentó en el parche rico.

Como ya se ha descrito, los dos sujetos empleados en este experimento tuvieron ejecuciones muy diferentes. La rata R09 tuvo ejecuciones más cercanas a lo esperado a la luz del modelo empleado y los hallazgos experimentales de Hanson y Green (1989). La rata R10 tuvo ejecuciones sin una tendencia clara. Este sujeto, al igual que el R11, comenzó el experimento varias sesiones después que la rata 09 ya que inicialmente obtuvo pocos reforzadores y sus niveles de respuesta decrecían hasta cero, así que pasó por momentos de re-entrenamiento antes de entrar a las fases del experimento. La dificultad de dos de los tres sujetos empleados sugiere que la tarea debe ser rediseñada y se deben evaluar los elementos responsables de dichos tropiezos. Hay cuatro elementos del procedimiento que pudieron ser responsables de las dificultades durante el experimento. Primero, durante las sesiones, la entrega del reforzador no estuvo señalada, lo que desde el inicio pudo retrasar el aprendizaje de los sujetos, y lo que durante el experimento pudo dificultar a los sujetos identificar las contingencias del arreglo. Segundo, el estudio que quisimos replicar en este piloto fue realizado con pichones, y en esta especie la discriminación visual se logra fácilmente, de

manera que es sencillo decidir cómo señalar los elementos de los experimentos que uno desee realizar. Sin embargo, con ratas, la discriminación visual no se logra con éxito y por esta razón, los estímulos utilizados fueron sonidos, pero, aún en este caso, no es posible identificar claramente que los animales hayan logrado discriminar las opciones. Durante el moldeamiento, los estímulos no fueron empleados, y las palancas se alternaban. De esta forma, una estrategia de alternancia entre palancas puede producir resultados aceptables y los estímulos pueden ser redundantes. La observación anecdótica de los animales sugería que los animales no respondían de forma precisa a la presentación de los estímulos. Esto lleva al tercer elemento: es necesario revisar el proceso de moldeamiento, revisar el momento en el que los estímulos son introducidos, el programa previo a las fases experimentales idóneo y sobretodo revisar la pertinencia de usar un programa que puede inducir a la alternancia entre palancas. Por último, las observaciones directas y el bajo porcentaje de aceptación de la opción rica sugieren la necesidad de emplear un requisito más costoso para el rechazo del parche presentado, ya que la carrera de respuesta de los animales puede generar un efecto de inercia por el cual los animales cancelan los parches antes de percatarse que han sido presentados.

Finalmente, el análisis por separado de la rata R09 muestra que el animal se comportó frente a los parche de la forma esperada y su conducta entre condiciones cambió en el sentido predicho por el TVM, pero dicho cambio fue relativamente pequeño. Esto puede sugerir que el cambio entre la razón RV5 y RV10 no fue lo suficientemente grande para hacer evidente el efecto.

EXPERIMENTO 3

El último experimento tuvo como propósito validar el uso de la preparación experimental propuesta en este proyecto, analizar la elección y explotación de parche en esta situación y replicar el efecto del cambio en el costo de traslado sobre éstas variables. Se utilizaron parámetros similares en cada etapa del proceso de forrajeo que en el experimento anterior, con el fin de permitir comparaciones entre ellos.

MÉTODO

Sujetos: cuatro ratas Wistar hembras de 232 (± 1) gramos y una rata macho de 384 gramos, con acceso ad libitum de agua y mantenidas al 83% promedio (DE=2.6) de su peso, alojadas individualmente. Una de las ratas hembras murió durante el experimento.

Instrumento: el experimento se llevó a cabo en tres cajas operantes marca MED como las descritas en los experimentos anteriores, conectadas entre sí como se ilustra en la Figura 18. La caja de la parte superior del diagrama está conectada a las dos de la parte inferior mediante corredores de acrílico con puertas automáticas tipo guillotina situadas en la entrada de las dos cajas inferiores. Las cajas inferiores simulaban parches y en la caja superior se llevó a cabo la transición entre los mismos. Cada uno de los parches contenía dos palancas retráctiles, un estímulo luminoso, ruido blanco y dispensadores de comida. La caja de traslado o tránsito tuvo una palanca, dos estímulos luminosos y ruido blanco. En el panel frontal de los parches, se encontraba una de las palancas, una luz blanca y el dispensador de pellets. La palanca y la luz se ubicaron en la parte izquierda del panel, y el comedero en la parte central. En el panel trasero se colocó la otra palanca y el ruido blanco, como se muestra en el esquema. Las dos palancas estaban dispuestas a 6cm de la rejilla del piso. El comedero estaba en el centro del panel frontal, a 3.5cm de la palanca y a 2cm del piso. La luz blanca se encontraba a 3cm arriba de la palanca.

En la caja de transición se colocaron dos luces blancas, una palanca y un ruido blanco. Como se muestra en la Figura 18, en el mismo panel estaban dispuestos todos los elementos: en el centro estaba la palanca, y en los extremos las dos luces. La palanca estaba a una altura de 6cm y las luces a 14cm. El ruido blanco estuvo debajo de la luz de la izquierda, aunque dicho detalle no está representado en el esquema.

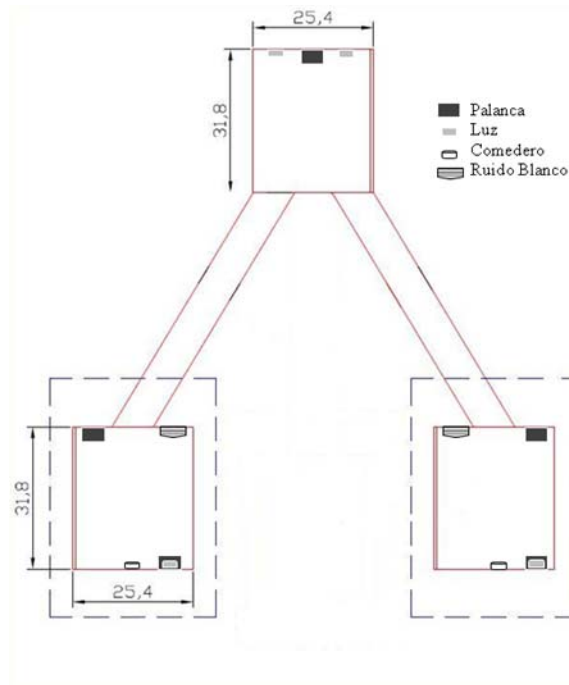


Figura 18. Instrumento compuesto por tres cajas operantes. La caja de la parte superior está conectada a las tres de la parte inferior mediante corredores de acrílico.

Procedimiento: Cada sesión experimental inició con el animal al interior de la caja de tránsito. Allí el animal tuvo que presionar la palanca disponible de acuerdo a un programa de razón variable, que cumplió la función de costo de traslado (o costo de búsqueda de parches). Una vez cumplido el requisito de respuesta, uno de los parches era activado, lo cual fue señalado con una de las luces de la caja de traslado, el encendido del ruido blanco de la caja correspondiente, el apagado del mismo en la caja de traslado y la apertura de la respectiva guillotina. La presentación de los parches fue aleatoria y cada uno tuvo la misma probabilidad de aparecer. El animal podía aceptar el parche disponible entrando en él y respondiendo en su palanca de búsqueda para obtener comida, o rechazarlo y reiniciar la fase de búsqueda dando tres respuestas a la palanca de la caja de traslado. La primera respuesta en cada parche cerraba la compuerta.

Al interior de los parches los animales tenían acceso a dos palancas, una para buscar alimento y otra para abandonar el parche. La búsqueda al interior del parche estaba determinada por un programa de razón progresiva, RP2 para el caso del parche rico y RP5 en el parche pobre, ambos con un incremento del 50% en cada ensayo. Al igual que en los experimentos anteriores, una presa correspondió a 0.045g de amaranto. Cada entrega de

comida fue señalada apagando la luz sobre la palanca de búsqueda. La palanca de abandono se situó en la parte trasera de la caja (más cercana a la compuerta) y bastó una respuesta para que la compuerta se abriera y el animal pudiera regresar a la caja de tránsito. Cada vez que los animales abandonaban los parches, estos se reinicializaban, de modo que, en cada ingreso, estos tenían los mismos valores. Cada sesión tuvo una duración de una hora. Igual que en el experimento anterior, se midió la proporción de veces que cada opción fue aceptada, y el tiempo de permanencia, el número de presas obtenidas y el *giving-up-time* en cada parche.

Diseño: el moldeamiento constó en total de seis etapas, ya que la secuencia de eventos que debían aprender los animales era relativamente compleja. La primera etapa fue un procedimiento de automoldeamiento convencional en una caja operante estándar. Una vez que los animales realizaron 80 respuestas en un periodo de 40 minutos, se pasó a familiarizarlos con el instrumento; en esta etapa, que duró una sesión, cada parche tuvo vigente un programa de RF1, sólo estuvo presente la palanca de búsqueda y las guillotinas no eran activadas. En la tercera etapa de moldeamiento se activaron las guillotinas, siguió vigente el RF1, pero después de diez respuestas en un parche, se retraía la palanca y se abría la puerta del parche para forzar al animal a visitar el otro; la etapa terminó después de dos o tres sesiones de una hora cada una. Durante la cuarta etapa se introdujeron las palancas de abandono; todo transcurrió igual que en la etapa anterior, excepto que al final de las 10 respuestas, se retraía la palanca de búsqueda, se apagaba la luz sobre ella, y se sacaba la palanca de abandono, en la cual era necesaria una respuesta para abrir la guillotina e ir al otro parche. Se pasó a la quinta fase del moldeamiento una vez el animal cumplía un total de 100 respuestas en aproximadamente una hora. En esta quinta fase, se introdujo la palanca de la caja de transición, de manera que, para activar uno de los parches, era necesario dar una respuesta en la caja de tránsito, lo cual encendía la luz correspondiente, retraía la palanca y abría la guillotina del parche activo; en esta fase, cada sesión terminó al término de 100 respuestas y la fase acabó cuando los animales terminaron la sesión en una hora. La última fase de moldeamiento fue en realidad la puesta en marcha de las condiciones del experimento, excepto porque el costo de traslado era muy bajo (2 o 3 respuestas cada vez) y se mantuvo por 11 sesiones.

Después de logrado el moldeamiento, que duró aproximadamente 25 sesiones, dos de los animales fueron expuestos al costo de traslado RV5 y los otros dos al RV10. Estas condiciones fueron invertidas después de ocho sesiones.

RESULTADOS

El análisis de los resultados de este experimento se hizo de forma grupal, ya que no se encontró que el orden de exposición a los costos de traslado afectara la ejecución de los sujetos. Teniendo en cuenta que el número de sesiones de cada condición fue menor, se analizaron sólo las últimas tres sesiones de cada condición. Al igual que en el experimento anterior, se analizó el porcentaje de aceptación, el tiempo de permanencia, el número de presas capturadas por visita y el GUT promedio en cada parche durante cada fase. Se utilizó también el estadístico t para muestras independientes para analizar las diferencias entre parches y no se analizaron las diferencias en función de los costos de razón.

Elección de parche: los animales aceptaron en mayor proporción el parche rico que el parche pobre. Sin embargo, los animales aceptaron el parche pobre mucho más de lo esperado. Respecto al efecto del cambio en la razón variable correspondiente al costo de traslado, el porcentaje promedio de aceptación de ambos parche fue mayor con la RV10 que con la RV5, pero estas diferencias son despreciables, así que muestran una tendencia más que reflejar el efecto deseado (ver Figura 19).

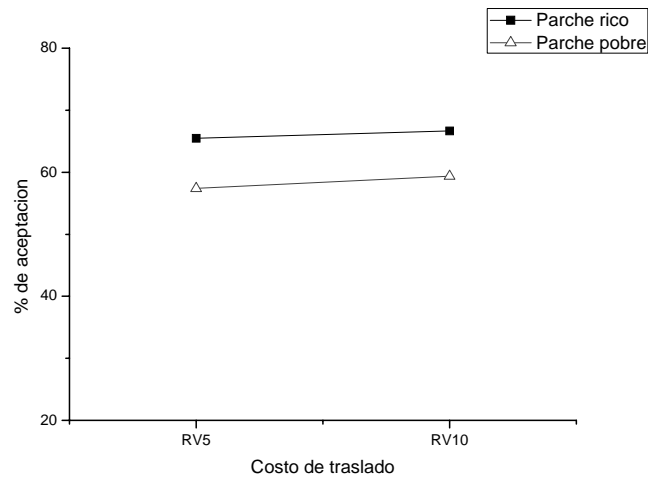


Figura 19. Porcentaje promedio de aceptación de los parches de cada tipo durante la RV5 y la RV10.

Tiempo de permanencia: en la Figura 20, se aprecia que la permanencia en los parches ricos fue mayor que en los parches pobres, pero la diferencia entre dichos tiempos sólo fue significativa durante la razón variable 5 (Costo RV5: $t_{193}=3.623$; $p<0.01$; Costo RV10: $t_{188}=1.295$; $p>0.05$). Durante la RV10, la dispersión de los datos es muy grande. Las diferencias entre condiciones no fueron estadísticamente significativas.

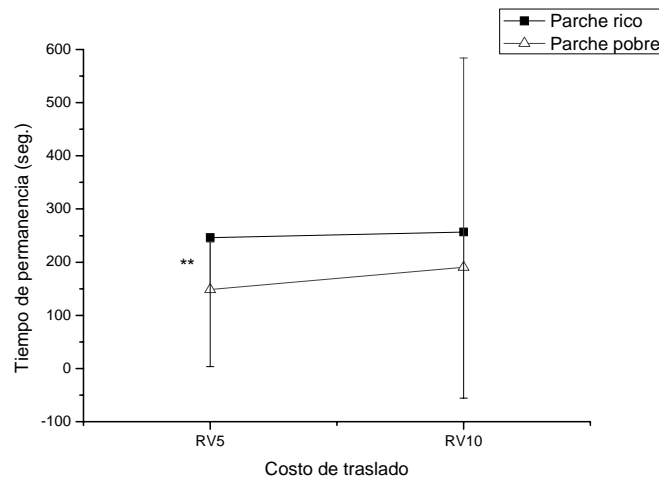


Figura 20. Tiempo de permanencia promedio por visita en cada uno de los parches para los dos costos de traslado utilizados. ** $p<0.01$.

Número de presas: el número de presas que los sujetos obtuvieron durante cada visita fue estadísticamente diferente entre parches de la misma condición (mayor en el rico que en el pobre) (Costo RV5: $t_{147}=6.334$; $p<0.01$; Costo RV10: $t_{152.69}=6.839$; $p<0.01$). Cuando los costos de traslado aumentaron, el número de presas disminuyó, lo cual es contrario a lo esperado (véase Figura 21).

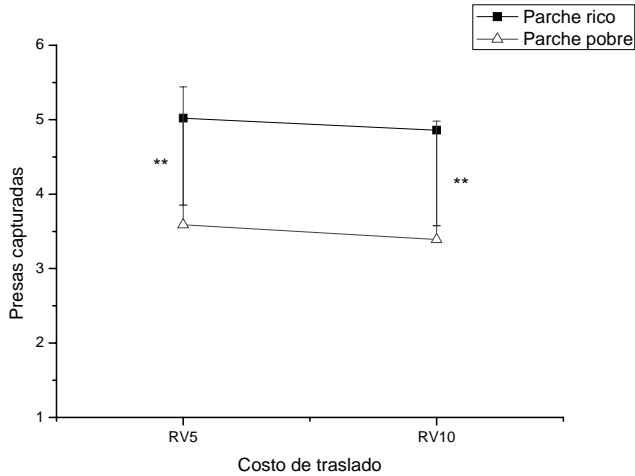


Figura 21. Número de presas obtenido promedio por visita en cada uno de los parches para los dos costos de traslado utilizados. ** $p < 0.01$.

Giving-up-time: el análisis del GUT reveló diferencias significativas entre parches durante la RV5 pero no durante la RV10 (Costo RV5: $t_{193} = 2.734$; $p < 0.01$; Costo RV10: $t_{188} = 1.19$; $p > 0.05$). Aparentemente no hubo diferencias debidas al cambio en los costos de traslado (ver Figura 22).

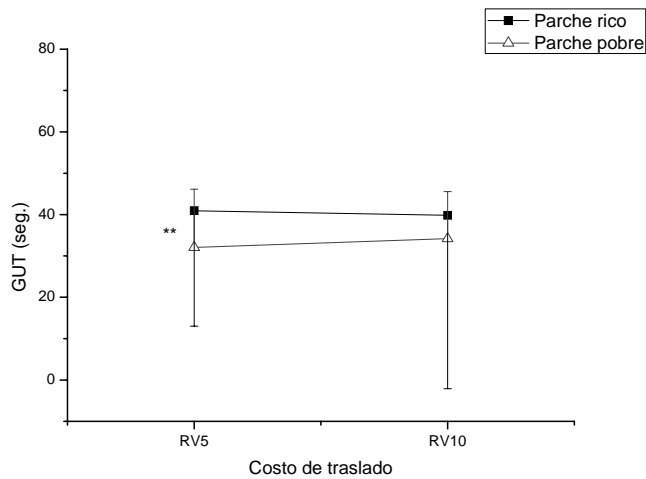


Figura 22. Giving-up-time promedio por visita en cada uno de los parches para los dos costos de traslado utilizados. ** $p < 0.01$.

DISCUSIÓN

En general, los resultados de este experimento se ajustaron a las predicciones de la TFO acerca de la elección y explotación de parches al interior de un ambiente. En los dos ambientes, los animales aceptaron más los parches ricos que los pobres, permanecieron más tiempo y sacaron más presas de los parches ricos y su GUT no varió significativamente entre parches. Sin embargo, los resultados no coincidieron con el efecto esperado ante el cambio de los costos de traslado. Como resultado del aumento en los costos de traslado, no se incrementó significativamente el tiempo de permanencia en los parches, su aceptación, ni el GUT, y el número de presas incluso cayó ligeramente.

Una posible explicación de estos resultados es que la calidad del ambiente no cambió lo suficiente como para que el efecto se evidenciara. De hecho, si los animales ajustan su tasa de respuesta al requerimiento de razón de los programas correspondientes, es posible que la calidad del hábitat no se haya visto alterada. Otra posibilidad es que los animales no hayan entrado en contacto con el cambio en el costo de traslado, ya que el número de sesiones fue relativamente corto y durante cada sesión el número de parches activados fue relativamente bajo.

Dado que el objetivo de este trabajo era validar la preparación experimental y fijar los parámetros para usar en experimentos posteriores, es importante reflexionar acerca de los factores que pudieron dificultar la presentación del efecto esperado. En primer lugar, resulta necesario analizar el número total de presas obtenidas durante cada sesión y los tiempos de traslado promedios en cada condición, para determinar si el cambio de RV5 a RV10 sí constituyó un empobrecimiento del hábitat. Si esto fuera cierto, existen dos posibles soluciones para los experimentos futuros: cambiar de forma más drástica el valor de los programas de razón, por ejemplo RV5 y RV20, o utilizar programas de intervalo fijo como lo hicieron Abarca, Fantino e Itos (1985) y Lea (1979). El uso de programas de intervalo durante el tiempo de traslado tendría la ventaja de que el animal experimentaría una disminución en el tiempo disponible en los parches (ya que el tiempo de la sesión es fijo), independientemente de su conducta, lo que facilitaría que los animales entren en contacto con las variaciones en el ambiente.

El uso de programas de intervalo fijo durante la etapa de traslado tendría una ventaja adicional. Durante la observación de los animales se notó que, al igual que en el

experimento anterior, la carrera de respuesta de los animales durante el programa RV parecía dar lugar a rechazos “accidentales”, en los que los animales no se percataban de que el parche había sido presentado y cancelaban el parche. El patrón típico de respuesta de los animales ante programas de intervalo fijo, podría contribuir a evitar este efecto de inercia de la respuesta.

A partir de este experimento podemos concluir que la preparación experimental utilizada es una buena simulación de una situación de forrajeo en parches, pero aún es necesario realizar algunas modificaciones para replicar el efecto del costo de traslado sobre la explotación de parche.

PROPUESTA EXPERIMENTAL

Se proponen dos series de experimentos para cumplir con los objetivos planteados anteriormente.

SERIE A

Objetivo: Analizar el efecto de variar el número de parches disponibles sobre la elección de parches y su explotación.

EXPERIMENTO 1

Pretende replicar un efecto ampliamente reportado en la literatura: el aumento de los tiempos de permanencia al interior de los parches y del número de presas obtenido ante el aumento en los costos de traslado. Además se pretende establecer grupos de comparación para los demás experimentos propuestos. Con este propósito, se utilizarán tres costos de traslado, intervalo fijo (IF) 10s, IF40” e IF160”, y se medirá el tiempo de permanencia, la cantidad de presas obtenidas y el GUT. Se utilizarán programas de intervalo fijo para propiciar, como se señaló en la discusión del experimento piloto 3, que los animales sean más sensibles a la manipulación de los costos de traslado; y se eligieron sus valores teniendo en cuenta que los animales se ajustan y discriminan adecuadamente dos intervalos cuando estos guardan una proporción de 4:1 (García-Leal, Alfaro, Díaz-Lemus, 2009). En este experimento sólo se analizará explotación de parche.

Método

Sujetos: se utilizarán 24 ratas Wistar machos y hembras, experimentalmente ingenuas, de aproximadamente tres meses de edad al inicio del experimento, con suministro de agua ad libitum y el alimento será provisto de acuerdo con una economía cerrada.

Instrumento: el experimento se llevará a cabo en cuatro cajas operantes marca MED, modelo ENV-007, cada una con un área de trabajo de 30 cm de largo x 25 cm de ancho x 21

cm de alto, conectadas como se ilustra en la Figura 23. Las características del instrumento serán las mismas que las del utilizado en el experimento piloto 3, excepto por la adición de un parche más.

El instrumento fue diseñado de modo que es posible segmentar distintos momentos del episodio de forrajeo y permite una gran flexibilidad a la hora de manipular dichos elementos. Además, hace a cada uno de los parches más discriminables al utilizar espacios diferentes para cada uno.

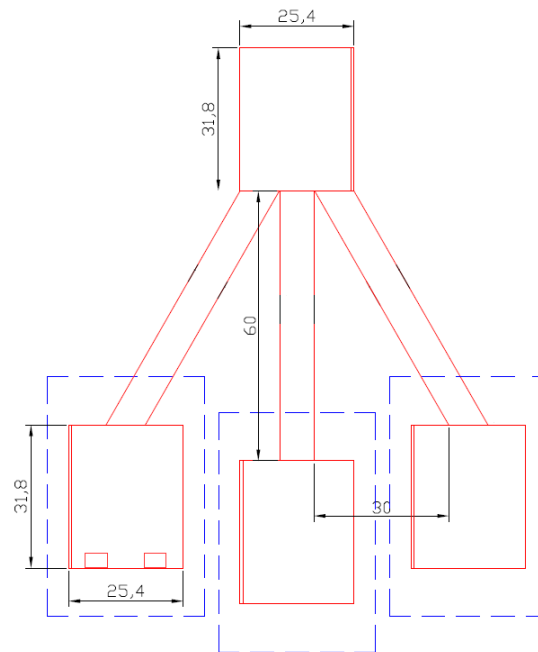


Figura 23. Instrumento compuesto por cuatro cajas operantes. La caja de la parte superior está conectada a las tres de la parte inferior mediante corredores de acrílico.

Procedimiento: se utilizará un procedimiento similar al empleado en el experimento piloto 3. Cada sesión experimental iniciará con el animal al interior de la caja de tránsito. Allí el animal deberá presionar la palanca disponible de acuerdo a un programa de razón variable, que cumplirá la función de costo de traslado (o costo de búsqueda de parches). Una vez cumplido el requisito de respuesta uno de los parches estará disponible, lo cual será señalado mediante la presentación de una luz blanca, el ruido banco del parche correspondiente y la apertura de la respectiva puerta. La presentación de los parches será aleatoria y cada uno tendrá la misma probabilidad de aparecer en cada encuentro que los

demás. El animal no podrá rechazar los parches durante este experimento, así que una vez sea presentado uno de ellos, el animal deberá ingresar a él

Al interior de los parches los animales tendrán dos palancas a su disposición, una para buscar alimento en su interior y otra para abandonarlo. En la palanca de búsqueda al interior del parche el animal deberá cumplir con un programa de razón fija progresiva para obtener alimento. En la palanca de abandono, basta una respuesta para que la compuerta se abra y el animal pueda regresar a la caja de tránsito. El programa de razón progresiva correspondiente a la búsqueda tendrá un valor inicial (2, 4, 5 y 6) para cada parche e incrementará un 25% después de la obtención de cada presa, igual que en el experimento piloto 1. El cumplimiento del requerimiento de razón da lugar a la entrega de aproximadamente 0,045g de amaranto. Cada vez que los animales abandonan los parches, éstos se reinician, de modo que, cada vez que ingresan éstos tienen los mismos valores. Una sesión terminará cuando el animal haya visitado al menos diez veces cada uno de los parches.

En este experimento se manipulará el número de parches al que son expuestos los sujetos y el costo de traslado. Se medirá el tiempo de permanencia en cada parche, el número de presas obtenidas, el intervalo entre capturas y el GUT. Además, se analizará el efecto del sexo de los sujetos sobre cada una de las variables mencionadas. Para el análisis, se considerarán los datos correspondientes a las últimas cinco sesiones de cada fase.

Diseño: para este primer experimento los sujetos serán dispuestos aleatoriamente en dos grupos, cada uno de los cuales será expuesto a un número diferente de parches. El primer grupo será expuesto a dos parches y el segundo a tres.

Los dos grupos serán expuestos a una fase de moldeamiento similar a la empleada en el experimento piloto 3. Posteriormente, se expondrán a los parches con un costo de búsqueda correspondiente a un programa IF40", que cumplirá la función de línea de base. Después de esta fase, los animales de cada grupo experimentarán bien sea un decremento en el costo de traslado a IF10" o un incremento a IF160" y, por lo tanto, un enriquecimiento y empobrecimiento del ambiente respectivamente. El orden en el que los sujetos se exponen a los cambios en el costo de traslado será contrabalanceado a lo largo de los grupos, al igual que el sexo de los sujetos y la hora del día en la que se lleva a cabo el experimento. La transición de una fase a otra se realizará después de al menos quince sesiones (ver Tabla 2).

Existirán cuatro tipos de parches. El grupo 2 se expondrá un parche con RP2 y otro con RP5, y el grupo 3 se expondrá a parches con RP2, RP4 y RP6. Los valores utilizados fueron determinados gracias al experimento piloto 1, esperando que el ambiente con dos parches y el ambiente con tres, sean relativamente igual de rentables.

En este experimento se espera que los animales que cambien de un ambiente promedio a un ambiente pobre, aumenten el tiempo de permanencia y el número de presas capturadas en cada parche, mientras que para los que cambien a un ambiente rico suceda lo contrario.

Tabla 2. *Diseño experimento 1 de la serie A*

Grupos		Fases				
		Costo de traslado				
Grupo 2- 2 Parches	4 ♂	am	Moldeamiento	IF40''	IF10''	IF160''
					IF160''	IF10''
		IF10''			IF160''	
	pm	IF160''			IF10''	
		IF10''			IF160''	
		IF160''			IF10''	
4 ♀	am	IF40''	IF40''	IF10''	IF160''	
				IF160''	IF10''	
				IF10''	IF160''	
	Pm			IF160''	IF10''	
				IF10''	IF160''	
				IF160''	IF10''	
Grupo 3- 3 Parches	4 ♂	Am	Moldeamiento	IF40''	IF10''	IF160''
					IF160''	IF10''
		IF10''			IF160''	
	Pm	IF160''			IF10''	
		IF10''			IF160''	
		IF160''			IF10''	
4 ♀	Am	Moldeamiento	IF40''	IF10''	IF160''	
				IF160''	IF10''	
	Pm			IF10''	IF160''	
				IF160''	IF10''	

EXPERIMENTO 2

Analiza el efecto de variar el número de parches disponibles sobre la elección de parches y su explotación en ambientes ricos y pobres. De acuerdo con el teorema del valor marginal se espera que los animales permanezcan durante más tiempo en cada parche en ambiente pobres que en ricos. Sin embargo, el teorema no predice la existencia de diferencias en relación al número de parches que conforman el ambiente, garantizándose que

la tasa de energía neta permanece constante. El objetivo de este segundo experimento es contrastar esta predicción del TVM.

Método

Sujetos: se utilizarán 16 ratas Wistar machos y hembras, en las mismas condiciones que en el experimento anterior.

Instrumento: se usará el instrumento descrito en el experimento 1.

Procedimiento: el procedimiento será similar al descrito en el experimento 1.

Diseño: Para este primer experimento los sujetos serán dispuestos aleatoriamente en cuatro grupos. Dos de los grupos se expondrán a un ambiente rico y otros dos a un ambiente pobre. La riqueza de los ambientes estará determinada por el costo de traslado entre parches, aplicando un programa de IF10” para el ambiente rico y de IF”160 para el ambiente pobre. En cada uno de los grupos se variará el número de parches presentes en la situación.

Los animales serán expuestos a una fase de moldeamiento igual que en el experimento anterior. Posteriormente, se expondrán a las condiciones que se ilustran en la Tabla 3. Al igual que en el experimento anterior, el tránsito de una fase a otra se realizará después de por lo menos quince sesiones en cada condición.

Tabla 3. *Diseño experimento 2 de la serie A.*

		Fases		
Ambiente Rico	Grupo 1	Moldeamiento	2 parches	3 parches
	Grupo 2		3 parches	2 parche
Ambiente pobre	Grupo 3		2 parches	3 parches
	Grupo 4		3 parches	2 parche

En cada ambiente los parches estarán dispuestos de la misma forma que en el experimento anterior: en la situación con dos parches, RP2 y RP5, y en la situación con tres, RP2, RP4 y RP6. Como se mencionó antes, se espera con esto que la tasa promedio de energía ofrecida por los ambientes sea igual, y por tanto tengan el mismo valor marginal.

EXPERIMENTO 3

Analiza el efecto de la presentación simultánea de los parches, con el fin de evaluar el establecimiento de preferencias entre parches a partir de un primer entrenamiento con presentación secuencial. La literatura tradicional de elección asume que cuando existen múltiples alternativas, el animal establece preferencia respecto a las mismas. Por otro lado, en el área de forrajeo se asume que cada parche tiene una rentabilidad específica, de acuerdo a la cual los animales lo aceptan o rechazan. Además, los modelos de presa-parche predicen que los animales ordenan los tipos de parche disponibles en una escala de acuerdo a su rentabilidad. Sin embargo, no es posible afirmar que un parche es preferido sobre otro, ya que la presentación de los mismos no es simultánea. El presente experimento evalúa la preferencia de parches mediante un procedimiento de presentación simultánea posterior a un entrenamiento con presentación secuencial, como se ha llevado a cabo en los experimentos anteriormente descritos.

Método

Sujetos: se utilizarán cuatro ratas Wistar machos y hembras, en las mismas condiciones a las del experimento 1.

Instrumento: se usará el instrumento descrito en el experimento 1.

Procedimiento: el procedimiento será similar al descrito en el experimento 1, excepto que, durante la fase de encuentro simultáneo de parches, una vez cumplido el requisito del intervalo fijo en el componente de traslado, los tres parches estarán disponibles simultáneamente. El costo de traslado utilizado será de IF40”.

Diseño: todos los sujetos serán expuestos a una fase de moldeamiento igual que en los experimentos previos. Posterior a ésta, serán entrenados en una situación idéntica a la línea base del grupo 2 del experimento 1 (tres parches). Finalmente se intercalarán ensayos de elección con encuentro simultáneo (elección libre) con los ensayos de encuentro secuencial (elección forzada). La variable manipulada será entonces la forma de presentación de los parches y se analizará el número de veces que cada parche es visitado durante los ensayos simultáneos.

SERIE B

Objetivo: analizar el efecto de variables diferentes a la tasa neta de energía que provee un parche sobre su explotación. En la serie B todos los experimentos tendrán ambientes con sólo dos parches disponibles.

EXPERIMENTO 1

Estudia el efecto de la forma de presentación de las presas al interior de un parche sobre su elección y explotación. En este caso la proporción entre los costos de búsqueda y la ganancia obtenida será igual en los parches. Sin embargo, su distribución temporal será diferente. De acuerdo a los modelos de optimización, la elección y explotación debería ser igual para los dos parches.

Método

Sujetos: se utilizarán ocho ratas Wistar machos y hembras, en las mismas condiciones a las del experimento 1 de la serie A.

Instrumento: se usará el instrumento descrito en experimentos anteriores.

Procedimiento: el procedimiento será similar al descrito en el experimento 1. Se utilizará un costo de traslado de IF40". La probabilidad de encuentro de cada parche será de 0.5.

Diseño: los sujetos estarán dispuestos aleatoriamente en dos grupos. Uno de ellos será expuesto a dos parches con RP2, y el otro a dos parches: uno con RP2, que entrega 0.045g de amaranto cada vez que el requisito de respuesta es cumplido, igual que en los experimentos anteriores, y otro en el que el animal debe cumplir con dos requisitos de la razón para recibir el doble de reforzador. Es decir que, por ejemplo, en el primer parche el animal deberá dar dos respuestas para obtener una presa, y luego, tres para recibir de nuevo una presa; en el segundo parche deberá dar cinco respuestas consecutivas para obtener al final dos presas.

EXPERIMENTO 2

Explora el efecto de la presencia de distintas fuentes de alimento al interior de un parche sobre su explotación.

Método

Sujetos: se utilizarán ocho ratas Wistar machos y hembras, en las mismas condiciones a las del experimento 1 de la serie A.

Instrumento: se usará el instrumento descrito en el resto de experimentos.

Procedimiento: el procedimiento será similar al descrito en el experimento 1. Se utilizará un costo de traslado de IF10". La probabilidad de encuentro de cada parche será de 0.5.

Diseño: los sujetos estarán dispuestos aleatoriamente en dos grupos. Uno de ellos será expuesto a dos parches con RP2, y al otro se le presentarán dos parches: uno con RP2, idéntico al utilizado para el grupo 1 del experimento 1; y uno que contiene dos palancas acopladas, que simulan distintos tipos de presas, y que ofrecen un programa de RP2, igual que en el otro parche. De esta forma, el animal puede responder en una sola de las palancas o alternar entre ambas, pero el requisito para obtener la primera presa serán dos respuestas, y para la segunda tres, independientemente de en cuál palanca responda. La variable manipulada será entonces, el número de fuentes de alimento al interior del parche, la variable dependiente la explotación del parche, medida en términos del tiempo de permanencia, el número de presas obtenido y el GUT.

EXPERIMENTO 3

Analiza el efecto del riesgo predatorio sobre la explotación de parche. Aunque esta variable ha sido estudiada anteriormente, este es un aspecto de los parches que afecta su elección y explotación, y que no está relacionado directamente con la tasa de energía neta. Además, lo común en la literatura ha sido presentar un parche con riesgo y uno sin él, encontrando que los animales evitan entrar al parche riesgoso. En este experimento los dos parches tendrán riesgo predatorio con una misma probabilidad.

Método

Sujetos: se utilizarán cuatro ratas Wistar machos y hembras, en las mismas condiciones a las del experimento 1 de la serie A.

Instrumento: se usará el instrumento descrito en el experimento 1 de la serie A.

Procedimiento: el moldeamiento y el procedimiento experimental serán similares al descrito en los demás experimentos. El costo de traslado empleado será IF40”.

Diseño: los sujetos serán expuestos a una primera fase con costo de traslado IF40” y dos parches con RP2 y RP5 respectivamente. Posteriormente, se introducirá una descarga eléctrica en ambos parches con una probabilidad de 0.1 cada vez que obtiene una presa. El diseño se ilustra en la Tabla 4.

Tabla 4. Diseño experimento 3 de la serie B.

	Fases	
	Costo IF40”	Costo IF40”
Moldeamiento	Parches: RP2 y RP5	Parches: RP2 y RP5
	Sin choque (15 sesiones)	Con choque (15 sesiones)

REFERENCIAS

- Abarca, N., Fantino, E. y Itos, M. (1985). Percentage reward in an operant analogue to foraging. *Animal Behaviour*, *33*, 1096-1101.
- Alonso, J.C., Alonso, J.A., Bautista, L.M., y Muñoz-Pulido, R. (1995). Patch use in cranes: a field test of optimal foraging predictions. *Animal Behaviour*, *49*, 1367-1379.
- Amano, T., Ushiyama, K., Fujita, G., y Higuchi, H. (2006). Foraging Patch Selection and Departure by Non-Omniscient Foragers: A Field Example in White-Fronted Geese. *Ethology*, *112*, 544-553
- Arcis, V. y Desor, D. (2003). Influence of environment structure and food availability on the foraging behaviour of the laboratory rat. *Behavioural Processes*, *60*, 3, 191-198.
- Begon, M., Townsend, C. y Harper J. (2006). Ecology: from individuals to ecosystems. Cuarta edición. Oxford: Blackwell Publishing.
- Brown, J.S. (1999). Vigilance, patch use and habitat selection: Foraging under predation risk. *Evolutionary Ecology Research*, *1*, 49-71.
- Burger, O., Hamilton, M.J., y Walker, R. (2005). The prey as patch model: optimal handling of resources with diminishing returns. *Journal of Archaeological Science*, *32*, 1147-1158.
- Chapman, J. y Reiss, M. (1999). Ecology: principles and applications. Segunda Edición. Cambridge: Cambridge University Press.
- Charnov, E. L. (1976). Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical population biology*, *9*. 129-136.
- Charnov, E.L. y Orians, G.H. (1973). Optimal foraging: some theoretical explorations, Manuscript, Department of Biology, University of Utah, Salt Lake City, Utah.
- Collier, G. y Johnson, D. F. (2004). The paradox of satiation. *Physiology & Behavior*, *82*, 1, 149-153.

- Cuthill, I.C., Kacelnik, A., Krebs, J.R., Haccou, P. y Iwasa, Y. (1990). Starlings exploiting patches: the effect of recent experience on foraging decisions. *Animal Behaviour*, 40, 4, 625-640.
- Endler, J.A. (1986). Natural selection in the wild. Princeton: Princeton University Press.
- Fantino, E. (1991). Behavioral ecology. En: Iversen y Lattal (eds.), *Experimental analysis of behavior, Part 2*. Amsterdam: Elsevier science.
- Fanselow, M.S., Lester, L.S., y Helmstetter, F.J. (1988). Changes in feeding and foraging patterns as an antipredator defensive strategy: a laboratory simulation using aversive stimulation in a closed economy. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 50, 361-374.
- García-Leal, O., Alfaro, L. y Díaz-Lemus, C. (2009). Discriminación de fuentes de control temporal en programas de reforzamiento de intervalo. *Revista Colombiana de Psicología*, 18, 2, 177-190.
- Hanson, J. y Green, L. (1989). Foraging decisions: patch choice and exploitation by pigeons. *Animal Behaviour*, 37, 6, 968-986.
- Hedrick, P.W. y Murray, E. (1983). Selection and measures of fitness. En: M. Ashburner, H.L. Carson y J.N. Thompson (Eds.), *The genetics and biology of Drosophila (vol. 3)*, pp. 61-104. London: Academic Press.
- Hull, D.L. (1981). Units of evolution: a metaphysical essay. En: U.L. Jensen y R. Harré (Eds.), *The philosophy of evolution*, pp. 23-44. Brighton: Harvester Press.
- Kamil, A. C., Yoerg, S. I. y Clements, K. C. (1988). Rules to leave by: patch departure in foraging blue jays. *Animal Behaviour*, 36, 3, 843-853.
- Klopfer, P. y Podos, J. (1998). Behavior ecology. En: Greenberg y Haraway, *Handbook of comparative psychology*.
- Krebs, J., y Davies, N. (1993). *An introduction to behavioural ecology*. Tercera edición. Oxford: Blackwell Publishing.
- Krebs, J.R., Ryan, J.C. y Charnov, E.L. (1974). Hunting by expectation or optimal foraging? A study of patch use by chickadees. *Animal Behaviour*, 22, 4, 953-964.
- Lea, S. (1979). Foraging and reinforcement schedules in the pigeon: optimal and non-optimal aspects of choice. *Animal Behaviour*, 27, 875-886.

- Mayr, E. (1997). What questions does ecology ask? This is biology: the science of the living world. Cambridge, Massachusetts: Belknap press of Harvard University.
- Mellgren, R. L., Misasi, L. y Brown, S. W. (1984). Optimal foraging theory: Prey density and travel requirements in *Rattus norvegicus*. *Journal of Comparative Psychology*, 98, 2, 142-153.
- Pyke, G. H. (1984). Optimal foraging theory: a critical review. *Annual Review of Ecology & Systematics* 15, 523-575.
- Shettleworth, S. (1988). Foraging as operant behavior and operant behavior as foraging: what have we learned? En: G. Bower (Ed.), *The psychology of learning and motivation: Advances in research and theory* (Vol. 22, pp. 1-49). New York: Academic Press.
- Sober, E. (1984). Fact, fiction and fitness: A replay to Rosenberg. *The Journal of Philosophy*, 80, 457-473.
- Stephens, D. y Krebs, J. (1986). *Foraging Theory*. Princeton: Princeton University Press.
- Stiling, P. (1992). *Ecology: theories and applications*. Segunda edición. New Jersey: Prentice Hall.
- Winterrowd, M. F. y Devenport, L. D. (2004). Balancing variable patch quality with predation risk. *Behavioural Processes*, 67, 1, 39-46.