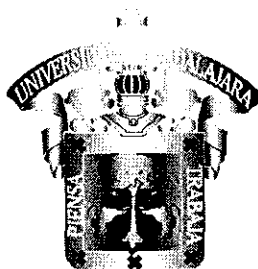


UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA
CENTRO UNIVERSITARIO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y
AGROPECUARIAS
CENTRO DE ESTUDIOS E INVESTIGACIONES EN COMPORTAMIENTO



ANÁLISIS EXPERIMENTAL DEL EFECTO DEL COSTO DE TRASLADO Y EL
NÚMERO DE PARCHES EN UNA SIMULACIÓN OPERANTE DE BÚSQUEDA
DE ALIMENTO

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

PRESENTA

MARYED ROJAS LEGUIZAMÓN

DIRECTOR: DR. ÓSCAR GARCÍA-LEAL
COMITÉ: DR. CRISTIANO VALERIO DOS SANTOS

Guadalajara, Jalisco

Julio de 2013

AGRADECIMIENTOS

Agradezco especialmente a Gloria Franco, Adriana Quezada, Jonathan Buriticá, Hugo Vélez, Rocío Palomares, Gabriel Velázquez y Elier Jáuregui por su colaboración corriendo mi largo experimento.

A Luis Alfaro, Alejandro Macías y Jonathan Buriticá, por su contribución durante el proceso de la elaboración de este documento.

Agradezco también al duro trabajo de mis tutores Óscar García-Leal y Cristiano Valerio y las aportaciones de aquellos que en discusiones y cafés contribuyeron a mi trabajo, Felipe Cabrera, Carlos Flores, Carlos Torres y Rosalva Cabrera.

A Natalia, Nataly, Wilcen, Cristina, Marina, Rebeca, Hugo, Fanny y a todos los amigos que hicieron que México se convirtiera poco a poco en un segundo hogar. Pero ante todo, gracias a mi familia y a Luis, sin su apoyo no habría sido posible.

También 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 23785

ÍNDICE

RESUMEN	1
INTRODUCCIÓN	2
La conducta de forrajeo o búsqueda de alimento	3
Modelos de la ecología conductual para el estudio del forrajeo	5
Estudio experimental del forrajeo en un ambiente compuesto por parches.....	12
OBJETIVO DEL PROYECTO	25
EXPERIMENTO 1	27
Método.....	28
Resultados	33
Discusión	45
EXPERIMENTO 2	49
Método.....	50
Resultados	52
Discusión	60
EXPERIMENTO 3	65
Método.....	66
Resultados	68
Discusión	76
DISCUSIÓN GENERAL	81
REFERENCIAS	93
ANEXOS	98

RESUMEN

El presente trabajo analiza el efecto del costo de traslado y el número de alternativas en un situación de forrajeo con parches. Para esto se diseñó una simulación operante de forrajeo en la cual los costos de traslado se manipularon empleando programas de intervalo fijo y los parches empleando programas de intervalo progresivo. En el primer experimento, todos los sujetos se expusieron a dos costos de traslado (IF40 e IF160), y a la mitad de ellos se les expuso a dos tipos de parche (rico y pobre) y a la otra mitad a tres (rico, intermedio y pobre). En el segundo experimento, se expuso a los animales a las combinaciones binarias de los tres parches empleados en el primer experimento y luego a una situación con tres parches; en este caso el costo de traslado difirió entre grupos. Por último, en el tercer experimento, los sujetos se expusieron a dos costos de traslado, pero se programó el mismo número de visitas a cada parche en todas las sesiones, de manera que éste no afectara la tasa de ganancia promedio en el ambiente. En general, las predicciones del Teorema del Valor Marginal acerca del efecto del costo de traslado y del tipo de parche sobre la explotación al interior de los parches fueron corroboradas; también se corroboró el efecto de dichas medidas sobre la *giving-up-time*. Respecto al número de alternativas, éste no tuvo efectos en la manipulación entre grupos, pero tuvo algunos efectos en la manipulación intra-sujeto. Los resultados se discuten a la luz de la teoría del forrajeo óptimo y se consideran propuestas moleculares que dan cuenta de la ejecución de los sujetos en situaciones de forrajeo sin asumir sensibilidad de los sujetos a las tasa de ganancia a largo plazo.

Palabras clave: forrajeo en parches, costo de traslado, número de alternativas.

INTRODUCCIÓN

Las estrategias desplegadas por los organismos en la búsqueda de alimento, lo que comúnmente se conoce como forrajeo, han sido de gran interés para los investigadores de distintas áreas, ya que son esenciales para la supervivencia de los animales y consumen buena parte de su tiempo (Stephens, Brown e Ydenberg, 2007). Para animales como las aves, por ejemplo, que no pueden almacenar energía en sus cuerpos, las estrategias que sigan para la búsqueda de alimento, la información que recaben del ambiente, el tipo y la cantidad de comida que consuman y la cantidad de energía que gasten en obtenerla determinará si viven o no el día siguiente.

Algunas de las disciplinas que han confluído en su interés por el estudio de la búsqueda de alimento son la ecología, la etología, la economía, y la psicología. Específicamente, la ecología conductual se ha interesado por estudiar las relaciones entre la conducta que los organismos exhiben y su ecología (Klopfer y Podols, 1998), poniendo especial énfasis en el estudio de la funcionalidad de la conducta en el sentido que Niko Tinbergen sugiere (Krebs y Davies, 1993). La conducta es concebida, desde este punto de vista, como una herramienta básica que permite a los organismos incrementar su *fitness* o eficacia biológica (Krebs y Davies, 1993). De esta manera, la conducta de forrajeo al ser un producto de la selección natural, se asume, debería ser óptima.

Por otro lado, la psicología, particularmente el análisis experimental de la conducta, se ha interesado por estudiar las variables que determinan las estrategias de búsqueda que despliegan los animales y los procesos psicológicos implicados en ellas. Las preguntas que pretende responder no tienen que ver con supuestos de optimización sino con cómo distintas variables ambientales presentes en una situación determinan la conducta de los

organismos, y en este sentido se han preocupado por la adaptación de los organismos a un entorno y momento particular, por medio del aprendizaje, y no por la adaptación de la especie, lo cual tradicionalmente se ha ligado a conductas relativamente estereotipadas (Timberlake y Silva, 1995)

De acuerdo con Fantino (1991), estas dos disciplinas han coincidido en su forma de abordar dicho problema en cuatro aspectos principales: 1) ambas otorgan una gran importancia al ambiente en sus explicaciones, 2) las dos hacen énfasis en el organismo completo (como un todo), 3) su compromiso con la evaluación empírica y 4) una preocupación por lograr una alta validez externa. En dicha interacción, un aporte importante de la psicología al estudio de la búsqueda de alimento ha sido el uso de técnicas operantes como herramientas metodológicas confiables para el estudio experimental de la conducta; mientras que, por su parte, la ecología conductual ha aportado modelos teóricos y predicciones sensibles de evaluación cualitativa y cuantitativa.

La conducta de forrajeo o búsqueda de alimento

El forrajeo comprende todas las actividades que los organismos realizan para proveerse de alimento. Dichas actividades se han clasificado en grandes categorías o etapas para facilitar su análisis: búsqueda, encuentro, elección, manipulación y consumo (Stephens y Krebs, 1986).

La *búsqueda* se refiere a todas las conductas que los animales exhiben antes de encontrar una *presa*, como en este contexto se llama a cada ítem discreto de alimento que puede consumir un animal. La búsqueda implica actividades como desplazarse y explorar el ambiente y requiere que el animal sea capaz de reconocer a sus potenciales presas en el

momento en el que se tope con ellas. Una vez el animal encuentra el alimento, puede elegir aventurarse a su captura o proseguir en búsqueda de nuevas presas. En el primer caso, esto da inicio a la etapa de *manipulación* de la presa, lo que incluye actividades como acechar a la presa, perseguirla, cazarla o despellejarla, etc. De este modo, la manipulación es entendida como el conjunto de conductas que se presentan entre el encuentro de la presa y su consumo. Por último, el animal *consume* la presa.

Sin embargo, de acuerdo con algunas propuestas teóricas (Charnov, 1979), las presas no se encuentran distribuidas uniformemente a lo largo de todo su territorio sino que existen zonas del ambiente densamente pobladas de presas, delimitadas por 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*, y a las áreas de tránsito entre parches en las cuales no hay presas se le conoce como *zonas de traslado* (Shettleworth, 1988). De esta manera, es posible definir *ambiente o hábitat*, como el conjunto de parches y de zonas de traslado en las que el animal explora en busca de su alimento. Considerando este planteamiento, el ciclo del forrajeo tendría etapas adicionales, relacionadas con la configuración de parches. El episodio de forrajeo iniciaría con un traslado entre parches, eventualmente el animal encontraría un parche al que podría ingresar o no (elección de parche), en el interior del parche ocurriría la secuencia descrita anteriormente (búsqueda, manipulación y consumo de presas), y finalmente el animal debería abandonar el parche actual e iniciar un nuevo episodio.

Modelos de la ecología conductual para el estudio del forrajeo

Como se mencionó anteriormente, desde la ecología conductual se han desarrollado modelos teóricos para dar cuenta de la conducta de forrajeo. Uno de los modelos teóricos más importantes en la ecología conductual para aproximarse a los fenómenos de forrajeo ha sido la teoría del forrajeo óptimo (TFO). En general, la TFO supone que el éxito reproductivo de un organismo depende en alguna medida de su conducta mientras forrajea y que existen algunos componentes heredados en dicha conducta. Específicamente, la TFO supone que: (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 (Charnov y Orians, 1973).

La idea central de la TFO es que para ser óptimos durante el forrajeo, los animales deben maximizar la tasa promedio de energía ingerida a largo plazo, lo que se logra gastando la menor cantidad de energía o tiempo posible para obtener la mayor cantidad de energía (Pyke, 1984). Entre otras cosas, la TFO ha tenido un gran éxito debido a que proporciona un marco teórico general que ha permitido formular hipótesis precisas susceptibles de contrastación y ha sido de gran valor heurístico en el área.

En el marco de la TFO 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 (Stephes y Krebs, 1986).

Modelos de presa

Los modelos de presa, o modelos de selección de dieta, predicen la probabilidad de que un forrajeador ataque un tipo de presa, una vez encontrada, a partir de los supuestos básicos de la TFO (Charnov y Orians, 1973). 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 el animal conoce todos los parámetros del ambiente, como los costos de búsqueda, las tasas de encuentro de presas, 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 rentabilidad, la cual es definida como la tasa de energía obtenida sobre el tiempo de manipulación por ataque.
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 ganancia, y no de su tasa de encuentro (Stephens y Krebs, 1986).

En general, la mayoría de predicciones de los modelos de presa han sido corroboradas (Charnov y Orians, 1973; Hanson y Green, 1989a; Lea, 1979).

Modelos de parche

Los modelos de parche, también derivados de la TFO, predicen el momento en el que un forrajeador tendría que abandonar un parche dadas las características del ambiente.

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. La función de ganancia es aquella que describe la cantidad de presas que puede obtener un forrajeador permaneciendo un determinado tiempo en el parche. Se asume además, que los

parches son descritos por una función negativamente acelerada, debido a que la tasa de ganancias en un parche decae con el tiempo. Las Figuras 1, 2 y 3 ejemplifican funciones de ganancia.

4. El animal tiene completa información sobre la situación de forrajeo.
5. El animal puede abandonar un parche en cualquier momento.

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 un parche. En este caso, la energía ganada durante la estadía en el parche incrementa a medida que el animal permanece en el parche buscando alimento. Sin embargo, las presas al interior de un parche no son ilimitadas sino que pueden agotarse por múltiples factores, entre ellos, la propia explotación del forrajeador, así que después de cierto tiempo dichas ganancias decaen (Charnov, Orians y Hyatt, 1976). 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 previo a tener acceso a ella –antes-, en los modelos de parche el animal elige una vez está en el interior del parche –durante- (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 básica 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, su valor marginal (Krebs, Ryan y Charnov, 1974). Entonces, 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 este modelo son los mismos que los descritos anteriormente.

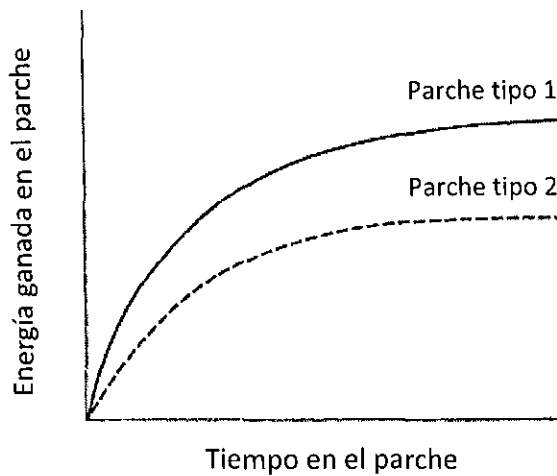


Figura 1. Función de ganancia que describe la energía ingerida en función del tiempo gastado en un parche de cada tipo. Se asume que la función es negativamente acelerada y tiende a una asintota. Adaptada de Charnov (1976).

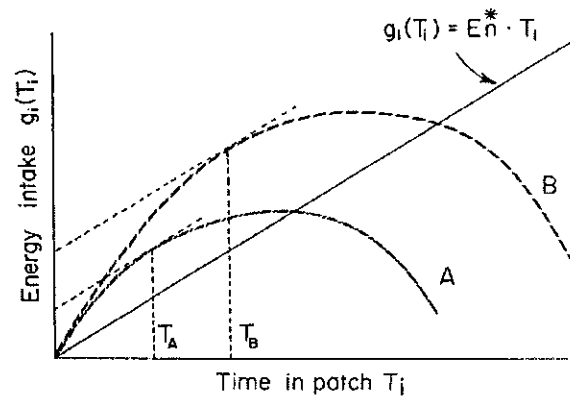


Figura 2. Uso óptimo de un hábitat con dos parches (A y B). La función $g_i(T_i)$ describe el promedio del hábitat. El tiempo óptimo de permanencia en cada parche (T_A y T_B) se encuentra construyendo la tangente de cada curva que es paralela a $g_i(T_i)$. Tomado de Charnov (1976).

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, 1989b).
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 (Hanson y Green, 1989; Stephens y Krebs, 1986).
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.

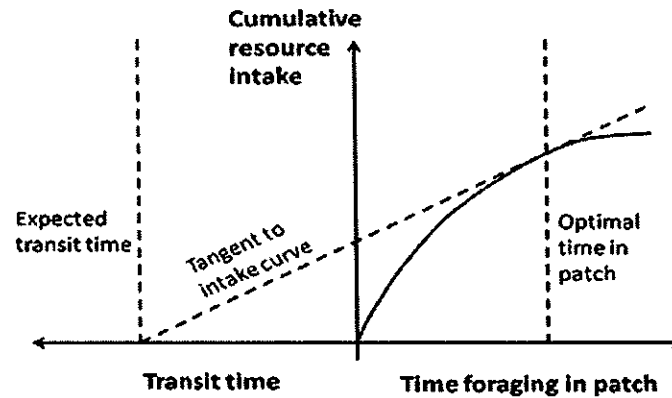


Figura 3. Tiempo de permanencia óptimo en un ambiente con parches de un solo tipo.

Adicionalmente, se ha propuesto que el intervalo entre capturas refleja la tasa de ganancia de un parche mientras el animal forrajea en él. Asumiendo que en el momento en el que el animal abandona un parche, la tasa de ganancia en éste ha decaído por debajo de la tasa promedio del hábitat, el intervalo entre la última captura y el momento de abandono, llamado *Giving-up time* (GUT) sería un indicador de la tasa ganancia promedio del hábitat (Charnov y Orians, 1973; Krebs, Ryan y Charnov, 1974). A partir de esto se puede predecir que:

4. El GUT será constante para todos los tipos de parche de un hábitat (Krebs, Ryan y Charnov, 1974).
5. El GUT debería ser menor en hábitats ricos que en pobres (Krebs, Ryan y Charnov, 1974).

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 presas (Hanson y Green, 1989b). 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, o cómo explotarlo. Los supuestos y predicciones respecto a la elección de parche en este tipo de modelos son una extensión de los supuestos de los modelos de presa a esta situación, mientras que respecto a la permanencia en el parche retoman los supuestos y predicciones de los modelos de parche.

Estudio experimental del forrajeo en un ambiente compuesto por parches

Ecólogos y psicólogos han evaluado empíricamente las predicciones de la teoría del forrajeo óptimo en un ambiente compuesto por parches, y específicamente del TVM. Los ecólogos han empleado tanto procedimientos de campo como experimentales y en general se han dedicado a la contrastación del TVM y a dar una justificación ecológica de la ejecución de los animales. Los psicólogos en general, han favorecido el uso de técnicas operantes que pretenden simular las principales características de una situación de forrajeo,

y además de la contrastación de modelos se han preguntado por los mecanismos por los cuales los animales llegan a soluciones óptimas.

Una de las principales predicciones del TVM es que cuando el forrajeador se encuentre en un ambiente con distintos tipos de parches, la explotación de estos dependerá de sus funciones de ganancia. De esta manera, se espera que los animales permanezcan más tiempo y extraigan más presas en los parches más ricos, es decir, en aquellos que entreguen más presas por unidad de tiempo, que en parches pobres. Varios estudios han corroborado dicha predicción. Por ejemplo, Krebs, Ryan y Charnov (1974) realizaron un experimento con herrerillos en el que simularon dos ambientes compuestos por parches ricos, medios y pobres. Los parches consistían en ramas de árboles artificiales con pequeños contenedores de alimento. En uno de los ambientes los parches ofrecieron 1, 3 y 6 presas (pobre) respectivamente; en el otro, contenían 3, 6 y 12 (rico). En efecto, los animales permanecieron más tiempo en cada visita en los parches ricos que en los pobres. Adicionalmente, se encontró que manipular la riqueza del hábitat variando el tipo de parches que lo componen afectó el tiempo de permanencia, siendo éste mayor en el ambiente que presentaba la combinación más pobre de parches (1, 3 y 6) que en el rico. También corroboraron las predicciones respecto al GUT ya que éste fue mayor en el ambiente pobre que en el rico, pero no varió entre parches de un mismo ambiente.

Otros estudios que evaluaron la explotación del parche dependiendo de su riqueza, fueron los realizados por Lima en 1983 y 1984. En estos estudios, se expuso a pájaros carpinteros a ambientes compuestos por parches simulados con troncos delgados con agujeros que podían contener semillas. En el primer estudio se manipuló el tipo de parches presentado, variando el número de semillas dispuesto en los agujeros. En el segundo se expuso a los animales a tres tipos de ambiente, cada uno con dos tipos de depósitos: con

comida y sin comida. Los ambientes diferían entre sí por la cantidad de comida que contenían los depósitos con comida (24, 12, o 6 semillas). En ambos estudios se encontró que los pájaros carpinteros pasaron más tiempo en los parches más ricos que en los pobres. Adicionalmente, en el segundo estudio se encontró que solo la permanencia en los parches sin comida se incrementó cuando la cantidad de comida en los parches con comida fue menor.

También Valone (1991) reportó el efecto de la riqueza del parche sobre la explotación de parches en palomas en un estudio en el que manipuló la distribución de parches en un ambiente compuesto por seis parches con distintas cantidades de alimento. En éste los parches consistieron en bandejas que podían contener 0.25, 0.50, 0.75, 1, 1.25 y 1.5 gramos de semillas de milo.

En estudios con dos tipos de garcetas (comunes y níveas) también se encontró una relación entre la densidad de presas en un parche y el tiempo de forrajeo y el número de visitas a un parche, en el sentido predicho por el TVM (Katz, Abramsky, Kotler y Rosenzweig, 2013; Master, Leiser, Bennett, Bretsch y Wolfe, 2005).

Por otro lado, Marschall, Chesson y Stein (1989) evaluaron el tiempo de residencia, el número de presas y el GUT en peces branquiazules. El número de presas obtenido en cada visita correlacionó positivamente con la densidad inicial de presas en el parche y negativamente con el GUT. Sin embargo, el efecto no fue el esperado sobre el tiempo de residencia.

Por último, Johnson y Collier (1991) estudiaron la relación entre la tasa de alimentación y la explotación de parches empleando una simulación operante de forrajeo con ratas. Los autores introdujeron a ratas en cajas operantes con tres palancas, una simulando el traslado entre parches con un programa RF5 y las otras simulando parches

mediante un programa de intervalo fijo. Además, se manipuló el valor del intervalo fijo empleado y el tamaño del alimento entregado. Los resultados mostraron que las ratas obtuvieron más reforzadores (presas) y permanecieron más tiempo en el parche que ofrecía la mayor tasa de captura de presas en todas las condiciones.

Estos resultados no son sorprendentes ya que en general son congruentes con la ley de igualación propuesta por Herrnstein (1970). Dicha ley plantea que en una tarea de elección con programas concurrentes los animales tienden a igualar su tasa de respuesta en una alternativa con la tasa de reforzamiento de la misma. Aunque los procedimientos de elección simultánea son diferentes a la elección secuencial implicada en las situaciones de forrajeo, estos hallazgos tienen una dirección similar.

Otra predicción importante del TVM es que variar la tasa de energía ofrecida a largo plazo en un ambiente afectará la explotación de los parches. Específicamente, predice que en ambientes más pobres, los animales tenderán a explotar más exhaustivamente los parches que lo componen, incrementando su tiempo de permanencia y el número de presas obtenidas en cada visita. También se predice que variar la riqueza del hábitat afectará el GUT, siendo mayor en ambientes más pobres.

Dicha predicción se ha corroborado cuando se ha modificado la riqueza de los parches que componen el hábitat, como en los estudios de Krebs, Ryan y Charnov (1974) y de Lima (1984) que se describieron anteriormente. Sin embargo, la mayoría de los estudios que han explorado el efecto de manipular la tasa de ganancia del ambiente sobre la explotación de parche han 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 comparable entre sí la ejecución en cada ambiente.

En general, las predicciones del TVM han recibido apoyo parcial en estudios no experimentales en situaciones de campo. Por ejemplo, Alonso, Alonso, Bautista y Muñoz-Pulido (1995) estudiaron a un grupo de grullas forrajando en una zona en la que se encontraban varias granjas y en las que había cultivos de cereal, maíz y girasol. Los investigadores encontraron que las grullas permanecieron más tiempo en los parches ricos que en los parches pobres, como predice el TVM. Sin embargo, las variaciones en la riqueza del ambiente solo tuvieron efecto sobre los parches pobres. Cuando la calidad del ambiente disminuyó los animales incrementaron el tiempo de permanencia en dichos parches y cuando ésta aumentó los visitaron menos. En general, estos datos apoyan las predicciones del TVM respecto al efecto de parche y respecto a que el costo de traslado afecta la explotación de los parches. De acuerdo con el TVM las variaciones en los costos de traslado deberían afectar la explotación de los dos parches por igual. Los autores proponen que sus resultados podrían deberse a una sobre-abundancia de los parches ricos y los datos podrían entonces reflejar un efecto techo en dichos parches. Sin embargo, cabe mencionar que este hallazgo es congruente con un modelo de presa-parche ya que éste sí predice que el aumento en los costos de búsqueda afectará diferencialmente ambos 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*) forrajando 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 el tiempo de permanencia en los parches, la frecuencia de las visitas y los GUDs (*giving-up densities*, la densidad de presas en el parche en el momento del abandono; las predicciones sobre este indicador son análogas a las del GUT). Los animales explotaron más los parches más rentables, aunque no los visitaron más

frecuentemente 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.

Otros estudios en los que se manipuló el costo de traslado se han realizado en el laboratorio simulando un ambiente natural. Por ejemplo, Mellgren, Misasi y Brown (1984) evaluaron los efectos de la densidad de presas y los requerimientos de traslado sobre la elección de parche en ratas. En este caso, se emplearon plataformas elevadas, arriba de las cuales se encontraba el alimento escondido entre arena, para representar los parches. La densidad de presas se manipuló variando el número de trozos de comida en cada parche y los requerimientos de traslado variando la altura de las plataformas. Los autores encontraron que la explotación de los parche -el tiempo de permanencia, el número de piezas de comida consumidos y GUD- variaron en función de los costos de traslado como sugiere el TVM.

En una situación seminatural, Tome (1988) estudió la conducta de forrajeo de patos rubicundos en un acuario con bandejas de madera (simulando parches), que contenían presas con una distribución irregular. En uno de sus experimentos evaluó el efecto del costo de traslado incrementando la distancia entre los parches y encontró que tanto el tiempo de permanencia como el número de presas obtenido en cada visita variaron en función del costo de traslado, como lo predice el TVM.

En el laboratorio, Hanson y Green (1989) exploraron el efecto de la manipulación de los costos de traslado en palomas sobre la elección (en el momento en el que se presenta el parche) y explotación de parche (momento de abandono). El procedimiento empleado en este trabajo es una adaptación y extensión a la situación de parche de la preparación propuesta por Lea (1979) para simular en un procedimiento operante de encuentros

sucesivos en una situación de elección de presa. Para simular los costos de traslado los animales debían picotear una tecla de acuerdo con un programa de razón variable. Una vez cumplido el requisito de respuesta se iluminaba una segunda tecla (en la que se simulaban los parches) tomando uno de dos colores, señalando el tipo parche presentado. El animal, en ese momento podía aceptar o rechazar el parche presentado con una respuesta sobre la tecla de parche o sobre la tecla de traslado respectivamente. Los parches fueron simulados empleando programas de razón variable progresiva con el fin de representar el agotamiento de las presas al interior de los parches. El animal podía abandonar el parche durante la fase de búsqueda en cualquier momento picoteando sobre la tecla de traslado.

Hanson y Green (1989) manipularon la riqueza del hábitat variando el costo de traslado y la probabilidad de encuentro del parche rico. Una primera predicción del modelo de presa-parche, corroborada en este experimento, es que los animales deberían explotar el parche rico en cada oportunidad que tuviesen. Otra predicción 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. La probabilidad de ingresar al parche pobre cambió gradualmente de acuerdo con la calidad del hábitat, mientras que la probabilidad de entrar al parche rico no se vio afectada. Respecto a la conducta de los animales al interior del parche, los animales explotaron más exhaustivamente cada parche, es decir, permanecieron más tiempo y obtuvieron más presas en cada parche cuando la calidad del hábitat decreció, tal como predice el TVM. En cuanto al GUT, éste tendió a ser similar entre parches como predice el TVM, pero no varió en función de la calidad del hábitat como se esperaría a partir del modelo.

Un estudio similar al anterior fue llevado a cabo por Redhead y Tyler (1988) para contrastar las predicciones del TVM. En éste, a diferencia del experimento anterior, se emplearon intervalos variables progresivos para simular el agotamiento en los parches. Los resultados de este experimento mostraron que el tiempo de permanencia en cada parche varió en función del costo de traslado en la manera esperada.

Como se mencionó anteriormente, mientras que el principal interés de los ecólogos conductuales ha sido contrastar las predicciones derivadas de la TFO, algunos psicólogos han tratado de estudiar el fenómeno del forrajeo preguntándose por los mecanismos que permiten a los animales optimizar en ciertas situaciones. Para esto, se han valido de simulaciones operantes, como las descritas anteriormente, asumiendo que son equiparables a la situaciones de forrajeo en condiciones naturales.

Dellery y Baum (1991) señalan que los procedimientos operantes simplifican los supuestos de los modelos de forrajeo óptimo (específicamente los de presa) de la siguiente manera: 1) asegurándose de que la búsqueda (o el traslado en simulaciones de parche) y la manipulación (o explotación de parche) operen en programas mutuamente excluyentes, 2) presentando las presas (reforzadores) aleatoria y secuencialmente empleando programas de razón e intervalo variable, 3) acompañando los reforzadores de claves visuales y auditivas que los hagan fácilmente discriminables y 4) llevando la conducta hasta un estado estable con el fin de garantizar que el animal tiene total conocimiento de los parámetros del ambiente. Adicionalmente, los procedimientos empleados han usado diferentes programas de reforzamiento para representar las distintas etapas del forrajeo.

Respecto a las simulaciones considerando que las presas se agrupan en parches, podría añadirse que el traslado entre parches es excluyente de la explotación de los mismos, y que al interior de estos las presas se han presentado empleando programas que permiten

que la densidad de las mismas decaiga con el tiempo (por ejemplo, con programas de razón e intervalo progresivo).

Algunos de estos estudios, aunque siguiendo un modelo de presa, han sido los llevados a cabo por Abarca y Fantino (1982). En estos se ha propuesto que la hipótesis de la reducción de la demora (DRH, por sus siglas en inglés, *delay-reduction hypothesis*) podría dar cuenta de los resultados obtenidos en simulaciones de forrajeo. Para este experimento, se empleó un procedimiento de elección secuencial similar al propuesto por Lea (1979), en el que los animales deben cumplir cierto requisito de respuesta en un programa de razón fija que pretende ser análogo a la fase de búsqueda en un episodio de forrajeo. Posteriormente se presenta una alternativa que el animal puede aceptar o rechazar y en caso de ser aceptada se da paso a un programa de intervalo variable que sería análogo a la fase de manipulación que da lugar a la presa, con lo cual se reinicia el ciclo.

La teoría de la reducción de la demora se propuso originalmente para dar cuenta de la ejecución de los animales en programas concurrentes encadenados. A grandes rasgos, la DRH propone que el valor reforzante de un conjunto de estímulos asociados a un reforzador (reforzador condicionado) estará determinado por su correlación con el reforzador primario. Entonces, si un conjunto de estímulos está correlacionado con una mayor reducción del tiempo para la presentación del reforzador primario, adquirirá mayor valor como reforzador condicionado. En una situación de elección empleando programas concurrentes encadenados, la hipótesis predeciría que la tasa de respuesta en cada alternativa estaría en función de la relación entre el eslabón inicial y el eslabón final que conlleve una mayor reducción de la demora (Fantino y Abarca, 1985).

En el caso del procedimiento empleado por Abarca y Fantino (1982) el componente de búsqueda sería análogo al eslabón inicial de un programa concurrente encadenado y el

componente de manipulación análogo al eslabón final. Teniendo en cuenta esto, la DRH predeciría en esta situación que un incremento en el componente de búsqueda llevaría al animal a incrementar la probabilidad de aceptación de la alternativa menos preferida, lo cual es consistente con la predicción de la TFO (específicamente el modelo de presa).

Posteriormente, Fantino y Abarca (1985) realizaron un estudio en el que emplearon un procedimiento de elección con programas concurrentes con demora de cambio, en la cual se asumió, de acuerdo con la propuesta de Baum (1982), que la demora de cambio en este procedimiento sería análoga a la etapa de traslado en una situación de forrajeo con parches. En estos se encontró que el incremento en la demora de cambio disminuyó la preferencia por la alternativa más preferida. De acuerdo con los autores, esto es congruente con la DRH, ya que ésta predice que incrementos en la demora de cambio darán lugar a indiferencia, y con la TFO (específicamente el TVM), que predeciría que incrementos en el costo de traslado conllevarían a una menor selectividad del animal (lo que en otros experimentos se reflejaría en un tiempo de permanencia mayor en los parches).

Fantino y Abarca (1985) afirman que aunque las dos teorías hacen predicciones similares en los experimentos descritos, se basan en supuestos distintos. De acuerdo con la TFO los animales llegan a estos resultados debido a que se ajustan a la tasa de ganancia a largo plazo, mientras que la DRH sugiere que los animales llegan a los mismos resultados debido a su sensibilidad a factores más próximos, como el intervalo entre un conjunto de estímulos asociados al reforzador.

Otros estudios que se han aproximado a la cuestión de cuál es el mecanismo mediante el cual los animal llegan a resultados óptimos, han sido llevado a cabo por Stephens y McLinn (2003) y Stephens y Dunlap (2009). En este caso, los autores han propuesto que el tipo de elección que realiza un animal al interior de un parche en una

situación de forrajeo (permanecer o abandonar) es similar a la que realiza en un procedimiento operante de autocontrol.

En los procedimientos de autocontrol los animales deben elegir entre una alternativa con un resultado pequeño inmediato y uno grande pero demorado. En esta situación los animales suelen mostrar una fuerte preferencia por la alternativa pequeña e inmediata, lo que lleva a una menor tasa de ganancia a largo plazo de la que tendría eligiendo la opción demorada. En la situación de parche, de acuerdo con Stephens y Dunlap (2009), el animal debe elegir entre un reforzador con una demora corta (permanecer en el parche) y uno con una demora larga (abandonar y trasladarse en busca de un nuevo parche), lo que lleva a resultados óptimos a largo plazo.

En sus experimentos, Stephens y McLinn (2003) y Stephens y Dunlap (2009) han adaptado su procedimiento para comparar la ejecución de los animales en las dos situaciones descritas anteriormente. En general, han encontrado que los animales tienen desempeños mejores en las situaciones de forrajeo que en las de autocontrol. Para dar cuenta de esos resultados han propuesto la hipótesis de la racionalidad ecológica. De acuerdo con ésta, los animales siguen reglas simples de decisión que llevan a resultados óptimos en situaciones naturales de forrajeo, pero que resultan ser sub-óptimas en situaciones menos naturales como los procedimientos de autocontrol. De acuerdo con los autores, reglas de ganancia a corto plazo como el descuento temporal propuesto para dar cuenta de los resultados en los experimentos de autocontrol, no dan cuenta de los resultados en la situación de parche, mientras que su modelo sí lo haría.

Otra variable que ha sido de interés respecto a los factores proximales que afectan la ejecución de los animales forrajeando en parches es la variabilidad. En este sentido, algunos estudios han explorado si los animales son sensibles sólo a los valores promedio de

los costos de traslado como predice el TVM o si la variabilidad en estos afecta su ejecución. Por ejemplo, Cuthill, Kacelnik, Krebs, Haccou e Iwasa (1990) realizaron un experimento en el que los sujetos (estorninos) debían volar de una percha a otra 5 o 60 veces (cada valor con probabilidad 0.5) para cumplir el requerimiento de traslado entre parches. Una vez cumplido el requerimiento de traslado, los estorninos debían volar hasta otra percha que simulaba el parche y saltar sobre ella de acuerdo con un programa de razón progresiva, lo cual representaba el tiempo de búsqueda al interior del parche, después del cual se entregaba comida. La predicción del TVM en este caso es que los animales explotarán el parche de manera similar en cada visita, 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.

Por último, una de las variables poco evaluadas en el estudio del forrajeo en situaciones de parche ha sido el número de alternativas. Aunque en los estudios que evalúan el TVM se ha utilizado distinto número de parches, éste no se ha variado explícitamente para analizar su efecto. De acuerdo con el TVM, la explotación de un parche depende exclusivamente de la función de ganancia del parche y de la tasa promedio de ganancia a largo plazo ofrecida por el ambiente, de manera que el número de alternativas no debería afectar mientras que estos factores no se vean afectados por éste. Sin embargo, estudios con programas concurrentes encadenados en los que el número de alternativas ha sido manipulado han encontrado que la preferencia por las alternativas es afectada al incorporar una alternativa adicional (Fantino y Dunn, 1983; Mazur, 2000).

Algunos estudios que han explorado esta cuestión en una simulación operante de forrajeo son los realizados por Aparicio y Cabrera (2001) y Cabrera y Aparicio (2006). En estos experimentos se empleó una barrera como requisito de cambio en un programa concurrente, que fungiría como costo de traslado. Similar a lo observado en los estudios mencionado anteriormente, en estos se encontró que la duración de las visitas y las respuestas por visita aumentaron con los incrementos en el costo de traslado (manipulado variando el tamaño de la barrera). También se encontró que el GUT y el GUR (giving-up-reponses, es decir, el número de respuestas entre la obtención del último reforzador y el abandono de parche) incrementaron en función de los costos de traslado (Cabrera y Aparicio, 2006). Respecto a los efectos del número de alternativas, Aparicio y Cabrera (2001) emplearon dos, cuatro u ocho programas de intervalo variable y encontraron que los animales tendieron a disminuir el número de respuestas en cada parche y su tiempo de permanencia en presencia de más alternativas. Sin embargo, es necesario considerar que el número de alternativas pudo interactuar con el costo de traslado, ya que los animales dedicaron un mayor tiempo al traslado en la situación con dos parches, que en la situación con ocho, y en ésta más que en la situación con cuatro.

OBJETIVO DEL PROYECTO

Una de las variables más extensamente estudiadas en una situación de forrajeo con parches es el efecto del costo de traslado. El supuesto fundamental detrás de dicho efecto es que la razón por la cual los animales permanecen más tiempo en los parches cuando los costos de traslado son mayores, es que este incremento afecta la tasa global de ganancia del ambiente a largo plazo. Por lo tanto, el efecto de costo de traslado interpretado desde el TVM asume que los animales responden en los parches de manera sensible a variables molares del ambiente.

En relación con esto, en este proyecto se pretende en primer lugar diseñar una preparación experimental que simule exitosamente una situación de forrajeo en un ambiente con presas distribuidas en parches, en el que puedan replicarse los efectos de parches y de costo de traslado, ampliamente reportados en la literatura y predichos por el TVM. En segundo lugar, se pretende evaluar si el efecto del costo de traslado depende o no de la tasa global de ganancia en el ambiente, y en este sentido, si los animales en una situación de forrajeo son sensibles a variables molares en el ambiente, o si por el contrario el efecto de costo de traslado puede ser explicado a partir de variables moleculares.

Adicionalmente, debido a que el estudio de la conducta de búsqueda de alimento en situaciones con parches se ha centrado en la evaluación del Teorema del Valor Marginal, 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, y se han ignorado factores que no afectan la tasa neta de energía en un ambiente.

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 con solo dos parches (i.e. Hanson y Green 1989) o incluso solo 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.

En ese sentido, 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.

EXPERIMENTO 1

El Teorema del Valor Marginal (Charnov, 1976) propone que, en una situación de forrajeo, la explotación al interior de los parches que componen un hábitat dependerá fundamentalmente de la función de ganancia de los parches que lo componen, la proporción de los mismos y los costos de traslado en los que debe incurrir el forrajeador para transitar de un parche a otro. Es de esperar, entonces, que los animales permanezcan más tiempo y obtengan más presas en cada visita a los parches cuya tasa promedio de energía ofrecida es alta, que en aquellos en la que ésta es baja. Asimismo, se esperaría que un incremento en los costos de traslado de un hábitat produjera una mayor explotación de los parches que lo componen, lo que se reflejaría en un mayor tiempo de permanencia y un mayor número de presas obtenido en cada visita. Adicionalmente, de acuerdo con la propuesta de Krebs, Ryan y Charnov (1976) se esperaría que el GUT (*giving-up-time*), es decir, el tiempo entre la captura de la última presa y el abandono del parche, sea igual para todos los tipos de parche en un hábitat, pero incrementa cuando los costos de traslado sean mayores.

Con el fin de contrastar dichas predicciones, en el presente experimento, se expusieron ratas Wistar a una situación de forrajeo en la que se presentaron parches con distintas funciones de ganancia y se varió el costo de traslado entre parches a lo largo de las fases. Los parches se simulaban utilizando programas de intervalo progresivo, con distintos valores de inicio y distintos incrementos, pretendiendo simular el agotamiento al interior de los parches que presupone el TVM. El costo de traslado se manipuló empleando un intervalo fijo como requisito para la presentación de cada uno de los parches.

Finalmente, se exploró el efecto del número de parches en un ambiente, empleando dos o tres parches. Al respecto, el TVM predice que la explotación de los parches no

cambiará de una situación a otra, siempre que la tasa promedio de energía provista por el hábitat se mantenga constante. Teniendo en cuenta esto, en la situación con dos parches se emplearon un parche rico (con una alta tasa de ganancia) y un parche pobre (con tasa de ganancia baja), y en la situación con tres parches una tercera alternativa con valores de inicio y de incremento correspondientes al promedio de los dos primeros.

Método

Sujetos

Se utilizaron ocho ratas Wistar macho, experimentalmente ingenuas, de aproximadamente tres meses de edad al inicio del experimento, con suministro de agua ad libitum y privados de alimento de manera que se mantuvieran al 80% de su peso aproximadamente. A lo largo de todo el experimento, los animales fueron alimentados exclusivamente con amaranto natural. Una de las ratas falleció en el transcurso del experimento y otra fue expuesta a un entrenamiento previo que pudo afectar a su ejecución posterior, por lo que se reportarán sólo los resultados de seis sujetos. Los sujetos se dispusieron aleatoriamente en dos grupos.

Instrumento

El experimento se llevó 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 4. La caja de la parte superior del diagrama (señalada con una "T") está conectada a las tres de la parte inferior mediante corredores de acrílico con puertas automáticas tipo guillotina, situadas en la entrada de las cajas

inferiores. Las cajas inferiores simularon 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. 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 tres luces blancas, una palanca y un ruido blanco. Todo el instrumento estuvo cubierto de tela tipo *blackout* para bloquear el paso de luz al interior y evitar que estimulación ajena al experimento afectara la ejecución de las ratas.

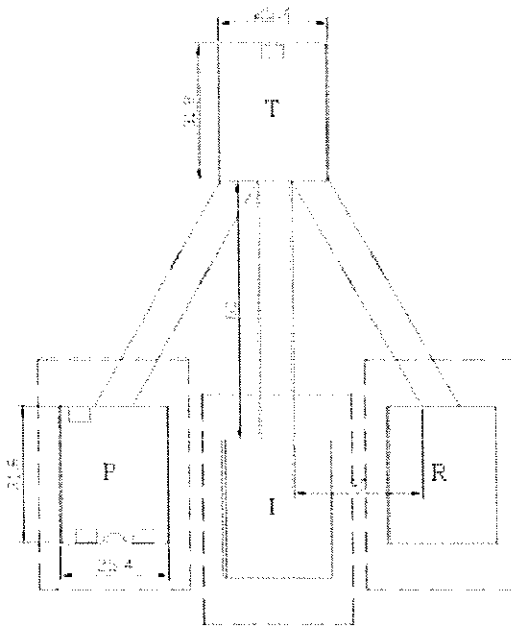


Figura 4. Instrumento compuesto por cuatro cajas operantes. La caja de la parte superior está conectada a las tres de la parte inferior mediante corredores de acrílico.

Procedimiento

Cada sesión experimental inició con el animal al interior de la caja de traslado. En dicha caja operó un programa de intervalo fijo, correspondiente al costo de traslado (o costo de búsqueda de parches). Una vez cumplido el requisito del programa, se abrió la puerta de sólo uno de los parches, lo cual fue señalado mediante el encendido de una de las luces blancas de la caja de traslado (la más cercana al parche correspondiente) y del ruido blanco del parche presentado. La presentación de los parches fue aleatoria, asegurando que cada uno tuviera la misma probabilidad de aparecer (.33 en el caso de tres parches y .5 en la situación con dos parches). Los animales no podían rechazar los parches, así que una vez era presentado un parche, el animal debía ingresar a él y dar al menos una respuesta en la palanca delantera del mismo antes de abandonarlo.

Para dar inicio al componente de búsqueda de alimento al interior del parche (“ingresar” al parche), el animal debía emitir una respuesta en la palanca delantera, lo cual cerraba la puerta tipo guillotina y sacaba la palanca trasera. Una vez las dos palancas estaban disponibles, la delantera permitía al animal buscar alimento y la otra abandonar el parche.

En la palanca de búsqueda, se proporcionó alimento de acuerdo con un programa de intervalo progresivo. Se utilizaron tres tipos de intervalos progresivos, cada uno operando en un parche diferente: IP2” (25%), IP6” (37.5%) e IP10” (50%), en los que el número que acompaña al IP representa el valor del primer intervalo reforzado (el valor inicial), y el valor entre paréntesis, el incremento que sufría cada intervalo después de cada reforzador. De ahora en adelante, nos referiremos al parche con el primer IP descrito anteriormente como “parche rico”, al segundo como “parche intermedio” y al tercero como “parche pobre”. El reforzador empleado, o presa, fue la entrega de aproximadamente 0.075g de

amaranto. Cada vez que los animales abandonaban los parches, éstos se reiniciaban, de modo que los parches tenían los mismos valores del programa de razón progresiva correspondiente cada vez que los sujetos ingresaban. La duración total de cada sesión fue de una hora.

Además del costo de traslado, en este experimento se manipuló el número de parches al que fueron expuestos los sujetos empleando dos grupos independientes de ratas. En el grupo con dos parches se utilizaron los parches rico y pobre, dispuestos en las cajas señaladas con las letras R y P en la Figura 4. En el grupo con tres parches se emplearon los parches rico, intermedio y pobre en las cajas señaladas con las letras R, I y P respectivamente en la Figura 4.

Se midió el tiempo de permanencia en cada parche, el número de presas obtenidas por visita y por sesión, el GUT y el tiempo de traslado real (tiempo entre el abandono de un parche y el ingreso al siguiente). Para el análisis, se consideraron los datos correspondientes a las últimas 30 visitas a cada parche durante cada fase. Cada fase terminó después de que los tiempos de permanencia promedio de las últimas 12 sesiones fueron estables o después de 30 sesiones para las últimas fases. Dicha estabilidad se calculó teniendo en cuenta el procedimiento de análisis de series temporales propuesto por Tryon (1982), que examina si los datos contienen algún tipo de tendencia y que puede ser utilizado con poco datos. El valor del estadístico desarrollado por Tryon (1982) para un nivel de significancia de 0.05 es 1.64, de tal suerte que valores menores a éste implican estabilidad en los datos, al no poderse identificar una tendencia en estos.

Diseño

Para este experimento los sujetos fueron dispuestos aleatoriamente en dos grupos, el primer grupo siempre fue expuesto a una situación de forrajeo con dos parches y el segundo a una con tres.

Entrenamiento. Todos los animales fueron expuestos a una fase de moldeamiento realizada a lo largo de varias etapas cuya duración total fue de aproximadamente tres semanas. La primera etapa fue un procedimiento de automoldeamiento en una caja operante estándar, empleando un programa concurrente TF30"-RFC durante una o dos sesiones. Posteriormente, se retiró el programa de tiempo fijo y se continuó con el RFC hasta que los animales realizaron mínimo 100 respuestas en un periodo de 40 minutos. En la siguiente etapa, se expusieron los animales a un programa RV3 hasta lograr que obtuvieran 100 reforzadores en 40 minutos. En la cuarta fase, se introdujeron los animales en el instrumento descrito anteriormente; en éste, cada parche tuvo vigente un programa de RF1, pero no estaba presente la palanca de la caja de transición. Al interior de los parches, la primera respuesta en la palanca de búsqueda cerraba la puerta y una vez el animal obtenía diez reforzadores, se retraía dicha palanca y se presentaba la palanca de salida, con la que el animal podía abrir la puerta y tener acceso al otro parche; esta etapa concluyó cuando los animales lograron 100 reforzadores en máximo una hora en dos sesiones consecutivas. En la quinta etapa, se incluyó un requisito de traslado en la caja de transición (con un programa IF20") y se incrementó el requisito de respuesta en los parches a RV3. En esta fase, cada sesión terminó después de 100 reforzadores y la fase acabó cuando los animales terminaron la sesión en una hora. Por último, los animales fueron expuestos en cajas individuales a los programas de intervalo progresivo que se emplearían posteriormente en el experimento

durante dos sesiones cada uno, con un receso entre programas de un día. En este programa, cada sesión terminó después de que transcurrieran 900s sin que el animal emitiera respuestas.

Posteriormente, se expusieron al procedimiento descrito en el apartado anterior con los costos de traslado especificados en la Tabla 1.

Tabla 1. Diseño experimento 1

Grupos		Fases	Costo de traslado			
			IF40"	IF160"	IF40"	IF160"
Grupo 2	2 ♂	Moldeamiento	IF40"	IF160"	IF40"	IF160"
Parches						
Grupo 3	4 ♂		IF40"	IF160"	IF40"	IF160"
Parches						

Resultados

A continuación, se presentarán los resultados correspondientes a la estabilidad del tiempo de permanencia, el tiempo de traslado real y el número total de presas obtenido en cada sesión, con el objetivo de asegurar la confiabilidad de nuestros datos y la adecuada manipulación de las variables independientes. Por otro lado, se presentarán los datos correspondientes a la explotación de parche: GUT, tiempo de permanencia, número de presas por visita, sobre los cuáles se medirán los principales efectos. Y por último, se presentará la preferencia relativa del parche rico sobre el pobre en los dos grupos, con miras a analizar el efecto del número de alternativas en la proporción de tiempo dedicado al parche rico.

Para el análisis del GUT, tiempo de permanencia y número de presas por visita se empleó un análisis de varianza de medidas repetidas con dos factores intra-sujeto: parche y fase, y un factor entre-sujetos: grupo. Para el número total de presas por sesión y el tiempo de traslado real se utilizó la misma prueba estadística, pero teniendo en cuenta solo la fase como factor intra-sujeto.

Los datos serán presentados de manera grupal debido a que estos representan confiablemente la ejecución individual de los sujetos. Sin embargo, los datos individuales pueden consultarse en la sección Anexos (Anexos 1-5).

Estabilidad. Como se mencionó anteriormente, se evaluó la estabilidad de los datos obtenidos empleando la propuesta de Tryon (1982). Esto se realizó considerando el tiempo de permanencia promedio en cada parche durante las últimas 12 sesiones de cada fase. La Tabla 2 presenta el número de sesiones que los sujetos tuvieron en cada fase y los valores de z para los tiempos de permanencia en cada parche. Los sujetos R7 y R9 pertenecieron al grupo con dos parches, y los sujetos R11, R12, R13 y R14 al grupo con tres.

Tabla 2. Número de sesiones de los sujetos en cada fase y valores de z para los tiempos de permanencia en cada parche.

Sujeto	Parche	IF 40 s		IF 160 s		IF 40 s		IF 160 s	
		Ses.	z	Ses.	z	Ses.	z	Ses.	z
R7	Rico	26	0.87	53	-1.52	32	-1.35	32	1.8*
	Pobre		1.02		-1.18		0.54		-0.37
R9	Rico	18	-0.64	40	0.12	66	1.17	31	1.27
	Pobre		1.41		-0.07		0.77		1.58
R11	Rico	62	-2.40*	30	-0.67	28	-0.47	29	-0.25
	Pobre		-0.07		-0.01		0.63		1.20
	Intermedio		0.66		-0.31		2.45*		0.90
R12	Rico	61	1.00	30	-1.02	28	-1.00	29	0.25
	Pobre		0.82		-0.92		-0.46		-0.99
	Intermedio		-0.56		-1.02		-0.89		-0.03
R13	Rico	30	0.37	62	0.57	28	2.73	29	1.49
	Pobre		2.49*		0.10		-0.29		0.60
	Intermedio		-1.27		0.18		-0.53		-0.70
R14	Rico	30	0.72	62	0.69	28	0.89	29	0.03
	Pobre		-0.57		2.47*		-0.10		0.02
	Intermedio		1.18		-0.33		-0.35		-0.37

* $z > 1.64$ indican ausencia de estabilidad.

Tiempo de traslado real. Con el fin estar seguros de que los animales fueron sensibles a la manipulación de nuestra principal variable independiente (el costo de traslado), se analizó el tiempo de traslado real, el cual se midió teniendo en cuenta el tiempo transcurrido desde que los animales presionaban la palanca de salida de un parche hasta que presionaban la palanca de búsqueda del siguiente. De esta manera, dicha medida comprende el costo de traslado programado más los desplazamientos de los animales por el instrumento entre un parche y otro.

Los resultados correspondientes al tiempo de traslado real están presentados en la Figura 5. En ésta, es posible apreciar que el tiempo de real de traslado varió significativamente debido a la fase, $F(1,3)=3694.42$, $p<0.01$, lo que sugiere que los animales se ajustaron efectivamente al costo de traslado programado. Respecto al efecto del grupo, éste tuvo también un efecto significativo sobre el tiempo de traslado, ya que fue mayor en el grupo con dos parche que en el grupo tres, $F(1,3)=114.60$, $p<0.01$. La interacción entre factores también fue significativa, $F(1,3)=23.93$, $p<0.01$, ya que la diferencia entre los grupos fue más marcada en las fases 3 y 4 que en las fases 1 y 2.

Por último, respecto a las comparaciones entre pares, todas las fases difirieron significativamente entre sí ($p<0.01$), probablemente debido a que en el grupo con dos parches el tiempo de traslado se incrementó a lo largo de las fases.

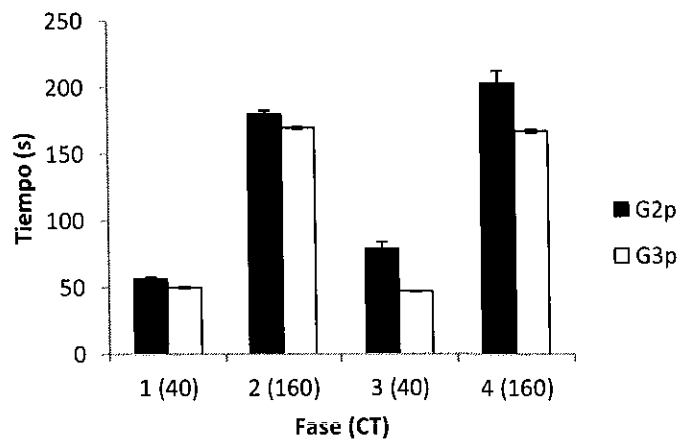


Figura 5. Tiempo de traslado real promedio en cada una de las fases en los grupos con dos y tres parches.

Total de presas por sesión. Una de las suposiciones de las que se partió para realizar este experimento fue que, dado que los valores del parche intermedio corresponden al

promedio de los valores de los demás parches, la energía ganada en cada fase en los dos grupos debería ser análoga. Con el fin de soportar dicha suposición, se analizaron las ganancias obtenidas por los animales en cada uno de los ambientes, promediando el número total de presas de las últimas 12 sesiones en cada fase (ver Figura 6).

De acuerdo con los resultados obtenidos a partir del análisis de varianza se encontró que la fase tuvo efectos significativos sobre esta medida, $F(1,3)=344.29$, $p<0.01$, pero el grupo no, $F(1,3)=2.25$, $p=0.14$. El efecto de la interacción fue significativo, $F(1,3)=4.90$, $p<0.01$.

Respecto a las comparaciones entre pares, el número de presas por sesión no varió significativamente de la fase 1 a la 3 ($p=0.33$) y de la fase 2 a la 4 ($p=1.0$), pero sí para las demás combinaciones ($p<0.01$).

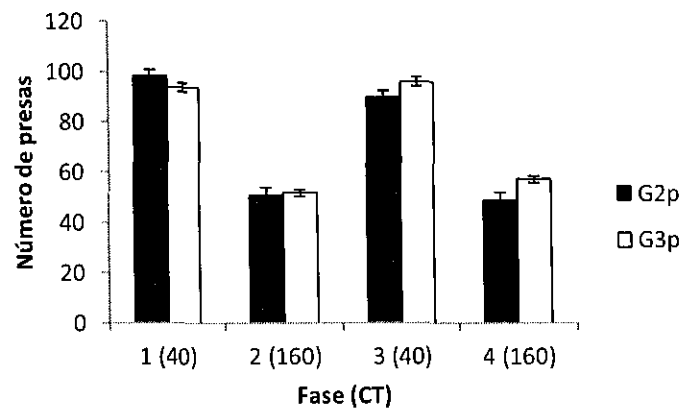


Figura 6. Promedio de presas obtenidas en las últimas 12 sesiones de cada fase en los grupos con dos y tres parches.

Giving-up-time. Como se presentó anteriormente, algunos autores en ecología conductual (Krebs, Ryan y Charnov, 1974) han considerado al GUT como un indicador de la riqueza del hábitat. En general, se asume que el GUT debería ser igual entre parches de

un mismo hábitat y disminuir o aumentar cuando la riqueza del ambiente disminuye o aumenta. Los resultados encontrados son acordes con dicha predicción, ya que la fase tuvo efectos significativos sobre el GUT en la dirección esperada, $F(1, 2.26) = 85.00$, $p < 0.01$, mientras que el tipo de parche no mostró ningún efecto, $F(1, 2.26) = 0.0$, $p = 0.98$. Respecto, al efecto del grupo, no se encontraron diferencias significativas debido a éste, $F(1, 3) = 0.24$, $p = 0.62$ (ver Figura 7). Ninguna de las interacciones fue significativa (Fase*Parche: $F(1, 2.38) = 1.42$, $p = 0.24$; Fase*Grupo: $F(1, 2.26) = 2.57$, $p = 0.71$; Parche*Grupo: $F(1, 1) = 1.11$, $p = 0.29$; y Fase*Grupo*Parche: $F(1, 2.38) = 1.57$, $p = 0.21$).

Por último, las comparaciones entre pares mostraron diferencias significativas entre todas las fases ($p < 0.01$), excepto entre las fases 2 y 4.

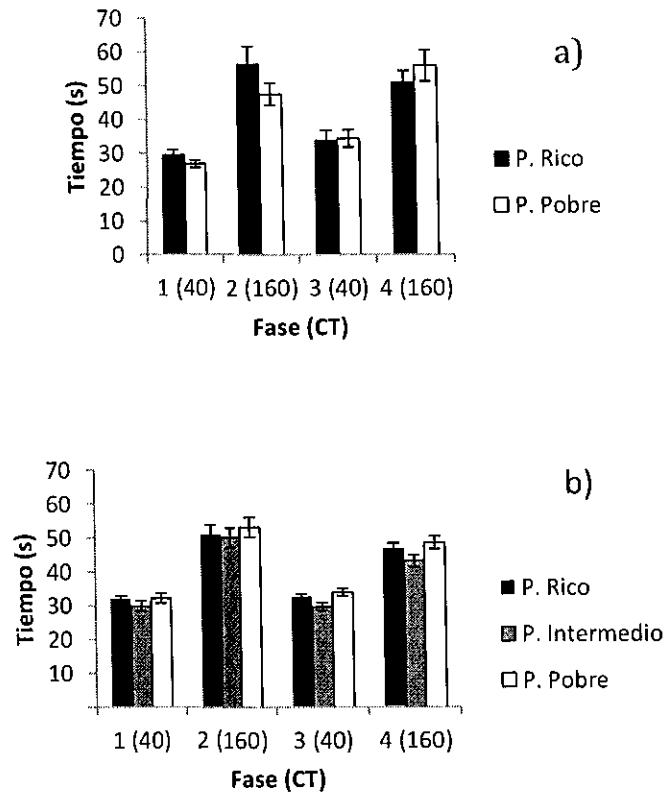


Figura 7. GUT promedio en cada parche durante cada una de las fases en el grupo con dos parches (a) y el grupo con tres (b).

Tiempo de permanencia. En este caso, tanto la fase como el tipo de parche tuvieron efectos significativos en la dirección predicha por el TVM (ver Figura 8): el tiempo de permanencia fue mayor en las fases en las que el costo de traslado fue 160, $F(1,2.09)=215.93$, $p<0.01$ y menor en el parche pobre, $F(1,1)=1058.20$, $p<0.01$. No hubo efectos significativos debido al grupo, $F(1,3)=0.90$, $p=0.34$. Las comparaciones entre pares mostraron diferencias entre todas las fases ($p<0.01$), excepto entre las fases 2 y 4 ($p=1$).

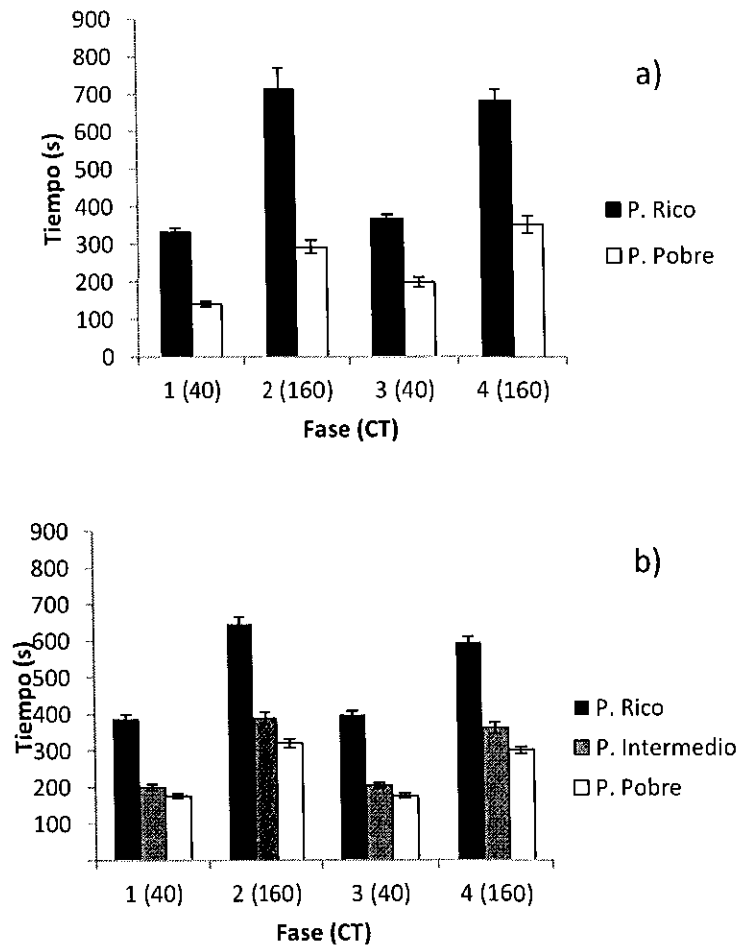


Figura 8. Tiempo de permanencia en cada parche durante cada una de las fases en a) el grupo con dos parches y b) el grupo con tres.

Fueron significativas las interacciones entre fase y parche, $F(1,2.12)=26.18$, $p<0.01$, entre fase y grupo, $F(1,2.09)=8.01$, $p<0.02$ y la interacción entre todos los factores, $F(1,2.12)=3.70$, $p=0.02$. No lo fue la interacción entre parche y grupo ($F(1,1)=0.82$, $p=0.37$). En general, el efecto de la fase fue ligeramente mayor en el grupo con dos parches que en el grupo con tres, y en el parche rico que en el pobre. La Figura 9 presenta la interacción fase y parche.

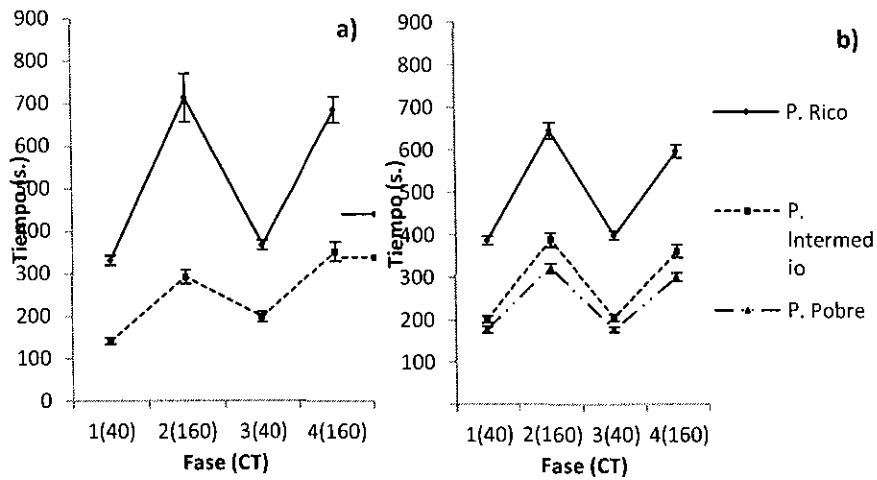


Figura 9. Interacción entre fase y parche sobre el tiempo de permanencia en el grupo con a) dos parches y b) tres parches.

Número de presas por visita. En general, los hallazgos encontrados para el tiempo de permanencia se replican para el caso del número de presas (ver Figura 10). Se encontró un efecto de la fase, siendo el número de presas mayor en las fases con costo de traslado 160, $F(1,2.63)=295.69$, $p<0.01$ y un efecto del parche, siendo éste mayor en el parche rico, $F(1,1)=24811.80$, $p<0.01$. Al igual que en los casos anteriores, no se encontró un efecto del grupo sobre esta variable, $F(1,3)=3.26$, $p=0.07$.

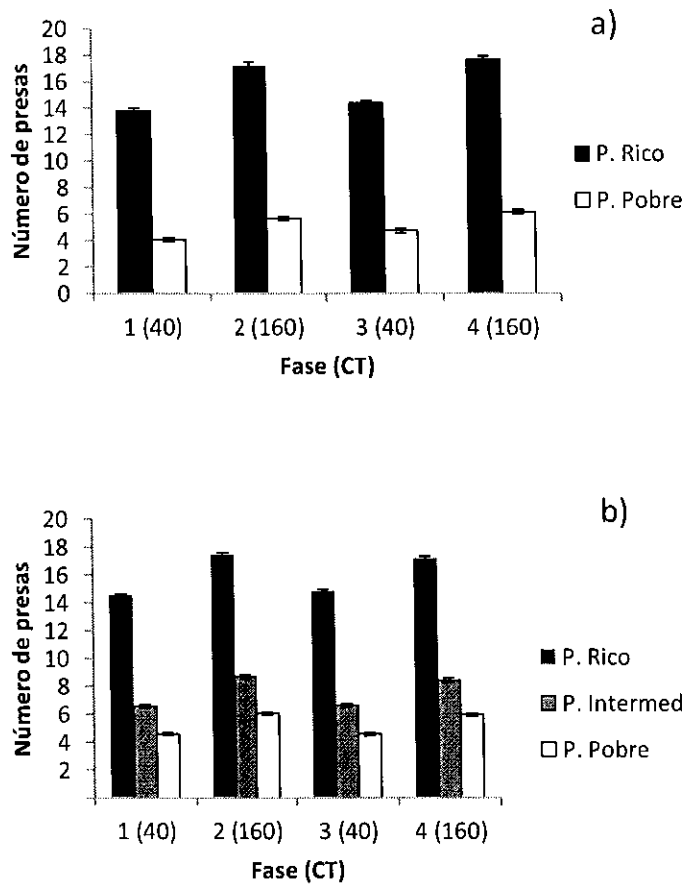


Figura 10. Número de presas promedio obtenido en cada parche durante cada fase en el a) grupo con dos parches y b) grupo con tres parches.

Las interacciones significativas fueron entre fase y parche, $F(1,2.92)=33.71$, $p>0.01$, y entre la fase y el grupo, $F(1,2.63)=7.80$, $p<0.01$. No fueron significativas las interacción entre parche y grupo, $F(1,1)=0.57$, $p=0.45$, ni entre todos los factores, $F(1,2.92)=1.68$, $p=0.17$. Al igual que respecto al tiempo de permanencia, se presenta solo la interacción entre fase y parche (Figura 11).

Las comparaciones entre pares mostraron diferencias entre todas las fases ($p<0.01$), excepto entre las fases 2 y 4 ($p=0.69$).

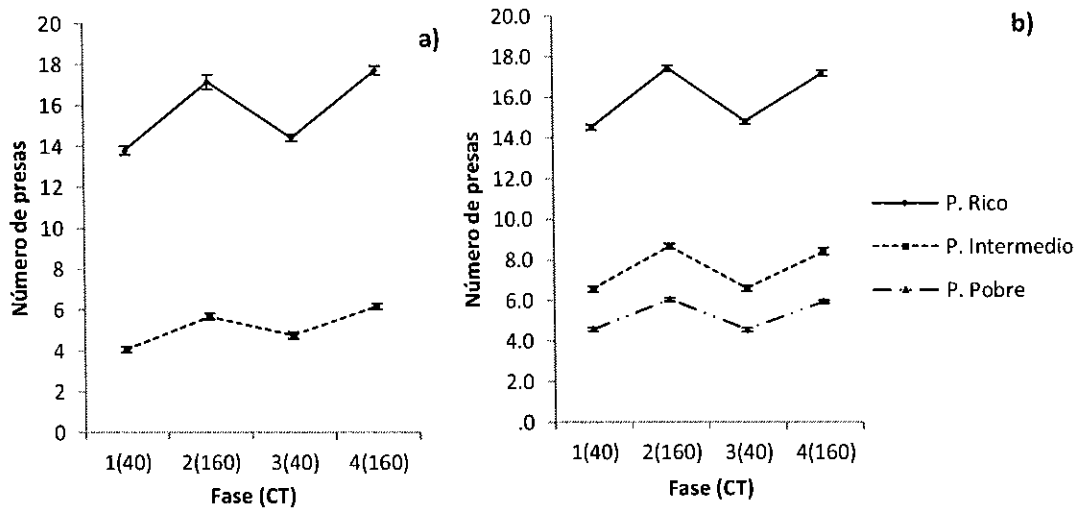


Figura 11. Interacción entre fase y parche sobre el número de presas en el grupo con a) dos parches y b) tres parches.

Preferencia relativa del parche rico. Por último, se comparó la proporción relativa de tiempo que los animales dedicaron al parche rico en los dos grupos. Este indicador se obtuvo calculando primero la proporción absoluta de tiempo dedicada a cada parche (sumando los tiempos de permanencia durante las últimas 30 visitas al parche rico y dividiéndolo sobre el total de tiempo dedicado durante las últimas visitas a los dos parches) y aplicando luego la ecuación sugerida por Bateson (2002):

$$\text{Preferencia relativa} = \frac{PR-PP}{PR+PP}$$

Donde *PR* es la proporción absoluta de tiempo dedicado al parche rico y *PP* es la proporción absoluta de tiempo de permanencia en el parche pobre. Este indicador toma valores entre -1 y 1, significando -1 que el animal permaneció la totalidad del tiempo en el parche pobre.

La preferencia relativa es empleada en el área de elección dependiente del contexto, que pretende evaluar si la preferencia de un animal en una situación de elección se ve modificada por la presencia de una nueva alternativa. La preferencia relativa nos da una idea acerca de cómo la presencia del parche intermedio afecta la preferencia del parche rico respecto al pobre. Si la preferencia relativa disminuye de la situación con dos parches a la situación con tres parches, esto indicaría que el animal restó parte del tiempo dedicado al parche rico para otorgárselo al parche intermedio, mientras que si ésta se incrementa implicaría que el animal solo restó tiempo al parche pobre.

De acuerdo con el axioma de Luce (1959, citado por Bateson, 2002), conocido como el supuesto de independencia de las alternativas irrelevantes, la preferencia relativa no debería modificarse de un contexto a otro si la tercera alternativa fuera de menor valor a las dos primeras, y por tanto, fuera irrelevante. Si por el contrario, la tercera alternativa es mejor que alguna de las alternativas presentadas previamente, la preferencia relativa debería modificarse.

Los resultados obtenidos con el indicador de preferencia relativa pueden observarse en la Figura 12. En general, se observa que la preferencia relativa es ligeramente mayor en el grupo con tres parches cuando el costo de traslado es bajo, pero es menor cuando éste es alto. Sin embargo, debido al número de puntuaciones el resultado sólo puede ser analizado de manera cualitativa y debe ser tomado con cautela.

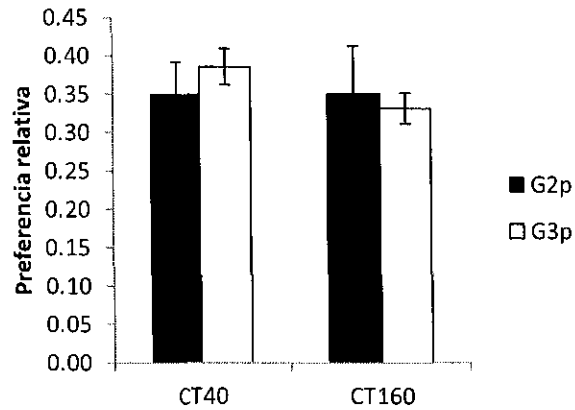


Figura 12. Promedio de la preferencia relativa del parche rico respecto al parche pobre en los grupos de dos y tres parches con CT 40 y CT 160

Discusión

En primer lugar, el tiempo de traslado real varió en función del costo de traslado programado, lo que nos indica que nuestra manipulación fue efectiva. Los animales se ajustaron a los intervalos programados y los tiempos de traslado se diferenciaron lo suficiente entre costos. Sin embargo, contrario a lo esperado, los tiempos de traslado y su variabilidad para el grupo con dos parches se fueron incrementando a lo largo de las fases. Este dato es inesperado, y debe tenerse en cuenta en la interpretación de los resultados relacionados con la explotación de parches.

Adicionalmente, se encontró que el tiempo de traslado real fue mayor para el grupo con dos parches. Este resultado es sorprendente, ya que no se esperaría que el número de parches afectara dicha medida, y en todo caso, podría esperarse que un mayor número de parches pudiera incrementar el tiempo de traslado, ya que el animal tiene acceso a más corredores y puede pasar más tiempo en ellos. Hasta el momento no tenemos una

explicación convincente de este resultado y sería necesario replicarlo antes de considerarlo como un efecto robusto.

Respecto al número total de presas por sesión, se obtuvieron los resultados esperados: el número de parches presentado a los dos grupos no afectó su tasa global de ganancia, pero sí lo hizo el costo de traslado. Este resultado es importante ya que nos permite realizar comparaciones entre grupos suponiendo que la introducción del parche intermedio no alteró la riqueza promedio del ambiente.

En relación al efecto del costo de traslado sobre las medidas relacionadas con la explotación de los parches, en general se encontraron los resultados esperados de acuerdo con las predicciones del TVM: el GUT, el tiempo de permanencia y el número de presas por visita, fueron mayores durante las fases con costo de traslado 160 que durante las fases con costo 40. Sin embargo, de acuerdo con las comparaciones entre pares, en las tres medidas hubo un incremento inesperado de la Fase 1 a la 3. Este efecto podría ser resultado de experimentar el cambio de un hábitat con un costo de traslado alto a uno bajo. No es posible en este experimento estar seguros de esta conclusión ya que no tuvimos una fase en la que replicáramos dicha transición; sin embargo, esto podría evaluarse en uno de los experimentos subsecuentes (Experimento 3) en el cual se presenta esta transición.

Los tiempos de permanencia y el número de presas por visita más altos ocurrieron en el parche rico y los más bajos en el parche pobre en todas las condiciones. Sin embargo, el tipo de parche no tuvo efectos sobre el GUT. Estos hallazgos coinciden con las predicciones del TVM.

Respecto al efecto del número de parches, que era de particular interés en este experimento, de acuerdo con los análisis de varianza empleados, éste afectó el tiempo de permanencia. De acuerdo con las diferencias entre grupos mencionadas respecto al tiempo

de traslado real, podría haberse esperado una explotación más exhaustiva en el grupo con dos parches que en el grupo con tres. De acuerdo con la inspección visual es posible apreciar que en las fases con costo de traslado alto, los sujetos del grupo con dos parches permanecieron más tiempo en que los sujetos del grupo con tres parches, pero esta tendencia se invierte cuando el costo de traslado es bajo. Respecto al parche pobre, el grupo con dos parches tuvo mayores tiempos de permanencia que el grupo con tres en las dos primeras fases y el efecto se invierte en las fases finales. Todas estas diferencias son pequeñas y no muestran una tendencia clara. Adicionalmente, el número de parches no afectó al GUT ni al número de presas por visita. Por lo tanto, no es posible afirmar que el número de parches afecte la explotación de parche.

También se señaló en los resultados que la interacción entre fase y parche fue significativa. Este resultado fue interesante debido a que el TVM predeciría que los dos parches se afectarían de igual forma por los costos de traslado, y no que esta manipulación afectaría más al parche rico que al pobre, como fue el caso. Por otro lado, los modelos que tratan al parche como presa, y en los cuales se asume que los animales pueden rechazar los parches antes de entrar a ellos, predicen que cuando los costos de traslado aumentan, los animales deberían aumentar su preferencia por el parche pobre, pero esto no afectaría al parche rico. Una posibilidad sería tener en cuenta no los valores absolutos del tiempo de permanencia y de presas, sino evaluar dicho cambio en términos de porcentajes. La Tabla 3 presenta el cambio porcentual de cada una de las medidas entre una fase y la inmediatamente posterior; por ejemplo, en el grupo de dos parches, el tiempo de permanencia en el parche rico incrementó un 115% entre las fases 1 y 2, mientras que en la fase 3, éste disminuyó un 48% respecto a la fase 2.

En este caso, en general encontramos que el tiempo de permanencia y el número de presas varió proporcionalmente más en los parches más pobres que en el parche rico, lo que coincidiría con la predicción realizada por los modelos que tratan al parche como presa.

Tabla 3. Diferencias porcentuales entre una fase la inmediatamente posterior respecto al tiempo de permanencia y el número de presas para los dos grupos.

Grupo	Parche	T. permanencia			Presas		
		F1-F2	F2-F3	F3-F4	F1-F2	F1-F3	F1-F4
Dos parches	Rico	115	48	86	24	16	23
	Pobre	108	32	77	39	16	30
Tres parches	Rico	66	38	50	20	15	16
	Intermedio	94	47	76	32	24	27
	Pobre	82	45	70	32	25	30

Por último, se analizó el efecto del costo de traslado y del número de parches sobre la preferencia relativa del parche rico. Como se mencionó anteriormente, este indicador pretende evaluar si la preferencia de un animal por una alternativa en una situación de elección, se ve modificada por la presencia de una nueva alternativa. Sin embargo, debido a que no se encontró una tendencia clara en estos datos y a que el número de puntuaciones es pequeño y difiere de un grupo al otro, no fue posible llegar a una conclusión al respecto.

EXPERIMENTO 2

En el Experimento 1, se exploró el efecto del número de parches empleando grupos independientes para cada condición. En general, el número de alternativas pareció no afectar la explotación de los parches. Dicho resultado puede deberse a que la explotación que hacen los animales de los parches dependen predominantemente de la tasa de energía promedio obtenido en el ambiente como lo propone el TVM. Sin embargo, cabe preguntarse si la relativa indiferencia de los animales por el número de alternativas en el Experimento 1 se debió a que cada animal se expuso a un número fijo de parches a lo largo de las sesiones. Con el fin de evaluar si la explotación de los parches en ambientes con distintas alternativas y, especialmente, analizar si la preferencia por los parches cambia de un contexto con dos parches a un contexto con tres, se diseñó un experimento en el cual todos los animales se expusieron un ambiente con dos parches (rico y pobre) y posteriormente a un ambiente con tres (rico, pobre e intermedio).

Adicionalmente, se expuso a los sujetos a las distintas combinaciones de los tres tipos de parches (rico, pobre e intermedio), con el propósito de observar la explotación de dichos parches en contextos con diferentes tasas promedio de energía ganada.

Por último, se utilizaron dos grupos con diferentes costos de traslado para evaluar si el número de alternativas interactúa con el costo de traslado.

Método

Sujetos

Se utilizaron seis ratas Wistar macho, experimentalmente ingenuas, de aproximadamente tres meses de edad al inicio del experimento, con suministro de agua ad libitum y privados de alimento de manera que se mantuvieran al 80% de su peso aproximadamente. A lo largo de todo el experimento los animales fueron alimentados exclusivamente con amaranto natural. Los animales fueron dispuestos aleatoriamente en dos grupos.

Instrumento

Para este experimento se utilizó el mismo instrumento empleado en el experimento 1 (descrito en la Figura 4).

Procedimiento

El procedimiento que se empleó en este experimento fue similar al del Experimento 1. Al igual que en ese, los valores del costo de traslado fueron IF 40'' o 160'' y se emplearon los tres parches (rico, pobre e intermedio) previamente descritos. Al igual que en el experimento anterior, todos los parches tuvieron la misma probabilidad de aparecer después de cada traslado y la duración de cada sesión fue de una hora.

Al igual que en el experimento 1, se midió el tiempo de permanencia en cada parche, el número de presas obtenidas por visita, el GUT, el tiempo de traslado real y el número total de presas por sesión. Para el análisis, se consideraron los datos correspondientes a las últimas 30 visitas a cada parche durante cada fase.

Diseño

Los sujetos fueron dispuestos aleatoriamente en dos grupos. El primer grupo siempre fue expuesto a una situación de forrajeo en un ambiente “rico”, en el que los parches se presentaron después de cumplir con un costo de traslado de IF40”; el segundo, siempre forrajó en un ambiente “pobre”, con un costo de traslado de IF160”.

Ambos grupos fueron expuestos a una fase de moldeamiento realizado a lo largo de seis sub-fases y cuya duración total fue de aproximadamente tres semanas. Posteriormente, se expusieron a cuatro fases experimentales en las que se les presentaron, una por una, todas las combinaciones binarias y por último, la combinación con tres parches, como se muestra en la Tabla 4. Cada fase tuvo una duración de 20 sesiones.

Tabla 4. Diseño experimento 2.

Grupo	FASES			
	Fase 1	Fase2	Fase 3	Fase 4
CT 40 (n=3)	Parche rico vs Parche pobre	Parche intermedio vs Parche pobre	Parche rico vs Parche intermedio	Parche rico
				vs Parche intermedio vs Parche pobre
CT 160 (n=3)	Parche rico vs Parche pobre	Parche intermedio vs Parche pobre	Parche rico vs Parche intermedio	Parche rico
				vs Parche intermedio vs Parche pobre

Resultados

En esta sección, se presenta el análisis de los resultados obtenidos para el Experimento 2 en el siguiente orden: una descripción de la estabilidad de los datos, el análisis del tiempo de traslado, una descripción del número de presas total por visita, las variables relacionadas con explotación de parche y la comparación entre la preferencia relativa del parche rico en las Fases 1 y 4.

Para análisis del número total de presas por sesión y el tiempo de traslado real, se utilizó un análisis de varianza de medidas repetidas para cada parche, con un factor intra-sujeto (fase) y un factor entre-sujetos (grupo). Para el análisis del GUT, tiempo de permanencia y número de presas por visita se empleó el mismo estadístico, pero debido a que los mismos parches no son presentados en todas las fases, se empleó una ANOVA diferente para cada parche.

Al igual que en el experimento anterior, los datos serán presentados de manera grupal, sin embargo, las ejecuciones individuales pueden observarse en la sección de Anexos (Anexo 6-10).

Estabilidad. En este experimento, el tiempo de permanencia de las 12 últimas sesiones de cada fase fue estable para el 86% de las combinaciones fase-parche-sujeto, a pesar de que, en este caso, la estabilidad no fue empleada como criterio para dar por terminada una fase. Los casos en los que no hubo estabilidad fueron: rata 15 fase 3-parche rico y fase 2- parche intermedio; rata 17 fase 1-parche rico y fase 2-parche pobre; rata 18 fase 2-parche pobre; rata 19 fase 3-parche rico y fase 4 parche intermedio; y rata 20 fase 3-parche rico.

Tiempo de traslado real. El tiempo de traslado fue analizado empleando una ANOVA para medidas repetidas con un factor entre-sujetos (grupo) y otro intra-sujetos (fase). La Figura 13 representa los tiempos de traslado real promedio de las ratas de ambos grupos en cada fase. Se puede apreciar en la figura que los tiempos de traslado son considerablemente más altos en el grupo con costo de traslado 160 que en el grupo con costo de traslado 40, $F(1,3)=588.92$, $p<0.01$. También puede verse una tendencia a disminuir a lo largo de las fases, lo que indica que el ajuste de los animales al costo de traslado fue mejorando a lo largo del experimento, sin embargo, dicho efecto no fue significativo, $F(1,3)=1.47$, $p=0.22$. La interacción entre el grupo y la fase no fue significativa, $F(1,3)=0.47$, $p=0.71$.

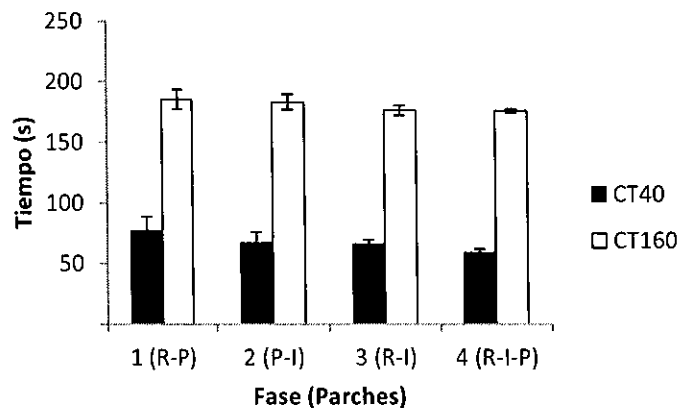


Figura 13. Tiempo de traslado real promedio en cada una de las fases con los dos costos de traslado distintos.

Total de presas por sesión. Con el fin de contrastar que las Fases 1 y 4 expusieron a las ratas a ambientes análogos en términos de ganancia y que las Fases 2 y 3 ofrecieron respectivamente las condiciones con menores y mayores ganancias a lo largo del experimento, se analizaron las ganancias obtenidas por los animales en cada uno de los ambientes, promediando el número total de presas de las últimas 12 sesiones en cada fase.

En la Figura 14, es posible observar que el grupo con costo de traslado 40 obtuvo más presas a lo largo de las distintas fases que el grupo con costo de traslado 160, $F(1,3)=260.81$, $p<0.01$. También hubo diferencias entre el número de presas obtenido entre fases, $F(1,3)=68$, $p<0.01$. Analizando las comparaciones por pares fue posible concluir que las Fases 1 y 4 no difirieron significativamente entre sí ($p=1$), como se esperaba, y que sí lo hicieron las Fases 1 y 2, 2 y 3, y 2 y 4 ($p<0.01$). Sin embargo, contrario a lo esperado, las presas obtenidas durante la fase 3 no fueron significativamente mayores a las obtenidas en las fases 1 y 4 ($p=1$ y $p=0.62$ respectivamente). Dado esto, podemos concluir que las fases 1 y 4 ofrecieron a los animales ambientes con ganancias similares y que la fase 2 expuso a los animales al ambiente más pobre, pero no podemos asegurar que la fase 3 haya ofrecido un ambiente más rico que las otras fases.

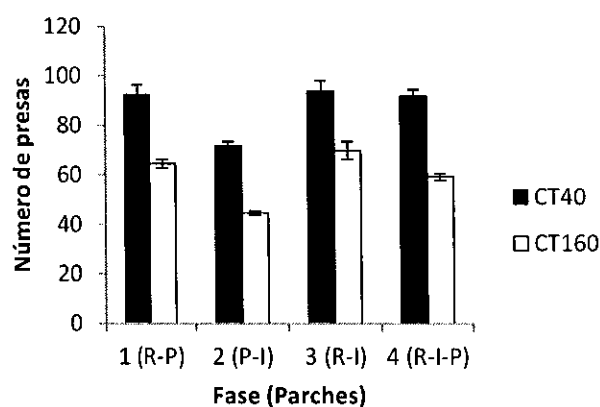


Figura 14. Promedio de presas obtenidas en las últimas 12 sesiones las cuatro fases en los grupos con costo de traslado 40 y con costo de traslado 160.

Giving-up-time, *tiempo de permanencia* y *presas*. El análisis multivariado reveló que el factor fase tuvo efectos significativos sobre el parche rico, $F(3,6)=9.63$, $p<0.01$, el parche intermedio, $F(3,6)=12.82$, $p<0.01$ y el parche pobre, $F(3,6)=20.78$, $p<0.01$. En el

caso del parche rico, el GUT disminuyó de la Fase 1 a la 3 e incrementó ligeramente en la Fase 4 pero el efecto no fue significativo $F(1,1.87)=3.03$, $p=0.53$, mientras que el tiempo de permanencia y el número de presas aumentaron significativamente de una fase a la otra ($F(1,1.93)=9.04$, $p<0.01$ y $F(1,61)=18.12$, $p<0.01$). Para el parche pobre, todas las medidas incrementaron de la Fase 1 a la 2, y disminuyeron ligeramente en la 4 (GUT: $F(1,1.84)=10.52$, $p<0.01$; tiempo de permanencia $F(1,1.73)=48.19$, $p<0.01$; y presas $F(1,2)=59.26$, $p<0.01$). Finalmente, para el caso del parche intermedio el GUT disminuyó de la Fase 2 a la 3 y se mantuvo en la 4 $F(1,1.57)=37.16$, $p<0.01$, y el tiempo de permanencia y el número de presas disminuyeron en cada fase, $F(1,1.68)=47.76$, $p<0.01$ y $F(1,1.92)=31.80$, $p<0.01$ respectivamente.

El factor entre sujetos (costo de traslado) tuvo también efectos significativos sobre el parche rico, $F(3,6)=58.97$, $p<0.01$, el parche intermedio, $F(3,6)=12.82$, $p<0.01$ y el parche pobre $F(3,6)=56.93$, $p<0.01$, generando en todos los casos que todas las medidas fueran mayores en el grupo con costo de traslado 160. La interacción entre los dos factores también fue significativa (parche rico: $F(3,6)=4.12$, $p<0.01$; parche intermedio: $F(3,6)=4.88$, $p<0.01$; y parche pobre: $F(3,6)=8.12$, $p<0.01$).

Respecto a las comparaciones por pares, es importante señalar que de acuerdo con el TVM, la explotación de los parches debería de cambiar de acuerdo con la riqueza del hábitat, que puede afectarse tanto por el costo de traslado como por los parches que lo componen. Dado que, como se mencionó anteriormente, este experimento se realizó partiendo del supuesto de que la riqueza del ambiente en las Fases 1 y 4 es análoga, se esperaría que los animales explotaran de manera similar el parche rico y el pobre en dichas fases. En cuanto al GUT en el parche rico, éste no varió significativamente de una fase a la otra (Fase 1-Fase 3: $p=0.66$; Fase 1-Fase 4: $p=0.56$; y Fase 3-Fase 4 $p=0.69$). Para el parche

intermedio, el GUT fue significativamente mayor en la Fase 2 que en la 3 ($p < 0.01$) y que en la 4 ($p = 0.024$), pero no difirió de la Fase 3 a la 4 ($p = 0.14$). Para el parche pobre, el GUT de la Fase 1 fue menor que el de la Fase 2 y que el de la Fase 4 ($p < 0.01$ en ambos casos), pero no cambió entre las Fases 2 y 4 ($p = 1.0$) (Figura 15).

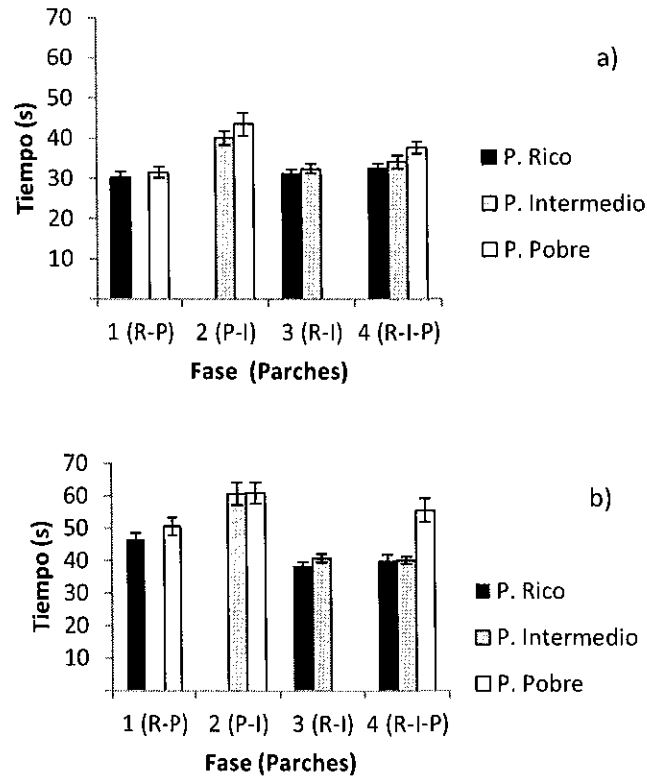


Figura 15. GUT promedio en cada una de las fases en el a) grupo 1 y b) el grupo 2.

En las comparaciones por pares del tiempo de permanencia, se encontró que este no varió en el parche rico de la Fase 1 a la 3 ($p = 1.0$), ni de la 3 a la 4 ($p = 0.98$), pero fue menor en la 1 que en la 4. En el parche intermedio, el tiempo de permanencia fue mayor en la Fase 2 que en la 3 y la 4 ($p < 0.1$), pero no varió de las fases 3 y 4 ($p = 1.0$). Para el parche pobre, el tiempo de permanencia varió significativamente en todas las fases, siendo mayor en la

Fase 2 que en la 4, y mayor en la 4 que en la Fase 1 ($p < 0.01$ en todas las comparaciones) (Figura 16).

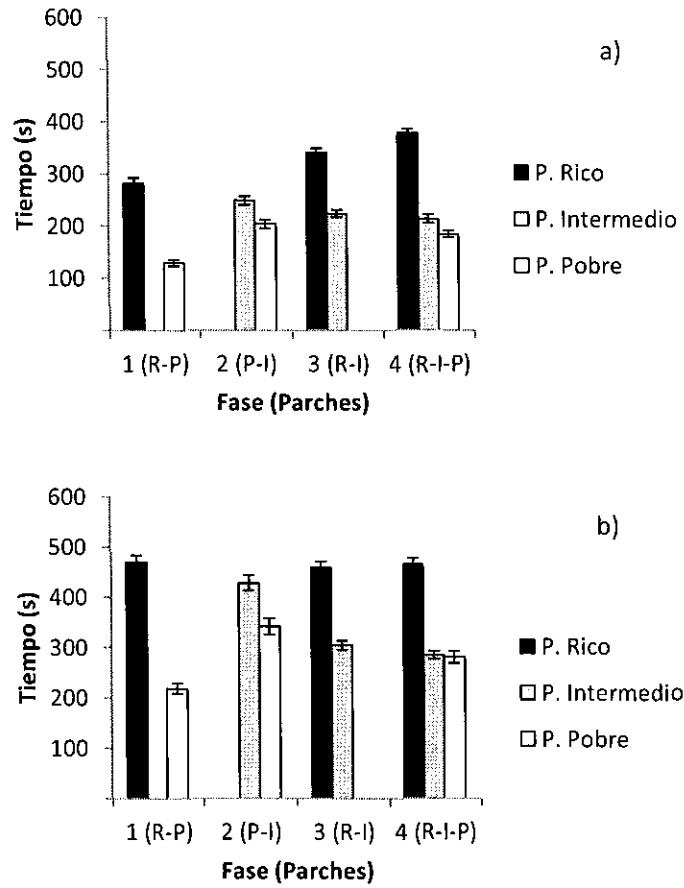


Figura 16. Tiempo de permanencia promedio en cada una de las fases en el a) grupo 1 y b) el grupo 2.

En cuanto al número de presas, esta medida varió significativamente en todas las fase para los tres parches, excepto entre las fases 3 y 4 en el parche intermedio ($p = 0.08$). En el parche rico el número de presas fue mayor en la Fase 4 que en la Fase 3 ($p < 0.01$) y mayor en la Fase 3 que en la Fase 1 ($p < 0.01$). En el parche intermedio la Fase 2 fue mayor

que la 3 ($p < 0.01$), y la 3 mayor que la 4 ($p < 0.01$). En el parche pobre la Fase 2 fue mayor que la Fase 4 ($p < 0.01$), y ésta mayor que la Fase 1 ($p < 0.01$) (Figura 17).

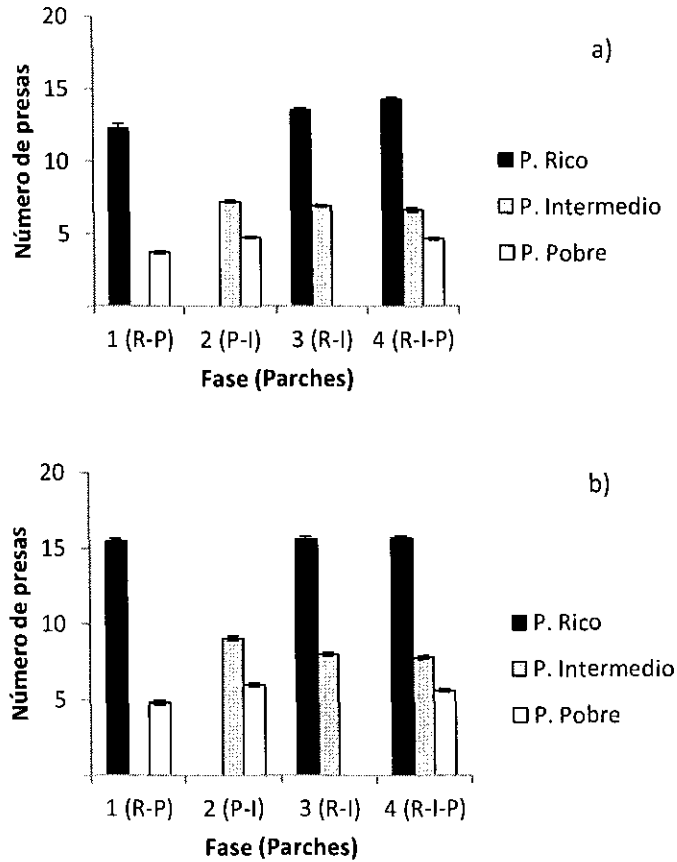


Figura 17. Tiempo de permanencia promedio en cada una de las fases en el a) grupo 1 y b) el grupo 2.

La Figura 18 resume los resultados obtenidos para GUT, tiempo de permanencia y presas en cada uno de los parches durante las tres fases en las que fueron presentados en el grupo con costo 40 y el grupo con costo 160.

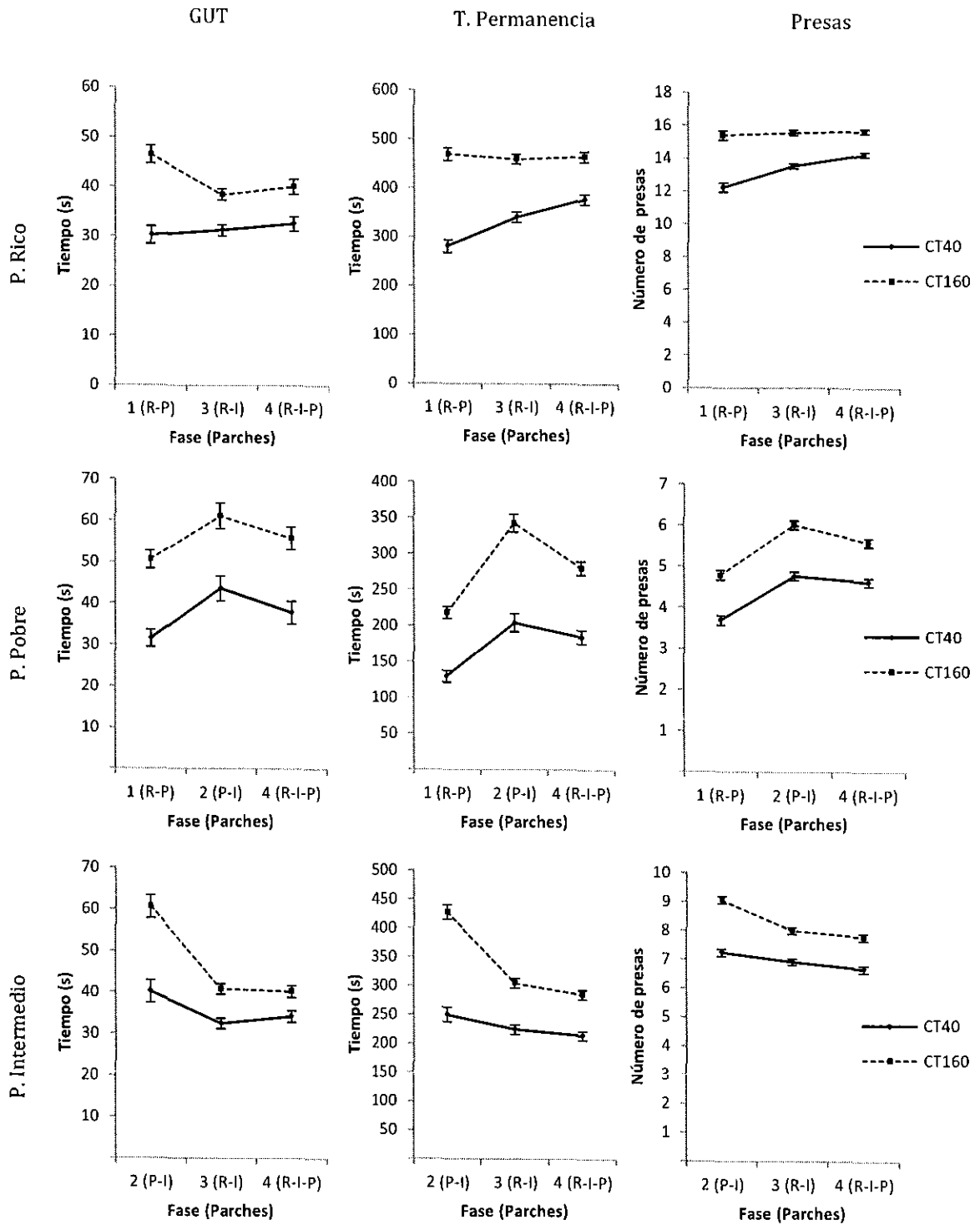


Figura 18. GUT, tiempo de permanencia y número de presas por visita, para los grupos con costo de traslado 40 y 160, para cada tipo de parche.

Preferencia relativa. Se calculó la preferencia relativa del parche rico respecto al pobre, de la misma forma que en el experimento anterior, en las Fases 1 y 4. Se observó que cuando el costo de traslado fue alto, la introducción del parche intermedio disminuyó la preferencia relativa del parche rico respecto al pobre, pero esto no fue ocurrido en el caso del costo de traslado bajo (ver Figura 19).

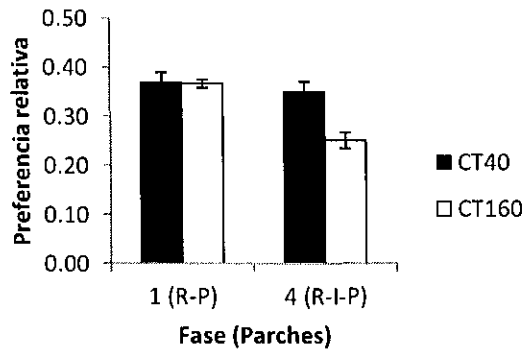


Figura 19. Promedio de la preferencia relativa del parche rico respecto al parche pobre en los dos grupos (CT 40 y CT 160), en la fase 1 (con dos parches) y en la fase 4 (con tres parches).

Discusión

En este experimento, como en el anterior, el tiempo de traslado real fue sensible al costo de traslado programado, siendo relativamente cercano al costo de traslado y con poca variabilidad. El grupo con costo de traslado 40 obtuvo más presas totales por visita que el grupo con costo de traslado 160, como se esperaba si consideramos que el costo de traslado afecta la riqueza del hábitat y teniendo en cuenta los resultados del experimento anterior. También se corroboró que la riqueza del hábitat fue similar en las Fases 1 y 4, lo que nos

permitiría analizar los efectos intra-sujeto de añadir un tercer parche a una situación de forraje asumiendo que mantuvimos intacto el promedio de energía ofrecida por el hábitat.

Considerando las combinaciones de parches programados en cada fase, a priori el hábitat más rico sería el ofrecido por la Fase 3, en orden de riqueza seguirían las Fases 1 y 4, que deberían ser similares, y por último estaría la Fase 2, en la que se presentan los parches más pobres. Adicionalmente, el grupo con costo de traslado 40 se expondría en general a hábitats más ricos que el grupo con costo 160. Sin embargo, contrario a lo esperado, la Fase 3 no fue mayor que las Fases 1 y 4 como se esperaba. Esto es interesante teniendo en cuenta que en los datos de explotación de parche se aprecia que el tiempo de permanencia y el número de presas en el parche intermedio difieren del de los demás parches, pero más que ser un promedio de los valores del parche rico y el parche pobre, tienden a parecerse a los del parche pobre. Si el animal se comportara indiscriminadamente en los parches pobre e intermedio, entonces las fases 1 y 3 deberían ser idénticas y la Fase 4 sería más pobre (ya que la probabilidad de encuentro del parche rico disminuye), sin embargo, esto no fue así. Lo que puede apreciarse es un ligero incremento en la Fase 3 que no llega a ser significativo. Teniendo en cuenta lo anterior, podría considerarse la posibilidad de que la explotación de los parches encuentre cierto techo en la Fase 3.

Respecto al GUT, el tiempo de permanencia y el número de presas, se esperaría que dichos indicadores tuvieran valores altos en las condiciones en las que el hábitat es más rico, y bajos en las condiciones con hábitat pobre. Teniendo en cuenta esto y los resultados obtenidos acerca del número total de presas por sesión, es posible predecir de manera cualitativa la tendencia que deberían tener dichas variables en cada uno de la parches durante las tres fases en las que fueron presentados. El efecto esperado se ilustra en la Figura 20 y los resultados obtenidos se presentaron en la Figura 18.

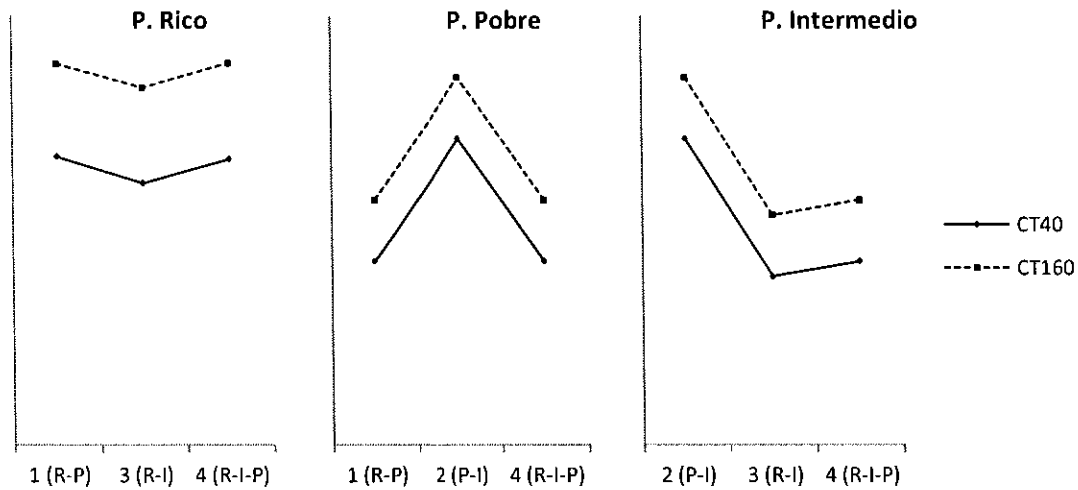


Figura 20. Tendencias esperadas para los datos de cada grupo en cada parche.

En general, las diferencias entre los grupos son las esperadas, ya que los valores en el grupo con costo 160 son mayores que en el grupo con costo 40, aunque las dos líneas no son paralelas. Respecto a los efectos de las fases, los datos que mejor se ajustan a los esperados son los correspondientes al parche pobre, especialmente el GUT. Los datos correspondientes a los parches intermedio y rico difieren más de dicha tendencia. En el parche rico, se esperaría que los valores disminuyeran ligeramente de la Fase 1 a la 3 y se recuperaran en la Fase 4. Esta tendencia parece ocurrir para el GUT, pero para el caso del tiempo de permanencia y el número de presas esta tendencia no es clara, y en el grupo con costo de traslado 40 incluso puede verse un incremento en todas las fases, aunque el primer incremento es pequeño. Respecto al parche intermedio, la predicción señala que los máximos valores se encontrarían en la Fase 2 y disminuirían en la Fase 3, lo cual en efecto ocurre. Sin embargo, se esperaba un ligero incremento de la Fase 3 a la 4 y esto sólo ocurrió para el GUT del grupo con costo de traslado 40; por el contrario, en el tiempo de

permanencia se observa un ligero decremento de una fase a la otra en los dos grupos; y por último, en el GUT del grupo con costo 160 y en el número de presas en los dos grupos lo que se observa es que la medida no cambió de una fase a la otra.

Por tanto, es posible afirmar que la tasa promedio de ganancia en cada fase y grupo en general afectó la explotación de los parches en la dirección esperada. Aunque el efecto no fuera marcado en todos los casos, la mayor parte de las predicciones cualitativas derivadas del TVM se cumplieron.

Respecto al efecto de introducir un tercer parche en el ambiente, el GUT, el tiempo de permanencia y el número de presas aumentaron de la Fase 1 a la 4 en el parche pobre en ambos grupos, pero no cambiaron en el parche rico del grupo con costo de traslado 160 e incrementaron ligeramente en el grupo con costo 40. A partir de estos resultados podría afirmarse que incrementar el número de parches en una situación de forrajeo produce un incremento en la explotación del parche pobre, pero no afecta o afecta poco la explotación del parche rico. Dichos efectos sobre el parche rico, depende el costo de traslado en el ambiente.

En el Experimento 1, se encontró que cuando los animales pasaban de una fase en la que los costos de traslado eran altos, a una en la que eran bajos, los animales tendían a tener una explotación de parches mayor que en una fase con los mismos costos de traslado, pero sin la pre-exposición al costo alto. Este efecto es relevante para el presente experimento ya que la Fase 2 expone a los animales a un hábitat más pobre que las Fases 3 y 4, lo cual podría afectar la explotación de parche. A pesar de que no pareció observarse un efecto en este sentido durante la Fase 3 de este experimento, esta hipótesis debería considerarse. Para obtener mayor evidencia al respecto, sería necesario manipular en experimentos posteriores

el número de alternativas sin introducir fases intermedias y contrabalanceando el orden de presentación de las dos condiciones.

Por último, el análisis de la preferencias relativa indicó que estas no cambiaron de la Fase 1 a la 4 en el grupo con costo de traslado bajo, pero disminuyeron en el grupo con costo de traslado alto, debido a que en este caso se incrementó el tiempo de permanencia en el parche pobre, pero no se incrementó la permanencia en el rico. Esto podría indicar que en un hábitat pobre los animales son más sensibles a la introducción de un tercer parche. Esto es coherente con las diferencias entre grupos observadas en la Figura 18.

EXPERIMENTO 3

En los Experimentos 1 y 2, se estudió el efecto del número de parches en un diseño entre sujeto y uno intra-sujetos respectivamente. En general, el número de alternativas pareció no afectar la explotación de los parches en la manipulación entre sujetos, pero si en la manipulación intra-sujetos. Además, en cada uno de estos experimentos, se evidenció el efecto del costo de traslado sobre la explotación de parche. Este último experimento explorará la cuestión de cómo el costo de traslado afecta la explotación de parche, evaluando la independencia del fenómeno respecto a la tasa global de energía ganada.

De acuerdo con el TVM, el efecto del costo de traslado está relacionado con la maximización a largo plazo de la tasa de energía ganada. En un ambiente con costos de traslado iguales a cero y con parches que se agotan, la estrategia óptima consistiría en consumir alrededor de una presa en cada parche y cambiar a otro en el cual el alimento no ha empezado a agotarse. En la medida que los costos de traslado se incrementan, resulta más óptimo buscar presas al interior del parche que trasladarse a otro parche. Esta hipótesis sugiere que los animales modifican la explotación de los parches cuando el costo de traslado cambia, ya que son sensibles a las ganancias globales de la situación de forrajeo.

En el presente experimento, se buscó verificar si el efecto del costo de traslado ocurre aun cuando éste no altera las ganancias globales del sujeto, y por tanto, accercarnos a identificar si los animales son sensibles a la tasa de ganancia global del ambiente. Para esto, los animales se sometieron al procedimiento descrito en los Experimentos 1 y 2, pero se modificó el criterio de finalización de las sesiones experimentales. En este caso, las sesiones terminarían no de acuerdo a un criterio temporal, sino al número de visitas realizadas a cada parche.

Si los animales responden exclusivamente a la tasa de ganancia global, el cambio en el costo de traslado no debería tener efectos en este experimento. Si, por el contrario, la explotación de los parches depende de información local, los cambios en el costo de traslado tendrían efecto sobre la conducta de forrajeo de los sujetos.

Adicionalmente, se evaluó si el orden de exposición a los costos de traslado afecta la ejecución de los sujetos en los parches, de tal modo que la mitad de los sujetos se expuso primero a un costo de traslado bajo y posteriormente a uno alto, y la mitad a las condiciones contrarias.

Método

Sujetos

Se utilizaron cuatro ratas Wistar macho, experimentalmente ingenuas, de aproximadamente tres meses de edad al inicio del experimento, con suministro de agua ad libitum y privados de alimento de manera que se mantuvieran al 80% de su peso aproximadamente. A lo largo de todo el experimento los animales fueron alimentados exclusivamente con amaranto natural.

Instrumento

El experimento se llevó a cabo en el instrumento descrito anteriormente, excepto que en esta ocasión sólo se usaron dos parches (aquellos dispuestos en los extremos, ver Figura 4).

Procedimiento

El procedimiento fue similar al empleado en los experimentos anteriores. En la caja de traslado operó un programa de intervalo fijo, correspondiente al costo de traslado que tuvo un valor de 40" o 160". Durante este experimento sólo estuvieron disponibles el parche rico (IP2 (25%)) y el parche pobre (IP10 (50%)). El orden de presentación de los parches fue aleatorio, sin embargo, se garantizó que al final de la sesión cada parche hubiera sido visitado cuatro veces. De esta forma, la duración total de cada sesión dependió del tiempo de permanencia de los animales en cada parche y de sus tiempos de traslado. Sin embargo, para evitar que la sesión se prolongara demasiado si los animales postergaban el ingreso a los parches, sólo se permitió el acceso al parche si la respuesta ocurría entre el segundo 40 y 60, para el caso del IF 40", y entre el segundo 160 y el segundo 180" en el programa IF 160". Además, se restringió el tiempo entre la presentación del parche y la aceptación del parche a 20". En cualquiera de los dos casos, si el animal superaba el límite de disponibilidad del costo de traslado o el límite de disponibilidad del parche, el intervalo fijo era reiniciado y la oportunidad de visitar el parche se perdía en esa sesión.

Al igual que en los experimentos anteriores, las variables consideradas fueron el tiempo de permanencia en cada parche, el número de presas obtenidas, el GUT y el tiempo "real" de traslado. Para el análisis, se consideraron los datos correspondientes a las últimas 30 visitas a cada parche durante cada fase.

Diseño

Los sujetos fueron dispuestos aleatoriamente en dos grupos. El primer grupo siempre fue expuesto a una situación de forrajeo en un ambiente "rico" con un costo de

traslado de IF40”; el segundo, siempre forrajeó en un ambiente “pobre”, con un costo de traslado de IF160”.

Ambos grupos fueron expuestos a una fase de moldeamiento realizado a lo largo de seis sub-fases y cuya duración total fue de aproximadamente tres semanas. Posteriormente, la mitad de los sujetos se expuso al costo de traslado IF40” y la mitad al costo de traslado IF 160”. Al final de esta sesión los animales se expusieron al otro costo de traslado, como se ilustra en la Tabla 5. Cada fase tuvo una duración de 30 sesiones.

Tabla 5. Diseño del Experimento 3

Grupos	Fases	
G1 (n=2)	IF 40	IF 160
	Moldeamiento	
G2 (n=2)	IF 160	IF 40

Resultados

En este experimento, se analizaron los efectos del orden de presentación de los costos de traslado y de usar como criterio de finalización de la sesión el número de visitas y no tiempo como en los experimentos anteriores. Se analizó el tiempo real de traslado, el GUT, tiempo de permanencia y número de presas. También se compararon los resultados de este experimento con los del Experimento 1. Por último, se analizó el número de visitas perdidas debido a la disponibilidad limitada en el costo de traslado. Los datos serán

presentados de manera grupal pero los datos individuales pueden observarse en la sección de Anexos (Anexo 11-15).

Estabilidad. En este experimento, el tiempo de permanencia de las 12 últimas sesiones de cada fase fue estable para el 83% de las combinaciones fase-parche-sujeto, a pesar de que la estabilidad no fue empleada como criterio para dar por terminada una fase. Los casos en los que no hubo estabilidad fueron: rata 21 fase 1-parche pobre y rata 24 fase 1- parche rico.

Tiempo de traslado real. Para el análisis del traslado se empleó una ANOVA para medidas repetidas usando como factor intra-sujeto el costo de traslado y como factor entre-sujetos el grupo. En éste, se encontró que el costo de traslado tuvo efectos significativos sobre la variable (ver Figura 21), $F(1,1)=32.44$ $p<0.01$. Este no fue el caso para el efecto del grupo, que resultó no ser significativo, $F(1,1)=2.74$ $p=0.99$, a pesar de que en general el tiempo de traslado real fue siempre mayor en el grupo 1 que en el 2. La interacción entre los factores fue significativa, $F(1,1)=34.97$ $p=0.03$, siendo más marcado el efecto del costo en el grupo 1 que en el 2. Cabe señalar que tanto el promedio, como la varianza, fueron mayores en este experimento que en los anteriores, debido principalmente a las visitas perdidas debido a los límites impuestos al IF del costo de traslado y al tiempo de ingreso al parche.

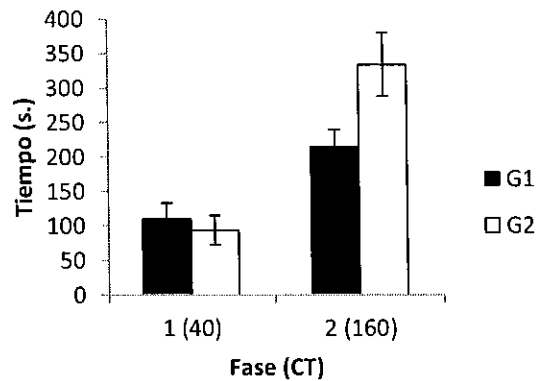


Figura 21. Tiempo de traslado real promedio en cada una de las fases en los dos grupos.

Total de presas por sesión. Al igual que en los experimentos anteriores se analizaron las ganancias obtenidas por los animales en cada fase, teniendo en cuenta el número total de presas de las últimas 12 sesiones en cada fase y se empleando una ANOVA para medidas repetidas. En los experimentos previos se empleó esta medida como un indicador *a posteriori* de la tasa global de ganancia en cada hábitat, sin embargo, teniendo en cuenta que en el presente el costo de traslado no afectaba el número de visitas que podían realizar los animales a los parches, este indicador refleja exclusivamente el número de presas ganado en cada caso. Si los animales fueran sensibles al costo de traslado esperaríamos un mayor número de presas por sesión en las fases con costo de traslado 160, mientras que si no lo fueran el número de presas sería igual entre fases.

En la Figura 22, es posible observar, contrario a lo esperado, los animales obtuvieron un mayor número de presas en las fases con costo de traslado 160, que en aquellas con costo 40 ($F(1,1)=46$, $p>0.01$). Adicionalmente, el grupo 1 obtuvo en general más presas por visita que el grupo 2 ($F(1,1)=10.73$, $p<0.01$). La interacción entre grupo y

costo de traslado fue significativa ($F(1,1)=46$, $p=0.3$) debido a que el incremento de presas del costo de traslado bajo al alto es mayor en el grupo 1 que en el 2.

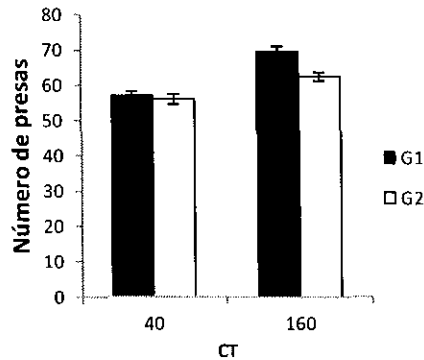


Figura 22. Total de presas por sesión en cada uno de los costos de traslado en los dos grupos.

Giving-up-time, tiempo de permanencia y número de presas. Para este análisis se realizó también una ANOVA de medidas repetidas, en este caso con dos factores intra-sujeto (costo de traslado y parche) y un factor entre-sujetos (grupo).

La Figura 23 ilustra los efectos del costo de traslado, el parche y el grupo sobre el GUT. Al igual que en los experimentos anteriores, el GUT fue mayor cuando el costo de traslado fue 160 y el efecto fue significativo, $F(1,3)=153.13$, $p<0.01$. El parche no tuvo efectos significativos sobre el GUT, $F(1,3)=0.003$, $p=0.96$, como se esperaba. Por otro lado, el grupo sí mostró tener un efecto, $F(1,3)=12.84$, $p<0.01$; en general, la exposición inicial al costo de traslado 160 dio lugar a GUTs más bajos. La interacción entre costo de traslado y grupo fue significativa, $F(1,3)=5.66$, $p=0.02$ (ver Figura 19). Las interacciones entre parche y grupo, $F(1,3)=1.97$, $p=0.16$ y entre costo y parche no, $F(1,3)=0.119$, $p=0.731$. La interacción entre todos los factores fue significativa, $F(1,3)=8.31$, $p<0.01$. Esto se debe a que el efecto del grupo es más marcado cuando el costo de traslado es alto y cuando el parche es pobre.

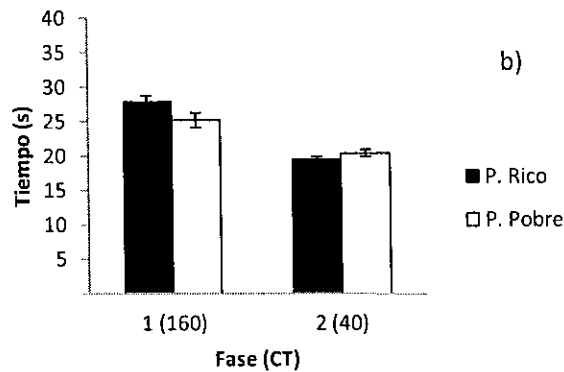
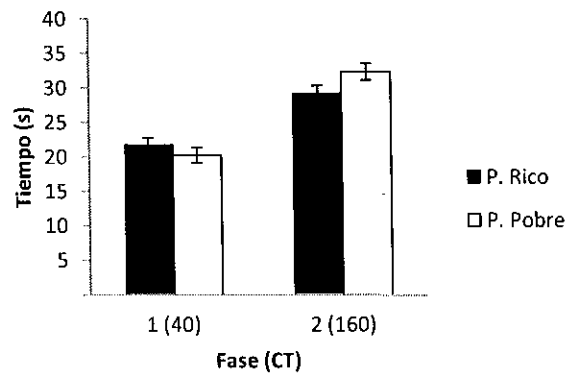


Figura 23. GUT promedio en cada una de las fases en el a) grupo 1 y b) el grupo 2.

En la Figura 24, se pueden apreciar los efectos del costo de traslado, el parche y el grupo sobre el tiempo de permanencia. En este caso, tanto el costo de traslado como el parche tuvieron efectos sobre la variable, siendo éste significativamente mayor cuando el costo de traslado fue 160, $F(1,3)=156.03$, $p<0.01$, y cuando se trataba del parche rico, $F(1,3)=691.89$, $p<0.01$ (ver Figura 23). El grupo también tuvo efectos significativos, $F(1,3)=8.45$, $p<0.01$: al igual que en el caso del GUT, la exposición inicial al CT160 dio lugar a tiempos de permanencia más bajos. La interacción entre costo de traslado y grupo fue significativa, $F(1,3)=7.59$, $p<0.01$. Las interacciones entre parche y grupo, $F(1,3)=0.43$, $p=0.51$ y entre costo y parche no, $F(1,3)=0.57$ $p=0.45$. La interacción entre todos los

factores fue significativa, $F(1,3)=8.56$, $p<0.01$. Esto se debe principalmente a que el efecto del grupo es más marcado cuando el costo de traslado es alto (ver Figura 25).

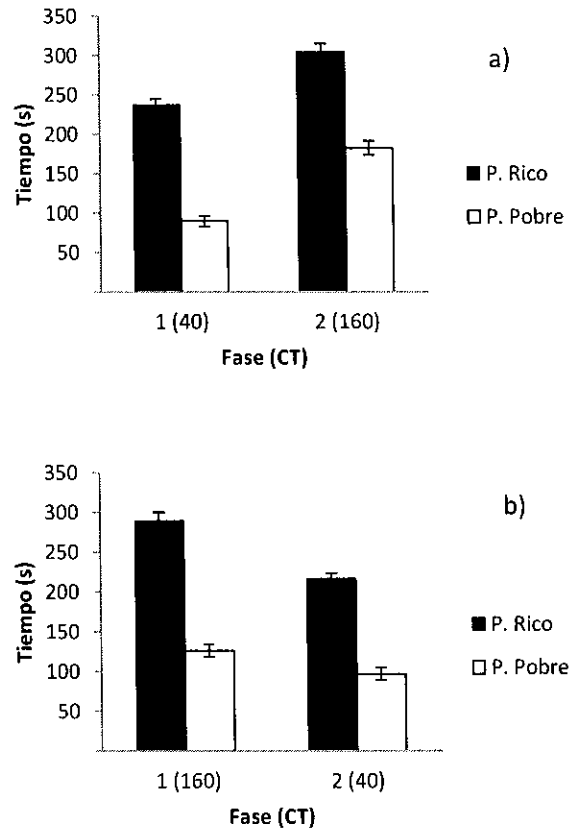


Figura 24. Tiempo de permanencia promedio en cada una de las fases en el a) grupo 1 y b) el grupo 2.

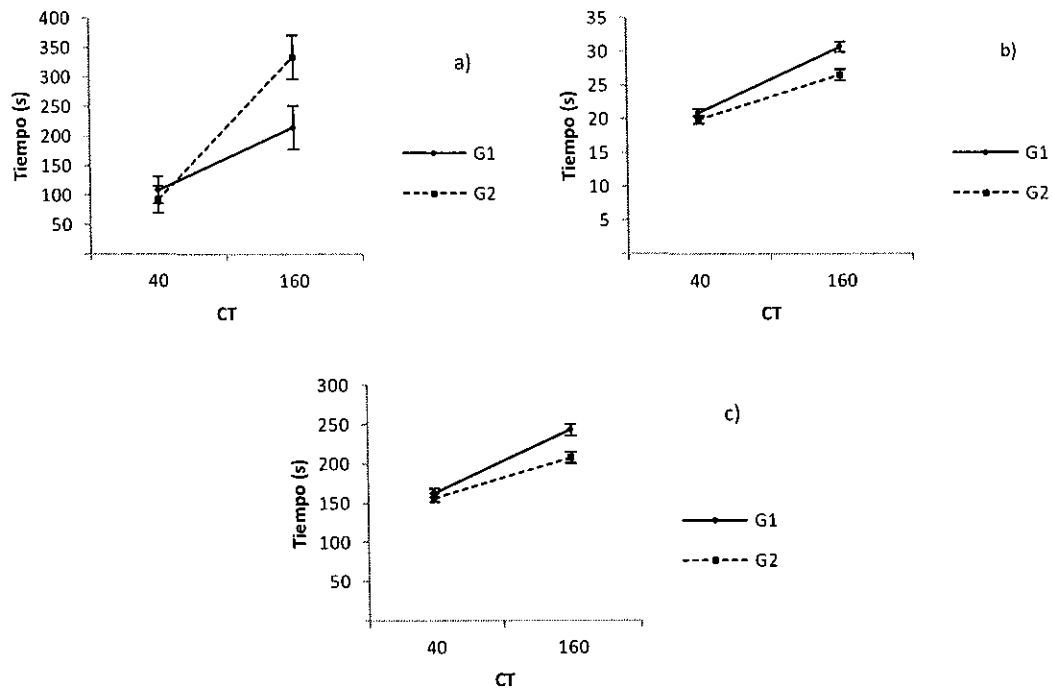


Figura 25. Efectos de interacción entre costo de traslado y grupo para a) el tiempo de traslado real, b) el GUT y c) el tiempo de permanencia

En la Figura 26, se pueden observar los efectos del costo de traslado, el parche y el grupo sobre el número de presas. Tanto el costo de traslado como el parche tuvieron efectos sobre la variable, siendo éste mayor cuando el costo de traslado fue alto, $F(1,3)=137.75$, $p<0.01$ y cuando se trataba del parche rico, $F(1,3)=6777.5$, $p<0.01$, como sucedió con el tiempo de permanencia. El grupo también tuvo efectos significativos en la misma dirección a los mencionados en el caso del GUT y el tiempo de permanencia, $F(1,3)=9.91$, $p<0.01$. Los efectos de interacción no fueron significativos entre costo de traslado y grupo, $F(1,3)=1.43$, $p=0.23$, entre parche y grupo, $F(1,3)=0.093$, $p=0.76$, ni entre costo y parche, $F(1,3)=0.88$, $p=0.35$. La interacción entre todos los factores sí lo fue ($F(1,3)=9.14$, $p<0.01$).

Al igual que en el tiempo de permanencia, esto se debe principalmente a que el efecto del grupo es más marcado cuando el costo de traslado es alto.

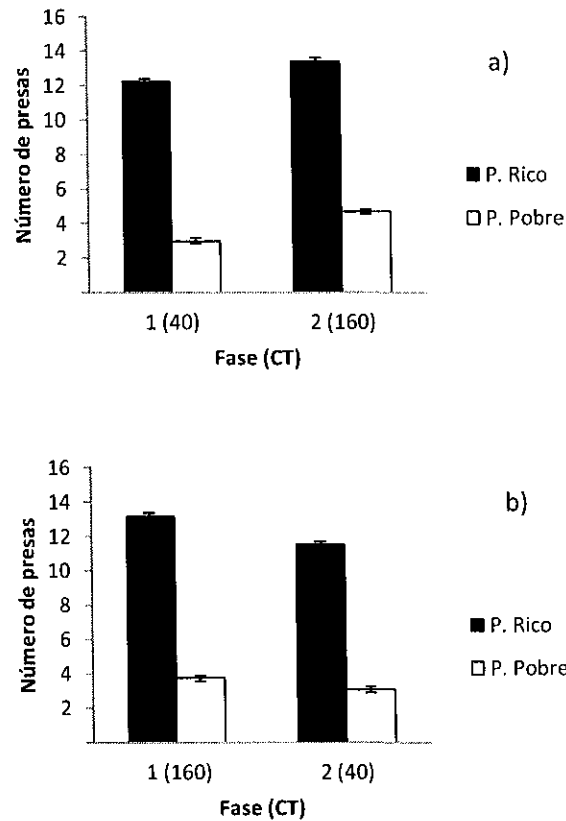


Figura 26. Número promedio de presas por visita en cada una de las fases en el a) grupo 1 y b) el grupo 2.

Visitas perdidas. Por último, se analizaron aquellos casos en los que los animales perdían visitas debido a los límites de disponibilidad limitada impuestos en el procedimiento de este experimento, específicamente a aquel que mantenía disponible al parche sólo durante 20 s. después de haber sido presentado, ya que fue debido a este límite que los animales perdieron visitas. Aunque el porcentaje de parche perdidos a lo largo de

todo el experimento no fue grande (8.6 %), se encontró que los animales perdieron más visitas al parche pobre que al rico. Este efecto fue más marcado en el grupo 2 (que se expuso inicialmente al CT160) e incluso llegó a incrementarse en dicho grupo durante la fase 2 (Figura 27). Este hallazgo sugiere que el límite en el programa pudo funcionar para los animales como una estrategia de rechazo de la alternativa presentada. Cabe mencionar también, que el porcentaje de parches perdidos disminuyó en los dos grupos de una fase a la otra (Grupo 1–fase 1 11.5%, Grupo 1-fase 2 4.6%, Grupo 2- fase 1 12.2% y Grupo 2-fase 2 11.6%)

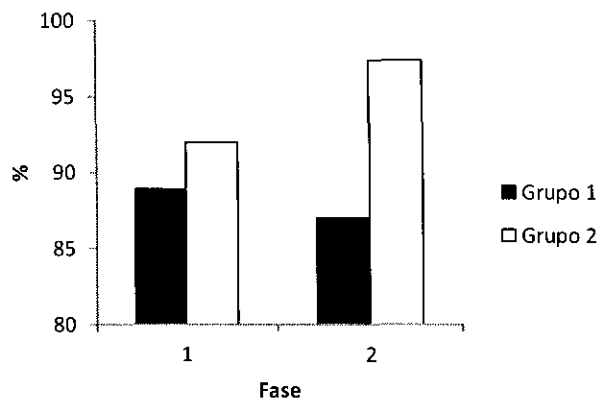


Figura 27. Porcentaje de veces en las que el parche perdido fue el pobre en los dos grupos durante las dos fases (la Fase 1 en el grupo 1 corresponde a costo de traslado 40 y la Fase 2 a costo 160; para el grupo 2, la Fase 1 corresponde a costo de traslado 160 y la Fase 2 a costo 40).

Discusión

Al igual que en los experimentos anteriores, el tiempo de traslado real varió en función del costo de traslado, siendo mayor durante el costo de traslado 160 en los dos

grupos; sin embargo, existió un efecto del orden de presentación de los costos de traslado sobre esta variable, ya que la diferencia entre el tiempo de traslado en las dos fases fue mucho mayor para el grupo que se expuso primero al costo de traslado 160. Esto pudo deberse a que los animales del grupo 1 tuvieron altas tasas de respuesta en la primera condición y eso facilitara su adaptación al intervalo grande en la segunda condición. Aunque esta explicación es plausible, sería necesario analizar las ejecuciones de los animales en los intervalos fijos para verificarla.

Tanto el parche como el costo de traslado tuvieron los efectos esperados de acuerdo con el TVM sobre todas las variables estudiadas. Sin embargo, el grupo, sobre el cual no se tenían predicciones precisas, tuvo efectos sobre GUT y tiempo de permanencia. En general, en el grupo 1, en el que los animales se expusieron primero al costo de traslado bajo que al alto, las diferencias entre una fase y otra fueron mayores que en el grupo 2. Este resultado es interesante, ya que, teniendo en cuenta los efectos del grupo sobre el tiempo de traslado real, podría esperarse el efecto opuesto. Sin embargo, este efecto es compatible con el encontrado en el Experimento 1, en el cual cuando los animales pasaron de una fase con un costo de traslado alto a una fase con un costo bajo, la explotación de los parches disminuyó, sin embargo, la magnitud de dicho cambio fue menor que la que se observó cuando los sujetos pasaron por primera vez de una fase con costo bajo a una con costo alto. Estos resultados sugieren que la explotación de parche no se ve sólo afectada por los parámetros actuales del ambiente, sino también por la historia de reforzamiento del forrajeador. Por el momento, no podemos dar cuenta de este efecto, sin embargo, una exploración las ejecuciones de los animales en los programas podría dar luces al respecto.

Una de las preguntas centrales que se abordaron en este experimento fue qué efectos tendría sobre la explotación de parche variar el costo de traslado sin afectar el número de

oportunidades que los animales tenían de visitar los parches. Respecto a las variables relacionadas con explotación de parche, se observó que el efecto del costo de traslado se replicó, los animales explotaron más los parches durante el costo de traslado 160 que durante el 40. Esto llevaría a pensar que los animales no son sensibles a la tasa de ganancia global del ambiente en esta situación, sino que responden en función de variables más próximas como el costo de traslado. Sin embargo, para evaluar de otra manera esta hipótesis, se compararon los resultados del grupo 1 del presente experimento con las dos primeras fases del grupo con dos parches del Experimento 1, empleando pruebas t para muestras independientes. Los resultados obtenidos mostraron que los animales explotaron más exhaustivamente los dos parches en el Experimento 1 que en el 3 durante todas las fases (ver Tabla 6).

Tabla 6. Descripción del análisis de medias comparando el experimento 1 y 3 para las distintas variables en los dos costos y parches empleados.

Variable	CT	Parche	Exp.	Media	DE	gl.	t	p	
GUT	40	Rico	1	29.43	12.63	102.52	3.97	<.01	
			3	21.66	8.38				
	160	Pobre	1	26.88	8.16	75.52	4.41	<.01	
			3	20.2	8.53				
	Tiempo de permanencia	40	Rico	1	56.46	40.92	63.31	7.12	<.01
				3	29.15	8.59			
160		Pobre	1	47.57	25.11	112.87	5.5	<.01	
			3	32.28	9.49				
Presas		40	Rico	1	331.29	89.42	118	4.38	<.01
				3	236.79	59.82			
	160	Pobre	1	140.91	54.15	103	6.8	<.01	
			3	89.35	48.99				
	Presas	40	Rico	1	713.88	437.68	90.19	5.76	<.01
				3	304.13	83.73			
160		Pobre	1	292.53	130.7	91.94	9.19	<.01	
			3	182.34	69.88				
Presas		40	Rico	1	13.8	1.58	64.2	5.06	<.01
				3	12.23	1.29			
	160	Pobre	1	4.07	0.97	118	5.47	<.01	
			3	2.97	1.21				
	160	Rico	1	17.15	2.75	118	5.94	<.01	
			3	13.42	1.52				
160	Pobre	1	5.67	1.13	118	5.17	<.01		
		3	4.67	0.99					

De acuerdo con estos resultados, podría afirmarse que, si bien en el Experimento 3 se replica el efecto del costo de traslado, el criterio de finalización empleado sí afectó la explotación de los parches. Estos resultados deben ser tomados con cautela, debido a que la comparación entre los dos experimentos podría no ser la más adecuada, sin embargo, los efectos encontrados son sistemáticos y merecen consideración.

Si bien no es posible responder nuestra pregunta de manera definitiva con los datos obtenidos, los resultados sugieren que la conducta de los animales al interior de los parches se ve afectada tanto por variables molares como la ganancia del hábitat, como por factores proximales como el costo de traslado.

Por último, en este experimento, se encontró que implementar un procedimiento de disponibilidad limitada en el ingreso a los parches pudo fungir como rechazo de los parches. Esta conclusión se basa en los resultados presentados en la Figura 26, en la cual puede observarse que los animales perdieron más ensayos cuando el parche presentado fue pobre que cuando este fue rico. Este resultado sugiere que en experimentos posteriores pudiera incluirse este límite dentro del procedimiento con el fin de explorar el efecto del costo de traslado sobre el rechazo, el cual no puede observarse en este experimento ya que los datos son insuficientes.

DISCUSIÓN GENERAL

En primer lugar, es importante resaltar que nuestra preparación experimental garantizó que los supuestos básicos del TVM se cumplieran. A saber, 1) los costos de traslado y el componente de búsqueda al interior de cada parche fueron mutuamente excluyentes, 2) se simuló el agotamiento con un programa que puede ser descrito por una función negativamente acelerada (ver Anexo 16), 3) los parches se encontraron de forma secuencial y aleatoria, 4) se observó la conducta en estado estable de manera que se garantizó que los animales tuvieran completa información sobre la situación de forrajeo y 5) los animales pudieron abandonar los parches en cualquier momento. También cabe señalar que los animales tuvieron un buen ajuste a los intervalos programados en el costo de traslado. Teniendo esto en cuenta es posible afirmar que nuestra preparación experimental simuló exitosamente una situación de forrajeo con parches y, en esta medida, es una buena preparación para estudiar los fenómenos de forrajeo.

A efecto de organizar la discusión de los resultados encontrados, las implicaciones de estos serán analizadas en relación a: 1) el efecto del costo de traslado, 2) el efecto del número de parches.

Efecto del costo de traslado

Respecto al TVM, las principales predicciones fueron corroboradas. El efecto del costo de traslado se replicó en todos los experimentos. Los animales permanecieron más tiempo, obtuvieron más presas y tuvieron mayores GUTs cuando se expusieron al costo de traslado largo en comparación con el corto. También se replicó el efecto del tipo de parche,

ya que la explotación al interior de los parches correlacionó positivamente con su función de ganancia. Dichos efectos fueron consistentes entre grupos y entre sujetos, y la variabilidad en cada una de las medidas fue pequeña.

La idea sobre la que reposa la predicción del TVM respecto al efecto del costo de traslado es que los animales deben obtener la mayor cantidad de energía posible incurriendo en la menor cantidad de costos. Con un costo de traslado bajo, los animales pueden optimizar sus ganancias explotando los parches durante un periodo de tiempo corto, mientras que su tasa de agotamiento es baja, e incrementando el número de visitas que realizan a parches nuevos. Por el contrario, cuando el costo de traslado es alto, para optimizar los animales deben permanecer un mayor tiempo explotando los parches. A largo plazo, un costo de traslado alto disminuye la cantidad de oportunidades que tienen los animales de visitar parches nuevos. De acuerdo con esto, en el caso en el que el costo de traslado no afectara la tasa de ganancia a largo plazo en el ambiente no debería afectar tampoco la explotación de parche.

En el Experimento 3 se permitió a los animales realizar cuatro visitas por sesión a cada parche independientemente del costo de traslado, mientras que en los experimento 1 y 2 el número de visitas a cada parche dependía del tiempo de permanencia en los parches y del costo de traslado empleado. En el experimento 1, por ejemplo, el número de visitas durante el costo de traslado corto fue de alrededor del doble del número de visitas durante el costo largo; en las fases con costo de traslado 40 el promedio de visitas por sesión fue de 10.5 y el promedio del número máximo de visitas que hicieron los sujetos en una sesión fue de 14.8; en las fases con costo de traslado 160 el promedio de visitas fue de 5.5 y el máximo de 7.8. Teniendo en cuenta lo anterior, en el Experimento 3, en el cual el número

de oportunidades de visitar cada parche no dependió del costo de traslado, el TVM predeciría que la explotación de los parches fuera similar entre fases.

Con relación a esta cuestión, se obtuvieron dos resultados principales en el Experimento 3. Primero, la explotación en los parches varió entre fases en función del costo de traslado. Segundo, la explotación de los parches durante este experimento fue menos exhaustiva que en el Experimento 1 (Tabla 6), donde las ganancias globales, en términos de presas totales por sesión, fueron mayores (en el Experimento 3 los animales obtuvieron más o menos la misma cantidad de presas que las que se obtuvieron en el Experimento 1 en las fases con costo de traslado 160).

Esta evidencia pone sobre la mesa la cuestión de qué tipo de factores de la situación controlan la conducta de los animales en el parche. Por un lado, contraponen los supuestos de optimización de la ecología conductual y la psicología, ya que la primera privilegia explicaciones de la conducta relacionadas con la funcionalidad (en términos evolutivos) y la segunda explicaciones relacionadas con factores causales, relacionados con los procesos y mecanismos que conllevan un resultado particular. Por otro lado, plantea el debate entre si los individuos responden exclusivamente a factores moleculares del ambiente o si son sensibles a variables de tipo molar.

Respecto al primer punto, se ha propuesto que las explicaciones psicológicas permiten entender los mecanismos mediante los cuales los animales forrajean, mientras que las explicaciones ecológicas proveen una justificación evolutiva de los mecanismos descritos por los psicólogos (Shettleworth, 1987). De esta manera, las leyes que gobiernan la conducta pueden explicarse a partir de las condiciones bajo las cuales una especie evolucionó, y el comportamiento de los organismos en una situación de forrajeo puede ser explicado a partir de mecanismos psicológicos.

Respecto al segundo, no es posible llegar a una postura conciliadora, ya que como Baum señala (2004), la perspectiva molecular y la perspectiva molecular no son diferentes teorías acerca de la conducta, ni dos teorías que compitan por la mejor explicación de un fenómeno, sino que son lo que él denomina, un choque de paradigmas, dos formas de concebir la conducta, más que una forma de explicarla.

En general, se ha encontrado evidencia de que la conducta de los animales se ajusta tanto a parámetros moleculares como a parámetros molares, sin embargo, desde el punto de un molecularista, cuando los animales se ajustan a variables de tipo molar, lo hacen por medio de mecanismos moleculares; para un molarista, las respuestas de los organismos a parámetros locales del ambiente están en función de su ajuste a variables molares.

En este contexto, los resultados del experimento 3 podrían inicialmente explicarse aludiendo a factores moleculares, considerando que los animales siguen un mecanismo de acuerdo con el cual los animales ajustan la explotación de un parche de acuerdo con el tamaño del intervalo que precede al ingreso al parche, independientemente de si éste afecta su tasa de ganancia global. Esta propuesta sería congruente con los resultados reportados con Cuthill, Kacelnik, Krebs, Haccou e Iwasa (1990) en los cuales los animales experimentaban los dos costos de traslado empleados en el experimento aleatoriamente durante las sesiones.

En nuestro experimento los costos de traslado fueron presentados en fases independientes, de manera que no es posible verificar si la explotación de los parches se modifica de acuerdo con el intervalo inmediatamente anterior. Sin embargo, si este fuera el caso, cabría esperar entonces que los cambios en la explotación se apreciaran tempranamente en cada una de las fases. La Figura 27 presenta el tiempo de traslado real, el GUT, el tiempo de permanencia y el número de presas promedio obtenido por los sujetos

de los grupos con dos y tres parches del Experimento 1 durante las diez primeras y 30 últimas visitas a cada parche en cada fase. En ésta se puede apreciar que durante las primeras visitas de cada fase ya es posible observar el cambio en cada una de las medidas respecto a las últimas visitas de la fase anterior, lo cual confirma que los animales modificaron su ejecución al interior de los parches rápidamente.

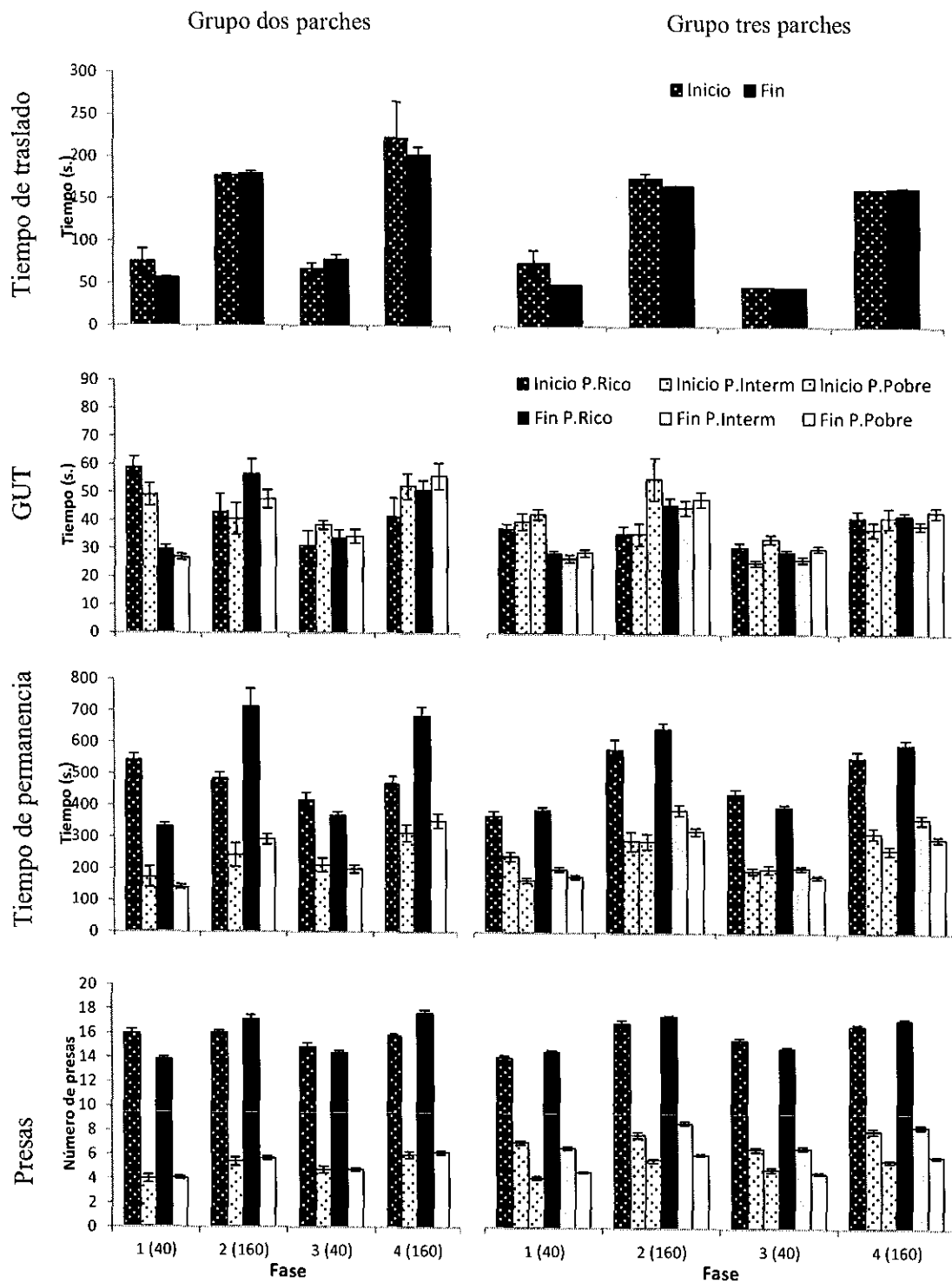


Figura 27. Tiempo de traslado, GUT, tiempo de permanencia y presas durante las diez primeras visitas y últimas 30 visitas a cada parche de los grupos con dos y tres parches del Experimento 1.

A nuestro entender, estos resultados apoyan la idea de que el costo de traslado afecta la explotación de un parche debido no a factores molares, sino a variables de tipo molecular.

Una posibilidad a considerar al respecto es la propuesta de la hipótesis de la racionalidad ecológica (Stephens y Dunlap, 2009). Como se mencionó anteriormente, dicha hipótesis fue formulada para dar cuenta de las diferencias entre los resultados obtenidos en los experimentos que simulan una situación de parche y los obtenidos en estudios de autocontrol. De acuerdo con esa hipótesis, el tipo de decisión implicada en las dos situaciones es análogo y el tipo de estrategia que usan los animales es la misma, sin embargo, ésta da lugar a resultados óptimos en la situación de parche, ya que se trata de una situación que es más parecida al tipo de elecciones que realizan los animales en su ambiente natural, pero conlleva resultados sub-óptimos en los procedimientos de autocontrol, al ser este tipo de situaciones menos frecuentes en la naturaleza. Si en el curso de la evolución la preferencia por demoras cortas llevó a una mayor eficacia biológica, entonces los animales pueden usar una estrategia “impulsiva” como una regla simple de decisión.

Para comparar la situación de autocontrol y la de parche, la hipótesis de la racionalidad ecológica considera que en la situación de parche, después de cada presa el animal debe elegir entre un nuevo reforzador con una demora corta permaneciendo en el parche y uno con una demora larga, abandonando y trasladándose a otro parche. Analizando de esta manera el procedimiento empleado en nuestro estudio, deberíamos considerar que el momento crítico para abandonar un parche es aquel en el que el intervalo entre una presa y la siguiente es mayor que el intervalo programado en el costo de traslado.

Al respecto, en la Tabla 7 se presentan los valores de cada uno de los intervalos programados para la obtención de cada reforzador en cada uno de los parches.

Tabla 7. Valores de los programas de intervalo progresivo empleado en cada uno de los parches.

Presa	P. Rico	P. Intermedio	P. Pobre
1	2	6	10
2	3	8	15
3	3	11	23
4	4	16	34
5	5	21	51*
6	6	29	76**
7	8	41*	114
8	10	56	171
9	12	77**	
10	15	105	
11	19	145	
12	23	199	
13	29		
14	36*		
15	45		
16	57		
17	71**		
18	89		
19	111		
20	139		
21	173		

*Intervalo correspondiente al número promedio de presas obtenido por los sujetos del Experimento 1 durante el costo de traslado 40.

**Intervalo correspondiente al número promedio de presas obtenido por los sujetos del Experimento 1 durante el costo de traslado 160.

De acuerdo con los valores presentados en la Tabla 7, se esperaría que los animales en el ambiente con costo de traslado 40 abandonarían el parche rico después de obtener la presa 14, el parche intermedio alrededor de la presa 7 y el parche pobre después de la presa

4. Durante las condiciones con costo de traslado 160, los animales deberían abandonar el parche rico después de la presa 20, el parche intermedio después de la presa 12 y el parche pobre después de la presa 8. En la Tabla 7 también se señalan con asterisco el número promedio de presas obtenido por los sujetos del Experimento 1 en las dos condiciones, y se puede corroborar que los animales se ajustan muy bien a dicha predicción durante la condición con costo de traslado corto. En el ambiente con costo de traslado alto 160, los animales obtuvieron entre 2 y 4 presas menos de lo esperado, sin embargo, el intervalo asociado al número promedio de presas obtenido en esta condición fue similar en los dos parches, lo cual sugeriría una regla de abandono similar en los tres parches.

Una posible explicación a los resultados presentados, es que en los ambientes con costo de traslado largo, los animales fueron expuestos de facto a intervalos más grandes durante el costo de traslado y en el parche que en las fases con costo de traslado corto. Las leyes de la psicofísica explicarían este resultado aludiendo a una estimación menos precisa de la magnitud mayor, en este caso el costo de traslado alto. (Kacelnik y Brito, 1998).

Otra posible explicación sería que a medida que las presas son obtenidas, la diferencia entre el intervalo programado para la obtención de éstas y el intervalo realmente obtenido se incrementa. De esta forma, si los animales siguieran una estrategia de “impulsividad”¹, el momento de abandono debería ser anterior al mencionado anteriormente. Los resultados reportados en este documento no permiten contrastar estas dos hipótesis, por lo que sería necesario realizar otros análisis y manipulaciones en momentos ulteriores.

¹ La estrategia “impulsiva” consistiría en preferir demoras cortas sobre demoras largas y se asume que dicha estrategia ha sido favorecida por la selección natural.

Otra alternativa actualmente disponible para dar razón del efecto del costo de traslado es la hipótesis de la reducción de la demora (DRH). Aunque como ya se ha señalado esta hipótesis no fue diseñada para dar cuenta de la ejecución de los animales en situaciones de búsqueda de alimento, se ha propuesto que el costo de traslado y los programas dispuestos en los parches, podrían ser análogos a los eslabones iniciales y finales de un programa concurrente encadenado (Fantino y Abarca, 1985). En una simulación operante de forrajeo con parches, la DRH predeciría que el incrementar el costo de traslado llevaría a que los animales fueran menos sensibles a las diferencias entre alternativas, lo cual sería consistente con la predicción del TVM según la cual dicho incremento conllevarían una menor selectividad del animal, en el sentido de que el animal permanecería durante más tiempo en los parches. Sin embargo, aunque las predicciones de los dos modelos en general son similares, los supuestos de ambos son diferentes. Mientras que el TVM supone que los animales en esta situación están respondiendo en función de la tasa de ganancia a largo plazo en el ambiente, la DRH supone que la ejecución de los animales se explica a partir del valor reforzante de los estímulos asociados a la mayor reducción de la demora del reforzador.

Para el caso de nuestro experimento, la DRH predeciría que la explotación de los parches se vería afectada por el costo de traslado, lo que en efecto ocurre, mientras que de acuerdo con el TVM dicho efecto no debería observarse.

Efecto del número de parches

En cuanto a la pregunta de si la conducta de forrajeo se ve afectada por el número de alternativas, la presencia del parche intermedio no pareció afectar la explotación de los demás parches en la manipulación entre sujetos (Experimento 1). Sin embargo, la

introducción de una tercera alternativa sí tuvo efectos en la manipulación intra-sujetos (Experimento 2). En ese caso, se encontró que la presentación simultánea de los tres parches, después de haber expuesto a los sujetos a las combinaciones binarias de estos, produjo un incremento en la explotación del parche pobre. En el parche rico, la tercera alternativa no tuvo efectos cuando el costo de traslado fue alto y tuvo poco efecto cuando el costo de traslado fue bajo. Este efecto diferencial sobre los parches conllevó un decremento en la preferencia relativa del parche rico respecto al pobre.

Respecto al efecto del número de alternativas, estudios realizados en el área de elección dependiente del contexto han señalado que la preferencia de los animales por una alternativa respecto a otra, no se ve afectada por la introducción de una tercera, siempre que ésta sea de menor valor que las dos primeras (Bateson, 2002; Shuck-Paim y Kacelnik, 2009), mientras que Fantino y Dunn (1983) encontraron que la adición de una tercera alternativa hizo que la preferencia de los animales por las demás se modificara, aun cuando se tratara de un alternativa de menor valor que las presentadas inicialmente. De acuerdo con Fantino y Abarca (1985), el efecto de introducir una tercera alternativa sería similar al de disminuir la riqueza del hábitat, lo que en nuestro experimento se traduciría en una mayor explotación de los parche. En términos generales, los efectos encontrados en nuestro experimento sobre el parche pobre son en esta dirección.

A pesar de que nuestro procedimiento fue desarrollado en el marco de los modelos de presa, sin contemplar la aceptación o el rechazo de parche cuando éste se presentaba, nuestros resultados parecieron ser consistentes con las predicciones del modelo presa-parche, según el cual los cambios en la riqueza del hábitat afectan la elección del parche pobre pero no la del parche rico. En el Experimento 1 se observó que el costo de traslado afectó proporcionalmente más al parche pobre que al rico. En el Experimento 2 se encontró

que los efectos de la adición de una tercera alternativa fueron más marcados en el parche pobre que en el parche rico. Y por último, en el Experimento 3 los animales rechazaron más parches pobres que parches ricos. Al respecto el modelo predice que los animales no deberían aceptar el parche pobre cuando los costos de traslado son bajos y deberían aceptarlo progresivamente más con el incremento en los costos de traslado, mientras que la aceptación del parche rico no debería afectarse. Con relación a esto, en la Figura 24 es posible observar que los animales del Experimento 3 tendieron a perder más oportunidades de visitar el parche durante el costo de traslado alto que en el bajo, aunque esto parece interactuar con la experiencia de los animales en el procedimiento ya que el porcentaje de parches rechazado tendió a disminuir a lo largo del experimento. En general, esta evidencia concordaría con las predicciones del modelo basado en la TFO, pero no con las predicciones basadas en la hipótesis de la racionalidad ecológica, ya que una vez el parche pobre es presentado, la siguiente presa disponible aceptándolo tendría una demora de 10 segundos y mientras que rechazarlo impondría una demora mínima de 40 segundos a la siguiente presa. La predicción general de la DRH en este caso no sería contraria con la basada en la TFO.

REFERENCIAS

- Abarca N. y Fantino, E. (1982). Choice and foraging. *Journal of Experimental Analysis of Behavior*, 38, 117–123.
- 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.
- Aparicio, C. F. y Cabrera, F. (2001). Choice with multiple alternatives: the barrier choice paradigm. *Mexican Journal of Behavior Analysis*, 27, 1, 97-118.
- Cabrera, F. y Aparicio, C. (2006). Travel, sensitivity to reinforcement, and multiple alternatives. *Brazilian Journal of Behavior Analysis*, 2, 2, 221-234.
- Baum, W. M. (2004). Molar and molecular views of choice. *Behavioural Processes*, 66, 349–359.
- Baum, W. M. (1982). Choice, changeover, and travel. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 38, 35-49.
- Bateson, M. (2002). Context-dependent foraging choices in risk-sensitive starlings. *Animal Behaviour*, 64, 251–260.

- Burger, O., Hamilton, M. J. & Walker, R. 2005. The prey as patch model: optimal handling of resources with diminishing returns. *Journal of Archaeological Science*, 32, 1147-1158.
- 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.
- Charnov, E., Orians, G. y Hyatt, K. (1976). Ecological implications of resource depression. *The American Naturalist*, 110, 247-259.
- Cuthill, I. C., Kacelnik, A., Krebs, J. R., Haccou, P. e Iwasa, Y. (1990). Starlings exploiting patches: the effect of recent experience on foraging decisions. *Animal Behaviour*, 40, 4, 625-640.
- Dallery, J. y Baum, M.W. (1991). The functional equivalence of operant behavior and foraging. *Animal Learning & Behavior*, 19, 146-152.
- Fantino, E., y Abarca, N. (1985). Choice, optimal foraging, and delay-reduction. *The Behavioral and Brain Science*, 8, 2, 315-330.
- Fantino, E., y Dunn, R. (1983). The delay-reduction hypothesis: Extension to three-alternative choice. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 9, 132-146.
- Fantino, E. (1991). Behavioral ecology. En: Iversen y Lattal (eds.), *Experimental analysis of behavior, Part 2*. Amsterdam: Elsevier science.
- Hanson, J. y Green, L. (1989a). Foraging decisions: prey choice by pigeons. *Animal Behaviour*, 37, 1, 429-444.

- Hanson, J. y Green, L. (1989b). Foraging decisions: patch choice and exploitation by pigeons. *Animal Behaviour*, 37, 6, 968-986.
- Herrnstein, R.J. (1970). On the law of effect. *Journal of Experimental Analysis of Behavior*, 13, 243-266.
- Johnson, D. y Collier, G. (1991). The relationship between feeding rate and patch choice. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 55, 1, 79-95.
- Kacelnik, A., y Brito, F. (1998). Risky choice and Weber's Law. *Journal of Theoretical Biology*, 194, 2, 289-298.
- Katz, M., Abramsky, Z., Kotler, B. y Rosenzweig, M. (2013). Optimal foraging of little egrets and their prey in a foraging game in a patchy environment. *The American Naturalist*, 181, 3, 381-395.
- Klopfer, P. y Podos, J. (1998). Behavior ecology. En: G. Greenberg y M. Haraway, *Handbook of comparative psychology*. Portland: Garland Publishing.
- 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.
- Lima, S. L. (1983). Downy woodpecker foraging behavior: foraging by expectation and energy intake rate. *Ecology*, 65, 166-174.
- Lima, S. L. (1984). Downy Woodpecker Foraging Behavior: Efficient Sampling in Simple Stochastic Environments. *Ecology*, 65, 1, 166-174.

- Marschall, E., Chesson, P. y Stein, R. (1989). Foraging in a patchy environment: prey-encounter rate and residence time distributions. *Animal Behaviour*, 37, 444-454.
- Master, T., Leiser, J., Bennett, K., Bretsch, J.K. y Wolfe, H.J. (2005). Patch selection by Snowy Egrets. *Waterbirds*, 28, 220-224.
- Mazur, J. (2000). Two- versus three-alternative concurrent-chain schedules: a test of three models. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 26, 3, 286-293.
- Mellgren, R., Misasi, L. y Brown, S. W. (1984). Optimal foraging theory: Prey density and travel requirements and *Rattus norvegicus*. *Journal of Comparative Psychology*, 98, 142-153.
- Pyke, G. H. (1984). Optimal foraging theory: a critical review. *Annual Review of Ecology & Systematics* 15, 523-575.
- Redhead y Tyler (1989). An experimental analysis of optimal foraging behavior in patchy environments. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 40, pp. 83-102.
- Shettleworth, S. (1987). Learning and foraging in pigeons: Effects of handling time and changing food availability on patch choice. En: M. L. Commons, A. Kacelnik, y S. Shettleworth, (Eds) *Quantitative Analyses of Behavior, Foraging* (Vol, 6, pp.115-132). New Jersey: Lawrence Erlbaum.
- 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.
- Stephens, D. W., Brown, J. S. e Ydenberg, R. C. (2007). *Foraging: Behavior and ecology*. Chicago: University of Chicago Press.

- Stephens, D.W. y Dunlap, A.S. (2009). Why do animals make better choices in patch-leaving problems? *Behavioral Processes*, 80, 252-260.
- Stephens, D. y Krebs, J. (1986). *Foraging Theory*. Princeton: Princeton University Press.
- Stephens, D. y McLinn, C. (2003). Choice and context: testing a simple short-term choice rule. *Animal Behaviour*, 66, 59-70.
- Timberlake, W. y Silva, K. (1995). Appetitive behavior in ethology, psychology, and behavior systems. En: N.S. Thompson (Ed.), *Perspectives in Ethology*, Vol 11: Behavioral Design. New York: Plenum Press.
- Tryon, W. (1982). A simplified time-series analysis for evaluating treatment interventions. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 15, 3, 423-429.
- Tome, M. W. (1988). Optimal foraging: food patch depletion by ruddy ducks. *Oecologia*, 76, 27-36.
- Valone, T. (1991). Bayesian and prescient assessment: foraging with pre-harvest information. *Animal Behaviour*, 41, 569-577.

ANEXOS

ANEXO 1

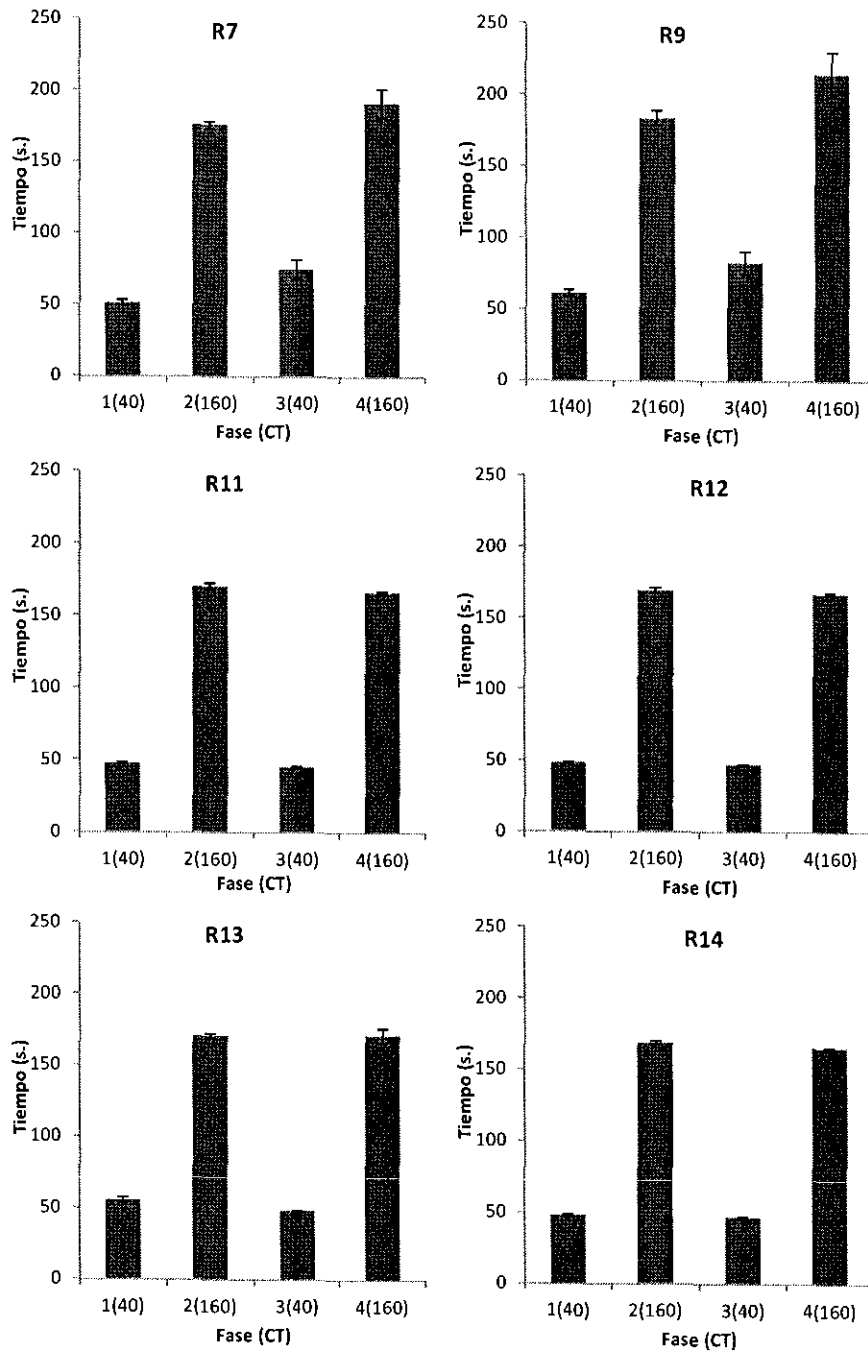


Figura 28. Tiempo de traslado para cada sujeto del Experimento 1 en cada una de las fases. Los sujetos R7 y R9 corresponden al grupo 1, los sujetos R11-R14 al grupo 2.

ANEXO 2

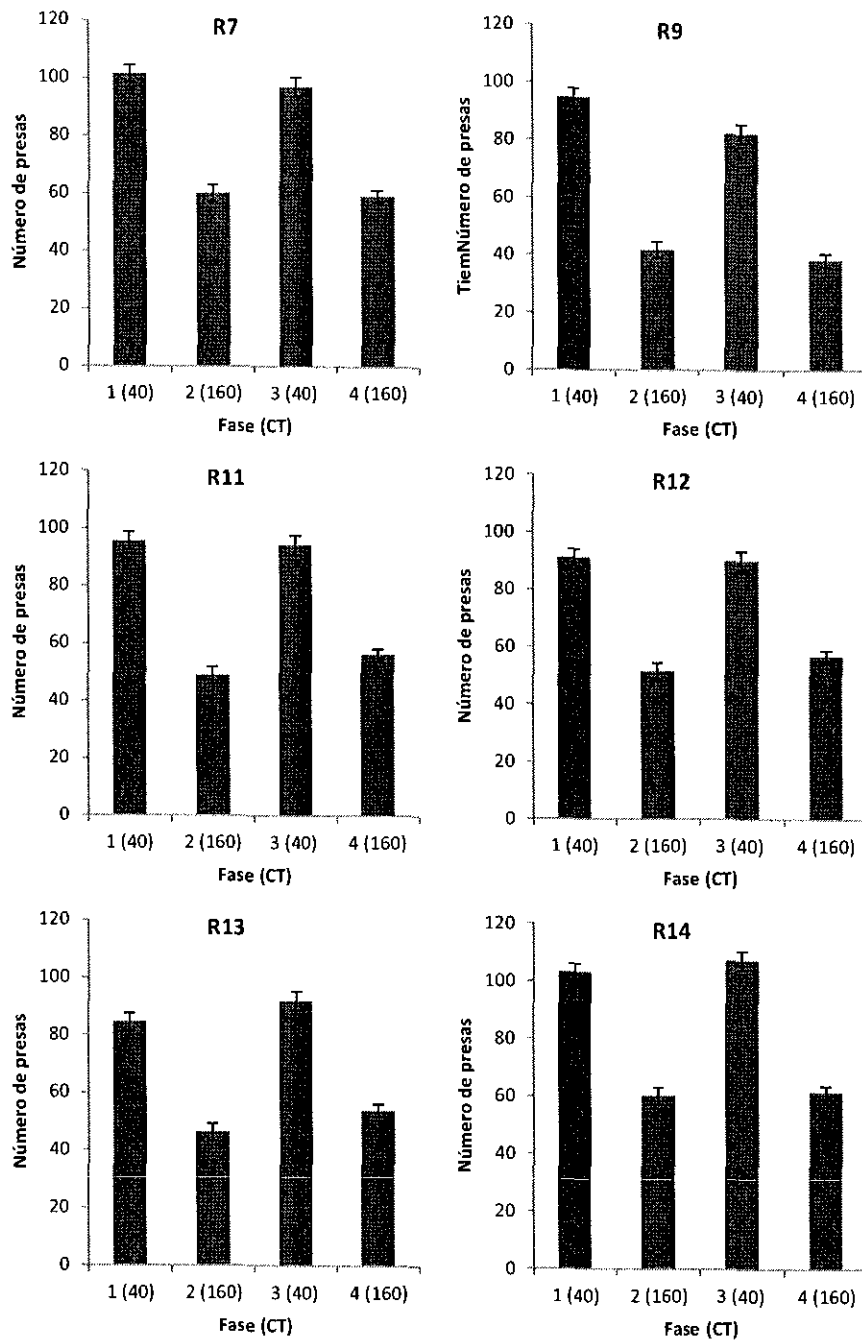


Figura 29. Número total de presas por sesión para cada sujeto del Experimento 1 en cada una de las fases. Los sujetos R7 y R9 corresponden al grupo 1, los sujetos R11-R14 al grupo 2.

ANEXO 3

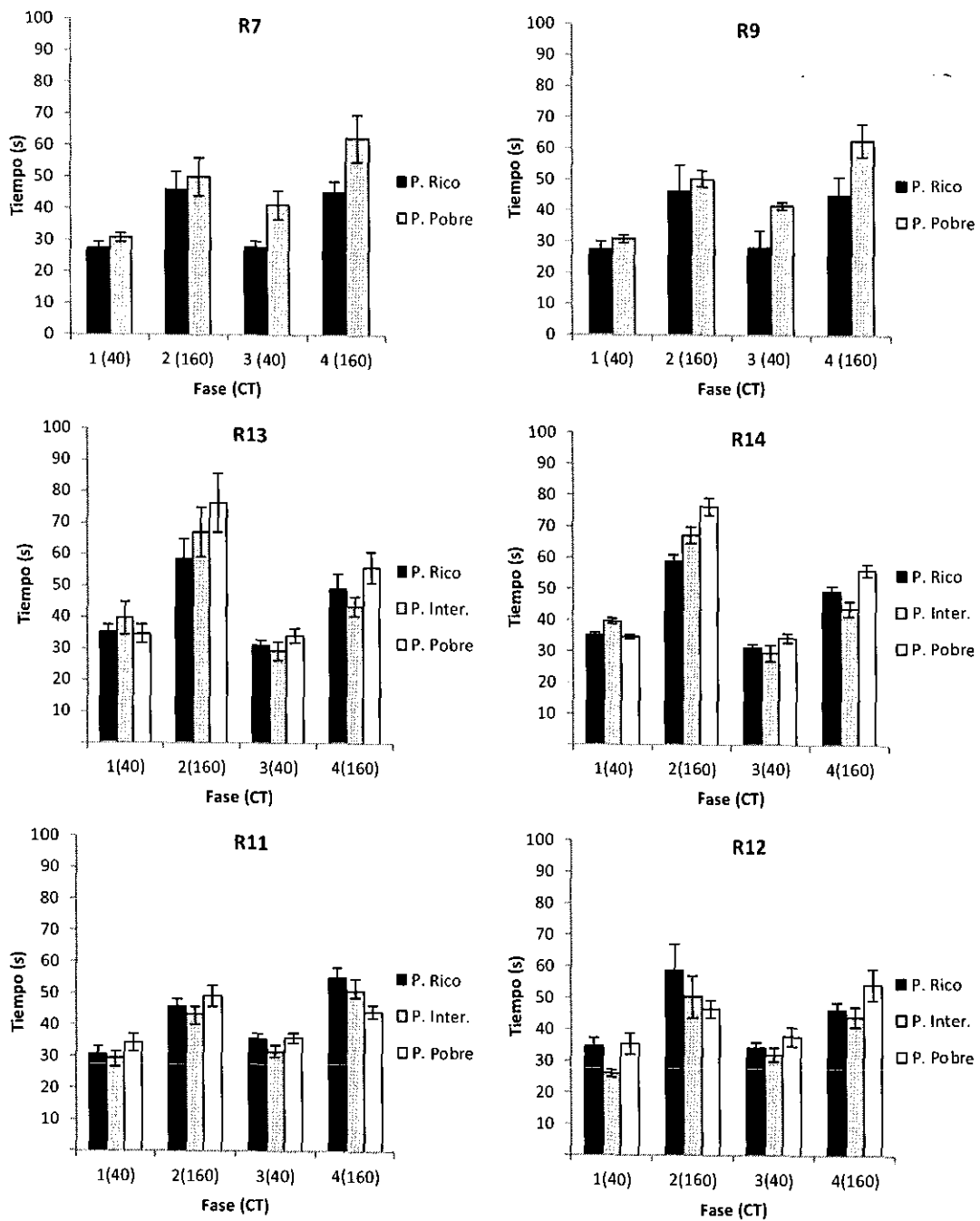


Figura 30. GUT para cada sujeto del Experimento 1 en cada una de las fases. Los sujetos R7 y R9 corresponden al grupo 1, los sujetos R11-R14 al grupo 2.

ANEXO 4

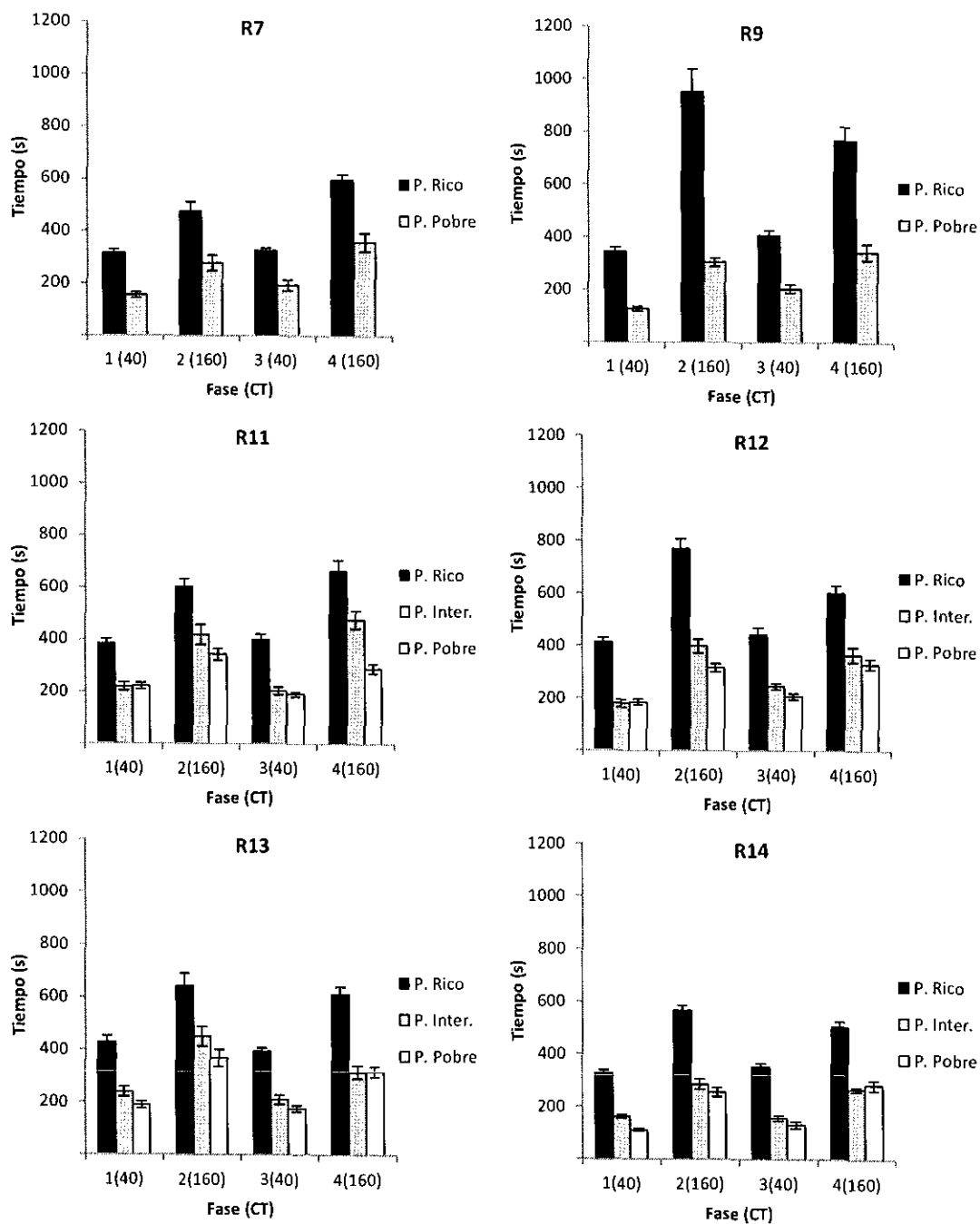


Figura 31. Tiempo de permanencia para cada sujeto del Experimento 1 en cada una de las fases. Los sujetos R7 y R9 corresponden al grupo 1, los sujetos R11-R14 al grupo 2.

ANEXO 5

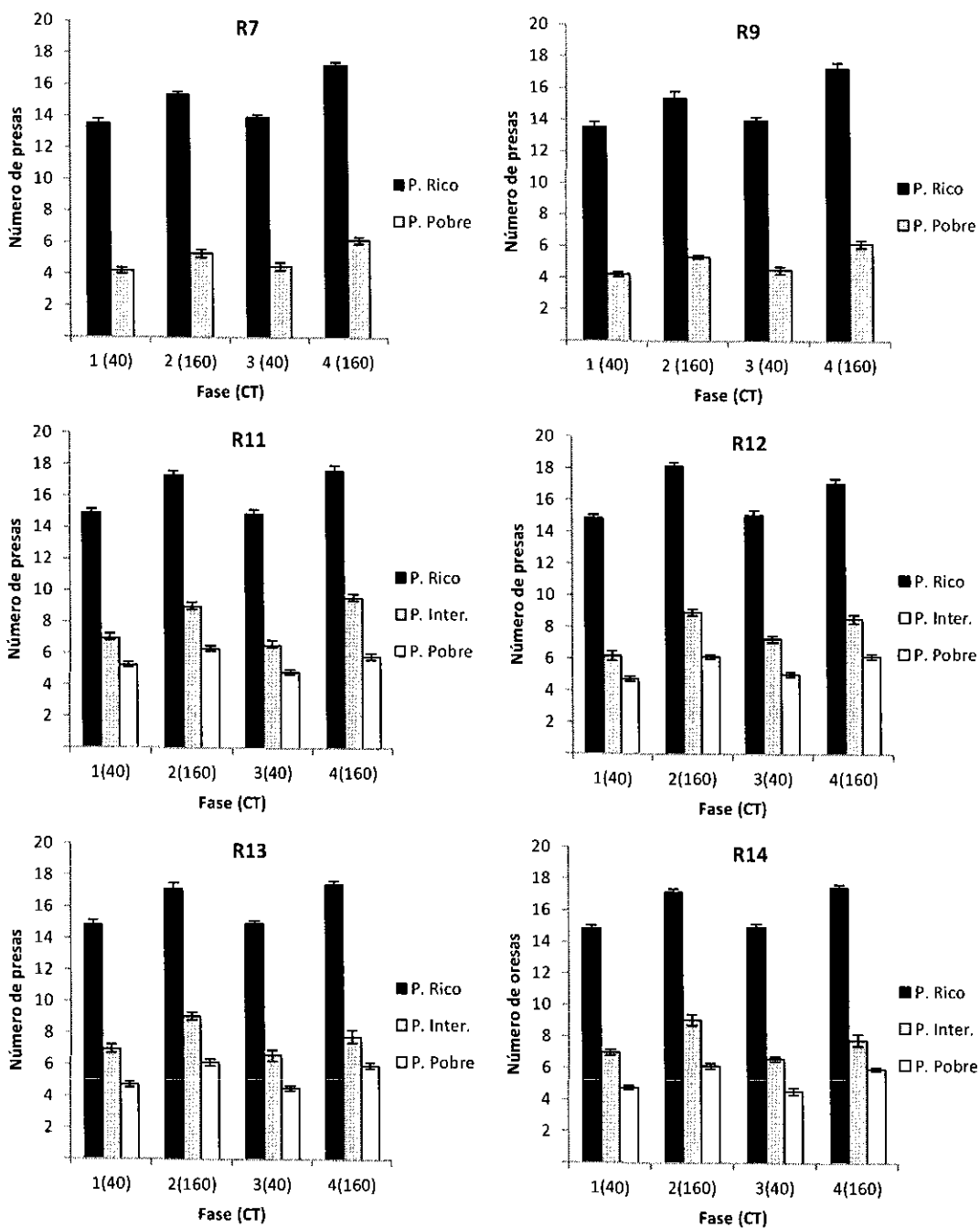


Figura 32. Número de presas por visita para cada sujeto del Experimento 1 en cada una de las fases. Los sujetos R7 y R9 corresponden al grupo 1, los sujetos R11-R14 al grupo 2.

ANEXO 6

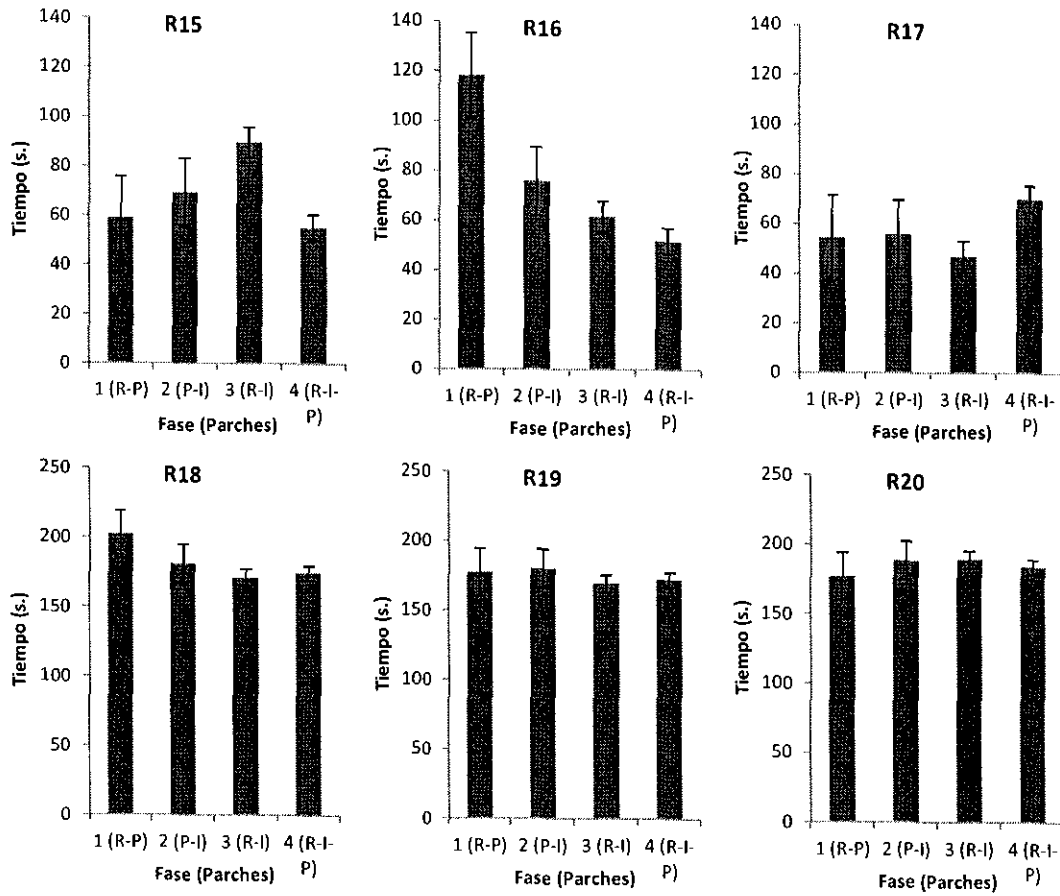


Figura 33. Tiempo de traslado para cada sujeto del Experimento 2 en cada una de las fases. Los sujetos R15- R17 corresponden al grupo con costo de traslado 40 y los sujetos R18-R20 al grupo con costo 160.

ANEXO 7

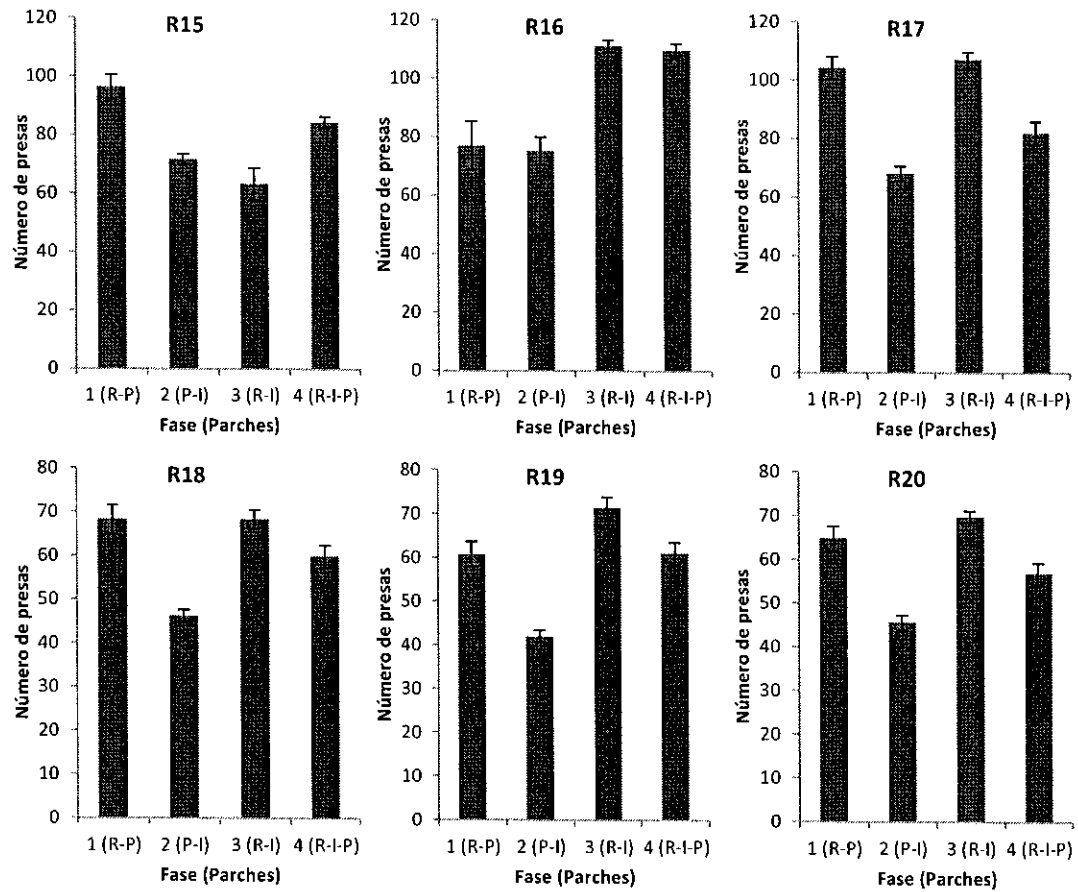


Figura 34. Número total de presas por sesión para cada sujeto del Experimento 2 en cada una de las fases. Los sujetos R15- R17 corresponden al grupo con costo de traslado 40 y los sujetos R18-R20 al grupo con costo 160.

ANEXO 8

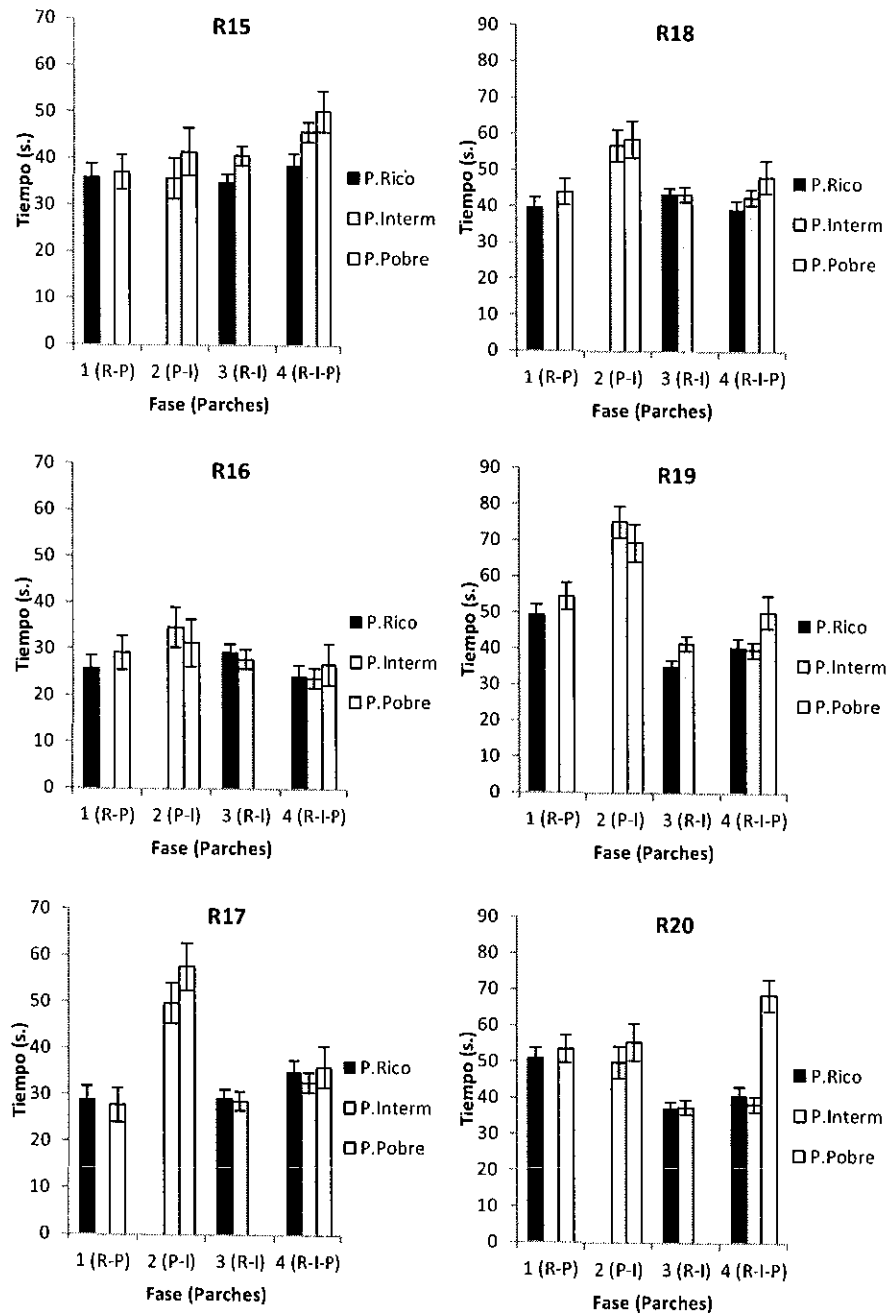


Figura 35. GUT para cada sujeto del Experimento 2 en cada una de las fases. Los sujetos R15- R17 corresponden al grupo con costo de traslado 40 y los sujetos R18-R20 al grupo con costo 160.

ANEXO 9

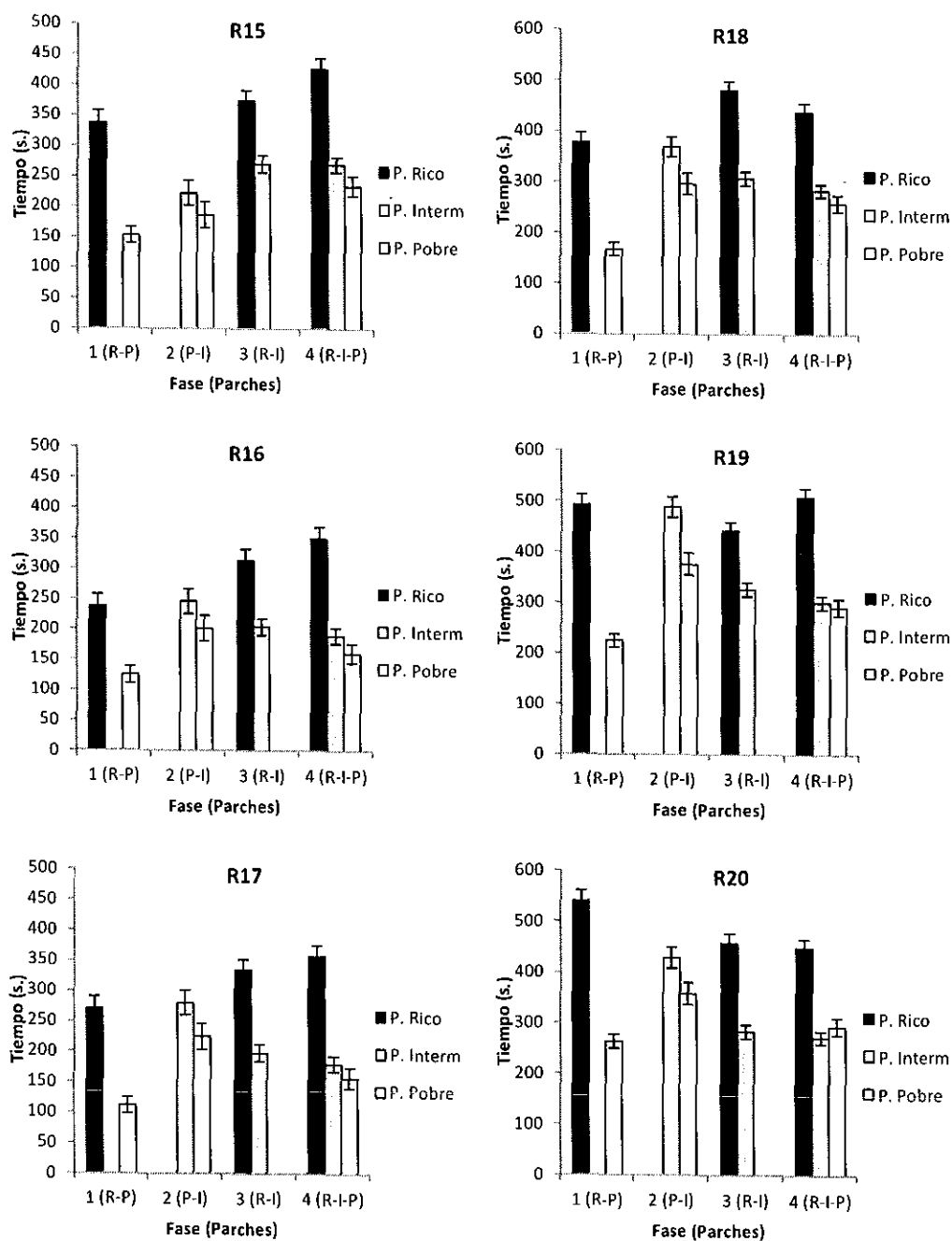


Figura 36. Tiempo de permanencia para cada sujeto del Experimento 2 en cada una de las fases. Los sujetos R15- R17 corresponden al grupo con costo de traslado 40 y los sujetos R18-R20 al grupo con costo 160.

ANEXO 10

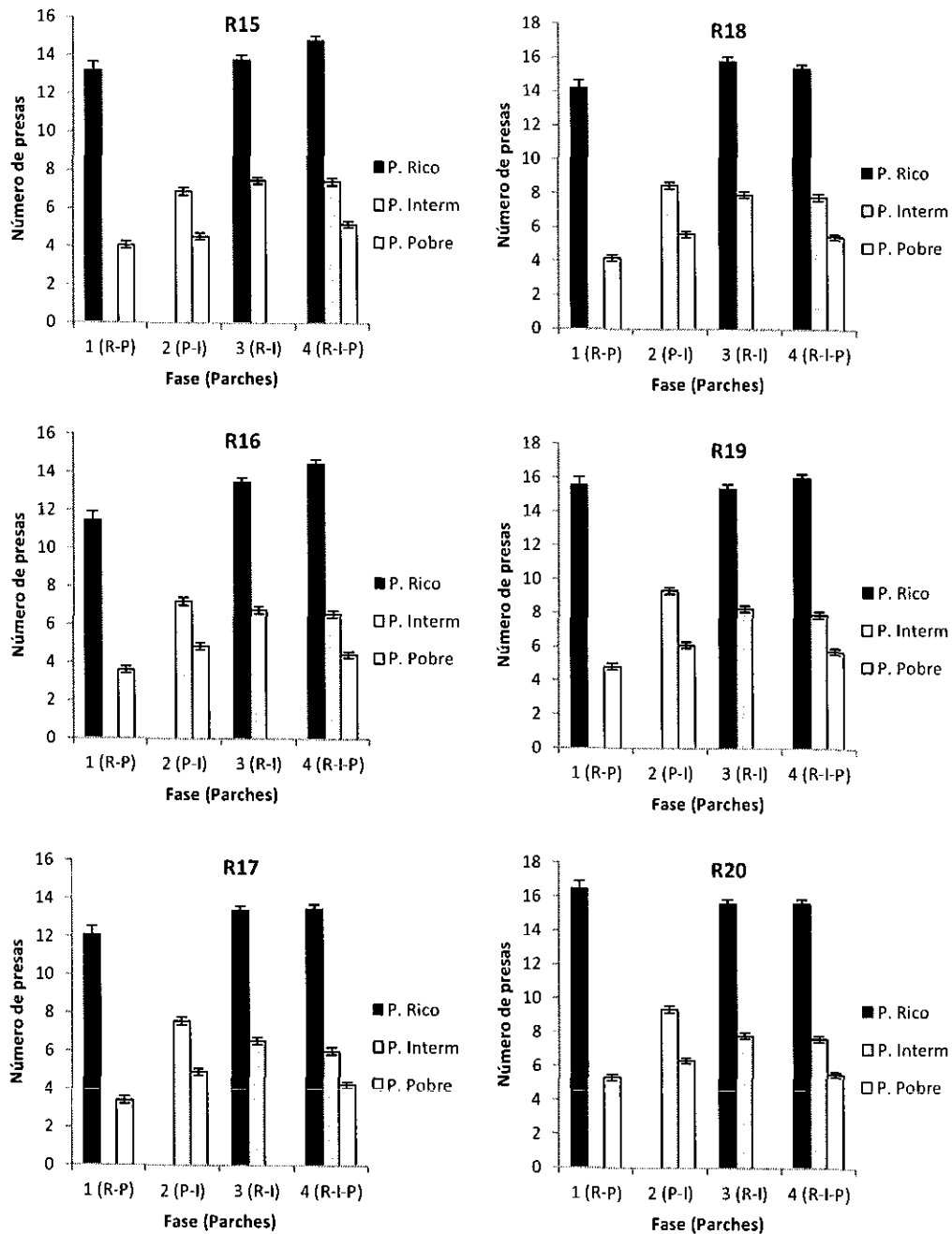


Figura 37. Número de presas por visita para cada sujeto del Experimento 2 en cada una de las fases. Los sujetos R15- R17 corresponden al grupo con costo de traslado 40 y los sujetos R18-R20 al grupo con costo 160.

ANEXO 11

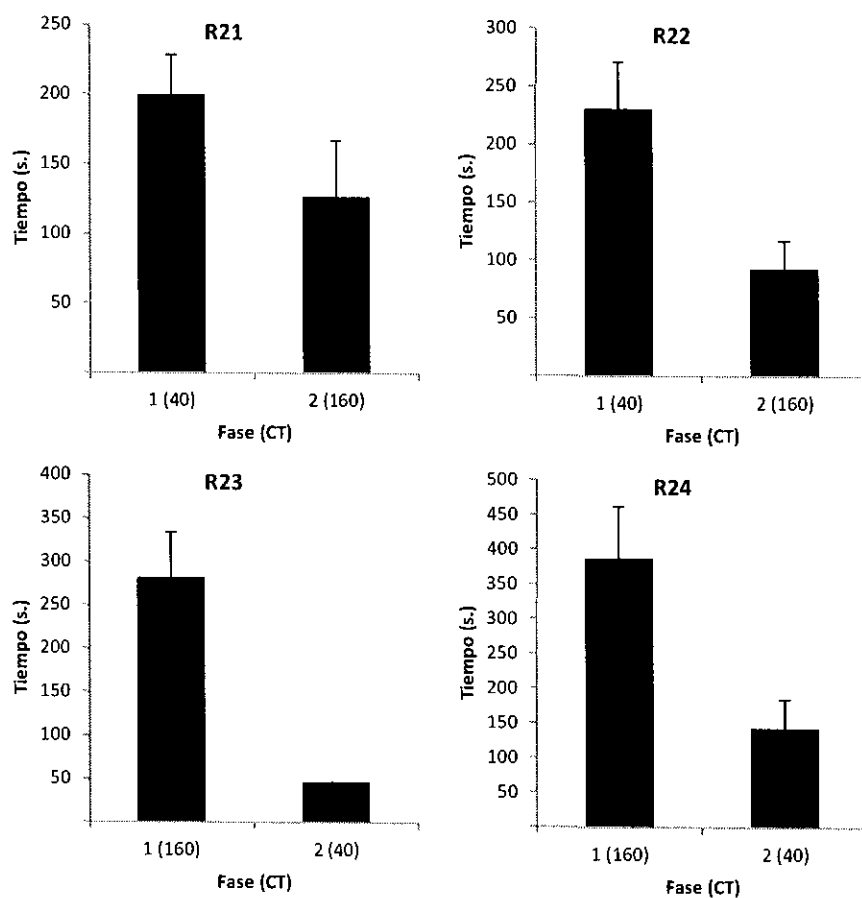


Figura 38. Tiempo de traslado para cada sujeto del Experimento 3 en cada una de las fases. Los sujetos R21 y R22 corresponden al grupo 1 y los sujetos R23 y R24 al grupo 2.

ANEXO 12

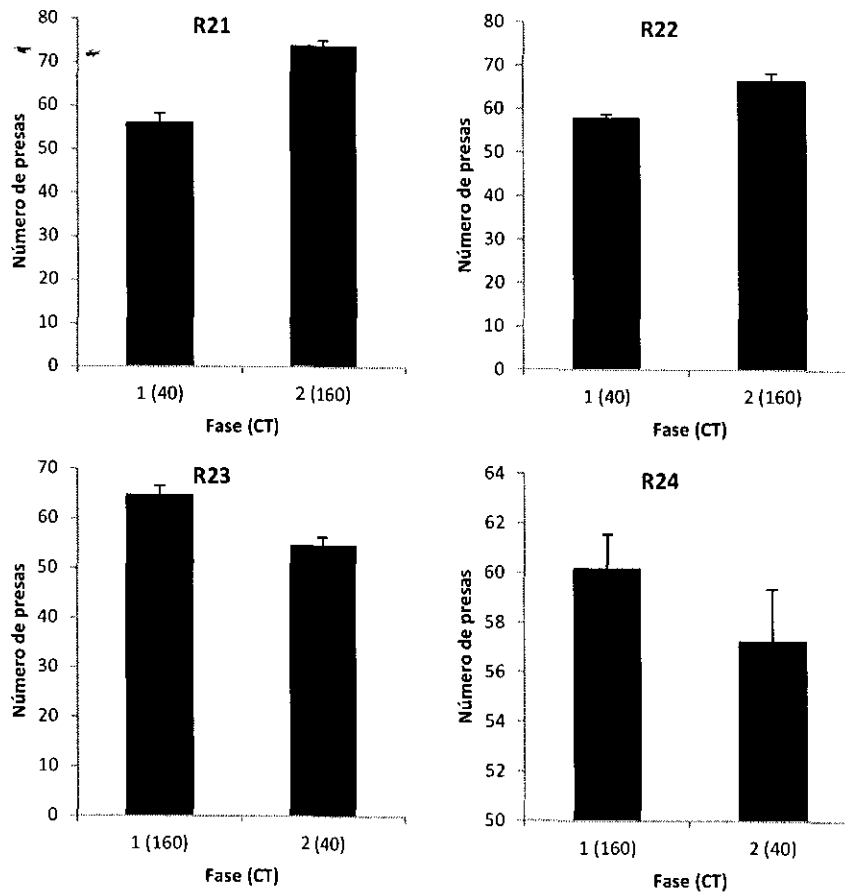


Figura 39. Número total de presas por sesión para cada sujeto del Experimento 3 en cada una de las fases. Los sujetos R21 y R22 corresponden al grupo 1 y los sujetos R23 y R24 al grupo 2.

ANEXO 13

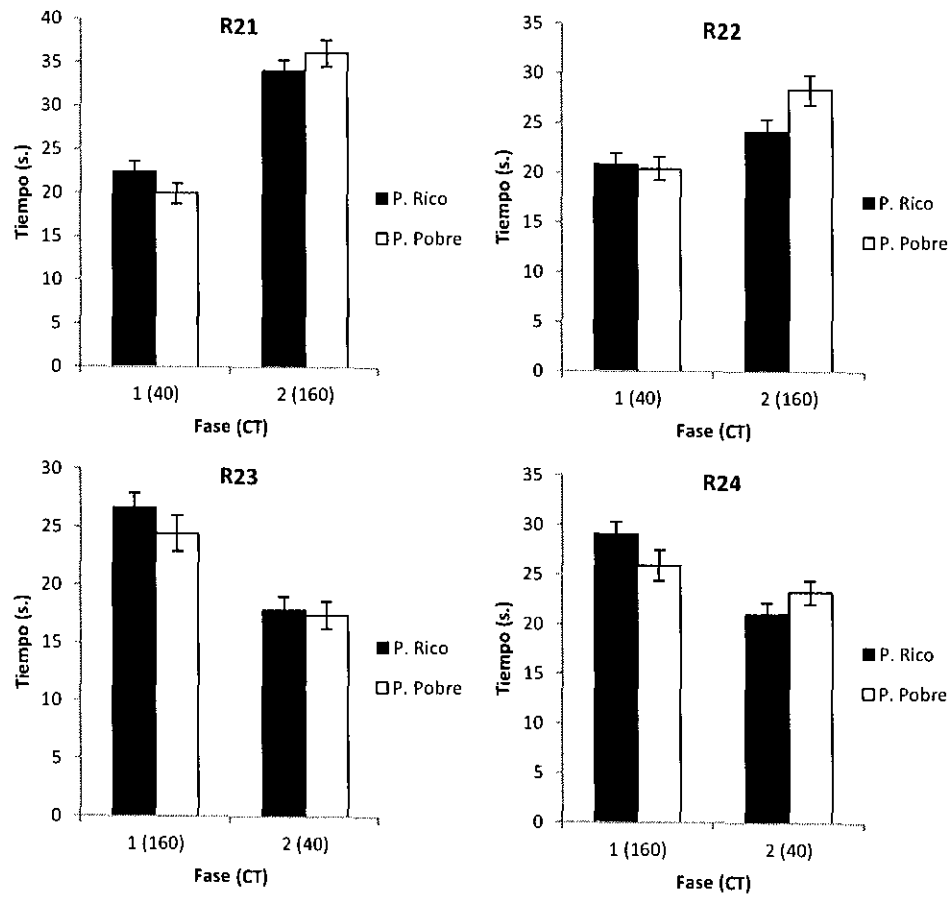


Figura 40. GUT para cada sujeto del Experimento 3 en cada una de las fases. Los sujetos R21 y R22 corresponden al grupo 1 y los sujetos R23 y R24 al grupo 2.

ANEXO 14

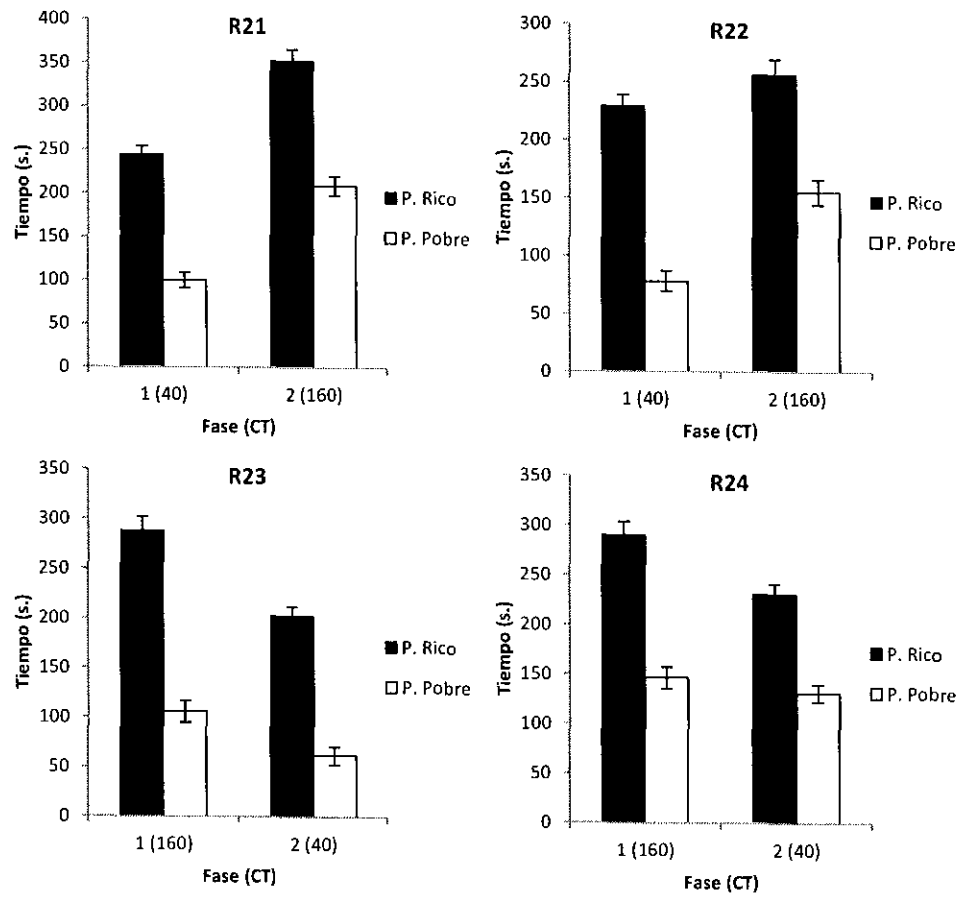


Figura 41. Tiempo de permanencia para cada sujeto del Experimento 3 en cada una de las fases. Los sujetos R21 y R22 corresponden al grupo 1 y los sujetos R23 y R24 al grupo 2.

ANEXO 15

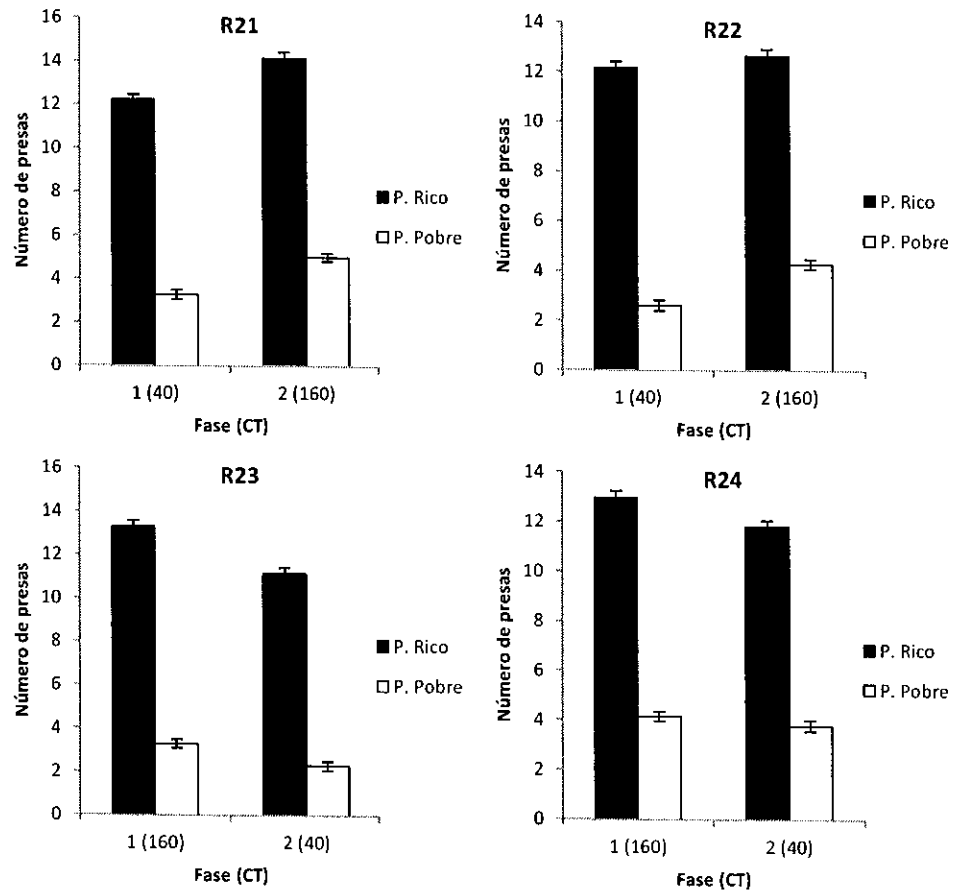


Figura 42. Número de presas por visita para cada sujeto Experimento 3 en cada una de las fases. Los sujetos R21 y R22 corresponden al grupo 1 y los sujetos R23 y R24 al grupo 2.

ANEXO 16

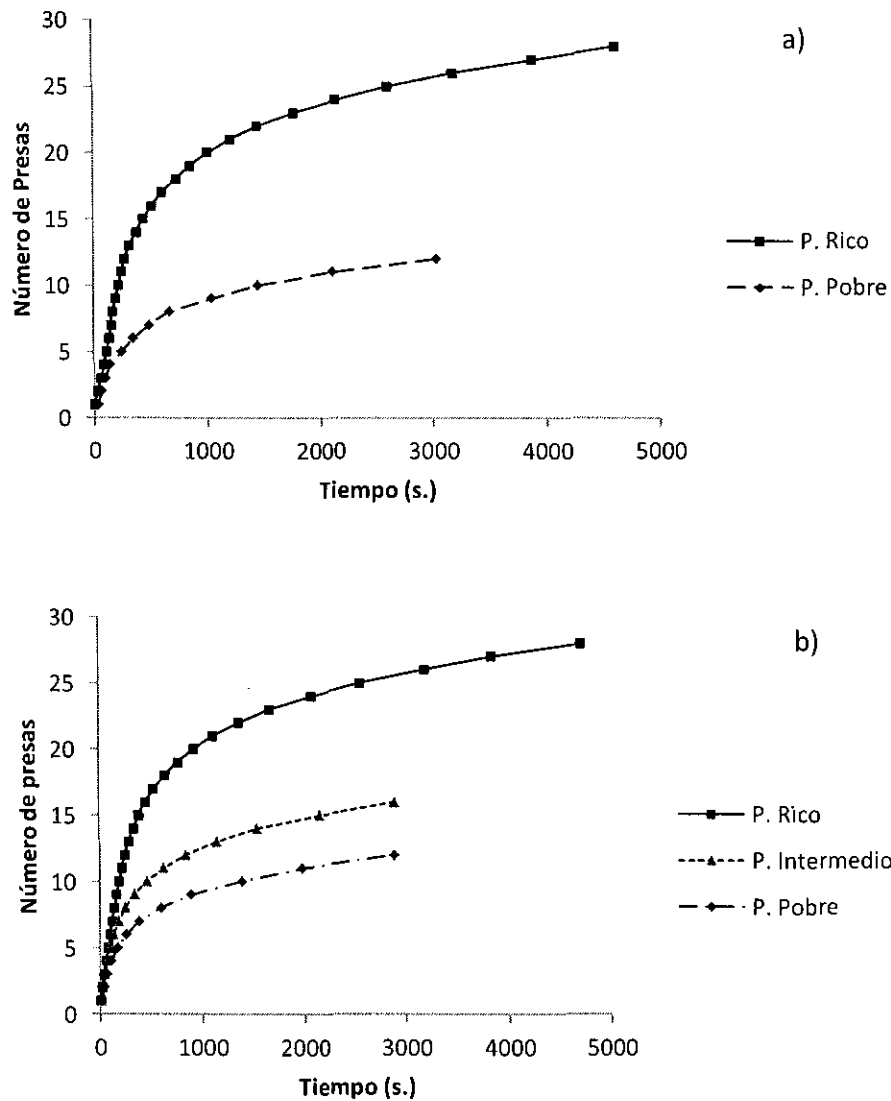


Figura 43. Funciones de ganancia de cada uno de los parches empleados. Se calcularon a partir de los datos del a) grupo con dos parches y b) el grupo con tres parches del Experimento 1, durante la etapa de pre-exposición a los programas en el entrenamiento.