

Forrajeo en ratas: Una evaluación del recorrido de los sujetos como un indicador de desgaste energético^{1,2}

Luis Alfaro³

UNAM (Facultad de Psicología)

Universidad de Guadalajara (CEIC)(México)

Rosalva Cabrera

FES Iztcala (UNAM) (México)

Resumen

Estudios previos de forrajeo colectivo sugieren que la estrategia de parasitar ocurre en una alta proporción porque podría conllevar a un menor desgaste energético; este desgaste ha sido evaluado considerando la distancia a la cual se ubican los sujetos respecto del centro del área de búsqueda. Este trabajo evaluó, en condiciones de laboratorio, la relación entre la adquisición de estrategias y la longitud de los recorridos realizados por ratas macho expuestas a una situación colectiva de búsqueda de alimento. Seis grupos fueron expuestos a diferentes tipos de alimento: semillas o pellets. Al contrastar los recorridos de los sujetos en función del tipo de alimento, se observó que los grupos expuestos a semillas hicieron recorridos más cortos. En la comparación de recorridos realizados por sujetos que emplean una estrategia diferente se apreciaron recorridos significativamente más cortos para los productores, lo cual podría implicar que los recorridos de los productores son más directos y eficientes para conseguir alimento. Una simplificación de la función de Newell & Rosenbloom (1981) fue utilizada para mostrar el estado estable de los recorridos (curva de aprendizaje).

Palabras clave: *forrajeo colectivo, estrategias, recorrido, curva de aprendizaje.*

Abstract

Previous research on collective foraging suggest that scrounging strategy is present at high level because it entails a low expenditure of energy; this expenditure has been evaluated in function of the distance in which were located the subject with respect to center of searching area. The present study evaluated in a laboratory situation, the relationship between the acquisition of strategies and the length of traveling of male rats exposed to a collective foraging situation. Six groups were exposed to different kind of food: seeds vs pellets. A comparison between the traveling as a function of kind of food shows that the traveling was shorter to seeds groups. A comparison between the traveling in subjects that used different strategy shows that it was shorter in producers, which can imply that in producers travels are direct and efficient. An oversimplification of Newell & Rosenbloom (1981) was used to show the steady state (learning curve).

Keywords: *collective foraging, strategies, traveling, learning curve.*

¹ La referencia a este artículo en la web es: <http://conductual.com/content/forrajeo-en-ratas-una-evaluacion-del-recorrido-de-los-sujetos-como-un-indicador-de-desgaste>

² Se agradece a CONACyT ya que los datos de este trabajo fueron recabados durante el doctorado del primer autor con el soporte de la beca 46420. Se agradece a DGAPA por la beca de post-doctorado que posibilitó el análisis de datos y la redacción de este documento

³ Correspondencia: Luis Alfaro. Av. Universidad 1900, edificio 7, interior #4. Colonia Alttillo Universidad, C.P. 04350, Delegación Coyoacán, Distrito Federal, México. Correo electrónico: lusalfaroh@gmail.com

En numerosos trabajos empíricos se ha observado que algunas especies animales se agrupan para la búsqueda, selección y consumo de alimento, pues el desplegar este patrón de forrajeo de manera colectiva les ofrece ventajas tales como menor riesgo predatorio y mayor tasa de encuentro con recursos, entre otras. Las especies más estudiadas han sido principalmente aves como: finches (Beauchamp, 2001; Giraldeau, Soos y Beauchamp, 1994), juncos (Caraco, 1981), palomas (Cabrera, Durán y Nieto, 2006 a y b); aunque también se han estudiado peces (Kim y Grant, 2007), babuinos (King, Isaac y Cowlshaw, 2009), y recientemente algunos trabajos han empleado grupos de ratas (Tan y Hackenberg, 2012; Tan, Sosa, Talbot, Berg, Eversz y Hackenberg, 2014).

En estas situaciones de forrajeo colectivo, con frecuencia se aprecia un juego de papeles entre los individuos de un grupo conocido como Productor-Parásito (Barnard y Sibly, 1981; Clark y Mangel, 1986). De acuerdo con algunos trabajos, para que este tipo de juego de roles sea observado es necesario que el alimento disponible en las parcelas no se agote demasiado rápido, porque se evitaría con ello el parasitismo, ni tampoco el agotamiento sea demasiado lento, debido a que cuando eso ocurre se despliegan otro tipo de dinámicas de alimentación más relacionado con defensa de recursos (Hirsch, 2007). Cuando la velocidad de consumo del alimento disponible en las parcelas permite la dinámica Productor-Parásito, un grupo de individuos explora un ambiente en el cual se encuentran disponibles varios puntos de alimentación (parcelas); si un sujeto descubre una parcela, entonces suele ser el primero en aprovechar su alimento, a dicha respuesta se le conoce como *producción*; por otro lado, si un sujeto consume el alimento descubierto por otro, a esa respuesta se le conoce como *parasitar*.

De ese modo, los miembros de un grupo utilizan una de dos posibles respuestas “mutuamente excluyentes” para obtener su alimento (Coolen, Giraldeau y Lavoie, 2001; Wu y Giraldeau, 2005). Ambas respuestas son consideradas excluyentes, dado que por cada parcela solo un sujeto puede realizar la respuesta de producción; en tanto, el resto de sujetos del grupo únicamente podría aprovechar esa parcela parasitando. En otro momento, un sujeto diferente puede producir otra parcela. De acuerdo con lo anterior, la preferencia individual de *cómo* obtener alimento (qué morfología emplear producir vs parasitar), puede inferirse con base en la proporción de uso de cada tipo de respuesta (Katsnelson, Motro, Feldman y Lotem, 2008).

Los sujetos que emplean en mayor proporción respuestas de producción a lo largo de un período –siguen una *estrategia de producir*; por otro lado, los sujetos que emplean en mayor proporción respuestas de parasitar –siguen *estrategia de parasitar*. De acuerdo con la literatura disponible, a cada estrategia se le asocia con una serie de particularidades que promueven su adquisición y mantenimiento. En el caso de la estrategia de producir, se ha observado que cuando el alimento se encuentra fraccionado en varias unidades, los sujetos que producen tienen un consumo exclusivo de una parte del mismo. Es decir, consumen el alimento disponible en la parcela en ausencia de competencia, hasta antes del arribo de otros competidores. A ese periodo de consumo exclusivo se le conoce como ventaja de producción (Rita, Ranta y Peuhkuri, 1997; Vickery et al., 1991) además de un mayor grado de independencia de ganancias respecto a las estrategias jugadas por otros miembros del grupo (Giraldeau y Caraco, 2000), y menor tiempo requerido para la explotación de recursos a partir de su descubrimiento, es decir, mayor eficiencia (Beauchamp, 2006; Coolen, 2002). En cambio, siguiendo una estrategia de parasitar los sujetos tienen un consumo más prolongado de las parcelas visitadas (Keynan, Ridley y Lotem, 2014; Livoreil y Giraldeau, 1997), menor riesgo predatorio (Krause, 1994; Mathot y Giraldeau, 2008), y menor cantidad de intentos de consumo fallidos, esto es, mayor eficacia en obtener alimento (Koops y Giraldeau, 1996).

Por otra parte, aun cuando la evidencia no es clara, los resultados y las conclusiones de algunos trabajos apuntan a que el uso de la estrategia de parasitar podría incurrir en menor desgaste energético (recorridos más cortos), el cual podría influir como un factor adicional para la adquisición de parasitar como estrategia. A continuación se describen brevemente tres trabajos que aportan evidencias a dicha conclusión.

Barta, Flynn y Giraldeau (1997) realizaron una serie de simulaciones con el fin de comparar el lugar que preferentemente ocupan los sujetos en función de la estrategia que siguen para consumir alimento; para ello consideraron las siguientes medidas: a) la distancia respecto al centro del área de búsqueda, b) la distancia entre vecinos y c) la proporción de tiempo en las orillas del área de búsqueda. En lo general, los productores mostraron valores significativamente superiores a los parásitos, en las tres medidas; identificando que los parásitos eran encontrados principalmente en las posiciones centrales, mientras los productores se ubicaban en posiciones más periféricas.

En un estudio posterior Beauchamp (2008) realizó una serie de simulaciones con el objetivo de evaluar explícitamente cómo ciertos factores espaciales (distancia entre parcelas) podían influir sobre el uso de estrategias. En una de las simulaciones realizadas se comparó el número de parásitos cuando los sujetos forrajearon libremente (forma natural), contra el número de parásitos cuando al agotar una parcela los sujetos se reasignaron espacialmente de manera aleatoria en cualquier cuadrante del área de búsqueda (forma artificial). Se reportó que en las simulaciones de forrajeo libre el número de parásitos fue significativamente mayor. El autor concluye que bajo condiciones de forrajeo libre es posible la auto-organización de parasitar, caracterizada por una reducción de la distancia entre individuos y del costo de parasitar, haciendo que los intentos de dicha respuesta fuesen consumados.

Por último, Flynn y Giraldeau (2001) evaluaron el perímetro formado por los miembros de grupos de 6 integrantes que podían pertenecer a una de dos conformaciones: alto-parasitismo (1 productor y 5 parásitos) o bajo-parasitismo (2 o más productores y el resto parásitos). En sus hallazgos reportaron que cuando las condiciones promueven índices altos de parasitismo los sujetos se agrupan en perímetros más pequeños. En el trabajo mencionado se plantea la siguiente conclusión:

“[...] los individuos que utilizan la estrategia de producir tienden a forrajear preferentemente lejos del centro de la manada mientras aquellos que usan la estrategia de parasitar prefieren las posiciones localizadas al centro” (p. 255).

Con base en los resultados y conclusiones presentadas podría inferirse un menor desgaste para los parásitos respecto de los productores; sin embargo, hasta ahora no se tiene evidencia directa para hacer tal afirmación. Lo anterior debido a: 1) que la literatura disponible hasta ahora es escasa, sobre todo la de tipo experimental; 2) además, los trabajos realizados han utilizado la distancia respecto al centro del área de búsqueda como medida para comparar entre estrategias, la cual es una medida indirecta del recorrido. Sin embargo, existe la posibilidad de que a pesar de alejarse más del centro del área o grupo de búsqueda, la locomoción de los productores sea igual o menor a la de los parásitos. Por tanto, para comparar la longitud de los recorridos entre estrategias se requiere de una medida más directa.

Con el propósito de incrementar la evidencia sobre el tema, el presente trabajo tuvo por objetivo realizar una comparación entre la actividad de cada sujeto de un grupo, evaluada a partir de su tránsito por diferentes ubicaciones del aparato experimental y contrastar si tal actividad es función de las diferentes estrategias de obtención de alimento bajo condiciones de laboratorio. Para ello, grupos de ratas fueron expuestos a una tarima con varios depósitos, de los cuales solo algunos pueden contener alimento; la respuesta para acceder a los depósitos consistió en abrir una compuerta que selló los mismos (una

situación experimental similar ha sido reportada con grupos de palomas como sujetos experimentales: Cabrera et al., 2006 a y b). Además, diferentes grupos de ratas fueron expuestos a dos tipos de alimento; en un caso, el alimento consistió en solo tres unidades de alimento balanceado, cada unidad podía ser tomada por un sujeto, trasladada a algún otro lugar de la plataforma y consumida; en el otro caso, el alimento consistió en 84 semillas de girasol, cada unidad podía ser tomada por un sujeto y consumida cerca de la parcela, lo cual implica que más de un sujeto podía estar al mismo tiempo en derredor de una parcela (Alfaro, García-Leal y Cabrera, 2010).

Los dos tipos de alimento fueron utilizados dado que una serie de estudios han reportado que la cantidad de unidades de alimento a lo interno de una parcela modula el uso de estrategias, más parásitos entre más unidades de alimento (Beauchamp, 2008; Coolen, 2002). Esa manipulación permitió, por una parte, variar drásticamente la cantidad de unidades de alimento al interior de una parcela manteniendo constante su peso total y simultáneamente variar su calidad. Lo anterior con el objetivo de analizar si las diferencias en los patrones colectivos de alimentación inducidos por cada alimento propiciaban también diferencias en los recorridos atribuibles a cada estrategia.

Para cumplir con el objetivo de realizar un registro más directo de desplazamiento, fue registrada la cantidad de cuadrantes recorridos por sujeto antes de una obtención de alimento como un indicador más directo del desgaste energético, asumiendo que es un indicador, diferente al tiempo de búsqueda, del desgaste energético.

Las preguntas centrales que guiarán la discusión son las siguientes: ¿Cuál es la relación entre las estrategias de obtención y la longitud de los recorridos? ¿Dicha relación puede ser un indicador de que las diferentes estrategias usadas conllevan diferente desgaste energético? De existir diferencias ¿serían favorables para los sujetos que utilizan parasitar como parecen indicarlo las medidas espaciales de otros estudios? ¿Qué tipo de circunstancias podrían promover el menor desgaste energético de los parásitos?

Método

Sujetos

Se emplearon veinticuatro ratas machos (*Rattus norvegicus*) Wistar, experimentalmente ingenuas provenientes del Bioterio del Centro de Estudios e Investigaciones en Comportamiento (CEIC) de la Universidad de Guadalajara. Al inicio del experimento la edad de las ratas fue de cinco a seis meses, los cuales se mantuvieron al 80% de su peso en alimentación libre. Para el experimento se empleó un régimen de economía abierta, en el cual se complementó la cantidad de alimento ingerido por los sujetos una hora después de finalizar su sesión experimental. Por tanto los sujetos tuvieron alrededor de 23 horas de privación. El ciclo de luz-obscuridad en la caja habitación fue de 12h luz/ 12h obscuridad. Las sesiones se llevaron a cabo durante el ciclo de luz. A los sujetos de cada tratamiento experimental les fue aplicado en el pelaje colorante vegetal (Mc Cormick®) para su posterior identificación.

Aparatos

El aparato experimental consistió en una tarima de madera de las siguientes dimensiones: 90 cm de largo y 120 cm de ancho, la cual descansó sobre una base de madera de 20 cm de altura. Las orillas del aparato fueron delimitadas por paredes de policarbonato translúcido de 50 cm de altura. En la tarima hubo 12 perforaciones circulares, cuyo diámetro fue de 9 cm; la separación mínima entre perforaciones fue de 30 cm. Debajo de cada perforación se colocó un depósito de plástico con una profundidad de 2 cm (ver Figura 1). Con el propósito de controlar posibles efectos de olor del alimento sobre la búsqueda se colocó un doble fondo con perforaciones para permitir la liberación de olor en todos los depósitos (Ver Figura 2). Además, cada depósito se cubrió con una compuerta cuadrada de 10 cm cuyo peso fue de 48 g.

Al inicio de la sesión todas las compuertas estuvieron cerradas. Sin embargo, podían ser desplazadas, dado que estuvieron guiadas por rieles de aluminio, de 0.5 cm de abertura y 20 cm de largo, posibilitando acceder a los depósitos.

Situación experimental

Las sesiones experimentales fueron realizadas en un laboratorio de 5 m x 3 m x 3 m en cuyo suelo se colocó el aparato. Para el registro de las sesiones experimentales se empleó una cámara de video, sostenida por un arnés aéreo, ubicado a 2.5 m del suelo y que sobresalía 25 cm de la pared, de tal manera que permitió la filmación de la totalidad de la superficie del aparato.

Procedimiento

Sin un entrenamiento previo en la respuesta de desplazar las compuertas hasta dejar disponible el depósito, los sujetos fueron asignados de manera aleatoria a uno de dos tratamientos experimentales, conformándose tres réplicas por tratamiento. Cada una de las réplicas incluyó cuatro individuos por grupo ($n=4$ cada réplica). Para el tratamiento *Semillas* los depósitos con alimento contuvieron 4 g de semillas de girasol. Para el tratamiento *Pellets* los depósitos con alimento tuvieron tres trozos de 1.33 g de alimento balanceado Purina (ver Tabla 1). La ubicación de los depósitos con alimento –parcelas– fue la misma en todos los grupos, las cuatro esquinas del aparato (véase Figura 1). Se llevó a cabo una sesión experimental por día (cada sesión consistió de un único ensayo). El criterio de finalización de la sesión fue de 15 minutos, o bien, cuando se hubieran agotado todos los recursos disponibles en el aparato experimental. De modo que el intervalo promedio entre sesiones fue de 23:00 horas o menos. Las sesiones fueron realizadas en seis días consecutivos para cada grupo uno de los grupos, reportando únicamente las últimas cinco sesiones.

Tabla 1. Diseño del Experimento.

Tipo de alimento	Réplicas
Semillas ($n=4$)	3
Pellets ($n=4$)	3

Figura 1. Presenta el aparato utilizado en el estudio así como sus dimensiones. Los depósitos con alimento (parcelas) fueron ubicados en las cuatro esquinas del aparato. La rejilla trazada sobre el aparato muestra los cuadrantes utilizados como unidad de medida del recorrido.

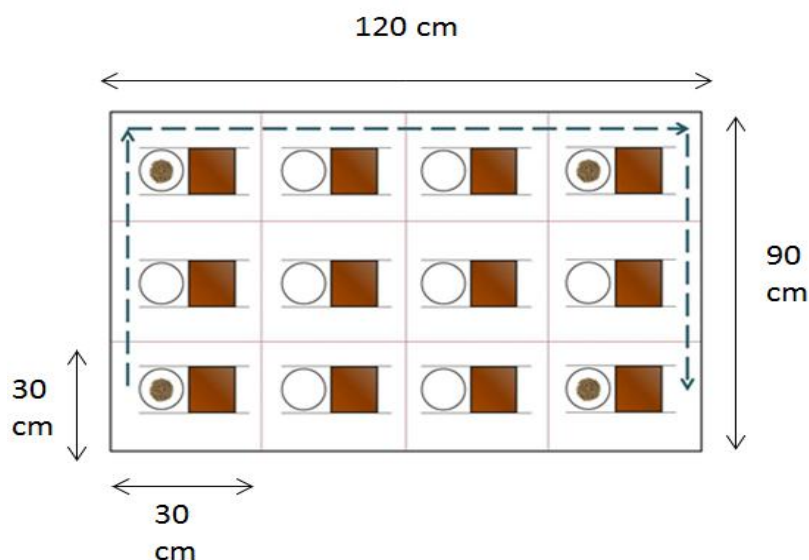
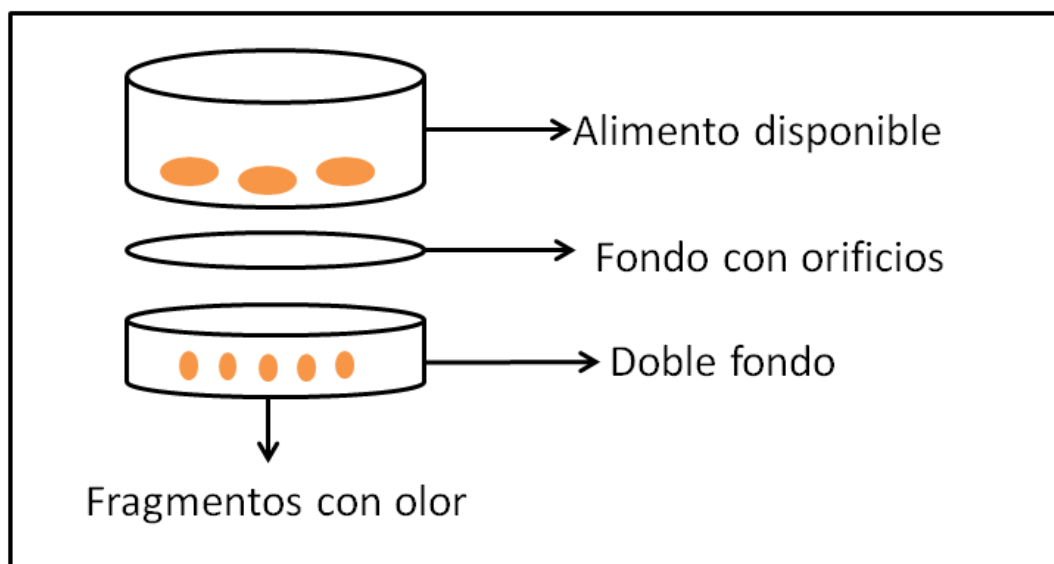


Figura 2. Muestra la configuración de los depósitos con alimento. Con excepción de que no contuvieron alimento los depósitos sin alimento tuvieron esa misma configuración. El doble fondo contuvo trozos de semillas y pellets.



Registro y Análisis de Datos

Las cinco sesiones de registro fueron video-grabadas y *a posteriori* se registraron los siguientes datos:

1. Respuestas de producción. El sujeto que abrió la compuerta para dejar disponible el alimento de una parcela.
2. Respuestas de parasitar. El (los) sujeto (s) que consumen el alimento de una parcela después de que otro dejó disponible su acceso.
3. La cantidad de obtenciones que tuvo cada sujeto en relación a los cuatro parcelas disponibles.
4. El número de cuadrantes recorridos por cada individuo entre obtenciones de alimento (30 cm² cada cuadrante ver Figura 1).
5. El perímetro formado por los sujetos de un grupo. Tomando como referencia la distancia entre todos los individuos de un grupo en el momento de descubrimiento de una parcela.
6. La distancia entre el productor y sujeto más próximo. La cantidad de cuadrantes entre el productor al descubrir una parcela y el sujeto más cercano (asumiendo que dicha cercanía favorece el parasitismo).
7. La cantidad de cuadrantes recorridos posterior al encuentro del alimento. Desplazamiento realizado por los individuos durante la manipulación de alimento.

Para definir la estrategia empleada por los sujetos *intra-sesión*, se utilizó un índice denominado como productor-parásito. Ese índice es similar a otro utilizado por Katsnelson, et al., (2008). En este caso en particular se considera el número de respuestas para producir alimento sobre el total de visitas a depósitos con alimento disponible. Esto es:

$$\frac{\text{respuesta de producción}}{\text{respuestas de producción} + \text{respuestas de parasitar}}$$

Para determinar la tendencia a usar una estrategia en particular *a través de las sesiones* se utilizaron los siguientes criterios para el desempeño de cada sujeto:

Productores:

Que en una o más de las sesiones experimentales alcanzará un índice productor-parásito de 1.0 (se desempeña exclusivamente como productor para la obtención).

Que en dos o más sesiones **consecutivas** alcanzará un índice productor-parásito de entre 0.99 y 0.66.

Parásitos:

Se utilizó un criterio de exclusión, es decir, cualquier sujeto que no cumplió con los dos criterios de producción fue considerado parásito.

Resultados

El tipo de alimento tuvo un efecto sobre la proporción de productores, siendo mayor esta proporción para las réplicas pellets, ya que de los sujetos expuestos a semillas el 25% fungieron como productores, uno en cada réplica. En la Figura 3 se muestra, en el panel superior izquierdo, que de los sujetos expuestos a semillas, el Sujeto 1 (círculos llenos) fue un buen productor, obteniendo el máximo puntaje en todas las sesiones, mientras que en los paneles medio e inferior se muestra que el Sujeto 8 (triángulos vacíos) obtuvo índices de producción superiores a 0.66 en tres sesiones y de 1 en dos sesiones, mientras que el Sujeto 11 (círculos vacíos, panel inferior izquierdo) fue un productor con índices intermedios en las sesiones 3 y 4. En contraparte sólo en el Grupo 1 se observó que tres de los sujetos fueron parásitos absolutos y en los grupos 2 y 3, dos sujetos fueron parásitos intermedios, y un sujeto en cada grupo fue parásito total, esto es, el 75% de los sujetos siguió una estrategia de parasitar.

En tanto, de los sujetos expuestos a pellets (panel derecho de la Figura 3), el 50% de los sujetos fungieron como productores y el otro 50% como parásitos. En el panel superior derecho de la Figura 3 - Grupo 1-puede verse que los sujetos 13 y 15 (círculos llenos y vacíos respectivamente) intercambiaron la estrategia producir y parasitar a lo largo de las sesiones experimentales, logrando ser al menos productores intermedios en dos de las cinco sesiones. En el segundo grupo los sujetos 18 y 19 (triángulos llenos y círculos vacíos respectivamente) consiguieron índices superiores a 0.66 en tres sesiones consecutivas. En el tercer grupo se apreció que los sujetos 21 y 22 intercambiaron roles, llegando a ser productores absolutos y manteniendo un índice superior a 0.66 en la sesión inmediatamente siguiente. La otra mitad de los sujetos, que no fue mencionada, se consideró que fungieron como parásitos. Los sujetos que cumplieron con alguno de los requisitos para ser identificados como productores son señalados con un círculo en la Figura 3 el resto de los sujetos fueron identificados como parásitos.

Para evaluar las diferencias estadísticas entre estrategias de forrajeo en términos de recorridos se dividió a los sujetos en dos grupos; los que cubrieron al menos uno de los criterios para ser identificados como productores, y el resto que se asumieron como parásitos. Una vez obtenida dicha clasificación, para cada sujeto se obtuvo, sesión a sesión, un promedio de cuadrantes recorridos por obtención de alimento. De manera que, para cada sujeto el total de cuadrantes recorridos por sesión fue dividido por el número de parcelas aprovechadas, siendo 4 el máximo posible (véase Figura 4). Con los productos obtenidos se realizó un análisis ANOVA de medidas repetidas, con el tipo de alimento y el tipo de estrategia como factores entre sujetos y las sesiones como factor intra-sujetos. Al contrastar el tipo de alimento las diferencias fueron marginalmente significativas [$F(1, 22) = 4.214; p = 0.053$]. En la comparación entre

productores y parásitos se aprecia que los productores de ambos grupos hicieron recorridos de menor longitud que los parásitos, mostrando diferencias estadísticamente significativas [$F(1, 22) = 7.281; p = 0.013$]. Por otra parte, no se identificó interacción entre la estrategia utilizada y el tipo de alimento [$F(1, 22) = 0.479; p = 0.496$]. Por último, tanto en productores como en parásitos de ambos tipos de alimento se apreció una tendencia estadísticamente significativa a reducir la cantidad de cuadrantes recorridos por obtención con el transcurso de las sesiones [$F(4, 84) = 6.669; p = 0.002$].

Figura 3. Presenta los índices productor-parásito obtenidos por los miembros de las diferentes réplicas a través de cinco las sesiones. Valores cercanos a 1 representan tendencia a producir y cercanos a 0 a parasitar. Los datos de los sujetos expuestos a semillas se muestran en la columna izquierda y los expuestos a pellets en la columna derecha. En un círculo con un solo dato se marcan los sujetos que cumplieron el primer criterio como productores y con un óvalo con dos datos los que cumplieron con el segundo criterio.

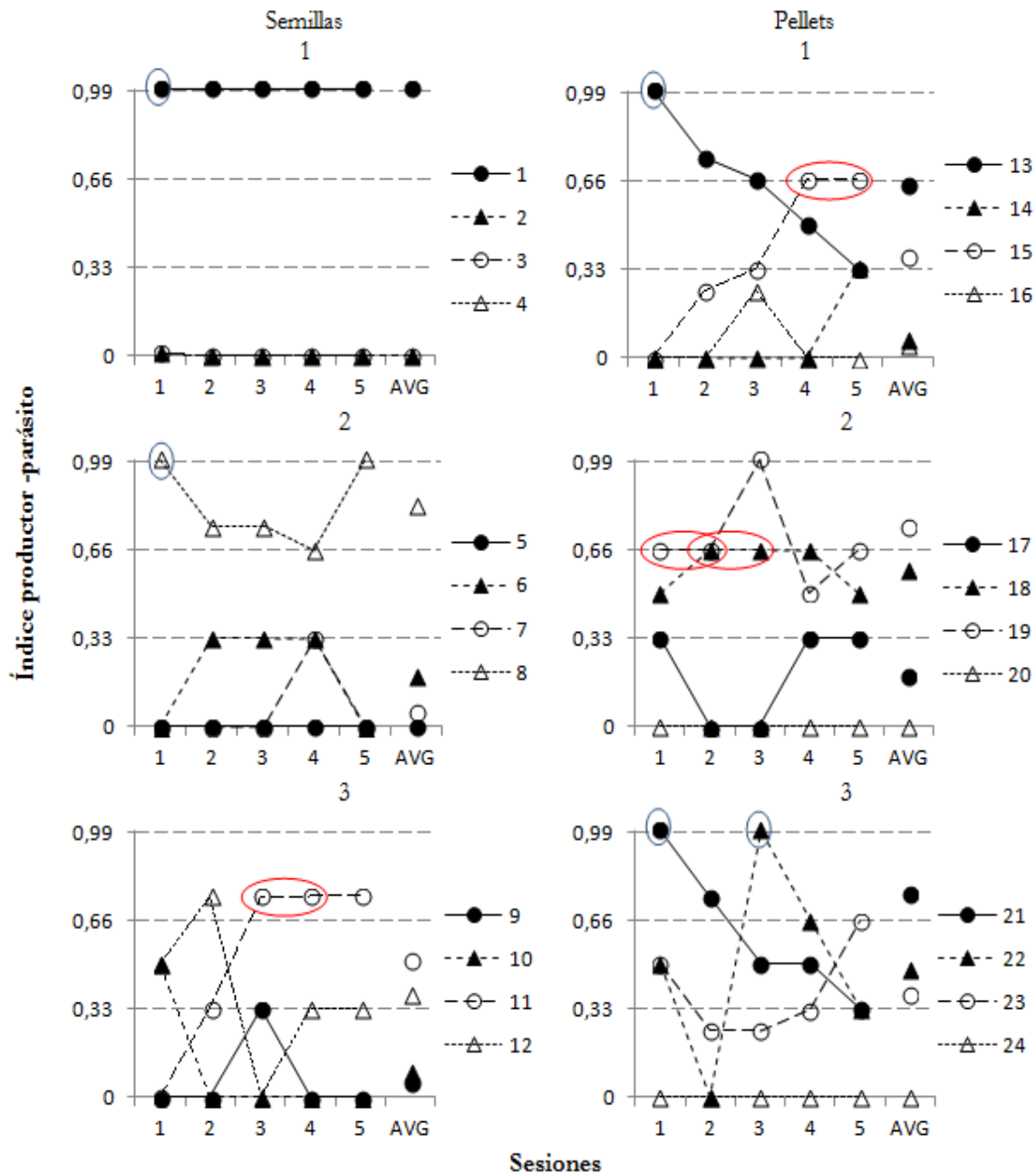
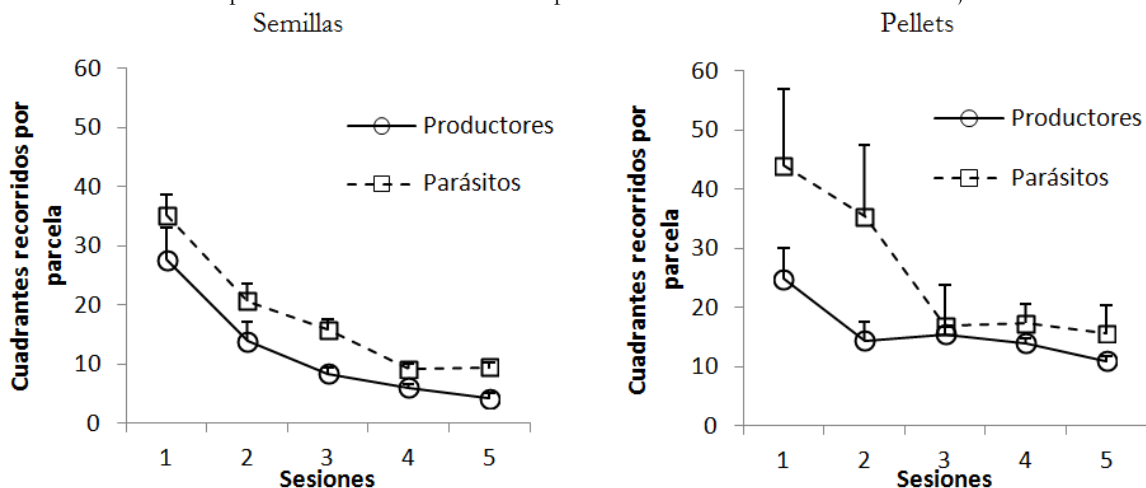


Figura 4. Se exhibe la cantidad de cuadrantes promedio recorridos por parcela aprovechada. Del lado izquierdo se muestran datos de los sujetos expuestos a semillas y del derecho los expuestos a pellets. Con una serie de círculos vacíos unidos por una línea continua se indican los valores de los productores y en un con cuadrados vacíos y líneas discontinuas los de los parásitos. Las barras de error representan el error estándar de cada conjunto de datos.



Con el objetivo de hacer comparables los hallazgos del presente estudio con otros obtenidos previamente y complementar la evidencia recabada, se analizaron las siguientes medidas: a) el promedio del perímetro formado por los miembros del grupo al momento del encuentro con una parcela; b) la distancia promedio entre el productor y el sujeto más cercano; y c) la cantidad de cuadrantes recorridos posterior al encuentro de alimento, realizándose para las anteriores medidas una prueba ANOVA entre tipos de alimento. En cuanto al perímetro, la prueba estadística sugiere diferencias significativas [$F(1, 28) = 6.984, p = 0.013$] entre los perímetros formados por los sujetos expuestos a semillas (3.1 ± 1.59 cuadrantes) en comparación con los sujetos expuestos a pellets (4.56 ± 1.43 cuadrantes), con perímetros más cortos para los grupos semillas (ver panel *a* de la Figura 5). Por su parte, para la distancia con el sujeto más próximo al productor no se apreciaron diferencias estadísticamente significativas [$F(1, 28) = 0.004, p = 0.947$] entre los grupos expuestos a semillas (1.05 ± 0.79 cuadrantes) y pellets (1.03 ± 0.54 cuadrantes) - ver panel *b* de la Figura 5-. En cuanto a la cantidad de cuadrantes recorridos posterior al encuentro con alimento, se apreciaron diferencias significativas [$F(1, 118) = 61.882, p < 0.001$], entre semillas (0 ± 0 cuadrantes) y pellets (7.55 ± 7.43 cuadrantes)-ver panel *c* de la Figura 5-.

Adicionalmente, dada la reducción de cuadrantes recorridos con el avance de las sesiones, se llevaron a cabo ajustes de funciones exponenciales a los datos. Esas funciones tienden a desacelerar su curvatura progresivamente hasta una asíntota. De tal suerte que dichas funciones permiten estimar valores iniciales de adquisición, denotados por un valor esperado en el primer período; valores de velocidad de progresión de respuestas, denotada por una curvatura, así como una asíntota que puede ser interpretada como el “estado estable” de respuestas. Para este caso en particular se empleó una simplificación (de 4 a 3 parámetros) de la ecuación propuesta por Newell y Rosenbloom (1981). En concreto, la ecuación empleada fue la siguiente:

$$E = A + B(N)^{-\alpha} \quad (1)$$

Dónde: **E** es la cantidad de cuadrantes recorridos predicha por la función; **A** es el valor de la asíntota; **B** es el valor de partida esperado sobre la asíntota en la primera sesión; **N** es el número de sesión y; **-α** es la velocidad de progresión a la asíntota o curvatura. Para obtener el mejor ajuste de la función a los datos observados se utilizó el método de mínimos cuadrados utilizando el complemento SOLVER de

Excel®. Los valores que permitieron el mejor ajuste para cada estrategia según el tipo de alimento se presentan en la Tabla 2. Adicionalmente, con el objetivo de visualizar las tendencias esperadas, cercanas a “estado estable”, se extrapolaron los comportamientos de los datos a 20 sesiones en la Figura 6. En esa figura puede verse que en ambos grupos los productores recorren menos cuadrantes que los parásitos durante la adquisición en ambos grupos. Sin embargo, dicha tendencia es revertida en los sujetos expuestos a pellets.

Figura 5. Muestra en gráficos de cajas las comparaciones entre los dos tipos de alimento considerados (con una caja blanca se representa a los sujetos expuestos a semillas y con una caja gris los expuestos a pellets) para tres medidas: el panel a) muestra la distribución del promedio del perímetro formado por los integrantes del grupo al momento de descubrir una parcela; el panel b) muestra la distribución de la distancia promedio entre un productor al momento de acceder a una parcela y el sujeto más cercano; el panel c) presenta la distancia promedio recorrida manipulando alimento. En cada gráfico la línea media de la caja representa la mediana de cada muestra, en tanto, el cuerpo de la caja representa el rango entre el primer y el tercer cuartil de la muestra y los bigotes de la caja muestran los valores máximos y mínimos de la misma.

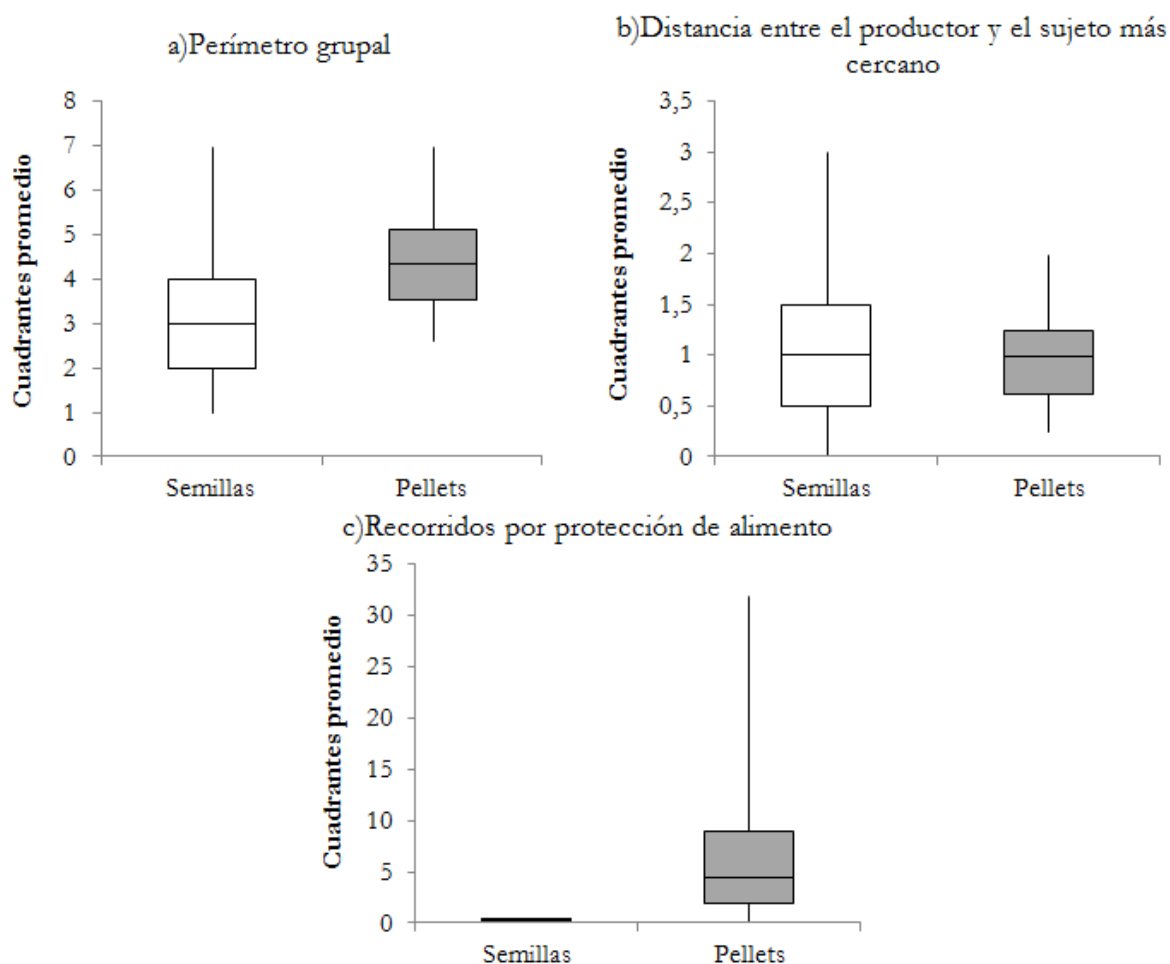
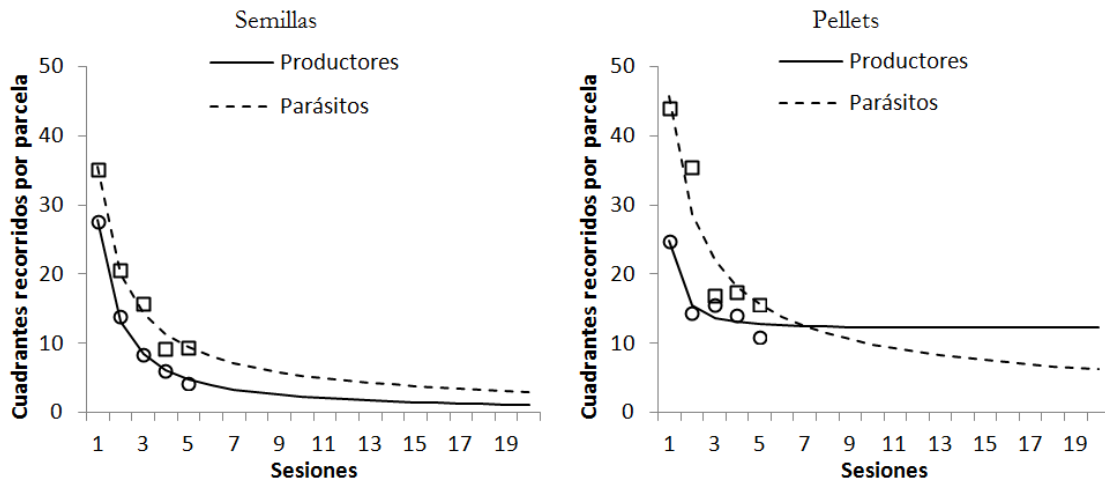


Tabla 2. Muestra la combinación de valores de la función que dieron el mejor ajuste de los datos. El valor de EES representa una medida del error de ajuste.

Tipo de alimento	Estrategia	A	B	-α	ESS
Semillas	Productores	0	27.8592	1.0917	1.0574
	Parásitos	0	35.5474	0.8270	7.2685
Pellets	Productores	12.1633	12.6043	1.9175	8.8023
	Parásitos	0.1400	45.5767	0.6721	72.9349

Figura 6. Muestra las tendencias predichas a veinte sesiones, según los datos observados y de acuerdo con los parámetros de mejor ajuste calculados con la función considerada. Del lado izquierdo se muestran datos de los sujetos expuestos a semillas y del derecho los expuestos a pellets. Con una línea continua se indica los valores de los productores y con líneas discontinuas los de los parásitos. Se agregan los promedios observados para las primeras cinco sesiones, con un círculo se indican valores de productores y con un cuadrado los de los parásitos.



Discusión

En el presente estudio se observó uno de los efectos más robustos del forrajeo bajo situaciones productor-parásito: el efecto de la ventaja de descubrimiento (Giraldeau y Caraco, 2000). En la Figura 3 se identificó que en los grupos pellets dos sujetos por grupo cubrieron con el criterio para ser señalados como productores, en tanto, para los grupos semillas únicamente un sujeto cumplió ese mismo criterio. Posiblemente las diferencias en términos de la cantidad de productores promovidos por cada tipo de alimento, se deban a diferencias en la ventaja de descubrimiento inducidas por la variación en unidades utilizada con cada tipo de alimento. Por tanto, este trabajo se suma a otros que han reportado que, conforme se incrementa la proporción del alimento que puede consumir de forma exclusiva un productor incrementa la cantidad de productores en el grupo (Caraco y Giraldeau, 1991; Coolen, 2002; Vyckery et al, 1991). A este efecto pueden atribuirse, parcialmente, el mayor número de productores en los grupos con pellets que con semillas. Adicionalmente, es posible que en los grupos pellets hubiese una menor cantidad de oportunidades de parasitar, ya que solo 3 sujetos podían alimentarse en cada parcela dado que el alimento en esa condición consistió en 3 piezas de 1.33 g en cada parcela, es decir, un máximo de 3 sujetos (un productor y dos parásitos) podían obtener alimento en una parcela, en cambio, en la condición semillas dado que se dispusieron aproximadamente 84 piezas de alimento por parcela, era posible que todos los sujetos del grupo pudieran acceder al mismo. En otras palabras, en los sujetos expuestos a pellets se combinaron dos factores: 1) un aumento en la magnitud de refuerzo para los productores (proporcional en este caso a la ventaja de producción) y 2) la disminución de la eficacia al parasitar, es decir, dadas las porciones de alimento en pellets la situación restringió la cantidad de parásitos posibles por parcelas de 3 a 2. Ambos factores combinados pudieron incidir en incrementar la cantidad de productores y reducir la cantidad de parásitos.

Además, comparando los recorridos entre tipos de alimento semillas y pellets se apreciaron diferencias marginalmente significativas. Es posible que bajo situaciones en las cuales los ítems de alimento son grandes (i.e., pellets), los sujetos (tanto productores como parásitos) pueden incrementar su eficacia competitiva (Caraco y Giraldeau, 1991) alejándose de otros competidores y reduciendo la probabilidad de robos. Por otra parte, en condiciones donde los ítems de alimento son pequeños y rápidos

de consumir (i.e. semillas) el consumo ocurre sobre la parcela y los sujetos se agrupan en torno a ella alternando el acceso al depósito siendo esta la actividad del grupo hasta que el alimento se agota. Esta interpretación es coherente con el análisis de Hirsch (2007), respecto a que la velocidad de consumo del alimento incide directa y proporcionalmente sobre el recorrido realizado por los sujetos para protegerlo. Otra posible explicación es que cuando el alimento es pequeño los recorridos son más cortos debido a una mayor permanencia de los sujetos en el área de obtención para poder consumirlo.

Cuando se comparó entre tipos de alimento el perímetro formado por los integrantes de cada grupo, la evidencia sugiere que los grupos expuestos a semillas tuvieron perímetros significativamente más cortos respecto a los que fueron expuestos a pellets. Ese hallazgo coincide con otros reportes previos (Barta et al., 1997; Beauchamp, 2008; Flynn y Giraldeau, 2001) al señalar que bajo condiciones que promueven más parasitismo se tiende a observar mayor cohesión espacial entre todos los miembros del grupo.

Los datos concernientes a la distancia existente entre el productor y el sujeto (parásito) más cercano no muestran diferencias entre tipos de alimento, lo cual puede deberse a que en ambos tipos de alimento predominantemente un sujeto se encuentra más próximo a un productor exitoso que el resto de los integrantes. Además, la interpretación de esta medida en conjunto con el perímetro formado por los sujetos sugiere que en los grupos pellets pudo ocurrir una subdivisión, con base en dos evidencias: 1) que a pesar de no identificarse diferencias en distancia entre productores y el sujeto más próximo si se apreciaron diferencias en la distancia entre miembros denotada por el perímetro total y 2) el mayor número de productores identificados en esos grupos posiblemente atribuibles a búsquedas simultáneas (aunque no necesariamente encuentros simultáneos).

Al comparar la cantidad de cuadrantes recorridos en función de la estrategia empleada, se apreció que aquellos identificados como productores recorrieron consistente y significativamente menos cuadrantes que los parásitos. Por tanto, los resultados y conclusiones desprendidas de este trabajo son inesperadamente contrastantes con la literatura disponible en el área (Barta et al., 1997; Beauchamp, 2008; Flynn y Giraldeau, 2001). Sin embargo, las condiciones consideradas en este trabajo y las usadas en otros no son del todo equiparables. De manera que, las diferencias entre trabajos previos y este, podrían deberse a los siguientes factores: 1) al empleo de diferentes unidades de medida; 2) considerar diferentes niveles de ventaja de descubrimiento; 3) a realizar comparaciones entre estrategias en momentos diferentes (en adquisición vs. mantenimiento). Las diferencias mencionadas serán discutidas en los siguientes párrafos.

La razón principal para dar cuenta de las diferencias entre trabajos previos y este, en términos de interpretación, ha sido que estudios precedentes emplearon una medida indirecta para comparar entre estrategias, es decir, resultados de estudios previos podrían permitir asumir que distancias más cortas respecto del centro del área de búsqueda se corresponden con menor locomoción por parte de los parásitos. Sin embargo, es factible que las diferencias enfatizadas por otros estudios, en términos de distancias espaciales, no se correspondan confiablemente con los recorridos que los sujetos realizan para alcanzar dichas distancias. Dando lugar a que, pese a no avanzar demasiado, los parásitos desarrollen mayor movilidad realizando trayectorias más sinuosas e ineficientes. En tanto, las trayectorias de los productores a pesar de ser más largas, son también más directas y eficientes. Lo anterior, es coherente con la literatura que considera la búsqueda de productores más eficiente (Beauchamp, 2006; Coolen, 2002), añadiendo que dicha eficiencia podría darse también en términos de menor locomoción.

En cuanto a la relación entre la ventaja de descubrimiento inducida por el tipo de alimento y el recorrido, es probable que mayores ventajas de descubrimiento se relacionen con recorridos más largos para los productores. De ese modo, ubicaciones más lejanas del centro del área de búsqueda por parte de los productores, se vincularían con la obtención de ventajas de descubrimiento superiores en los estudios

precedentes. Lo anterior con base en dos evidencias: 1) que en el presente trabajo se identificaron recorridos más largos para los grupos con mayor ventaja de descubrimiento, ya que en los grupos pellets el productor obtuvo $1/3$ (0.33) del alimento en una parcela, 2) debido a que la correspondencia entre niveles de producción y la ventaja de descubrimiento es directa, los altos niveles de producción reportados en estudios antecedentes permiten inferir la obtención de ventajas de producción superiores a las de este trabajo, en el rango de 0.45 a 0.9 (consultar Barta et al., 1997; Beauchamp, 2008; Flynn y Giraldeau, 2001), lo cual posiblemente se relacione con ubicaciones más periféricas así como mayores recorridos por parte de los productores.

Es probable que el recorrido realizado por los productores guarde una relación proporcional a los ítems de alimento encontrados en la parcela (Charron y Cabanac, 2004; Hirsch, 2007; Nakatsuyama y Fujita, 1995). De modo que, las ganancias derivadas de encontrar ítems pequeños -ventaja de descubrimiento pequeñas- (Vickery et al., 1991) solo puedan incrementarse a través de consumos sobre la parcela, conduciendo a recorridos cortos. De la misma manera, las ganancias de encontrar ítems grandes –ventajas de descubrimiento grandes- (Vickery et al., 1991) requieren de esfuerzos mayores para su conservación, de modo que son reducidas a través de recorridos más largos. A pesar de que en los grupos pellets se observaron recorridos posteriores al encuentro de alimento, al analizar exclusivamente los recorridos de búsqueda se apreció una tendencia similar a la observada de manera global, en ambas estrategias. Por tanto, una interpretación posible a la mayor distancia recorrida en los grupos pellets respecto a los grupos semillas es que alimentos que promuevan mayor uso de respuestas de producción (y que incrementen la ventaja de descubrimiento), al aumentar el número de productores operando simultáneamente, favorezcan visitar zonas previamente explotadas por otros.

Por otra parte, para discutir las posibles diferencias inducidas entre adquisición y mantenimiento se retomará la literatura de curvas de aprendizaje. El aporte de las curvas de aprendizaje al análisis de la adquisición de respuestas ha sido expuesto por varios autores en diferentes momentos (Mazur y Hastie, 1978; Restle y Greeno, 1970; Thurstone, 1919). En general, al utilizar curvas de aprendizaje para dar cuenta del aprendizaje como proceso, se asume representar las transiciones del aprendizaje hasta alcanzar un estado relativamente estable. En particular, al emplear funciones exponenciales se asume que en el proceso de aprendizaje existe una competencia directa entre respuestas incorrectas y correctas. En tal proceso, las respuestas incorrectas son reemplazadas progresivamente por respuestas correctas. De modo que ambas respuestas compiten entre sí y son complementarias, lo cual implica que el incremento en la probabilidad de aciertos reduce la probabilidad de errores. Sin embargo, la velocidad de reemplazo es reducida conforme avanza la práctica hasta alcanzar un límite. Una vez alcanzado ese límite el reemplazo deja de ocurrir, dando lugar a un estado sin cambios, conocido como de mantenimiento o estable.

Los ajustes a la función utilizada (con base en Newell y Rosenbloom, 1981) mostraron una ventaja inicial en favor de la estrategia de producir, denotadas por menores valores de partida (parámetro **B**), en ambos tipos de alimento, dando lugar a que tales diferencias fueran sostenidas a lo largo de las sesiones consideradas en este estudio. Por tanto, con base en los datos mostrados por este estudio se cuestiona al desgaste energético como un factor adicional que favorezca a los parásitos sobre los productores durante buena parte de la adquisición. Probablemente, la reducción del riesgo predatorio (Krause, 1994; Mathot y Giraldeau, 2008), la eficacia de la respuesta de obtención (Koops y Giraldeau, 1996) y consumos más prolongados (Keynan et al., 2014; Livoreil y Giraldeau, 1997), en conjunto con una tasa de acceso a alimento mayor respecto a la tasa de acceso a alimento a través de su búsqueda individual (Clark y Mangel, 1984; Pulliam y Millikan, 1982), podrían ser beneficios suficientes para la adquisición de parasitar como estrategia. No obstante, tampoco puede considerarse que desplazamientos más cortos

favorezcan la adquisición de producir como estrategia, es decir, dicha relación quizá sea correlacional más que causal. Esta idea se discute con mayor detalle al final de este trabajo.

Por otra parte, la velocidad de progresión a la asíntota (parámetro $-\alpha$) mostró ser más alta para los productores en los dos tipos de alimento. En el caso los sujetos expuestos a semillas los productores exhibieron una velocidad de aprendizaje ligeramente mayor de las claves para la obtención de alimento. Sin embargo, para los sujetos expuestos a pellets los productores mostraron una velocidad de aprendizaje tres veces superior a la de sus respectivos parásitos, alcanzando valores asíntóticos rápidamente. Por consiguiente, en situaciones con ventajas de descubrimiento superiores y bajo condiciones de mayor iteración (repetición de episodios) es probable que mientras los productores alcancen un estado estable, los parásitos continúen aun reduciendo su locomoción por debajo de los niveles alcanzados por los productores. En otras palabras, pese a apreciar recorridos más cortos para los productores en relación a los parásitos del presente estudio, es probable que, en estudios con un mayor número de sesiones se aprecie la reversión de dichas tendencias, siempre que la ventaja de descubrimiento sea considerablemente grande.

Respecto a la asíntota (parámetro A) se apreció un posible efecto de interacción entre la estrategia y el tipo de alimento. Sin embargo en este caso, para los sujetos expuestos a semillas la asíntota inferida fue igual para ambos tipos de estrategias. En tanto, en los sujetos expuestos a pellets la asíntota inferida fue considerablemente menor para los parásitos. De lo anterior podría considerarse que bajo situaciones con mayor ventaja de producción y en condiciones de mantenimiento o estado estable, los parásitos podrían desarrollar recorridos más cortos para la obtención y consumo de alimento, dado que los productores deben explorar más lugares para lograr encontrar el alimento en tanto que los parásitos se dirigen directamente la parcela ya descubierta por el productor, lo cual ocasiona menor locomoción en ellos. Cabe resaltar que el límite empíricamente posible de eficiencia en la preparación utilizada fue 2.5 cuadrantes por parcela, sin embargo, los estimados por la función para las réplicas semillas fueron inferiores a ese valor (0 cuadrantes por parcela). Lo anterior refleja el margen de error, es decir, el grado de precisión que pierde la función de Newell y Rosenbloom (1981) a cambio de simplificar de 4 a 3 parámetros, lo cual facilita la interpretación de los datos.

Hasta ahora, el aporte analítico más relevante de este trabajo consistió en identificar que el desgaste energético de los productores puede ser menor al de los parásitos bajo condiciones de adquisición, al menos para los niveles de ventaja de descubrimiento empleados en este estudio, siendo beneficio directo que obtienen los productores.

Algunos autores (Gutiérrez, 1998; Pyke, Pulliam y Charnov, 1977) consideran que los beneficios pueden medirse, indirectamente, en términos de consumo de alimento y los costos en términos de tiempo invertido para su obtención. De manera que, para evaluar la conveniencia de una alternativa se suele conceptualizar de la siguiente manera:

$$\frac{\text{Alimento ingerido}}{\text{Tiempo empleado}}$$

A pesar de que los datos obtenidos de este y otros trabajos mencionados se han centrado en la comparación analítica entre estrategias en términos de beneficios, las cuales son muy interesantes con fines de descripción de particularidades, no se debe perder de vista que las elecciones que enfrentan los sujetos al forrajear colectivamente no necesariamente están basadas en esas mismas comparaciones. Es decir, la elección entre producir o parasitar para un individuo no tiene que ver con contrastar los beneficios o costos de él en comparación a otros sujetos. La elección entre producir o parasitar puede basarse en cómo cada sujeto en particular es más eficiente para obtener y consumir alimento dadas ciertas condiciones. Por

ejemplo, si un sujeto se encontrara acompañado de otros con una tasa de encuentro conjunta más baja que la de él, incurriría en un costo mayor si eligiera parasitar en lugar de producir. En cambio, si ese mismo sujeto estuviese acompañado de varios más que lo superan en tasa de encuentro quizá sea más rápido y le implique menos esfuerzo parasitar que producir su alimento.

Por tanto, con niveles de tasa de encuentro muy contrastantes entre miembros de un grupo, si todos los sujetos eligieran producir exclusivamente la obtención de alimento sería más ineficiente (en promedio) y más inequitativa respecto a si el sujeto con la tasa de encuentro más alta produce y el resto lo parasitan. Resultando comprensible que muchos sujetos prefieran parasitar cuando están acompañados de otro(s) más eficiente(s) para encontrar el alimento. De ese modo se incrementa la eficiencia de ese grupo en particular, aun cuando respecto a otros grupos compuestos por miembros con tasas de encuentro similares (entre miembros) o más altas, no sea tan eficiente.

Referencias

- Alfaro, L., García-Leal, Ó. y Cabrera, R. (2010). Estrategias de búsqueda y consumo de alimento en grupos de ratas expuestos a diferentes distribuciones de alimento. *Revista Mexicana de Análisis de la Conducta*, 36, 93-109.
- Barnard, C. J. y Sibly, R. M. (1981). Producers and scroungers: a general model and its application to captive flocks of House Sparrows. *Animal Behaviour*, 29, 543-550.
- Barta, Z., Flynn, R. y Giraldeau, L.-A. (1997). Geometry for a selfish foraging group: A genetic algorithm approach. *Proceedings of the Royal Society London B*, 264, 1233-1238.
- Beauchamp, G. (2001). Consistency and flexibility in the scrounging behaviour of zebra finches. *Canadian Journal of Zoology*, 79, 540-544.
- Beauchamp, G. (2006). Phenotypic correlates of scrounging behavior in zebra finches: role of foraging efficiency and dominance. *Ethology*, 112, 873-878.
- Beauchamp, G. (2008). A spatial model of producing and scrounging. *Animal Behaviour*, 76, 1935-1942. DOI:10.1016/j.anbehav.2008.08.017
- Cabrera, R., Durán, A. y Nieto, J. (2006a). Aprendizaje social y estrategias de forrajeo en parvadas de palomas: efectos de la cantidad de alimento. *Revista Mexicana de Psicología*, 23, 111-121.
- Cabrera, R., Durán, A. y Nieto, J. (2006b). Aprendizaje social de respuestas óptimas y estrategias productor-parásito en parvadas de palomas. *Psicothema*, 18, 724-729.
- Caraco, T. (1981). Energy budgets, risk and foraging preferences in dark-eyed juncos. *Behavioral Ecology Sociobiology*, 8, 213-217.
- Caraco, T. y Giraldeau, L.-A. (1991). Social foraging: Producing and scrounging in a stochastic environment. *Journal of Theoretical Biology*, 153, 559-583.
- Charron, I. y Cabanac, M. (2004). Influence of pellet size on rats herding behavior. *Physiology & Behavior*, 82, 447-451.

- Clark, C. W. y Mangel, M. (1984). Foraging and flocking strategies: information in an uncertain environment. *American Nature*, *123*, 626-641.
- Clark, C. W. y Mangel, M. (1986). The evolutionary advantages of group foraging. *Theoretical Population Biology*, *30*(1), 45-75.
- Coolen, I. (2002). Increasing foraging group size increases scrounger use and reduces searching efficiency in nutmeg mannikins (*Lonchurapunctulata*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *52*, 232-238. DOI: 10.1007/s00265-002-0500-4
- Coolen, I., Giraldeau, L.-A. y Lavoie, M. (2001). Head position as an indicator of producer and scrounger tactics in a ground feeding bird. *Animal Behaviour*, *61*, 895-903. DOI 10.1006/anbe.2000.1678
- Flynn, R. E. y Giraldeau, L.-A. (2001). Producer-scrounger games in a spatially explicit world: tactic use influences flock geometry of spice finches. *Ethology*, *107*, 249-257.
- Giraldeau, L.-A. y Caraco, T. (2000). *Social Foraging Theory*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Giraldeau, L.-A., Soos, C. y Beauchamp, G. (1994). A test of the producer–scrounger foraging game in captive flocks of spice finches (*Lonchura punctulata*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *34*, 251–256.
- Gutiérrez, G. (1998). Estrategias de forrajeo. En R. Ardila, W. López, A.M. Pérez, R. Quiñones y F. Reyes (Eds.). *Manual de Análisis Experimental del Comportamiento* (pp. 359-381). Madrid: Librería Nueva.
- Hirsch, B. T. (2007). Cost and Benefits of within-group spatial position: a feeding competition model. *The Quarterly Review of Biology*, *82*, 9-24.
- Katsnelson, E., Motro, U., Feldman, M. y Lotem, A. (2008). Early experience affects producer–scrounger foraging tendencies in the house sparrow. *Animal Behaviour*, *75*, 1465–1472.
- Keynan, O., Ridley, A.R. y Lotem, A. (2014). Social foraging strategies and acquisition of novel foraging skills in cooperatively breeding Arabian babblers. *Behavioral Ecology*, *26*(1), 207-221. DOI: 10.1093/beheco/aru181
- Kim, J.-W. y Grant J. W. (2007). Effects of patch shape and group size on the effectiveness of defense by juvenile convict cichlids. *Animal Behaviour*, *73*, 275-280.
- King, A.J., Isaac, N.J.B. y Cowlshaw, G. (2009). Ecological, social, and reproductive factors shape producer–scrounger dynamics in baboons. *Behavioral Ecology*, *20*, 1039–1049.
- Koops, M. y Giraldeau, L.-A. (1996). Producer-scrounger foraging games in starlings: a test of rate-maximizing and risk-sensitive models. *Animal Behaviour*, *51*, 773-783. DOI 10.1006/anbe.1996.0082
- Krause, J. (1994). Differential fitness returns in relation to spatial position in groups. *Biological Review*, *69*, 187-206.
- Livoreil, B. y Giraldeau, L.-A. (1997). Patch departure decisions by spice finches foraging singly or in groups. *Animal Behaviour*, *54*, 967–977.
- Mathot, K.J. y Giraldeau, L.A. (2008). Increasing vulnerability to predation increases preference for the scrounger foraging tactic. *Behavioral Ecology*, *19*, 131–138. doi: 10.1093/beheco/arm114

- Mazur, J. y Hastie, R. (1978). Learning as accumulation: A reexamination of the learning curve. *Psychological Bulletin*, 85(6), 1256-1274.
- Nakatsuyama, E. y Fujita, O. (1995). The influence of the food size, distance and food site on food carrying behavior in rats (*Rattus norvegicus*). *Journal of Ethology*, 13, 95-103.
- Newell, A. y Rosenbloom, P. S. (1981). Mechanisms of skill acquisition and the law of practice. En: J. R. Anderson (Ed.), *Cognitive skills and their acquisition* (pp. 1-55). Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Pulliam, H.R. y Millikan, G.C. (1982). Social organization in the non-reproductive season. En: D.S. Farner y J.S. King (Eds.), *Avian biology* (pp. 169-197). New York: Academic Press.
- Pyke, G.H., Pulliam, H. R. y Charnov, E. L. (1977). Optimal foraging: A selective review of theory and tests. *Quarterly Review of Biology*, 52, 137-154.
- Restle, F. y Greeno, R. (1970). *Introduction to Mathematical Psychology*. Reading Mass: Addison-Wesley.
- Rita, H., Ranta, E. y Peuhkuri, N. (1997). Group foraging, patch exploitation time and the finder's advantage. *Behavior Ecology Sociobiology*, 40, 35 -39.
- Tan, L. y Hackenberg, T. (2012). Social foraging in rats: group and individual choice in dynamic environments. *Mexican Journal of Behavior Analysis*, 38, 87-105.
- Tan, L., Sosa, F., Talbot, E., Berg, D., Eversz, D. y Hackenberg, T. (2014). Effects of predictability and competition on group and individual choice in a free-ranging foraging environment. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 101, 288-302.
- Thurstone, L. L. (1919). The learning curve equation. *Psychological Monographs*, 26, 1-51.
- Vickery, W.L., Giraldeau, L-A., Templeton, J.J., Kramer, D.L. y Chapman, C.A. (1991). Producers, scroungers and group foraging. *Animal Nature*, 137, 847-863.
- Wu, G. M. y Giraldeau, L. A. (2005). Risky decisions: a test of risk sensitivity in socially foraging flocks of *Lonchura punctulata*. *Behavioral Ecology*, 16(1), 8-14.