

Anticipación del costo de traslado en una simulación de forrajeo^{1, 2}

Maryed Rojas Leguizamón³

Luis Alfaro

Vladimir Orduña

Facultad de Psicología

Universidad Nacional Autónoma de México

Resumen

Se estudió la relación entre diferentes condiciones de costo de traslado y la explotación de parcelas, con el objetivo de enriquecer el estudio de las variables que determinan el forrajeo óptimo. Cuatro ratas Wistar fueron expuestas a una simulación operante de forrajeo con el alimento distribuido en parcelas, en la que se manipuló la duración y la predictibilidad del costo de traslado. En las condiciones 1 y 2 el costo de traslado se mantuvo constante a lo largo de la sesión, siendo bajo en la primera y alto en la segunda; en la condición 3 los dos costos alternaron de manera aleatoria, y en la condición 4 alternaron secuencialmente. La explotación de las parcelas se analizó considerando: (1) el tiempo de permanencia en las parcelas, (2) el número de presas obtenido, (3) el tiempo para el desistimiento (GUT, por sus siglas en inglés), y (4) la probabilidad condicional de abandono después de cada presa, esta última empleando una función Weibull. La explotación de las parcelas fue mayor en las parcelas ricas que en las pobres y en el ambiente con costo de traslado alto constante. En general, la variabilidad en el costo de traslado durante las condiciones 3 y 4 disminuyó la explotación en las parcelas, sin embargo se encontraron efectos diferenciales dependiendo de la predictibilidad del costo. En la condición en la que los costos de traslado fueron impredecibles, los animales explotaron las parcelas independientemente del costo precedente. En contraste, cuando los costos se presentaron de forma secuencial, los animales explotaron más las parcelas cuando el costo precedente fue bajo y el siguiente sería alto. Los resultados se discutieron en términos de los posibles mecanismos psicológicos que intervienen en la conducta de forrajeo.

Palabras clave: *forrajeo, parcelas, costo de traslado, cognición prospectiva, aprendizaje de secuencias.*

Abstract

This study analyzed the relationship between travel time and patch exploitation, with the aim of increasing the knowledge about the variables that determine optimal foraging. Four Wistar rats were exposed to an operant analog of foraging in a patchy environment; the effect of two properties of travel time was tested: duration and predictability. In the first two conditions the travel time was constant (low-cost in condition 1 and high-cost in condition 2), in the third condition the costs were randomly presented, while in the last condition its presentation was sequential. Patch exploitation was analyzed considering the following variables: 1) patch residence time, 2) number of obtained preys, 3) giving-up-time and 4) the conditional probability of leaving the patch after each prey. A Weibull function was adjusted to this last indicator. Patch exploitation was greater in the rich patches than in the lean ones and when the travel time was high and constant. The variability of the travel time during conditions 3 and 4 decreased the exploitation, but had differential effects depending on its predictability. In the condition with unpredictable costs, patch

¹ La referencia de este artículo en la Web es: <http://conductual.com/content/anticipacion-costo-traslado-simulacion-forrajeo>

² Se agradece a DGAPA por la beca de post-doctorado que posibilitó el desarrollo de este trabajo. Al Dr. Arturo Bouzas, asesor del proyecto, a Enrique Rivera Mendoza y a Paulina López Ayala por su apoyo en la obtención de datos, al Dr. Florente López por sus valiosos comentario y al Ing. Fernando Salinas por su asistencia técnica.

³ Correspondencia: Avenida Universidad 3004, Copilco Universidad, Planta baja del Edificio B de la Facultad de Psicología., 04510 Ciudad de México, D.F. Correo electrónico: maryedrojas@gmail.com

exploitation was unrelated to either the previous or the following cost. In contrast, in the condition with sequential travel time the exploitation was greater when the following travel was expected to be more costly. The results are discussed in terms of psychological mechanisms implied in foraging behavior.

Key words: *foraging, patchy environment, travel time, prospective cognition, sequential learning.*

La búsqueda de alimento, o conducta de forrajeo, ha sido de gran interés en el análisis de la conducta, debido a que presenta a los animales una situación donde éstos deben realizar elecciones que los lleven a maximizar sus ganancias a partir de la consideración de las características del ambiente.

En una situación de forrajeo frecuentemente el alimento no está uniformemente distribuido en el ambiente, sino que se agrupa en unidades denominadas parcelas. Dichas parcelas contienen unidades discretas de alimento, denominadas presas (Shettleworth, 1988). En esta situación, al iniciar la búsqueda de alimento el forrajeador debe pagar los costos (tiempo, energía, etc.) que implica trasladarse de un lugar a otro hasta encontrar una parcela, para posteriormente iniciar la búsqueda de presas en su interior. En las parcelas, la densidad de presas tiende a disminuir con el paso del tiempo debido a la propia explotación del forrajeador, a la presencia de competidores o a las características propias de las presas, de manera que una vez que el animal se encuentra explotando una parcela se enfrenta momento a momento a la elección entre continuar la búsqueda de alimento en la parcela actual o abandonarla e ir en busca de una nueva (Stephens & Krebs, 1986).

En el marco de la teoría del forrajeo óptimo, Charnov (1976) propuso el teorema del valor marginal (TVM) como una solución óptima a la situación de búsqueda de alimento distribuido en parcelas. El teorema propone que las principales variables determinantes en dicha situación son: a) el costo de traslado, el cual limita la cantidad de visitas que un animal puede hacer a las parcelas y por lo tanto guarda una relación inversa con la tasa de ganancia global del ambiente (su riqueza), y b) las funciones de ganancia de cada parcela. El TVM predice que los animales realizarán visitas de mayor duración y con mayor número de presas en parcelas más ricas, es decir, con mejores funciones de ganancia, que en parcelas pobres. Respecto al costo de traslado, predice que costos de traslado altos resultan en una mayor explotación de las parcelas en comparación con costos bajos, lo que implica un mayor tiempo de permanencia y un mayor número de presas obtenido en cada visita a las parcelas (Charnov, 1976). Otra variable que se ha considerado en el estudio de la conducta de forrajeo en parcelas es el tiempo para el desistimiento (GUT, por sus siglas en inglés)⁴, que se refiere al tiempo transcurrido entre la última presa obtenida en una parcela y el momento de abandono. Se ha propuesto que dicha variable debería variar sólo en función del costo de traslado y no de la riqueza de las parcelas, ya que se asume que el animal abandonaría las parcelas de un ambiente una vez su densidad de presas disminuya por debajo de cierto umbral determinado por la riqueza de dicho ambiente (Krebs, Ryan, & Charnov, 1974). Estas predicciones han recibido una gran cantidad de soporte empírico (Alonso, Alonso, Bautista, & Muñoz-Pulido, 1995; Lima, 1984; Mellgren, Misasi, & Brown, 1984).

Para estudiar en el laboratorio el tipo de elección que el animal enfrenta en una situación de forrajeo con parcelas, se han propuesto analogías operantes que simulan sus principales características. Dichos procedimientos aportan un análisis detallado y controlado de la conducta de forrajeo (para ver una revisión, ver Fantino & Abarca, 1985). De esta forma, el análisis experimental de la conducta ha provisto a

⁴ GUT: Giving-up time

la ecología conductual de herramientas metodológicas confiables para evaluar la conducta de forrajeo (Fantino, 1991).

Los procedimientos operantes simulan la situación de forrajeo asegurándose de que los diversos requerimientos de los modelos de forrajeo óptimo son satisfechos. Por ejemplo, es importante garantizar que los diversos componentes implicados (traslado y explotación en parcelas) se encuentren temporalmente separados, es decir, que sólo después de que se cumple el requisito del primero se presenta el segundo. Una vez en éste, las presas se entregan de acuerdo con programas de razón o intervalo. Otro aspecto importante de la simulación es asegurar que los organismos tengan la oportunidad de rechazar las parcelas encontradas y de abandonarlas en cualquier momento. Además, es común acompañar los distintos componentes con estímulos discriminativos y permitir que la conducta llegue hasta un estado estable con el fin de garantizar que el animal tiene total conocimiento de los parámetros del ambiente (Dallery & Baum, 1991), lo cual es asumido por los modelos de forrajeo óptimo.

Uno de los programas más empleados en los estudios operantes para simular diferentes parcelas disponibles en el ambiente son los programas concurrentes con componentes de intervalo. La ejecución típica de los animales en este tipo de programas es congruente con la predicción del TVM de que los animales permanecerán más tiempo en la alternativa que provea una mayor tasa de ganancia. Por otro lado, el efecto del costo de traslado ha sido evaluado de distintas formas como empleando distancias por recorrer (Baum, 1982), esfuerzo requerido por el animal para llegar al lugar donde se encuentra la parcela (Cabrera & Aparicio, 2006) o usando demoras de cambio (Baum, 1982).

Uno de los procedimientos especialmente diseñado para evaluar las predicciones del TVM fue el desarrollado por Hanson y Green (1989), el cual es una modificación del procedimiento de Lea (1979). En dicho experimento la riqueza del hábitat se manipuló variando el costo de traslado (simulado con un programa de razón variable) y la probabilidad de encuentro de la parcela rica. Las parcelas fueron simuladas empleando programas de razón variable progresiva. Ellos encontraron que a medida que la calidad del hábitat disminuyó (a medida que incrementó el costo de traslado o disminuyó la probabilidad de encuentro de la parcela rica) los animales explotaron más exhaustivamente cada parcela, tal como predice el TVM. En cuanto al GUT, éste tendió a ser similar entre parcelas como predice el TVM, pero no varió en función de la calidad del hábitat contrario a lo que se esperaba a partir del teorema.

El TVM está formulado en términos de la tasa de ganancia promedio de las parcelas y el costo de traslado promedio, de manera que en situaciones con costos de traslado variables se esperaría que los animales explotaran las parcelas considerando los promedios independientemente del grado de variabilidad (Charnov, 1976). Cuthill, Kacelnik, Krebs, Haccou e Iwasa (1990) evaluaron a estorninos en una situación con dos costos de traslado presentados aleatoriamente. Al contrario de lo esperado por el TVM, los resultados mostraron que los animales se comportaban de acuerdo con el costo experimentado previo a cada visita y no de acuerdo con un costo promedio, es decir, que la explotación de las parcelas fue mayor cuando estuvo precedida por un costo largo, que cuando fue precedida por un costo corto.

En otro estudio, Kacelnik y Todd (1992) manipularon la variabilidad de los costos de traslado al interior de la sesión programando secuencias de costos con distintos coeficientes de variación. Además de replicar los resultados reportados por Cuthill, et al (1990), Kacelnik y Todd (1992) encontraron que en las condiciones con mayor variabilidad la explotación de las parcelas fue menor que en las demás, a pesar de que el costo promedio permaneció constante entre condiciones.

En los experimentos anteriormente mencionados se exploró el efecto de la variabilidad en el costo de traslado presentándolos de forma aleatoria, sin embargo, dado que existen situaciones de forrajeo en la que los costos de traslado varían predeciblemente, parece importante complementar el estudio de la

variabilidad en dichos casos. En ese sentido, este estudio pretende complementar el estudio de la variabilidad en costos de traslado considerando una situación en la que los costos se presentan secuencialmente, es decir, que el costo de traslado previo a una visita permita predecir el costo del futuro. Esta pregunta es relevante también desde el punto de vista de los mecanismos psicológicos implicados, dado que si bien los estudios mencionados han mostrado que en situaciones variables los animales se comportan de acuerdo con el intervalo anterior, la evidencia en otras áreas de estudio, como el contraste conductual (Williams, 1981) y el aprendizaje de secuencias (Capaldi & Miller, 1988; Church & Lacourse, 1998; Hulse, 1978; Hulse & Dorsky, 1979) ha demostrado que la conducta de un animal en un programa de reforzamiento es fuertemente afectada por el programa siguiente.

Considerando lo anterior, en el presente estudio se analizó el efecto del costo de traslado sobre la explotación de parcela (evaluada en términos de tiempo de permanencia, número de presas, GUT y probabilidad de abandono después de cada presa) en una simulación operante en cuatro diferentes condiciones: en las dos primeras los costos fueron constantes (bajos en la primera, altos en la segunda), en la tercera condición fueron variables e impredecibles y en la cuarta fueron variables, pero predecibles. Las dos primeras condiciones pretendieron replicar los efectos de parcela y de costo de traslado previamente reportados en la literatura y predichos por el TVM. Mientras que las condiciones 3 y 4 pretendieron responder a cómo los animales se comportan en una situación de forrajeo con costos variables cuando estos son o no predecibles.

Método

Sujetos

Se utilizaron 4 ratas Wistar macho, de aproximadamente 380 grs de peso y siete meses de edad al inicio del experimento, con suministro de agua ad libitum y privados de alimento de forma que se mantuvieran aproximadamente al 80% de su peso corporal. Los animales fueron suministrados por el bioterio de la Facultad de Psicología de la Universidad Nacional Autónoma de México y estuvieron alojados individualmente en cajas de policarbonato. Los animales se mantuvieron en un ciclo luz-oscuridad de 12:12 hrs, iniciando a las 8 hrs y las sesiones experimentales tuvieron lugar aproximadamente a las 2 pm. Los animales tuvieron entrenamiento previo con programas múltiples concurrentes encadenados.

Aparato

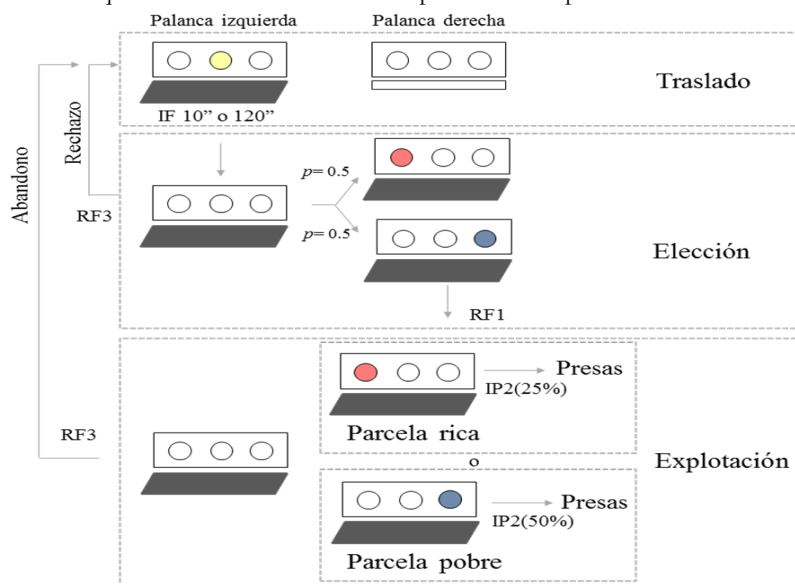
Se utilizaron cuatro cajas operantes (MED Associates, Inc., Modelo ENV 008- VP) cuyas dimensiones fueron: 30.5cm (largo) ×24.1cm (ancho) ×21.0cm (alto). Las cajas estuvieron resguardadas en un cubículo de aislamiento sonoro (Modelo ENV-018 MD). El piso de las cajas consistió en una rejilla de metal, compuesta por diecinueve barras de 0.5cm de diámetro (Modelo ENV- 005). Cada caja estuvo equipada con dos palancas retráctiles (Modelo ENV-112CM) de 4.8 cm de ancho, localizadas a 2.1cm de la base, en la pared frontal de la caja. Las cajas contaban con un estímulo luminoso de 28-V y 100-mA, empleado como una luz general (Modelo ENV-215 M), dispuesto a 1.3cm del techo de la caja, en el centro del panel frontal. También se contó con un triple estimulador visual con focos LED ultrabrillantes de tres colores (azul, blanco y rojo) situado a 1.5cm sobre las palancas. Se empleó un comedero de 5.1cm x 5.1cm (Modelo ENV-200R2M) dispuesto en la parte central inferior del panel frontal de la caja (a 2.5cm del suelo), equipado con una luz para comederos (Modelo ENV-200RL), un sensor de entrada de cabeza al comedero (Modelo ENV-254-CB) y un dispensador de líquidos. La presentación de estímulos, así como la recolección de datos fue controlada desde una computadora usando el software Med-PC-IV®.

Procedimiento

Las sesiones experimentales fueron conducidas una vez al día, seis días a la semana. Con el objetivo de controlar posibles efectos de la experiencia, al inicio del experimento los sujetos fueron expuestos a un programa de intervalo aleatorio 30s durante tres sesiones para cada palanca, alternando entre ellas.

Los animales fueron expuestos a un procedimiento de encuentros sucesivos (Lea, 1979) adaptado para un ambiente compuesto por parcelas (Hanson & Green, 1989). Este programa está dividido en dos componentes, que simulan los momentos de la búsqueda de alimento (ver Fig.1): 1) un componente de traslado entre parcelas y 2) uno de búsqueda de alimento al interior de las parcelas. Durante el primer componente operaba en la palanca izquierda un programa de intervalo fijo, el cual simuló los costos de traslado. El tamaño de este intervalo varió a lo largo del experimento como se describirá más adelante. Durante este componente estaba presente sólo la palanca izquierda y se encontraba encendida la luz blanca sobre dicha palanca. Una vez cumplido el requisito del intervalo fijo, se presentó la palanca derecha, acompañada de uno de dos estímulos luminosos. Este componente, que simuló las parcelas, comprendía un programa de intervalo progresivo. Cada parcela tenía igual probabilidad de presentarse y estaba señalada con una luz que difería en posición y color (rojo a la izquierda, para la parcela rica, o azul a la derecha para la parcela pobre). Ambos programas de intervalo progresivo iniciaban con un valor de 2 s, el cual incrementaba después de cada reforzador en un 25% para la parcela rica y en un 50% para la parcela pobre. Una vez presentada una de las parcelas, ésta podía ser aceptada dando una respuesta sobre la palanca derecha, o rechazado dando tres respuestas en la palanca izquierda. El animal también podía abandonar la parcela en cualquier momento dando tres respuestas sobre la palanca izquierda, aunque no fuesen consecutivas. Cada reforzador consistió en la entrega de 0.2 ml de leche azucarada. Cada sesión tuvo una duración de 50 minutos.

Figura 1. Esquema del procedimiento. El esquema representa las dos palancas empleadas (izquierda y derecha) y los estimuladores visuales sobre ellas. El procedimiento se puede dividir en tres componentes: traslado, elección y explotación. El primero simula el traslado entre parcelas mediante un programa de intervalo fijo cuyo valor varió entre condiciones. En el segundo, se presenta al animal una de las dos parcelas y este puede aceptarla respondiendo en la palanca derecha (RF1) o rechazarla respondiendo en la izquierda (RF3). Por último, durante la explotación el animal obtendrá presas de acuerdo con el intervalo progresivo correspondiente a cada parcela. El animal puede abandonar la parcela en cualquier momento durante el componente de explotación.



Diseño

Todos los animales pasaron en el mismo orden por cuatro condiciones, que difirieron en el costo de traslado empleado en el caso de las dos primeras y en la secuencia de presentación en la tercera y cuarta. Los costos de traslado empleados fueron 10 s en la primera condición y 120 s en la segunda. Durante la tercera y la cuarta se expusieron a ambos costos dentro de cada sesión. En la tercera los costos fueron presentados de forma aleatoria y en la cuarta en una secuencia predecible, con estricta alternación (p. ej. corto-largo-corto-largo). Cada una de las condiciones tuvo una duración mínima de 20 sesiones (Media 26.25 \pm DE 5.85), y finalizó una vez se verificó estabilidad entre sesiones en el tiempo de permanencia y en el número de presas obtenido por visita de acuerdo con una inspección visual.

Medidas dependientes

Las variables que se analizaron fueron: a) el tiempo de permanencia en cada visita a las parcelas, el cual fue definido como el tiempo transcurrido entre la primera respuesta en la palanca derecha una vez se presentó cada parcela y el momento de abandono (definido como el momento en el que ocurrió la última respuesta del RF3 en palanca izquierda); b) el número de presas obtenidas en cada visita a las parcelas (i. e., el número de reforzadores obtenidos durante el programa de intervalo progresivo que operó en la palanca derecha); c) el GUT, que fue definido como el tiempo entre la captura de la última presa (momento en el que se entregó el último reforzador durante una visita) y el abandono de la parcela; y d) la probabilidad condicional de abandono respecto al número de presas obtenido.

Análisis de datos

Para el análisis de datos se consideraron las últimas siete sesiones de cada condición. Para cada una de estas sesiones se calculó la mediana del tiempo de permanencia, el número de presas y el GUT durante las visitas a cada una de las parcelas. Posteriormente, se calculó la media y el error estándar de las siete sesiones para cada sujeto y dicha información fue presentada gráficamente.

Para analizar con detalle la relación entre el número de presas obtenido y la probabilidad de abandonar una parcela, la siguiente función, conocida como Weibull y ampliamente utilizada en estudios de psicofísica (Gallistel, Fairhurst, & Balsam, 2004), fue ajustada a los datos grupales:

$$y=A*(1-(2^{-[(x/C)^S]})) \quad (1)$$

Dónde y representa la probabilidad de abandonar una parcela y x la cantidad de presas conseguidas. El parámetro A corresponde a la asíntota esperada, debido a que en este caso se representan probabilidades (dentro del rango 0-1) los valores esperados deben ser cercanos a 1. El parámetro C representa el punto de indiferencia, es decir, el punto (número de presa) a partir del cual la probabilidad de abandonar y de continuar explotando la parcela es igual a 0.5. Y por último, el parámetro S , expresa la curvatura de la función (velocidad con la que se alcanza el nivel asintótico), que puede dar indicio sobre qué tan abruptos son los cambios, en este caso entre continuar explotando y abandonar una parcela (el teorema del valor marginal no hace predicciones acerca de la gradualidad de las transiciones, por tanto el parámetro S aporta información adicional).

Con base en los valores que adquiere el parámetro S , la función Weibull puede asemejarse a una función exponencial negativa si el parámetro S es cercano a 1, con valores entre 1.5 y 2 se asemeja a una sigmoideal, con valores de entre 2-4 se aproxima a una función asimétrica y con valores mayores a 4 emula a una función simétrica. Conforme S tiende a infinito se convierte en una función de un solo paso, lo cual implica que los cambios son abruptos. Sin embargo, es importante tener en cuenta que el parámetro S es

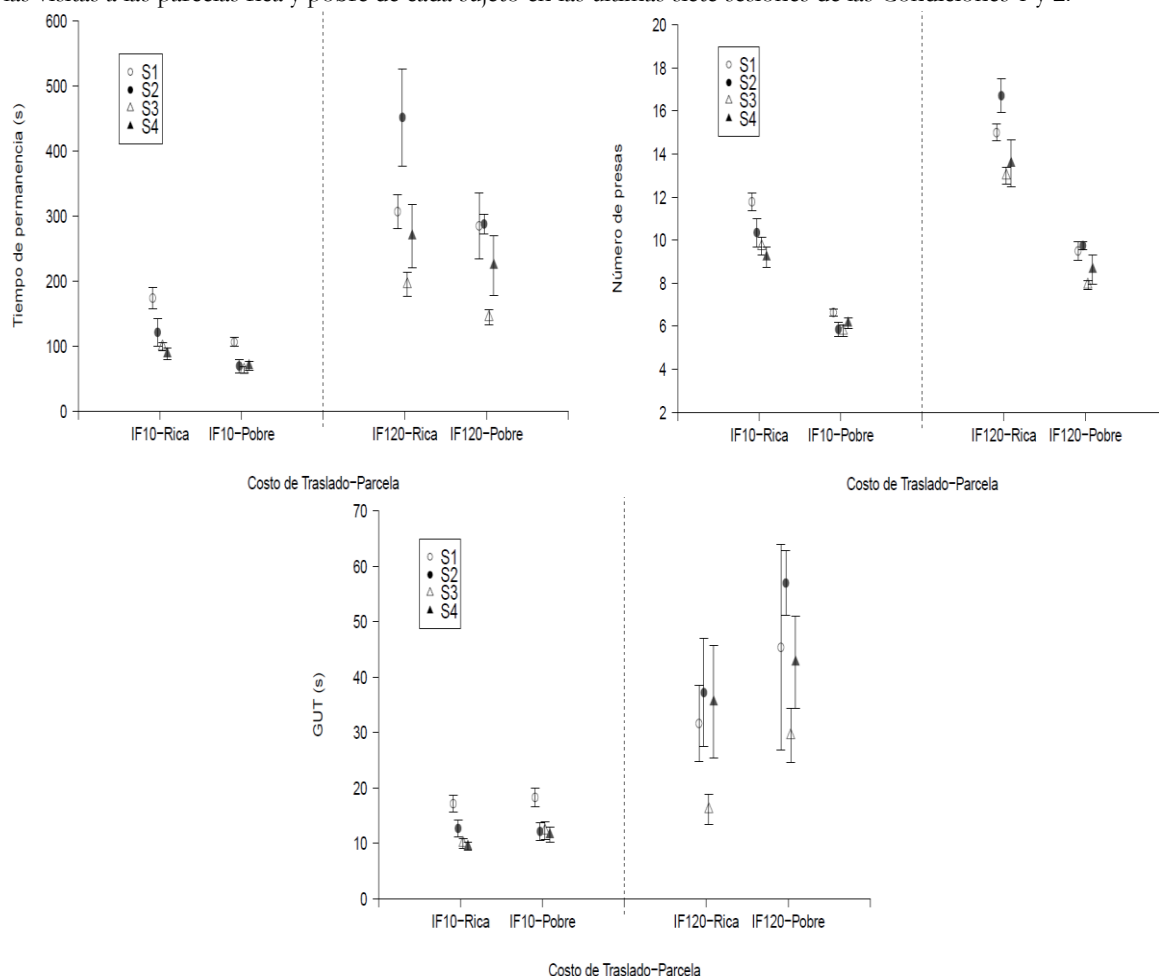
un indicador de cambios que es relativo al parámetro C. Por ejemplo, cuando el parámetro C es bajo, es común encontrar valores bajos de S debido a que los datos muestran una tendencia general de aproximarse a la asíntota gradualmente (Gallistel et al., 2004), sobre todo considerando el mismo valor de asíntota.

Resultados

Efecto de costo de traslado

La Figura 2 presenta el tiempo de permanencia, número de presas y GUT en cada una de las parcelas durante las Condiciones 1 y 2. En los paneles A y B se puede observar que los animales permanecieron más tiempo y obtuvieron un mayor número de presas en las parcelas ricas que en las pobres, y que tanto el tiempo de permanencia como el número de presas aumentaron en ambas parcelas durante la Condición 2, en la que el costo de traslado fue alto (120s). Finalmente, el Panel C muestra que el GUT también se vio afectado por el costo de traslado, siendo éste mayor cuando el costo fue largo. Sin embargo, respecto al efecto de la parcela, el GUT fue similar entre parcelas cuando el costo de traslado fue corto, pero fue mayor en la parcela pobre cuando el costo de traslado fue alto.

Figura 2. A)Tiempo de permanencia, B)Número de presas obtenido y C)GUT (promedio \pm error estándar) durante las visitas a las parcelas rica y pobre de cada sujeto en las últimas siete sesiones de las Condiciones 1 y 2.



La probabilidad condicional de abandono respecto al número de presas obtenido y el ajuste del modelo propuesto se presentan en la Figura 3; los valores estimados para cada parámetro del modelo son

resumidos en la Tabla 1. Los valores estimados por la función para el parámetro A, asíntota, fueron cercanos a 1 en todas las combinaciones entre costo de traslado y tipo de parcela para estas dos condiciones. El parámetro C, punto de indiferencia o umbral de transición, fue consistentemente mayor para las parcelas ricas en comparación a las parcelas pobres en una razón cercana a 2:1 (11.52/5.86 para 10s y 15.91/8.66 para 120s). En la comparación de este parámetro entre Condiciones se apreció un incremento en la Condición 2 respecto al observado en la Condición 1, de alrededor de 1.4 veces (15.91/11.52 y 8.66/5.86 para parcelas ricas y pobres respectivamente). Por otra parte, en cuanto al parámetro S, precisión-variabilidad, en la comparación entre parcelas se apreció que los valores observados para las parcelas ricas fueron más pequeños en una razón aproximada de 1.3:1 (5.14/4.18 para 10s y 9.47/6.91 para 120s). Por último al contrastar entre Condiciones se apreciaron valores más pequeños para la Condición 1 respecto a la Condición 2 (en una razón aproximada de 1.7:1 (6.91/4.18 y 9.47/5.14 para parcelas ricas y pobres respectivamente)).

Figura 3. Probabilidad condicional de abandono de parcela respecto al número de presas obtenidas. En el panel de la izquierda se presentan los resultados para la Condición 1 y en el de la derecha los de la Condición 2. Las líneas representan el mejor ajuste de la función a los datos.

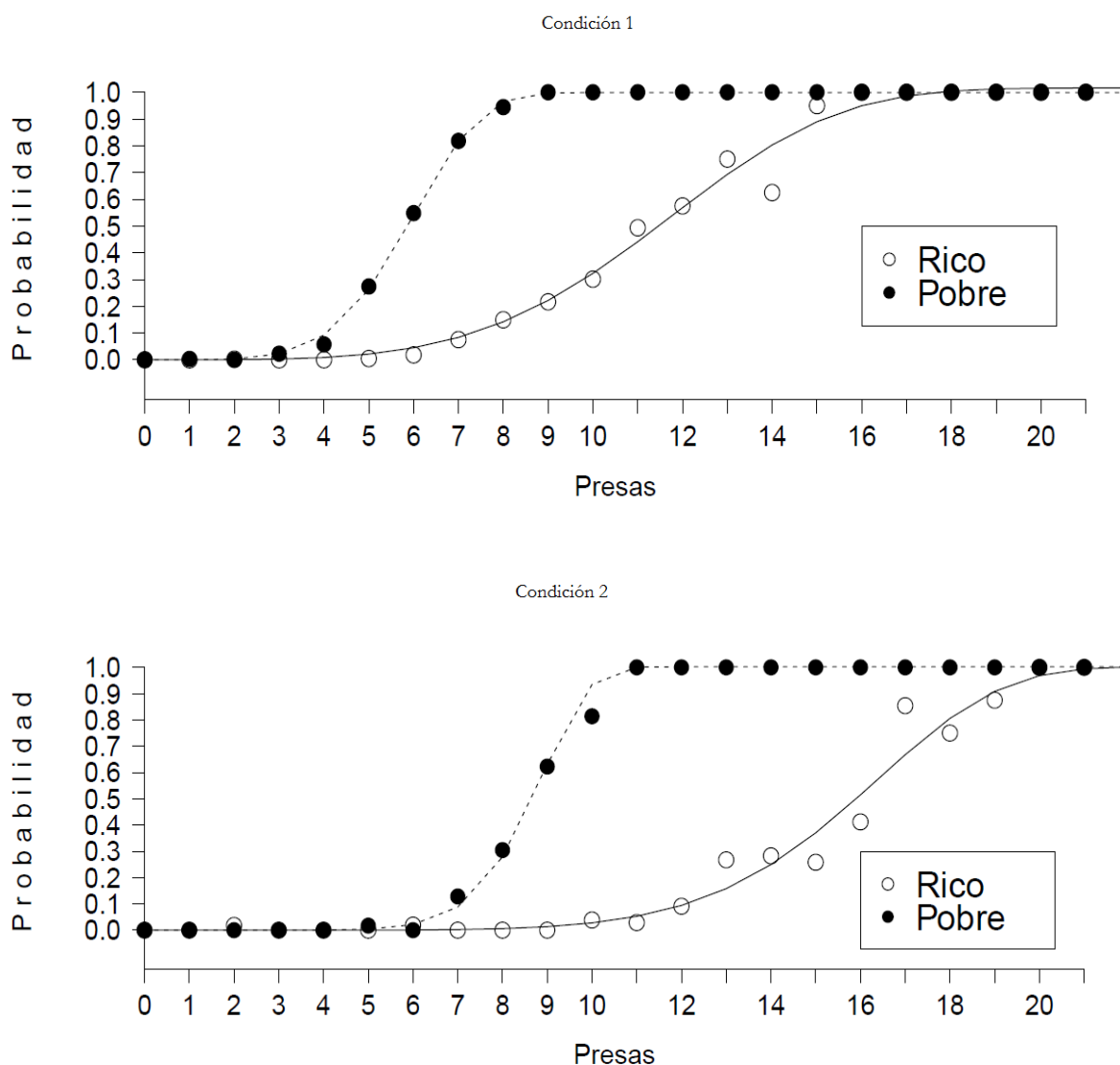


Tabla 1. Parámetros y valores de ajuste para la función Weibull para las visitas a cada parcela en las Condiciones 1 y 2.

Condición	CT	Parcela	A	C	S	R ²
1	10	Rica	1.016	11.528	4.184	0.987
		Pobre	0.999	5.868	5.14	0.999
2	120	Rica	1.003	15.912	6.919	0.986
		Pobre	1.002	8.664	9.479	0.998

Efecto del orden de presentación del costo de traslado

Para analizar el efecto de la forma en la que los costos de traslado fueron presentados durante las Condiciones 3 y 4, las visitas a cada parcela se separaron de acuerdo con el costo de traslado anterior a la visita. Para el caso de la Condición 3 ésta es la única información que posee el animal sobre el costo de traslado una vez está en la parcela ya que los costos se presentaron de forma aleatoria, mientras que en la Condición 4 una vez el animal se ha expuesto a uno de los costos de traslado, es predecible cual será el costo de traslado posterior dada la secuencia de presentación durante esta condición.

En la Figura 4 se presenta el tiempo de permanencia, número de presas y GUT durante las Condiciones 3 y 4 en función del tipo de parcela. En ambos casos y para los dos costos de traslado presentados, se observó que, al igual que en las Condiciones 1 y 2, los tiempos de permanencia y el número de presas fueron mayores para las visitas en la parcela rica que en la parcela pobre. Sin embargo, es posible notar que los valores de dichas variables fueron menores a los de las Condiciones 1 y 2.

Respecto al efecto del costo de traslado, durante la Condición 3 no se apreciaron diferencias en el tiempo de traslado y el número de presas dependiendo del costo que precedió cada visita (al lado izquierdo de cada figura). En la Condición 4 (al lado derecho de cada figura) las visitas que estuvieron precedidas por el costo de traslado corto (y por ende, seguidas de un costo de traslado largo) fueron de mayor duración y con un mayor número de presas.

Por último, no hubo diferencias en el GUT ni entre parcelas ni entre costos durante la Condición 3. Mientras que durante la Condición 4 éste tendió a ser mayor en las parcelas ricas que en las pobres y cuando una visita estuvo precedida de un costo corto, aunque dichos efectos no fueron sistemáticos.

La Figura 5 presenta la probabilidad condicional de abandono respecto al número de presas obtenido para las Condiciones 3 y 4, y la Tabla 2 presenta los valores estimados de cada parámetro de la función Weibull. Los valores estimados para el parámetro A (asíntota) fueron cercanos a 1 en todas las combinaciones entre costo de traslado y tipo de parcela para estas Condiciones. El parámetro C (punto de indiferencia o umbral de transición) fue consistentemente mayor para las parcelas ricas en comparación con las parcelas pobres en una razón cercana a 2:1. En la comparación de este parámetro entre Condiciones (3 y 4) se apreció un ligero incremento en la Condición 4, respecto al inferido en la Condición 3, en ambas parcelas para el costo de traslado 10 s y se apreció una relativa consistencia para el costo de traslado 120 s. Dicha diferencia es fácilmente observada al comparar las líneas de tendencia entre los dos paneles de la Figura 4 (en el caso de la Condición 3 las líneas de tendencia de cada costo se cruzan en tanto que para la Condición 4 se aprecia una separación entre las líneas de tendencia de cada costo). Con relación al parámetro S (precisión-variabilidad), se obtuvieron valores con tendencias contrarias entre condiciones: en la Condición 3 se apreció que los valores inferidos de este parámetro para las parcelas pobres fueron más pequeños y en la Condición 4 los valores más pequeños fueron obtenidos en las parcelas ricas.

Figura 4. A)Tiempo de permanencia, B)Número de presas obtenido y C)GUT (promedio \pm error estándar) durante las visitas a las parcelas de cada sujeto en las últimas siete sesiones de las Condiciones 3 (izquierda) y 4 (derecha). En cada caso las visitas están separadas de acuerdo con el costo de traslado precedente.

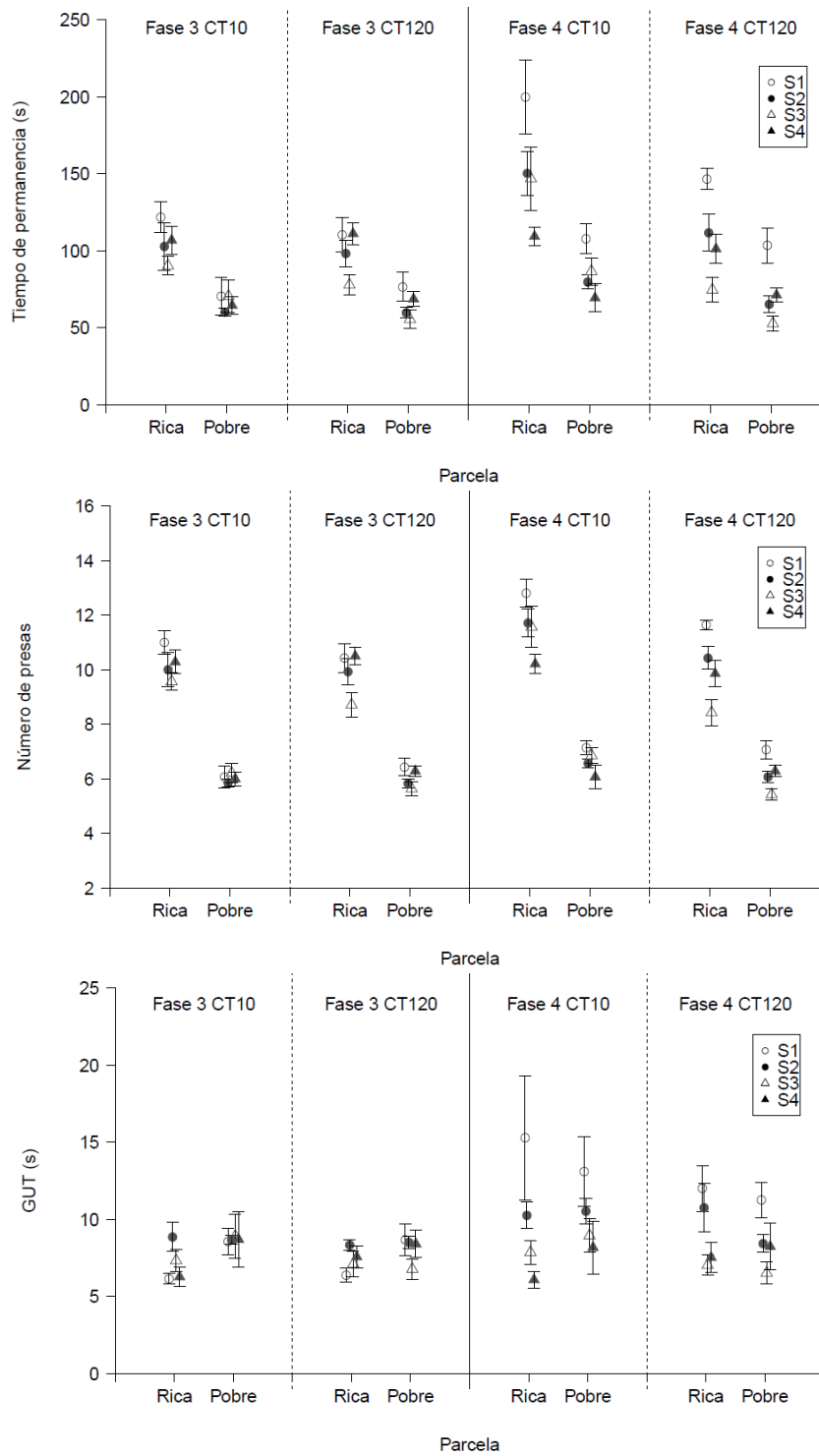


Figura 5. Probabilidad condicional de abandono de parcela respecto al número de presas obtenidas. En el panel de la izquierda se presentan los resultados para la Condición 3 con costos de traslado 10s y 120s para cada tipo de parcela y en el panel de la derecha se presentan los mismos datos para la Condición 4.

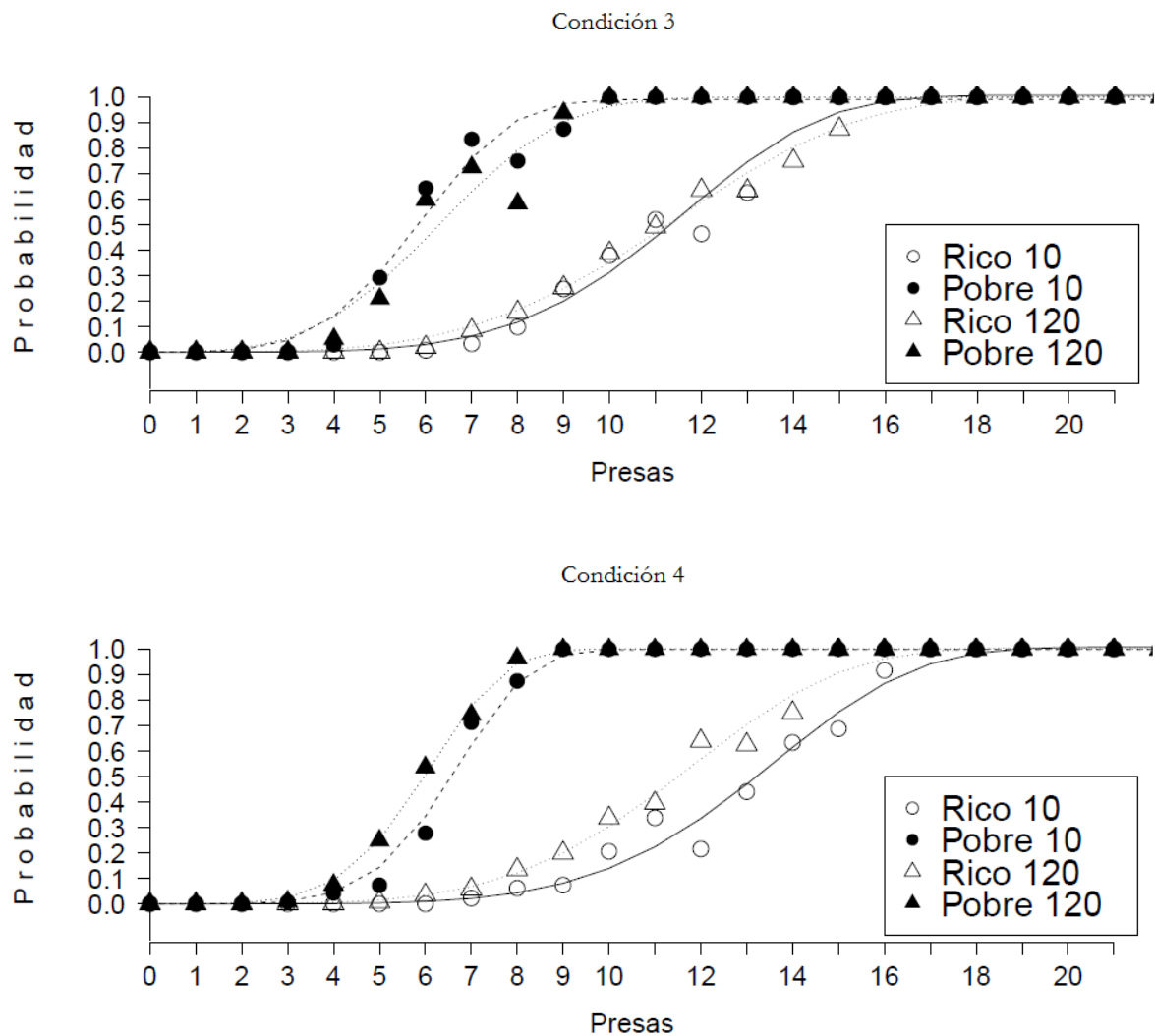


Tabla 2. Parámetros y valores de ajuste para la función Weibull para las visitas a cada parcela en las Condiciones 3 y 4, separadas de acuerdo con el tiempo de traslado.

Condición	CT	Parcela	A	C	S	R ²
3	10	Rica	1.007	11.349	4.919	0.987
		Pobre	0.991	5.815	4.033	0.984
	120	Rica	1.005	11.29	3.918	0.996
		Pobre	1	6.295	3.417	0.978
4	10	Rica	1.008	13.243	5.482	0.992
		Pobre	0.998	6.571	7.105	0.998
	120	Rica	1.006	11.535	4.607	0.995
		Pobre	1.001	5.981	4.917	0.999

Discusión

En el presente experimento se evaluó la explotación de dos parcelas que diferían en su tasa de agotamiento, en función del costo de traslado previo a la visita. El costo de traslado se presentó de distintas formas a lo largo de las condiciones: empleando dos valores diferentes pero constantes a lo largo

de toda la sesión y empleando los mismos valores pero variándolos de una visita a otra de una forma predecible o impredecible. En el primer caso, la evaluación de la conducta de forrajeo empleando dos parcelas (una rica y una pobre) y dos costos de traslado (alto y bajo), como se ha hecho en estudios previos, permitió en primer lugar, validar dicha preparación experimental en las condiciones de nuestro laboratorio, y en segundo lugar, establecer un punto de comparación para las condiciones siguientes. Mientras que las Condiciones 3 y 4, en las que los costos fueron presentados dentro de la misma sesión, permitieron explorar la explotación de parcela en condiciones variables predecibles e impredecibles.

En general, los resultados mostraron que los animales fueron sensibles a las funciones diferenciales de ganancias entre las parcelas, explotando durante más tiempo y obteniendo más presas en la parcela que permitía una mayor tasa de ganancia. Respecto al incremento en el costo de traslado, el cual disminuyó la rentabilidad general del ambiente al reducir las oportunidades de visitar las parcelas, éste llevó a que los animales permanecieran más tiempo explotando las parcelas y por consiguiente obtuvieran más presas en cada visita. Dicho incremento afectó la explotación de ambas parcelas de la misma forma. Estos resultados concuerdan con hallazgos previos (Hanson & Green, 1989) y con las predicciones de los modelos de optimización como el TVM (Charnov, 1976; Krebs et al., 1974; Stephens & Krebs, 1986).

Otra contribución del presente estudio al análisis del forrajeo óptimo, fue mostrar que una función Weibull con tres parámetros libres, genera líneas de ajuste que describen adecuadamente la variabilidad ($R^2 > .9$) en la probabilidad de abandono de la parcela que ocurre en función del número de presas capturadas. Adicionalmente, los valores estimados para la asíntota A fueron cercanos a 1 en todos los casos, mostrando el nivel de precisión en la descripción de los datos y el potencial que tiene el uso de la función Weibull en los datos analizados. El parámetro C, que hace referencia al punto de indiferencia, varió en función tanto de la parcela como del costo de traslado, siendo mayor en las parcelas ricas que en las pobres y mayor cuando los costos de traslado fueron altos. Lo anterior es consistente con los resultados observados en tiempo de permanencia y número de presas por visita, ya que muestra que la cantidad de presas obtenidas después de las cuales resulta indiferente continuar explotando una parcela o abandonarla es influida por la tasa de agotamiento de la parcela y la tasa de encuentro de parcelas. En cuanto al parámetro S, la variabilidad de la transición entre continuar explotando y abandonar la parcela fue consistentemente mayor (denotado por S más pequeñas) en las parcelas ricas que en las pobres y en el ambiente más rico (con costo bajo) que en el ambiente pobre. Estos dos últimos hallazgos podrían apuntar a que cuanto más alto es el tiempo de espera para la obtención de la siguiente presa, ya sea por una mayor tasa de aumento de intervalos progresivos, o bien, por un costo de traslado mayor, más importante se vuelve estimar con precisión el momento oportuno para abandonar la parcela.

Cuando el costo de traslado fue variable a lo largo de la sesión, se replicó el efecto de la parcela, aunque en general la explotación de las parcelas fue baja (similar a la ocurrida en la condición en la que sólo estuvo presente el costo bajo). Esto se observó tanto en el número de presas, tiempo de permanencia y GUT, como en los parámetros S y C de la función Weibull. Si se compara la ejecución de los animales en las Condiciones 3 y 4 con las dos anteriores, no se observan valores intermedios a los encontrados en las Condiciones 1 y 2, lo cual se esperaría de acuerdo con el TVM. Esta explotación menor en las parcelas puede deberse a un efecto de la variabilidad, como sugieren Kacelnik y Todd (1992).

Sin embargo, la explotación fue diferente dependiendo si la presentación de los costos de traslado fue predecible (dentro de una secuencia) o no (condición aleatoria). Cuando la presentación de los costos de traslado fue impredecible los animales no respondieron diferencialmente a los costos previos a cada visita (lado izquierdo de la Figura 4). Además, contrario a lo observado en las demás condiciones, en ésta la transición entre continuar explotando la parcela y abandonarla (parámetro S) fue más variable en la

parcela pobre que en la rica. Dicha reversión posiblemente haya sido influida por la incertidumbre inducida al variar aleatoriamente el costo de traslado. Este argumento será retomado más adelante.

Por el contrario, cuando el costo de traslado fue variable y predecible los animales sí respondieron diferencialmente a los costos previos a cada visita. Sin embargo, el patrón de explotación fue el inverso respecto al encontrado durante las Condiciones 1 y 2, permaneciendo más tiempo y obteniendo más presas cuando el costo previo fue corto y el siguiente largo (lado derecho de la Figura 4). Esto sugiere que los animales dieron mayor peso a la información sobre el costo por venir que al costo pasado. En cuanto al parámetro S, durante la condición 4 se apreció que la transición entre continuar explotando la parcela y abandonarla fue más variable en las parcelas ricas respecto a los pobres (consistente con lo observado en las dos primeras Condiciones), y la diferencia entre ambas, fue mayor cuando el costo previo fue corto.

Por tanto, es posible que en ambientes con estructuras temporales repetitivas y predecibles (como en las Condiciones 1, 2 y 4), los animales puedan comportarse de manera que ajusten su comportamiento a las contingencias esperadas, con base en su experiencia. En contraste, en ambientes con estructuras temporales aleatorias (como en la Condición 3) los individuos no puedan anticipar contingencias y deben basar su elección entre continuar explotando o abandonar una parcela sólo considerando las condiciones actuales.

Este efecto diferencial de la variabilidad predecible y la impredecible es consistente con la evidencia obtenida en diferentes estudios de aprendizaje de secuencias en animales, como ocurre en el caso de 1) los experimentos sobre secuencias de reforzadores en corredores libres, utilizando la velocidad de carrera como un indicador de anticipación (Capaldi & Miller, 1988; Hulse, 1978; Hulse & Dorsky, 1979), 2) los estudios sobre series temporales ascendentes o descendentes, en los que la pausa post-reforzamiento refleja la anticipación del intervalo por venir (Church & Lacourse, 1998), o 3) los estudios de contraste conductual en lo que se observó que el programa siguiente tenía un sólido efecto sobre la ejecución de los animales en el programa actual (Williams, 1981). En general, los trabajos mencionados en conjunto con el presente señalan que cuando el ambiente establece una estructura regular, en la que los animales pueden anticipar una condición futura, las variables dependientes son influidas por las contingencias esperadas posteriormente más que por las contingencias actuales, lo cual no se aprecia cuando el ambiente tiene una estructura aleatoria. Adicionalmente esta interpretación es coherente con identificar este tipo de patrones de comportamiento como un análogo de memoria prospectiva en animales no humanos, en términos anticipar eventos futuros con base en lo que está ocurriendo en el momento presente (Cook, Brown, & Riley, 1985; Zentall, 2005). La sensibilidad de diversos organismos a eventos futuros y su importancia en el ajuste del comportamiento es un tema de estudio de gran actualidad (Raby & Clayton, 2009). Los presentes resultados sugieren que esta sensibilidad también tiene implicaciones en las estrategias de forrajeo óptimo en ambientes predecibles, por lo que su estudio parece estar justificado.

Referencias

- Alonso, J. C., Alonso, J. A., Bautista, L. M., & Muñoz-Pulido, R. (1995). Patch use in cranes: A field test of optimal foraging predictions. *Animal Behaviour*, 49(5), 1367-1379. doi: 10.1006/anbe.1995.0167
- Baum, W. M. (1982). Choice, changeover, and travel. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 38(1), 35-49. doi: 10.1901/jeab.1982.38-35
- Cabrera, F., & Aparicio, C. (2006). Travel, sensitivity to reinforcement, and multiple alternatives. *Brazilian Journal of Behavior Analysis*, 2(2), 221-234.

- Capaldi, E. J., & Miller, D. J. (1988). The rats simultaneous anticipation of remote events and current events can be sustained by event memories alone. *Animal Learning & Behavior*, 16(1), 1-7. doi: 10.3758/Bf03209036
- Cook, R. G., Brown, M. F., & Riley, D. A. (1985). Flexible memory processing by rats - Use of prospective and retrospective information in the radial maze. *Journal of Experimental Psychology-Animal Behavior Processes*, 11(3), 453-469. doi: 10.1037/0097-7403.11.3.453
- Cuthill, I. C., Kacelnik, A., Krebs, J. R., Haccou, P., & Iwasa, Y. (1990). Starlings exploiting patches - The effect of recent experience on foraging decisions. *Animal Behaviour*, 40, 625-640. doi: 10.1016/S0003-3472(05)80692-X
- Charnov, E. L. (1976). Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*, 9(2), 129-136.
- Church, R. M., & Lacourse, D. M. (1998). Serial pattern learning of temporal intervals. *Animal Learning & Behavior*, 26(3), 272-289. doi: 10.3758/Bf03199221
- Dallery, J., & Baum, W. M. (1991). The functional equivalence of operant-behavior and foraging. *Animal Learning & Behavior*, 19(2), 146-152. doi: 10.3758/Bf03197870
- Fantino, E. (1991). Behavioral ecology. In I. H. Iversen & K. A. Lattal (Eds.), *Experimental analysis of behavior*. (pp. 117-153). Amsterdam: Elsevier Science.
- Fantino, E., & Abarca, N. (1985). Choice, optimal foraging, and the delay-reduction hypothesis. *Behavioral and Brain Sciences*, 8(2), 315-329.
- Gallistel, C. R., Fairhurst, S., & Balsam, P. (2004). The learning curve: Implications of a quantitative analysis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101(36), 13124-13131. doi: 10.1073/pnas.0404965101
- Hanson, J., & Green, L. (1989). Foraging decisions - Patch choice and exploitation by pigeons. *Animal Behaviour*, 37, 968-986. doi: 10.1016/0003-3472(89)90141-3
- Hulse, S. H. (1978). Cognitive structure and serial pattern learning by animals. In H. F. S.H. Hulse, & W.K. Honing (Ed.), *Cognitive processes in animal behavior*. (pp.311-340). Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Hulse, S. H., & Dorsky, N. P. (1979). Serial pattern learning by rats - Transfer of a formally defined stimulus relationship and the significance of nonreinforcement. *Animal Learning & Behavior*, 7(2), 211-220. doi: 10.3758/Bf03209273
- Kacelnik, A., & Todd, I. A. (1992). Psychological mechanisms and the Marginal Value Theorem - Effect of variability in travel time on patch exploitation. *Animal Behaviour*, 43(2), 313-322. doi: 10.1016/S0003-3472(05)80226-X
- Krebs, J. R., Ryan, J. C., & Charnov, E. L. (1974). Hunting by expectation or optimal foraging - Study of patch use by chickadees. *Animal Behaviour*, 22, 953-964. doi: 10.1016/0003-3472(74)90018-9
- Lea, S. E. G. (1979). Foraging and reinforcement schedules in the pigeon - Optimal and non-optimal aspects of choice. *Animal Behaviour*, 27, 875-886. doi: 10.1016/0003-3472(79)90025-3

- Lima, S. L. (1984). Downy woodpecker foraging behavior - Efficient sampling in simple stochastic environments. *Ecology*, *65*(1), 166-174. doi: 10.2307/1939468
- Mellgren, R. L., Misasi, L., & Brown, S. W. (1984). Optimal foraging theory - Prey density and travel requirements in *Rattus-norvegicus*. *Journal of Comparative Psychology*, *98*(2), 142-153. doi: 10.1037//0735-7036.98.2.142
- Raby, C. R., & Clayton, N. S. (2009). Prospective cognition in animals. *Behavioural Processes*, *80*(3), 314-324. doi: 10.1016/j.beproc.2008.12.005
- Shettleworth, S. (1988). Foraging as operant behavior and operant behavior as foraging: what have we learned? In G. Bower (Ed.). *The psychology of learning and motivation: Advances in research and theory*, *22*, (pp. 1-49). New York: Academic Press.
- Stephens, D., & Krebs, J. (1986). *Foraging theory* Princeton: Princeton University Press.
- Williams, B. A. (1981). The following schedule of reinforcement as a fundamental determinant of steady-state contrast in multiple schedules. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, *35*(3), 293-310. doi: 10.1901/jeab.1981.35-293
- Zentall, T. R. (2005). Animals may not be stuck in time. *Learning and Motivation*, *36*(2), 208-225. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.lmot.2005.03.001>