

Efectos de la Dispersión de Alimento sobre la Elección y los Patrones de Exploración

Maryed Rojas, Diana Pérez, Arturo Clavijo, Oscar García-Leal* & Germán Gutiérrez¹

Universidad Nacional de Colombia, *CEIC-Universidad de Guadalajara, México

Resumen:

Una variable poco estudiada en el área de forrajeo y elección de parches es la distribución del alimento. Dos parches con similar densidad de alimento pero distinta distribución implican diferentes tiempos de búsqueda y, en consecuencia, diferente exposición a posibles predadores. Se estudió el efecto de la dispersión de alimento sobre la elección, exploración y explotación de parche. Se expuso a un grupo de ratas a un instrumento con una zona de elección y dos parches topográficamente iguales y con la misma cantidad de alimento, pero diferente dispersión: alimento concentrado en un solo lugar vs alimento disperso en ocho puntos. Los animales permanecieron durante más tiempo en el parche con alimento concentrado, mientras que en el parche disperso realizaron visitas breves y exhaustivas respecto al vaciado. Los animales desarrollaron patrones de exploración típicos para cada una de las zonas. Se sugiere que los animales establecieron la zona de elección y el parche concentrado como zonas seguras de exploración.

Palabras claves: Forrajeo, Elección, Distribución de comida.

Effects of Food Dispersion on Choice and Exploration Patterns

Abstract

The distribution of food has not been widely studied in the areas of foraging and patch choice. Search time and the potential exposure to predators vary when animals are exposed to two patches that have similar food density but different food distribution. The effects of food dispersion on choice, exploration, and exploitation of two patches was studied. A group of rats was placed in an experimental apparatus that had a choice area and two patches that were topographically identical and contained the same amount of food but varied in food dispersion: either the food was concentrated in a single place or the food was dispersed in eight different locations. Results showed that the rats remained a longer time in the concentrated patch and showed shorter, exhaustive visits to the patch where the food was dispersed. Rats developed different exploration patterns for each of the areas. The preferred areas for exploration were both the choice area and the concentrated patch.

Keywords: Foraging, Choice, Food distribution.

¹ Correspondencia: Germán Gutiérrez, Ph.D. Departamento de Psicología, Universidad Nacional de Colombia.
E-mail: gagutierrezd@unal.edu.co.
© UNAM Facultad de Psicología, 2011

Todo organismo debe resolver el problema energético que representa una fuente limitada de alimento, un variado número de presas en el espacio y el tiempo, un gasto energético derivado de la propia conducta de forrajeo, competencia con otras actividades y un riesgo de predación, entre otros (Gutiérrez, 1998; Papini, 2009). Se han desarrollado varios modelos para explicar las estrategias utilizadas por un animal para resolver el problema energético mencionado. Uno de los modelos más exitosos ha sido la Teoría de Forrajeo Óptimo (TFO). A pesar de sus limitaciones (Alcock, 2001), dicha teoría ha sido exitosa no sólo en hacer predicciones importantes sobre la conducta de los organismos en la elección y búsqueda de su alimento, sino que ha estimulado ampliamente la investigación en el área.

La TFO asume que los animales en una situación de búsqueda de alimento forrajean para maximizar la energía ganada y minimizar los gastos energéticos propios de la búsqueda. La energía ganada es medida en términos de calorías y la energía gastada en términos de tiempo implicado en la búsqueda y manipulación del alimento (Pyke, 1984). Sin embargo, las características particulares de la situación en la que se despliega la búsqueda de alimento dificultan la aplicación directa de un principio tan general. Debido a esto han surgido modelos específicos que, conocidas las características particulares de las situaciones, permiten dar razón de las estrategias utilizadas por los animales en la búsqueda de alimento (Klaassen, Nolet, Van Gils, & Bauer, 2006; Mellgren, Misasi, & Brown, 1984).

En el marco de la TFO se plantean cuatro grandes problemas que los animales enfrentan en una situación de forrajeo: selección de la presa, selección de parche, tiempo de permanencia en un parche y forma en que el parche será visitado (Gutiérrez, 1998). Por motivos expositivos el trabajo se centra únicamente en la selección de parche y en la forma en que los animales exploran y muestrean un parche.

Arditi y Dacorogna (1988) definieron un parche o zona de alimentación como un área en la que hay alimento uniformemente distribuido y alrededor del cual no hay alimento, mientras que Stephens y Krebs (1986) se refirieron a un conjunto de ítems (presas) de distribución heterogénea. Para efectos de este artículo, se considerará parche como un área delimitada en la que se presenta alimento con una distribución particular y conocida.

Algunas de las variables estudiadas en relación con la selección de parche son la densidad de presas, el riesgo predatorio y la dispersión (Shettleworth, 1998). La densidad de presas se refiere a la cantidad de alimento disponible en un parche dividido por el área total del parche. Esta variable ha recibido especial atención ya que la mayoría de modelos de forrajeo óptimo, entre ellos el teorema del valor marginal, asume que el animal maximiza la tasa de energía ingerida a largo plazo, la cual se ve afectada directamente por la densidad de presas pero no por factores de la distribución de alimento en un parche como la dispersión. En experimentos en los que se ha expuesto a ratas a dos parches con distinta densidad de presas se ha encontrado que los animales permanecen más tiempo en la zona con mayor densidad, sobre-utilizan los recursos de la zona más densa y sub-utilizan los de la menos densa, y realizan actividades diferentes a las

relacionadas con alimentación durante el tiempo en que permanecen en la zona más densa (Arcis & Desor, 2003; Mellgren, 1982; Mellgren et al., 1984).

Como mencionó Papini (2009) todas las elecciones en forrajeo están sujetas a cierto tipo de restricciones, entre ellas, el riesgo predatorio. Cuando un animal está forrajeando no sólo debe tener en cuenta la rentabilidad de una zona o de una presa, sino también vigilar la presencia de predadores, cuidar de sus crías, buscar pareja y ajustarse a las restricciones temporales de disponibilidad de las presas (algunas sólo están disponibles en ciertos momentos del día, otras sólo en cierta temporada). Durante el forrajeo disminuye la atención anti-predatoria; adicionalmente, la búsqueda implica recorrer lugares en los que puede haber predadores. Estos y otros factores hacen que la búsqueda de alimento implique algún tipo de riesgo (Cuthill & Houston, 1997). El efecto del riesgo predatorio sobre la elección de parche ha sido manipulado de forma indirecta exponiendo a los sujetos a estructuras ambientales diferentes en cada parche. En estos estudios, se ha encontrado que los animales permanecen más tiempo en los ambientes que, de acuerdo con la especie, proporcionan mayor protección ante posibles predadores (Arcis & Desor, 2003; Bultler, Whittingham, Quinn, & Creesswell, 2005). En ratas, cuando se manipula tanto la densidad de presas como el riesgo predatorio, se encuentra que los animales continúan prefiriendo la zona con menor riesgo predatorio, aún cuando ésta tenga la menor cantidad de presas.

Dos parches pueden tener exactamente la misma densidad de alimento (presas) pero con una dispersión diferente, lo que puede afectar el tiempo que demora el animal en encontrar cada presa dentro del parche, la forma de explorarlo y la estimación de la densidad de presas. Mellgren et al. (1984) señalaron, por ejemplo, que el tiempo que transcurre entre la captura de dos presas puede operar como un estimador para el animal de la densidad de las mismas en una zona de alimentación. Sin embargo, esta hipótesis ha sido poco estudiada desde la perspectiva de la teoría del forrajeo óptimo, debido al supuesto de que el animal tiene total conocimiento de la tasa de energía que ofrece el ambiente, y ésta no se ve afectada por la disposición de las presas.

Un factor importante a considerar es el patrón particular de conducta que despliega una especie en la búsqueda de alimento. Esto ha permitido definir diferentes categorías o modalidades de forrajeo. Un tipo particular de forrajeador, el central, como es el caso de la rata se caracteriza por tener un nido en torno al cual busca su alimento y pocos almacenes cercanos, o por utilizar el mismo nido como almacén. En un ambiente novedoso, dichos animales establecen rápidamente una base para la exploración (home-base). La base de exploración puede identificarse por la conducta típica que despliegan los animales en ella, como acicalarse, encogerse, elevarse, realizar visitas frecuentes y permanecer largos periodos de tiempo. El patrón típico de exploración cuando se ha establecido una base de exploración está compuesto por excursiones desde la base hacia otros puntos inicialmente cercanos, con progresiones marcadas, con un número limitado de paradas, y que terminan con un rápido y directo retorno a la base (Avni, Zadicario, & Eilam, 2006; Clark, Hines, Hamilton, & Whishaw, 2005; Tchermichovski & Golani, 1995).

En los estudios realizados en un laberinto de campo abierto, el establecimiento de un lugar específico como base de exploración es arbitrario. Sin embargo, algunos estudios sugieren que en ambientes más complejos el establecimiento de esta base depende de las características del lugar. Eilam (2003) encontró que cuando los animales son observados en ambientes complejos que contienen refugios, muros verticales o esquinas, la base de exploración usualmente es establecida cerca de éstos. Genaro y Robert (2000) encontraron que en ambientes complejos los animales realizaban una exploración más completa de la zona, un mayor número de excursiones y excursiones con recorridos más largos. Nemati y Whishaw (2007) observaron que el punto del laberinto donde el animal era introducido era elegido con mayor probabilidad que otros puntos como base de exploración, sobre todo si estaba marcado por algún tipo de señal. Por último, Tchermichovski y Golani (1995) señalaron que ante la exposición repetida al mismo laberinto, los animales pueden establecer más de una base de exploración.

Además del establecimiento de una base de exploración, los forrajeadores centrales pueden transportar el alimento a una base segura, para consumirlo allí o para almacenarlo y consumirlo posteriormente, o consumirlo en el lugar en el que lo encuentran. Existen dos variables principales que afectan el transporte y el almacenamiento de comida en forrajeadores centrales: la distancia y el tamaño de la porción. Se ha observado que cuanto mayor es el tamaño de la porción de comida encontrada, mayor es la probabilidad de que ésta se transporte a un lugar seguro para su consumo. Sin embargo, si la distancia que debe recorrer el animal es muy grande, la probabilidad de transportarlo disminuye. De esta manera los animales logran maximizar la energía obtenida y minimizar el riesgo de predación (Charron & Cabanac, 2004; Nakatsuyama & Fujita, 1995; Vander, 1990). Nakatsuyama y Fujita (1995) analizaron los efectos del tamaño de la porción, la distancia a la que se encuentra el alimento, y la dispersión de éste (teniendo en una opción el alimento ubicado en un sólo sitio y en la otra en cuatro) sobre el transporte. Las ratas consumieron en el lugar de encuentro los trozos pequeños de comida y transportaron los trozos grandes independientemente de la distancia y la dispersión. Por otra parte, cuando los animales son expuestos a dos zonas de búsqueda de alimento el cambio de zona es favorecido a medida que disminuye la cantidad de alimento de la zona en la que se encuentra (Haig, Rawlins, Olton, Mead, & Taylor, 1983; Laughlin & Mendl, 2000; Sakamoto & Okaichi, 2001).

Finalmente, se ha observado que un mismo forrajeador puede tener modos de búsqueda distintos dependiendo de la frecuencia de encuentro de presas. Fortin (2002) y Klaassen et al. (2006) describieron dos principales modos de búsqueda: el extensivo, desatado por un largo periodo de tiempo sin encuentros con presas, que se caracteriza por una baja ondulación en el cubrimiento del área y un incremento en la velocidad de la exploración; y el modo intensivo, desatado por el encuentro con una presa, que se caracteriza por una sinuosidad en los movimientos y una disminución de la velocidad.

El propósito de este estudio fue analizar el efecto de la dispersión de alimento sobre la elección de parche, su exploración y explotación, considerando que la disposición de alimento en un parche puede afectar la forma como el animal

entra en contacto con él y, por lo tanto, su conducta de forrajeo, contrario a lo que sugeriría un modelo de forrajeo óptimo como el TVM. Con este objetivo, se expuso a un grupo de ratas a dos parches con igual densidad de alimento pero diferente distribución espacial. En uno de ellos el alimento se presentó en un único lugar, en tanto que en el otro el alimento se distribuyó en diferentes puntos del parche. Ambos parches se encontraban comunicados por una zona central que permitía transitar de uno a otro. Se analizó el efecto de la dispersión del alimento sobre la preferencia y los patrones de exploración de los parches.

Método

Sujetos

Se utilizaron siete ratas Wistar (*Rattus norvegicus*) macho de 350 grs. (± 10) de peso. Los animales fueron criados en el Bioterio Central de la Universidad Nacional de Colombia. El acceso al agua fue ad libitum y se suministró alimento concentrado para roedores (Rodentina®-Agrinal), de acuerdo con las condiciones del experimento. Durante las sesiones se proporcionó el mismo tipo de alimento, pero se usaron piezas de aproximadamente 1 gr.

Instrumentos

Se diseñó un laberinto de elección (véase Figura 1), compuesto por una zona de inicio o zona de elección (E) y dos zonas de búsqueda de alimento o parches: zona dispersa (D) y zona concentrada (C). La zona de elección contaba con un dispositivo para el suministro de agua. Cada una de las zonas de búsqueda estaba compuesta por ocho puntos o estaciones de alimentación y una serie de corredores que comunicaban dichos puntos. El instrumento tenía una altura de 13.5 cm, estaba fabricado con madera laminada forrada en papel adhesivo blanco y tenía una cubierta de malla metálica con marco de madera.

Las sesiones experimentales fueron grabadas, utilizando un sistema de video compuesto por una cámara B/N de 350 líneas y un VHS. Los datos se registraron con el programa X-Plo-Rat 2005 beta 1.0.1.¹

¹ Este programa fue desarrollado en el Laboratorio de Comportamiento Exploratorio de la Universidad de Sao Paulo por Khallil Taverna Chaim y Silvio Morato, y puede descargarse de forma gratuita en <http://scotty.ffclrp.usp.br/page.php?6>.

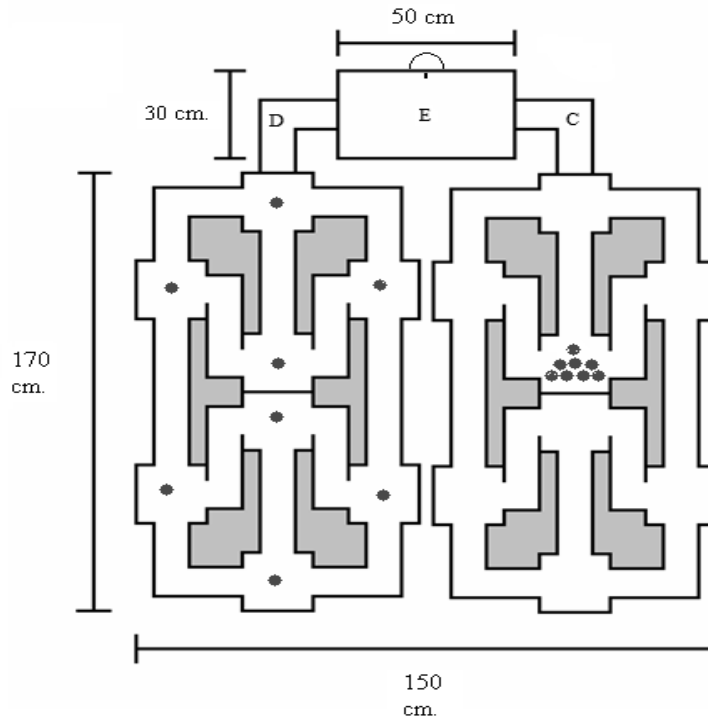


Figura 1. Laberinto de elección con dos parches.

Procedimiento

Los animales fueron expuestos individualmente a un ensayo de reconocimiento de 30 minutos en el cual podían explorar libremente el instrumento, pero en el que no había comida. Al finalizar este periodo, eran llevados a su alojamiento donde permanecían por 40 minutos; posteriormente, eran introducidos de nuevo en el instrumento, iniciándose el ensayo de prueba. Dicho ensayo tuvo una duración de 13 horas continuas, durante las cuales los sujetos estuvieron en el instrumento.

Durante el ensayo de prueba se presentaron dos condiciones de dispersión diferentes: en la zona concentrada (Zona C), la totalidad del alimento se encontraba dispuesta en un sólo punto del laberinto y en la zona dispersa (Zona D), la misma cantidad de alimento fue distribuida equitativamente en los ocho puntos (véase Figura 1). En cada una de las zonas, la cantidad de alimento depositado correspondía al consumo promedio del animal en la caja habitación, con acceso ad libitum, durante los cuatro días previos al inicio del estudio. Para cuatro de los animales, la zona dispersa (D) se ubicó al lado izquierdo del instrumento, y para los tres restantes al lado derecho.

Con el objetivo de no alterar los periodos temporales de alimentación de las ratas reportados en condiciones de aislamiento (Whishaw & Kolb, 2005), para

cada uno de los sujetos el ensayo de prueba inició a las 6:00 pm. Después de las 13 horas de estadía en el instrumento, cada animal fue llevado a su respectivo alojamiento y se registró la cantidad de comida encontrada en cada zona.

Se registraron en video las primeras seis horas del ensayo de prueba, ya que se había determinado en observaciones previas en nuestro propio laboratorio, que después de este intervalo los niveles de exploración descendían hasta ser casi nulos. Se registró el porcentaje de tiempo de permanencia en cada una de las zonas del instrumento, en cada punto de alimentación, las salidas y entradas a cada uno, el transporte de alimento, y el patrón de exploración en los puntos de alimentación.

Resultados

Se tuvo en cuenta el porcentaje de tiempo dedicado a cada alternativa, la frecuencia y la duración promedio de las visitas y la forma como fueron exploradas las zonas, tanto para el ensayo de reconocimiento como para el ensayo de prueba, para evaluar los efectos de la dispersión sobre la elección de parche; además se analizó el transporte de alimento y la conducta de reposo. En este orden serán presentados los resultados.

Tanto en el ensayo de reconocimiento como en el de prueba, los animales exploraron el instrumento de manera uniforme, alternando entre las Zonas C y D, de modo que aproximadamente el 50% de las entradas fueron a la zona de elección y el 25% a cada una de las zonas. La Figura 2 muestra los porcentajes de visitas para cada zona del laberinto durante el ensayo de reconocimiento y el de prueba.

La distribución de tiempo entre las tres zonas fue diferente en el ensayo de reconocimiento y en el de prueba (ver Figura 3). En reconocimiento, el porcentaje de tiempo dedicado a permanecer en cada zona mostró la misma tendencia que el porcentaje de visitas, mientras que en el ensayo de prueba, el porcentaje de tiempo dedicado a la zona de elección ($M= 58.47$, $D. E. = 22.47$) fue superior al dedicado a la zona concentrada ($M= 30.60$, $D. E. = 15.75$), y éste a su vez mayor al correspondiente a la zona dispersa ($M= 10.92$; $D. E. = 7.74$). El porcentaje de tiempo dedicado a cada una de las opciones fue estadísticamente diferente $F(2,18) = 14.74$, $p < 0.001$ (método Holm-Sidak para comparaciones múltiples).

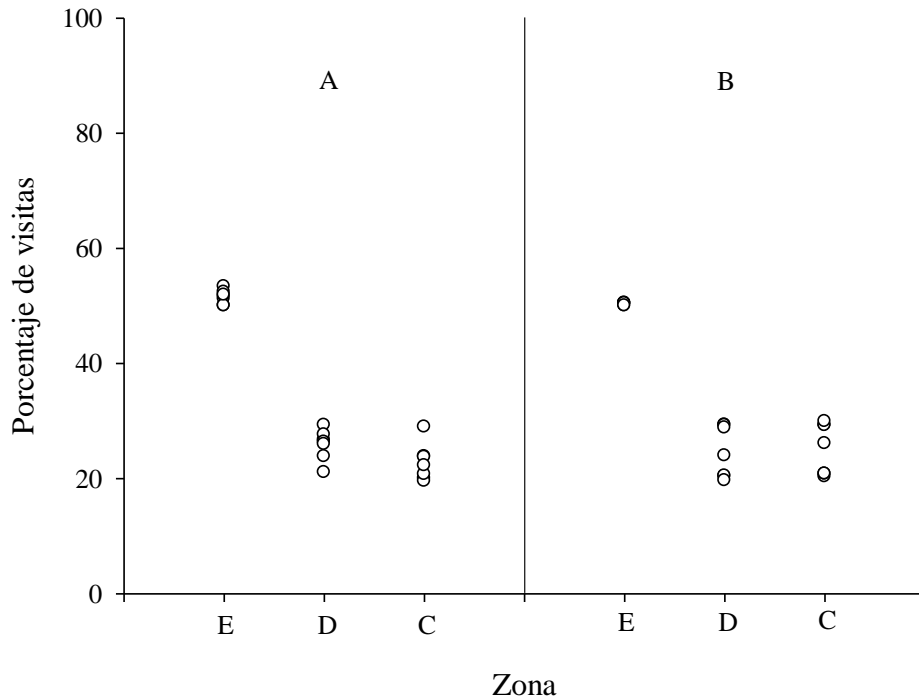


Figura 2. Porcentaje de visitas a cada zona (E = zona de elección; D = zona densa; C = zona concentrada) del instrumento durante el ensayo de reconocimiento (A) y el ensayo de prueba (B).

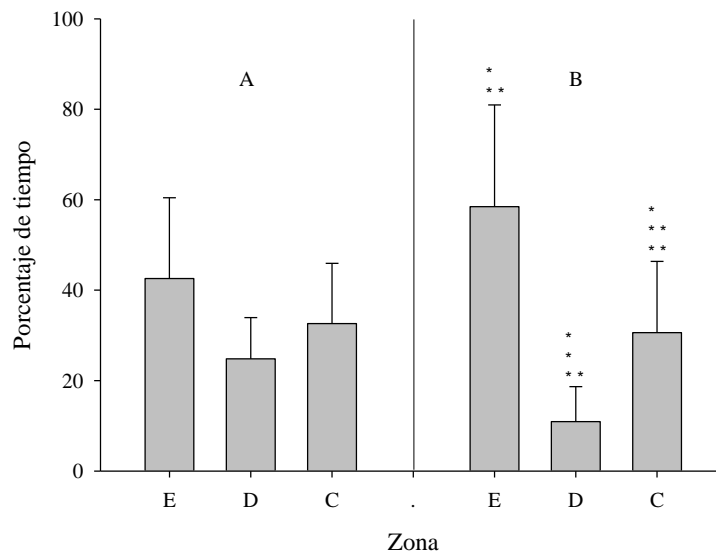


Figura 3. Porcentaje promedio de tiempo dedicado por los sujetos a cada una de las zonas (E = elección; D = dispersa; C = concentrada) durante el ensayo de reconocimiento (A) y el ensayo de prueba (B).

*Elección versus Dispersa $t(6) = 5.403$, $p < 0.05$.

**Elección versus Concentrada $t(6) = 3.167$, $p < 0.05$.

***Concentrada versus Dispersa $t(6) = 2.236$, $p < 0.05$.

No hubo diferencias en la duración promedio de cada una de las visitas a las zonas durante el ensayo de reconocimiento, pero sí durante el de prueba (véase Figura 4). En el ensayo de prueba, las visitas fueron en promedio más prolongadas en la zona de concentración de alimento ($M= 3.33$, $D. E. = 1.58$), con una duración similar a la registrada en la zona de elección ($M= 3.30$, $D. E. = 1.34$), y superior a la de la zona de dispersión de alimento ($M= 1.338$, $D. E. = 0.762$). Se encontraron diferencias estadísticamente significativas $F(2,18) = 5.598$, $p < 0.05$ (método Holm-Sidak para comparaciones múltiples).

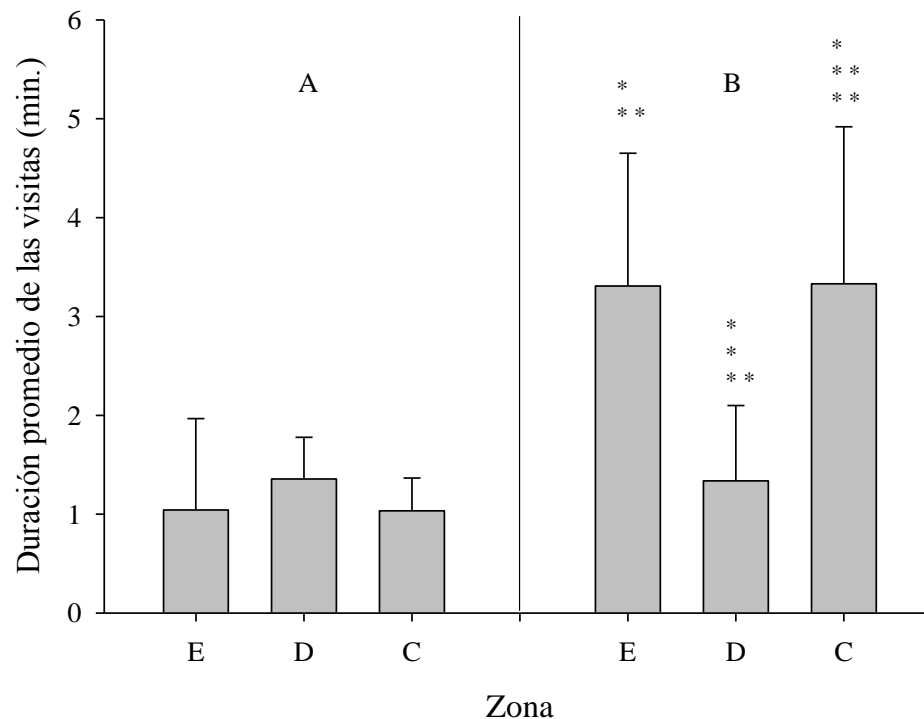


Figura 4. Duración promedio de las visitas de los sujetos a cada una de las zonas (E = elección, D = dispersa; C = concentrada) durante el ensayo de reconocimiento (A) y el ensayo de prueba (B).

*Elección versus Dispersa $t(6) = 2.913$, $p < 0.05$.

**Elección vs. Concentrada $t(6) = 2.882$, $p < 0.05$.

***Concentrado vs. Dispersa $t(6) = 0.0318$, $p < 0.05$.

Respecto a la forma como los sujetos exploraron el instrumento se consideraron los patrones de cambio-permanencia, y los recorridos más comunes de exploración. Durante el ensayo de reconocimiento las ratas establecieron un patrón de cambio-permanencia en el que predominaron los episodios de cambio de zona luego de pasar por la zona de elección, éstos fueron estadísticamente diferentes a los de permanencia (Procedimiento de comparaciones múltiples entre grupos de Kruskal-Wallis análisis de varianza simple por rangos) (ver Figura 5). Por el contrario, durante los primeros treinta minutos del ensayo de prueba los episodios de permanencia para la zona concentrada fueron más numerosos que

en la zona dispersa y similares a los de cambio. Si se comparan los dos tipos de ensayo se observa que los patrones de permanencia para la zona concentrada fueron significativamente más frecuentes en el ensayo de prueba que en el de reconocimiento.

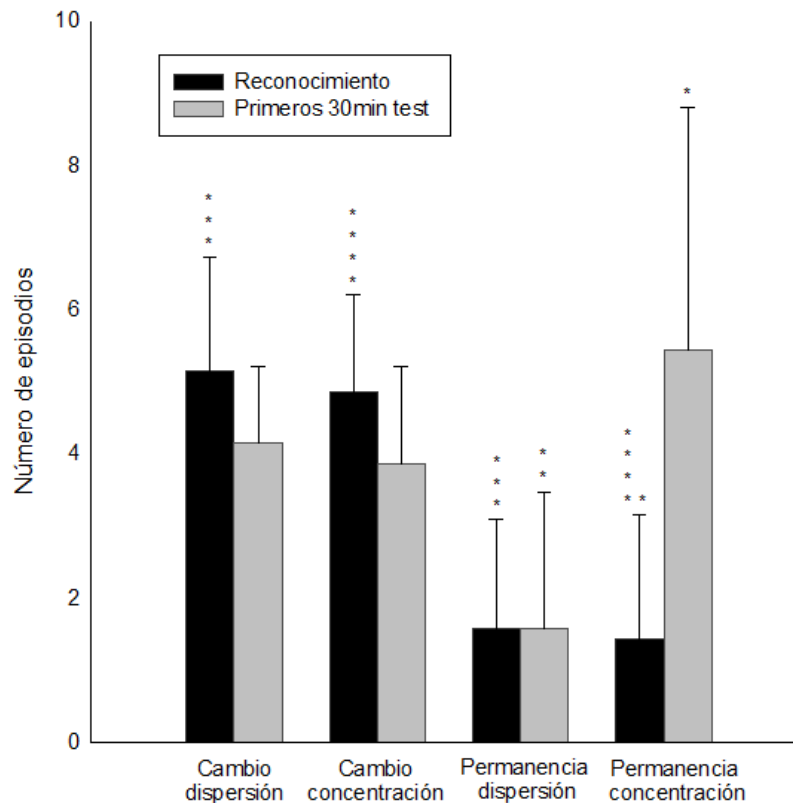


Figura 5. Número de episodios de cambio y permanencia por alternativa, en reconocimiento y primeros 30 minutos del ensayo de prueba.

*Permanencia concentración reconocimiento versus permanencia concentración $t(6) = 4.045$, $p < 0.05$

**Permanencia dispersión prueba versus permanencia concentración $t(6) = 3.901$, $p < 0.05$.

***Cambio dispersión reconocimiento versus permanencia dispersión reconocimiento $t(6) = 3.612$, $p < 0.05$.

****Cambio concentración reconocimiento versus permanencia concentración reconocimiento $t(7) = 3.767$, $p < 0.05$.

En cuanto a los recorridos realizados por los animales, las Figuras 6 y 7 ilustran las cuatro rutas más frecuentes entre los sujetos durante el ensayo de reconocimiento y los primeros 30 minutos de la prueba. Durante el reconocimiento, los sujetos se adentraron en el instrumento sin que el paso por la estación del centro fuera predominante y la ejecución fue casi idéntica para ambas

zonas en tanto profundidad, áreas de tránsito y orden de los patrones, aunque con una lateralidad opuesta; la única variación se presentó en el Patrón 4.

Al examinar los patrones de los sujetos durante los primeros 30 minutos del ensayo de prueba (Figura 7) se observó que para el lado disperso los sujetos tendieron a alejarse del centro del laberinto, siendo notable que el Patrón 1 con un mayor número de episodios, 16 en total, fue el patrón con menor profundidad; en éste los sujetos entraban al laberinto y salían luego de tocar un solo punto. Los patrones de mayor profundidad (Patrones 2 y 4) presentaron un total de nueve y cinco episodios respectivamente; el Patrón 3 en el que se hubo tránsito por el centro del laberinto se presentó un total de seis veces. El análisis de los patrones de exploración se basó en las frecuencias de los recorridos que más se repitieron entre los sujetos y, en consecuencia, no es posible determinar porcentajes de patrones en relación con un total.

Dentro de la zona concentrada el mayor punto de tránsito fue en el que se encontraba el alimento. Los recorridos en esta zona fueron de poca profundidad, como lo ilustra el Recorrido 1, con un total de 23 episodios, que se restringía al punto de entrada y al punto con comida antes de salir de nuevo de la zona. Los Patrones 2, 3 y 4, se presentaron un total de 11, 10 y nueve veces, respectivamente.

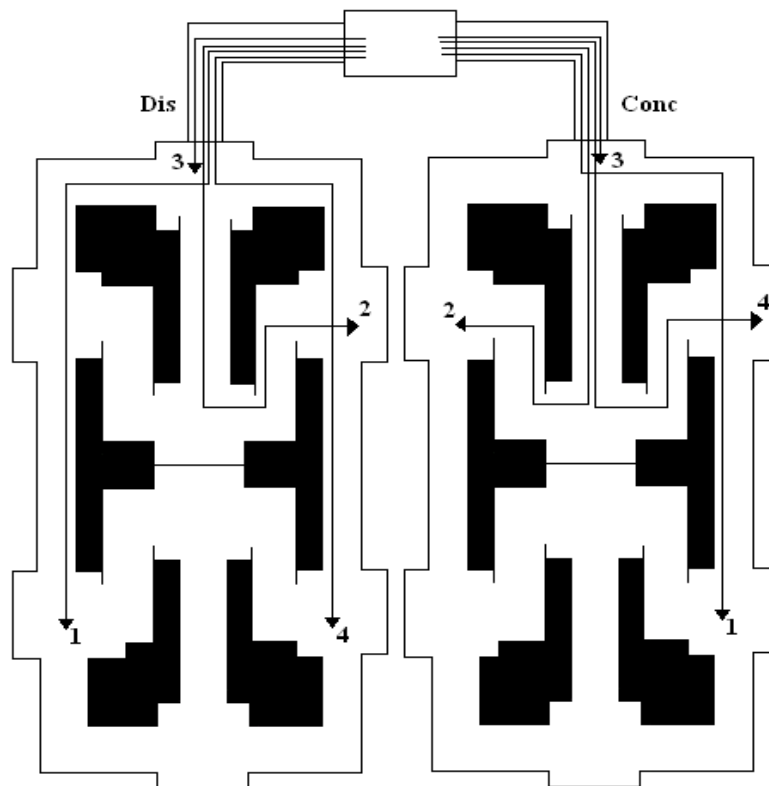


Figura 6. Croquis de la conducta exploratoria durante el ensayo de reconocimiento.

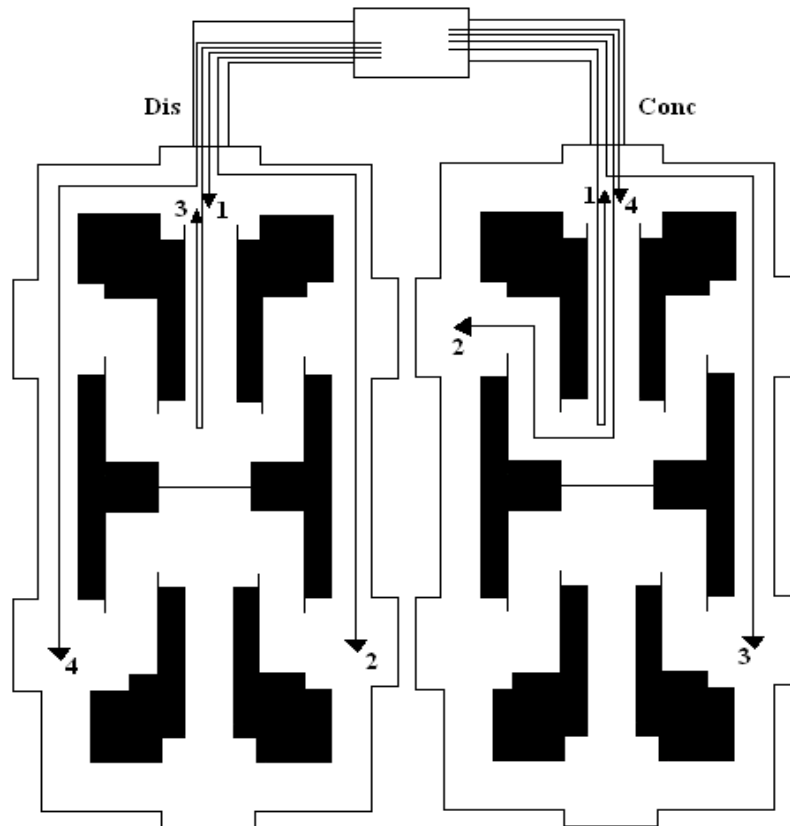


Figura 7. Croquis de la conducta exploratoria durante el ensayo de prueba.

Pasados los primeros 30 minutos del ensayo de prueba se presentó una disminución drástica de la actividad y de los patrones desarrollados. En general, se observó que los patrones desarrollados en la zona concentrada fueron más profundos que para el lado disperso en este intervalo de tiempo, al contrario que en el intervalo anterior.

También se analizó el transporte y consumo de alimento, y la conducta de reposo. Ya que los animales podían transportar libremente la comida de un lado al otro, era posible realizar transportes dentro de los puntos de la misma zona o de una zona a otra; sin embargo, la mayoría de los transportes se realizaron de las Zonas C y D del laberinto hacia la caja de elección y no existieron transportes desde una zona a la otra ni de la caja de elección a alguna de las Zonas C o D. Los animales extrajeron alrededor del 90% del alimento de la Zona D y aproximadamente el 70% del dispuesto en la Zona C, y lo transportaron a la caja de elección. Los sujetos consumieron en promedio un 40% del alimento suministrado, aproximadamente un 80% del consumo promedio diario.

En la Figura 8 se presentan los recorridos más frecuentes que realizaron los animales en cada zona mientras transportaban alimento. En la zona dispersa los episodios de transporte tuvieron diferentes puntos de inicio, como puede esperarse a partir de la distribución misma del alimento. Sin embargo, cabe resaltar que los patrones más frecuentes fueron iniciados en las estaciones más cercanas al punto de salida. Por otro lado, para la zona concentrada el patrón más frecuente fue aquel que representó la vía más corta para obtener el alimento (1).

El segundo patrón más frecuente fue aquél en el que los sujetos hicieron tránsitos por áreas periféricas antes de sacar el alimento, pero no se adentraron con el alimento hacia otros puntos.

Por último, respecto a la actividad general es posible anotar que los animales presentaron un mayor número de episodios de reposo y más duraderos en la zona concentrada que en la dispersa, y en ambos casos privilegiaron el uso de los puntos más alejados de la zona de elección. También hubo una gran cantidad de episodios de reposo en la zona de elección. Algo similar fue observado para la conducta de acicalamiento.

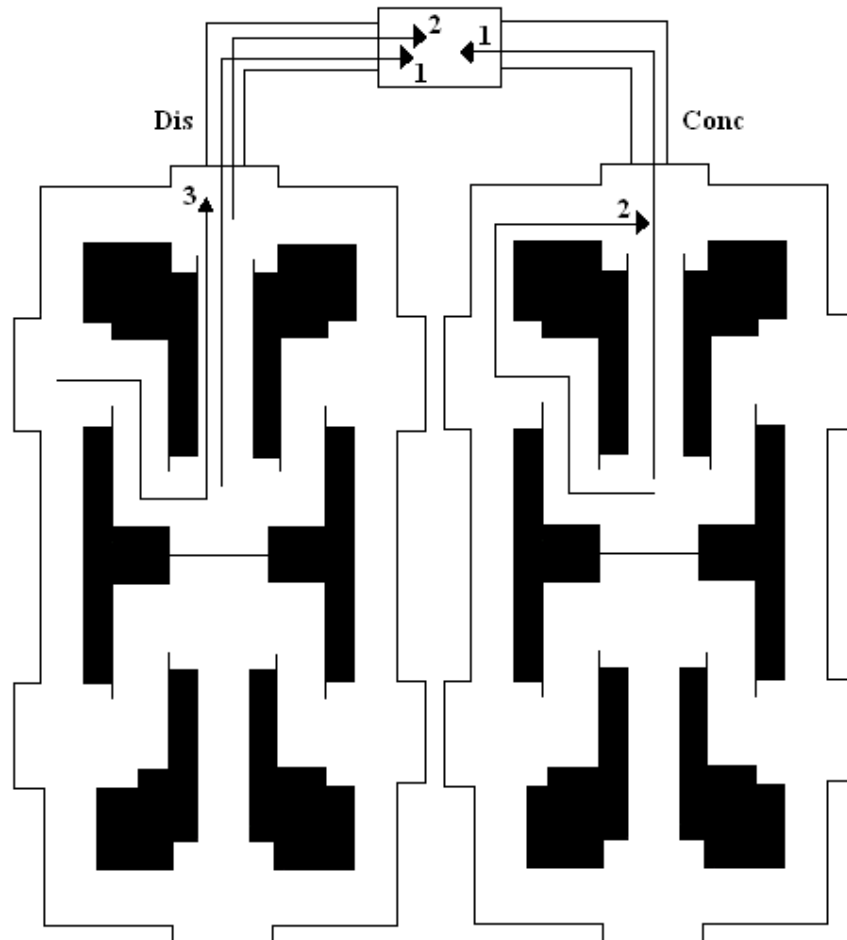


Figura 8. Croquis de la conducta de transporte durante el total de las seis horas del ensayo de prueba.

Discusión

Durante el ensayo de reconocimiento no se observó un sesgo en la exploración de las zonas de elección, la dispersa y la concentrada, a pesar de registrarse un mayor número de visitas a la zona de elección. Este último resultado es explicable debido a que los animales debían pasar necesariamente por la zona de elección para desplazarse entre parches. Por otra parte, los animales hicieron una exploración completa del instrumento, visitando todos los puntos de cada uno de los parches. Teniendo en cuenta lo anterior, resulta plausible considerar que las variaciones en la exploración de cada parche durante el ensayo de prueba se debieron exclusivamente a la dispersión del alimento.

Durante el ensayo de prueba los animales mostraron preferencia por las zonas de elección y por la concentrada, dedicándoles la mayor parte del tiempo total y realizando visitas en promedio más largas. Este resultado puede ser explicado a la luz de diferentes hipótesis.

La hipótesis de la base de exploración plantea que los forrajeadores centrales dedican mayor cantidad de tiempo y realizan una mayor variedad de conductas en una zona elegida por el animal como base para la exploración de su entorno (Avni et al., 2006; Clark et al., 2005; Tchemichovski & Golani, 1995). En dicho lugar los forrajeadores centrales hacen almacenes de comida y reposan o duermen. Además, para explorar los parches a su alrededor, los animales hacen recorridos que inician y finalizan en dichas bases. También se ha demostrado que los animales establecen rápidamente una zona segura al entrar a un ambiente novedoso y que con el paso del tiempo pueden llegar a establecer una segunda zona de seguridad (Tchemichovski & Golani, 1995). A la luz de esta hipótesis, en el presente estudio los animales se comportaron en la zona de elección y en la concentrada como si fueran bases seguras, en la primera debido al agua, al material de nido suministrados y a su topografía, y en la segunda debido a la forma en la que estaba dispuesto el alimento. La consideración de la zona C como base segura se apoya en la utilización de esa zona como depósito de alimento en relación a lo observado en la zona D, de la que los animales extrajeron un mayor porcentaje del alimento (90%) a la zona de elección. Otra observación que podría apoyar esta hipótesis son las diferencias entre los episodios de reposo en cada una de las zonas, aunque estos resultados requerirían un mayor nivel de análisis.

El porcentaje elevado de desplazamiento de las porciones de comida distribuidas en ambos parches a la zona de elección, puede ser explicado considerando el tamaño de las porciones utilizadas en el estudio. Nakatsuyama y Fujita (1995) señalaron que las ratas tienden a transportar piezas de alimento de más de 0.2 gramos y a comer en el lugar de encuentro las de menor peso. Este elemento podría estar interactuando en el estudio realizado con el efecto de la dispersión, por lo que para posteriores experimentos sería importante controlar dicha variable.

Una segunda hipótesis considera que la dispersión de alimento en el instrumento puede afectar la tasa de ganancia y el riesgo predatorio de cada opción, ya que aunque dos parches tengan el mismo número total de presas, una distribución dispersa de éstas aumentaría el intervalo entre capturas y por tanto el

tiempo de búsqueda. Una disposición más dispersa, al requerir mayor cantidad de tiempo y desplazamiento para que el animal tenga acceso a todo el alimento, requiere, en relación con una disposición concentrada, mayor gasto energético en la búsqueda de alimento así como mayor cantidad de tiempo alejado de la base segura y, por tanto, expuesto a posibles predadores (Olsson, Brown, & Helf, 2008). Según esta hipótesis los animales preferirán parches con alimento concentrado, para así disminuir el desplazamiento y el tiempo de exposición a predadores.

Para el caso de este estudio, la tasa de ganancia programada fue mayor en la Zona C que en la Zona D. Como se mencionó, los animales permanecieron más tiempo en la Zona C que en la D, mostrando en este sentido preferencia por la zona concentrada. Al mismo tiempo transportaron a la zona de elección mayor cantidad de alimento procedente de la Zona D que de la Zona C. Este resultado refleja diferencias sustantivas en la exploración de los parches en virtud de la dispersión del alimento. Si bien el animal extrajo más alimento de la Zona D, como se mencionó, en esta zona no se registraron permanencias en la misma, de tal modo que los animales ingresaron al parche, extrajeron el alimento y éste fue inmediatamente desplazado a la zona de elección. En el caso de la Zona C los animales no sólo permanecieron más tiempo, sino que desplazaron en menor medida el alimento a la zona de elección. Estos resultados señalan, en concordancia con la segunda de las hipótesis mencionadas, que el riesgo predatorio es una variable fundamental en la elección de parches con diferente dispersión.

Por último, un tercer factor que podría dar cuenta de los resultados es la frecuencia de encuentro de presas. Como se mencionó anteriormente, Klaassen et al. (2006) plantearon que ante largos periodos de encuentro entre presas, los animales desarrollan patrones extensivos de búsqueda, caracterizados por trayectorias directas rápidas. Esta condición se observa en la zona dispersa, en la que el animal ingresa al parche, lo recorre hasta encontrar comida, transporta el trozo hasta la zona de elección y, de nuevo, regresa al parche, lo que hace que el tiempo que transcurre entre dos encuentros sucesivos de alimento aumente progresivamente. Las visitas de corta duración que realizaron los animales a la Zona D y los patrones ilustrados en la Figura 7 muestran que los animales realizaron visitas rápidas, profundas y directas a los puntos donde estaba dispuesta la comida. Por otro lado, en la Zona C los animales hicieron una de dos cosas: transportar el alimento hacia la zona de elección o no transportarlo. En ambos casos los desplazamientos se originaron cerca del punto donde estaba la comida y por tanto el tiempo entre encuentros fue pequeño o nulo; esta situación fue favorecida no sólo por la concentración del alimento sino también porque el punto de alimentación era muy cercano a la entrada de la zona, lo que sugiere que los resultados podrían variar si el alimento fuera dispuesto en otro punto. La duración larga de las visitas en la Zona C y lo anteriormente expuesto refleja patrones intensivos de exploración en esta zona. Estos resultados son similares a los reportados por Fortin (2002) y por Klaassen et al. (2006).

La larga duración de las visitas en la zona concentrada, el porcentaje de tiempo dedicado a su exploración, así como el predominio de conductas de reposo

y acicalamiento en esta zona, son conductas que los forrajeadores centrales llevan a cabo típicamente en la zona segura de exploración y, dado que los animales pueden establecer más de una zona en un ambiente, es posible afirmar que los sujetos establecieron la zona concentrada como una zona segura de exploración: conservaron el alimento allí, descansaron e hicieron pequeñas excursiones a otras zonas, regresando pronto a ella. Si los animales establecieron el parche concentrado como una zona segura de exploración, también es posible afirmar que el animal percibió más seguridad en la zona concentrada y, quizás menor riesgo predatorio. De esta forma, las tres hipótesis mencionadas resultan a nuestro entender complementarias y contribuyen en diferente medida a dar cuenta de los resultados obtenidos.

Por último, el presente estudio evidencia la necesidad de explorar el efecto de otras variables sobre la obtención de alimento, pero que no repercuten sobre la tasa de energía adquirida a largo plazo. La estrategia utilizada en el presente estudio, que permite la observación por periodos prolongados en un ambiente con cierta complejidad, abre la posibilidad de estudiar dichas variables de manera sistemática hacia el futuro.

Referencias

- Alcock, J. (2001). *Animal behavior. An evolutionary approach* (7ª edición). Massachusetts: Sinauer Associates.
- Arcis, V., & Desor, D. (2003). Influence of environment structure and food availability on the foraging behavior of the laboratory rat. *Behavioral Processes*, 60, 191-198.
- Arditi, R., & Dacorogna, B. (1988). Optimal foraging on arbitrary food distributions and the definition of habitat patches. *The American Naturalist*, 131, 837-846.
- Avni, R., Zadicario, P., & Eilam, D. (2006). Exploration in a dark open field: A shift from directional to positional progression and a proposed model of acquiring spatial information. *Brain Research*, 171, 313-323.
- Bultler, S. J., Whittingham, M. J., Quinn, J. L., & Creesswell, W. (2005). Quantifying the interaction between food density and habitat structure in determining patch selection. *Animal Behavior*, 69, 337-343.
- Charron, I., & Cabanac, M. (2004). Influence of pellet size on rat's hoarding behavior. *Physiology & Behavior*, 82, 447-451.
- Clark, B. J., Hines, D. J., Hamilton, D., & Whishaw, I. (2005). Movements of exploration intact in rats with hippocampal lesions. *Behavioural Brain Research*, 163, 91-99.
- Cuthill, I. C., & Houston, A. I. (1997). Managing time and energy. En J. R. Krebs, & N. B. Davies (Eds.), *Behavioral ecology. An evolutionary approach* (4a edición) (pp. 97-120). Oxford: Blackwell.
- Eilam, D. (2003). Open-field behavior withstands drastic changes in arena size. *Behavioural Brain Research*, 142, 53-62.
- Fortin, D. (2002). Optimal searching behavior: The value of sampling information. *Ecological Modelling*, 153, 279-290.

- Genaro, G., & Robert, W. (2000). Exploratory activity of rats in three different environments. *Ethology*, 106, 849–859.
- Gutiérrez, G. (1998). Estrategias de forrajeo. En R. Ardila, W. López, A. M. Pérez, R. Quiñones, & F. Reyes (Eds.). *Manual de Análisis Experimental del Comportamiento* (pp. 359-381). Madrid: Librería Nueva.
- Haig, K., Rawlins, J., Olton, D., Mead, A., & Taylor, B. (1983). Food searching strategies of rats: Variables affecting the relative strength of stay shift strategies. *Journal of the Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 9, 337-348.
- Klaassen, R., Nolet, B., Van Gils, J., & Bauer, S. (2006). Optimal movement between patches under incomplete information about the spatial distribution of food items. *Theoretical Population Biology*, 70, 452-463.
- Laughlin, K., & Mendl, M. (2000). Pigs shift too: Foraging strategies and spatial memory in the domestic pig. *Animal Behavior*, 60, 403–410.
- Mellgren, R. L. (1982). Foraging in a simulated natural environment: There's a rat loose in the lab. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 38, 93-100.
- Mellgren, R. L., Misasi, L., & Brown, S. (1984). Optimal foraging theory: Prey density and travel requirements in *Rattus norvegicus*. *Journal of Comparative Psychology*, 98, 142-153.
- Nakatsuyama, E., & 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.
- Nemati, F., & Whishaw, I. (2007). The point of entry contributes to the organization of exploratory behavior of rats on an open field: An example of spontaneous episodic memory. *Behavioural Brain Research*, 182, 119-128.
- Olsson, O., Brown, J., & Helf, K. (2008). A guide of central place effects in foraging. *Theoretical Population Biology*, 74, 22-33.
- Papini, M. R. (2009). *Psicología comparada. Evolución y desarrollo del comportamiento*. Bogotá: Manual Moderno.
- Pyke, G. H. (1984). Optimal foraging theory: A critical review. *Annual Review of Ecology*, 15, 523-575.
- Sakamoto, T., & Okaichi, H. (2001). Use of win–stay and win–shift strategies in place and cue tasks by medial caudate putamen (MCPU) lesioned rats. *Neurobiology of Learning and Memory*, 76, 192–208.
- Shettleworth, S. (1998). *Cognition, evolution, and behavior*. Oxford: Oxford University Press.
- Stephens, D. W., & Krebs, J. R. (1986). *Foraging theory*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Tchemichovski, O., & Golani, I. (1995). A phase plane representation of rat exploratory behavior. *Journal of Neuroscience Methods*, 62, 1-27.
- Vander, S. (1990). *Food hoarding in animals*. Chicago: University of Chicago Press.
- Whishaw, I., & Kolb, B. (2005). *The behavior of the laboratory rat: A handbook with tests*. Oxford: Oxford University Press.