

Cantidad, Lugar y Tiempo Determinan Estrategias de Búsqueda de Alimento de Palomas¹

Abel J. Zamora, Martha E. López, Javier Vila & Rosalva Cabrera²
Facultad de Estudios Superiores Iztacala
Universidad Nacional Autónoma de México

Resumen

Este experimento evaluó el patrón de búsqueda de alimento de palomas, variando conjuntamente la cantidad de alimento disponible en una parcela, la ubicación de la misma y el tiempo en que ocurren tanto estas variaciones como una situación de elección entre las dos parcelas. Dos grupos de sujetos (n=4) fueron expuestos a una parcela rica (A) en un primer tiempo y a una parcela pobre (B) en un segundo tiempo, ambas localizadas en sitios diferentes; en una prueba de elección, los sujetos de uno de estos grupos fueron expuestos a ambas parcelas de manera inmediata, mientras que los sujetos del otro grupo fueron expuestos 24 horas después, evaluándose cuál de las dos parcelas fue elegida en mayor proporción. Otros dos grupos fueron expuestos en ambos tiempos a parcelas pobres en sitios distintos; la prueba fue inmediata para los sujetos de un grupo y 24 horas después para los sujetos del otro grupo. Los sujetos del grupo expuesto en el primer tiempo a una parcela rica y evaluado 24 h después mostraron preferencia por esta parcela, mientras que los sujetos de los tres grupos restantes mostraron indiferencia entre ambas parcelas. Estos datos pueden ser explicados por la Regla de Peso Temporal (RPT).

Palabras clave: Búsqueda de Alimento, Palomas, Tiempo, Cantidad de Alimento, Parcela

Amount, Site and Time to Determine Searching Food Strategies in Pigeons

Abstract

This experiment evaluated searching food pattern in pigeons exposed jointly to variation in amount of food by patch, location of patch and time as between these variations as choice between patches. Two groups of subjects (n=4) were exposed to rich patch in a time 1 and a poor patch in time 2, both in different location; in a choice test, the subjects in a group were exposed to both patches immediately that time 2 was concluded, whereas subjects another group were exposed after 24 hours; in this test was evaluated which patch was prefer. Another two groups were exposed in both times to poor patches, each in different location; the test was immediate or subject of a group and after 24 h for subjects of another group. The subjects of the group exposed in first time to a rich patch and evaluated in choice test after 24h showed preference for this patch, whereas the subjects of another groups were indifferent between two patches. This data can be explained for the Temporal Weighting Rule (TWR).

Keywords: Searching Food, Pigeons, Time, Amount of Food, Patch.

Original recibido / Original received: 21/07/2012

Aceptado / Accepted: 24/10/2012

¹ Esta investigación fue financiada por el Programa PAPCA (42, 2010-2011) de la Facultad de Estudios Superiores Iztacala (UNAM), otorgado a Rosalva Cabrera y Javier Vila.

² Correspondencia: Facultad de Estudios Superiores Iztacala-UIICSE, Av. de los Barrios # 1. Los Reyes Iztacala. Tlalnepantla, Estado de México. México C. P. 54090. E-mail: rosalba@unam.mx

Cuando los organismos buscan, seleccionan e ingieren alimento (episodio de foraging) enfrentan diferentes problemas, tales como la posible presencia de predadores, la llegada de competidores, la distribución espacial de recursos en el ambiente, la señalización de recursos, la accesibilidad a los mismos, la cantidad de recursos ofrecidos por el ambiente, la calidad de estos recursos y la periodicidad de su renovación, entre otros. Además, las condiciones ambientales suelen ser variables, lo cual conlleva a que los recursos disponibles en las parcelas (sitios con alimento disponible) puedan ser diferentes entre episodios en cuanto a calidad, cantidad, accesibilidad, etc.; también puede ocurrir que algunas parcelas se agoten por tiempo indefinido, mientras que otras pueden renovarse periódicamente. Esto es, la variabilidad ambiental da lugar a que las parcelas no mantengan las mismas condiciones durante períodos prolongados.

Bajo estas condiciones, los organismos deben encontrar soluciones que les permitan obtener el máximo de recursos en corto tiempo, con el menor costo y con el mínimo de riesgos, por lo cual su comportamiento no puede ser azaroso y tienen que desarrollar diferentes estrategias, las cuales son función de la experiencia adquirida en episodios previos de foraging (Stephens & Krebs, 1986). Así, en un episodio de búsqueda, los organismos pueden seguir una estrategia consistente en regresar a la última parcela en la que han obtenido recursos, efecto reportado en ardillas por Devenport, Humphries y Devenport (1998). Otra estrategia consiste en elegir parcela en función de los recursos que ha ofrecido previamente y de lo obtenido en otras parcelas.

Al respecto, se propone que los organismos realizan evaluaciones periódicas sobre cuál de las parcelas visitadas ha ofrecido más recursos en un lapso temporal (regla de valor promedio en el tiempo). De acuerdo a esta regla, los organismos elegirán la última parcela en la que encontraron recursos cuando vuelven a buscar alimento después de un período corto, pero elegirán la parcela que en promedio haya proporcionado más recursos cuando el tiempo entre búsquedas sea más largo (Devenport & Devenport, 1993; Devenport, Hill, Wilson & Ogden, 1997).

Devenport y Devenport (1993) realizaron un experimento con el objetivo de identificar las reglas que siguen animales carnívoros como los perros en episodios de foraging con ambientes variables, examinando los efectos de diferentes demoras entre episodios de alimentación y pruebas de elección sobre la preferencia por recipientes que previamente han contenido o no alimento. En el estadio A, los perros fueron expuestos a ocho ensayos; al inicio de cada uno, el experimentador vocalizó "OK" y el perro, atado a una cadena y seguido por el experimentador, tuvo que muestrear cada uno de tres recipientes ubicados en hilera a 1.5 m al frente del punto de salida del sujeto, de los cuales sólo uno contenía 8 g de salchicha Viena, los cuales podían ser consumidos por el sujeto una vez que éste tocara el recipiente con la nariz y el experimentador lo abriera. En el estadio B, el recipiente que contuvo alimento en A estuvo vacío y el alimento fue colocado en uno de los dos recipientes restantes; para un grupo de sujetos AB-T (n=8) el estadio B inició inmediatamente después de concluido A, mientras que para el otro grupo A-BT (n=8) inició 23.5 horas después. La prueba constó de un ensayo, en el cual los sujetos tuvieron que elegir uno de los tres recipientes, los

cuales estuvieron vacíos; los sujetos del grupo AB-T fueron expuestos a la prueba 23.5 h después de finalizado el estadio B; los sujetos del grupo A-BT fueron expuestos a la prueba 3 minutos después de finalizado B.

En ambos grupos, durante el estadio A los sujetos eligieron en primer término el recipiente con alimento después del ensayo 7. En el estadio B, los sujetos rápidamente cambiaron su elección al nuevo recipiente con alimento, teniendo mejor ejecución los sujetos A-BT quienes fueron expuestos al estadio B después de una demora larga. En la prueba, los sujetos de ambos grupos no eligieron el recipiente que se mantuvo vacío tanto en A como en B; en el grupo A-BT los sujetos eligieron preferentemente el recipiente que tuvo alimento en el estadio B (recencia); los sujetos del grupo AB-T eligieron tanto el recipiente con alimento en A como el recipiente con alimento en B (cambio de recencia a primacia). Los autores argumentan que la elección de los sujetos en la prueba no fue azarosa y que pudo estar regulada por el valor que los recipientes tuvieron a lo largo de los estadios en función de la presencia del alimento.

Así, los sujetos cuyos estadios fueron contiguos en tiempo dieron más valor al último recipiente en el cual obtuvieron alimento, ocurriendo lo mismo cuando la longitud temporal entre el último estadio con alimento y la prueba es corta. Por su parte, los sujetos con episodios de alimentación separados en tiempo rápidamente cambiaron el valor asignado a los recipientes, eligiendo en mayor proporción el nuevo recipiente con alimento. Sujetos expuestos a demoras prolongadas entre el último episodio de alimentación y la prueba asignaron igual peso a los recipientes que contuvieron alimento en los estadios y por ello elegían uno u otro en la prueba. Los cambios en la preferencia de los sujetos por los recipientes hacen más probable la obtención de la mayor parte de los recursos disponibles (McNamara & Houston, 1987).

En el Experimento 1 de otro estudio los sujetos experimentales fueron caballos, los cuales fueron expuestos a manipulaciones similares a las previamente descritas; la elección de los caballos en la prueba también fue función del tiempo transcurrido desde su exposición a los depósitos de alimento (Devenport, Patterson & Devenport, 2005).

En otro estudio, en el que los sujetos fueron expuestos a elecciones forzadas, Devenport et al. (1997) en su Experimento 1 expusieron a ratas a uno de dos recipientes, los cuales se ubicaron en esquinas opuestas de una plataforma en forma de X, una pared de acrílico permitía el acceso al recipiente de interés en cada ensayo. El grupo A=B en el estadio A fue expuesto en ocho ensayos a un recipiente que contenía 3 pellets y en otros ocho ensayos a un recipiente alterno que estuvo vacío; en el estadio B el recipiente que tuvo alimento en A estuvo vacío y el recipiente alterno contuvo 3 pellets en cada uno de 8 ensayos. El grupo A>B en el estadio A fue expuesto en 8 ensayos a un recipiente que contenía 5 pellets y en otros ocho ensayos a un recipiente vacío; en el estadio B, el recipiente que contuvo alimento en A estuvo vacío y el otro recipiente contuvo 1 pellet en cada uno de ocho ensayos. En la prueba, la pared de acrílico fue retirada y los sujetos tuvieron que elegir entre los dos recipientes, los cuales no contuvieron alimento; cada grupo fue subdividido en cuatro, de tal manera que un subgrupo fue expuesto a la prueba 1 minuto después de concluido el estadio B, otro subgrupo

240 min después, un tercer subgrupo 360 min después y el último subgrupo 1440 min.

Los resultados muestran que los subgrupos expuestos de manera casi inmediata a la prueba eligieron en mayor proporción el recipiente que contuvo alimento en B; mientras que los subgrupos expuestos a la prueba con demora eligieron en función de la cantidad de alimento a que fueron expuestos en cada uno de los estadios, de tal manera que los subgrupos A=B no mostraron preferencia por alguno de los recipientes, mientras que los subgrupos A>B eligieron preferentemente el recipiente que en el estadio A contuvo alimento.

El efecto previamente descrito es interesante por varias razones: primera, es consistente en organismos de diferentes especies; segunda, permite identificar que el patrón de búsqueda de alimento de estos organismos es función de diferentes variables y finalmente, muestra que la conjugación de diferentes valores de cada una de las variables involucradas determinan la configuración de tal patrón.

El presente trabajo fue realizado para tratar de observar el mencionado efecto en aves, diseñando un experimento que simula una situación de búsqueda de alimento más natural, pues las aves pudieron desplazarse libremente en el espacio experimental, con la posibilidad de tener un encuentro en cualquier momento con una presa; adicionalmente, se requirió de la realización de una tarea instrumental para que las aves pudieran descubrir un depósito, el cual podía o no contener alimento.

Así, el objetivo de este experimento fue evaluar si variaciones en la cantidad de alimento encontrada en diferentes lugares del espacio de alimentación en conjunto con cambios en el momento de elegir entre dos sitios que previamente han provisto de recursos al sujeto producen estrategias de búsqueda diferentes en palomas.

Método

Sujetos

Los sujetos fueron 16 palomas Columba, adultas, ingenuas adquiridas en una tienda veterinaria. Los sujetos fueron alojados en jaulas estándar individuales. Todos los sujetos fueron mantenidos al 80% de su peso en libre alimentación.

Aparatos. La Figura 1 presenta esquemas del aparato utilizado, fue una tarima de madera cuyas medidas fueron 55 cm de ancho por 100 cm de largo y 10 cm de altura, la cual tuvo 2 perforaciones circulares con un diámetro de 4 cm, arregladas en una hilera, separadas entre sí por 50 cm (Figura 1 a); bajo cada perforación estaba pegado un depósito de plástico de 4.5 cm de profundidad, el cual podía contener diferentes cantidades de alimento o estar vacío. Las aberturas de las perforaciones podían sellarse con dos capas de papel de china blanco (Figura 1 b). La tarima estuvo cubierta por papel auto-adherible de color madera; incluso en algunos casos, uno de los depósitos podía ser cubierto con el papel auto-adherible, quedando inhabilitado para ser perforado (Figura 1 b).

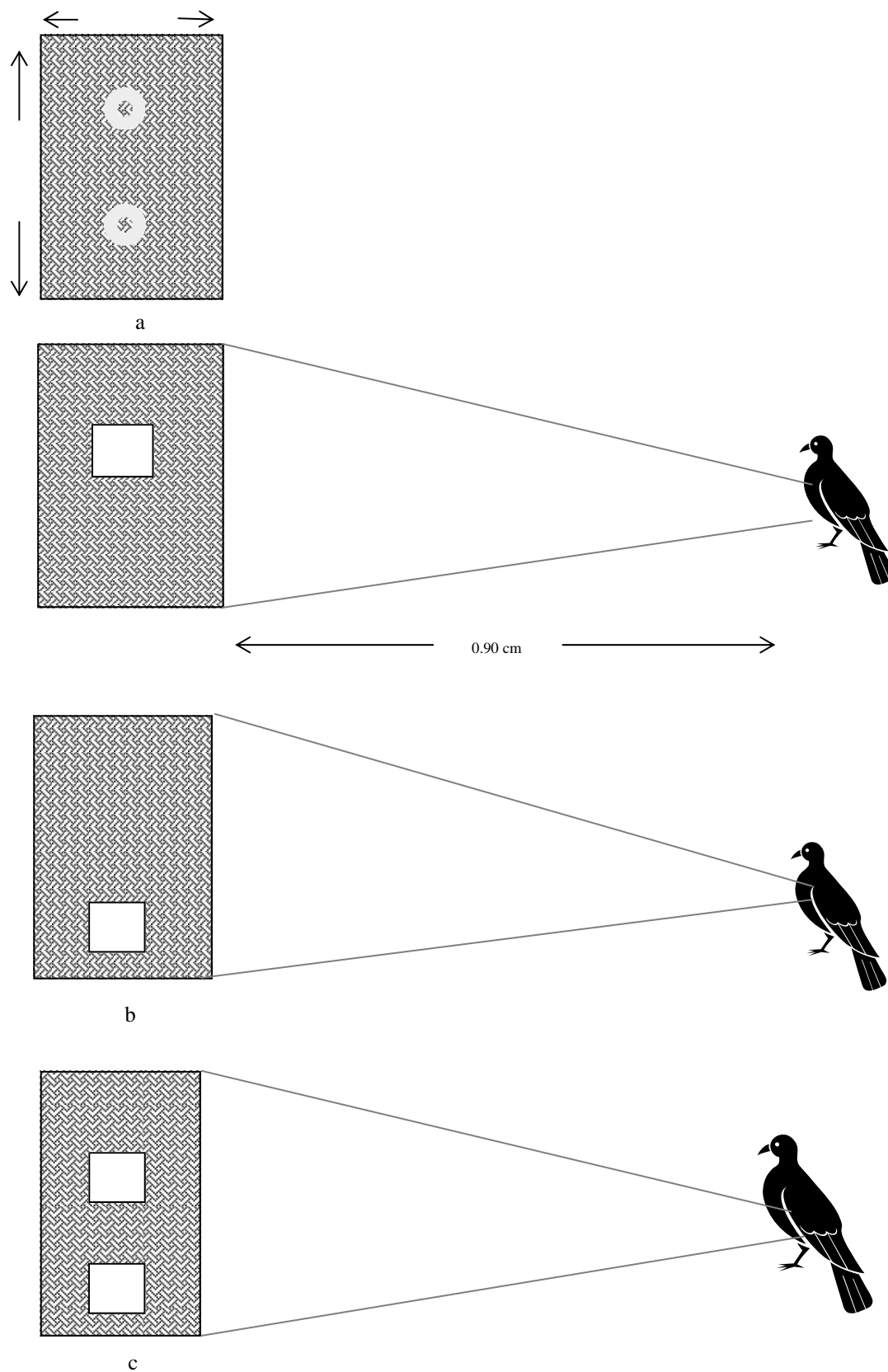


Figura 1. Muestra diagramas del aparato empleado en este experimento y la posición inicial del sujeto respecto del mismo.

Situación Experimental

El experimento se realizó en un aviario de 2 m de ancho por 2 m de largo y 2.5 m de altura, el cual tiene una pared trasera de concreto y tres paredes de malla de acero, en la pared frontal de acero está ubicada la puerta de acceso al aviario; en el techo hubo una lámpara de neón blanca que proporcionó la iluminación general. El aparato fue colocado en el suelo, quedando centrado junto a la pared trasera. Al inicio de cada ensayo, el sujeto fue liberado en el piso del aviario pudiendo desplazarse en el mismo; fue liberado en un perímetro de 50 cm² entre las paredes frontal y laterales, de tal manera que él tenía que recorrer una distancia mínima de 0.90 m para llegar al aparato. Una vez concluido el ensayo fue retirado durante el intervalo entre ensayos y vuelto a introducir, de acuerdo al procedimiento.

Procedimiento

El procedimiento constó de tres fases:

Fase de Pre-entrenamiento. Todos los sujetos fueron individualmente entrenados, por aproximaciones sucesivas, a perforar los sellos de los dos depósitos, una vez abierto el sello, les fue permitido consumir el alimento contenido en los depósitos. Las sesiones de pre-entrenamiento estuvieron conformadas por dos ensayos; en el primer ensayo, uno de los depósitos estuvo sellado (p.e. el depósito izquierdo) y una vez abierto el sujeto pudo consumir los 2.5 g de semillas de mijo que contenía, el otro depósito no estuvo disponible, pues estuvo cubierto con papel auto-adherible (Figura 1 b); en el segundo ensayo, el depósito alternativo fue el disponible, sellado y con los 2.5 g de semillas de mijo. El intervalo entre ensayos tuvo una duración promedio de 5 min con un rango entre 4 y 6 min. El orden en el que estuvieron disponibles los depósitos se alternó aleatoriamente entre sesiones. Esta fase estuvo vigente hasta que los sujetos abrieron cada depósito con una latencia máxima de 5 segundos durante tres sesiones consecutivas.

Fase Experimental. Los sujetos fueron aleatoriamente asignados a uno de cuatro grupos ($n=4$); los sujetos de cada grupo fueron expuestos a dos sesiones de seis ensayos cada uno, en cada ensayo uno de los depósitos estuvo disponible y podía ser abierto por el sujeto, mientras que el otro permanecía oculto por el papel auto-adherible; el orden de presentación de los depósitos disponibles se determinó aleatoriamente en las dos sesiones. El intervalo entre ensayos tuvo la misma duración que en el pre-entrenamiento.

En la Sesión 1, para dos sujetos del Grupo A>B 24h el depósito del lado izquierdo (A) contuvo 10 g de semillas, mientras que el depósito derecho (B) estuvo vacío; para los dos sujetos restantes, la relación depósito-alimento fue inversa, es decir, el depósito derecho (A) contuvo 10 g y el izquierdo (B) estuvo vacío; los sujetos del Grupo A>B 0h fueron expuestos a las mismas condiciones que el grupo anterior. Para dos sujetos del Grupo A=B 24 h en la primera sesión el depósito izquierdo (A) contuvo 3 g de semillas y el depósito derecho (B) no contuvo alimento; para los otros sujetos, el depósito derecho (A) contuvo 3 g y el izquierdo (B) estuvo vacío; los sujetos del Grupo A=B 0h fueron expuestos a la condición descrita en el grupo anterior (ver Tabla 1).

Tabla 1

Muestra las condiciones experimentales a que fueron expuestos los diferentes grupos, tanto en la fase experimental como en la de prueba.

GRUPO	FASE EXPERIMENTAL		PRUEBA	
	(2 sesiones de 6 ensayos)		(1 sesión de 6 ensayos)	
A>B 24h	Sesiones 1	A=10g	B=0g	Elección A vs B 24h
A>B 0h	Sesiones 2	A=0g	B=3g	Elección A vs B 0h
A=B 24h	Sesiones 1	A=3g	B=0g	Elección A vs B 24h
A=B 0h	Sesiones 2	A=0g	B=3g	Elección A vs B 0h

En la Sesión 2, para los sujetos de los Grupos A>B 24h y 0h los depósitos A estuvieron vacíos y los depósitos B contuvieron 3 g de semillas; para los sujetos de los Grupos A=B 24h y 0h los depósitos A estuvieron vacíos y los depósitos B contuvieron 3 g de alimento (ver Tabla 1).

Fase de Prueba. En la prueba, cada sujeto fue expuesto a una sesión de seis ensayos, en cada ensayo estuvieron disponibles y sellados los dos depósitos (Figura 1 c), éstos no contuvieron alimento. Para los sujetos de los Grupos A>B 0h y A=B 0h la sesión de prueba inició 15 min después de concluida la segunda sesión de entrenamiento. Para los sujetos de los grupos A>B 24h y A=B 24h la sesión de prueba tuvo lugar 24 horas después de concluida la segunda sesión de entrenamiento (ver Tabla 1).

Registro y Análisis de Datos. Todas las sesiones fueron video-grabadas y a posteriori dos observadores independientes registraron los siguientes datos: 1) en el entrenamiento, respuesta de apertura por el sujeto y la latencia para la apertura; 2) en la prueba, depósito abierto en cada ensayo. Los datos fueron considerados para su análisis cuando el índice de concordancia entre observadores fue superior a 80%.

Cuando los sujetos en la prueba abrieron el depósito que en la sesión 1 contuvo alimento, se contabilizó como una respuesta en A, mientras que las aperturas al depósito contrario se contabilizaron como respuestas en B. Con estos datos se calculó el índice de preferencia por A:

$$\frac{\text{Respuestas en A}}{\text{Respuestas en A} + \text{Respuestas en B}} \times 100$$

Los datos fueron analizados con Chi Cuadrada.

Resultados

En ambas sesiones de la fase de entrenamiento, todos los sujetos perforaron el depósito a que fueron expuestos en el 100% de los ensayos y lo hicieron con una latencia promedio de 3.5 segundos.

En la fase de prueba, los sujetos del grupo demorado que fue expuesto a una devaluación de la presa en la segunda sesión (A>B 24h) mostraron una

preferencia por responder a la parcela A, la cual en la primera sesión de la fase experimental tuvo una presa de mayor valor.

La Figura 2 muestra el índice de preferencia promedio para cada uno de los cuatro grupos evaluados. Puede observarse que en el grupo cuya cantidad de alimento fue igual en ambas sesiones de la fase de entrenamiento y que fue evaluado inmediatamente después de la sesión 2 (A=B 0h) mostró un índice de preferencia promedio de 22%. El grupo A=B cuya prueba fue Demorada (A=B 24h) tuvo un índice bastante similar, cercano a 20%. Por su parte, el grupo cuya cantidad de alimento en la sesión 1 fue superior a la encontrada en la sesión 2, y que fue expuesto a la prueba de manera inmediata (A>B 0h), tuvo un índice de preferencia promedio por la parcela A de 41%. Finalmente, el grupo expuesto a las mismas condiciones que el grupo anterior, pero cuya prueba se realizó 24 con demora (A>B 24h) promedió una preferencia por A cercana a 80%. Una prueba Chi Cuadrada muestra que las diferencias entre grupos son significativas, Pearson = 40.000a gl 21 $p < 0.003$, siendo el grupo A>B quien registró frecuencias más altas de preferencia por A.

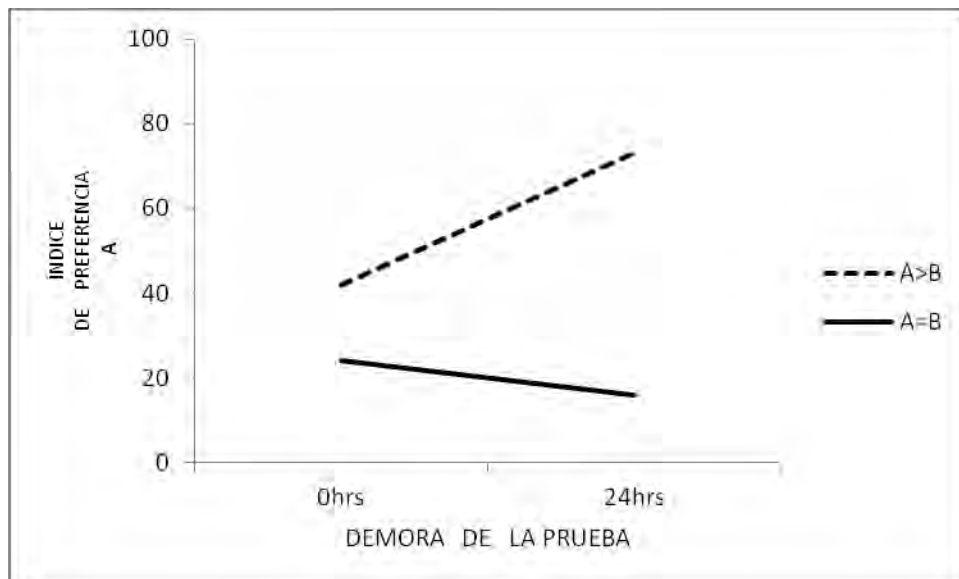


Figura 2. Muestra el índice de preferencia promedio de cada uno de los grupos evaluados en función del tiempo transcurrido entre el entrenamiento y la prueba.

Discusión

Los datos de este experimento replican, en palomas, un efecto previamente reportado en otras especies. Este efecto consiste en que los organismos que en un tiempo 1 descubren una presa en un sitio A y que en un tiempo 2 encuentran una presa en un sitio B, tenderán a regresar al sitio en el que encontraron la presa por última vez (B) cuando el nuevo episodio de búsqueda de alimento tiene lugar poco tiempo después del último encuentro; sin embargo, cuando transcurre un tiempo largo entre el último encuentro y una nueva búsqueda, los organismos buscarán en ambos sitios (Devenport et al., 1998); en el caso de que A haya

tenido una presa de mayor valor y B una de menor valor, los sujetos cuyo nuevo episodio de búsqueda es demorado buscaran preferentemente en el sitio en el que han encontrado presas de mayor valor (Devenport & Devenport, 1993; Devenport et al., 1997; Devenport et al., 2005).

Este efecto ha resultado interesante porque muestra cómo el intervalo temporal entre diferentes experiencias de aprendizaje configura el patrón de búsqueda de alimento de los organismos. Devenport y sus colaboradores (Devenport, 1998; Devenport & Devenport, 1993; Devenport et al., 1997; Devenport et al., 2005) proponen la Regla de Peso Temporal para explicar que cuando los sujetos tienen que elegir entre opciones (lugares) que ofrecen recursos de diferente valor (cantidad de alimento) después de transcurrido un tiempo largo integran lo aprendido en diferentes momentos promediando el valor que las diferentes opciones han tenido a lo largo del tiempo (A+++ versus B+) y eligen preferentemente la opción en la que han descubierto mejores recursos (A); mientras que en tiempos cortos, predomina la elección por la última opción en que han encontrado el recurso (B).

La relevancia del intervalo temporal sobre diferentes indicadores del proceso de aprendizaje ha sido observada en diversas preparaciones experimentales y en distintos organismos, siendo particularmente interesante el efecto de recuperación espontánea, en el cual se tiene que una respuesta que en un tiempo 1 ha sido reforzada y en un tiempo 2 ha sido extinguida vuelve a ocurrir después de un período prolongado (intervalo de retención) y que su fortaleza es mayor si este intervalo es de larga duración.

Una interpretación de la recuperación espontánea de respuestas propone que en el tiempo 1 se forma una asociación entre el estímulo condicionado y el estímulo incondicionado, o bien, entre una respuesta y el reforzador; que en el tiempo 2 se forma una nueva asociación entre el estímulo condicionado o entre la respuesta y la ausencia de reforzador dando lugar a una disminución sustancial de la respuesta. La última asociación predomina en un tiempo contiguo y por tanto la fortaleza de la respuesta es mínima, pero cuando ha transcurrido un lapso temporal largo la primera asociación interfiere con la segunda y la fortaleza de la respuesta incrementa, de tal manera que se propone que el intervalo de retención implica un cambio de contexto que favorece la prevalencia de la primera asociación (Bouton, 1993).

De acuerdo a esta interpretación, en el caso de los datos de los grupo A>B del presente experimento, se tiene que en el tiempo 1 el sitio A contuvo un reforzador de alto valor, con lo cual pudo tener lugar una asociación A-reforzador+++; en el tiempo 2 el sitio B también tuvo un reforzador, aunque éste fue de menor valor, pudiendo establecerse la asociación B-reforzador+. Ahora bien, cuando los sujetos del grupo A>B 0h tienen la oportunidad de elegir entre A y B eligen en mayor proporción el sitio B, aunque sea el de menor valencia, porque forma parte de la asociación más reciente. Por su parte, los sujetos del grupo A>B 24h recuperan la primera asociación debido al cambio en el contexto temporal y eligen en mayor proporción el sitio A.

Adicional a lo comentado hasta ahora, merece la pena resaltar que los datos reportados en el presente experimento demuestran la generalidad entre

especies diferentes de un efecto y más interesante aún, estos datos fueron recogidos en una situación que simula una situación de búsqueda de alimento con los organismos en posibilidad de desplazarse por un espacio que va más allá del dispositivo experimental y que requirió la ejecución de una respuesta instrumental para descubrir si un lugar tenía o no alimento.

La evaluación de respuestas instrumentales en tareas cuya información de la relación entre estímulos o entre estímulos y respuestas es contradictoria a lo largo del tiempo ha sido llevada a cabo con participantes humanos por López-Romero, García-Barraza y Vila (2010) y por Vila, López-Romero y Alvarado (2010), quienes observaron el cambio recencia-primacia cuando los participantes son evaluados después de un intervalo de retención largo.

Referencias

- Bouton, M. E. (1993). Context, time and memory retrieval in the interference paradigms of Pavlovian learning. *Psychological Bulletin*, 114, 80-99.
- Devenport, L. D. (1998). Spontaneous recovery without interference: Why remembering is adaptive. *Animal Learning & Behavior*, 26, 172-181.
- Devenport, J., & Devenport, L. D. (1993). Time-dependent decisions in dogs (*Canis major*). *Journal of Comparative Psychology*, 107, 169-173.
- Devenport, L. D., Hill, T., Wilson, M., & Ogden, E. (1997). Tracking and averaging in variable environments: A transitional rule. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 23, 450-460.
- Devenport, L. D., Humphries, T. W., & Devenport, J. A. (1998). Future value and patch choice in least chipmunks. *Animal Behavior*, 55, 1571-1581.
- Devenport, L. D., Patterson M. R. & Devenport, J. A. (2005). Dynamic Averaging and Foraging Decisions in Horses (*Equus caballus*). *Journal of Comparative Psychology* 119 (3), 352-358.
- López-Romero, L.J., García-Barraza, R. & Vila, J. (2010). Spontaneous recovery in human instrumental learning. Integration of information and recency to primacy shift. *Behavioural Processes*, 84, 617-621.
- McNamara, J. M., & Houston, A. I. (1987). Memory and the efficient use of information. *Journal of Theoretical Biology*, 125, 385-395.
- Stephens, D. W., & Krebs, J. R. (1986). *Foraging theory*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Vila, J., López-Romero, L. J. y Alvarado, A. (2010). La recuperación espontánea como un promedio dinámico de las experiencias anteriores en el condicionamiento instrumental humano. *International Journal of Psychology and Psychological Therapy*, 10, 403-413.