

01985

4



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE PSICOLOGÍA.

**APRENDIZAJE SOCIAL EN GRUPOS ANIMALES:
LA DIFUSIÓN DE RESPUESTAS NOVEDOSAS EN PALOMAS.**

TESIS

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE DOCTOR EN PSICOLOGÍA
PRESENTA:**

MTRA. ROSALVA CABRERA CASTAÑÓN

294631

ASESOR: DR. JAVIER NIETO

COMITÉ DOCTORAL:

DR. ARTURO BOUZAS.

DR. ROLANDO DÍAZ-LOVING.

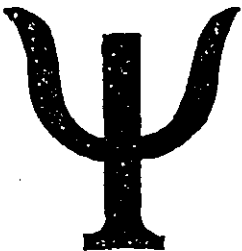
DRA. GUADALUPE ORTEGA.

DR. CARLOS SANTOYO.

SUPLENTE:

DR. FLORENTE LÓPEZ.

DR. GERMÁN PALAFOX.



JULIO 2001.



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Si supieras lo que significan los pájaros para Dios
sabrías lo que significas tú en mi vida
Ellos son los seres que le cantan a su invención
y que revolotean por su creación infinita.

Si supieras lo que significan las flores para Dios
sabrías lo que significas tú en mi vida
Son la decoración más perfecta
que limpia el aire, alegra y motiva.

Si supieras lo que significan las estrellas para Dios
sabrías lo que significas en mi vida
Son la huella, el camino trazado
la superación, el sendero que a seguir te inclinas.

Si supieras lo que significan los seres humanos para Dios
sabrías lo que significas en mi vida, hija.
Son su creación más perfecta, su voluntad y deseo
son su más alto anhelo, su esperanza, el por qué de la
vida misma.

(Isabel R. Irizarry Paoli, 1993)

A ELSI
Gracias, hija.

**A MIS PADRES,
HERMANOS Y
HERMANAS.**

A mi director de Tesis
DR. JAVIER NIETO,
agradeciéndole su asesoría
no sólo en este trabajo,
sino también en gran parte
de mi camino académico.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a los Tutores del Doctorado en Psicología que aceptaron formar parte del Comité Tutorial de este trabajo su valiosa asesoría.

**DR. ARTURO BOUZAS
DR. ROLANDO DÍAZ-LOVING
DRA. GUADALUPE ORTEGA
DR. CARLOS SANTOYO**

En especial, al Dr. Santoyo le agradezco su ayuda para que el análisis de datos fuera lo más completo posible. Gracias.

A los Tutores del Doctorado en Psicología que aceptaron realizar la revisión de esta tesis:

**DR. FLORENTE LÓPEZ
DR. GERMÁN PALAFOX**

Al M. en C. Angel Durán le manifiesto mi más sincero agradecimiento por su colaboración en el análisis estadístico.

A mis estudiantes: Abel Zamora, Elizabeth Vázquez, Martha E. López, Rosa Paredes e Ivonne Olivos por compartir la tediosa revisión de videgrabaciones.

Al Dr. Javier Vila le agradezco su buena disposición a comentar cuestiones relacionadas con este trabajo.

A Livia Sánchez por compartir sus espacios, por su disposición y solidaridad.

A la Universidad Nacional Autónoma de México, mi casa de estudios.

ÍNDICE

RESUMEN	1
INTRODUCCIÓN	3
LA TEORÍA DE LA EVOLUCIÓN Y EL APRENDIZAJE SOCIAL	5
La evolución genética	5
Estrategias evolutivamente estables	8
Teoría de juegos	9
Teoría de forrajeo	11
La evolución cultural	16
Modelos ecológicos de aprendizaje social	20
LA PSICOLOGIA Y EL ESTUDIO DEL APRENDIZAJE SOCIAL	26
La aproximación de la Psicología del Aprendizaje Social	26
El estudio del aprendizaje social en la psicología experimental	29
Delimitación de los procesos de aprendizaje social	35
ESTUDIOS EXPERIMENTALES DE APRENDIZAJE POR OBSERVACIÓN	42
Aprendizaje por observación en situaciones apetitivas	43
Los efectos de la correlación entre la respuesta del modelo y sus consecuencias	43
Evaluación explícita de la relación respuesta-reforzador vía procedimientos de dos respuestas	46
Evaluación de la relación respuesta-reforzador en grupos de observadores	50
Los efectos de la relación respuesta-no reforzador	51
Aprendizaje por observación en situaciones aversivas	53
Los efectos de la correlación estímulo aversivo-respuesta	53
Los efectos de la correlación estímulo-respuesta-estímulo aversivo	56
Conclusión	62
DELIMITACIÓN DEL PROBLEMA DE ESTUDIO	63
EXPERIMENTO I	67
Introducción	67
Método	82
Resultados	86
Discusión	99

EXPERIMENTO II	108
Introducción	108
Método	112
Resultados	116
Discusión	136
EXPERIMENTO III	144
Introducción	144
Método	148
Resultados	150
Discusión	159
DISCUSIÓN GENERAL	165
Aprendizaje social y difusión de respuestas novedosas	165
Conducta de forrajeo en grupos animales	173
Aprendizaje social y conducta de forrajeo	177
Conclusión	180
BIBLIOGRAFÍA	181

RESUMEN

En la presente tesis doctoral se evalúa un proceso de aprendizaje social, el aprendizaje por observación, en una situación de laboratorio en la cual grupos de palomas ingenuas fueron expuestas a un demostrador entrenado en una respuesta para la obtención de alimento

Se realizaron tres experimentos que evaluaron sistemáticamente el efecto de variables relacionadas a la distribución y calidad del sitio de alimentación sobre la adquisición de la respuesta de abrir depósitos de alimento.

En el experimento I se varió la distribución espacial de los depósitos de alimento, para lo cual fueron utilizados tres dispositivos experimentales de diferente tamaño, con ello se manipuló la distancia existente entre los depósitos de alimento. Los datos obtenidos muestran que los observadores adquirieron la respuesta de abrir los depósitos de alimento en los tres dispositivos experimentales, pero la velocidad en la adquisición fue mayor y la ejecución fue más alta cuando los depósitos estuvieron más alejados. Adicionalmente, se encontró que otras respuestas covarían con la de abrir los recipientes, tal es el caso de la respuesta de parasitar depósitos de alimento ya abiertos se presentó en una proporción bastante alta. Por su parte, grupos control que no tuvieron la oportunidad de ver a un demostrador entrenado no adquirieron la respuesta.

En el experimento II se señalaron diferencialmente los recipientes de alimento con colores distintivos y se evaluó si los observadores aprendían a elegir los depósitos más ricos. Los observadores de este experimento adquirieron la respuesta modelada y aquellos grupos que vieron una ejecución discriminada de su modelo ejecutaron discriminadamente, mientras que en el grupo no discriminado, cuyo modelo fue expuesto a cantidades de alimento idénticas en los dos estímulos, no mostraron una ejecución discriminada.

En el experimento III fue variado el costo de la respuesta de abrir sellando los depósitos de alimento con mayor cantidad de hojas de papel, también el número de hojas fue correlacionado a diferentes estímulos. Los observadores adquirieron la respuesta y ejecutaron de manera discriminada cuando fueron expuestos a un modelo que respondió diferencialmente ante los estímulos, en tanto que los observadores del grupo no discriminado emitieron la respuesta, pero no discriminaron.

Los datos obtenidos en los tres experimentos demostraron que grupos de observadores ingenuos aprendieron por observación a emitir una respuesta novedosa que permitía el acceso a alimento y que este aprendizaje fue sensible a variaciones en la relación entre estímulos antecedentes, respuestas y reforzadores, lo cual es congruente con las propuestas teóricas actuales en el área de aprendizaje social en animales, las cuales sostienen que el aprendizaje por observación puede ser considerado como una clase de aprendizaje instrumental (Nieto y Cabrera, 1993, 1994; Galef, 1995; Laland, 1996; Heyes, 1996 b; Zentall, 1996).

Asimismo, los datos son congruentes con la teorías de forrajeo en varios aspectos: 1) los sujetos que buscan alimento en grupo utilizan la información proporcionada por sus coespecíficos (información pública); 2) al forrajear en grupo, los integrantes del mismo desarrollan diferentes estrategias para acceder al alimento (productor/parásito) y 3) la distribución y calidad de los recursos determinan la distribución de los sujetos en las parcelas (Krebs y Davies, 1984; Shettleworth, 1998).

Se evaluó un proceso de aprendizaje social en el laboratorio, exponiendo grupos de palomas ingenuas a un demostrador entrenado en una respuesta para obtener alimento.

El experimento I varió la distribución espacial de depósitos de alimento. Los datos muestran que los observadores adquirieron la respuesta, pero la velocidad en la adquisición fue mayor y la ejecución fue superior cuando los depósitos estuvieron más alejados. Adicionalmente, se encontró que la respuesta de parasitar depósitos de alimento se presentó en proporciones altas. Grupos control que no fueron expuestos al demostrador no respondieron.

El experimento II señaló diferencialmente los recipientes de alimento y se evaluó si los observadores aprendían a elegir los depósitos más ricos. Los observadores adquirieron la respuesta y su ejecución fue discriminada.

En el experimento III fue variado el costo de la respuesta de abrir sellando los depósitos de alimento con mayor cantidad de hojas de papel y señalando diferencialmente los costos. Los observadores adquirieron la respuesta y ejecutaron de manera discriminada.

Los datos demostraron que grupos de observadores ingenuos aprendieron por observación a emitir la respuesta novedosa y que este aprendizaje fue sensible a la relación entre estímulos antecedentes, respuestas y reforzadores, demostrando que el aprendizaje por observación es una clase de aprendizaje instrumental.

Asimismo, los datos son congruentes con la teoría de forrajeo en varios aspectos:

1) los sujetos que buscan alimento en grupo utilizan la información pública proporcionada por sus coespecíficos; 2) los integrantes del grupo desarrollan diferentes estrategias para acceder al alimento (productor/parásito) y 3) la distribución y calidad de los recursos determinan la distribución de los sujetos en las parcelas.

This dissertation assessed a social learning processes in laboratory setting.

Three experiments were conducted to assess the contribution of variables related to the quality of food patches on the acquisition of novel response by observation. Groups of observers pigeons were exposed to a trained model performed the target response.

The effects of food distribution on learning by observation and the dynamics of response patterns were assessed in experiment I. The data showed that observers acquired the novel response with three food dispersion values, but the acquisition was faster and the performance was stronger when the reservoirs were more dispersed. Additionally, scrounging by observers was observed.

In experiment II different magnitudes of food in the reservoirs were signaled by different stimuli. The observers acquired the modelled response and their performance was discriminated.

In experiment III, the cost of responding was manipulated; the different costs were signaled. The observers acquired the novel response and their performance was discriminated.

Data in three experiments showed that groups of naive observers learn by observation a novel response to obtain food and this learning was sensitive to relation between discriminative stimuli, responses and reinforcers, so learning by observation is a type of instrumental learning.

Additionally, the data are in agreement with the foraging theory in the following aspects: 1) the organisms that forage in group use the public information provided by coespecifics; 2) the members of groups develop different strategies to obtain food (producer/scrounger); 3) the distribution and quality of resources determine the distribution of subjects in the patches.

ABSTRACT

This dissertation reports the results of experiments that assessed a social learning processes, that is observational learning in laboratory setting.

Three experiments were conducted to assess the contribution of variables related to the quality of food patches on the acquisition of novel response by observation. Groups of observers pigeons were exposed to modeling phase in which a trained model performed the target response, piercing paper seals covering food reservoirs. The testing phase consisted of removing the model from the group of observers.

The effects of food distribution on learning by observation and the dynamics of response patterns were assessed in experiment I. The data showed that observers acquired the novel response with three food dispersion values (near, intermediate, distant), but the acquisition was faster and the performance was stronger when the reservoirs were more dispersed. Additionally, scrounging by observers was observed. Control groups, which were not exposed to trained demonstrator did not show the novel response.

In experiment II different magnitudes of food in the reservoirs were signaled by different stimuli. In the total discrimination (TD) and partial discrimination (PD) groups a given color was associated with the richer's reservoir and a different color was associated with poorer reservoirs. For the non discriminated group (ND) color were associated with non differential outcome. The observers acquired the modelled response. In the discriminated groups whereas non discriminated group responded equally to both stimuli.

In experiment III, the cost of responding was manipulated by increasing the number of paper sheets covering the reservoirs; the different number of sheets was signaled by different colors in discriminated group. In no discriminated group the color signal non different cost of responding. The observers in experimental group acquired the novel response and their performance was discriminated whereas that the observers in no discriminated group acquired the response but their performance was not discriminated.

The present data in three experiments showed that groups of naive observers learn by observation a novel response to obtain food and this learning was sensitive to relation between discriminative stimuli, responses and reinforcers, which is agreement with current theories about social learning in animals, which argued that learning by observation is a type of instrumental learning (Nieto y Cabrera, 1993, 1994; Galef, 1995; Laland, 1996; Heyes, 1996 b; Zentall, 1996). Furthermore, they show that performing the recently acquired response is modulated by other responses strategies, such as scrounging or competition for access to already opened reservoirs.

Additionally, the data are in agreement with the foraging theory in the following aspects: 1) the organisms that forage in group use the public information provided by others organisms; 2) the members of groups develop different strategies to obtain food, these are producer/scrounger roles and 3) the distribution and quality of resources determine the distribution of subjects in the patches (Krebs y Davies, 1984; Shettleworth, 1998).

INTRODUCCIÓN.

El aprendizaje ha sido uno de los procesos por excelencia que ha analizado la Psicología Experimental; la mayor parte de los experimentos realizados sobre aprendizaje usando animales como sujeto experimentales se realizan en situaciones de laboratorio en las que hay un control estricto de las variables involucradas; asimismo, en los experimentos los sujetos aprendices son expuestos de manera individual a las variables manipuladas; adicionalmente, en la mayoría de los experimentos se requiere que los animales emitan respuestas arbitrarias para producir alimento o para cancelar la presentación de eventos nocivos.

Así, son pocos los experimentos en los cuales el proceso de aprendizaje social ha sido evaluado cuando dos sujetos se encuentran en interacción; estos experimentos se han realizado en la mayoría de los casos con la perspectiva de evaluar en que medida la conducta de un sujeto —el modelo o demostrador— controla la conducta de otro sujeto —el observador— y por lo general, en la situación experimental se encuentran presentes solo un par de sujetos: el modelo y el observador.

Por otra parte, el aprendizaje también ha sido un proceso que ha llamado la atención de los interesados en el estudio de la Teoría de la Evolución, quienes consideran que a través del aprendizaje los organismos logran una mayor aptitud; para estos teóricos es fundamental conocer qué necesitan aprender los organismos cuando buscan alimento (forrajeo), habitats, pareja, etc., esto es, para adaptarse al ambiente; dado que los animales por lo general se juntan en grupos para realizar algunas de estas actividades, también existe el interés por identificar cómo un organismo aprende de otro, es decir, cómo al formar parte

de un grupo un animal se beneficia aprendiendo a través de otro organismo, el cual puede ser de su misma especie (coespecífico) o de una especie diferente (heteroespecífico). Así, el aprendizaje social es considerado el medio a través del cual un organismo transmite a otro información sobre condiciones ambientales, o bien, acerca de cuáles patrones de respuesta son efectivos en una situación dada.

En vista de lo expuesto previamente, resulta importante evaluar un proceso de aprendizaje social que involucre la exposición de grupos de aprendices ingenuos a un sujeto entrenado en una respuesta para la obtención de alimento en una situación controlada de laboratorio, en la cual se manipulen directamente variables relacionadas con la calidad de las fuentes de alimentación. Este es el objetivo general de la presente tesis doctoral.

La tesis se organizó de la siguiente manera: en el primer capítulo se presentará cómo es concebido el aprendizaje social por la teoría de la evolución; en el segundo capítulo se bosquejará cómo la Psicología ha abordado el proceso de aprendizaje social; en el tercer capítulo se reseñarán algunos experimentos que se han realizado para evaluar el proceso de aprendizaje por observación; a continuación se delimitará el problema de estudio de este trabajo; posteriormente se presentarán los experimentos que conforman el trabajo de investigación en el laboratorio y se finalizará con una discusión general sobre los datos obtenidos.

LA TEORÍA DE LA EVOLUCIÓN Y EL APRENDIZAJE SOCIAL.

La teoría de la evolución de las especies considera al aprendizaje como un elemento sumamente importante en el desarrollo de las aptitudes que un organismo necesita para adaptarse a su ambiente y sobrevivir; ahora bien, dado que los organismos generalmente se agrupan para enfrentar el ambiente en el que sobreviven, el estudio del aprendizaje social ha cobrado gran relevancia para los teóricos de la evolución, al grado de que en la actualidad existen un gran número de teorías y modelos ecológicos sobre éste; de igual manera, los ecólogos conductuales han desarrollado líneas de investigación en situaciones semi-naturales y bajo condiciones controladas en el laboratorio en torno a este tópico.

El presente capítulo inicia con un bosquejo acerca de las nociones de la teoría de la evolución de las especies; continúa con la presentación de las estrategias de comportamiento que los organismos desarrollan para lograr aptitud; enseguida se describen dos teorías que han tratado de dar cuenta de cómo se comportan grupos de animales cuando enfrentan el ambiente: la teoría de juegos y la teoría de forrajeo; a partir de todo lo anterior, se delimita la noción de evolución cultural y finalmente se presentan los modelos ecológicos sobre aprendizaje social en animales.

Evolución genética.

Uno de los supuestos generales de la teoría de la evolución de las especies, inicialmente formalizada por Darwin (1871), es que a lo largo de su vida los organismos desarrollan aptitudes que les permiten adaptarse a las condiciones de su ambiente, de tal manera que los organismos más aptos sobreviven, llegan a la edad adulta y al reproducirse,

su descendencia hereda a través de los genes estas aptitudes, quedando así en posibilidad de sobrevivir, posiblemente desarrollar nuevas aptitudes y volver a transmitir genéticamente aquellos rasgos que les permitieron sobrevivir a ellos y a sus antepasados. Este proceso es conocido genéricamente como evolución genética.

Así, la **evolución** es el proceso por el cual algunos genes se tornan más numerosos y otros disminuyen en número en el acervo génico, es decir, en el conjunto de genes de una población. Los rasgos hereditarios (genes) de aquellos que han tenido éxito como reproductores llegan a ser más numerosos en la siguiente generación. En esto consiste la **selección natural**: en la reproducción diferencial de genes no sometida al azar, sino a las aptitudes con las cuales los miembros de cada especie se adaptan a su ambiente, sobreviven y logran transmitir sus genes a lo largo de muchas generaciones, de tal manera que selección natural significa la supervivencia diferencial de los seres más aptos. Por lo tanto, la evolución opera por selección natural (Maynard Smith, 1970; Dawkins, 1986).

La forma primaria de selección natural fue una selección de formas estables y un rechazo de las inestables, habiendo así una supervivencia de lo estable (Dawkins, 1986).

Los cambios evolutivos más rápidos se observan en las poblaciones sometidas bruscamente a nuevas condiciones ambientales, las cuales demandan que los organismos desarrollen nuevas aptitudes (Maynard Smith, 1970). Ahora bien ¿cómo es que los organismos son capaces de desarrollar las nuevas aptitudes que el ambiente les requiere?

Una posibilidad es que los organismos desarrollen cambios en su estructura fisiológica, tales como el rápido crecimiento en una planta, los cuales permitirán una mayor probabilidad de supervivencia ante el cambio ambiental enfrentado. Otra posibilidad, la cual se observa en los animales es la flexibilidad de desarrollo de su comportamiento, gracias al cual ellos tienen una notable capacidad de experimentar modificaciones

adaptativas a lo largo de su vida y el resultado de tales modificaciones es alterar el comportamiento del animal para aumentar sus posibilidades de supervivencia (Maynard Smith, 1970).

La característica principal del comportamiento es su rapidez, trabaja a escalas de tiempo no de meses, sino de segundos y de fracciones de segundos; por ello es que los hábitos de una población dada son susceptibles de cambiar mucho más rápidamente que su constitución genética (Maynard Smith, 1970; Dawkins, 1986).

Los animales se comportan algunas veces de tal modo que aumentan las probabilidades de supervivencia de otros miembros de su especie a costa de reducir las suyas propias –altruismo–, lo cual en primera instancia puede resultar sorprendente, ya que el animal altruista está reduciendo la posibilidad de su supervivencia. Una posible respuesta a la presencia del comportamiento altruista en grupos animales es que en la evolución lo que importa no es la supervivencia del individuo sino la de su progenie. Por ello, cuanto más próximamente emparentados estén los miembros de un grupo, tanto mayor será el riesgo que correrá un individuo para conferir una ventaja dada a los demás miembros, ya que con ello estará posibilitando la supervivencia de sus genes –egoísmo– (Maynard Smith, 1970; Dawkins, 1986).

Como puede advertirse, el comportamiento de los organismos constituye un aspecto crucial en la teoría de la evolución, al grado de que Maynard Smith (1970, p 335) propone que: “aunque solemos describir los cambios evolutivos en función de las diferencias existentes entre adultos sucesivos, o sea, en términos de cambios filogenéticos, esas diferencias constituyen el resultado de ciertas modificaciones entre los respectivos cursos seguidos por los procesos de desarrollo de que hayan surgido, es decir, de sus

modificaciones ontogenéticas. En suma: las modificaciones filogenéticas constituyen el resultado de las acontecidas en la ontogenia”.

Dado esto, en las siguientes secciones se hablará sobre cómo los organismos se comportan al adaptarse a su medio.

Estrategias Evolutivamente Estables.

Los organismos desarrollan estrategias de comportamiento que les permiten desarrollar las aptitudes necesarias para su supervivencia. Dawkins (1986) define una estrategia como una política de comportamiento, como un juego de simples instrucciones. Parker (1984) menciona que una estrategia es simplemente una de una serie de acciones alternativas. Hay estrategias que la mayoría de la población la adopta, que no pueden ser mejoradas por una estrategia alternativa. La mejor estrategia a seguir por un individuo depende de lo que la mayoría de la población esté haciendo. La única estrategia que persistirá será la que una vez evolucionada, no pueda ser mejorada por ningún individuo que difiera de ella. Esta es la definición de una **estrategia evolutivamente estable (EEE)**. Una vez que se logra una EEE, ésta permanecerá y la selección penalizará cualquier desviación respecto de ella (Maynard Smith, 1970).

Dado que los organismos pueden seguir una de varias estrategias, resulta interesante preguntarse que factores determinan que en un momento particular un organismo siga una estrategia específica. Al respecto, Parker (1984) menciona que el pago, en términos de aptitud Darwiniana, a la estrategia seguida por un individuo con frecuencia depende fuertemente de las estrategias que están siendo jugadas por otros individuos. La selección dependiente de la frecuencia es cuando los “pagos” a una acción dependen críticamente de los tipos y frecuencias de las otras estrategias adoptadas por los miembros

de una población. Por lo tanto, una estrategia es mejor definida por lo que un individuo hace y no lo que hace una población.

Parker (1984) menciona que las EEE pueden ser de dos tipos: 1) EEE pura.- en la condición c, jugar la estrategia única A; 2) EEE mixta.- en la condición c, jugar la estrategia pura A con una probabilidad p_A , B con una probabilidad p_B , C con p_C , etc.; los valores de p_A , p_B , p_C , etc. son prescritos por la misma EEE.

Una EEE condicional es un conjunto de soluciones a un conjunto de condiciones, éstas a su vez se dividen en: 1) estrategias ambientalmente determinadas.- los individuos juegan estrategia con relación a señales externas. 2) estrategias fenotípicamente limitadas.- los individuos juegan estrategias con relación a su propio fenotipo relativo al de un contrincante (Parker, 1984).

Por lo tanto, una EEE es encontrada por establecer pagos iguales para todos los individuos y entonces resolver para el número de competidores que han elegido cada opción, bajo la condición de que los individuos no pueden hacer mejor por un cambio (Maynard Smith, 1970; Parker, 1984; Dawkins, 1986).

Supuestos como los previamente descrito han llevado a proponer la llamada teoría de juegos (Maynard Smith, 1982), la cual será analizada a continuación.

Teoría de juegos.

Los organismos se influyen unos a otros en una amplia variedad de formas, las cuales no se limitan únicamente a la influencia existente entre miembros de la misma especie, como sucede en el cortejo, el comportamiento territorial o la coordinación de parvadas de aves o de bancos de peces, sino igualmente hay influencia entre animales de especies diversas. En este sistema de influencias, los organismos pueden jugar siguiendo

una de varias estrategias posibles (Maynard Smith, 1970, 1982; Parker, 1984; Pulliam y Caraco, 1984; Dawkins, 1986).

Parker (1984) menciona los siguientes tipos de juegos biológicos:

- 1) Interacciones de pares o contrincantes.- los individuos se encuentran en pares, de tal manera que el juego concierne a la interacción entre pares de estrategias.
- 2) Interacciones de juego de campo.- son juegos más competitivos que involucran n jugadores y n puede ser algunas veces el número de individuos en la población. Estas a su vez pueden ser: a) contiendas de una opción en las cuales n jugadores juegan y un individuo puede ganar más de alguna comodidad relacionada con su aptitud; b) contiendas con opciones alternativas, son competencias de estrategia alternativa.

Maynard Smith (1982) ha formalizado el juego **halcón-paloma**, el cual representa los papeles que los animales de todas las especies pueden jugar cuando se enfrentan ya sea entre miembros de la misma especie o grupo social o entre sujetos de especies diferentes; las estrategias a seguir en una contienda son: 1) Halcón.- ataca a un nivel intenso y se retrocede sólo si ha recibido un daño. 2) Paloma.- retrocede inmediatamente si su oponente intensifica su ataque o ataca rápidamente sin intensificar. Así, las palomas pierden contra halcones, pero ganan a otras palomas. Los halcones ganan contra las palomas, pero igualan las oportunidades de victoria o pierden contra otros halcones. Por lo tanto ser una paloma pura nunca puede ser una EEE, ya que ésta siempre será invadida por halcones (Veáse también Parker, 1984).

Parker (1984) argumenta que el valor del juego halcón-paloma es principalmente que permite pensar acerca de diferentes niveles de ataque que difieren cualitativamente y que su uso es principalmente heurístico. El juego halcón-paloma es un modelo en el cual

hay un cambio abrupto en el costo de una pelea sí un animal altera su estrategia de ataque. De tal manera, que el animal va a jugar aquella estrategia que le permita obtener el máximo beneficio al menor costo, es decir, va a jugar para optimizar los recursos disponibles en su ambiente, eligiendo siempre la mejor de las opciones disponibles.

Con esta misma lógica se han desarrollado varios modelos de optimización, los cuales han sido usados más extensivamente en ecología conductual para analizar la conducta de forrajeo (Krebs, 1978). Según Krebs y McCleery (1984) esto ha ocurrido por dos razones principales: primera, los componentes de costos y beneficios en modelos simples de forrajeo son relativamente fáciles de medir usando técnicas estándar y segunda, problemas estrechamente relacionados han sido estudiados por los psicólogos operantes, proporcionando una extensa base de datos adicional. Además, el hecho de que los animales pasen más tiempo alimentándose que acoplándose, luchando o siendo atacados por predadores también ayuda a hacer al forrajeo relativamente fácil de estudiar.

Por ello en la siguiente sección se describirán brevemente las teorías de forrajeo óptimo.

Teoría de forrajeo.

Una parcela es un lugar donde los animales se alimentan y los modelos de selección de sitios de alimentación asumen que los animales pasan su tiempo de forrajeo ya sea viajando entre parcelas o forrajeando dentro de las mismas, ya que el predador que arriva primero a una parcela adquiere el alimento rápidamente y en mayor proporción; ahora bien, cuando el alimento se agota rápidamente en una parcela, el predador tiene que decidir entre permanecer más tiempo en esa parcela o dirigirse a buscar otro sitio de alimentación; la elección del organismo va a depender de varios factores, entre ellos: 1) la cantidad de

alimento disponible en la parcela; 2) la distancia existente entre parcelas, ya que sí el tiempo de viaje incrementa el tiempo óptimo para estar en una parcela también incrementa, 3) el número de predadores presentes al mismo tiempo, etc. (Krebs y McCleery, 1984; Parker, 1984; Pulliam y Caraco, 1984).

Por ello, la mejor parcela es la que tiene la tasa de ingreso más alta, de tal manera que los recursos puedan ser capturados instantáneamente al entrar a la parcela. Así, la EEE consiste de la división instantánea de los competidores entre parcelas de acuerdo con la regla de igualación de ingreso; el número de competidores en la parcela 1 debe igualar la tasa de ingreso de recursos en la parcela 1 (Krebs y McCleery, 1984).

La teoría de forrajeo óptimo inició como una teoría ecológica para dar cuenta de la variación en la utilización de recursos dentro y entre las especies (Krebs y Davies, 1984).

La teoría de la distribución libre ideal de Fretwell y Lucas (1970) propone que los animales van a distribuirse ellos mismos entre las alternativas existentes con relación a la calidad de esas alternativas, es decir, cada animal va a elegir la alternativa que le proporcione el máximo beneficio.

La búsqueda libre ideal representa un caso de una EEE mixta. El animal tiene una serie de opciones alternativas (diferentes sitios) para buscar una comodidad relacionada a aptitud (alimento). El valor de cada opción generalmente declina conforme incrementa el número de competidores que la explota. Una EEE es encontrada por establecer pagos iguales para todos los individuos, bajo la condición de que los individuos no pueden hacer algo mejor por un cambio (Parker, 1984).

Dado lo anterior, el tamaño del grupo puede influir la tasa a la cual las parcelas de alimento son descubiertas en ambientes inciertos temporal y espacialmente. El tiempo que se requiere para descubrir una parcela de alimento decremente significativamente conforme

el tamaño del grupo incrementa; el tiempo de búsqueda per capita puede ser más bajo en grupos más grandes. Esto debe ser un beneficio particularmente importante si las parcelas son grandes relativas a los requerimientos individuales, tal que sólo una o pocas parcelas necesitan ser descubiertas. Como la distancia entre las parcelas incrementa los beneficios per capita del tiempo de búsqueda reducido por parcela debe alcanzar una asíntota a grupos más grandes. Por lo tanto, de acuerdo a la distribución libre ideal, todos los grupos serán tan grandes como sea posible dentro de la capacidad de las parcelas para soportar a los grupos en ellos. Así, el tamaño del grupo es considerado la consecuencia de un juego en el cual cada individuo siempre tiende a maximizar su aptitud Darwiniana (Pulliam y Caraco, 1984).

Con relación a esto, Parker (1984) argumenta que el beneficio neto o costo de vivir en grupo es el resultado de la composición de todos los beneficios y costos de todos los atributos conductuales de vivir en grupo.

Por ejemplo, se ha observado que cuando los animales forrajean en grupo desarrollan un tipo de juego productor-parásito, el cual consiste en:

- 1) Ciertos individuos (productores) invierten tiempo y energía en crear o guardar algún recurso, el cual otros individuos (parásitos) pueden entonces consumir el recurso sin haber trabajado.
- 2) La aptitud del parásito es mayor que la del productor cuando los parásitos son raros, pero más baja cuando los parásitos son comunes. Esto es de hecho la lucha equivalente de los modelos de contrincantes halcón-paloma.

En ambos, productor y parásito, los pagos son una función de la frecuencia de las dos estrategias. Productor y parásito coexistirán a un equilibrio estable y la aptitud media de cada estrategia puede ser similar si el tamaño afecta las habilidades competitivas en

maneras opuestas en productor y parásito (Parker, 1984; Lefebvre y Helder, 1997; Galef y Giraldeau, 2001).

Una tasa evolutivamente estable de productores de comida activos a parásitos en una parvada que se alimenta puede depender del tamaño del grupo. (Barnard y Sibly, 1981).

Por su parte, el modelo de forrajeo estocástico asumen que el animal cuando forrajea “conoce” la calidad de cada parcela o presa y el tiempo de viaje entre encuentros, de manera tal que él puede: a) responder al riesgo de hacerlo bien o mal en una parcela particular o en un tipo de parcela; b) tener una estrategia para evaluar la calidad de la parcela adquiriendo información por muestreo (Stephens y Charnov, 1982; Krebs y McCleery, 1984).

Al respecto, la regla esperada de presupuesto de energía propone: ser favorable al riesgo si el presupuesto de energía diaria es negativo, ser adverso al riesgo si es positiva (Stephens y Charnov, 1982).

Las reglas de aprendizaje óptimo involucran dos componentes: a) una manera de combinar la experiencia pasada y presente para evaluar pagos y b) una manera de distribuir los esfuerzos de forrajeo entre alternativas con relación al pago esperado (Krebs y McCleery, 1984).

Valone (1989) plantea que los individuos que forrajean en grupo pueden disfrutar tasas de alimentación superiores debido a que ellos aprenden la localización de fuentes de alimento de otros sujetos del grupo. Los forrajeadores sociales deben beneficiarse al generar estimaciones mejores y/o más rápidas de la calidad de las fuentes de alimentación que los forrajeadores solitarios (Clark y Mangel, 1984).

Así, cada miembro del grupo puede usar tres tipos de información para evaluar la calidad de una fuente de alimento: 1) la distribución de recursos en el ambiente, 2) información de muestreo de la fuente y 3) observaciones de otros individuos. Los primeros dos tipos de información son “personales” y el último “público”.

Quizás el método más simple de determinar si la información pública es usada por los forrajadores es medir el tiempo para abandonar las fuentes de alimentación que no contienen recursos en ambos, forrajadores solitarios y en grupo. Si la información pública es transferida entre todos los individuos, la tasa de estimación de la fuente debe incrementar linealmente con el tamaño del grupo (Clark y Mangel, 1984).

Como es fácil advertir, la teoría de forrajeo ha dirigido sus esfuerzos a identificar cómo y cuando los animales deben aprender para forrajear óptimamente en situaciones específicas. El punto de inicio de la teoría de forrajeo óptimo es una formalización de las cosas que el animal necesita saber para maximizar la tasa neta de consumo de energía mientras forrajea para maximizar su aptitud, de tal manera que el forrajeo óptimo requiere de algún tipo de aprendizaje (Shettleworth, 1984; Galef y Giraldeau, 2001).

Con relación a esto, Pulliam y Dunford (1980) argumentan que la selección natural ha equipado a los animales con programas de aprendizaje para esa clase de situaciones más que con maneras fijas de responder.

Así, el estudio del aprendizaje debe ser el estudio de cómo la conducta está bien sintonizada a los detalles del ambiente del individuo y como la capacidad para esta sintonía influye la aptitud. Por lo tanto, una ecología conductual del aprendizaje debe tratar con las maneras en las cuales el individuo ajusta su conducta a condiciones locales en respuesta a su experiencia. Debe contemplar categorías funcionales como alimentación, defensa y selección de pareja. También debe clasificar juntos diferentes tipos de solución al mismo

problema funcional, tales como diferentes estrategias para decidir cuando dejar una parcela (Shettleworth 1984).

La relevancia que los procesos de aprendizaje tienen en la evolución de las especies ha sido contemplada desde el mismo Darwin (1871), quien habló de una necesidad de invocar al aprendizaje social de algún tipo para explicar la propagación de un patrón adaptativo de conducta a través de una población de animales viviendo en libertad, tal y como es el caso de los patrones conductuales de búsqueda de alimento en las abejas.

Así, cobró relevancia el estudio del aprendizaje social en animales en la teoría de la evolución, dando lugar a una tradición de investigación enfocada en las implicaciones de la imitación animal para el entendimiento de la relación entre las capacidades cognitivas de los humanos y de otros animales. Asimismo, se generó otra tradición en investigación acerca del aprendizaje social en animales, aquella concerniente a las maneras en las cuales el aprendizaje social contribuye a la sobrevivencia y éxito reproductivo de las especies en circunstancias naturales (Galef, 1996).

Evolución cultural.

En el hombre, la facultad de almacenar información y de utilizarla para asegurar acciones adecuadas es enormemente mayor que en ningún otro animal. Además, los seres humanos resultan capaces de comunicar la experiencia adquirida no sólo a sus contemporáneos, sino a las generaciones siguientes. Así, no tienen necesidad de esperar a que se produzca la asimilación genética de cualquier nuevo avance adaptativo efectuado por un individuo, mas bien los avances se transmiten al futuro por medios culturales. Los hombres elaboran útiles o herramientas, gracias a los cuales pueden modificar el medio y acomodarlo a la medida de sus conveniencias, en lugar de desarrollar evolutivamente otras

adaptaciones, genéticamente determinadas a los nuevos medios. Este cambio de la transmisión genética a la cultural determina la diferencia entre los procesos evolutivos y los históricos, y a él debemos la mayor rapidez de los últimos (Maynard Smith, 1970).

Dawkins (1986) argumenta que la **transmisión cultural** es análoga a la transmisión genética en cuanto a que puede dar origen a una forma de **evolución** y que no es un fenómeno exclusivo del hombre; al hablar de evolución cultural se debe empezar por descartar al gen como base única del proceso evolutivo, ya que así como los genes son reproductores o replicadores en la evolución genética, hay replicadores que permiten la evolución cultural, es decir la evolución a través del aprendizaje social; esta unidad de transmisión cultural según el autor es una unidad de imitación denominada **meme**.

Los memes se propagan en el acervo de memes al saltar de un individuo a otro mediante un proceso que, considerado en su sentido más amplio, puede llamarse de imitación. Por la imitación es como los memes pueden crear réplicas de sí mismos. Algunos memes tiene un mayor éxito que otros en el acervo de memes. Este hecho es análogo al de la selección natural en el sentido de que si un meme va a dominar la atención de un individuo debe hacerlo a expensas de memes rivales (Dawkins, 1986).

Según Dawkins (1986) el éxito de un meme depende críticamente de cuanto tiempo transcurre en ser transmitido activamente a otra gente. La selección favorece a los memes que explotan su medio cultural para su propia ventaja. Este medio cultural consiste en otros memes que también están siendo seleccionados. El acervo de memes por lo tanto, llega a poseer los atributos de un estado evolutivamente estable que los nuevos memes encuentran difícil de invadir. Por lo tanto, un meme es entonces la unidad básica de la herencia cultural.

Ejemplos de memes son: tonadas o sones, ideas, consignas, modas en cuanto a vestimenta, formas de fabricar vasijas o de construir arcos.

Recientemente, Burnell (1998) realizó un estudio en el cual trabajó con el concepto de meme; la unidad particular de meme con la que el autor trabajó fue definida como el patrón de una canción que es transmitido de un ave a otra durante el proceso de aprendizaje (Jenkins y Baker, 1984); puede ser una sílaba, un grupo de sílabas vinculadas o una canción entera (Lynch, 1996).

El objetivo de este estudio fue describir los patrones de variación cultural entre poblaciones de gorriones usando memes como la unidad de transmisión cultural, examinando la distribución de memes (definidos como vínculos de 1 a 4 sílabas) entre 8 poblaciones. La expectativa del autor fue que las poblaciones vecinas fueran más similares miméticamente (culturalmente) que poblaciones distantes geográficamente. Para ello fueron registrados los cantos de gorriones en 8 poblaciones de norte a sur, de California a Baja California. Los registros fueron hechos entre febrero de 1990 y mayo de 1993.

En las 8 poblaciones evaluadas fueron registrados 23 tipos distintos de sílabas e identificados 257 memes distintos de todos los tamaños (1, 2, 3 y 4 sílabas). La proporción de memes que ocurren en más de una población decrementa conforme el tamaño del meme incrementa. Para memes de 1 y 2 sílabas, las poblaciones más cercanas en el espacio de memes no fueron necesariamente los vecinos geográficos. En contraste, para memes de tres y cuatro sílabas los nodos más cercanos en el espacio de memes estuvieron en los vecinos más cercanos geográficamente. Conforme los memes son más grandes, las poblaciones llegan a ser más disimilares miméticamente.

Burnell (1998) argumenta que las relaciones para memes de 3 y 4 sílabas sugieren que los memes más grandes pueden ser debidos a un descendiente común, mientras que los

memes más pequeños pueden ser debidos a la convergencia. Asimismo, el autor argumenta que la presencia de memes en una población es resultado de una serie de eventos fundadores. Cuando las aves inicialmente se dispersan y colonizan una nueva región ellas llevan consigo los memes de su población natal, creando así una combinación de memes para la población fundadora. La combinación de memes llega a ser la fuente de la cual las canciones serían creadas y subsecuentemente aprendidas por futuras generaciones de esta población. Sin embargo, como en cualquier proceso de aprendizaje, errores ocasionales fueron hechos y esos errores en el aprendizaje crearon cambios aleatorios o mutaciones en la combinación de memes. El resultado final fue una nueva combinación de memes que incorporó memes de la población natal de las aves fundadoras y memes novedosos a la población fundadora.

A partir de lo expuesto hasta ahora, resulta evidente que las teorías y la investigación que se han desarrollado a partir de la propuesta evolucionista de Darwin incorporan al proceso de aprendizaje como un elemento clave en el desarrollo de aptitudes adaptativas de los animales y dado que los animales suelen vivir en grupos, el aprendizaje social viene a ser el proceso a través del cual los animales se transmiten información relevante ya sea acerca de las características ambientales, sobre la manera en que es apropiado comportarse o de ambas. De tal manera, que el aprender de coespecíficos le permite al animal beneficiarse de las experiencias de otros con una reducción de riesgos y gasto de energía (Roper, 1986).

A la fecha han sido desarrollados modelos matemáticos de aprendizaje social para responder ampliamente a 3 cuestiones: 1) ¿Cómo los rasgos conductuales socialmente transmitidos se difunden en las poblaciones? 2) ¿Cuáles son las ventajas adaptativas del aprendizaje social? y 3) ¿Cuáles son las consecuencias evolutivas de una habilidad para el

aprendizaje social? (Laland, 1996). Los supuestos generales de algunos de esos modelos se presentan a continuación:

Modelos ecológicos de aprendizaje social.

Cavalli-Sforza y Feldman (1981) desarrollaron modelos de la velocidad de variantes culturales bajo tres tipos de transmisión: Vertical (de padres a hijos), oblicua (de la generación de padres a la descendencia) y horizontal (dentro de la misma generación). Las variantes pueden incrementar en frecuencia como resultado de la selección operando a nivel individual (esto es selección cultural: un rasgo es más probable de ser adoptado que las alternativas) o a nivel biológico (esto es selección natural).

Boyd y Richerson (1985) consideran que un rasgo puede difundirse en una población por un "proceso de variación guiada" en el cual los individuos adquieren rasgos conductuales culturalmente y entonces los modifican con base en su experiencia individual. También consideran los efectos de varias formas de transmisión tendenciosa, la cual es similar al proceso de selección cultural de Cavalli-Sforza y Feldman (1981); ésta ocurre cuando dada una elección entre variantes modeladas, es más probable que los individuos adopten algunas variantes y no otras.

Boyd y Richerson (1985) describen tres tipos de tendencia: directa, dependiente de la frecuencia e indirecta. La tendencia **indirecta** ocurre cuando algunos atributos del demostrador tales como tamaño, condición o dominancia son usados como una señal para la adquisición de una conducta blanco, tal como una preferencia alimenticia. La tendencia **directa** ocurre cuando los sujetos son mayormente afectados por el demostrador que exhibe una dieta preferida (cuyo sabor u olor es atractivo). La tendencia **dependiente de la frecuencia** ocurre cuando un sujeto ingenuo usa el número de (o la razón de)

demostradores que tienen una cierta experiencia alimenticia como una guía para la aceptabilidad de la información transmitida. En un caso extremo un observador puede comer solo el tipo de comida usada por el mayor número de demostradores aún cuando una minoría significativa coma otro tipo de dieta.

A partir de estos planteamientos, Chou y Richerson (1992) se preguntaron ¿cómo es que un animal integra la información proporcionada por demostradores múltiples?. Para responder a esta pregunta realizaron dos experimentos que estudiaron como las ratas sintetizan la información de demostradores múltiples y evaluaron la aplicabilidad general del modelo de transmisión social desarrollado de la transmisión cultural humana a la transmisión social en grupos animales.

El experimento I investigó la transmisión social entre hembras adultas Sprague-Dawley y el experimento II examinó la variación en la transmisión social entre diferentes razas, sexos y edad de ratas Long-Evans.

En sus experimentos Chou y Richerson (1992) contrastaron las siguientes hipótesis:

1) Sí no hay tendencia directa en la transmisión social, se espera que la relación entre la razón de demostradores y la respuesta del observador sea una simple línea de regresión.

2) Sí una tendencia directa está presente en la transmisión social, se espera una relación de regresión lineal cuadrática entre la razón de demostradores y la respuesta del observador. La curva será convexa cuando la dieta focal sea preferida y cóncava cuando la dieta focal no sea preferida.

3) Sí una tendencia dependiente de la frecuencia está involucrada en la transmisión social, se espera una relación cúbica entre la razón de demostradores y la respuesta del observador; así el valor de Y incrementa más lentamente que en la regresión lineal para los

valores más pequeños de X (cuando los demostradores para la dieta focal son raros), pero incrementa mucho más rápido que en la regresión lineal cuando los valores de X llegan a ser más grandes (cuando los demostradores para la dieta focal son comunes), como en una curva logística.

En el primer experimento, 20 ratas Sprague-Dawley fueron usadas como demostradores y 40 ratas hembras fueron los observadores. Los demostradores fueron asignados a uno de cinco grupos, los cuales variaron en la proporción de sujetos que preferían cocoa sobre canela: 0:4 1:3, 2:2, 3:1 y 4:0. Grupos de 8 observadores vieron a uno de los grupos de demostradores durante 30 minutos y después eligieron entre las dos dietas durante una prueba de 24 horas.

Los observadores fueron sensibles a la razón de demostradores; así a mayor proporción de demostradores que comió una de esas dietas mayor proporción de observadores que la prefirió. Por lo tanto, una tendencia directa parece estar involucrada en la transmisión social de información dietaria de las ratas Sprague-Dawley.

En el experimento II, 20 hembras Long-Evans adultas fueron los demostradores, la mitad tenía experiencia con una dieta de canela y la mitad con cocoa; 48 ratas hembras adultas, 42 púberes machos y 80 crías de ambos sexos fueron los observadores.

El procedimiento fue el mismo que en el primer experimento para los adultos y los púberes, la diferencia con las crías fue que estuvieron alojados por pares.

La relación entre la razón de demostradores y la preferencia de los observadores fue lineal simple.

Lo anterior sugiere que la transmisión social de diferentes razas de ratas puede involucrar diferentes tendencias: no tendencia en Long-Evans y tendencia directa en Sprague Dawley.

Adicionalmente, Boyd y Richerson (1985) asumen que los animales se apoyan en las señales sociales sólo cuando la experiencia individual falla para proporcionar una guía en la cual la variante conductual es más probable de ser exitosa (adaptativa). Ellos asumen un ciclo de vida simplificado de 1) **experiencia individual**, la cual sí es inconclusiva dirige a 2) **aprendizaje social**, seguido por 3) **selección natural**. Así, los autores suponen que los aprendices adquieren su conducta en función tanto de su experiencia individual como de las señales sociales provistas por otros organismos.

Los modelos de Boyd y Richerson (1985, 1988); Rogers (1988) y Laland, Richerson y Boyd (1996) sugieren que un ambiente que varía sustancialmente en tiempo y espacio favorecerá una mayor dependencia de la experiencia individual, esto es, que la estabilidad a largo plazo de patrones conductuales aprendidos socialmente depende en gran medida de los patrones de reforzamiento (Laland, Richerson y Boyd, 1993, 1996; Laland, 1996). Los modelos exploran la longevidad relativa de información socialmente adquirida en diferentes tipos de ambiente, implicando que a un ambiente más variable más corta será la duración de la tradición.

En relación con esto, Galef (1995) argumenta que los patrones de conducta socialmente adquiridos son mantenidos en los individuos, difundidos en las poblaciones y llegan a ser tradicionales sólo cuando su expresión recibe soporte ambiental consistente.

Así, debe esperarse que los patrones de conducta adaptativos sean mantenidos a través de la vida de los individuos y transmitidos de generación en generación no debido a sus orígenes sociales, sino debido al soporte ambiental para conductas eficientes. Por lo tanto, las contingencias de reforzamiento más que los orígenes sociales de la conducta determinan la longevidad de la respuesta aprendida (Galef, 1995).

El entendimiento de las tradiciones animales y su papel en la evolución requieren atención no sólo a las interacciones sociales, sino también a la frecuencia y magnitud de las recompensas y castigos que siguen la expresión de otros elementos en los repertorios conductuales de miembros de poblaciones animales (Galef, 1995).

Dado lo anterior, (Laland, Richerson y Boyd , 1993), han argumentado que el trabajo empírico y teórico sugiere dos concepciones de aprendizaje social bastante diferentes. En un extremo, muchos modelos matemáticos asumen que el aprendizaje social puede resultar en tradiciones estables, transmitidas a través de generaciones y que se asemejan a la cultura humana (**posición tradicional o vertical**). En el otro extremo, los resultados de muchos estudios de campo y laboratorio sugieren que mucho del aprendizaje social no humano puede funcionar para realzar la eficiencia de alguna variante conductual, permitiendo a los individuos “instalarse” rápidamente en una conducta apropiada, con la información transmitida usualmente de un valor pasajero (Lefebvre y Palameta, 1988), tales estudios sugieren que la información es transmitida a través de poblaciones animales horizontalmente, entre individuos no relacionados (**posición horizontal**). Mientras que la transmisión social tradicional haría que los individuos rastrearán la variabilidad ambiental menos efectivamente con aprendizaje individual, la transmisión altamente horizontal permitiría a los individuos rastrear la variabilidad ambiental más eficientemente que el aprendizaje individual.

Como ha podido observarse a lo largo de este capítulo, la teoría de la evolución de las especies desde el planteamiento de Darwin (1871) hasta la fecha han incorporado al aprendizaje social como un elemento importante para la adaptación de los organismos al ambiente.

Por otra parte, en Psicología y particularmente en la Psicología Experimental el estudio del aprendizaje ha sido uno de los tópicos fundamentales en el desarrollo de áreas de investigación y modelos teóricos (Herrnstein, 1970, Rescorla y Wagner, 1972); sin embargo, el aprendizaje social en particular ha sido una de las áreas de investigación que han recibido poca atención tanto a un nivel teórico como de investigación. Aún así, no ha sido un tema totalmente descuidado. En el siguiente capítulo se bosquejará el tratamiento que ha recibido el aprendizaje social en Psicología.

LA PSICOLOGÍA Y EL ESTUDIO DEL APRENDIZAJE SOCIAL.

El objetivo de este capítulo es presentar una semblanza general acerca de cómo ha sido abordado el estudio del aprendizaje social en la Psicología. Para lograrlo, se iniciará presentando brevemente la aproximación de la teoría del aprendizaje social propuesta por Bandura (1969, 1971, 1984); se continuará con la exposición de los supuestos generales de los psicólogos experimentales en torno al aprendizaje social y con la reseña de algunos de los trabajos realizados en la tradición operante sobre aprendizaje social en animales; finalmente, se presentará una delimitación de las diferentes categorías de aprendizaje social que actualmente son “reconocidas” por los psicólogos que trabajan esta área del aprendizaje.

La aproximación de la Psicología del Aprendizaje Social.

Bandura (1969) comenta que la mayor parte de la investigación examina el proceso de aprendizaje como consecuencia de la experiencia directa de los organismos con condiciones específicas, pero que todos los fenómenos de aprendizaje que son el resultado de experiencias directas pueden también ocurrir de forma vicaria a través del modelamiento de la conducta de otros organismos y de las consecuencias que esa conducta tiene para ellos. A este tipo de aprendizaje se le ha denominado como aprendizaje social, aprendizaje mediado socialmente, modelamiento, imitación, aprendizaje por observación, identificación, copiado, aprendizaje vicario, facilitación social, contagio y role playing.

La teoría de Bandura (1969, 1971) asume que el modelamiento opera a través de su función informativa, y que los observadores adquieren principalmente representaciones simbólicas de eventos modelados más que asociaciones específicas estímulo-respuesta.

Para la teoría del aprendizaje social el modelamiento tiene los siguientes componentes:

1) Un proceso de atención, ya que un observador puede fallar para adquirir la conducta de emulación a un nivel sensorial si él no atiende, reconoce y diferencia los rasgos distintivos de las respuestas del modelo.

2) Un proceso de retención, ya que para reproducir la conducta modelada sin la presencia continua de señales de modelamiento externas, el sujeto debe retener la observación original de alguna manera simbólica. Lo anterior involucra dos sistemas representacionales: a) el imaginario, en el cual los estímulos de modelamiento producen a través de un proceso de condicionamiento sensorial relativamente duradero, imágenes recuperables de secuencias de conducta y b) el verbal, en el que el observador codifica verbalmente los eventos observados. Una vez que las respuestas modeladas han sido transformadas en imágenes y símbolos verbales confiablemente utilizables, esos códigos de memoria sirven como guía para la subsecuente reproducción de respuestas de emulación.

En la teoría del aprendizaje social los observadores funcionan como agentes activos que transforman, clasifican y organizan estímulos de modelamiento en esquemas fácilmente recordados más que como grabaciones que simplemente almacenan representaciones isomórficas de eventos modelados.

3) Un proceso de reproducción motora en el cual la utilización de representaciones simbólicas de los patrones modelados guía la ejecución abierta del observador.

4) Un proceso motivacional y de reforzamiento, puesto que la utilización de incentivos positivos traduce rápidamente el aprendizaje social en acción.

En esta teoría, el aprendizaje es definido como un cambio en el control de estímulos más que de las características mismas de la conducta, de tal manera que involucra la organización de componentes de la respuesta en nuevas formas de patrones conductuales.

Así, la función más importante de los estímulos de modelamiento es transmitir información a los observadores acerca de como los elementos de respuesta deben ser organizados para producir los patrones de conducta requeridos.

Dado que el aprendizaje social es un proceso complejo que a su vez involucra múltiples procesos, la ausencia de respuestas apropiadas de emulación posteriores a la observación del modelo puede deberse a deficiencias en el registro sensorial, transformaciones inadecuadas de los acontecimientos modelados en forma de representación simbólica, una disminución en la retención, a deficiencias motoras, condiciones desfavorables de reforzamiento, etc. (Bandura, 1969, 1971).

Bandura (1971) también propone que las experiencias de aprendizaje vicario y los procedimientos de orientación de respuesta que conllevan modelos, tanto simbólicos como reales, se utilizan con frecuencia en el aprendizaje social para acortar el proceso de adquisición de respuestas.

Finalmente, en lo que respecta al aprendizaje social en organismos infrahumanos, Bandura (1971) comenta que ha sido demostrado que diferentes patrones de respuesta se adquieren con mayor rapidez a través de la observación de un sujeto entrenado que cuando los sujetos han sido entrenados con técnicas de ensayo y error y de moldeamiento de respuestas. Asimismo, el autor comenta que los animales basan sus respuestas de emulación en el sistema de representación de imágenes.

El estudio del aprendizaje social en la psicología experimental

A finales del siglo XVIII, Thorndike (1898) fue el primer autor en hablar de la imitación desde la perspectiva de la psicología experimental; de igual manera, fue el primero en realizar investigaciones de laboratorio controladas para evaluar si diferentes especies animales son capaces de aprender por imitación cuando observan a otro sujeto ejecutar una respuesta. Desafortunadamente, sus investigaciones no tuvieron resultados positivos, lo cual le llevó a proponer que la imitación tal y como se observa en los humanos no tiene lugar en los animales.

Thorndike (1911) definió a la imitación como aprendizaje para hacer un acto de ver éste hecho y enfatizó que esta experiencia del acto o acción específica del demostrador es la entrada crítica o variable independiente y la ejecución del mismo acto es la salida crítica o variable dependiente. Asimismo, el autor señala que si los sujetos son capaces de hacer un acto por el simple hecho de haberlo visto ejecutado, entonces la "idea" del acto es un impulso suficiente para su ejecución.

Thorndike (1911) acepta que la interacción social entre dos o más organismos puede resultar en una creciente similitud entre la conducta de los organismos que interactúan; que una amplia variedad de procesos psicológicos puede subyacer a las similitudes conductuales inducidas socialmente y que hay una variedad de fenómenos semi-imitativos en los animales, los cuales son procesos más simples que la facultad imitativa que tienen los humanos.

Así, Thorndike (1898, 1911) parece estar de acuerdo en que los organismos infrahumanos muestran algún tipo de aprendizaje social, pero señala que éste es diferente del aprendizaje imitativo propio de los humanos.

Posteriormente, desde la perspectiva de Skinner, el análisis del aprendizaje social se basó en la triple relación de contingencia, en donde el modelamiento es el estímulo discriminativo que señala al observador la pauta de comportamiento correcta en la situación particular, la respuesta del observador es la respuesta observable de imitación, la cual a su vez es seguida por un estímulo reforzante, siempre y cuando la respuesta haya sido lo más parecida posible a la respuesta del modelo.

Los trabajos realizados en el ámbito de la investigación operante sobre aprendizaje social están fundamentados en el supuesto de que la conducta de un organismo (el demostrador) funciona como un estímulo discriminativo que controla la conducta de otro organismo de la misma especie. Así, los experimentos realizados en esta área de trabajo, en general están diseñados para evaluar en que medida la ejecución del demostrador controla la conducta de otro sujeto (el observador).

Skinner (1962) reporta un trabajo en el cual expuso a un par de palomas, alojadas en cajas contiguas separadas por una división transparente, a una condición en la que aleatoriamente el experimentador seleccionaba una de tres teclas como correcta en cada ensayo y para recibir reforzador era necesario que ambas palomas picaran la tecla correcta con una diferencia máxima de .5 segundos entre la respuesta de uno y otro sujeto. La ejecución de las aves llegó a ser tan coordinada que parecían un sólo sujeto visto a través de un espejo. Con base en lo anterior, Skinner (1962) concluyó que la estimulación visual provista por una paloma picando una de las teclas constituye un estímulo discriminativo que controla la respuesta de la otra paloma a la tecla correspondiente.

A partir del trabajo publicado por Skinner (1962) la mayor parte de los trabajos operantes relacionados con el tópico en cuestión se abocaron a estudiar hasta que grado

la conducta de un sujeto llegaba a controlar la conducta de otro, para lo cual se diseñaron experimentos en los que se intentó:

1) **Determinar si la conducta del demostrador controla a la del observador sólo visualmente.** Al respecto, Hake, Donaldson y Hyten (1983) realizaron varios experimentos con ratas cuya metodología general fue semejante a la empleada por Skinner (1962), pues también sus sujetos tenían que presionar al mismo tiempo un par de operandos correctos para recibir reforzador; adicionalmente, los autores examinaron los efectos de suprimir la información visual proporcionada por el demostrador colocando una división opaca entre las cámaras adjuntas y los efectos de suprimir la estimulación auditiva de la cámara del demostrador incrementando el volumen del ruido blanco. Los resultados de dichos experimentos indican que la ejecución de los observadores decrece aproximadamente en un 20% de respuestas correctas cuando la división fue opaca y el volumen del ruido blanco fue alto, de tal manera que tanto estímulos visuales como auditivos son importantes.

2) **Examinar si los observadores pueden ser controlados por patrones conductuales y no sólo por respuestas unitarias.** Danson y Creed (1970) realizaron un experimento en el que dos monos ardilla fueron expuestos a cámaras experimentales adjuntas, separadas por una división de acrílico transparente; la respuesta para el demostrador consistió en jalar la cadena y en su compartimiento se presentó una luz que sólo él podía ver; la respuesta del observador consistió en presionar una palanca y en su cámara no se presentó luz. El procedimiento inició con el entrenamiento del demostrador a un programa múltiple Razón Fija 6 (RF 6) señalado con luz roja, Extinción (EXT) señalado con la ausencia de luz; el observador sólo fue entrenado a presionar la palanca. En las sesiones de observación, el demostrador fue expuesto al mismo programa múltiple

y el observador fue expuesto a un múltiple RF2-EXT, cuyos estímulos discriminativos fueron para el primer componente la ejecución del demostrador durante la luz roja y para el segundo la ejecución del demostrador en ausencia de la luz.

La ejecución del observador ante los estímulos delta y discriminativo fue bastante similar durante las primeras sesiones, pero que para la séptima sesión se observó una tasa de respuestas superior ante el estímulo discriminativo, hasta que llegó a establecerse un control perfecto durante las sesiones 25 a 30. En una sesión control en la que no estuvo presente el demostrador, pero la caja se activó como si lo estuviera, el observador emitió un mayor número de respuestas ante el estímulo delta que ante el discriminativo, lo cual permitió a los autores concluir que la ejecución del demostrador fue la que controló la conducta del observador.

Millard (1979) usando palomas como sujetos reporta resultados similares y Myers (1970) también obtuvo datos semejantes cuando sus sujetos observadores no tuvieron la oportunidad de responder durante el período de demostración y lo hicieron posteriormente en la prueba.

3) Evaluar si discriminaciones complejas pueden tener lugar a través del proceso de aprendizaje social. Hogan (1986) evaluó el efecto de un entrenamiento previo semejante al descrito por Skinner (1962) sobre la habilidad posterior de palomas observadores para aprender una tarea de discriminación condicional. Hogan (1986, exp. 2) expuso a diferentes parejas de palomas, las cuales tenían experiencia en trabajos de igualación a la muestra con los colores rojo y verde, a dos tipos de ensayos: 1) de elección forzada en los que sólo una tecla de cada compartimento de una caja doble se iluminaba y las aves tenían que responder casi simultáneamente a su respectiva tecla para recibir reforzador; 2) de elección libre, en los cuales se iluminaban simultáneamente dos teclas en

cada compartimiento y las aves tenían que identificar el par correcto y picotear casi al mismo tiempo su tecla correspondiente. La ejecución de los sujetos rápidamente fue estable y perfecta.

En el experimento 3, fueron usados los mismos sujetos; el demostrador de cada par fue entrenado a picar la tecla superior cuando ambas teclas se iluminaban de rojo y a picar la tecla inferior cuando el color de ambas fue verde. En la fase de observación (5 sesiones), las sesiones iniciaron con un bloque de 24 ensayos como los del experimento 2; estos fueron seguidos por 24 ensayos en los cuales el demostrador ejecutaba la discriminación condicional rojo-superior, verde-inferior, el demostrador tenía que emitir 5 respuestas a las teclas iluminadas y si la quinta respuesta era correcta, ambos sujetos recibían reforzador simultáneamente, aún cuando el observador no tenía la oportunidad de responder, pues en estos ensayos las teclas del observador permanecieron oscuras e inoperativas. En la fase de prueba las sesiones iniciaron con 24 ensayos de demostración idénticos a los de la fase de observación, seguidos por 24 ensayos en los que el observador fue expuesto a ambas teclas iluminadas de rojo en la mitad de los ensayos y de azul en la otra mitad. Los resultados indican que todos los observadores tuvieron una ejecución superior al nivel de azar durante las primeras sesiones de prueba, lo cual permite a Hogan (1986) concluir que sus observadores aprendieron observacionalmente a ejecutar una tarea de discriminación condicional y que el entrenamiento previo en tareas cooperativas facilitó tal aprendizaje.

4) Identificar si en condiciones de laboratorio puede establecerse un sistema de comunicación simbólico entre dos organismos. Boakes y Gaertner (1977) evaluaron el desarrollo de un sistema de comunicación entre palomas; para ello expusieron a parejas de palomas a una cámara de dos compartimientos, en el compartimiento del emisor hubo una

tecla de respuestas que podía iluminarse de rojo o de verde, en tanto que en el compartimiento del receptor hubo dos teclas que sólo podían iluminarse de blanco; una pantalla impidió que el receptor observara el disco del emisor, pero sí podía observar a éste. Cada par de palomas fue expuesto a la siguiente secuencia: un ensayo inició cuando la tecla del emisor se iluminó de rojo o de verde, después de que el emisor respondía, se iluminaron las dos teclas del receptor, si el receptor picaba la tecla correcta ambos sujetos eran reforzados, pero si picaba la tecla incorrecta no se presentaba el reforzador y el ensayo concluía; para dos parejas la regla para recibir reforzador fue: , si verde para el emisor la izquierda es correcta para el receptor; si rojo para el emisor, la derecha es correcta para el receptor y para otro par de sujetos la relación color-posición fue inversa. Posteriormente, se llevaron a cabo tres sesiones de prueba, en las que el receptor fue expuesto al procedimiento en ausencia del emisor; adicionalmente, dos pares de sujetos fueron expuestos a dos sesiones en las que se colocó una pantalla opaca entre los compartimientos. Los resultados de este estudio indican que los emisores respondieron diferencialmente ante cada estímulo y que los observadores siempre ejecutaron por arriba del nivel de azar, la ejecución del receptor dependió de la presencia del emisor y tanto las señales visuales como auditivas provistas por éste fueron importantes. Por lo tanto, Boakes y Gaertner (1977) concluyeron que las palomas desarrollan un sistema de comunicación bajo condiciones de laboratorio y que la conducta del emisor funciona como estímulo discriminativo para el receptor.

Posteriormente, Epstein, Lanza y Skinner (1980) expusieron a un par de pichones a una secuencia más compleja. En el pre-entrenamiento, el emisor fue entrenado inicialmente a relacionar los colores que él veía en una pantalla con los nombres simbólicos de los mismos, es decir, cuando al sujeto se le presentaba en la tecla la pregunta ¿cuál

color?, él tenía que ver el color que se presentaba sobre una pantalla y presionar una de tres teclas, cada tecla tenía el nombre simbólico de uno de los colores, cuando picaba la tecla correcta recibía reforzador; después la proyección del color se hizo sobre un hueco y éste se cubrió con una cortina. Por su parte, el receptor fue entrenado a seleccionar un color en función del nombre simbólico de éste y una vez que lo logró se le requirió que presionara la tecla ¿cuál color?, que seleccionara el color correspondiente al nombre simbólico que se le presentará y concluía el ensayo presionando la tecla "gracias". El pre-entrenamiento estuvo vigente hasta que cada uno de los sujetos realizó su tarea con éxito en el 100% de los ensayos. En las sesiones de comunicación, la secuencia en la que fueron entrenados estuvo conformada por los siguientes pasos: 1) el receptor preguntaba al emisor ¿cuál color?; 2) el emisor introducía la cabeza en el hueco y observaba el color que allí se proyectaba; 3) el emisor picoteaba la tecla con el nombre simbólico del color que había observado; 4) el receptor picoteaba la tecla con el color correspondiente a la señalada por el emisor y 5) el receptor picoteaba la tecla "gracias"; entonces, si la secuencia había sido correcta, ambos sujetos recibían reforzador. La ejecución inicial de las aves en esta secuencia se caracterizó por valores iniciales superiores al nivel de azar y al final del experimento los errores fueron poco frecuentes (Epstein, Lanza y Skinner, 1980).

Delimitación de los procesos de aprendizaje social.

Algunas teorías contemporáneas sobre el aprendizaje conciben a éste como un cambio en la conducta de un organismo que es producido por una experiencia específica ocurrida en un tiempo particular (t_1) y que es demostrado en un tiempo posterior (t_2). Así, el aprendizaje ha sido categorizado con relación al tipo de experiencia que produce el

cambio en el organismo y al tipo de cambio conductual que es observado (Dickinson, 1980; Mackintosh, 1983; Rescorla, 1988; Heyes, 1994).

EXPERIENCIA (t1)	CAMBIO CONDUCTUAL (t2)	PROCESO
Exposición repetida a un estímulo (E1)	Decremento en la probabilidad de respuesta a E1.	Habitación
Exposición repetida a E1	Incremento en la probabilidad de respuesta a E1.	Sensibilización
Exposición repetida a E1	Interferencia para el aprendizaje posterior de una relación entre E1 y otro estímulo E2.	Inhibición latente
Exposición repetida a E1	Facilitación para el aprendizaje posterior de una relación entre E1 y E2.	Aprendizaje perceptual
Exposición repetida a la relación E1-E2	Incremento en la probabilidad de emitir ante E1 una respuesta similar a la elicitada por E2	Condicionamiento clásico
Exposición repetida a la relación E1-E2	Interferencia con el aprendizaje posterior de una relación entre un nuevo estímulo (E3) y E2	Bloqueo
Exposición a la relación E1E3-E2	Decremento en el aprendizaje de la relación E3-E2	Ensombrecimiento
Exposición repetida a la relación respuesta (R)-E	Incremento en la probabilidad de emisión de R	Condicionamiento operante.

Tabla 1.- Esquematiza los procesos de aprendizaje individual que han sido ampliamente evaluados por la psicología experimental.

La mayoría de las situaciones en las que se ha evaluado experimentalmente el proceso de aprendizaje, exponen de manera directa a un organismo a diferentes contingencias ambientales (experiencias) y registran y cuantifican cambios en respuestas discretas, evaluándose así un proceso de aprendizaje individual o asocial como lo llama Heyes (1994). En la Tabla 1 se presenta un resumen de los tipos de experiencia a los que es expuesto el organismo y el tipo de proceso de aprendizaje evaluado.

Así, la exposición de un organismo a un estímulo que se presenta repetidamente en un contexto particular puede producir: 1) que el organismo a través de las exposiciones

responda con menor probabilidad a dicho estímulo, con lo cual se habla de la presencia de un proceso de **habitación**; 2) que a medida que transcurren las exposiciones al estímulo, el organismo responda a él con mayor probabilidad, con lo cual el proceso evaluado es **sensibilización** al estímulo; 3) si la presentación repetida del estímulo interfiere con el aprendizaje posterior de una relación entre éste y otro estímulo, el proceso evaluado se denomina **inhibición latente**; 4) si por el contrario, la exposición repetida al estímulo en cuestión facilita el aprendizaje posterior de la relación entre este estímulo y otro, tendríamos un proceso de **aprendizaje perceptual** (Heyes, 1994).

De igual manera, si la experiencia a la que es expuesto el organismo involucra la relación entre dos estímulos, los procesos a evaluar pueden ser: 1) **condicionamiento clásico**, si la exposición a la relación entre dos estímulos produce un cambio en la conducta del sujeto ante uno de los estímulos; 2) ahora bien, cuando la exposición previa del sujeto a una relación estímulo 1-estímulo 2 (E1-E2) reduce el aprendizaje de una segunda relación E3-E2, el proceso evaluado es conocido como **bloqueo**; 3) si el organismo es expuesto simultáneamente a una relación E1E3-E2 y hay una reducción en el aprendizaje de la relación E3-E2, se habla de un proceso de **ensombrecimiento** (Heyes, 1994).

Finalmente, el organismo puede ser expuesto a relaciones entre su propia conducta y la presentación o retiro de estímulos, de tal manera que se habla de **condicionamiento operante** cuando el cambio en la conducta del sujeto es producto de su exposición a una relación respuesta-estímulo (Heyes, 1994).

Es importante mencionar que la investigación experimental sobre aprendizaje en animales se ha llevado a cabo básicamente a partir de preparaciones experimentales derivadas del condicionamiento clásico y operante (Honig, 1966; Honig & Staddon, 1977). Los hallazgos de este tipo de investigación han permitido identificar que las variables

determinantes para que el aprendizaje tenga lugar son la correlación entre los estímulos del ambiente, o bien entre las respuestas del organismo y los estímulos del ambiente; de tal manera que el aprendizaje es función de la correlación existente entre dos o más estímulos o de la correlación entre las respuestas del organismo y los estímulos que ésta produce en el ambiente. Lo anterior permite hablar de procesos de aprendizaje asociativos (Dickinson, 1980; Mackintosh, 1983).

Por otro lado, los organismos también pueden aprender de manera vicaria, es decir, cuando tienen la oportunidad de ver a otro organismo realizar un patrón de respuestas y producir ciertas consecuencias.

En la literatura contemporánea, el término aprendizaje social se emplea para referir casos en los cuales la interacción entre dos o más organismos facilita la adquisición de un patrón de conducta novedoso; de tal manera que el aprendizaje de un organismo es influido por la observación o interacción con otro organismo o con sus productos (por ejemplo, excavaciones, residuos fecales, material empleado para enterrar objetos, etc). Así, se habla de aprendizaje social cuando un sujeto ha adquirido una conducta a través de un proceso que involucra ambos, el aprendizaje y la interacción social (Nicol y Pope, 1992; Whiten y Ham, 1992; Heyes, 1994; Avital y Jablonka, 1994).

Recientemente, Heyes (1994) propone que el aprendizaje social, al igual que el aprendizaje individual o asocial, puede ser categorizado con base en el tipo de experiencia a que es expuesto el organismo y al cambio conductual que se produce como resultado de esta experiencia. En la Tabla 2 se presentan las diferentes categorías de aprendizaje social; en t1 un sujeto "demostrador" proporciona la experiencia de aprendizaje y en t2 se evalúan los cambios conductuales producidos en el observador.

APRENDIZAJE SOCIAL NO IMITATIVO

EXPERIENCIA (t1)	CAMBIO CONDUCTUAL (t2)	PROCESO
Exposición a un demostrador experto.	El observador se dirige a un lugar específico del contexto experimental.	Realce local.
Exposición a un demostrador experto.	El observador interactúa con un estímulo particular.	Realce de estímulos.
Exposición a un coespecífico.	Emisión de una respuesta típica de la especie que es igual a la del coespecífico.	Contagio
Exposición a un coespecífico.	Emisión de una respuesta que ya forma parte del repertorio del observador.	Facilitación social.
El demostrador expone una relación E-E.	Respuesta de igualación	Condicionamiento observacional.
El demostrador exhibe una respuesta R1.	Emisión de la R1	Copia.

APRENDIZAJE SOCIAL IMITATIVO

El demostrador expone una relación R-E	El observador produce la presentación del mismo E.	Emulación de meta
El demostrador expone una relación R-E	El observador emite la misma R y produce el mismo E	Aprendizaje por observación.

Tabla 2.- Presenta un esquema de las diferentes categorías de aprendizaje social que han sido evaluadas tanto en condiciones de laboratorio como en situaciones semi-naturales.

Heyes (1994) inicia su categorización distinguiendo entre dos grandes instancias de aprendizaje social:

- 1) No imitativo.- Cuando el cambio conductual en el sujeto observador es resultado de que la conducta del demostrador atrajo su atención a un lugar u objeto particular.
- 2) Imitativo.- El cambio conductual en el observador consiste en una respuesta de igualación que es resultado de la observación de una relación positiva entre la respuesta de un demostrador y el subsecuente reforzamiento.

Las categorías de aprendizaje social no imitativo son: 1) sí el observador es expuesto a un demostrador entrenado y ello produce un incremento en la probabilidad de que el observador atienda a una parte específica de la situación, se habla de la presencia de un proceso de **realce local**; 2) sí la exposición al demostrador en t_1 produce que en el observador incremente la probabilidad de interactuar con un estímulo en t_2 , se habla de un proceso de **realce de estímulos**; 3) se habla de un proceso de **contagio** cuando la exposición al demostrador produce una clase de conducta de igualación que es limitada a aquellas respuestas no aprendidas que son típicas de las especies; 4) **facilitación social**, proceso en el que la conducta es influida por la sola presencia de un coespecífico; 5) al subconjunto de aprendizaje estímulo-estímulo en el cual la observación de un demostrador expone al observador a una relación entre estímulos en t_1 y esta exposición evoca una respuesta de igualación en el observador en t_2 se le denomina **condicionamiento observacional**; 6) finalmente, en el proceso de **copia**, sólo se requiere que el demostrador emita una respuesta para que el observador la iguale, tal es el caso de la vocalización en algunas aves (Galef, 1988; Heyes, 1994; Zentall, 1996; Heyes, 1996 a, 1996 b).

Por su parte, las categorías de aprendizaje social imitativo son: 1) cuando el observador reproduce los resultados de la conducta del demostrador antes que la conducta misma, se habla de un proceso de **emulación de la meta**; 2) al subconjunto de aprendizaje respuesta-reforzador en el que la observación de un demostrador expone al observador a una relación respuesta-reforzador en t_1 y esta observación produce un cambio en la conducta del observador en t_2 se le denomina **aprendizaje por observación** (Galef, 1988; Heyes, 1994; Zentall, 1996; Heyes, 1996 a, 1996 b).

A pesar de que la taxonomía previamente descrita parece ser clara en cuanto a la existencia de diferentes procesos de aprendizaje social, los investigadores que actualmente

trabajan en esta área con frecuencia no saben con certeza como la conducta “es transmitida” de un individuo a otro cuando el aprendizaje social tiene lugar en contextos naturales o aún bajo condiciones controladas en el laboratorio; así, a la fecha no se tiene claridad sobre los “mecanismos” de aprendizaje involucrados cuando se evalúa un proceso de aprendizaje social ó sobre cómo las interacciones sociales contribuyen a la difusión o mantenimiento de conductas que juegan un papel importante en la sobrevivencia y reproducción de los animales que viven en libertad (Galef, 1996).

Como es fácil advertir, resulta indispensable el estudio sistemático de las diferentes categorías de aprendizaje social previamente descritas bajo condiciones controladas de laboratorio, de tal manera que puedan identificarse las variables involucradas, el peso relativo que cada una de ellas tiene y que a partir de esta valoración puedan discernirse claramente los mecanismo de aprendizaje involucrados.

Dado que en el presente trabajo se evalúa un proceso de aprendizaje por observación, en el próximo capítulo se reseñará la evidencia experimental sobre esta área.

ESTUDIOS EXPERIMENTALES DE APRENDIZAJE POR OBSERVACIÓN.

En las últimas dos décadas se han publicado un gran número de trabajos sobre aprendizaje social en animales; algunos de ellos son análisis teóricos, otros son estudios en situaciones semi-naturales y otros más, son experimentos realizados bajo condiciones controladas en el laboratorio. Una síntesis de la evidencia de aprendizaje social obtenida en situaciones semi-naturales se presenta en la Tabla 3.

AUTOR	EVIDENCIA
Romanes (1884)	Reportes anecdóticos de respuestas "imitativas" en organismos infrahumanos.
Fisher y Hinde (1949) Hinde y Fisher (1951)	Difusión de la respuesta de abrir botellas de leche en grupos de aves.
Kawai (1963)	Transmisión de la respuesta de lavar papas en tropas de monos.
Norton-Griffits (1967)	Grupos de gaviotas en un habitat abren las ostras para consumir el alimento que se encuentra en su interior golpeándolas contra las rocas; mientras que grupos de gaviotas de otro habitat esperan a que las ostras se abran y extraen el contenido.
Lefebvre (1986)	Difusión de la respuesta de abrir cajas de alimento selladas con papel en palomas que habitan en un parque.
Dolman, Templeton y Lefebvre (1996)	Evaluación directa de diferentes técnicas para la obtención de alimento en diferentes poblaciones de palomas.

Tabla 3.- Presenta de manera resumida la evidencia de aprendizaje social en animales que se ha obtenido en situaciones semi-naturales.

Muchos de los estudios realizados en laboratorio han evaluado los procesos de realce local o de estímulos a través del establecimiento de preferencias o aversiones alimentarias, Galef (1996) y Galef y Giraldeau (2001) presentan un análisis al respecto; otros trabajos han estado encaminados a identificar cuales son las condiciones bajo las

cuales se presenta un proceso de aprendizaje por observación y qué es lo que el sujeto observador aprende, para lo cual se han empleado tanto situaciones apetitivas, en las cuales el sujeto tiene que aprender una respuesta para obtener alimento a partir de observar a otro organismo, como situaciones aversivas, en las que el organismo a través de su demostrador tiene que aprender a evitar ya sea objetos nocivos o posibles predadores.

En este capítulo será presentada la información sobre los estudios de aprendizaje por observación en dos grandes áreas: con situaciones apetitivas y con situaciones aversivas y en cada una de éstas se identificarán las condiciones evaluadas y el posible mecanismo de aprendizaje involucrado.

Aprendizaje por observación en situaciones apetitivas.

Los efectos de la correlación entre la respuesta del modelo y sus consecuencias.

En la década de 1980 se realizaron diferentes estudios en el área de aprendizaje observacional, el factor común en ellos fue la preocupación por identificar cuales son las condiciones que determinan la ocurrencia de aprendizaje por observación y así poder identificar ¿qué aprende el organismo en estas situaciones experimentales?.

Al respecto, Sherry y Galef (1984) realizaron un experimento en el que compararon el papel de la exposición de un grupo de aves observadores a un modelo entrenado en la tarea de perforar los sellos de recipientes alimenticios con relación al papel de la presentación de los recipientes ya perforados sobre la adquisición por parte de los observadores de la respuesta de perforar los sellos. En un grupo (imitación) los observadores vieron que el modelo perforaba y comía; en el grupo realce de estímulos el recipiente ya estaba perforado y en su interior había alimento; en el grupo control los observadores sólo fueron expuestos a los recipientes sellados. Sherry y Galef (1984)

reportan que los observadores de los grupos imitación y realce de estímulos adquirieron la respuesta, en tanto que ningún observador del grupo control lo hizo. Los autores argumentan que en una situación de aprendizaje por observación es suficiente la exposición de los observadores a cambios ambientales en los que está involucrado un congénere (realce de estímulos).

Por otro lado, Palameta y Lefebvre (1985) evaluaron en una situación similar a los siguientes grupos de palomas: 1) sin modelo, los observadores nunca fueron expuestos al modelo; 2) imitación ciega, los observadores vieron al modelo ejecutar la tarea sin ingerir alimento; 3) realce de estímulos, los observadores vieron que el modelo consumió alimento sin realizar la tarea; 4) aprendizaje observacional, el modelo realizó la tarea e ingirió alimento ante los observadores. Los autores reportaron que sólo los observadores del grupo aprendizaje observacional realizaron la tarea, por lo cual concluyen que es necesario que los observadores vean que el modelo emite la respuesta y recibe alimento (reforzador) para que el aprendizaje por observación tenga lugar.

Tratando de dar respuesta a la misma pregunta, Nieto y Cabrera (1994) realizaron un experimento en el cual grupos de palomas observadores fueron expuestos a un modelo entrenado en la respuesta de picotear un trozo de madera pegado a un tapón de hule que sellaba un tubo de ensayo, los picotazos en la madera hacían que el tapón cayera y dependiendo de la manipulación experimental podía presentarse o no alimento. El grupo positivamente correlacionado observó que en el 100% de los ensayos los picotazos del modelo produjeron alimento; el grupo aleatorio observó que en 33% de los ensayos la respuesta producía alimento, en 33% de los ensayos la respuesta no producía alimento y en el 33% restante el modelo recibía alimento sin haber ejecutado la respuesta; el grupo sólo alimento vió que el modelo recibía alimento en todos los ensayos sin haber realizado la

respuesta. Los resultados mostraron que los observadores del grupo correlacionado emitieron la respuesta más rápidamente y en un mayor porcentaje de ensayos que los observadores de los grupos restantes, lo cual indica que el aprendizaje por observación es sensible a la correlación existente entre la conducta del modelo y sus consecuencias.

En otro experimento, Nieto y Cabrera (1994) expusieron a un grupo de palomas observadores a un modelo que realizaba la respuesta de picar la madera y recibía alimento en todos los ensayos (grupo picar-correlacionado); otro grupo fue expuesto a un modelo entrenado en la respuesta de jalar una argolla que pendía de una cadena sostenida del tapón de hule que sella el tubo y recibía alimento en todos los ensayos (grupo jalar-correlacionado); en la prueba, todos los observadores fueron expuestos en la mitad de los ensayos al tubo sellado con la madera y en la mitad restante al tubo sellado con la cadena.

Los datos de este experimento indican que los observadores del grupo picar emitieron en mayor proporción la respuesta de picar y que los observadores del grupo jalar fueron los que presentaron en mayor proporción la respuesta de jalar, aún cuando ambos grupos emitieron los dos tipos de respuesta. Estos datos señalan que la exposición de los observadores a un modelo entrenado en un tipo de respuesta no sólo les facilita la adquisición de la respuesta modelada, sino también hace más probable la emisión de una respuesta diferente.

Adicionalmente, a través de videgrabaciones de las sesiones experimentales se analizó la topografía particular con la cual los observadores emitían ambos tipos de respuesta, observándose que cuando se presentaba la madera los observadores de ambos grupos abrían el tubo picando la madera; mientras que cuando se presentaba la cadena, los observadores del grupo picar respondían picando el tapón de hule hasta que lograban que se desprendiera del tubo; por el contrario, los observadores del grupo jalar sí jalaban la argolla

y así desprendían el tapón. A partir de este análisis sobre las topografías de respuesta mostradas por los observadores de los diferentes grupos, puede resaltarse la importancia del modelamiento en la adquisición de una respuesta, ya que los observadores aún cuando respondían a ambos operandos, lo hacían siguiendo la forma de la respuesta que les había sido modelada.

Lo anterior, por un lado señala la relevancia de la relación respuesta-reforzador en los ensayos de modelamiento y por el otro indica que los observadores aprendieron una relación respuesta-reforzador.

Evaluación explícita de la relación respuesta-reforzador vía procedimientos de dos respuestas.

Con el objetivo primordial de demostrar que los observadores expuestos a situaciones como las previamente descritas están aprendiendo una relación respuesta-reforzador, a partir de su exposición a un modelo entrenado, Heyes y sus colaboradores diseñaron un procedimiento al que denominaron de control bidireccional. En este procedimiento los sujetos pueden mover la palanca de un joystick a la izquierda o a la derecha; para la mitad de las ratas demostradores mover la palanca a la derecha fue correlacionado con la presentación de reforzamiento y para la otra mitad, mover la palanca a la izquierda fue reforzado. Cuando las ratas observadores fueron colocadas en el compartimiento del demostrador movieron la palanca en la misma dirección en la que habían visto que su demostrador lo hacía (Heyes y Dawson, 1990; Heyes, Dawson y Nokes, 1992).

Cuando las ratas observadores fueron evaluadas en una prueba de transferencia en la que la respuesta requerida podía ser la misma o la opuesta a la modelada, Heyes y Dawson

(1990) reportan que las ratas que requieren ejecutar la misma respuesta que su demostrador tienen un porcentaje superior de respuestas correctas que ratas que deben realizar una respuesta diferente a la modelada. Adicionalmente, Heyes, Jaldow, Nokes y Dawson (1994) mostraron que los observadores no ejecutan correctamente cuando no son expuestos a una rata demostrador y sólo son expuestos al movimiento automático del joystick.

Lo anterior permite a Heyes (1994, 1996 b) proponer que sus estudios demuestran la existencia de un proceso de imitación en animales, ya que la imitación requiere que observadores que han observado el uso de una técnica seguida por la ocurrencia de reforzamiento usaran más esa técnica que observadores que han visto a un demostrador usando una técnica diferente.

Por su parte, Zentall también ha tratado de demostrar que los observadores aprenden una relación respuesta-reforzador usando una variación del procedimiento de control bidireccional de Heyes y Dawson (1990), a este procedimiento el autor le ha llamado el método de dos acciones..

En un primer estudio, Zentall, Sutton y Sherburne (1998) entrenaron pichones demostradores a pisar o picar en un pedal para obtener reforzamiento. Los observadores fueron expuestos a un demostrador que realizaba una de las dos respuestas. Los datos de estos autores indican que los observadores mostraron una tendencia significativa a responder al pedal con la misma parte del cuerpo como lo hacía su demostrador.

Resultados similares han sido obtenidos usando como sujetos experimentales a la codorniz japonesa (Akins y Zentall, 1996).

A partir de estos datos, Zentall (1996) propone que la ejecución correcta de los sujetos observadores en el método de dos acciones permite hablar de la presencia de un proceso imitativo, ya que el demostrador no solamente está dirigiendo la atención del

observador al operando en la situación experimental –lo cual significaría que hay un proceso de realce local-, sino que mas bien está señalando cual es la respuesta correcta para producir reforzamiento.

Recientemente Campbell, Heyes y Golsmith (1999) han diseñado un procedimiento al que denominan la prueba dos-objetos/dos-acciones, en la cual los observadores ven a un demostrador que es expuesto a dos cajas, cada uno de diferente color, la respuesta consiste en quitar la tapa de la caja para tener acceso al alimento; a su vez, la tapa puede ser retirada jalando de una gasa o empujando la tapa hacia el interior de la caja.

Este procedimiento fue diseñado en respuesta a evidencia que demuestra que las ratas en el procedimiento de control bidireccional son influenciadas por las señales olfativas depositadas por los demostradores en el operando (Mitchell, Dawson, y Heyes, 1999), lo cual hace factible la presencia de un proceso de realce local en lugar de ó además del aprendizaje de respuestas por observación.

En el experimento de Campbell, Heyes y Goldsmith (1998) los sujetos, starlings, fueron expuestos a una cámara de dos compartimientos, uno para la demostración y prueba y otro para observación. Los demostradores fueron pre-entrenados a: 1) jalar el tapón rojo (n=4); 2) empujar el tapón rojo (n=4); 3) jalar el tapón negro (n=4); empujar el tapón negro (n=4). Cada vez que los demostradores hacían la respuesta correcta podían comer de 1 a 3 gusanos de la caja. Los observadores fueron expuestos a 7 sesiones de observación, una por día, cada sesión finalizó cuando el demostrador había hecho 10 respuestas correctas o habían transcurrido 10 minutos. Cada observador fue evaluado tres veces, inmediatamente después de las sesiones de demostración 5, 6 y 7. Las sesiones de prueba tuvieron una duración de 10 min. Los observadores de demostradores entrenados a responder al rojo, hicieron proporcionalmente más de sus respuestas totales al rojo que los observadores con

demostrador entrenado en negro, efecto significativo sólo en las sesiones de prueba 1 y 3. Observadores de demostradores entrenados a jalar hicieron proporcionalmente más respuestas de jalar que de empujar, efecto significativo en las tres sesiones de prueba.

Con un procedimiento similar, Voelkl y Huber (2000) expusieron a dos grupos de marmotas *Callithrix jacchus* a un demostrador que usa una de dos técnicas alternativas para quitar la tapa de un recipiente de alimento y compararon sus respuestas en la prueba; un grupo de marmotas nunca tuvo la oportunidad de observar un demostrador para controlar factores no sociales y para evaluar la probabilidad de línea base de la respuesta de abrir con la boca; otro grupo control (olfativo), controló el papel potencial de las señales olfativas al permitirle responder a los recipientes que habían abierto los demostradores previamente. Las técnicas fueron jalar la tapa con la mano ó jalarla con la boca.

Los resultados reportados por estos autores indican que los observadores de los grupos experimentales abrieron los recipientes usando la misma técnica de su demostrador y que en el grupo control olfativo no se observó un efecto facilitatorio para la respuesta de abrir con la boca, aún cuando los sujetos interactuaron con los residuos olfativos de sus coespecíficos; en general en los grupos control pocos sujetos abrieron los recipientes y de ellos, la mayoría lo hizo con las manos.

Los experimentos reseñados en esta sección muestran que observadores ingenuos expuestos a un demostrador que ejecuta una de dos respuestas posibles y recibe reforzamiento, muestran la misma respuesta que les fue modelada en una fase posterior de prueba, lo cual según los autores constituye una demostración de que los observadores están aprendiendo a través de su modelo una relación respuesta-reforzador, es decir, están aprendiendo por observación a emitir la respuesta que se correlaciona con la presentación de alimento.

Evaluación de la relación respuesta-reforzador en grupos de observadores.

Sasvári y Hegyi (1998) hipotetizan que las aves son hábiles para distinguir entre forrajeadores exitosos e inexitosos y que prefieren seguir a heteroespecíficos exitosos en un segundo viaje cuando en el primer viaje el coespecífico fue menos exitoso, de tal manera, que si en el segundo viaje los observadores son exitosos para descubrir alimento, entonces el seguir a un heteroespecífico será reforzado. Otra hipótesis de los autores es que especies dominantes y subordinadas se benefician de diferente manera al juntarse en parvadas.

En un estudio previo, (Sasvári, 1992) demostró que en la familia de aves "tit" los great tit son sujetos dominantes para los marsh tit; a su vez, los marsh tit son sujetos dominantes de los blue tit.

Sasvári y Hegyi (1998) consideraron esta información y en su estudio para la comparación entre coespecíficos usaron a los great tit como demostradores coespecíficos dominantes para los marsh tit; a los marsh tit los utilizaron como demostradores coespecíficos dominantes para los blue tit y usaron tree sparrow como un demostradores heteroespecíficos para observadores great tit.

En su experimento, llevado a cabo en una reserva natural de Budapest, los autores delimitaron parcelas separadas entre sí por un kilómetro, en ésta colocaron cajas que podían contener o no semillas de girasol según la condición experimental; así, los observadores podían adquirir uno de cinco tipos de experiencia a partir de su exposición a demostradores: 1) ni el coespecífico ni el heteroespecífico se alimentaron; 2) el coespecífico se alimentó con semillas de girasol y el heteroespecífico no; 3) el heteroespecífico se alimentó con semillas de girasol, pero el coespecífico no; 4) ambos se alimentaron y el observador

recibió su alimento (reforzamiento) cercano al coespecífico; 5) igual al anterior, pero el reforzamiento se presentó cercano al heteroespecífico.

Sasvári y Hegyi (1998) encontraron lo siguiente: 1) Cuando los observadores no tienen oportunidad de distinguir entre forrajeadores exitosos e inexitosos porque ellos no se alimentan, las aves prefieren seguir a un coespecífico. 2) Si el forrajeador exitoso es un coespecífico, los observadores tienden a seguirlo; si el forrajeador exitoso es un heteroespecífico, los observadores eligen seguirlo o no en función de su rango social; así, especies dominantes siguen a coespecíficos subordinados, pero especies subordinadas no siguen a forrajeadores dominantes. 3) El mismo efecto se presenta cuando el reforzador es entregado al observador cerca de un coespecífico o de un heteroespecífico.

Los efectos de la relación respuesta- no reforzador.

Heyes, Jaldow y Dawson (1993) reportan un estudio en el que evaluaron si las ratas extinguen sus respuestas a un joystick cuando son expuestas a un demostrador que ejecutaba respuestas al joystick sin recibir reforzamiento. Previo a la primera prueba los sujetos fueron confinados al aparato ya sea con un coespecífico pasivo (Grupo Nada) o con un demostrador que hacía 50 respuestas no reforzadas ya sea en la misma dirección que había sido reforzada durante el entrenamiento del observador (Grupo Igual) o en la dirección opuesta (Grupo Diferente).

En el día de prueba cada rata en el grupo igual fue colocada en el compartimiento de observación y se le permitió observar a un demostrador jalando el joystick 50 veces sin consecuencias programadas en la dirección en que había sido reforzada durante el pre-entrenamiento del observador. Cuando el demostrador ejecutó su última respuesta, fue retirado del aparato y el observador fue inmediatamente colocado en el compartimiento de

prueba para su primera prueba de extinción, la cual finalizaba cuando habían transcurrido 5 minutos sin que el observador emitiera respuesta; 30 min después inició la segunda prueba, la cual fue diseñada para evaluar recuperación espontánea, se usó el mismo criterio para finalizar esta prueba.

En la prueba 1, el grupo igual hizo menos respuestas previamente reforzadas que el grupo diferente y éste a su vez hizo menos respuestas que el grupo control. En la prueba 2, el grupo igual hizo menos respuestas que el grupo nada, mientras que el grupo diferente realmente no difirió de ninguno de los otros dos grupos.

El grupo igual mostró menos resistencia a la extinción. En un experimento previo, Heyes y Dawson (1990) cuando a las ratas les fue permitido observar al demostrador haciendo respuestas reforzadas, un efecto contrario fue encontrado: observadores que respondieron igual fueron más resistentes a la extinción que observadores que respondieron diferente.

Los autores argumentan que aún cuando uno debe ser cuidadoso al hacer conclusiones de comparaciones entre experimentos, este contraste implica que la observación de respuestas reforzadas y no reforzadas tiene efectos diferentes en la extinción en ratas.

Los resultados de la prueba 2 indican que el grupo igual mostró menos recuperación espontánea que el control, lo cual implica que los miembros de este grupo adquirieron como resultado de una extinción observacional y directa una asociación muy fuerte respuesta-no reforzador, en tanto que los sujetos del grupo nada sólo tuvieron la experiencia directa de extinción.

La observación de repuestas no reforzadas puede reducir la resistencia a la extinción en ratas.

Aprendizaje por observación en situaciones aversivas.

En lo que respecta a conductas de defensa, también se ha observado que individuos ingenuos de varias especies de aves aprenden a reconocer a sus depredadores por observar las respuestas de agolpamiento de sus coespecíficos. Las consecuencias a corto plazo de esta transferencia de información pueden ser la creciente probabilidad de sobrevivencia en encuentros actuales con un depredador no familiar. También puede haber beneficios a largo plazo si los individuos ingenuos llegan a ser condicionados a reconocer al depredador como dañino en futuros encuentros. Individuos condicionados pueden subsecuentemente transmitir la información aprendida a individuos ingenuos (Suboski, Bain, Carty, McQuoid, Seelen y Seifert, 1990).

Los efectos de la correlación estímulo aversivo -respuesta.

Mathis, Chivers y Smith (1996) realizaron un estudio que en primera instancia tuvo como objetivo examinar si los peces de río de cabeza gorda pueden transmitir culturalmente el reconocimiento del olor de un depredador natural, el pez lucio, entre sus coespecíficos. La segunda meta fue determinar si la transmisión cultural de reconocimiento de un depredador también puede ocurrir entre heteroespecíficos, el pez de río de cabeza gorda y peces de arroyo, pues individuos experimentados de ambas especies pueden reconocer al pez lucio como un depredador potencial basándose únicamente en señales químicas, en tanto que individuos ingenuos no pueden hacerlo. Para ambas pruebas, intraespecífica e interespecífica, los autores determinaron: 1) si los individuos ingenuos al pez lucio pueden recibir y responder a la información de individuos experimentados, 2) si los individuos condicionados retienen la respuesta de susto al pez lucio cuando son evaluados solos y 3)

sí los individuos condicionados pueden transmitir la información aprendida a individuos ingenuos.

En el experimento 1a aparearon 15 peces de río ingenuos con 15 con experiencia del pez lucio y 15 peces de río ingenuos con otros 15 ingenuos. En cada ensayo experimental se introdujo en el tanque de los peces agua en la cual habían sido "bañados" los peces lucio. En cada ensayo se calculó el índice pre-estímulo de uso de un refugio y el número de veces que el pez estuvo debajo del refugio dividido por el número total de veces. Durante el post-estímulo también se registró la ocurrencia de dos patrones conductuales adicionales: salpicar (nado rápido aparentemente desorientado) y congelamiento (el pez cae al fondo del tanque y se queda inmóvil por un mínimo de 30 seg).

Los peces de río con experiencia del pez lucio incrementaron significativamente el uso del refugio siguiendo la exposición al agua con olor a pez lucio. Los peces ingenuos apareados con los experimentados también incrementaron significativamente el uso del refugio. Por el contrario, los peces ingenuos apareados con ingenuos no mostraron cambios ante el agua con olor a pez lucio.

El propósito del experimento 1b fue determinar si los peces condicionado al pez lucio del experimento 1a retenían la respuesta de miedo al estímulo químico del pez lucio durante pruebas subsecuentes en la ausencia de su coespecífico experimentado.

Un día después de ser usados en el experimento 1a, los peces condicionados y los pseudo condicionados (expuestos a coespecíficos ingenuos) fueron trasladados a otro tanque y 3 días después fueron evaluados al olor del pez lucio. Los resultados indican que los peces condicionados mantuvieron su respuesta de miedo al olor del pez lucio, mientras que los pseudo condicionados no mostraron cambio.

El propósito del experimento 1c fue determinar si los peces condicionados al pez lucio pueden transmitir esta información aprendida a nuevos peces de río ingenuos.

Así fueron apareados peces ingenuos con peces condicionados y peces ingenuos con peces pseudo condicionados.

Tanto los peces condicionados como los apareados con ellos mostraron un incremento significativo en el uso del refugio en los ensayos experimentales; mientras que los peces pseudo condicionado y sus apareados no mostraron cambios ante el agua con olor a pez lucio.

El propósito del experimento 1d fue evaluar si los peces condicionado en el experimento 1c retenían la respuesta de miedo ante el olor a pez lucio en ausencia de sus coespecíficos. Los resultados indican que la respuesta se mantiene aún después de 4 días.

En el experimento 2a fueron aleatoriamente apareados peces de arroyo con peces de río ingenuos y con experiencia al pez lucio. Adicionalmente a las respuestas registradas en la primera serie de experimentos, ahora se registró también la presencia o ausencia de respuestas alimenticias, aún cuando no hubo alimento en el tanque; se consideró importante registrar esta respuesta porque de aumentar su frecuencia en presencia del olor podría indicar que el pez lucio es considerado un alimento y no un estímulo dañino.

Los peces con experiencia y los peces de arroyo apareados con ellos incrementaron significativamente el uso de su refugio en los ensayos experimentales; en tanto que no hubo cambio significativo en el uso del refugio de los peces ingenuos y sus apareados peces de arroyo. Los peces de río experimentados en el período subsecuente a la presentación del estímulo disminuyeron sus conductas de alimentación e incrementaron el congelamiento y el nado desorientado; sus peces de arroyo apareados mostraron un patrón similar.

El propósito del experimento 2b fue determinar si los peces de arroyo del experimento 2a retenían la respuesta de miedo al estímulo químico del pez lucio en ausencia del pez de río.

Se obtuvo que los peces de arroyo condicionados mantuvieron su respuesta de miedo en ausencia del pez con experiencia; mientras que los peces de arroyo pseudo condicionados no mostraron tal respuesta.

En el experimento 2c los peces de arroyo condicionados y pseudo condicionados fueron apareados con peces de río ingenuos; y se observó que tanto los peces de arroyo condicionados como sus peces de río apareados mostraron un incremento significativo en el uso de su refugio en los ensayos experimentales, mientras que los peces pseudo condicionados y sus peces apareados no mostraron este efecto.

Este estudio demuestra que los observadores emiten una respuesta defensiva (uso del refugio) cuando han visto que un sujeto con experiencia sea un coespecífico o un heteroespecífico realiza esa respuesta en presencia de estímulos que señalan la presencia de un predador, lo cual sugiere que los observadores están siendo sensibles a la relación entre un estímulo aversivo y la respuesta defensiva que emite su demostrador.

Los efectos de la correlación estímulo-respuesta-estímulo aversivo.

White y Galef (1998) en un primer experimento evaluaron si ratas Norway pueden aprender a evitar el contacto con un aguijón nocivo cuando han observado la respuesta de un coespecífico a este objeto.

Las ratas fueron expuestas a cajas transparentes de dos compartimientos. En el compartimiento del demostrador había dos agujones, uno de los cuales proporcionaba una descarga eléctrica cuando el sujeto colocaba su pata en él y el otro era inofensivo. Cuando

el demostrador recibía una descarga, se apagaba el generador de descargas, se dejaba al demostrador en la caja por 10 minutos, al término de los cuales el observador era colocado en el compartimiento del demostrador, se registraba la latencia del observador para hacer contacto con uno de los agujijones por primera vez y el tiempo que pasaba en contacto con alguno de los agujijones en un período de 10 minutos.

Todos los demostradores hicieron contacto con ambos agujijones dentro de los 10 minutos posteriores a su colocación en el aparato. Por su parte, 9 de los 10 observadores que vieron a su modelo enterrando el agujijón nocivo hicieron contacto con el agujijón inactivo antes de hacerlo con el nocivo.

El experimento 2 fue diseñado para evaluar cuál es la posible información que el demostrador transmite al observador: 1) los observadores pudieron aprender a evitar el contacto con el agujijón activo por observar a su demostrador responder a él ó 2) los demostradores que se ocuparon de enterrar defensivamente el agujijón nocivo ocultándolo bajo piezas de madera, pudieron indirectamente ocasionar que al estar oculto el agujijón los observadores no hicieran contacto con él.

Se evaluaron las latencias de los siguientes grupos: a) control, recibió el mismo tratamiento que los sujetos del experimento 1, excepto que una barrera opaca fue colocada entre ambos compartimientos mientras el demostrador era removido del aparato; b) grupo no cubierto, la barrera opaca fue colocada y después de retirar al demostrador, los experimentadores limpiaron las maderas con las que el demostrador ocultó el agujijón activo, de tal manera que cuando el observador fue colocado en el compartimiento del demostrador ambos agujijones estaban disponibles; c) grupo no vista, los observadores no podían ver a sus demostradores respondiendo a los agujijones, pero al llegar al compartimiento del demostrador ellos veían el agujijón nocivo enterrado por el

demostrador; d) grupo ocultamiento del experimentador, para este grupo nunca hubo un demostrador en la caja, a los 10 min de iniciada la sesión se colocó la barrera opaca entre compartimientos y un experimentador enterró aleatoriamente uno de los agujones.

Los observadores de los grupos control, no vista y ocultamiento del experimentador no difirieron entre sí; las latencias para hacer contacto con el agujón nocivo después de hacer contacto con el agujón inactivo de los grupos control y ocultamiento del experimentador difirieron significativamente de aquellos de los observadores asignados al grupo no cubierto.

Las crecientes latencias para contactar el agujón activo pueden ser resultado del ocultamiento físico del agujón causado por el enterramiento defensivo del demostrador, mas que de la relación entre la respuesta del demostrador al agujón y la consecuente descarga eléctrica (White y Galef, 1998).

Por otra parte, Johnston, Burne y Rose (1998) investigaron si un pollo evitará picar un objeto específico después de observar la conducta de un coespecífico. De particular interés fue ver si los pollos que observan a otros pollos picar una perla bañada en una solución fuertemente aversiva (100% methylantranilate) forman una memoria duradera de esta experiencia aversiva o si esta constituye una forma débil de un aprendizaje de evitación pasiva.

Los sujetos fueron pollos de un día de nacidos. Los sujetos del experimento I fueron expuestos a una perla blanca 10 segundos en tres ocasiones a intervalos de 5 minutos. Cinco minutos después un miembro de cada par de pollos (los demostradores) fue expuesto a una perla de color bañada con la sustancia aversiva o con agua destilada por 30 seg; lo cual era visto por el observador, el cual podía ver y escuchar al demostrador y ver y oler la perla desde su compartimiento.

En el experimento 2 un tablero opaco fue colocado en la malla que dividía los compartimientos del demostrador y del observador durante la prueba (Experimento 2A) o en el entrenamiento (Experimento 2B).

En el experimento 1, hubo un efecto significativo del estímulo de entrenamiento para ambos, el demostrador y el observador. Los observadores picaron más a la perla de color cuando ellos habían visto al ave expuesta a la perla bañada en agua que al ave expuesta a la sustancia aversiva.

En el experimento 2A también hubo un efecto significativo del estímulo de entrenamiento tanto para el demostrador como para el observador. Cuando los observadores no vieron al actor en el entrenamiento (Experimento 2B) se observan efectos significativos del tipo de estímulo para el demostrador, pero no para el observador, esto es, los pollos que no vieron al demostrador picar la perla bañada con la sustancia aversiva en el entrenamiento no la evitaron en la prueba.

Estos experimentos muestran que los pollos pueden aprender a evitar picar una perla de color contaminada al observar las respuestas de otro pollo que la pica y muestra una respuesta aversiva. Además, un efecto de memoria relativamente larga (24 horas) de la respuesta aversiva fue mantenido por los observadores. Los pollos que observaron durante el entrenamiento y que no vieron a su compañero durante la prueba mostraron altos niveles de evitación en la prueba, indicando que ellos habían formado una memoria de la experiencia aversiva previamente observada.

Avery (1994) por su parte argumenta que las aves que forrajea en parvadas tienen beneficios sobre los forrajadores solitarios, principalmente por que reducen el tiempo de búsqueda y el riesgo de depredación, además de que forrajadores inexitosos pueden beneficiarse al seguir a individuos exitosos a los sitios de alimentación. El autor menciona

que evidencia experimental previa indica que las aves red-winged black comúnmente se alimentan en parvadas y sus patrones de alimentación pueden ser influenciados por la observación de coespecíficos. También ha sido demostrado que estas aves pueden aprender a evitar alimentos no pladeables, que la evitación de comida puede ser adquirida a través de aprendizaje observacional y que las aversiones al alimento aprendidas son más resistentes a la extinción que las preferencias alimentarias aprendidas (Avery, 1994).

El estudio reportado por Avery (1994) tuvo tres objetivos: 1) evaluar si las aves red-winged black ingenuas encuentran un sitio de forrajeo más rápido cuando aves con experiencia forman parte de la parvada que cuando no; 2) examinar si los sujetos ingenuos evitan el consumo de comida potencialmente dañina cuando sujetos que tienen experiencia con esa comida están en la parvada y 3) detectar si las acciones de individuos ingenuos alimentándose del alimento potencialmente dañino afectan las aversiones aprendidas de sus compañeros de parvada expertos.

El experimento se desarrolló en un aviario, en el cual hubo una fuente de alimento con arroz no tratado y una fuente con arroz tratado con metiocarb, sustancia que produce vómito, ataxia e inmovilización temporal y que confiablemente forma aversiones condicionadas a la comida tratada.

Doce machos ingenuos se habituaron por 3 días, después de los cuales se les permitió explorar el aviario hasta que en tres días consecutivos las 12 aves permanecían en la fuente de arroz no tratado. Entonces 6 aves seleccionadas al azar eran reemplazadas por 6 aves ingenuas. A este nuevo grupo se le habituaba por 3 días y entonces eran expuestos al mismo tratamiento que el grupo anterior. En este punto las 6 aves recién incorporadas y tres de las expertas eran reemplazadas por 9 aves ingenuas, el nuevo grupo se habituaba por 3 días y recibía el tratamiento del primer grupo. Once sujetos fueron reemplazados por aves

ingenuas y entonces el grupo estuvo formado por un sujeto experto y 11 ingenuos. Al final esta parvada se sustituyó por una de 12 elementos ingenuos. Este procedimiento se replicó un total de 3 veces.

En 8 de las 9 parvadas con al menos un sujeto experto el sitio de alimentación explorado el primer día fue el de arroz no tratado. En el segundo día las 9 parvadas eligieron primero el arroz no tratado. Sin excepción, las aves expertas fueron las primeras en dirigirse a la fuente de arroz no tratado en el primer día. En contraste, las parvadas sin aves expertas no localizaron la fuente de arroz no tratado en los primeros 60 minutos de exposición. Esas parvadas encontraron la fuente de arroz no tratado hasta el tercer día.

En este estudio se encontró que la interacción social realza el aprendizaje de lo que deben comer las aves, pero no les ayuda a evitar comida nociva.

Como puede advertirse, en los experimentos descritos en este apartado los demostradores son expuestos a una relación estímulo-respuesta-estímulo aversivo (aguijón-contacto-choque eléctrico, recipientes de alimento-comer-malestar gástrico, etc.); por su parte, los observadores son expuestos indirectamente a esta relación al ver al demostrador bajo estas condiciones experimentales. Cuando los observadores son expuestos al estímulo correlacionado con el estímulo aversivo consistentemente evitan responder a él y si simultáneamente está presente un estímulo alternativo prefieren responder a éste. Lo anterior permite sugerir que los observadores aprenden a través de su demostrador la relación estímulo-respuesta-estímulo aversivo; aún cuando la información no es abundante, no se han realizado tantos controles como en situaciones apetitivas y algunos autores como Galef y White (1998) manifiestan dudas sobre cuáles son las variables que determinan la ejecución de los sujetos en este tipo de experimentos.

Conclusión.

La evidencia experimental reseñada en este capítulo permite identificar que en situaciones de aprendizaje por observación la correlación existente entre las respuestas de un sujeto demostrador y sus consecuencias determinan el que los sujetos observadores adquieran la misma respuesta; de tal manera que los observadores a través de su demostrador aprenden la relación respuesta-reforzador, o bien, la relación estímulo-respuesta-reforzador. Por ello, autores como Galef (1995) y Heyes (1994, 1996 b) han argumentado que la estabilidad de un rasgo conductual aprendido socialmente transmitido depende primariamente del **reforzamiento**.

Heyes (1996 b) sostiene que la difusión y mantenimiento de una conducta en una población depende de la fidelidad con la cual la conducta es transmitida entre individuos, la longevidad de la conducta en un individuo y la fecundidad de la conducta, la probabilidad de que el individuo le transmita el rasgo a otros dependen del grado al cual el rasgo es reforzado, entonces la estabilidad del rasgo y su permanencia en una población como una tradición dependen sólo de la estabilidad del ambiente.

La postura de Heyes (1996 b) consiste en adherirse a la definición de imitación de Thorndike, la definición científica más vieja, y reconocer que los fenómenos de aprendizaje social que ésta circunscribe son de interés debido a que probablemente son mediados por procesos psicológicos complejos.

Por su parte, Zentall (1996) propone que la imitación puede ser vista como una variedad de condicionamiento instrumental y que puede ser definida por exclusión usando procedimientos de control no imitativos.

DELIMITACION DEL PROBLEMA DE ESTUDIO.

La información expuesta en los capítulos previos permite identificar algunos aspectos interesantes acerca del estudio del aprendizaje social en animales, tales como:

1. El término aprendizaje social agrupa un conjunto de procesos en los cuales la interacción social entre dos o más organismos constituye una parte fundamental de la experiencia de aprendizaje.
2. Los diferentes procesos de aprendizaje social a su vez pueden ser de carácter no imitativo o imitativo. Se habla de aprendizaje social no imitativo, cuando la conducta de uno de los organismos y/o sus productos dirigen la atención de otro(s) organismo(s) a sitios particulares del ambiente o a estímulos específicos. Por su parte, el aprendizaje social imitativo requiere que un organismo a través de su ejecución exponga a otro(s) a una relación positiva entre sus respuestas y la consecuente presentación de reforzamiento.
3. En la actualidad, aún existe confusión sobre la definición de algunos procesos de aprendizaje social; también resulta difícil a un nivel experimental delimitar los diferentes procesos, de tal manera que algunas situaciones experimentales permiten la presencia de más de un proceso de aprendizaje social a la vez.
4. Asimismo, existe poca claridad sobre el papel que tienen las variables involucradas y sobre el posible mecanismo que subyace a los diferentes procesos.
5. Las investigaciones realizadas en situaciones en las cuales un sujeto observador es expuesto de manera individual a un demostrador entrenado en una tarea simple y/o

discriminada han encontrado que este tipo de aprendizaje es sensible a las mismas variables que determinan el aprendizaje asociativo (la correlación entre estímulos y entre estímulos y respuestas).

6. Las investigaciones que involucran a un grupo de sujetos observadores que son expuestos de manera simultánea a un demostrador experto en una tarea algunas veces se han realizado en situaciones semi-naturales y son pocos los trabajos realizados bajo condiciones de laboratorio controladas que explícitamente evalúan el proceso de aprendizaje social bajo estas situaciones.
7. Las investigaciones llevadas a cabo en situaciones semi-naturales, dado que adolecen de un control estricto no son concluyentes respecto a las variables involucradas cuando se estudia un proceso de aprendizaje social, ni respecto al desarrollo mismo del proceso estudiado. Por ejemplo, Lefebvre (1995) argumenta que en sus trabajos Fiher y Hinde (1949) y Hinde y Fisher (1951) propusieron que la respuesta de abrir los sellos de botellas de leche inició con un grupo de aves en el sur de Inglaterra y que de allí se difundió hacia el norte de la isla; después de realizar varios análisis estadísticos y de evaluar en mapas como podría haberse extendido este patrón de respuestas a lo largo de la isla británica, Lefebvre (1995) propone que la re-evaluación de los datos de Fisher y Hinde favorece la noción de orígenes múltiples e independientes, sugiriendo una combinación de efectos sociales directos e indirectos aunados a posibles fenómenos no sociales.
8. En las investigaciones de laboratorio en las que hay un modelo y un grupo de observadores no ha sido posible identificar cuales variables pueden ser las responsables de que el aprendizaje social tenga lugar, de tal manera que como ya se señaló, los datos

obtenidos pueden estar en función de diferentes variables. Dado lo anterior, tampoco se tiene claridad sobre el posible mecanismo de aprendizaje involucrado.

En vista de lo expuesto hasta este momento, resulta claro que el estudio del aprendizaje social en animales por derecho propio merece ser estudiado a un nivel experimental y ser contemplado por las teorías contemporáneas del aprendizaje.

Así, la presente investigación tiene como objetivo general evaluar sistemáticamente el efecto de variables tales como: 1) la distancia espacial entre los estímulos, 2) la magnitud de reforzamiento asociada a diferentes estímulos y 3) el grado de dificultad de la respuesta también asociado a diferentes estímulos, sobre la adquisición de una respuesta novedosa en grupos de observadores ingenuos expuestos a una situación controlada de laboratorio en la cual tienen la oportunidad de ver la ejecución de un demostrador entrenado. A partir de esta evaluación se pretende identificar el mecanismo a través del cual se difunden una o varias respuestas novedosas entre los miembros de un grupo de palomas.

Para lograr el objetivo general se proponen los siguientes experimentos:

1. El experimento I fue diseñado para evaluar el efecto de variar la distancia espacial entre los depósitos de alimento sobre la adquisición de la respuesta de perforar los sellos de papel que cubren dichos depósitos en grupos de observadores ingenuos que fueron expuestos simultáneamente a un demostrador entrenado en tal respuesta. Adicionalmente, se intentó identificar la dinámica que se establece en el grupo de sujetos bajo esta situación experimental, para lo cual fueron registrados patrones de respuesta colaterales tanto en el demostrador como en los observadores y se evaluó si esta dinámica es sensible a cambios en la variable manipulada. Se consideró relevante realizar esta manipulación experimental, ya que una mayor o menor distancia entre los

estímulos por una parte puede afectar la experiencia de observación y por otra puede constituirse en una variable que equipare diferentes distribuciones de fuentes de alimento en situaciones naturales de búsqueda de alimento.

2. El experimento II evaluó en una situación experimental de discriminación el efecto de variar la magnitud de reforzamiento en función de la presencia de diferentes estímulos sobre la adquisición de la respuesta modelada, sobre la ejecución discriminada de los observadores a los distintos estímulos y sobre la emisión de los patrones colaterales de respuesta evaluados. Se seleccionó esta variable porque en situaciones de condicionamiento operante ha resultado ser crucial y porque a través de su manipulación las respuestas modeladas pueden adquirir mayor o menor valor en presencia de un estímulo particular y los datos obtenidos van a permitir detectar si el aprendizaje social de respuestas novedosas en un grupo de sujetos ocurre predominantemente cuando las respuestas tienen un valor recompensante superior.
3. El experimento III evaluó en una situación experimental de discriminación, el efecto de variar la dificultad de la respuesta (añadiendo capas de papel al sello) en función de la presencia de diferentes estímulos sobre la adquisición de la respuesta modelada, sobre la ejecución discriminada de los observadores ante los estímulos presentados y sobre la emisión de los patrones de respuesta colaterales. Se consideró importante llevar a cabo esta manipulación experimental porque los datos obtenidos van a permitir identificar si el proceso de aprendizaje social en grupos animales es función de que a través de la ejecución del demostrador se exhiba que la respuesta modelada va a correlacionarse de manera óptima con la subsecuente presentación del reforzador.

EXPERIMENTO 1

Los experimentos realizados sobre aprendizaje social en animales en las dos últimas décadas y cuyos datos demuestran que en una situación experimental de aprendizaje por observación, la adquisición de la respuesta modelada por parte de los aprendices es función de la correlación existente entre las respuestas del modelo y la consecuente presentación del reforzador, han estudiado el proceso de aprendizaje por observación en situaciones en las cuales un observador ingenuo es expuesto a un modelo entrenado en la respuesta a evaluar. Por ejemplo:

Nieto y Cabrera (1994) han demostrado que la correlación respuesta-reforzador es un determinante importante del aprendizaje por observación. En un primer experimento, palomas observadores fueron expuestas a la ejecución de un modelo entrenado cuyas respuestas producían la presentación de alimento bajo las siguientes condiciones: a) en el 100% de los ensayos; b) en el 33% de los ensayos y c) el modelo recibía alimento sin ejecutar la respuesta. Los observadores del grupo que vio una correlación al 100% entre las respuestas del modelo y la presentación del reforzador fueron los que realizaron la respuesta modelada más rápidamente y en mayor proporción.

En un segundo experimento, Nieto y Cabrera (1994) expusieron a palomas observadores a una de dos condiciones: a) la respuesta de picar una madera pegada al tapón de un tubo de ensayo invertido producía alimento ó b) la respuesta de jalar una argolla pegada al tapón del tubo producía alimento. En la prueba todos los observadores fueron expuestos en la mitad de los ensayos a la madera y en la otra mitad a la argolla; los

observadores emitieron ambos tipos de respuesta, aunque hicieron en mayor proporción la que habían visto realizar a su demostrador en la fase de modelamiento. A través de videograbaciones de las sesiones experimentales se identificó que cuando la respuesta requerida era picar ambos grupos respondían picando la madera, mientras que cuando la respuesta requerida era jalar, los observadores del grupo picar respondieron picando la base del tapón, en tanto que los observadores del grupo jalar respondían jalando la argolla; de tal manera que los observadores aún cuando respondieron a ambos operandos, lo hicieron siguiendo la forma de la respuesta que les había sido modelada.

Lo anterior, por un lado señala la relevancia de la correlación respuesta-reforzador en los ensayos de modelamiento y por el otro, indica que los observadores aprendieron una relación respuesta-reforzador.

Otros autores han investigado el papel del aprendizaje social de estrategias conductuales para la explotación de recursos alimenticios. Una de las variables más importantes para la formación de grupos animales es la abundancia o escases de recursos, la cual es determinada por su distribución espacial y temporal. Se sabe que la disponibilidad de recursos influye sobre la formación y tamaño de los grupos y también tiene efectos sobre las estrategias de defensa de predadores, selección de parejas, selección de nidos para criar a la descendencia e incluso la selección de habitats (Pulliam y Caraco, 1984). Es decir, existen factores ambientales que favorecen el establecimiento de grupos, ya que el individuo que pertenezca a un grupo obtendrá ventajas y reducirá costos con relación a un individuo aislado. Así, las decisiones de un individuo van a ser función del costo/beneficio que para él tenga jugar un papel particular dentro del grupo (Maynard Smith, 1979).

Giraldeau y Lefebvre (1986) describen que cuando las palomas son expuestas por grupo a una situación de laboratorio en la que tienen que emplear una técnica particular para obtener alimento, desarrollan un sistema de productores y parásitos; esto es, pocos sujetos del grupo ejecutan la técnica de búsqueda y obtención de alimento, mientras que la mayor parte de los sujetos sólo consume el alimento producido por los primeros. Asimismo, los autores reportan que los roles productor-parásito no son fijos en un mismo grupo, es decir, los sujetos parásitos pueden funcionar como productores cuando los productores originales son retirados del grupo, o bien, cuando la técnica requerida para la obtención de alimento cambia.

Con base en esta información Giraldeau y Lefebvre (1987) llevaron a cabo una serie de experimentos cuyo objetivo fue investigar si el parasitismo interfiere en la adquisición por observación de respuestas novedosas en grupos de palomas. Ellos diseñaron una situación en la cual en un aviario había una hilera de tubos de ensayo sellados por un tapón de hule, el cual tenía pegada una madera que al ser repetidamente picoteada producía que el tapón y el alimento contenido en algunos tubos cayeran al piso y pudieran ser consumidos tanto por el productor (el sujeto que abría el tubo) como por los parásitos (palomas que sólo consumen el alimento cuando éste ya está en el piso). En primera instancia, Giraldeau y Lefebvre (1987) demostraron que sólo 2 sujetos funcionaron como productores y 14 como parásitos; cuando los autores retiraron a los productores del aviario, identificaron que un nuevo sujeto fungió como productor y el resto continuaron desempeñándose como parásitos; adicionalmente, descubrieron que los parásitos normalmente siguen a los productores. En un segundo experimento, Giraldeau y Lefebvre (1987) expusieron de manera individual a palomas observadores con un demostrador entrenado, también mostraron que un observador no aprende una técnica novedosa de búsqueda de alimento

cuando las condiciones experimentales le permiten consumir el alimento que un congénere experto ha producido, empleando dicha técnica.

En otra serie de experimentos, estos autores exponen a un sujeto observador a sesiones de modelamiento en las cuales además del modelo están presentes otros sujetos llamados "mirones", los cuales están presentes en la situación experimental pero nunca tienen oportunidad de emitir la respuesta en cuestión; los autores reportan que a mayor número de mirones, menor es la ejecución de los observadores. Por el contrario, si los observadores son expuestos a más de un modelo experto, el aprendizaje por observación se facilita (Lefebvre y Giraldeau, 1994).

Desde la perspectiva de la teoría de juegos, Giraldeau y sus colaboradores proponen que en situaciones de forrajeo los integrantes de un grupo animal toman decisiones como las siguientes: a) forrajear en grupo; b) hacerlo individualmente; c) si deciden forrajear en grupo entonces deben tomar una nueva decisión que es la de jugar un papel de productores, uno de parásitos o el de oportunistas (sujetos que realizan la misma técnica del productor casi al mismo tiempo, de tal manera que consumen el alimento producido por ellos y por otro productor). Ahora bien, la decisión tomada por los miembros de un grupo va a depender del costo/beneficio que cada una de ellas ofrezca en una situación particular (Vickery, Giraldeau, Templeton, Kramer y Chapman, 1991; Valone y Giraldeau, 1993; Templeton y Giraldeau, 1995; Giraldeau, 1997a ; Giraldeau, 1997b).

El costo/beneficio que tiene jugar uno de los papeles previamente mencionados puede depender del número de integrantes del grupo, de la proporción de productores dentro del grupo, de la proporción de parásitos, de la disponibilidad de fuentes de alimento y las características de éstas entre otras (Giraldeau, 1997 a y b).

La conducta de forrajeo en grupos animales también ha sido estudiada desde el análisis experimental de la conducta, ya que como lo señalan Dallery y Baum (1991) en estudios de laboratorio sobre aprendizaje y elección, en los cuales la conducta operante es reforzada con alimento, puede decirse que los animales “forrajean” por alimento.

La teoría del forrajeo óptimo predice que los animales, como un resultado de la selección natural, colectaran alimento de manera que maximizen su tasa neta de consumo de alimento (Schoener, 1987).

Las situaciones experimentales operantes basadas en la teoría del forrajeo óptimo simulan la situación de forrajeo usando tres componentes del programa: 1) un estado de búsqueda; 2) un estado de elección y 3) un estado de manipulación (Abarca y Fantino, 1982, Lea, 1979). En los procedimientos de estos autores, el sujeto debe cubrir un programa inicial (por ejemplo: un IF, lo cual le permite acceder a una situación de elección en el cual es expuesto a dos teclas de diferente color, una respuesta a una de estas teclas dirige al estado de manipulación; éste a su vez dirige al alimento sí el sujeto cubre con el programa asignado a la tecla que eligió; los colores de las teclas representan una presa rica o una presa pobre, dependiendo de valor del programa (por ejemplo: IF 5sec vs IF 20 sec).

Las situaciones operantes que utilizan programas de intervalo fueron criticadas bajo el argumento de que el encuentro con una presa no depende sólo del paso del tiempo, sino del esfuerzo del forrajeador. De acuerdo a esto, algunos experimentos han usado programas de razón para simular búsqueda y manipulación (Cheney, Bonem y Bonem, 1985; Hanson, 1987; Hanson y Green, 1989 a, 1989 b).

Sí un recurso se agota conforme es explotado, entonces la explotación continua llega a requerir mayor esfuerzo, lo cual ha llevado a varios autores a usar programas de

razón progresiva (Cheney, Bonem y Bonem, 1985; Hanson, 1987; Hanson y Green, 1989 a, 1989b).

Dallery y Baum (1991) realizaron un experimento en el que compararon los efectos de variar el esfuerzo de trabajo en dos situaciones: una cámara operante estándar y un aparato de forrajeo que simula una parcela sobre el cual pequeñas presas –bolitas de alimento- están esparcidas. Las ratas fueron expuestas a pares de sesiones, una en la cámara y otra en la parcela; las sesiones en la parcela terminaron cuando el sujeto había comido el 60% del alimento disponible; el número total de bolitas de alimento obtenibles en la cámara fue igual al número de bolitas en la parcela. Los resultados indican que las ratas pasaron todo su tiempo buscando y manipulando el alimento en la parcela o presionando la palanca y manipulando el alimento en la cámara. Estos datos permiten sugerir que el programa adecuado para simular una parcela fue un programa simple de razón al azar, más que un programa progresivo.

Roberts (1993) realizó un estudio a la luz del modelo de forrajeo estocástico, el cual plantea que el número óptimo de visitas a parcelas vacías decrementa como la probabilidad de comida en los alimentadores de parcelas atractivas incrementa. Para evaluar lo anterior, el autor manipuló diferentes niveles de densidad de la parcela.

Cuatro palomas fueron expuestas a una situación en la cual dos teclas laterales representaban dos parcelas diferentes y la tecla central actuaba como tecla de viaje. En cada parcela el sujeto podía completar 16 programas sucesivos RF 10. El sujeto podía dejar una parcela al cubrir con un programa RF (tiempo de viaje) en la tecla central, con lo cual se apagaba la tecla previamente encendida y se iluminaba la tecla lateral alternativa.

En el experimento I, fue examinada la conducta de dejar una parcela cuando la densidad de las parcelas atractivas fue mantenida constante a 25%, es decir, 4

alimentadores aleatoriamente seleccionado presentaban alimento, y se varió el requisito para viajar a una nueva parcela, de tal manera que los sujetos fueron expuestos en diferente orden a programas RF 10, RF 30 y RF 60 en la tecla central. Los resultados muestran que todas las aves incrementaron el número medio de alimentadores visitados conforme incremento el tiempo de viaje. La conducta de los pichones de dejar una parcela, definida como cambiar de una tecla lateral a otra, fue controlada fuertemente por el tiempo de viaje, lo cual concuerda con la propuesta cualitativa de Lima (1984), pero en términos cuantitativos, los sujetos visitaron más parcelas vacías de las que deberían para no gastar más energía de la obtenida.

En el experimento 2, fueron evaluadas las predicciones del modelo estocástico cuando los mismos sujetos fueron expuestos en diferente orden a cuatro niveles de densidad de la parcela: 25, 50, 75 y 100%; el tiempo de viaje en la tecla central se mantuvo constante en RF 30. Una predicción ordinal del modelo es que los sujetos dejaran una parcela vacía tan pronto como aumente la densidad de las parcelas atractivas. Los resultados indican que los sujetos visitaron todos los alimentadores disponibles en las parcelas atractivas y que el número medio de alimentadores vacíos visitados decreció en función de un aumento en la densidad de las parcelas atractivas. Nuevamente los datos fueron consistentes con la predicción de Lima (1984) en términos cualitativos, pero cuantitativamente, los sujetos visitaron más parcelas vacías de las predichas por el modelo.

En el experimento 3, los mismos sujetos fueron expuestos a una densidad de 37.5% en las parcelas atractivas y a un tiempo de viaje de acuerdo a un RF 40; la variable manipulada fue la introducción de una demora corta o grande antes de que el sujeto tuviera su primer encuentro con una parcela atractiva. En las sesiones con una demora corta, un alimentador atractivo podía ser encontrado después de cero o de un encuentro con una

parcela vacía; en las sesiones con demora grande el primer alimentador atractivo fue encontrado hasta después del encuentro con 4 u 8 alimentadores vacíos. Dos sujetos fueron expuestos a la secuencia corta-grande-corta y dos a grande-corta-grande. Los pichones visitaron casi todos los alimentadores atractivos en ambos tipos de demora, mientras que las visitas a alimentadores en las parcelas vacías fueron fuertemente controlados por el valor de la demora, visitando más parcelas vacías en demoras grandes.

En otro estudio, Baum y Karft (1998) evalúan el efecto de la competencia, de imponer un viaje, de variar la cantidad y de variar la distribución de alimento sobre el forrajeo de un grupo de palomas.

Este trabajo estuvo basado en lo propuesto por la teoría de la distribución libre ideal, la cual expresa que los individuos tienden a optimizar el consumo de energía por ir a o estacionarse en una parcela en la que ellos logran la ganancia neta más alta.

La tasa de captura individual promedio (r^*) depende de la cantidad o densidad de los recursos disponibles (A) y el número de forrajeadores presente (N).

$$r^* = f(A, N)$$

Cuando los organismos forrajean en grupo y hay más de una parcela, la ganancia que obtenga un individuo va a ser función de la cantidad de alimento en una parcela y del número de individuos que lo visiten.

$$A_1/N_1 = A_2/N_2$$

Donde A_1 y A_2 son los recursos disponibles en las parcelas 1 y 2 y N_1 y N_2 son los números de predadores en las parcelas 1 y 2.

Así, el número relativo de predadores en las dos parcelas iguala las disponibilidades relativas de recursos en ellas; esto simula una ecuación de igualación individual que describe una elección de grupo.

$$N1/N2 = A1/A2$$

En la siguiente ecuación, el parámetro b contabiliza la tendencia para las características de la fuente de alimentación que afecta la elección, pero que permanece invariante como la tasa de obtención de alimento cambia. El parámetro s contabiliza la sensibilidad para las características de las fuentes de alimento que pueden cambiar con las tasas de alimentación, tales como la discriminabilidad o costos de alimentación. Cuando tales factores aumentan la atraktividad de una alta tasa de alimentación sobre una más baja, ellas dirigen a sobre igualdad (s mayor que 1.0); cuando ellas disminuyen la atraktividad de una tasa alta relativa a una tasa más baja, ellas dirigen a subigualación (s menor que 1.0) (Baum, 1974,1982). Ha sido más común encontrar subigualación (Baum, 1979).

$$\log (B1/B2) = s \log (r1/r2) + \log b$$

Una ecuación para **igualación de grupo** paralela a la ecuación previa. $1/m$ sustituye a s , y expresa que la sensibilidad varía inversamente con el grado al cual los predadores en una parcela interfieren con otro que forrajea, m representa el grado de interferencia (Gray, 1994; Sutherland, 1983; Tregenza, 1994; Tregenza, Parker y Thompson, 1996). Cuando tal interferencia ocurre, ésta variaría con el número de predadores, afectando la tasa de captura individual promedio obtenida (ecuación 1).

$$\text{Log} (N1/N2) = 1/m \log (A1/A2) + \log b$$

La relación de igualación de grupo expresa la relación de igualación en términos de recursos obtenidos. Es una función de retroalimentación del reforzamiento y es considerada una propiedad del ambiente, mientras que la relación de igualación es considerada una propiedad del organismo (Baum, 1973, 1989).

Varios autores han enfatizado una distinción entre dos tipos de parcelas: a) aquellas en las cuales la presa aparece de vez en vez a una cierta tasa (tasa de entrada continua) y los predadores deben esperar para capturarla; b) aquellas en las cuales la abundancia de la presa existe sobre el área (una cosecha estándar) y los predadores deben buscar la presa para capturarla.

Para manipular experimentalmente la interferencia debe variarse el número de forrajeadores, sobre la suposición de que densidades superiores de forrajeadores incrementarían sus interacciones. Gillis y Kramer (1987) variando el número de sujetos en grupos de zebrafish encontraron una leve sobreigualación cuando la densidad fue baja y más y más subigualación conforme la densidad de forrajeadores incrementó. También puede manipularse interferencia variando el tamaño de las parcelas, dejando constante el número de forrajeadores.

En este estudio Baum y Karft (1998) usaron tazones, bateas y áreas como parcelas, en el entendido de que la competencia debe ser mayor en tazones, menor en bateas y mínima en las áreas. Intentaron ganar evidencia sobre los mecanismos por los cuales una parvada de palomas se distribuye entre dos parcelas de entrada continua. Las diferentes parcelas permitirán determinar si la sensibilidad decrementará como el tamaño de la parcela decrementa. Para examinar el papel del cambio, el viaje también fue variado, para determinar si incrementando el viaje bajaría la frecuencia de cambio e incrementaría la sensibilidad. Para probar la posibilidad de que un pichón en una parcela compare simultáneamente lo que hay en esta parcela y lo que hay en otra, fue usada una barrera en una condición.

Una parvada promedio de 30 pichones White Carneaux y Silver King (rango de 20 a 32 sujetos, en tres años de duración del experimento) fue expuesta a tres tipos de parcelas:

a) áreas consistentes en piezas de alfombra de 1.2 m², rodeada en tres de sus paredes por tableros de 2 x 4; en la fase A1 las áreas estuvieron separadas por 1.2, lo cual requería un viaje; b) las bateas fueron piezas de plástico blancas por dentro y tuvieron 15 cm de ancho, 15 cm de profundidad y 1.2 m de largo, fueron colocadas al este y oeste del gallinero separadas por 1.2 m; c) los tazones fueron alimentadores de plástico azul con 15 cm de diámetro interior y 10 cm de profundidad, fueron colocados al este y oeste del gallinero y separados por 1.2 m. La presa consistió en chícharos verdes secos.

Los programas consistieron de intervalos presentados en un orden irregular. Los intervalos promediaron 7.5 seg (8 chícharos por minuto); 15 seg (4 chícharos por minuto) ó 30 seg (2 chícharos por minuto). Los sujetos fueron expuestos a las siguientes fases:

A1) áreas separadas, baja competencia con viaje.- 4 chícharos por minuto fueron apareados con 8 chícharos por minuto y 2 chícharos por minuto fueron apareados con 8 chícharos por minuto. B1) Bateas, competencia moderada con viaje. C1) Tazones, competencia alta con viaje. A2) Áreas adyacentes, baja competencia sin viaje. A3) Áreas adyacentes, baja competencia con una barrera visual.

En las áreas un pichón fue contabilizado como forrajeador sí tenía dos patas en la alfombra; en las bateas o tazones sí su cuerpo estaba orientado hacia la batea o tazón o medio cuerpo dentro.

En todos los casos hubo una subigualación considerable. Parece no haber relación entre la razón del pichón y la tasa total de presentación de alimento. En la fase A2 hubo poca tendencia, pero considerable subigualación; una comparación con la fase A1 sugiere que el requerir un viaje de 1.2 m pudo haber incrementado la sensibilidad de la distribución de la parvada. Las inclinaciones fueron .58 para áreas adyacentes y .76 para áreas con viaje, diferencia estadísticamente significativa.

La elección de grupo puede surgir simplemente de las elecciones individuales de los pichones, si cada individuo se comporta como se comporta el grupo. Entonces la ejecución del grupo sería un promedio de ejecuciones individuales similares.

La preferencia fue calculada de la proporción de veces que el pichón fue visto en la parcela rica restada al número total de veces que fue visto en la parcela rica y en la parcela pobre. La probabilidad de cambio fue calculada al dividir el número de veces que el pichón fue visto en una parcela diferente de uno en el cual fue visto previamente por el número total de veces que fue visto menos uno. Hubo sólo una débil tendencia para la más alta participación de aves encontradas en la parcela rica. La tendencia fue más alta en las áreas separadas con una razón de recursos 4:1, pero estuvo ausente en las áreas separadas a una razón de recursos 2:1.

La competencia varió inversamente con el tamaño de las parcelas y tuvo el efecto predicho de bajar la sensibilidad de la parvada a la distribución de los recursos. La sensibilidad con los tazones cayó sustancialmente por debajo de la sensibilidad con las bateas o con las áreas.

La creciente sensibilidad debida al viaje puede resultar de una frecuencia decreciente de cambio.

Muchos pichones se estacionaron en las parcelas pobres y pocos en las parcelas ricas. La distribución de la parvada fue estrictamente determinada por la razón de las tasas de entrada de las dos parcelas. A la tasa más baja de alimento, mayor número de forrajeadores estuvieron alejados y a tasa más alta de alimento, más forrajeadores tendieron a agruparse en la fuente.

La competencia amortigua la distribución de grupo reflejada en la subigualación, la cual probablemente resulte de interferencia de cambio más que de alguna forma de interferencia dentro de las parcelas.

También bajo los supuestos de la teoría de la distribución libre ideal, Delestrade (1999) realizó un estudio en el que varió experimentalmente la cantidad y distribución de alimento en el ambiente natural de una especie social para probar las siguientes predicciones: 1) la eficiencia del forrajeo individual decrementará cuando la competencia incremente y la competencia reducirá la eficiencia de los sujetos subordinados más que la de los dominantes; 2) el tamaño de la parvada que forrajea no necesariamente decrementa cuando la cantidad de comida y el número de parcelas decrementa y 3) los subordinados no dejarán la parvada cuando la competencia con los dominantes incremente aun cuando lo hagan menos bien.

La autora plantea que muchas especies de aves forrajean en grupo, especialmente cuando el alimento es escaso (Pulliam y Caraco, 1984). Se sabe que el forrajeo en parvada mejora la localización del alimento, reduce el riesgo de depredación e incrementa el consumo de alimento; sin embargo, también puede dirigir a una creciente competencia intraespecífica, particularmente cuando el alimento es limitado. (Milinski y Parker, 1991)

En su experimento, Delestrade (1999) evaluó parvadas de choughs alpinos viviendo en libertad de enero a abril de 1992 y de noviembre de 1992 a abril de 1993. Dos de los grupos estudiados regularmente frecuentaban el sitio de estudio (residentes), un tercer grupo sólo lo hacía ocasionalmente (visitantes).

La autora proporcionó cantidades variables de manzanas (2, 4, 20 kg), que es un alimento naturalmente consumido por los sujetos, a varias densidades, es decir, a un número de parcelas distribuidas (1, 6, 12). La cantidad fue igualmente distribuida en cada

ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA

parcela. La cantidad de comida y el número de parcelas fueron seleccionadas al azar para cada ensayo y sólo se llevó a cabo un ensayo por día. Los ensayos fueron usualmente conducidos en carreras de 6 días sucesivos, con tres semanas de separación durante dos estaciones de invierno. La comida fue distribuida justo antes del amanecer y cada ensayo terminó hasta que las aves dejaran el área o la comida se terminara.

El número máximo de aves que visitaron el sitio experimental incrementó con la cantidad de alimento, pero no fue afectado por la distribución de alimento. La proporción de aves que no interactúan con otras no fue afectada por la variación en la cantidad de alimento, el número de parcelas o el tamaño de la parvada. La proporción de aves forrajeadoras que no tuvo acceso a la comida fue afectada por la cantidad de alimento y el tamaño de la parvada, pero no por el número de parcelas. Tanto las hembras como los machos trataron de ganar acceso al alimento, independientemente de que en estas aves las hembras son dominadas por los machos.

Cuando la competencia fue baja, es decir cuando las aves pasaban por el sitio aleatoriamente, todos los sujetos tuvieron acceso al alimento sin interacciones entre individuos, aún cuando sólo estuviera disponible 1 kg de alimento.

Con items de comida grandes (manzanas) distribuidos en parcelas, interacciones agonísticas aparecieron entre los miembros de las parvadas y sólo algunas de las aves forrajeadoras tuvieron acceso al alimento. Así, la competencia fue incrementada experimentalmente a través de variaciones en la cantidad o distribución de alimento.

La eficiencia individual de forrajeo medida como la proporción de forrajeadores que tienen acceso a la comida y como tasa de picoteo, decrementó con la cantidad de alimento, lo cual fue el principal factor contabilizado para variaciones en la eficiencia de forrajeo.

Los datos obtenidos por Delestrade (1999) son congruentes con lo propuesto por la teoría de la distribución libre ideal, en el sentido de que la distribución de organismos entre fuentes de alimento iguala a la distribución de las fuentes (Fretwell y Lucas, 1970).

Por otra parte, Plowright y Landry (2000) reportan que las palomas cambian su elección entre fuentes de alimento cuando son expuestas a una fuente con alimento preferido y no preferido en presencia de un competidor.

Como puede advertirse, la evidencia experimental señala: a) que en situaciones de aprendizaje por observación, los observadores a través del modelamiento identifican las relaciones entre respuestas y reforzadores; b) que cuando los sujetos son expuestos en grupo a situaciones de aprendizaje se establece un sistema de productores y parásitos, el cual es función de diferentes elementos, entre ellos, el tamaño del grupo, las fuentes de alimento disponibles, la abundancia de las mismas, etc.; c) que en situaciones de forrajeo la distribución espacial y temporal de los recursos alimenticios determina el comportamiento de un grupo, ya que a menor cantidad de alimento mayor es la competencia entre los integrantes del grupo y una explotación de los recursos menos eficiente (subigualación) tiene lugar.

Por lo tanto, el presente experimento fue diseñado para obtener evidencia de los efectos de la distribución espacial del alimento sobre el aprendizaje por observación de grupos de animales ingenuos expuestos a un modelo entrenado en la respuesta de perforar los sellos de recipientes que contienen una cantidad fija de alimento, la cual se agota rápidamente.

Adicionalmente, también fue fundamental tratar de identificar si los integrantes de los grupos desarrollan diferentes estrategias de comportamiento para acceder al alimento,

para lograrlo se analizaron los patrones de respuesta presentados tanto por el modelo como por los observadores en la mencionada situación.

Así, se evaluó cuantos sujetos de un grupo de palomas observadoras adquieren la respuesta modelada y con que rapidez lo hacen; también se examinó que tipo de respuesta emiten los sujetos en esta situación experimental cuando no están ejecutando la respuesta modelada y con que proporción emiten cada una de las respuestas analizadas.

MÉTODO

Sujetos.- Los observadores fueron 48 palomas experimentalmente ingenuas. Una paloma más, entrenada en la respuesta de perforar los sellos de recipientes de alimento, funcionó como modelo (M 21). Todos los sujetos tuvieron acceso al agua en todo momento, mientras que sólo tuvieron acceso a grano mixto por 20 min cada día (véase el procedimiento).

Aparatos.- Una tarima de madera, la cual tenía 6 perforaciones circulares con un diámetro de 4 cm, arregladas en dos hileras de tres perforaciones, separadas entre sí de manera equidistante; bajo cada perforación estaba pegado un depósito de plástico de 4.5 cm de profundidad, el cual contenía alimento. Las aberturas de las perforaciones podían sellarse con dos capas de papel de china blanco. Se utilizaron tres tarimas de diferente tamaño: una tarima midió 19 cm de ancho por 45 cm de largo y la separación entre las perforaciones fue de 13 cm; la segunda midió 55 cm de ancho por 100 cm de largo y la separación entre perforaciones fue de 25 cm; una tercera tarima midió 120 cm de ancho por 180 cm de largo y la separación entre perforaciones fue de 60 cm. La Figura 1 presenta una fotografía del aparato de tamaño intermedio.

Situación experimental.- El experimento se realizó en un aviario de 3 m de ancho por 3 m de largo y 3 m de altura, en el cual había dos perchas y siempre estuvo disponible un dispensador de agua para aves. En la figura 1 pude visualizarse de manera general la situación experimental.



Figura 1.- Presenta una fotografía de la situación experimental a la que fueron expuestos los sujetos. Esta fotografía corresponde al inicio de la quinta sesión de la fase de modelamiento del Grupo Experimental Intermedios.

Procedimiento.- El procedimiento propiamente dicho constó de tres fases, las cuales están resumidas en la Tabla 4.

Fase de habituación. Durante 14 días consecutivos, los observadores fueron colocados en grupos de 4 sujetos en el aviario durante 20 minutos y sometidos a un régimen de 23:40 horas de privación de alimento por 20 minutos de acceso libre a grano. Este régimen de alimentación se mantuvo durante todo el experimento

HABITUACIÓN (14 días)	Alojamiento en el aviario por replicación (n=4). Régimen de privación.
MODELAMIENTO (14 sesiones)	<u>Grupo Experimental Cercanos</u> : Modelo más tarima pequeña (área de 855 cm ²). <u>Grupo Experimental Intermedios</u> : Modelo más tarima mediana (área de 5500 cm ²). <u>Grupo Experimental Lejanos</u> : Modelo más tarima grande (área de 21600 cm ²). <u>Grupo Control Cercanos</u> : Sin modelo, exposición a tarima más pequeña. <u>Grupo Control Intermedios</u> : Sin modelo, exposición a tarima mediana. <u>Grupo Control Lejanos</u> : Sin modelo, exposición a tarima grande.
PRUEBA (4 sesiones)	Exposición a dispositivo experimental para todos los grupos en ausencia del modelo.

Tabla 4.- Presenta un resumen del procedimiento al que fueron expuestos los diferentes grupos evaluados en el experimento 1.

En la Fase de modelamiento, tres grupos experimentales fueron expuestos a un modelo entrenado previamente en la respuesta de abrir los sellos de papel y en cada grupo la distancia entre los depósitos de alimento fue diferente. Para el grupo Experimental Depósitos Cercanos (dos replicas idénticas de 4 sujetos observadores cada una) se utilizó la tarima de madera más pequeña. Para el grupo Experimental Intermedios (dos replicas idénticas de 4 sujetos cada una), se utilizó la tarima de tamaño intermedio. Finalmente para el grupo Experimental Lejanos (dos replicas idénticas de 4 observadores cada una), se utilizó la tarima de tamaño más grande.

Se evaluaron tres grupos control, que no fueron expuestos al modelo entrenado; cada grupo fue expuesto únicamente a la tarima, uno para cada valor manipulado de la distancia entre depósitos. De esta manera, se emplearon 24 sujetos a quienes solamente se les presentó alguna de las tarimas con los recipientes de alimento sellados por el mismo periodo que a los grupos experimentales. Cada uno de los grupos controles se compuso por

dos replicaciones idénticas de 4 sujetos cada una. Con el grupo Control Cercanos se utilizó la tarima más pequeña; con el grupo Control Intermedios se utilizó la tarima mediana y con el grupo Control Lejanos se utilizó la tarima más grande. Esta fase duró 14 sesiones consecutivas y en cada una de ellas la apertura de cada uno de los recipientes, por el modelo o algún observador permitía el acceso a 10 g de grano mixto.

Finalmente, en la Fase de prueba se retiró al modelo para los tres grupos experimentales y durante cuatro sesiones consecutivas, los observadores fueron expuestos a las mismas condiciones de la fase anterior.

Registro y Análisis de datos.- Todas las sesiones experimentales y de prueba fueron videograbadas, posteriormente las videograbaciones fueron analizadas haciendo uso de las categorías conductuales que aparecen en la tabla 5 y por medio de un Sistema de Registro Computarizado (Torres, Zarabozo y López, 1994) se cuantificó la frecuencia y duración de categoría conductuales emitidas por el modelo y/o cada uno de los observadores.

Los registros fueron realizados por dos observadores independientes y sólo se consideraron para análisis aquellos registros cuya confiabilidad fue superior a 85%. El índice de confiabilidad se calculó dividiendo el número de acuerdos sobre la suma del número de acuerdos más el número de desacuerdos en cada uno de los registros.

Por ejemplo, en la Figura 1 puede observarse que tres observadores emiten la categoría de estar dentro; otro observador emite la categoría de estar fuera y el modelo, que es el sujeto más cercano al dispensador de agua emite la categoría otras. En la figura 2, el modelo se encuentra emitiendo la categoría conductual de alejar.

SUJETO (S)	CATEGORÍA	DEFINICIÓN
MODELO	BLOQUEAR	El modelo sobre la tarima impide que uno ó más observadores se suban a la misma. Incluye aletazos, picotazos y obstrucciones corporales.
MODELO	ALEJAR	El modelo retira a alguno de los observadores que están sobre la tarima.
MODELO	OTRAS	Cualquier respuesta del modelo que no incluya a las anteriores.
OBSERVADORES	ESTAR DENTRO	El (los) observador (es) permanecen sobre la tarima.
OBSERVADORES	ESTAR FUERA	El (los) observador (es) no están sobre la tarima.
OBSERVADORES	AGREDIR	Un observador pica, empuja o aleja al modelo o a alguno de los observadores que se encuentre sobre la tarima.
OBSERVADORES	PARASITAR	Picar un depósito de alimento cuyo sello ya fue abierto por otro sujeto.
OBSERVADORES	INTENTAR	Pican el papel sin llegar a romperlo.
OBSERVADORES	OTRAS	Cualquier respuesta de los observadores que no incluya a las anteriores.

Tabla 5.- Presenta la definición de las diferentes categorías conductuales registradas a través de las videograbaciones tanto para el modelo como para los observadores.

RESULTADOS

Los datos obtenidos en este experimento mostraron con relación al proceso de aprendizaje social que sólo los observadores expuestos a un demostrador entrenado adquirieron la respuesta de perforar los sellos de papel de los depósitos de alimento; por otro lado, demostraron que la distribución espacial de los depósitos de alimento fue una variable que determinó la velocidad con la cual los observadores adquirieron la respuesta modelada y finalmente, permitieron identificar que los observadores de los tres grupos experimentales desarrollaron una estrategia de parásitos conductuales, la cual fue superior a medida que los depósitos de alimento estuvieron más cercanos.

A continuación se presentarán y analizarán los datos obtenidos sobre la adquisición de la respuesta modelada por parte de los observadores y posteriormente se describirán y analizarán las categorías conductuales registradas tanto para el modelo como para los observadores.

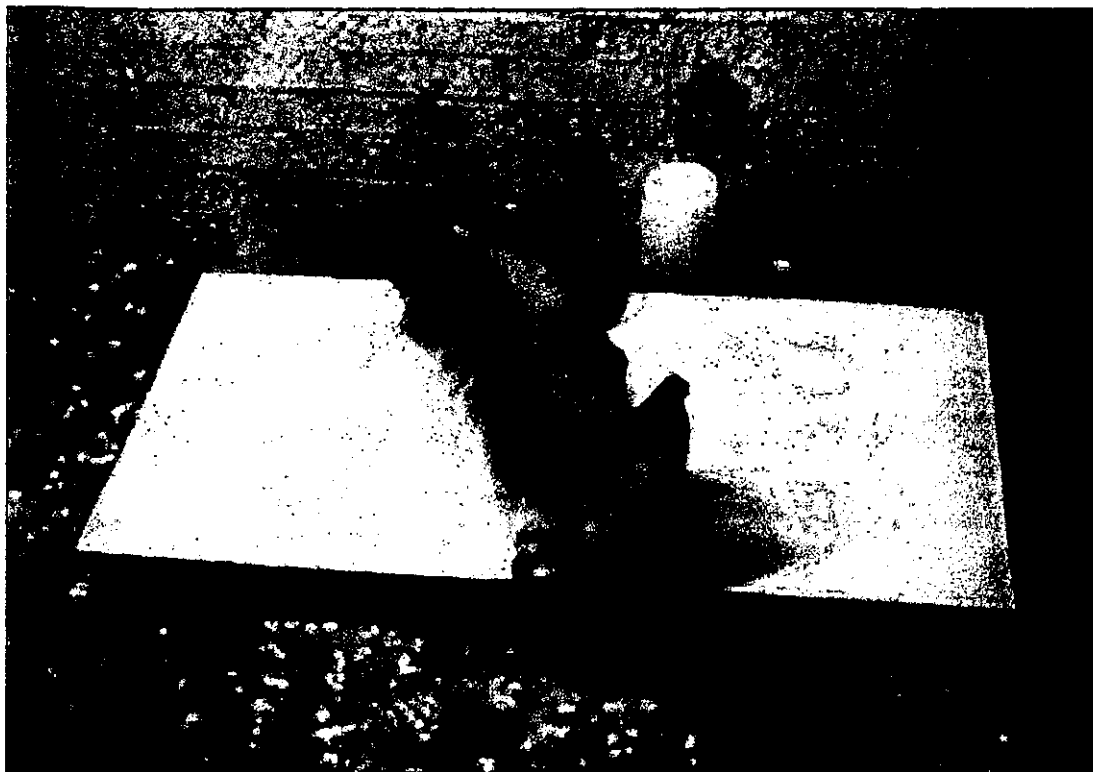


Figura 2.- Muestra al modelo emitiendo la categoría alejar en la quinta sesión de modelamiento del Grupo Experimental Intermedios; el observador al fondo de la fotografía esta emitiendo la categoría estar fuera.

1) *Adquisición de la respuesta modelada.*

La Figura 3 muestra el porcentaje de observadores que emitió la respuesta modelada de abrir sellos en cada uno de los grupos evaluados durante la fase de modelamiento. Si se atiende primero a la comparación entre los grupos experimentales y controles se aprecia claramente que sólo las palomas observadores de los grupos

experimentales aprendieron a abrir los sellos, mientras que los sujetos de los grupos controles nunca lo hicieron.

ADQUISICION DE LA RESPUESTA

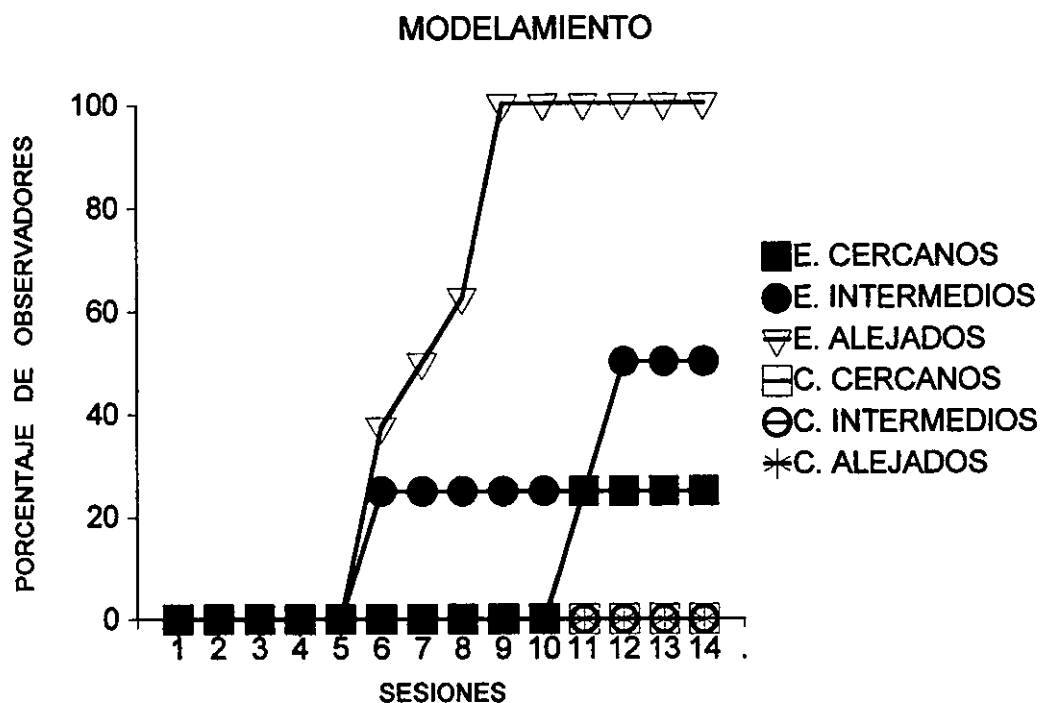


Figura 3.- Muestra el porcentaje de observadores que emitió la respuesta de perforar los sellos en la fase de modelamiento.

La segunda característica importante de estos resultados es que la probabilidad de que los observadores abrieran los sellos varió en función de la variable experimental, es decir, de la distribución de alimento en la tarima, siendo mayor el porcentaje de sujetos que aprendió la respuesta conforme los depósitos de alimento estuvieron más alejados. Un análisis de varianza indica que existen diferencias significativas entre los porcentajes registrados por los diferentes grupos $F(5, 78) = 14.10, p < 0.001$.

ADQUISICION DE LA RESPUESTA

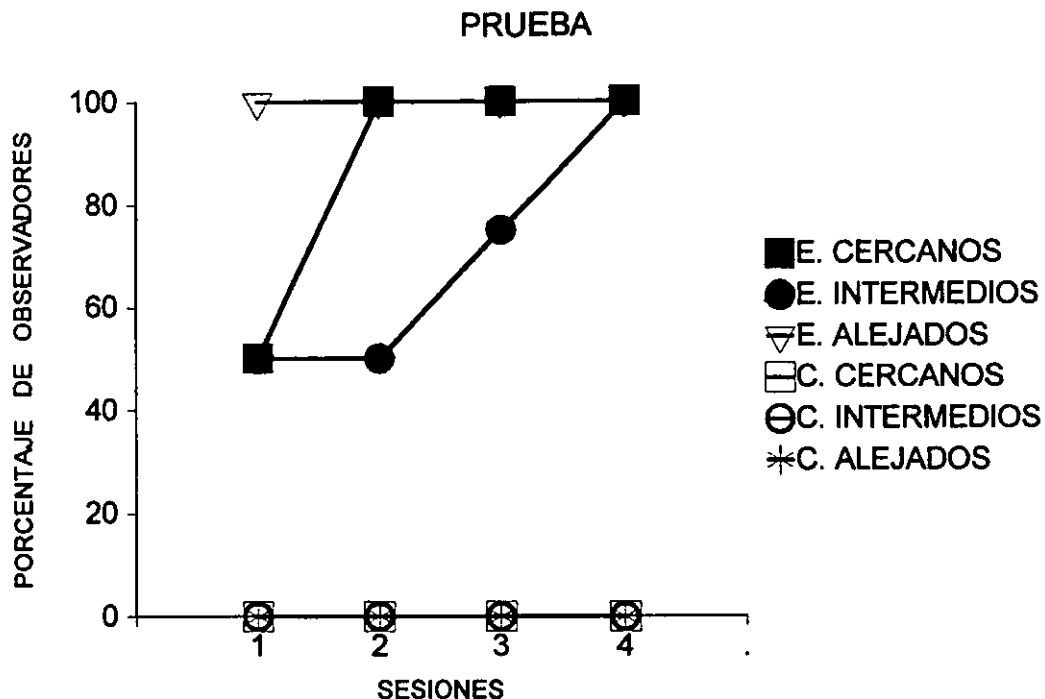


Figura 4.- Exhibe el porcentaje de observadores que emitió la respuesta de perforar los sellos en la fase de prueba.

En lo que respecta a la fase de prueba, la Figura 4 muestra que a partir de la segunda sesión el 100% de los observadores del grupo Experimental Cercanos emitió la respuesta de perforar los sellos. En el grupo Experimental Intermedios, en la tercera sesión de prueba el 75% de los observadores abrió los sellos y en la última sesión, el 100% de los observadores emitió la respuesta. Por su parte, en el grupo Experimental Lejanos, el 100% de los observadores ejecutó la respuesta desde la primera sesión de la fase de prueba. En los tres grupos control ningún observador emitió la respuesta durante las 4 sesiones equivalentes a la fase de prueba. Un análisis de varianza indica que existen diferencias significativas entre los porcentajes registrados por los diferentes grupos $F(5, 18) = 45.83$

< 0.001 y la prueba de Tukey para diferencias específicas indica que los tres grupos experimentales son significativamente diferentes de los tres grupos control.

2) *Análisis de patrones de respuesta.*

A partir de la revisión de las videograbaciones, se registró la duración de las diferentes conductas del modelo y los observadores. Una vez obtenidos estos datos se hizo el cálculo de la duración relativa de cada una de las categorías por sesión.

De manera general estos resultados indican que diferentes patrones conductuales emergieron como resultado de la exposición a las condiciones experimentales. Por ejemplo, las conductas que con mayor frecuencia presentaron los modelos de los grupos experimentales cercanos e intermedios fueron bloquear y alejar; al respecto la Figura 2 ilustra como el modelo del Grupo Experimental Intermedios aleja a los observadores que estan adentro de la tarima.

Por su parte, la Figura 5 muestra el promedio de la duración relativa de la categoría bloqueo; en esta figura puede observarse que en el grupo Experimental Cercanos el modelo emitió en una proporción superior a 60% la conducta de bloquear; en lo que concierne al grupo Experimental Intermedios el modelo presentó la respuesta de bloqueo en una proporción de 70%.

En el grupo experimental lejanos surgió un patrón de respuestas consistente en abrir un depósito y consumir el alimento contenido en él hasta que los demás observadores se acercaban al mismo; entonces el modelo se dirigía a otro depósito, lo abría, consumía alimento y permanecía allí hasta que se acercaban los observadores a comer en tal depósito; al ocurrir esto se dirigía nuevamente a otro depósito y la secuencia se repetía hasta que cada sujeto estaba comiendo en un depósito diferente.

CONDUCTA DE BLOQUEAR

MODELO

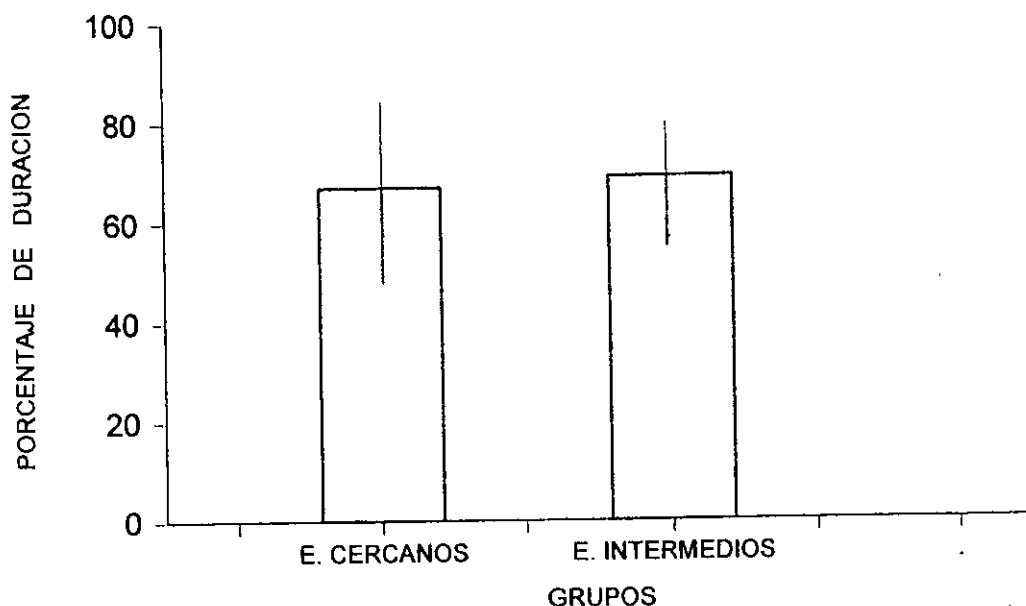


FIGURA 5.- Exhibe la duracion relativa promedio con la que el modelo emitió la categoría bloquear en dos de los grupos experimentales.

Con los datos calculados para los observadores se realizó un análisis de regresión lineal, esto con el fin de identificar si la tendencia de las diferentes conductas variaba a través de las sesiones experimentales y si el valor de la pendiente calculado para cada categoría podría indicar diferencias significativas entre las duraciones registradas a lo largo de las sesiones de modelamiento. Los resultados del análisis de regresión indicaron que no se produjeron cambios en las categorías registradas a lo largo de las 14 sesiones de la fase de modelamiento. Lo anterior por una parte, hizo factible calcular el valor promedio de cada categoría en la fase y por otra parte, permitió identificar que el análisis estadístico idóneo para valorar diferencias entre las diferentes categorías conductuales es un Análisis de Varianza por Factores, en el cual los factores son las sesiones experimentales y la

duración relativa de las categorías registradas. Los resultados generales del Análisis de Varianza se presentan en la Tabla 6.

GRUPO EXPERIMENTAL CERCANO						
F.V.	S.C	G.L	C.M	F	P	F CRIT
Sesiones	18.5327	13	1.425592	0.007624	1	1.913456
Conductas	58352.04	4	14588.01	78.01816	2.47E-21	2.549761
Error	9723.076	52	186.9822			
GRUPO EXPERIMENTAL INTERMEDIO						
F.V.	S.C	G.L	C.M	F	P	F CRIT
Sesiones	20.449	13	1.573	0.012646	1	1.873879
Conductas	42949.34	5	8589.868	69.05851	1.13E-24	2.356025
Error	8085.049	65	124.3854			
GRUPO EXPERIMENTAL LEJANO						
F.V.	S.C	G.L	C.M	F	P	F CRIT
Sesiones	186.383133	13	14.3371641	0.95087566	0.51968936	2.11916529
Conductas	53765.7806	2	26882.8903	1782.9388	1.4979E-28	3.36900996
Error	392.024195	26	15.0778537			
GRUPO CONTROL CERCANO						
F.V.	S.C	G.L	C.M	F	P	F CRIT
Sesiones	11.6071429	13	0.89285714	0.00371373	1	2.57692534
Conductas	23490.0357	1	23490.0357	97.7040325	2.0584E-07	4.66718575
Error	3125.46429	13	240.42033			
GRUPO CONTROL INTERMEDIO						
F.V.	S.C	G.L	C.M	F	P	F CRIT
Sesiones	3.28746071	13	0.25288159	0.000557	1	2.57692534
Conductas	1219.812	1	1219.812	2.68675998	0.12514783	4.66718575
Error	5902.11115	13	454.00855			
GRUPO CONTROL LEJANO						
F.V.	S.C	G.L	C.M	F	P	F CRIT
Sesiones	0	13	0	0	1	2.57692534
Conductas	514.285714	1	514.285714	2.4893617	0.13863266	4.66718575
Error	2685.71429	13	206.593407			

Tabla 6.- Presenta los valores obtenidos en el Análisis de Varianza por Factores en cada uno de los grupos del Experimento 1.

En lo referente a las conductas registradas en los observadores, la Figura 6 muestra la duración relativa promedio de las diferentes categorías para cada uno de los grupos experimentales evaluados en este experimento. En el grupo con depósitos cercanos puede

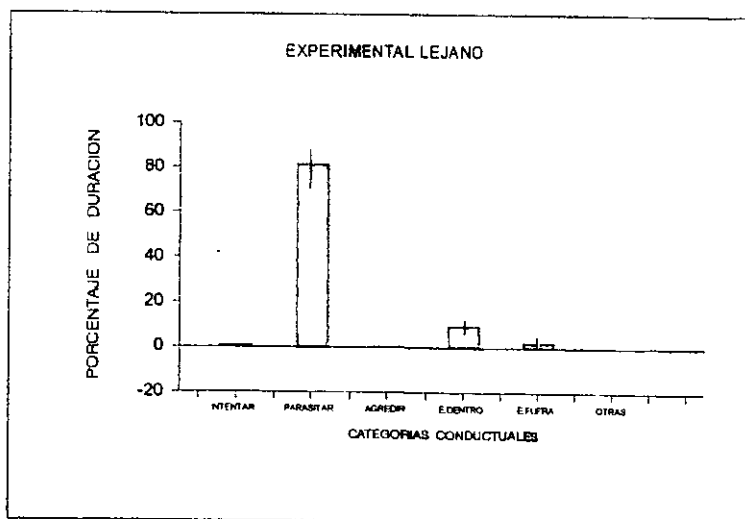
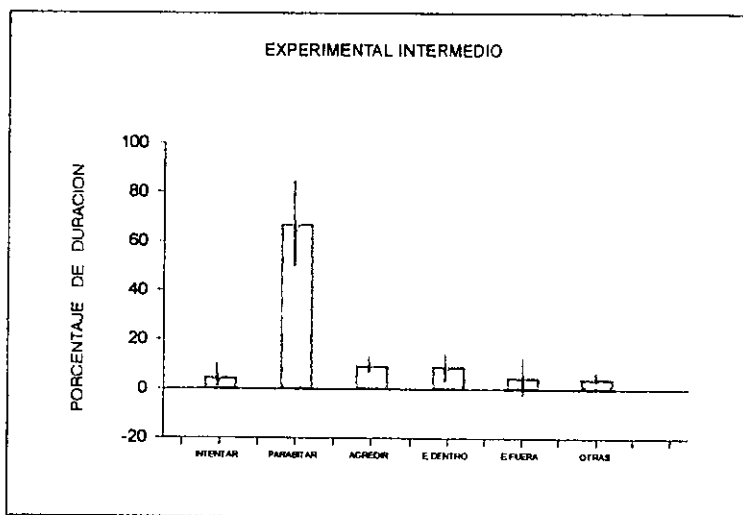
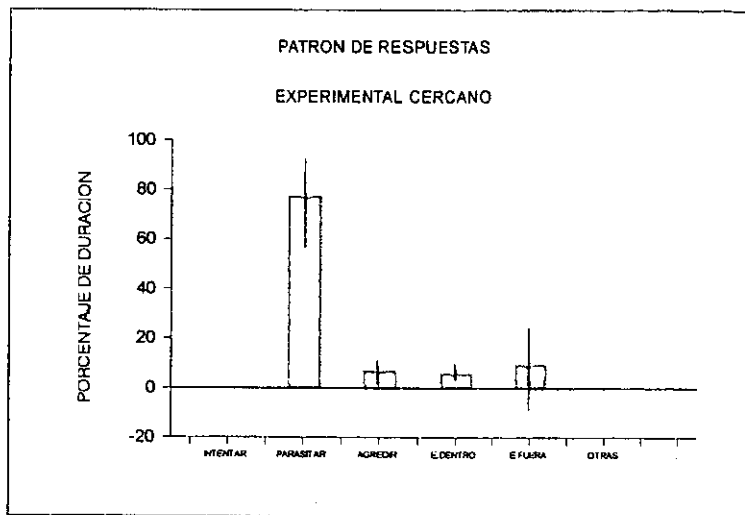


Figura 6.- Muestra la duracion relativa promedio de las diferentes categorias conductuales de los observadores de los grupos experimentales en la fase de modelamiento.

verse que la conducta de parasitar los depósitos abiertos tuvo un valor promedio cercano a 80%, siguiendo en duración las conductas estar fuera, agredir y estar dentro del dispositivo experimental, la proporción con la cual los observadores emitieron la categoría parasitar fue significativamente diferente de la proporción con la cual emitieron las demás categorías $F(13,4) = 78, p < 0.001$.

Por su parte, los observadores del grupo Experimental Intermedio también emitieron en mayor proporción la conducta de parasitar, cuyo valor promedio fue 67%, le siguieron estar dentro del dispositivo experimental y agredir; estar fuera, intentar y otras registraron duraciones relativas promedio muy bajas. En este grupo también hubo diferencia significativa entre los valores de duración registrados para las diferentes categorías $F(13,5) = 69.05, p < 0.001$.

Los observadores del grupo Experimental Lejanos emitieron en mayor proporción, 80%, la respuesta de parasitar y en proporciones mínimas las respuestas de permanecer dentro y fuera del dispositivo experimental. Los valores del análisis de varianza nuevamente indican que hay diferencias significativas entre las duraciones relativas calculadas para las diferentes categorías conductuales $F(13,2) = 1782.93, p < 0.001$.

Para ilustrar lo previamente descrito, en las figuras 7 y 8 se presenta una secuencia de la actividad presentada tanto por el modelo como por los observadores del Grupo Experimental Intermedios. En la primera fotografía de la Figura 7 puede verse al modelo abriendo el primer depósito; en la segunda fotografía se ve como los observadores llegan a ese depósito y consumen alimento; en la tercera fotografía puede apreciarse que mientras los observadores parasitan el depósito de alimento, el modelo abre el segundo depósito.

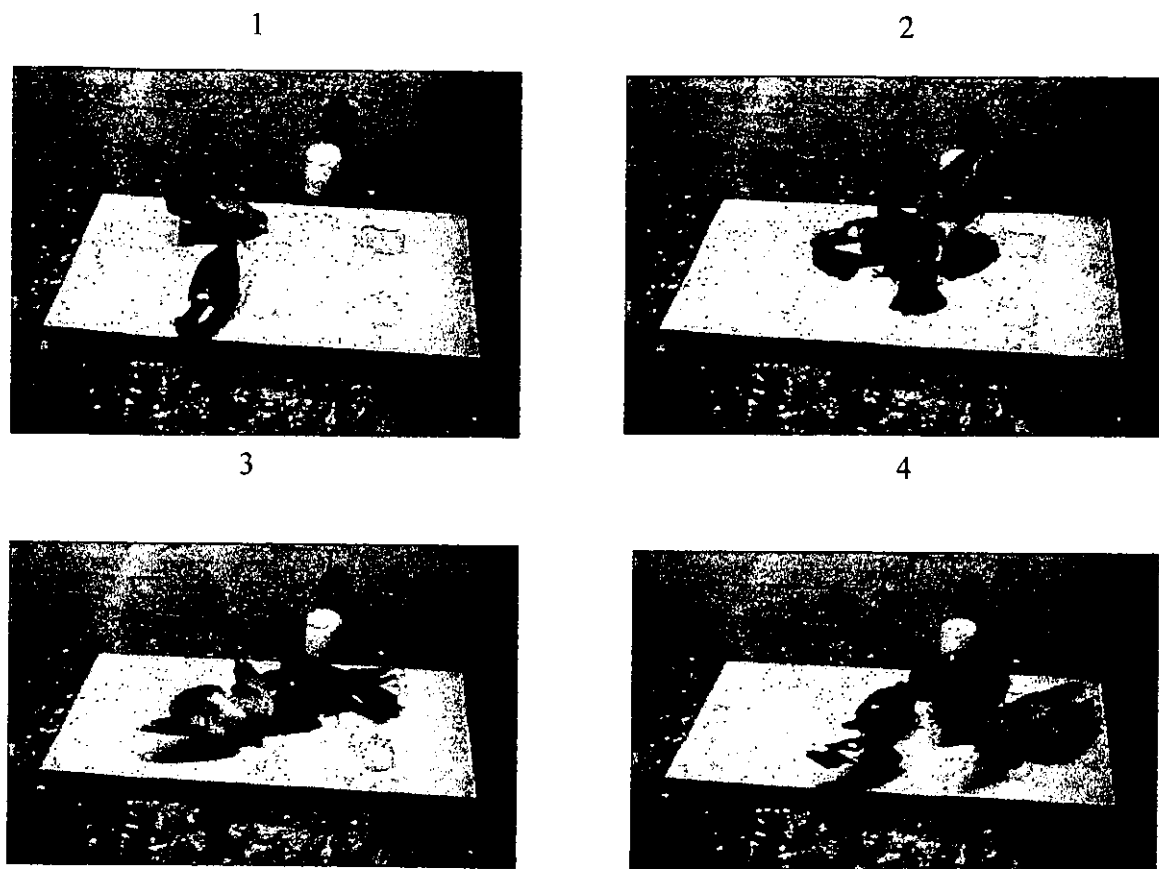


Figura 7.- Presenta la primera secuencia de la quinta sesión de la fase de modelamiento del Grupo Experimental intermedios.

En la cuarta fotografía, los observadores están distribuidos entre los dos depósitos ya abiertos y el modelo se encuentra abriendo el tercer depósito.

En la Figura 8 se presenta la segunda secuencia; en la primera fotografía puede verse que los observadores parasitan el tercer depósito abierto por el modelo, en tanto que él abre el cuarto depósito; en la segunda fotografía el modelo abre el quinto depósito, uno de los observadores parasita el cuarto depósito y otro está cercano al modelo; en la tercera fotografía se ve como los observadores parasitan el quinto depósito abierto por el modelo y

en la última fotografía, el modelo está abriendo el último depósito y dos observadores parasitan depósitos ya abiertos.

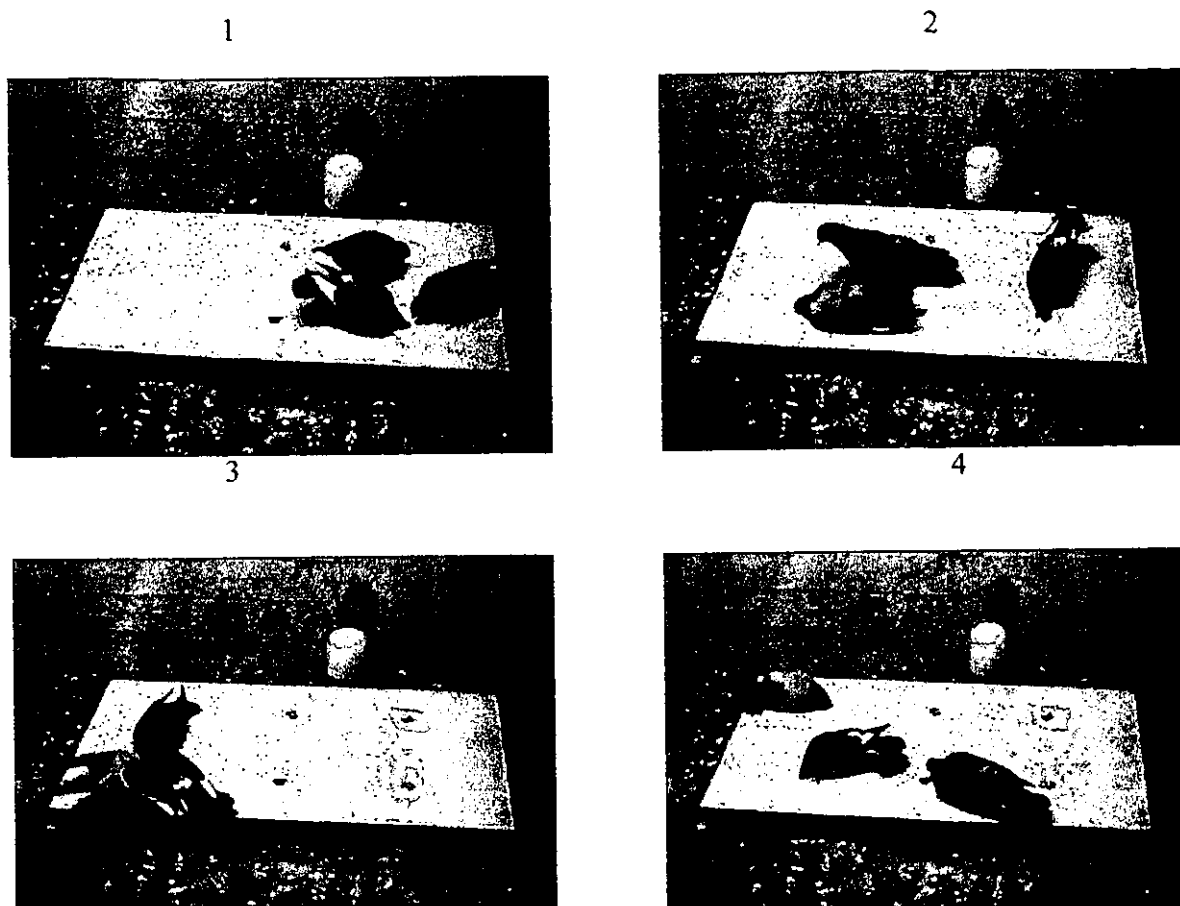


Figura 8.- Presenta la segunda secuencia de la quinta sesión de la fase de modelamiento del Grupo Experimental Intermedios.

La Figura 9 muestra la duración relativa promedio calculada para las diferentes categorías para los sujetos de los grupos control. Como puede verse, los observadores del grupo Control Cercano presentaron las categorías conductuales de permanecer dentro y fuera del dispositivo experimental, con valores promedio de 80 y 20% respectivamente, siendo estadísticamente diferentes estos valores $F(13,1) = 97.70, p < 0.001$.

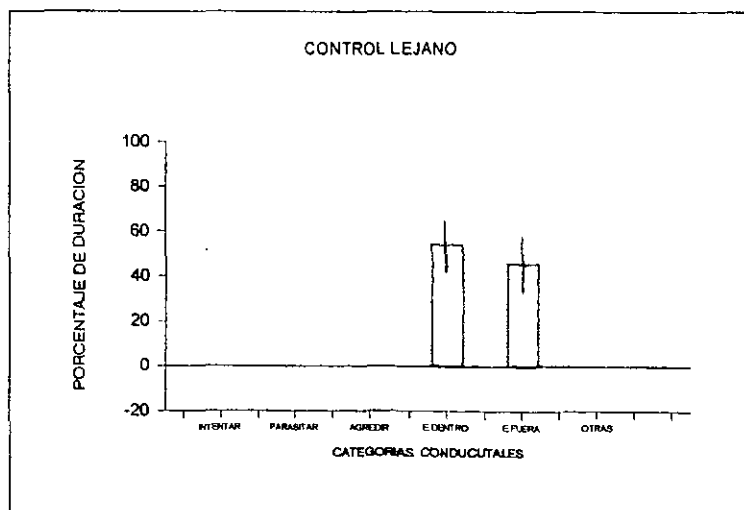
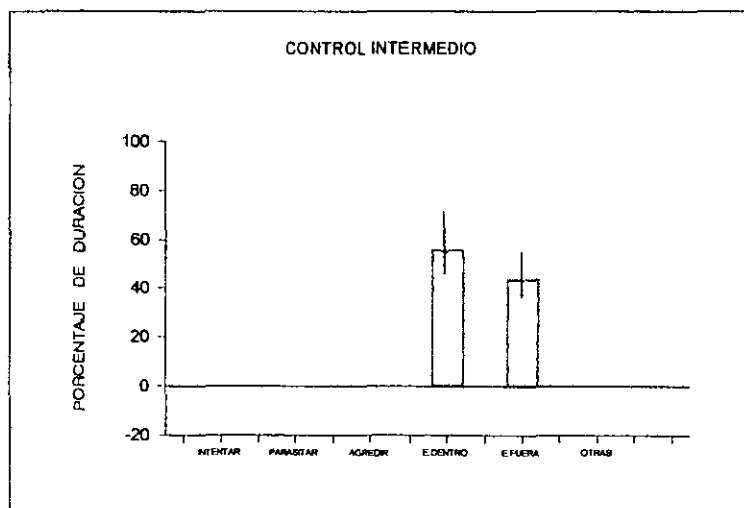
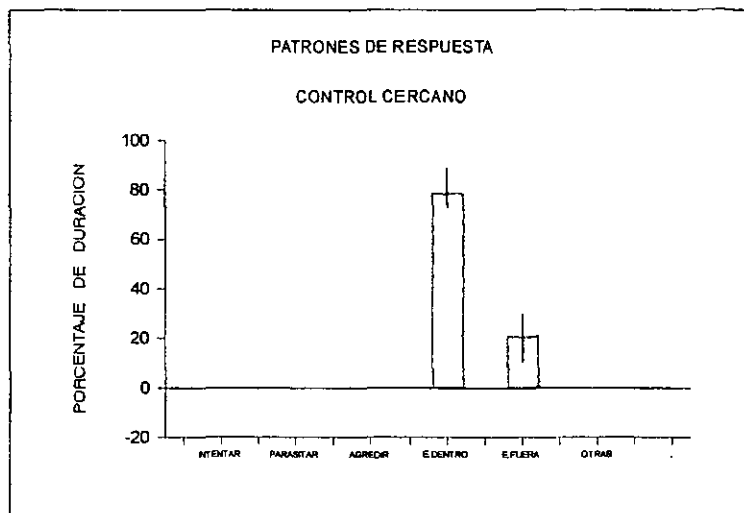


Figura 9.- Muestra la duracion relativa promedio de las diferentes categorias conductuales de los observadores de los grupos control en la fase de modelamiento.

Por su parte, los observadores de los grupos Control Intermedios y Control Lejanos, también presentaron las conductas de permanecer dentro y fuera del dispositivo experimental en proporciones de 60 y 40% respectivamente. Como puede observarse en la Tabla 6, en estos grupos no hubo diferencias estadísticamente significativas entre las duraciones relativas calculadas para las diferentes categorías conductuales.

Se consideró importante realizar un análisis de varianza en el que se compararon los valores promedio de la duración registrada para cada categoría en los diferentes grupos experimentales y control. Los valores obtenidos en el Análisis de Varianza de un Factor se presentan en la tabla 7.

PARASITAR GRUPOS EXPERIMENTALES						
VARIABLE	SM	GL	CM	F	P	F CRIT
ENTRE GRU	1606.92692	2	803.46346	2.90072547	0.06692129	3.23809957
DENTRO GRU	10802.4959	39	276.987073			
TOTAL	12409.4228	41				
AGREDIR GRUPOS EXPERIMENTALES						
VARIABLE	SM	GL	CM	F	P	F CRIT
ENTRE GRU	42.1646286	1	42.1646286	1.40012869	.24740883	4.22519975
DENTRO GRU	782.985414	26	30.1148236			
TOTAL	825.150043	27				
ESTAR DENTRO GRUPOS EXPERIMENTALES						
VARIABLE	SM	GL	CM	F	P	F CRIT
ENTRE GRU	130.688605	2	65.3443024	3.72637611	0.03303974	3.23809957
DENTRO GRU	683.889043	39	17.5356165			
TOTAL	814.557648	41				
ESTAR FUERA GRUPOS EXPERIMENTALES						
VARIABLE	SM	GL	CM	F	P	F CRIT
ENTRE GRU	365.9791	2	182.98955	1.39284477	0.26044868	3.23809957
DENTRO GRU	5123.75293	39	131.37828			
TOTAL	5489.73203	41				
ESTAR DENTRO GRUPOS CONTROL						
VARIABLE	SM	GL	CM	F	P	F CRIT
ENTRE GRU	5150.47964	2	2575.234982	16.8837287	5.2238E-06	3.23809957
DENTRO GRU	5948.58841	39	152.527908			
TOTAL	11099.0681	41				
ESTAR FUERA GRUPOS CONTROL						
VARIABLE	SM	GL	CM	F	P	F CRIT
ENTRE GRU	5252.35293	2	2626.17647	17.7211147	3.3518E-06	3.23809957
DENTRO GRU	5779.59591	39	148.194767			
TOTAL	11031.9488	41				

Tabla 7.- Presenta el resultado del Análisis de Varianza de un Factor para las diferentes categorías registradas en los grupos experimentales y control.

Como puede advertirse, las categorías registradas en los grupos experimentales no muestran diferencias significativas entre los grupos, lo cual indica que los valores de duración relativa calculados para las categorías parasitar, agredir, estar dentro y estar fuera no variaron en función del grupo experimental.

En los grupos control, las categorías de estar dentro y estar fuera sí registraron diferencias significativas entre los grupos. Para estar dentro $F(2,39) = 16.83$, $p < 0.001$ y para estar fuera $F(2,39) = 17.7211147$, $p < 0.001$.

DISCUSIÓN

Adquisición de la respuesta.

En primer término, los datos previamente descritos permiten sugerir que los sujetos de los grupos experimentales aprendieron por observación la respuesta de perforar los sellos, pues como se ha mostrado, los sujetos de los grupos control que no tuvieron la experiencia de observar a un demostrador entrenado nunca emitieron tal conducta.

Aunque este experimento no fue diseñado para evaluar los factores asociativos que facilitan el aprendizaje por observación, los resultados obtenidos en este trabajo no parecen corresponder a un proceso de contagio/facilitación social, pues en los grupos experimentales con depósitos cercanos e intermedios se demostró que la sola presencia de un congénere entrenado no facilitó la ejecución de la respuesta por parte de los observadores, es más en estos grupos la respuesta fue mostrada por todos los observadores hasta que el sujeto entrenado fue retirado de la situación experimental (Thorpe, 1963; Davis, 1973; Galef, 1988; Whiten y Ham, 1992; Zentall, 1996).

Es posible que haya estado presente un proceso de realce local, en el cual la conducta del sujeto entrenado hubiera dirigido la atención de los observadores al lugar en el que se encontraba el alimento (Thorpe, 1963; Davis, 1973; Galef, 1988; Laland, Richerson y Boyd, 1993, Heyes, 1994, 1996 b), ya que los observadores tuvieron la oportunidad de interactuar con los depósitos de alimento abiertos.

De acuerdo a Laland, Richerson y Boyd (1993) podría ser probable que el proceso evaluado en este trabajo corresponda al nivel *aprendizaje social/individual* de su clasificación, ya que el demostrador pudo haber dirigido la atención de los observadores a los depósitos de alimento (elemento social) y a partir de esta experiencia, los observadores gracias a su exposición a las condiciones experimentales pudieron haber aprendido de manera individual a perforar los sellos.

Sin embargo, parece ser más probable que los observadores en este experimento aprendieron a perforar los sellos a partir de su exposición en un primer tiempo a una correlación positiva entre las respuestas del modelo y la presentación de alimento y que ello fue evidente en un segundo tiempo, es decir, en la prueba; lo cual implica un proceso de aprendizaje por observación (Palameta y Lefebvre, 1985; Heyes, 1994, 1996 b; Heyes y Dawson 1990; Zentall, 1996).

En vista de que al final de la fase de prueba todos los observadores de los grupos experimentales ejecutaron la respuesta modelada, es posible sugerir la presencia de un proceso de difusión de respuestas novedosas entre los integrantes de estos grupos (Lefebvre, 1986; Lefebvre y Palameta, 1988).

En segundo término, aún cuando los observadores de los grupos experimentales aprendieron la respuesta novedosa modelada por el demostrador, es sumamente interesante el hecho de que al menos en dos de estos grupos el total de los observadores la ejecutaran

hasta que el modelo fue retirado de la situación experimental, mientras que el total de los observadores del grupo con depósitos alejados la mostraron desde la fase de modelamiento.

Al respecto, Lefebvre y Helder (1997) mencionan que el forrajeo social algunas veces tiene efectos paradójicos en el aprendizaje. En parvadas de pichones, en un aviario cuyas técnicas de forrajeo permiten el descubrimiento de recompensas alimenticias de las que participa el grupo, la técnica se difunde sólo a una pequeña porción de individuos, quienes llegan a ser productores especializados y el resto de los individuos son parásitos (Giraldeau y Lefebvre, 1986,1987; Lefebvre, 1986).

Adicionalmente, se ha reportado que en pichones la presencia de mirones durante las demostraciones de una tarea de búsqueda de alimento puede inhibir el aprendizaje social (Lefebvre y Giraldeau, 1994).

Por otra parte, Delestrade (1999) argumenta que la competencia para la comida es principalmente relacionada a su abundancia o distribución y que de igual manera, la comida aglutinada permite que un menor número de individuos explote una fuente de alimento con relación a cuando la comida está dispersa. Los datos de este experimento son congruentes con estos planteamientos, ya que cuando los observadores fueron expuestos a la tabla más pequeña se observó un menor número de sujetos que aprendieron la respuesta, número que incrementó conforme los depósitos de alimento se dispersaron más.

En este mismo tenor, Baum y Kraft (1998) argumentan que cuando los animales forrajean en grupos, es altamente probable que los sujetos dominantes del grupo se congreguen en las parcelas más ricas, con lo cual pueden interferir en el proceso de búsqueda, detección y cambio entre parcelas de los sujetos subordinados. En este caso, el demostrador, que ya tenía experiencia con los depósitos y que era el primero en abrirlos y

consumir el alimento contenido en ellos pudo “interferir” con el proceso de emisión de respuestas por parte de los observadores.

A partir de lo anteriormente esbozado, resulta evidente que en este experimento la distribución espacial de los depósitos de alimento fue una variable que afectó el proceso de aprendizaje por observación en grupos de observadores. Dado esto, es interesante preguntarse cómo o por qué ocurre este efecto. Tratando de dar respuesta a esta pregunta fueron identificados los patrones conductuales presentados por los demostradores y los observadores durante las sesiones experimentales.

Patrones de respuesta.

La descripción previa de los patrones de respuesta permitió identificar varios aspectos interesantes:

Primero, el modelo emitió patrones de respuesta que variaron en función de la distribución espacial de los depósitos de alimento, de tal manera que cuando los depósitos estuvieron más aglutinados, los modelos dedicaron una proporción alta del tiempo de la sesión a “tratar de impedir” que los observadores subieran al dispositivo experimental, mientras que cuando los depósitos de alimento estuvieron dispersos, el modelo realizó sistemáticamente un patrón de respuestas consistente en abrir sucesivamente tantos depósitos como sujetos había en el aviario hasta que cada sujeto estaba en un depósito diferente. Este último patrón de respuestas es consistente con lo propuesto por el modelo de distribución libre ideal de Fretwell y Lucas (1970), quienes proponen que una estrategia evolutivamente estable cuando grupos de sujetos forrajean consiste en mantener las tasa relativas de ganancia iguales a todos los tiempos para todos los predadores por expandir gradualmente las opciones explotadas conforme las opciones existentes llegan a ser

agotadas; así todos los predadores deben explotar la parcela 1 primero hasta que la densidad de la presa es agotada con relación a la de la parcela 2, entonces los predadores deben dividirse en dos mitades entre las parcelas 1 y 2 hasta que ambos son agotados con relación a la densidad de la presa en la parcela 3, a donde un tercio de los predadores deben ir y así sucesivamente (Parker, 1984).

Segundo, los observadores de todos los grupos experimentales emitieron en una proporción bastante alta la respuesta de comer de depósitos ya perforados; al respecto, Barnard y Sibly (1981); Caraco y Giraldeau (1991), Vickery, Giraldeau, Templeton, Kramer y Chapman (1991) y Lefebvre y Helder (1997) mencionan que los animales son atraídos con frecuencia a áreas donde los coespecíficos están alimentándose; por su parte, Giraldeau y Livorell (1998) encontraron en starlings que la frecuencia observada de que se junte un grupo en una parcela de alimento cambia con la distribución de semillas. Lo anterior puede dar lugar a un juego productor-parásito donde el productor busca la comida y el parásito busca a otros que se están alimentando. Los individuos pueden alternar entre las dos estrategias de búsqueda, pero siempre juegan una a expensas de la otra. En relación con esto (Mottley y Giraldeau, 2000; Galef y Giraldeau, 2001) comentan que la frecuencia de equilibrio estable de las dos estrategias cambia con diferentes condiciones de forrajeo y tamaño de los grupos.

Así, es posible suponer que en este experimento los sujetos establecieron un juego de roles de productor y parásitos (Giraldeau y Lefebvre 1986, 1987).

Tercero, dado esto, es altamente probable que la presencia de parasitismo conductual por parte de los observadores haya **interferido** con la ejecución de la respuesta modelada durante la fase de modelamiento y que en la fase de prueba la respuesta en cuestión haya sido ejecutada porque al retirar al demostrador, podemos considerar que se

retiraba al “mejor productor” y que los observadores van adquiriendo el rol de productores, pues solamente ejecutando la respuesta de perforar los sellos podían tener acceso al alimento (Giraldeau y Lefebvre, 1987; Lefebvre y Palameta, 1988).

Respecto a esto, Lefebvre y Helder (1997) argumentan que frecuentemente se piensa que el vivir en grupo facilita el aprendizaje social y la transmisión cultural; pero que en animales gregarios, el forrajeo social algunas veces tiene efectos paradójicos en el aprendizaje, tal y como lo ilustra el hecho de que en pichones la presencia de mirones durante las demostraciones de una tarea de búsqueda de alimento inhibe el aprendizaje social (Lefebvre y Giraldeau, 1994). Efectos inhibitorios similares han sido reportados en monos capuchinos (Fragazy y Visalberghi, 1990) y en zebra finches (Beauchamp y Kacelnik, 1991).

Lefebvre y Helder (1997) mencionan que han sido propuestos diversos mecanismos como responsables de esta inhibición:

- 1) Estando en grupo, los parásitos pueden ser distraídos o confundidos por la conducta de sus compañeros (Giraldeau y Lefebvre, 1986).
- 2) La conducta de un compañero experto puede ensombrecer las contingencias ofrecidas por el ambiente al resto de sus coespecíficos (Beauchamp y Kacelnik, 1991).
- 3) Los observadores pueden monitorear los pagos relativos de producir y parasitar y aprender la técnica para producir sólo si es reforzada cuando se produce (Giraldeau y Templeton, 1991).

Lefebvre y Helder (1997) realizaron un experimento en el que los parásitos fueron sometidos a una prueba bajo condiciones diferentes: a) en ausencia de su tutor-productor; b) sólo con su tutor o c) en grupos de tres sujetos. En la condición a) los parásitos muestran

la conducta de producir, mientras que las aves evaluadas en grupo no lo hacen. Los autores sugieren que este fracaso es por la presencia de un mecanismo de confusión y que sus resultados son consistentes con los de Lefebvre y Giraldeau (1994), quienes demostraron que el aprendizaje social fue menor cuando incrementó el número de no-productores próximos al par tutor-observador, lo cual sugiere que la **confusión** es responsable de este efecto.

Por otra parte, tanto Baum y Kraft (1998) como Delestrade (1999) mencionan que cuando los sujetos forrajean en grupo y los recursos son limitados o están aglutinados se observa una competencia entre los integrantes del grupo por acceder a las fuentes de alimento y que esta competencia puede interferir tanto con la eficiencia individual de forrajeo como con la eficiencia del grupo, tal y como es demostrado por la subigualación obtenida en el estudio de Baum y Kraft (1998).

Así, es probable que en este experimento la respuesta de parasitar por parte de los observadores haya “bloqueado” la ejecución de la respuesta durante la fase de modelamiento, ya sea debido a la competencia que tuvo que generarse entre los integrantes de los grupos experimentales por acceder al alimento producido por otro sujeto; porque la presencia simultánea de varios coespecíficos pudo producir un efecto de confusión o bien, porque los pagos relativos de ambas estrategias eran similares.

En resumen, en este primer experimento se ha demostrado que las palomas adquieren por observación la respuesta de perforar los sellos de papel de depósitos que contienen alimento cuando son expuestas en grupo a un modelo entrenado; que esta respuesta es mostrada por todos los sujetos observadores que han visto al modelo, lo cual permite suponer la presencia de un proceso de difusión de respuestas novedosas entre los integrantes de cada grupo de palomas; ahora bien, parece ser que la distribución espacial de

los depósitos de alimento en el aviario constituye una variable que determina la velocidad con la cual los integrantes de los grupos de observadores ejecutan la respuesta modelada, de tal manera que en aquel grupo que fue expuesto a depósitos de alimento más alejados los observadores mostraron mejor ejecución; el análisis de los patrones de respuesta permitió identificar que durante la fase de modelamiento los observadores emiten en alta proporción la respuesta de comer de depósitos ya abiertos, es decir, juegan el papel de parásitos conductuales, pues el jugar tal papel les proporciona el beneficio de acceder al alimento; finalmente, el papel jugado por el modelo y los observadores en cada grupo también parece ser función del tamaño del dispositivo experimental.

Sí este primer experimento está demostrando que grupos de palomas ingenuas adquieren por observación una respuesta novedosa y que la distribución en el espacio experimental de los depósitos de alimento es una variable importante en el proceso de difusión de la mencionada respuesta; resulta interesante preguntarse sí observadores expuestos en grupo a una situación experimental en la que los depósitos sellados con papel de diferente color pueden contener diferentes cantidades de alimento y a un modelo entrenado en la emisión de respuestas diferenciales ante cada tipo de depósito adquirirán la respuesta de perforar los sellos, sí su ejecución será discriminada, sí su ejecución será función de las cantidades de alimento asociadas a cada color y de la ejecución de su modelo, etc.

Con la finalidad de dar respuesta a esas preguntas fue diseñado el Experimento II, en el cual se utilizó el dispositivo experimental más grande, pues como se mostró en el primer experimento es el que produce mejor ejecución de los observadores.

Adicionalmente, en el Experimento II se analizan categorías conductuales diferentes, las cuales contemplan la interacción entre los observadores y el modelo, lo cual se espera que ayude a clarificar el desarrollo del proceso evaluado en este trabajo.

EXPERIMENTO II

El aprendizaje por observación de respuestas discriminadas ha sido evaluado en diferentes especies. Tal es el caso de Nicol y Pope (1992, 1993) quienes reportan que gallinas observadoras expuestas a un modelo que muestra una ejecución discriminada entre dos colores de una tecla de respuestas mostraron índices de discriminación superiores a la de sujetos que fueron expuestos a un sujeto no entrenado o a una varilla dirigida sólo a uno de los colores.

Más recientemente, Heyes y sus colaboradores, usando un procedimiento de control de respuestas bidireccional también han evaluado el aprendizaje por observación de respuestas discriminadas en ratas. En sus estudios, ratas que han observado a un demostrador moviendo la palanca de un joystick hacia la izquierda o la derecha posteriormente son evaluadas en una prueba sin la presencia del demostrador. Los resultados muestran que las ratas observadoras responden moviendo el joystick en la misma dirección en la que lo hizo previamente su respectivo modelo (Heyes y Dawson, 1990; Heyes, Dawson y Nokes, 1992). Cuando las ratas observadoras son evaluadas en una prueba de transferencia en la que la respuesta requerida puede ser la misma o la opuesta a la modelada, Heyes y Dawson (1990) reportan que las ratas que requieren ejecutar la respuesta en la misma dirección que su demostrador tienen un porcentaje superior de respuestas correctas con relación a ratas que deben realizar una respuesta diferente a la modelada. Adicionalmente, han mostrado que este tipo de aprendizaje depende de la

presencia de la rata modelo y no sólo del movimiento automático del joystick (Heyes, Jaldow, Nokes y Dawson, 1993).

En otro experimento, Campbell, Heyes y Goldsmith (1999) realizaron un estudio en el que emplearon una prueba llamada dos objetos/dos acciones. Los sujetos –starlings– desde una caja de observación vieron a modelos expertos quitar el tapón de una de dos cajas de diferente color usando una de dos técnicas, una vez quitado el tapón los modelos tenían acceso a gusanos como reforzador. Después de ello, les fue permitido a los observadores responder a dos tapones presentados simultáneamente, uno de cada color y ser reforzados con comida por todas las respuesta que ellos hicieran independientemente de cómo quitaran el tapón o a que color respondieran. Los observadores de demostradores entrenados a responder al rojo, hicieron proporcionalmente más de sus respuestas totales al rojo que los observadores con demostrador entrenado en negro y viceversa. Observadores de demostradores entrenados a jalar hicieron proporcionalmente más respuestas de jalar que de empujar y viceversa.

En palomas también ha sido evaluado el aprendizaje por observación de ejecuciones discriminadas. Por ejemplo: Nieto y Cabrera (1993) expusieron a un grupo de observadores, grupo discriminación con errores, a un modelo entrenado en la siguiente discriminación: abrir un tubo invertido de color rojo (o azul, según fuera el procedimiento de contrabalanceo) y producir reforzamiento y abrir tubos de otro color y no recibir reforzamiento; un segundo grupo de observadores, grupo discriminación sin errores, vió al modelo abrir el tubo rojo (o azul) y recibir reforzador y vió que ante el estímulo no reforzado el modelo no respondía y por lo tanto no recibía reforzadores; los observadores en el grupo control vieron que el color del tubo no era un predictor confiable de reforzamiento o no reforzamiento, es decir, cada color estaba correlacionado la mitad de los

ensayos con reforzamiento y la otra mitad de los ensayos con no reforzamiento. La prueba consistió en la adquisición de una ejecución discriminada en la cual los dos colores fueron presentados sucesivamente. Los observadores de los dos grupos experimentales mostraron mayor porcentaje de respuestas ante el color que funcionó como estímulo discriminativo durante el modelamiento; los observadores del grupo control respondieron a ambos colores de manera no discriminada. Simons y Lejeune (1997) han reportado resultados semejantes utilizando ratas como sujetos experimentales y sonidos de diferente duración como estímulos discriminativos.

Como puede advertirse, existe evidencia experimental que demuestra el aprendizaje por observación de respuestas discriminadas en diferentes especies en situaciones experimentales en las que un observador es expuesto a un demostrador entrenado y no en situaciones grupales como las que son tema de esta tesis.

En este contexto, Shettleworth (1984) ha señalado que el punto de inicio de la teoría de forrajeo óptimo es una formalización de las cosas que el animal necesita saber para maximizar la tasa neta de consumo de energía mientras forrajea, lo cual le permitiría maximizar su aptitud evolutiva. Por ejemplo, un animal que está buscando alimento deberá elegir que parcela deberá visitar, cuanto tiempo permanecerá en esa parcela consumiendo el alimento y en que momento deberá abandonarla para buscar otra alternativa más rica. La solución óptima de este problema de elección dependerá necesariamente de la discriminación que ese animal realice de la calidad o abundancia de la parcela en que se encuentre, así como de la calidad de todas las alternativas disponibles en ese momento.

Por otra parte, Delestrade (1999) menciona que pocos experimentos han evaluado los efectos combinados de cantidad de alimento y distribución espacial y que ello es fundamental, ya que la teoría de la distribución libre ideal expresa que los individuos

tienden a optimizar el consumo de energía por ir a una parcela ó estacionarse en él si ellos logran la ganancia neta más alta, la cual, si las dos ó más parcelas ofrecen el mismo tipo de presa significa la tasa de captura más alta (véase también Baum y Kraft, 1998).

El experimento I de esta tesis demostró que los observadores expuestos en grupo a un demostrador entrenado aprenden por observación la respuesta de perforar los sellos de depósitos que contienen alimento y que la distribución espacial de estos depósitos es una variable que determina el nivel de aprendizaje de los observadores. A partir de estos resultados y de evidencia reseñada previamente resulta interesante preguntarse si los observadores expuestos en grupo a un demostrador que elige preferencialmente perforar sellos de color distintivo que está asociado con reforzamiento aprenderán no sólo a perforar los sellos, sino a perforar sólo aquellos sellos que hayan visto fueron preferidos por el demostrador.

Por lo tanto, realmente resulta importante diseñar una situación que permita por una parte evaluar explícitamente un proceso de aprendizaje y por otra parte, que simule una situación de forrajeo, en la que diferentes opciones estén correlacionadas con diferentes cantidades de alimento.

Para poder realizar lo anterior en una situación de aprendizaje por observación se utilizó una tarima con 12 perforaciones semejantes a las utilizadas en el experimento anterior, debajo de cada perforación había un recipiente de plástico que podía contener alimento y que estuvo sellado con papel china de color amarillo o azul. Para uno de los grupos seis de los recipientes contenían 10 g de alimento y fueron sellados con el color amarillo por ejemplo, los seis recipientes restantes no contenían alimento y fueron sellados con el color alternativo (azul, por ejemplo); con un segundo grupo se siguió el mismo procedimiento, excepto que seis de los recipientes contenían 7 g y no 10g y los otros seis

recipientes contenían 3 g en lugar de estar vacíos; finalmente, para el grupo No Discriminado todos los recipientes contenían 5 g de alimento aunque la mitad de ellos fue sellado con papel de un color y la otra mitad con el sello del otro color. Se esperaba que si el modelo elige en mayor proporción responder al estímulo correlacionado con mayor cantidad de alimento, los observadores aprenderán por observación esta preferencia, ya que resultaría ser más ventajosa en la obtención de alimento (véase a Galef, 1992; Avery, 1994).

Por lo tanto, este experimento tuvo como objetivo evaluar los efectos de correlacionar diferentes cantidades de alimento con diferentes estímulos en la fase de modelamiento sobre la adquisición por observación de respuestas, la ejecución discriminada de los observadores, la distribución de los sujetos en los diferentes tipos de depósitos y sobre los patrones de respuesta de grupos de observadores expuestos a un modelo entrenado.

MÉTODO

Sujetos.- Los observadores fueron 24 palomas experimentalmente ingenuas. Dos palomas más (M 21 y M 30) funcionaron como modelos y fueron previamente entrenadas en la respuesta de perforar los sellos de los recipientes de alimento de manera discriminada, según lo requirió el procedimiento.

Aparatos.- Se utilizó una tarima de madera de 120 cm de ancho por 180 cm de largo, con 12 perforaciones de un diámetro de 4 cm, la separación entre perforaciones fue de 30 cm. Debajo de cada perforación se pegó un pequeño recipiente de plástico de 4.5 cm de profundidad donde se podía depositar grano mixto, seis de los depósitos estuvieron sellados con dos capas de papel china amarillo y los otros seis con dos capas de papel china

azul; la distribución de los colores en los diferentes depósitos se determinó aleatoriamente a través de las sesiones experimentales. La Figura 10 presenta una fotografía del aparato usado.

Situación experimental.- El experimento se realizó en un aviario de 3 m de ancho por 3 m de largo y 3 m de altura, en el cual había dos perchas y fue colocado el dispositivo experimental según puede apreciarse en la Figura 10.

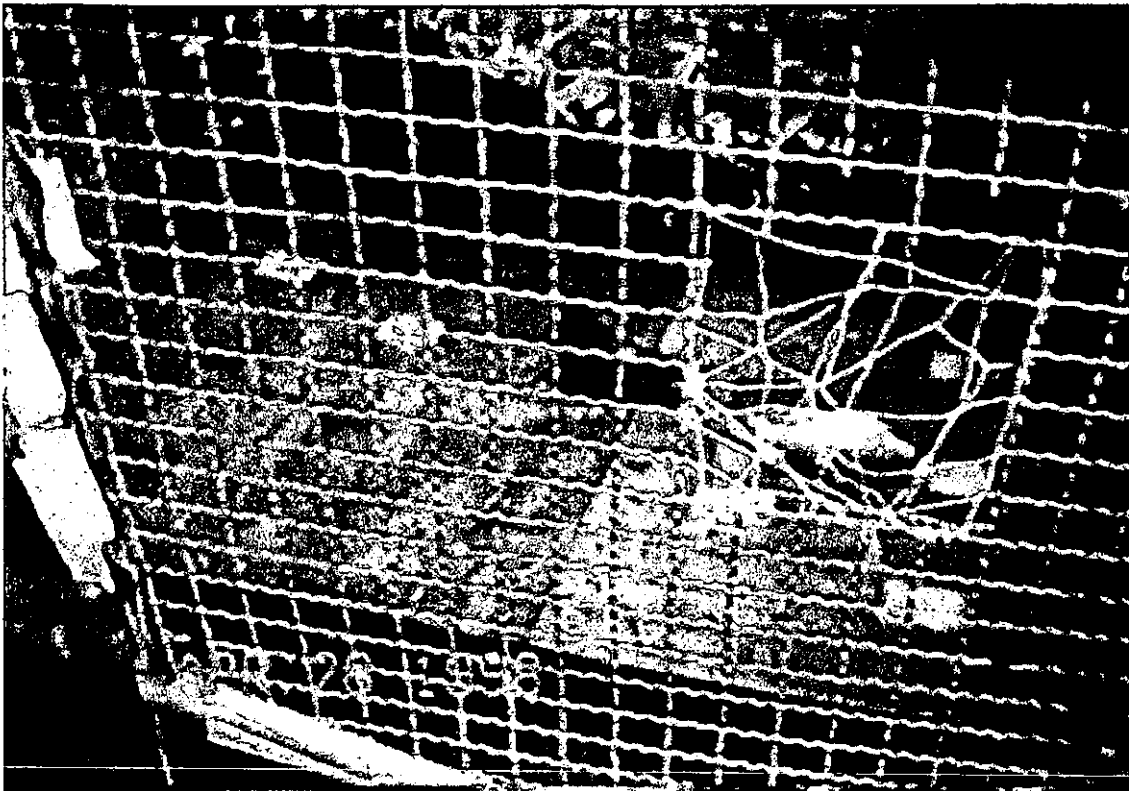


Figura 10.- Muestra el aparato utilizado en los experimentos II y III de esta tesis.

Procedimiento. Los observadores fueron aleatoriamente asignados a seis diferentes grupos ($n=4$). El procedimiento se realizó en dos réplicas idénticas y constó de tres fases, cada una de las cuales se esquematiza en la tabla 8.

HABITUACIÓN (14 días)	Alojamiento en el aviario por replicación (n=4). Régimen de privación.
MODELAMIENTO (5 sesiones)	<u>Grupo Discriminación Total: Modelo más tarima.</u> Depósitos ricos = 10g de alimento. Depósitos pobres = 0 g de alimento. <u>Grupo Discriminación Parcial: Modelo más tarima.</u> Depósitos ricos = 7g de alimento. Depósitos pobres = 3g de alimento. <u>Grupo No Discriminado: Modelo más tarima.</u> Todos los depósitos = 5g de alimento.
PRUEBA (4 sesiones)	Exposición de los observadores a la misma situación experimental en ausencia del modelo.

Tabla 8.- Presenta un resumen del procedimiento al que fueron expuestos los diferentes grupos de sujetos evaluados en el Experimento 2.

En la Fase de habituación durante 14 días consecutivos, los observadores fueron sometidos a un régimen de 23:40 horas de privación de alimento por 20 minutos de acceso libre a grano mixto, el cual se presentaba en una charola de aluminio de 20 x 30 cm, durante el período de acceso al alimento, los sujetos fueron alojados por grupos (n=4) en el aviario durante 20 minutos.

En la Fase de modelamiento, los grupos de observadores fueron expuestos a un modelo entrenado en la respuesta de perforar los sellos de papel de los depósitos de alimento, los cuales estuvieron sellados con papel de diferente color y dependiendo del color podían tener mayor o menor cantidad de alimento. El grupo Discriminación Total (n=8) fue expuesto al modelo 21 y para estos observadores en los seis depósitos ricos hubo 10 g de grano mixto mientras que en los seis depósitos pobres no hubo alimento; para una de las replicaciones (n=4) el color con el que estuvieron sellados los depósitos ricos fue el amarillo y los depósitos pobres estuvieron sellados con el color azul, para la otra replicación (n=4) el estímulo azul selló los depósitos ricos y el color amarillo estuvo en los sellos de los depósitos pobres. Por su parte, el grupo Discriminación Parcial (n=8) fue

expuesto al modelo 30 y para este grupo de observadores los depósitos ricos contuvieron 7g de grano mixto y los depósitos pobres contuvieron 3g de grano; al igual que en el grupo anterior, para una replicación el color amarillo fue el que selló los depósitos ricos y el color azul los pobres y para la otra replicación azul fue el color con el que estuvieron sellados los depósitos ricos y amarillo el color de los depósitos pobres, las demás condiciones fueron idénticas a las descritas para el grupo anterior. Finalmente, los observadores del grupo No Discriminado (n=8) también fueron expuestos a un demostrador entrenado (modelo 30), pero el color de los sellos no señaló diferentes cantidades de alimento en los depósitos. Para las dos replicaciones, todos los depósitos de alimento (amarillos y azules) contuvieron 5 g de grano mixto; las condiciones restantes fueron idénticas a las descritas para los otros grupos. Para todos los grupos esta fase tuvo una duración de 5 sesiones consecutivas de 20 minutos cada una, en las cuales tanto el modelo como el resto de los integrantes de cada grupo podían abrir los depósitos de alimento y consumir el alimento contenido en ellos

Finalmente, en la Fase de prueba para todos los grupos durante 4 sesiones consecutivas, se retiró al modelo de la situación experimental y sólo se presentó la tarima de madera con los recipientes de alimento sellados con los colores amarillo y azul; las proporciones de alimento correlacionada con cada color para los diferentes grupos fueron las mismas que en la fase de modelamiento.

Registro y Análisis de datos.- Todas las sesiones experimentales y de prueba fueron videograbadas, posteriormente las videograbaciones fueron analizadas con base en las categorías conductuales definidas en la Tabla 9. Haciendo uso de un Sistema de Registro Computarizado (Torres, Zarabozo y López, 1994) se cuantificó la duración de cada una de las categorías conductuales. También se realizó un registro en el que se anotó la posición de cada uno de los sujetos dentro del dispositivo experimental cuando un

depósito era abierto y se anotó que sujeto fue el que abrió el depósito y que sujeto fue el primero en alimentarse de un depósito abierto por otro sujeto. Este último registro también permitió calcular la frecuencia de visitas a los depósitos ricos y pobres.

Los registros fueron realizados por pares de observadores independientes y sólo se consideraron para análisis aquellos registros que tuvieron una concordancia entre observadores superior a 85%. El índice de concordancia se calculó dividiendo el número de acuerdos sobre la suma del número de acuerdos más el número de desacuerdos en cada uno de los registros.

CATEGORÍA	MODELO	OBSERVADOR
PARASITISMO	Pica el papel de un depósito hasta romperlo, lo cual permite que el alimento esté disponible.	Introduce la cabeza en el depósito cuando el papel ya fue perforado por el modelo.
PROXIMIDAD	Está colocado en el área correspondiente a un radio de 10 cm de un depósito, puede picar el papel o no.	Se encuentra ubicado en un radio de 10 cm circundantes al mismo depósito en el que está el modelo.
OTRAS	Emisión de categorías conductuales diferentes a las previamente descritas	Emisión de categorías conductuales diferentes a las previamente descritas.

Tabla 9.- Presenta la definición de las categorías conductuales registradas a través de las videograbaciones.

RESULTADOS

En este experimento se muestra que los observadores expuestos a un modelo entrenado en una respuesta particular adquieren en pocas sesiones la misma respuesta y no sólo eso, sino que se demuestra que además de la ejecución de la respuesta propiamente dicha, los observadores aprendieron la direccionalidad de la misma, es decir, los observadores respondieron más a aquellos estímulos que estaban correlacionadas con una mayor magnitud de reforzamiento. Por lo tanto, se identificó que los sujetos visitaron en

mayor proporción aquellos depósitos que tuvieron mayor cantidad de alimento y que en el transcurso de cada sesión visitaron primero los depósitos ricos y posteriormente los depósitos pobres. Adicionalmente, en este experimento se pudieron identificar algunos patrones de respuesta que parecen estar directamente involucrados en el proceso de aprendizaje por observación; tal es el caso de parasitismo y proximidad, que según se pudo apreciar se presentan en una proporción bastante alta. Por cuestiones de claridad esta sección se presentará dividida en varios incisos, cada uno de los cuales presenta un aspecto de los datos evaluados.

1) *Adquisición de la respuesta modelada.*

ADQUISICION DE LA RESPUESTA

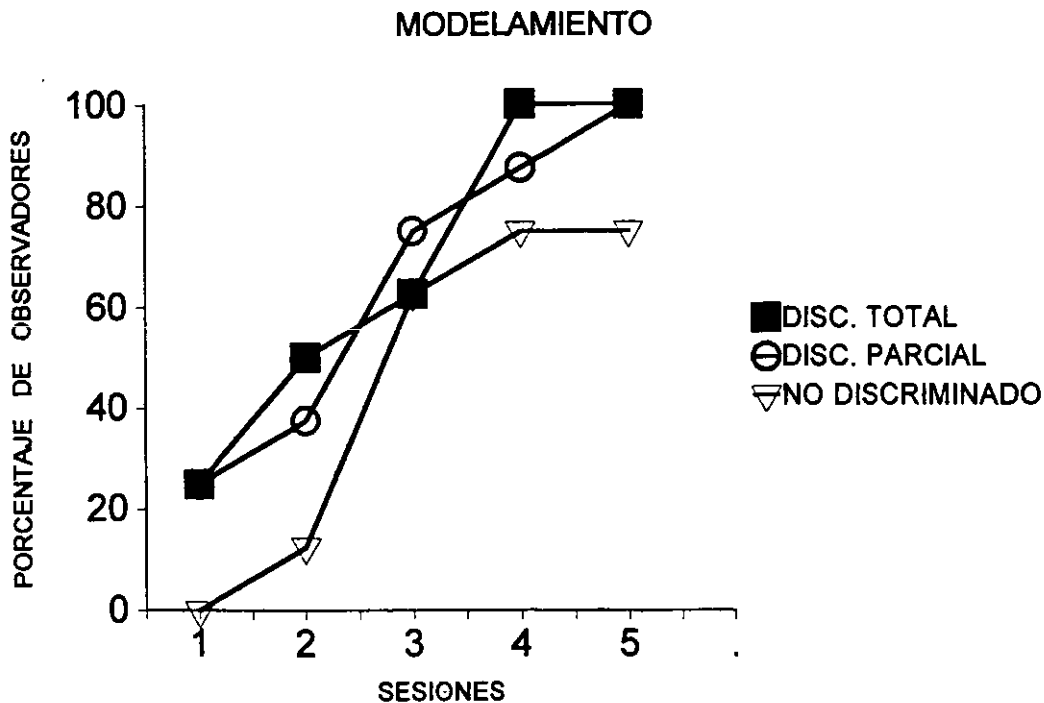


Figura 11.- Muestra el porcentaje de observadores que emitió la respuesta de perforar los sellos en la fase de modelamiento.

Con relación a la adquisición por observación de la respuesta, la Figura 11 muestra el porcentaje de observadores que emitió la respuesta en la fase de modelamiento, en ella puede verse que en los tres grupos el porcentaje de observadores que aprendió la respuesta de abrir los sellos fue incrementando gradualmente a través de las sesiones; de tal manera que para la quinta sesión el 100% de los observadores de los grupos Discriminación Total y Discriminación Parcial y el 75% de los observadores en el grupo No Discriminado ya emitía la respuesta de perforar los sellos. Un análisis de varianza por bloques muestra que las diferencias en los porcentajes de los diferentes grupos son estadísticamente significativas $F(4, 2) = 13.27, p = 0.002$.

ADQUISICION DE LA RESPUESTA

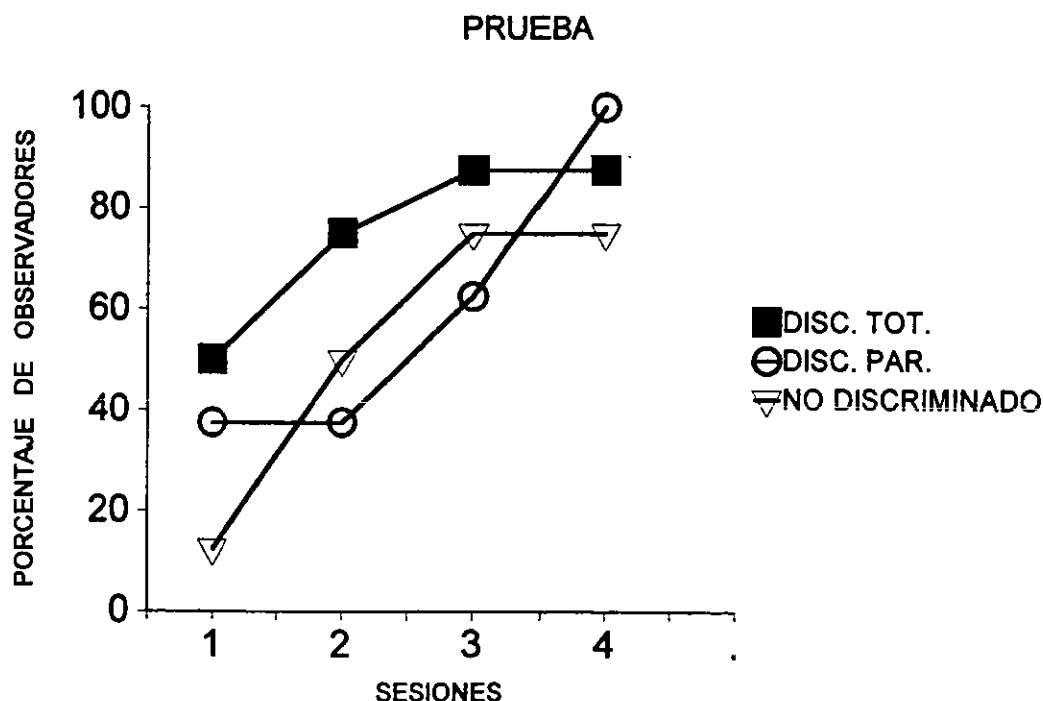


Figura 12.- Muestra el porcentaje de observadores que emitió la respuesta de perforar los sellos en la fase de prueba.

En la Figura 12 puede observarse el porcentaje de observadores que emitió la respuesta en la fase de prueba. En primera instancia, resulta sorprendente el hecho de que en la primera sesión de prueba este porcentaje decreció en los tres grupos en comparación con el porcentaje registrado en las últimas sesiones de la fase de modelamiento. En segunda instancia, puede verse que en los tres grupos el porcentaje de sujetos emitiendo la respuesta de perforar los sellos incrementó gradualmente y para la última sesión de esta fase ya registraban el 100% de observadores el grupo Discriminación Parcial, el 87.5% de observadores el grupo Discriminación Total y el 75% de observadores el grupo No Discriminado. El análisis de varianza por bloques indica que no existen diferencias significativas entre los porcentajes de los diferentes grupos $F(3, 2) = 2.85$, $p = 0.134$.

2) *Ejecuciones Discriminadas.*

En lo referente a la ejecución discriminada mostrada por los sujetos en este experimento, se calculó el índice de discriminación tanto de los modelos como de los observadores de cada uno de los grupos. El índice de discriminación en los grupos experimentales se calculó dividiendo el número de depósitos abiertos con el color que sellaba los depósitos ricos sobre el número de depósitos abiertos con color de los depósitos pobres más el número de depósitos abiertos con el color de los depósitos ricos para cada uno de los sujetos. Para el grupo No Discriminado, en el que los dos estímulos tenían igual valor, para uno de las replicaciones el E azul fue considerado el E rico (únicamente con fines de cálculo) y para la otra replicación el E amarillo fue considerado E rico, el resto del cálculo es idéntico al ya descrito.

La Figura 13 presenta el índice de discriminación promedio calculado para el modelo en cada uno de los grupos evaluados. Puede verse que el modelo del grupo Discriminación Total mostró una ejecución discriminada en todas las sesiones, teniendo en las sesiones 2, 3 y 4 una discriminación perfecta. En el grupo Discriminación Parcial, el modelo promedió un índice de discriminación que osciló entre .4 y 1.0 a lo largo de la fase de modelamiento, lo cual indica que perforó los depósitos de ambos colores en la mayoría de las sesiones. El modelo del grupo no discriminado en toda la fase tuvo un índice de discriminación por abajo del nivel de oportunidad, cuyos valores oscilaron alrededor de .4. Un análisis de varianza por bloques señala que hay diferencias significativas entre los índices de los diferentes grupos $F(4, 2) = 50.44, p < 0.001$.

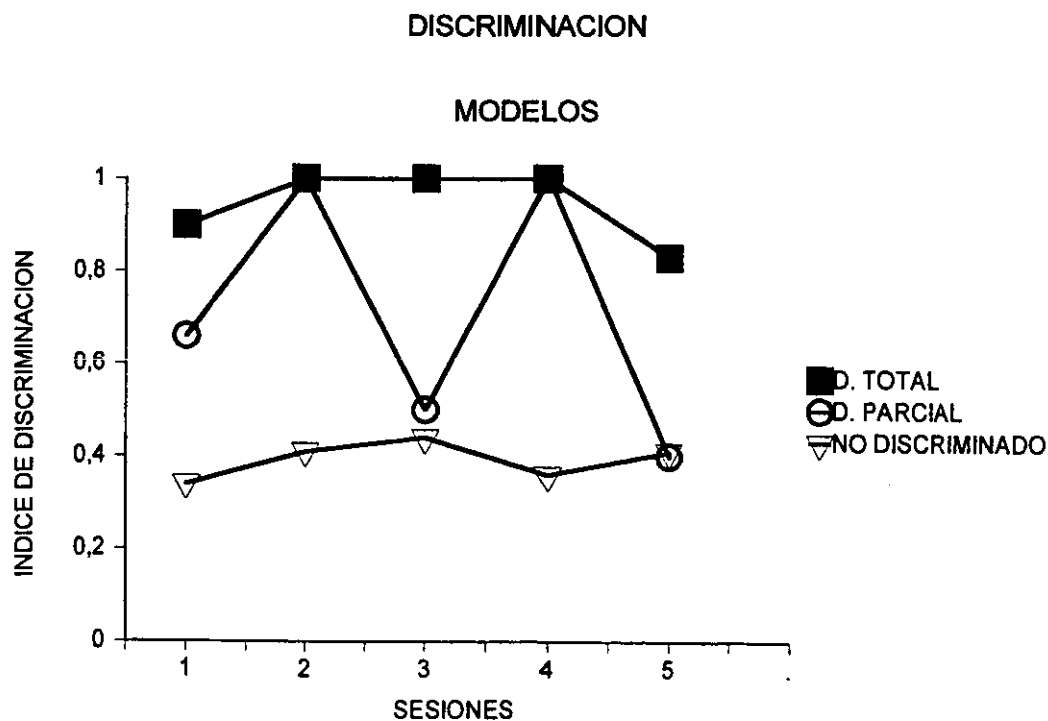


Figura 13.- Muestra el índice de discriminación calculado para los modelos de cada grupo evaluado.

En la Figura 14 se presenta el índice de discriminación promedio calculado para los observadores de los diferentes grupos en las sesiones inicial y final de la fase de modelamiento e inicial y final de la fase de prueba.

Los observadores del grupo Discriminación Total en la sesión inicial de la fase de modelamiento respondieron al nivel de oportunidad ante los estímulos presentados (.50); este valor incrementó en la última sesión a .65; en la fase de prueba, tanto en la sesión inicial como en la final el índice de discriminación fue 1.0, lo cual evidentemente demuestra que los observadores discriminaron entre los estímulos presentados y que esta discriminación fue función de la magnitud de reforzamiento asociada a cada color.

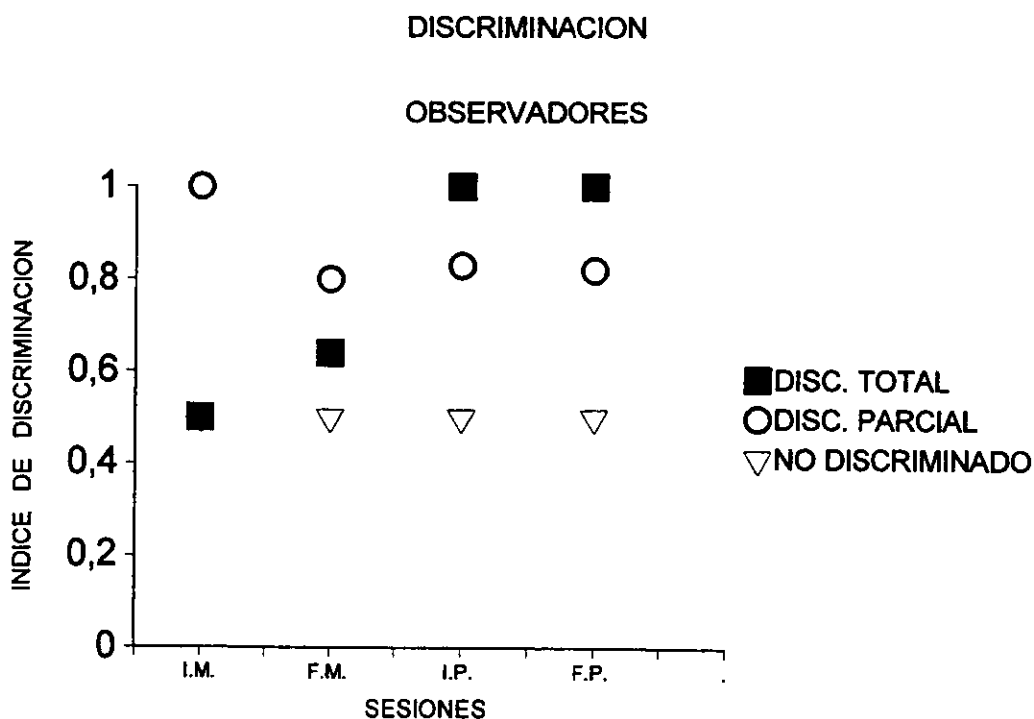


Figura 14.- Presenta el índice de discriminación calculado para los observadores de los diferentes grupos en las sesiones: inicial de modelamiento (I.M.), final de modelamiento (F.M.), inicial de prueba (I.P.) y final de prueba (F.P.).

Por su parte, los observadores del grupo Discriminación Parcial en la sesión inicial de la fase de modelamiento respondieron de manera completamente discriminada, ya que su índice fue de 1.0; este valor decreció en las sesiones subsiguientes, registrando en la

sesión final de esta fase un valor de .80; durante la fase de prueba el índice de discriminación para el grupo Discriminación Parcial fue mayor a .8 en las sesiones inicial y final. Los observadores del grupo No Discriminado tuvieron un índice de discriminación de .5 en cada una de las sesiones presentadas en la Figura 14. El análisis de varianza por bloques indica que hay diferencias significativas entre los índices de discriminación de los diferentes grupos tanto en la fase de modelamiento $F(4, 2) = 11.69, p = 0.004$ como en la fase de prueba $F(3, 2) = 70.60, p < 0.001$.

Como es fácil advertir a partir de la descripción previa, en este experimento tanto el modelo como los observadores de los grupos expuestos a condiciones experimentales en las que el color del sello se correlacionó con diferente magnitud de reforzamiento en los depósitos (grupos discriminados) mostraron una ejecución discriminada, respondiendo preferentemente al estímulo asignado al depósito con mayor cantidad de alimento (rico), aunque también respondieron al estímulo correlacionado con el depósito que tuvo menor cantidad de alimento o sin alimento (pobre), pero siempre en menor proporción.

Dado lo anterior y en vista de que este experimento también permitió la evaluación de la conducta de forrajeo de grupos de sujetos, se procedió a evaluar cómo los sujetos se distribuyeron entre los depósitos ricos y pobres a lo largo de cada una de las sesiones. Al respecto, las teorías de forrajeo óptimo predicen que cuando los sujetos inician la búsqueda de alimento visitarán con mayor probabilidad las parcelas más ricas y que sólo cuando éstas se agoten visitarán las parcelas pobres (Fretwell y Lucas, 1970).

Muestreo de depósitos.

Para hacer este análisis, en primera instancia se contabilizó el número de visitas que los sujetos de cada grupo experimental hicieron a cada uno de los depósitos abiertos en

ambas fases del experimento; con estos datos se calculó la frecuencia relativa de visitas a los depósitos ricos, la cual se obtuvo dividiendo la frecuencia de visitas a los depósitos ricos sobre la frecuencia de visitas a los depósitos ricos más la frecuencia de visitas a los depósitos pobres.

$F \text{ depósitos ricos} / F \text{ depósitos ricos} + F \text{ depósitos pobres}$

La Figura 15 presenta la frecuencia relativa promedio de visitas a los depósitos ricos para cada grupo experimental en cada una de las fases del experimento.

VISITAS A DEPOSITOS RICOS

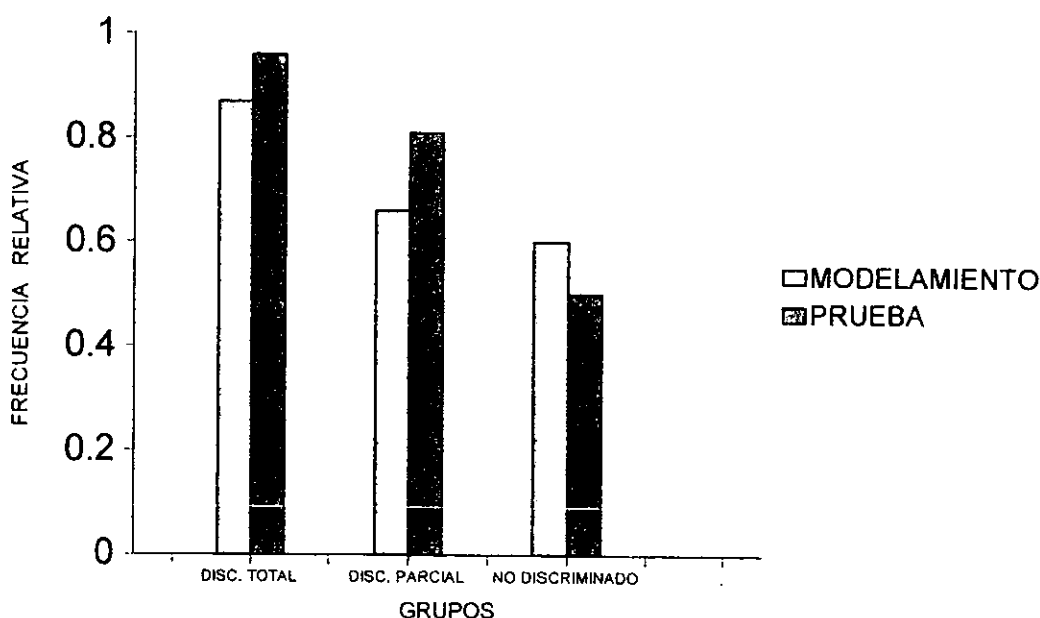


Figura 15.- Muestra la frecuencia relativa de visitas hechas a los depósitos ricos para cada uno de los grupos evaluados. Se presenta el valor promedio en las fases de modelamiento y prueba. No se presentan los valores de desviación estándar porque en todos los casos oscilaron entre .03 y .08.

En general, tanto en la fase de modelamiento como en la de prueba los sujetos de los grupos discriminados visitaron en mayor proporción los depósitos ricos que los depósitos pobres; en el grupo Discriminación Total, los observadores visitaron los depósitos ricos en

una proporción superior a .8 en modelamiento y cercana a 1.0 en la prueba; en el grupo Discriminación Parcial, la proporción de visitas a los depósitos ricos fue superior a .6 en modelamiento y superior a .8 en prueba; en el grupo No Discriminado, esta proporción fue superior a .6 en modelamiento y .5 en prueba. Un análisis categórico de datos en el cual se trabajó con la matriz presentada en la tabla 10, indica que las diferencias entre los datos son significativas tanto en la fase de modelamiento χ^2 cuadrada Pearson = 28.613, $p < 0.001$ como en la fase de prueba χ^2 cuadrada Pearson = 15.433, $p < 0.001$. Análisis categóricos más específicos permiten identificar que en la fase de modelamiento el grupo Discriminación Total es significativamente diferentes de los grupos Discriminación Parcial χ^2 cuadrada Pearson = 18.320, $p < 0.001$ y No Discriminado χ^2 cuadrada Pearson = 27.039, $p < 0.001$. En la fase de prueba, el grupo Discriminación Total es significativamente diferente del grupo No Discriminado χ^2 cuadrada Pearson = 14.190, $p < 0.001$, también el grupo Discriminación Parcial es significativamente diferente del grupo No Discriminado, χ^2 cuadrada Pearson = 4.528, $p = 0.03$.

	RICO	POBRE	TOTAL
D. TOTAL	135	21	156
D. PARCIAL	86	46	132
NO DISC.	109	69	178
TOTAL	330	136	466

Tabla 10.- Ilustra el tipo de matriz que se utilizó para llevar a cabo el análisis categórico de datos.

En vista de que los sujetos de los grupos discriminados visitaron más depósitos ricos que pobres, se consideró pertinente realizar un análisis más fino de estos datos, a través del cual identificar si la preferencia de los sujetos por los diferentes tipos de depósito cambia en el transcurso de la sesión experimental, para ello se procedió a calcular la probabilidad de que los sujetos visitaran depósitos ricos *versus* depósitos pobres en la

primera y en la segunda mitad de cada sesión. Para realizar este cálculo se utilizó una matriz como la ilustrada en la Tabla 11.

	RICO	POBRE	TOTAL
TIEMPO 1	18	2	20
TIEMPO2	7	1	8
TOTAL	25	3	28

Tabla 11.- Presenta los datos de la primera sesión de modelamiento del grupo Discriminación Total para ilustrar cómo se llevó a cabo el cálculo de la probabilidad de que los sujetos visitaran los dos tipos de depósitos en la primera y segunda mitad de la sesión.

En esta matriz se tiene que los sujetos hicieron un total de 28 visitas a los dos tipos de depósito en la sesión experimental, de las cuales 18 visitas fueron a los depósitos ricos en el tiempo 1, 2 visitas las hicieron a los depósitos pobres en el tiempo 1, 7 visitas fueron a los depósitos ricos en el tiempo 2 y 1 visita fue para los depósitos pobres en el tiempo 2. Las probabilidades para identificar cómo los sujetos se distribuyeron entre los dos tipos de depósito en ambas partes de la sesión, se obtuvieron dividiendo el valor de cada celda sobre el número total de visitas realizadas en la sesión.

$$p = c/t$$

Donde: p es igual al valor obtenido de probabilidad; c es el valor particular de una celda y t es la suma del valor de todas las celdas.

Los valores calculados para la primera sesión de modelamiento, la última sesión de modelamiento y la primera sesión de prueba se presentan en la Figura 16, la parte superior de esta Figura muestra que en el grupo Discriminación Total los sujetos visitaron los depósitos ricos en t1 con una probabilidad superior a .6 en las sesiones de modelamiento y con una probabilidad superior a .8 en la primera sesión de prueba, valores que siempre fueron superiores a los de la probabilidad de visitar un depósito pobre en este mismo tiempo, cuyos valores fueron cercanos a cero; también puede verse que la probabilidad de

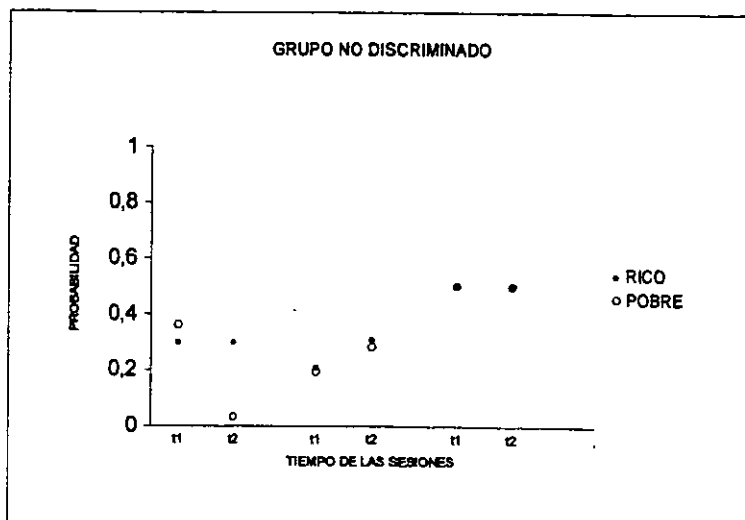
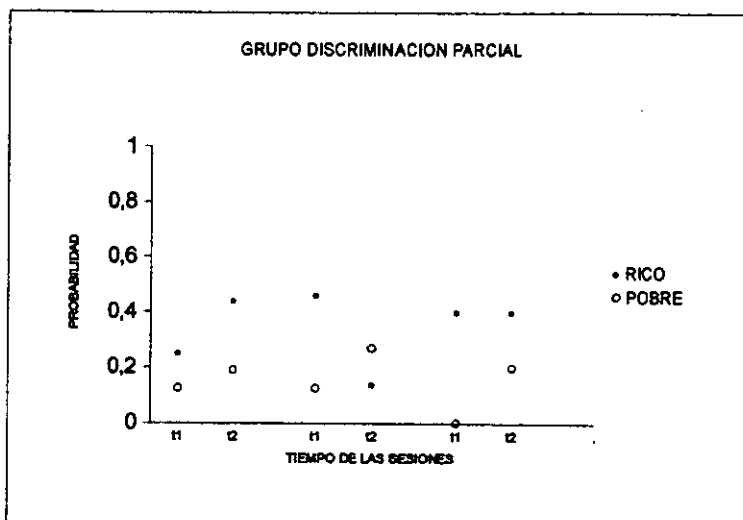
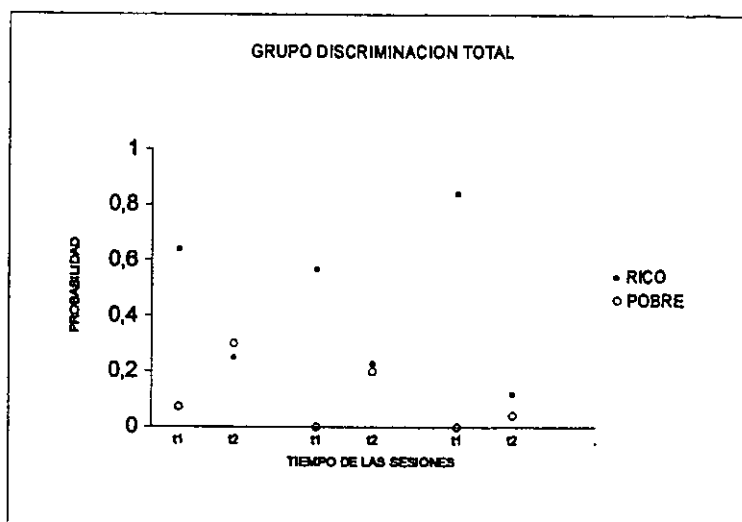


Figura 16.- Muestra la probabilidad con la cual los sujetos visitaron los depósitos ricos y pobres en la primera mitad de la sesión (t1) y en la segunda mitad de la sesión (t2). Se presentan los datos de las sesiones inicial y final de modelamiento y de la sesión inicial de prueba.

visitar depósitos pobres incrementó en el tiempo 2 con relación al tiempo 1; el análisis categórico de estos datos indica que hay diferencias estadísticamente significativas en la última sesión de la fase de modelamiento χ^2 cuadrada Pearson = 14.887, $p < 0.001$ y en la primera sesión de la fase de prueba χ^2 cuadrada Pearson = 5.469, $p = 0.01$.

Este efecto también se observa en el grupo Discriminación Parcial, aunque los valores de probabilidad son menores que los del grupo previo, en este grupo también hubo diferencias significativas en la última sesión de la fase de modelamiento χ^2 cuadrada Pearson = 9.261, $p = 0.002$ y en la primera sesión de la fase de prueba χ^2 cuadrada Pearson = 4.929, $p = 0.02$.

La parte inferior de la Figura 16 permite ver que en la última sesión de modelamiento y prueba los valores de visitar ambos depósitos fue bastante similar en cada uno de los tiempos en el grupo No Discriminado, al respecto el análisis categórico de datos indica que no hay diferencias significativas en los datos calculados para este grupo.

Lo anteriormente descrito también es ilustrado por las Figuras 17 y 18, las cuales muestran fotografías de la tercera sesión de modelamiento del grupo Discriminación Parcial. En la Figura 17 puede verse que los sujetos abrieron primero cuatro de los depósitos ricos (de color azul). Adicionalmente, la Figura 17 muestra que después de abiertos los cuatro depósitos ricos, un sujeto está abriendo un depósito pobre.

Al igual que los índices de discriminación, los datos obtenidos con el cálculo de estas probabilidades demuestran que los sujetos de los grupos discriminados mostraron una preferencia por responder a los depósitos de alimento que contuvieron mayor cantidad de alimento, efecto encontrado en situaciones operantes de elección en los que se manipulan diferentes magnitudes de reforzamiento en las distintas opciones.

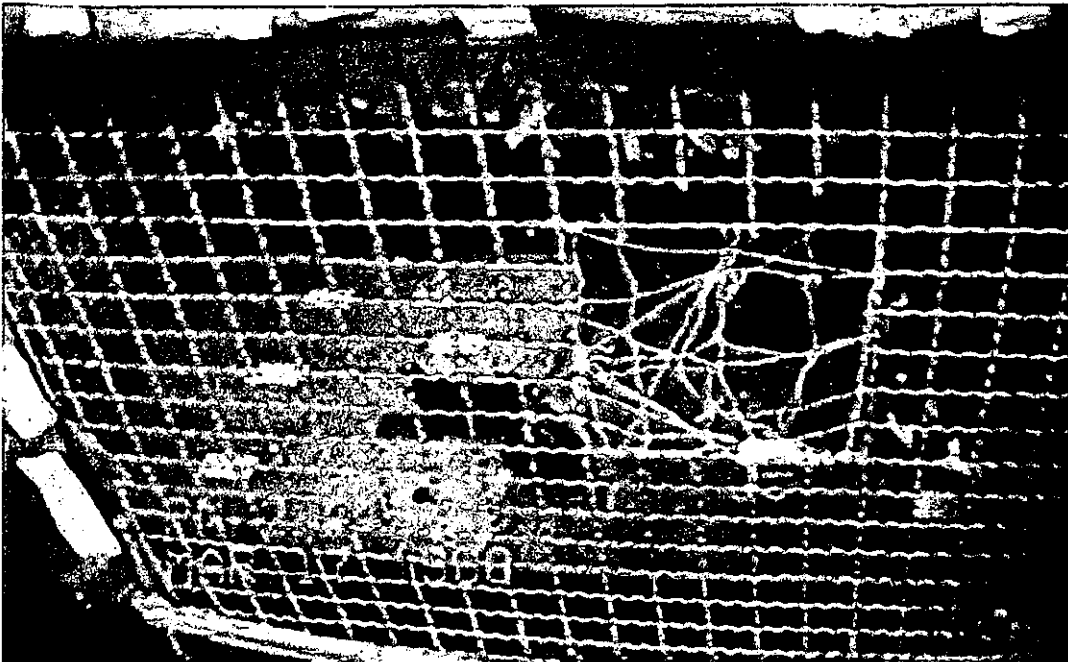


Figura 17.- Muestra como en la sesión tres de la fase de modelamiento los sujetos del grupo Discriminación Parcial abren sucesivamente cuatro depósitos ricos. Como puede verse hay un sujeto en cada uno de los depósitos abiertos y el quinto sujeto que es el modelo (M30) sólo está sobre la tarima.

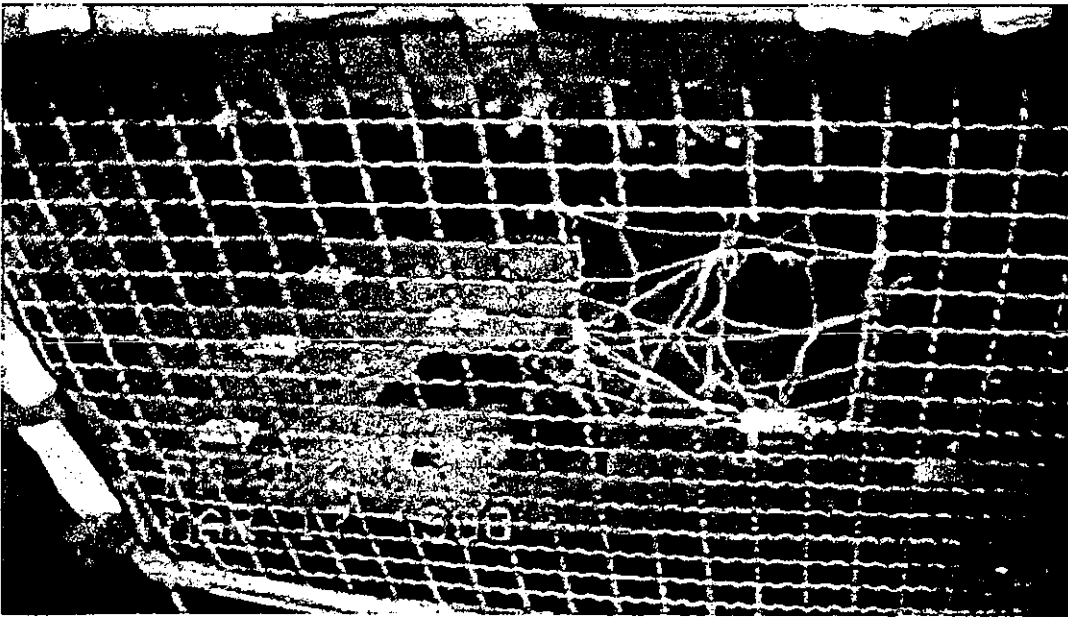


Figura 18.- Esta fotografía permite ver al M 30 abriendo un depósito pobre, después de que sólo depósitos ricos fueron abiertos previamente. Asimismo, se puede apreciar que cada sujetos está alimentándose en un depósito diferente.

Dado esto, resulta interesante identificar si hay una relación ordenada entre la proporción de visitas realizadas a los depósitos ricos y la proporción de alimento disponible en estos depósitos.

El cálculo de esta relación se llevó a cabo siguiendo la ecuación de igualación para grupos mencionada por Baum y Kraft (1998):

$$N1/N2 = A1/A2$$

Esta ecuación describe que el número relativo de predadores de un grupo en una de dos parcelas va a ser igual a los recursos disponibles en cada una de las parcelas.

Con base en esta ecuación, consideré para el cálculo de la relación la frecuencia relativa de visitas a los depósitos ricos y la magnitud relativa de reforzamiento manipulada en estos depósitos. La relación evaluada fue:

$$\text{Visitas rico / visitas pobre} = \text{cantidad de alimento rico / cantidad alimento pobre}$$

$$FVR/FVP = MR/MP$$

Así, la frecuencia relativa de visitas a los depósitos ricos debe igualar a la magnitud relativa de reforzamiento en estos depósitos.

La figura 19 presenta los datos para los tres valores relativos de magnitud de reforzamiento manipulados en este experimento durante la fase de modelamiento. Como puede apreciarse, cuando los depósitos ricos tuvieron una magnitud relativa de reforzamiento igual a 1.0, la frecuencia relativa de visitas a estos depósitos fue cercana a .9; cuando la magnitud relativa de reforzamiento en los depósitos ricos fue de .70, la frecuencia relativa de visitas a estos depósitos también fue .70; finalmente, cuando la

magnitud relativa fue .50 para todos los depósitos, la frecuencia relativa de visitas fluctuó de .60 a .65. Un análisis de varianza indica que hay diferencias significativas entre estos datos $F(1, 13) = 111.766, p < 0.001$.

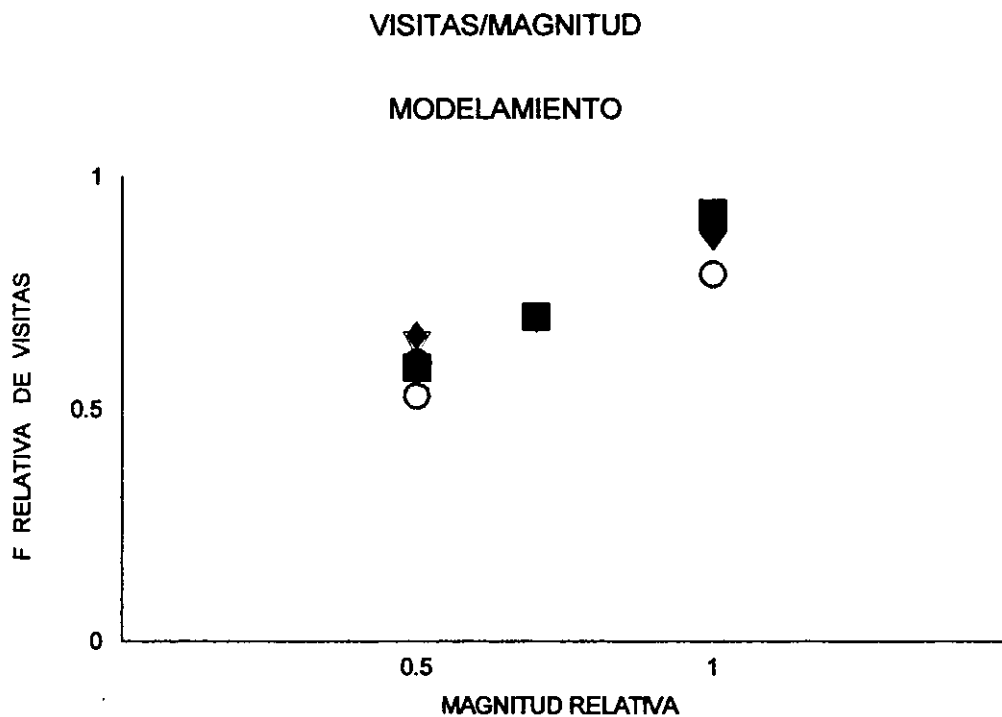


Figura 19.- Muestra la frecuencia relativa de visitas a los depósitos ricos en función de la magnitud relativa de reforzamiento disponible en esos depósitos. Cada punto corresponde a una sesión experimental.

La Figura 20 muestra los datos calculados en la fase de prueba, en esta figura puede advertirse que cuando la magnitud relativa de reforzamiento fue 1.0, la frecuencia relativa de visitas también fue 1.0 y sólo en una sesión fue .96; cuando la magnitud relativa fue de .70, la frecuencia relativa de visitas fluctuó de .85 a 1.0; en el grupo con magnitud relativa de reforzamiento igual a .5, los sujetos visitaron los depósitos con una frecuencia relativa de .5. Un análisis de varianza señala que las diferencias son estadísticamente significativas $F(1, 10) = 27.427, p < 0.001$.

Los datos presentado en ambas figuras indican que en lo general existe una relación ordenada entre la frecuencia de visitas a los depósitos por parte de los grupos de sujetos y la magnitud de reforzamiento disponible en los mismos.

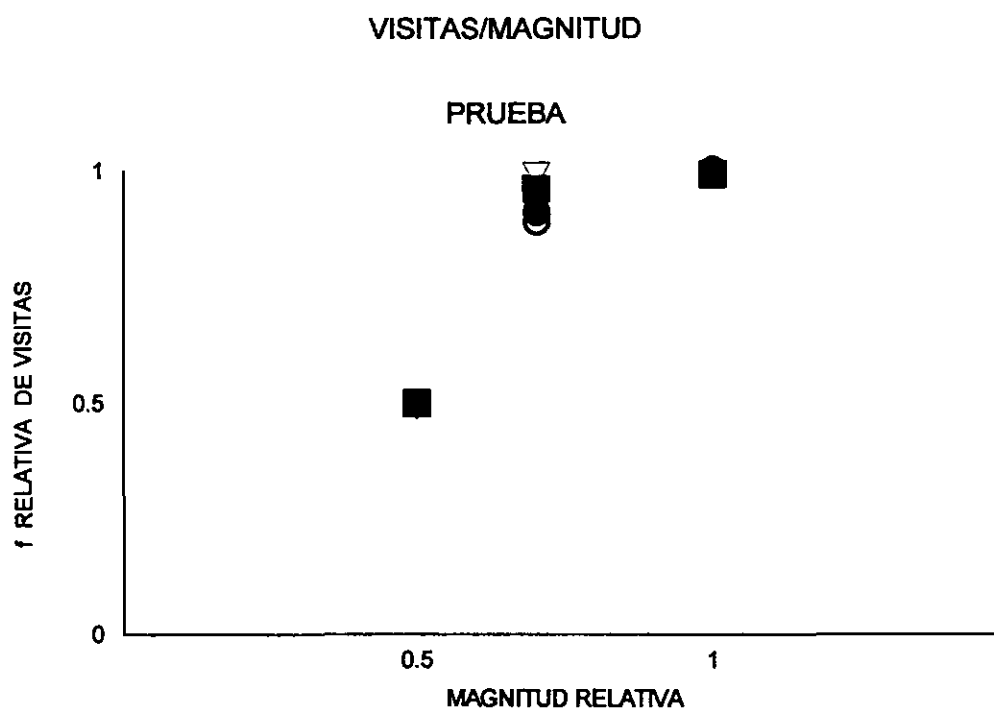


Figura 20.- Exhibe la frecuencia relativa de visitas a los depósitos rico en función de la magnitud de reforzamiento disponible en estos depósitos. Cada punto corresponde al cálculo obtenido en una sesión.

Enseguida se presenta una descripción y análisis de los patrones de respuesta mostrados por los sujetos de este experimento durante la fase de modelamiento.

Patrones de respuesta.

La Figura 21 muestra la duración relativa promedio de las categorías registradas para cada uno de los grupos evaluados; en general, los observadores emitieron en mayor proporción la categoría de parasitismo, siguió la de proximidad y la categoría de otras respuestas la emitieron en menor proporción.

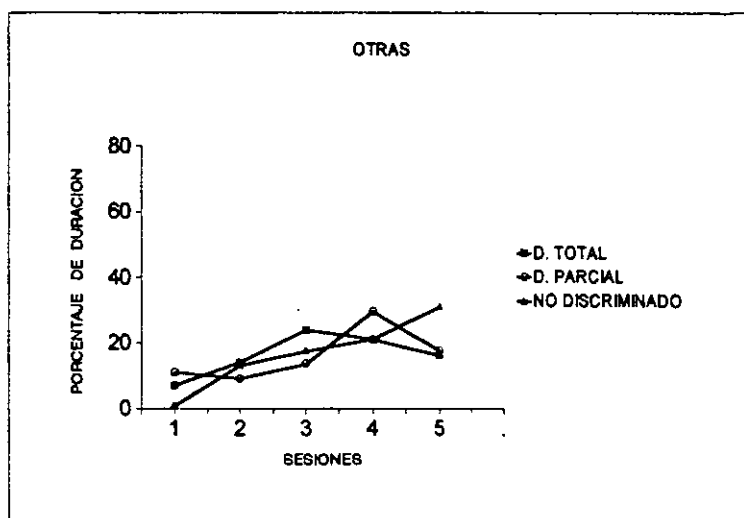
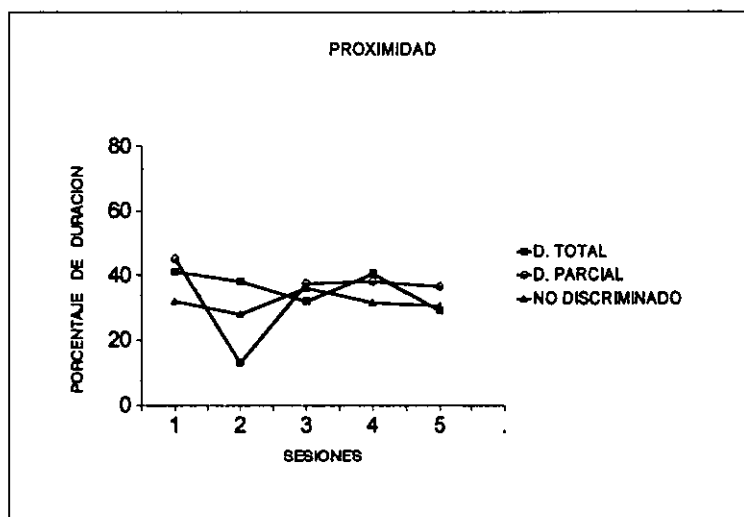
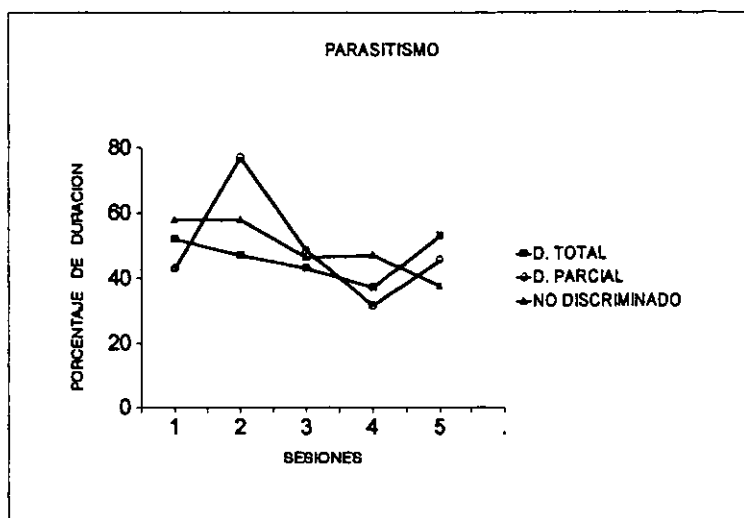


Figura 21.- Presenta el porcentaje de duracion promedio de las categorias conductuales calculadas para cada grupo en la fase de modelamiento.

La parte superior de la Figura 21 muestra el porcentaje de duración promedio de la categoría parasitismo; como puede advertirse, en el grupo Discriminación Total esta categoría en general tuvo valores que oscilaron alrededor de 50%; en el grupo Discriminación Parcial, parasitismo promedió valores cercanos a 40%, excepto en la sesión 2, en la cual el valor fue de 78%; el grupo No Discriminado mostró una tendencia decreciente en los valores de duración relativa para esta categoría, en las sesiones iniciales registró un valor de 60%, el cual decreció a 37% en la última sesión.

La parte central de la Figura 21 muestra el porcentaje de duración de la categoría proximidad; para el grupo Discriminación Total esta categoría promedió valores que oscilaron entre 30 y 40%; en el grupo Discriminación Parcial en general, proximidad promedió valores entre 40 y 50%; el grupo No Discriminado promedió valores de duración relativa cercanos a 30 en la fase de modelamiento.

La parte baja de la Figura 21 muestra el porcentaje de duración promedio de otras conductas, la cual en las sesiones iniciales tuvo valores muy bajos, cercanos a 10% en los tres grupos evaluados y a lo largo de la fase mostró un incremento a valores cercanos a 20%. Un análisis de varianza de dos factores (grupos y categorías) indica que hay diferencias significativas entre las duraciones de las diferentes categorías $F(2, 2) = 41.67$, $p < 0.001$; no hay diferencias significativas entre los grupos $F(2, 2) = 0.01$, $p = 0.98$ y no hay una interacción entre grupos y categorías $F(2, 2) = 0.20$, $p = 0.93$.

Para tener más información respecto al juego de estrategias productor-parásito, a través del registro en el que se identificaba la posición de cada uno de los sujetos cada vez que un depósito de alimento era perforado y cual de los sujetos había perforado cada uno de los mismos, se hizo el cálculo del número de depósitos abiertos por cada uno de los observadores en ambas fases del experimento; de igual manera, se calculó el número de

veces que cada uno de los observadores visitó por primera vez un depósito recién abierto (lo cual también proporciona un índice de parasitismo). Con estos datos se realizó un cálculo de probabilidad, siguiendo la lógica descrita en el inciso de Muestreo de depósitos.

Por ejemplo:

	ABRIR	PARASITAR	TOTAL
MODELAMIENTO	2	8	10
PRUEBA	6	4	10
TOTAL	8	12	20

Tabla 11.-Presenta una matriz para ilustrar como se realizó el cálculo de probabilidades.

El cálculo de la probabilidad de que los sujetos abrieran depósitos en la fase de modelamiento con relación a que parasitaran depósitos en esta fase se hizo dividiendo el valor de la celda superior izquierda (2) sobre el valor de la celda superior izquierda más la celda superior derecha (10) y lo mismo hizo con las celdas inferiores para el cálculo de las probabilidades en la fase de prueba.

$$\text{probabilidad abrir/parasitar} = f \text{ abrir} / f \text{ abrir} + f \text{ parasitar}.$$

La Figura 22 muestra los datos de los observadores de los tres grupos evaluados. Como puede advertirse, en la fase de modelamiento sólo dos de los observadores del grupo Discriminación Total muestran una probabilidad superior a .6, lo cual permite considerarlos como los mejores productores de este grupo, la probabilidad calculada para el resto de los observadores fue inferior a .5, lo cual permite identificarlos como parásitos; ahora bien, en la fase de prueba hay una tendencia en la mayoría de los observadores a incrementar la probabilidad de abrir con relación a parasitar, aún cuando es fácil identificar que sólo dos

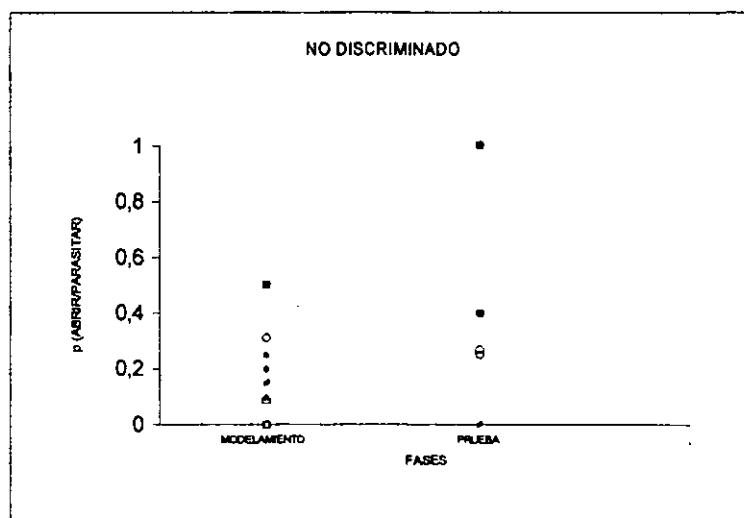
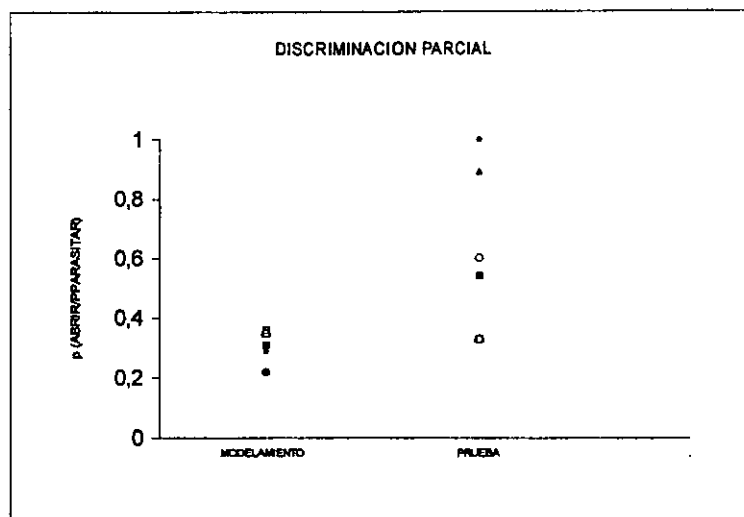
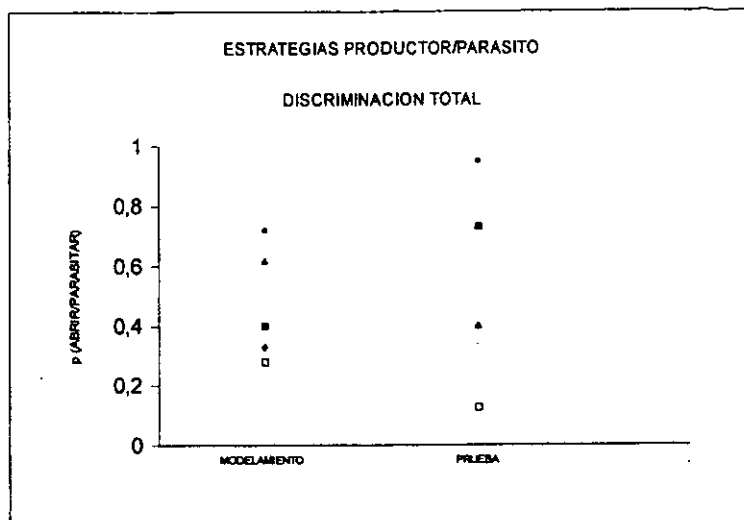


Figura 22.- Muestra la probabilidad con la que los observadores abrieron los sellos con relacion a parasitar depositos abiertos en ambas fases del experimento.

observadores tuvieron valores superiores a .7. Un análisis categórico de datos señala que hay diferencias significativas chi cuadrada Pearson = 4.073, $p = 0.04$.

En el grupo Discriminación Parcial, las probabilidades de todos los observadores fueron inferiores a .4 en la fase de modelamiento, lo cual permite identificar que estos sujetos siguieron una estrategia de parásitos en esta fase. En la fase de prueba todos los valores de probabilidad incrementaron, lo cual indica que los observadores de este grupo modificaron su estrategia al ser retirado el modelo y abrieron más depósitos; adicionalmente puede identificarse que dos sujetos tuvieron valores cercanos a 1.0, lo cual indica que fueron los mejores productores. El análisis categórico de datos señala que las diferencias fueron estadísticamente significativas chi cuadrada Pearson = 15.865, $p < 0.001$.

En el grupo No Discriminado, los valores de probabilidad condicional calculados en la fase de modelamiento fueron inferiores a .5, lo cual indica que los observadores de este grupo siguieron una estrategia de parásitos. En la fase de prueba dos sujetos cambiaron esta estrategia, pues el valor de la probabilidad condicional fue de 1.0, lo cual indica que abrieron depósitos y que nunca parasitaron un depósito abierto por otro sujeto, el resto de los observadores se mantuvo siguiendo una estrategia de parásito, con valores inferiores a .4. El análisis categórico de datos indica que las diferencias son significativas chi cuadrada Pearson = 15.699, $p < 0.001$.

DISCUSIÓN.

Adquisición de la respuesta.

Los datos previamente descritos, además de replicar a los obtenidos en el Experimento I, en el sentido de que demuestran que los observadores adquieren la respuesta

modelada, también lo hacen mostrando que cuando los depósitos de alimento se encuentran dispersos la adquisición de la respuesta es bastante rápida.

Así, en el presente experimento también puede hablarse de la presencia de un proceso de aprendizaje por observación, en el cual la ejecución del modelo permitió a los observadores identificar la respuesta que se correlacionaba con la disponibilidad del reforzamiento (Galef, 1988; Laland, Richerson y Boyd, 1993, Heyes, 1994, 1996 b).

La velocidad con la cual los observadores adquirieron la respuesta de perforar los sellos es consistente con lo propuesto por algunos autores que evalúan la conducta de forrajeo, quienes proponen que cuando los animales están hambrientos y buscan alimento usan la información que les proporcionan sus coespecíficos -información pública-. Clark y Mangel (1984), Valone (1989) y Galef y Giraldeau (2001) han propuesto que la explotación de una parcela por un grupo permitirá a los individuos usar información generada por el éxito o fracaso de sus compañeros para evaluar el valor de una parcela con mayor velocidad o exactitud de la lograda cuando son forrajeadores solitarios.

Así, este experimento demuestra que grupos de observadores aprenden a partir de un coespecífico a ejecutar la respuesta que se correlaciona con la disponibilidad de alimento, pero ¿la ejecución de esta respuesta es función de la cantidad de alimento asignada a cada depósito dependiendo del color del sello?

Ejecuciones discriminadas.

En este experimento los sujetos observadores aprendieron tanto a emitir la respuesta modelada como a responder discriminadamente al mismo estímulo al que su modelo respondió en la fase de modelamiento; esto es, la ejecución de los observadores fue función directa de la ejecución previa del modelo.

Estos datos, en primera instancia demuestran que en situaciones en donde los observadores son expuestos en grupo a modelos entrenados, cuya ejecución es diferencial ante dos propiedades de estímulo es posible el aprendizaje por observación de ejecuciones discriminadas, de manera similar a como ocurre cuando un sólo observador es expuesto a un modelo (Nicol y Pope ,1992, 1993; Heyes y Dawson, 1990; Heyes, Dawson y Nokes, 1992; Simmons y Lejeune, 1997; Campbell, Heyes y Goldsmith, 1999).

Por lo tanto, los observadores expuestos en grupo a un modelo entrenado aprenden a ejecutar tanto la respuesta modelada como la direccionalidad de la misma, lo cual por un lado, permite hablar de la evaluación de un proceso de **aprendizaje por observación discriminado** y por otro lado, apoya lo propuesto por Heyes (1994) quien argumenta que el aprendizaje por observación es propositivo.

Con relación a los efectos de la variable manipulada –cantidad de alimento- hay varios aspectos dignos de ser considerados, los cuales se discutirán a continuación.

La ejecución discriminada de los modelos fue función de la magnitud de reforzamiento correlacionada a diferentes estímulos discriminativos, ya que como se recordará el modelo expuesto a una situación en la que sólo había alimento en un tipo de depósito mostró índices de discriminación de 1.0, mientras que el modelo expuesto a condiciones en las que había alimento en depósitos de ambos colores tuvo índices cercanos a .6 cuando en ambos colores había igual cantidad de alimento. Así puede decirse que la ejecución de los modelos fue sensible a la magnitud de reforzamiento correlacionada con cada una de las opciones disponibles (Catania, 1963).

Por su parte, los observadores de todos los grupos evaluados también mostraron una ejecución discriminada, la cual puede sugerirse que fue función de la ejecución demostrada por su respectivo modelo.

Como se recordará, los observadores del grupo Discriminación Total en la fase de prueba mostraron índices de discriminación de .96 en una sesión y de 1.0 en las otras sesiones, lo cual indica que estos sujetos tuvieron una preferencia bastante alta por responder a los depósitos que tuvieron alimento con relación a aquellos que estaban vacíos; por su parte, los observadores del grupo Discriminación Parcial, tuvieron índices de discriminación en la fase de prueba que oscilaron entre .80 y 1.0, estos valores aún cuando muestran que los observadores de este grupo prefirieron responder al estímulo correlacionado con mayor cantidad de alimento también señalan que los observadores de este grupo hicieron proporcionalmente más visitas a los depósitos con menor cantidad de alimento de los que hicieron los sujetos del grupo Discriminación Total a los depósitos vacíos, lo cual es entendible en términos de que para este grupo los depósitos pobres sí tenían alimento, aunque en menor cantidad que los depósitos ricos.

Muestreo de depósitos.

Estos datos son congruentes con lo planteado por el modelo de forrajeo estocástico, en cuanto a que el número óptimo de visitas a parcelas vacías decrementa como la probabilidad de comida en las parcelas atractivas incrementa. Asimismo, son congruentes con los resultados de Roberts (1993) cuyos sujetos visitaron todos los alimentadores disponibles en las parcelas atractivas y el número medio de alimentadores vacíos que visitaron decrementó en función de un aumento en la densidad de las parcelas atractivas.

De igual manera, estos datos se ajustan a lo propuesto por la teoría de la distribución libre ideal de Fretwell y Lucas (1970) en el sentido de que los individuos tenderán a ir y/o a permanecer en la parcela en la que ellos logren la ganancia más alta, sobre todo cuando las parcelas alternativas ofrecen la misma presa. Lo anterior implica que los sujetos en este

experimento deberían responder más a la opción con mayor cantidad de alimento, lo cual ocurrió.

Por lo tanto, también puede decirse que los datos de este experimento guardan una relación entre el número de depósitos visitados y la cantidad de alimento ofrecida por estos depósitos similar a la observada en experimentos operantes de elección (Herrnstein, 1970), en el sentido de que proporcionalmente respondieron más a la opción que tenía disponible una proporción mayor de alimento. Esta analogía entre el modelo de forrajeo de la distribución libre ideal y la ley de igualación de Herrnstein (1970) ha sido señalada previamente por (Krebs y Davies, 1984, Shettleworth, 1984, 1998).

Patrones de respuesta.

En lo referente a los patrones de respuesta analizados, en este experimento nuevamente la respuesta de parasitar depósitos ya abiertos fue la que se presentó en mayor proporción, aunque también la respuesta de estar próximo al modelo ocurrió en proporciones altas.

Dado esto, es altamente probable que ambas respuestas sean cruciales cuando los sujetos se encuentran alimentándose en grupo, pues entre otras cosas pueden proporcionar información a los integrantes del grupo sobre la calidad de la parcela, en cuanto al tipo de alimento contenido y su cantidad, en cuanto a cuál es la respuesta adecuada para acceder al alimento, a que parcelas dirigirse, sobre cuando una parcela ha sido agotado y hay que buscar otra etc. (Shettleworth, 1984). Por lo tanto, tanto parasitismo como proximidad parecen ser respuestas que permiten a los integrantes de un grupo aprender cuestiones importantes.

Ahora bien, el hecho de que la categoría de parasitismo al igual que en el experimento I fuera la que ocurrió en mayor proporción, hace necesario hablar nuevamente de la presencia del tipo de juego productor-parásito, en el que ciertos individuos (productores) invierten tiempo y energía en descubrir, crear o guardar algún recurso, el cual otros individuos (parásitos) pueden entonces parasitar (Parker, 1984).

Adicionalmente los datos mostraron que aquellos observadores que visitan un gran número de depósitos son quienes abren menos depósitos y viceversa, aquellos observadores que abren muchos depósitos son los que visitan menos depósitos ya abiertos. Al respecto, hay cuatro cuestiones importantes que comentar:

Primero, en todos los grupos se observa que a pesar de que en los grupos evaluados casi todos los observadores aprenden a emitir la respuesta modelada, lo cual indica la presencia de un proceso de **difusión de respuestas novedosas en grupos animales** (Lefebvre, 1986), no todos los observadores la ejecutan al mismo nivel a lo largo de las diferentes sesiones, es más hay observadores que ejecutan la respuesta en una de las fases, pero no lo hacen en la otra. Esto es, sólo uno o dos integrantes de cada grupo son los que mayor número de depósitos de alimento abren -mejores productores- y los demás sujetos no ejecutan la respuesta, o bien, abren pocos depósitos; este dato es interesante, pues demuestra que aún cuando en un grupo todos los observadores hayan ejecutado la respuesta al menos una vez, no necesariamente la producen a niveles altos. Estos datos son congruentes con los reportados por Giraldeau y Lefebvre (1986, 1987) en cuanto a que en grupos de palomas se establecen roles de productores y parásitos entre los integrantes de los mismos.

Segundo, los observadores que fueron los mejores productores en la fase de modelamiento no necesariamente fueron los mejores productores en la fase de prueba; este

hecho llama particularmente la atención, pues puede darnos un indicio de que la "estructura" de todo el grupo cambia con la presencia o ausencia de uno de sus integrantes, en este caso el modelo y de que los roles de productor y parásito son intercambiables en función de la composición del grupo en un momento dado (Caraco y Pulliam, 1984; Parker, 1984; Giraldeau y Lefebvre, 1987).

Tercero, aquellos observadores que realizan el mayor número de visitas a depósitos abiertos por un congénere son malos productores de la respuesta modelada, lo cual indica que niveles altos de parasitismo por parte de los observadores interfieren con la ejecución de la respuesta modelada (Giraldeau y Lefebvre, 1986), mas no necesariamente con la adquisición de la misma, pues en algunos casos hay observadores parásitos que sí ejecutan la respuesta, pero generalmente lo hacen a niveles muy bajos.

Cuarto, los observadores que ejecutan la respuesta modelada a niveles altos - mejores productores- son sujetos que previamente han visitado depósitos abiertos por otro sujeto, aunque lo han hecho a un nivel medio o bajo; lo anterior puede ser un indicador de que es necesario que los observadores visiten depósitos con alimento, pues ello les posibilita "identificar" la relación respuesta-reforzador, la cual se ha demostrado que es necesaria para que el aprendizaje por observación tenga lugar (Nieto y Cabrera, 1994).

Adicionalmente, los datos aquí analizados demuestran que las estrategias productor/parásito pueden coexistir en el mismo sujeto en períodos de tiempo tan cortos como lo fue la sesión experimental. Al respecto, Parker (1984) menciona que en ambos, productor y parásito, los pagos son una función de la frecuencia de las dos estrategias y que coexistirán a un equilibrio estable y la aptitud media de cada estrategia puede ser similar si el tamaño del grupo afecta las habilidades competitivas en maneras opuestas en productor y parásito. Así, la aptitud del parásito es mayor que la del productor cuando los parásitos son raros, pero

más baja cuando los parásitos son comunes, tal y como lo supone la lucha equivalente de los modelos de contrincantes halcón-paloma.

Dado lo anterior, se consideró importante realizar un tercer experimento, en el cual los grupos de observadores también son expuestos a una ejecución discriminada del modelo y se evalúan las mismas categorías conductuales; así, por una parte se podrá valorar la generalidad de los datos aquí reportados y por otra parte, se podrá identificar si diferentes grados de dificultad para perforar el sello de un depósito de alimento correlacionados a diferentes estímulos produce una ejecución discriminada en observadores expuestos a un modelo entrenado.

EXPERIMENTO III

El experimento II demostró que grupos de sujetos ingenuos expuestos a un modelo entrenado a responder diferencialmente a dos estímulos que señalan diferentes cantidades de alimento, aprenden a responder a estos estímulos de manera discriminada y que la direccionalidad de la respuesta fue función de la experiencia de observación y de la cantidad de alimento señalada por los diferentes estímulos. Así, en el experimento II, la calidad de un sitio de alimentación se varió al manipular directamente la cantidad de alimento disponible en depósitos de alimento señalados con diferentes estímulos.

Ahora bien, la calidad de un sitio de alimentación puede ser variada también manipulando otros aspectos tales como: a) imponer una demora para que el sujeto tenga acceso al alimento, la cual en situaciones de cámara operante ha sido manipulada variando los requisitos de los programas de reforzamiento que conforman la situación de elección y en situaciones de forrajeo, se ha hecho aumentando la longitud del viaje para obtener los recursos (Dallery y Baum, 1991; Roberts, 1993; Baum y Kraft, 1998); b) variando la tasa a la cual el alimento está disponible para que el sujeto pueda acceder a él a través del tiempo, lo cual se ha hecho variando ya sea la tasa de presentación de alimento total y la tasa de alimento relativa entre diferentes opciones, lo cual implica predictibilidad, es decir, la abundancia del alimento a través del tiempo (Pulliam y Caraco, 1984; Roberts, 1993); y c) variando directamente el requisito de los programas de reforzamiento con los que el sujeto tiene que cumplir para acceder al alimento (Dallery y Baum, 1991), entre otros.

La variación en la longitud del programa de reforzamiento ha recibido mucha atención en los estudios operantes que simulan situaciones de forrajeo, pues se considera que al utilizar programas de razón en los períodos de búsqueda y/o manipulación se está mimetizando adecuadamente el esfuerzo del sujeto que forrajea en situaciones naturales, sobre todo cuando se trata de evaluar la conducta de forrajeo en condiciones en las que los recursos se agotan rápidamente conforme son explotados, lo cual requiere aún más esfuerzo por parte de los sujetos. Con relación a esto, Dallery y Baum (1991) mencionan que las situaciones operantes deben diseñarse de tal manera que simulen adecuadamente el esfuerzo que los predadores realizan antes y durante su encuentro con una presa.

Por su parte, los modelos de forrajeo estocástico asumen que el animal “conoce” la calidad de cada patch o presa y el tiempo de viaje entre encuentros; por lo tanto, cuando un individuo forrajea puede hacerlo de dos maneras: a) el animal puede responder al riesgo por hacerlo bien o mal en un patch particular o en un tipo de patch; b) el animal debe tener una estrategia para evaluar la calidad del patch adquiriendo información por muestreo (Krebs y McCleary, 1984).

Tal y como se ha mencionado previamente, cuando los animales forrajean en grupo pueden obtener información acerca de la calidad de los sitios de alimentación a través de la conducta de sus coespecíficos, quienes pueden muestrear distintos patches y dar indicio a los demás acerca de si deben dirigirse a un patch, si deben permanecer en un patch o si éste debe ser abandonado (Valone, 1989; Galef y Giraldeau, 2001).

Al respecto, Laland y Williams (1998) realizaron un estudio que fue la primera tentativa para investigar en laboratorio si información no adaptativa puede ser socialmente transmitida en poblaciones animales. La aproximación seguida involucra el uso de cadenas

de transmisión, las cuales investigan el paso de la información a lo largo de una cadena de individuos.

En un experimento previo, peces en pequeños grupos de descubridores fueron entrenado a tomar una de dos rutas hacia a una fuente de alimento, cuyas longitudes fueron equivalentes y entonces los miembros descubridores fueron gradualmente reemplazados por coespecíficos no entrenados. Tres días después todos los miembros descubridores habían sido reemplazados y las poblaciones de peces no entrenados mantuvieron fuertes preferencias por las rutas de sus descubridores (Laland y Williams, 1997).

En el estudio de 1998, Laland y Williams extienden esos descubrimientos al investigar si información no adaptativa puede difundirse entre grupos sociales de guppys de composición en cadena. Para ello fueron establecidas poblaciones de descubridores, compuestas de demostradores entrenados a tomar una ruta corta o larga para alimentarse y esos peces fueron gradualmente reemplazados por sujetos ingenuos con el fin de dar respuesta a dos preguntas: 1) la información transmitida socialmente puede inducir a los guppys a una ruta que implique un mayor costo de energía cuando hay disponible una ruta más corta y 2) la tasa a la cual un animal aprende un patrón de conducta óptimo en su ambiente local es influenciada por la interacción social o es determinado exclusivamente por patrones de reforzamiento en el ambiente externo. Así tiene sentido preguntarse si peces que nadan con coespecíficos entrenados a tomar la ruta energéticamente costosa aprenden a tomar la ruta óptima más lentamente que peces que nadan solos.

Los autores entrenaron a 16 hembras guppies como descubridores o demostradores, 84 sujetos observadores estuvieron en la condición experimental y 10 en la condición control. Fueron establecidos 12 grupos de 4 demostradores, de esos 8 grupos fueron entrenados a tomar la ruta larga, con 4 tomando la ruta de color verde y 4 tomando la de

color rojo; otros 4 grupos fueron entrenados a tomar la ruta corta, contrabalanceados para los efectos de color y posición.

Un sólo pez observador fue colocado en cada tanque 24 horas antes del inicio del experimento con un grupo de 4 descubridores. Después un descubridor fue sacado del tanque y reemplazado por otro sujeto ingenuo. Cada día después de 10 ensayos un pez fue removido del tanque y reemplazado por otro sujeto ingenuo. Así después de 5 días ninguno de los peces en el tanque había recibido entrenamiento previo. De los días 5 a 7 el sujeto que había estado en el tanque más tiempo fue removido y reubicado con otro pez ingenuo. En el grupo control los sujetos fueron alojados y probados en aislamiento.

Los sujetos expuestos a descubridores entrenados a tomar la ruta larga adquieren una tendencia a tomar la misma ruta. Peces con descubridores entrenados a tomar la ruta corta adquieren una preferencia por esta ruta y mantienen esta preferencia aún cuando todos los peces entrenados habían sido removidos. Peces con descubridores entrenados a tomar la ruta larga exhibieron un decline en su preferencia por esta ruta y para el día 7 estuvieron usando ambas rutas por igual.

La preferencia de rutas fue más estable para grupos con descubridores entrenados a tomar una ruta corta, los cuales no mostraron decremento en la tendencia de su ejecución. Los peces con descubridores entrenados a tomar la ruta larga adquieren una preferencia por la ruta corta considerablemente más lenta que los peces en aislamiento. Así, la ejecución de coespecíficos realizando una respuesta no óptima parece haber inhibido el aprendizaje de la ruta óptima para alimentarse.

En vista de lo expuesto hasta ahora, se considera importante realizar un experimento en el cuál se evalúen directamente los efectos de variar la costo de la respuesta para producir alimento cuando grupos de observadores ingenuos son expuestos a un

demostrador entrenado que responde diferencialmente ante estímulos correlacionados con una costo de la respuesta diferente. Para lograrlo, fue variado el número de hojas de papel con la que fueron sellados los depósitos de alimento.

Esta manipulación, por un lado permitirá identificar si grupos de observadores adquieren una ejecución discriminada, lo cual indicaría que el aprendizaje por observación es dirigido (Heyes, 1994) y por otro lado, permitiría saber si en una situación que simula forrajeo los animales eligen la alternativa asociada con el menor esfuerzo para tener la recompensa.

MÉTODO

Sujetos.- Los observadores fueron 16 palomas experimentalmente ingenuas. Dos palomas más (M 52 y M30), entrenadas en la respuesta de perforar los sellos de recipientes de alimento de manera discriminada funcionaron como modelos.

Aparatos.- Fue utilizada la misma tarima de madera del Experimento II, cuyas características fueron idénticas a las ya descritas, excepto que seis de los depósitos de alimento estuvieron sellados con dos capas de papel china y los seis restantes estuvieron sellados con seis capas de papel. Para algunos grupos los sellos con dos capas fueron de color amarillo y para otros los de color azul, según se indica en el procedimiento; la distribución de los colores en los diferentes depósitos se determinó aleatoriamente a través de las sesiones.

Situación experimental.- El experimento se realizó en el aviario previamente descrito. Puede consultarse la Figura 10 como referencia de las características generales del aparato y la situación experimental.

Procedimiento. Los observadores fueron aleatoriamente asignados a cuatro diferentes grupos (n=4). El procedimiento se llevó a cabo en dos réplicas idénticas y constó de tres fases, cada una de las cuales se presenta de manera resumida en la tabla 12.

En la Fase de habituación los grupos de observadores fueron expuestos a las mismas condiciones descritas en el Experimento II.

HABITUACIÓN (14 días)	Alojamiento en el aviario por replicación (n=4). Régimen de privación.
MODELAMIENTO (5 sesiones)	<u>Grupo Discriminación</u> : Modelo más tarima. Depósito de bajo costo = 2 hojas de papel Depósito de alto costo = 6 hojas de papel <u>Grupo No Discriminado</u> : Modelo más tarima. Todos los depósitos = 2 hojas de papel Estímulo 2 (azul) = 2 hojas de papel
PRUEBA (4 sesiones)	Exposición de los observadores a la misma situación experimental en ausencia del modelo.

Tabla 12.- Presenta un resumen del procedimiento al que fueron expuestos los diferentes grupos de observadores evaluados en el experimento 3.

En la Fase de modelamiento, al igual que en el experimento anterior, fue colocado en el aviario el dispositivo experimental y cada grupo de observadores fue expuesto a un modelo entrenado en la respuesta de perforar los sellos de papel de los depósitos de alimento; así, tanto el modelo como los integrantes de cada grupo podían abrir los depósitos de alimento y consumir el alimento contenido en ellos. El grupo Discriminación (n=8) fue expuesto al modelo 52 en una situación en la que el color del sello fue correlacionado con un costo de respuestas diferente; para estos observadores seis depósitos estuvieron sellados con 2 capas de papel, mientras que los otros seis depósitos estuvieron sellados con 6 capas de papel; para una de las replicaciones (n=4) el color amarillo señaló la condición de bajo costo y para la otra replicación (n=4) el estímulo azul se correlacionó con la condición de

bajo costo. Los observadores del grupo No Discriminado (n=8) fueron expuestos al modelo 30 y el color del sello no estuvo correlacionado a un costo de respuestas diferente; para las dos replicaciones todos los depósitos de alimento (amarillos y azules) tuvieron el mismo costo, estuvieron sellados con 2 capas de papel. En ambos grupos todos los depósitos de alimento, independientemente de su color, contuvieron 5 g de grano mixto. Para todos los grupos esta fase tuvo una duración de 5 sesiones consecutivas de 20 minutos cada una.

En la Fase de prueba los grupos fueron expuestos a las mismas condiciones experimentales de la fase anterior durante 4 sesiones consecutivas, excepto que se retiró al modelo de la situación experimental y sólo se presentó la tarima de madera con los recipientes de alimento sellados con los colores amarillo y azul.

Registro y Análisis de datos.- Todas las sesiones experimentales y de prueba fueron videograbadas, posteriormente se llevaron a cabo los mismo registros descritos en el Experimento II.

RESULTADOS.

En este experimento, al igual que en los anteriores, los sujetos observadores ejecutaron la respuesta modelada por un demostrador previamente entrenado; las respuestas fueron emitidas por los observadores de manera discriminada ante aquellas propiedades de estímulo que se correlacionaron con un menor costo de la respuesta y los datos sobre los patrones de respuesta nuevamente indican que parasitismo y proximidad fueron las categorías conductuales que predominaron en los observadores durante la fase de modelamiento.

Enseguida se describirán y analizarán con detalle los datos obtenidos en este experimento.

Adquisición de la respuesta.

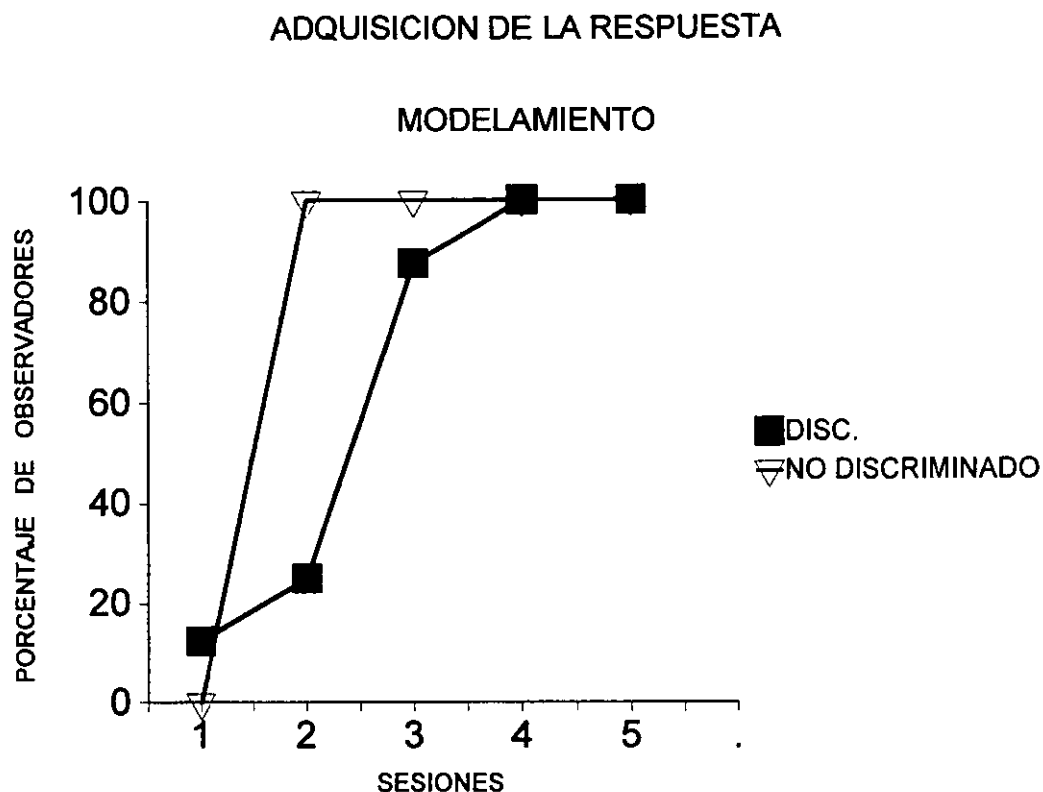


Figura 23.- Exhibe el porcentaje de observadores que emitió la respuesta de perforar los sellos en la fase de modelamiento.

La Figura 23 muestra el porcentaje de observadores que emitió la respuesta modelada en la fase de modelamiento en cada uno de los grupos evaluados; puede observarse que en el grupo Discriminación el porcentaje de observadores que emitió la respuesta fue incrementando gradualmente, alcanzando el 100% de observadores en la cuarta sesión; por su parte, en el grupo No Discriminado a partir de la segunda sesión el 100% de los observadores emitió la respuesta de perforar los sellos de los depósitos de alimento. Una prueba t para muestras pareadas indica que no hay diferencias

estadísticamente significativas entre los porcentajes de los dos grupos $t = -0.96698756$, $p = 0.3883$.

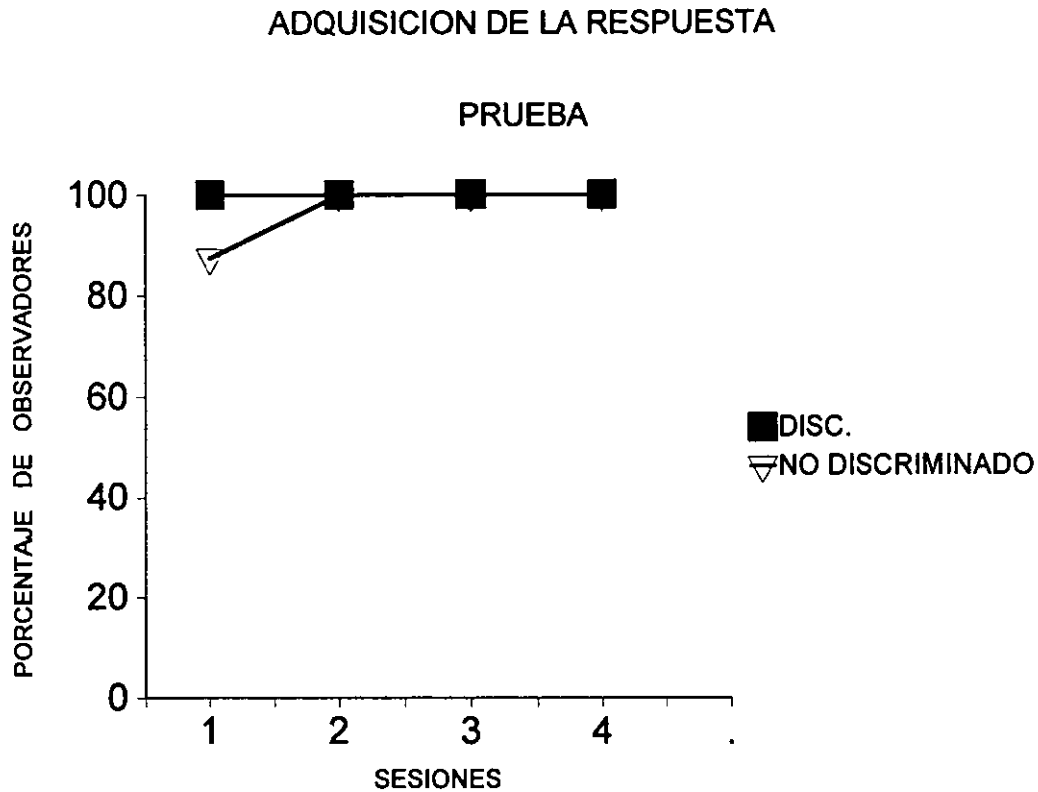


Figura 24.- Muestra el porcentaje de observadores que emitió la respuesta modelada en la fase de prueba.

La Figura 24 muestra que los observadores del grupo Discriminación se mantuvieron durante toda la fase de prueba con el 100% de los observadores ejecutando la respuesta; de los observadores del grupo No Discriminado, el 87.5% respondió en la primera sesión de la fase de prueba y en las tres sesiones restantes, respondieron el 100% de los observadores, lo cual indica que la respuesta modelada se difundió entre todos los integrantes de los dos grupos evaluados en este experimento. La prueba t para muestras

pareadas señala que no hay diferencias significativas entre los porcentajes calculados para ambos grupos $t = 1$, $p = 0.3910$.

Ejecuciones discriminadas.

En este experimento el índice de discriminación fue calculado de la misma manera que en el experimento II.

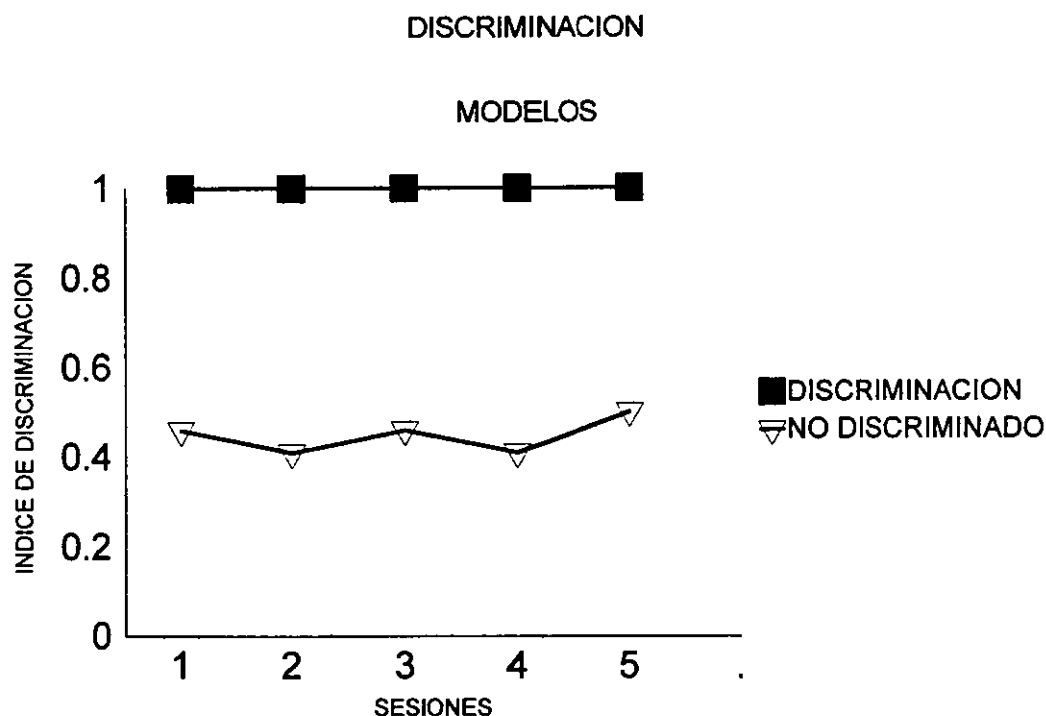


Figura 25.- Exhibe el índice de discriminación calculado para los modelos de los grupos evaluados.

La Figura 25 exhibe el índice de discriminación calculado para los modelos a lo largo de la fase de modelamiento. Puede verse que el modelo del grupo Discriminación mostró una discriminación perfecta al estímulo positivo en todas las sesiones de la fase de modelamiento, ya que el índice calculado siempre fue de 1.0; mientras que el modelo del grupo No Discriminado promedió un índice de discriminación que osciló entre .4 y .5 durante esta fase, en este experimento también el modelo mostró una preferencia por

responder al estímulo amarillo (E1). Una prueba t para muestras pareadas indica que hay diferencias estadísticamente significativas en los índices de ambos grupos $t = 39, p < 0.001$.

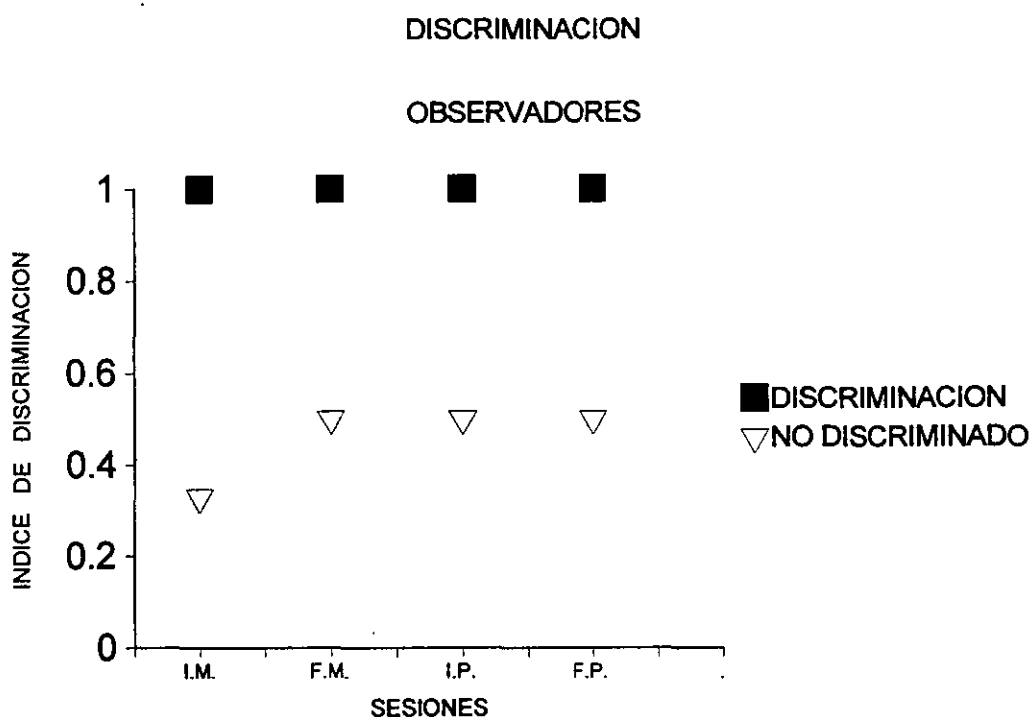


Figura 26 .- Muestra el Índice de discriminación calculado para los observadores en las sesiones Inicial de modelamiento (I.M.), final de modelamiento (F.M.), inicial de prueba (I.P.) y final de prueba (F.P.).

En la Figura 26 se presenta el índice de discriminación promedio para los observadores de ambos grupos en las sesiones inicial y final de la fase de modelamiento y en las sesiones inicial y final de la fase de prueba, como es fácil advertir los observadores del grupo Discriminación tuvieron un índice de discriminación de 1.0 en cada una de las sesiones presentadas. En lo concerniente a los observadores del grupo No Discriminado, puede verse que en general respondieron al nivel de oportunidad, excepto en la sesión inicial de modelamiento, cuyo índice fue de .30. La prueba t para muestras pareadas indica que las diferencias entre los índices de discriminación los dos grupos son estadísticamente

significativas en la fase de modelamiento $t = 19.08$, $p < 0.001$. Dado que en la fase de prueba los índices de discriminación calculados para ambos grupos tuvieron los mismos valores a lo largo de toda la fase y por lo tanto no hubo varianza alguna, las diferencias en los grupos son estadísticamente significativas.

Como puede advertirse, en este experimento tanto los modelos como los observadores del grupo Discriminación mostraron una preferencia total a elegir sólo los depósitos de bajo costo (sellados con dos capas de papel), razón por la cual no puede hacerse un análisis de muestreo de depósitos como el realizado en el Experimento II; sin embargo si se hizo un análisis de los datos de acuerdo la relación entre la frecuencia relativa de visitas a los depósitos de bajo costo y el costo relativo que estos depósitos

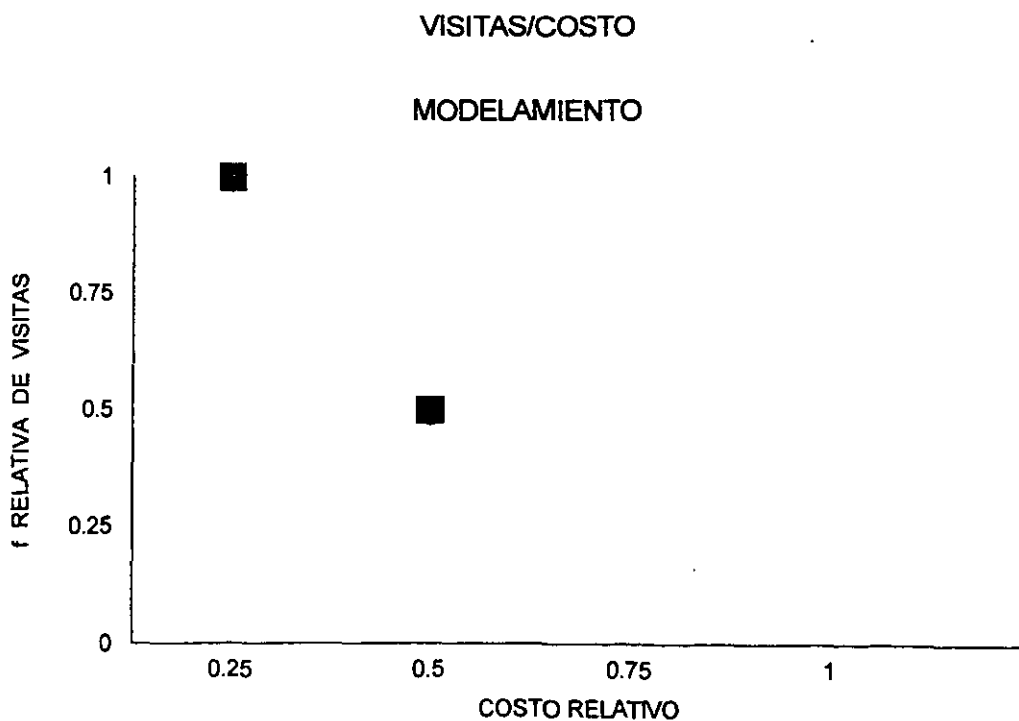


Figura 27.- Muestra la frecuencia relativa de visitas a los depósitos de bajo costo en función del costo relativo de esos depósitos.

tuvieron de acuerdo a las manipulaciones experimentales.

El calculo de la relación de igualación se hizo de la misma manera que en el Experimento II, de tal manera que la ecuación fue:

Visitas bajo costo/visitas alto costo = depósitos con bajo costo/depósitos alto costo

$$FVBC/FVAC=DBC/DAC$$

Como puede verse en las Figuras 27 y 28, tanto en la fase de modelamiento como en la de prueba los sujetos muestran una preferencia total por visitar los depósitos cuyo costo de respuestas es proporcionalmente menor, lo cual esta indicado por el valor de 1.0 en la frecuencia relativa de visitas a los depósitos de bajo costo. El cálculo del análisis de

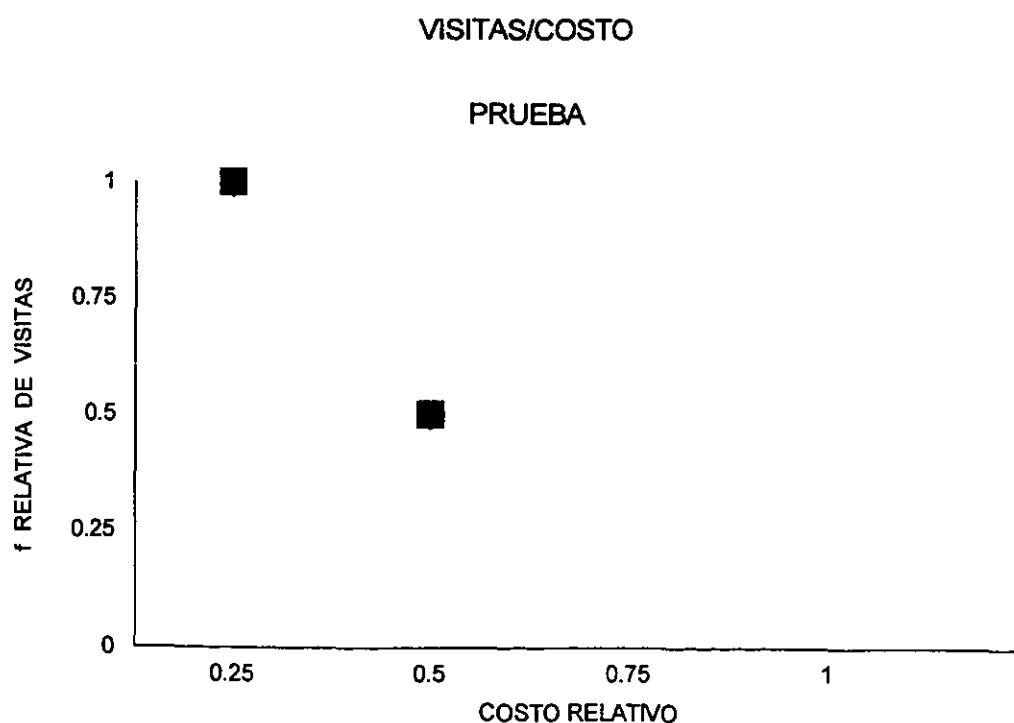


Figura 28.- Muestra la frecuencia relativa de visitas a los depósitos de bajo costo en relacion al costo relativo de esos depósitos.

varianza no fue posible debido a que no hubo dispersión en los datos.

Para finalizar, en la siguiente sección se describirán y analizarán los patrones de respuesta registrados a través de las videograbaciones.

Patrones de respuesta.

En la Figura 29 se muestra el porcentaje de duración promedio calculado para cada una de las categorías conductuales registradas en la fase de modelamiento. En la parte superior de esta figura puede observarse que en el grupo discriminación, en las dos sesiones iniciales parasitismo promedió duraciones relativas que oscilaron entre 40 y 60%; los observadores del grupo No Discriminado promediaron valores entre 35 y 40% a lo largo de la fase para la categoría de parasitismo.

En la parte central de la Figura 29 se exhibe la duración relativa de la categoría proximidad, cuyos promedios fueron superiores en el grupo No Discriminado, con valores que oscilaron alrededor de 50%; en el grupo discriminación esta categoría promedió valores de 20% en las sesiones uno y dos y valores cercanos a 35% en las tres sesiones finales de la fase.

La parte inferior de la Figura 29 en general muestra que en ambos grupos otras conductas se presentó con una duración baja en las dos sesiones iniciales, la cual aumentó gradualmente durante la fase de modelamiento a valores superiores a 35% en el grupo discriminación y valores cercanos a 30% en el grupo No Discriminado.

Un análisis de varianza de dos factores (grupos y categorías) indica que hay diferencias significativas entre las duraciones de las diferentes categorías $F(1, 2) = 3.67$, $p = 0.04$; no hay diferencias significativas entre los grupos $F(1, 2) = 0.0002$, $p = 0.98$ y hay una interacción entre grupos y categorías $F(1, 2) = 4.92$, $p = 0.01$.

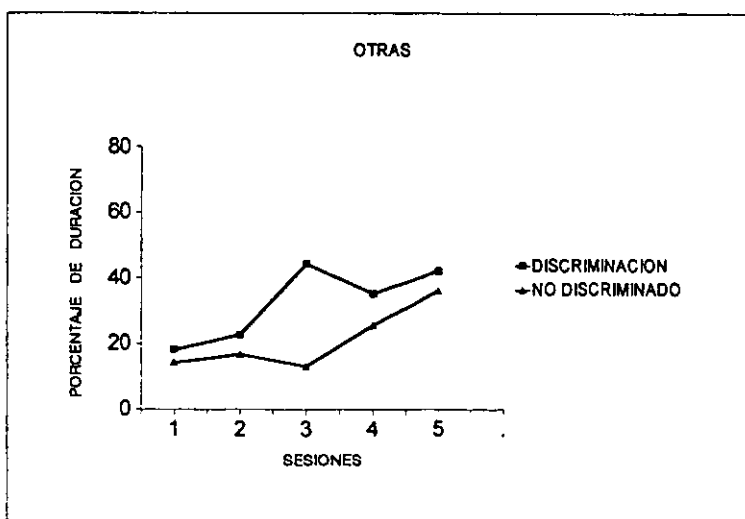
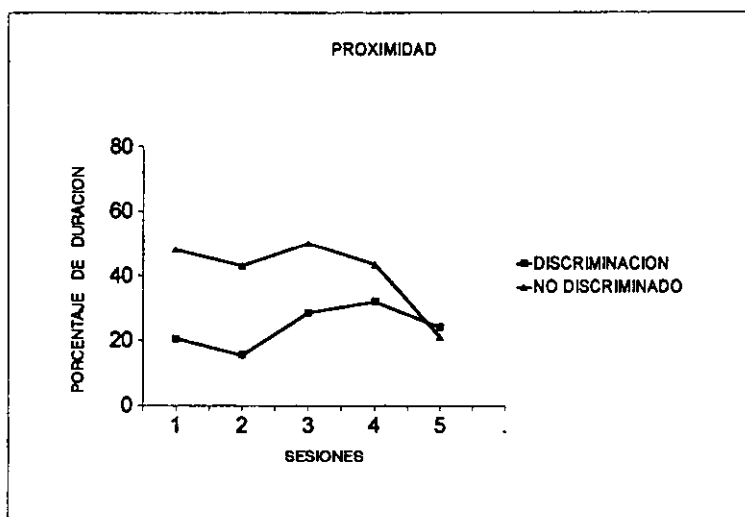
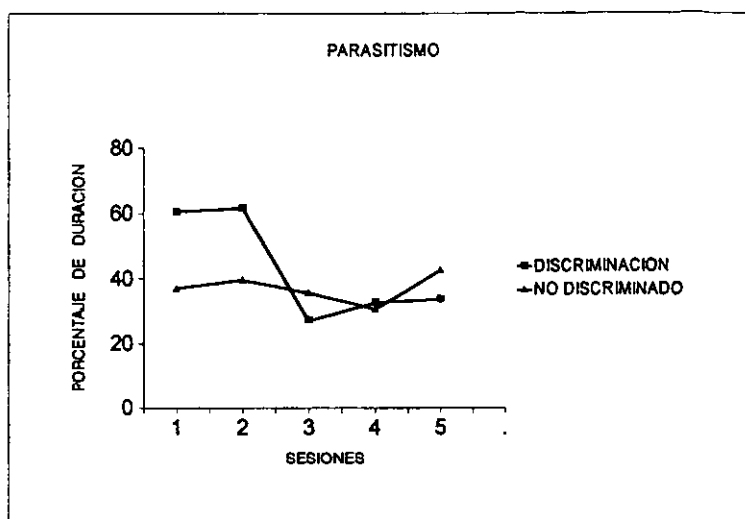


Figura 29.- Presenta la duracion relativa promedio de las categorias conductuales calculada cada grupo en la fase de modelamiento.

Para obtener mayor información acerca de cómo los observadores juegan las estrategias productor-parásito, se realizó el cálculo de la probabilidad de que los observadores emitan la respuesta de abrir los sellos con relación a que visiten depósitos abiertos por otro sujeto. El cálculo se llevó a cabo, tanto para la fase de modelamiento como para la fase de prueba, siguiendo el mismo procedimiento descrito en el Experimento II.

La Figura 30 muestra la probabilidad de que los observadores abran depósitos en comparación a que parasiten depósitos abiertos por otro sujeto. Esta Figura muestra que tanto en el grupo Discriminación como en el grupo No Discriminado seis de los observadores tienen probabilidades menores a .50 en la fase de modelamiento, lo cual indica que la mayor proporción de observadores en cada grupo jugó la estrategia de parásito. Al igual que en el Experimento II, los valores de probabilidad incrementaron en la fase de prueba, pero en este experimento el incremento fue para todos los observadores. Un análisis categórico de datos señala que las diferencias son significativas tanto para el grupo Discriminación χ^2 Pearson = 41.608, $p < 0.001$ como para el grupo No Discriminado χ^2 Pearson = 14.650, $p < 0.001$.

DISCUSIÓN.

Adquisición de la respuesta.

Estos datos replican a los obtenidos en los experimentos I y II del presente trabajo, ya que la respuesta de perforar los sellos de los depósitos de alimento fue ejecutada por los observadores desde las primeras sesiones de la fase de modelamiento y se mantuvo a niveles altos de ejecución en la fase de prueba cuando se usó el dispositivo experimental con depósitos dispersos, lo cual demuestra la generalidad del proceso evaluado.

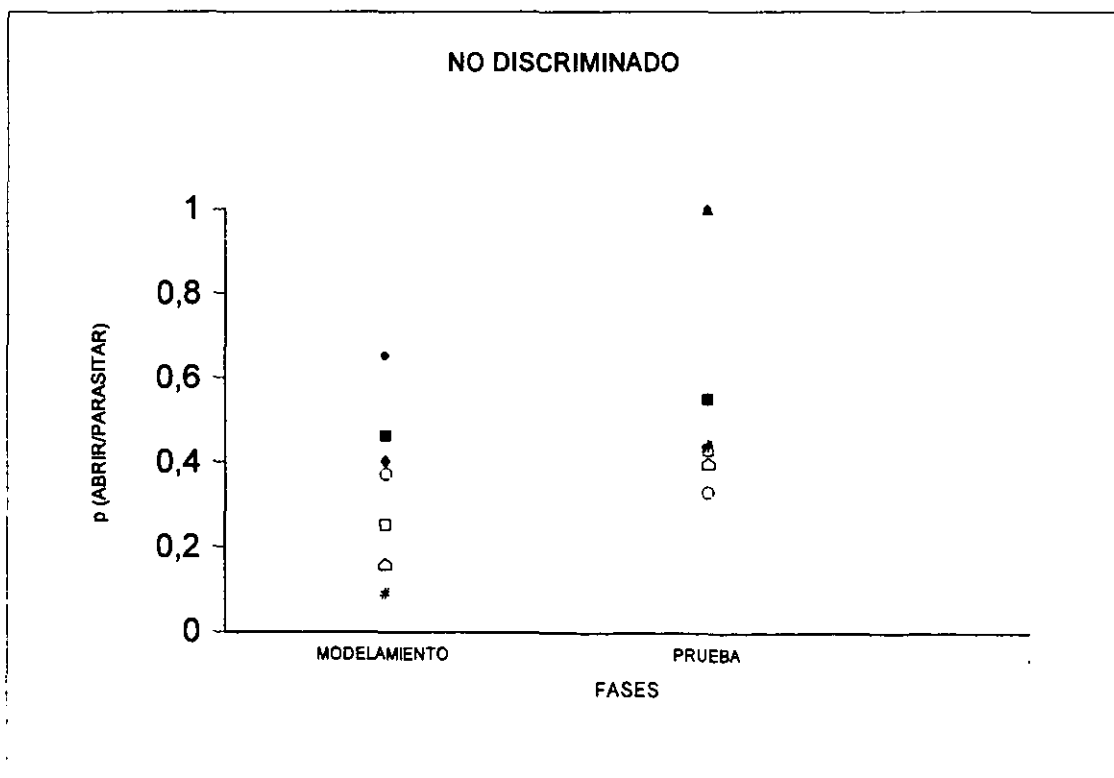
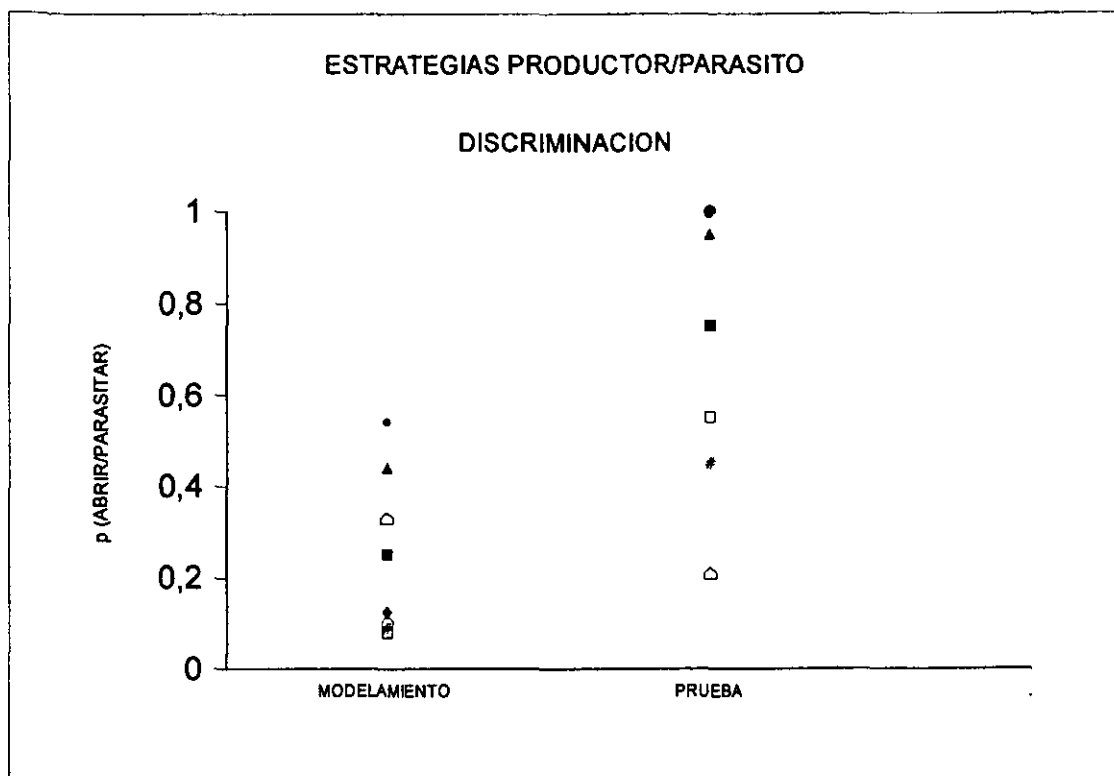


Figura 30.- Muestra los valores de probabilidad de que los observadores emitan la respuesta de abrir los sellos con relacion a que parasiten depositos abiertos.

Por lo tanto, puede decirse que en este experimento el proceso de aprendizaje social evaluado fue el de aprendizaje por observación, ya que a partir de la ejecución del demostrador, los observadores fueron expuestos a la relación respuesta-reforzador presente en la situación experimental (Heyes, 1994,1996 b; Zental, 1996), lo cual les permitió realizar la misma respuesta desde las primeras sesiones de exposición.

Asimismo, puede decirse que los observadores usaron adecuadamente la información pública presente en la situación experimental, en este caso proporcionada inicialmente por el demostrador, pues al emitir la respuesta de perforar los sellos, ellos también tuvieron un mayor acceso al alimento en las sesiones de modelamiento y quedaron en posibilidad de realizar la respuesta cuando el modelo fue retirado de la situación experimental (Clark y Mangel, 1984; Valone, 1989; Templeton y Giraldeau, 1995; Galef y Giraldeau, 2001).

Como se recordará, el interés primordial de este experimento no fue únicamente identificar si los observadores aprenden a emitir la respuesta modelada, sino identificar si a través de la ejecución de su modelos son capaces de aprender a elegir la opción que sea más fácil de ejecutar para tener acceso al alimento. Al respecto, el análisis de las ejecuciones discriminadas proporcionó esa información.

Ejecuciones Discriminadas.

Así, los observadores del grupo discriminado obtuvieron índices de discriminación perfectos en ambas fases del experimento, lo cual significa que siempre eligieron trabajar en la opción que tenía menor costo para acceder al alimento.

Lo anterior, permite hablar de la presencia de un proceso de aprendizaje observacional discriminado, el cual fue función de observar la costo de la respuesta correlacionada a diferentes estímulos presentes en los depósitos de alimento vía la ejecución de un demostrador entrenado, lo cual es congruente no sólo con los hallazgos del experimento anterior sino con los reportados por Nicol y Pope (1992, 1993); Heyes y Dawson (1990); Heyes, Dawson y Nokes (1992); Simmons y Lejeune (1997) y, Campbell, Heyes y Goldsmith (1999).

Adicionalmente, estos datos demuestran que cuando los observadores tienen la oportunidad de ver a un sujeto experto ejecutar una respuesta óptima, en la medida en que con menor esfuerzo tienen acceso a la misma cantidad de alimento, no sólo prefieren realizar la misma respuesta, sino que no cambian esta preferencia después de 9 sesiones de emitirla (Lalland y Williams, 1997,1998).

Por otro lado, los datos sobre la ejecución discriminada de los observadores en el grupo experimental también son consistentes con la teoría de la distribución libre ideal de Fretwell y Lucas (1970), pues los observadores se dirigieron únicamente a la opción que proporcionaba un beneficio mayor al requerir menos esfuerzo, pues dado que todos los depósitos tuvieron igual cantidad de alimento, la tasa de consumo neta era mayor si los sujetos accedían al alimento gastando menos energía (Pulliam y Caraco, 1984; Parker, 1984 y Krebs y McCleery, 1984). En términos de lo propuesto por la ley de igualación de Herrnstein (1970) *grosso modo* puede decirse que los observadores proporcionalmente respondieron más a la alternativa en la que proporcionalmente el alimento era más accesible y por lo tanto la tasa local de reforzamiento era mayor.

De igual manera, estos datos son acordes a lo propuesto por el modelo estocástico, ya que los observadores se distribuyeron en los depósitos más atractivos y no visitaron los depósitos en los que era más difícil que el alimento quedara disponible (Roberts, 1993).

Así, en este experimento la variación en el número de hojas de papel con que estuvieron sellados los depósitos de alimento determinó la ejecución discriminada de los demostradores y por consiguiente, la de los observadores, lo cual permite suponer que es una variable que simula adecuadamente el esfuerzo que los sujetos realizan cuando buscan alimento (Dallery y Baum, 1991).

Por otra parte, los datos sobre las categorías conductuales muestran que en las primeras sesiones de la fase de modelamiento parasitismo y proximidad son las categorías que los observadores emitieron en mayor proporción y que al final de esta fase otras categorías mostraron un incremento, esto refuerza el argumento esbozado en el experimento II con relación a que parasitismo y proximidad son respuestas cruciales que permiten a los integrantes de un grupo aprender cuestiones relevantes sobre la situación a la que son expuestos (Shettleworth, 1984); en este caso, parasitismo pudo proporcionar información acerca de la presencia de alimento en los depósitos y proximidad pudo proporcionar a los observadores información acerca de la respuesta para acceder al alimento y acerca de los estímulos a los cuales responder (Heyes, 1994, 1996; Simmons y Lejeune, 1997). Pero ¿por qué la proporción en que los observadores emitieron estas categorías disminuyó al final de la fase de modelamiento?; es probable que la disminución en la duración de estas categorías haya obedecido a que como se recordará en las últimas sesiones de modelamiento ya todos los sujetos ejecutaban la respuesta de abrir los sellos, con lo cual al consumir el alimento no estaban parasitando y al realizar ellos por su cuenta la respuesta en algún depósito, no tenían por que estar cerca del modelo.

Al igual que en el experimento II, se tiene que aún cuando todos los observadores aprenden la respuesta modelada, no todos la ejecutan al mismo nivel ya que al interior de cada grupo algunos sujetos proporcionalmente juegan más el papel de productores y otros juegan más como parásitos (Barnard y Sibly, 1981; Parker, 1984); juegos que además se modifican cuando la composición del grupo se altera al retirar al modelo de la situación experimental, pues en este experimento también se observó que el sujeto que es el mejor productor de los observadores en modelamiento no necesariamente lo es en la prueba y viceversa, los sujetos que proporcionalmente juegan más como parásitos en una fase no lo hacen en la misma proporción en la otra (Giraldeau y Lefebvre, 1986; Galef y Giraldeau, 2001).

En resumen, este experimento demostró que las palomas aprenden por observación a responder diferencialmente a estímulos que señalan diferentes niveles de costo de la respuesta y que en este proceso las respuestas de parasitar y estar próximos al modelo juegan un papel importante.

DISCUSIÓN GENERAL.

Los datos obtenidos en los tres experimentos que conforman este trabajo permitieron identificar aspectos interesantes sobre: 1) el aprendizaje por observación de respuestas novedosas en grupos de observadores; 2) la conducta de forrajeo en grupos animales y 3) la relación existente entre los procesos de aprendizaje social y forrajeo, los cuales en este trabajo como en muchos otros pudieron evaluarse simultáneamente.

En esta discusión, primero se analizarán de manera separada los aspectos relacionados con cada proceso, únicamente por cuestiones de claridad; así se presentaran inicialmente elementos relacionado con el proceso de aprendizaje por observación y posteriormente se argumentará acerca de los aspectos interesantes que se observaron en la conducta de forrajeo. Finalmente, se tratará de establecer la relación observada entre ambos procesos.

Aprendizaje social y difusión de respuestas novedosas.

Los datos obtenidos en los experimentos reportados en este trabajo proporcionan información relevante sobre el desarrollo del proceso de aprendizaje por observación en grupos animales.

Uno de los aspectos que de inicio llama la atención en los datos reportados en esta tesis, es el hecho de que los observadores de los grupos experimentales del Experimento I no emitieron la respuesta modelada en las primeras sesiones de la fase de modelamiento e incluso algunos observadores lo hicieron sólo hasta que el modelo fue retirado de la

situación experimental. Esta falta de emisión de la respuesta pudo deberse a varios factores, los cuales serán comentados a continuación:

Primero, en la fase de modelamiento el modelo fue el sujeto que abrió el mayor número de depósitos de alimento, lo cual dada la situación experimental permitía que tanto él como los observadores consumieran el alimento contenido en los recipientes de plástico. Al respecto, Giraldeau y Lefebvre (1987) argumentan que el acceso al alimento por parte de los observadores durante las demostraciones del modelo **bloquea** el aprendizaje de la respuesta modelada. De esta manera, la obtención del alimento producido por el modelo pudo bloquear el aprendizaje de la respuesta en los observadores.

Segundo, cuando los sujetos forman parte de un grupo particular y buscan alimento, los sujetos pueden jugar papeles de productores o parásitos (Barnard y Sibly, 1981); en los sujetos del experimento I, el modelo fue el productor original por haber sido pre-entrenado en la respuesta y los observadores emitieron en una alta proporción la respuesta de parasitar los depósitos abiertos durante la fase de modelamiento; sin embargo, al ser retirado el productor original, los observadores empezaron a jugar el papel de productores. Esto es congruente con lo reportado por Giraldeau y Lefebvre (1986) en el sentido de que los papeles de productor y parásito son intercambiables; este cambio de papeles es función de la composición del grupo y de las características de las fuentes de alimento disponibles (Parker, 1984, Shettleworth, 1984; Galef y Giraldeau, 2001). Por su parte, en los experimentos II y III de esta tesis también se observó que los sujetos cambian sus estrategias de comportamiento –productor parásito–, según sea el caso en función de la presencia o ausencia del modelo.

Tercero, desde la perspectiva de las teorías de forrajeo Baum y Kraft (1998) y Delestrade (1999) argumentan que cuando los sujetos buscan alimento en grupo puede

generarse una competencia entre los integrantes del grupo, la cual puede interferir con una búsqueda y obtención óptima de los recursos por parte de algunos integrantes del grupo. En el Experimento I, el modelo emitió en una alta proporción las respuestas de bloquear el acceso a la tarima y alejar a los observadores de la misma, las cuales pueden ser indicadoras de una competencia entre el modelo y los observadores; por lo tanto, esta competencia, pudo interferir con la ejecución de los observadores.

Ahora bien, aún cuando cada uno de los aspectos discutidos previamente estuvo presente en la situación experimental y pudo contribuir a la baja emisión de la respuesta por parte de los aprendices durante la fase de modelamiento, es importante subrayar que el efecto de bloqueo o interferencia parece haber afectado la **ejecución** de la respuesta por parte de los observadores mas no el **aprendizaje** de la misma, puesto que los observadores que no realizaron la respuesta en el modelamiento sí lo hicieron en la fase de prueba, ya que como se recordará en esta fase el porcentaje de observadores emitiendo la respuesta modelada en los grupos experimentales incrementó desde la primera sesión y al final de fase de prueba el 100% de los observadores emitió la respuesta. Dado esto, es posible proponer que los observadores aprendieron la relación respuesta- reforzador a través de su exposición al modelo. Por lo tanto, puede argumentarse que el parasitismo y/o la competencia interfieren con la ejecución de la respuesta modelada, mas no con el aprendizaje de la misma (Tolman, 1959).

Para tener una mayor certeza de que el planteamiento anterior es correcto y para descartar cual es la contribución de cada uno de los elementos previamente analizados, tal vez resulte conveniente diseñar una situación experimental que permita exponer a cada observador de manera individual a una prueba en ausencia del modelo al término de cada sesión de modelamiento, controlando posibles efectos de saciedad. Adicionalmente, podría

diseñarse una situación experimental en la que los observadores no pudieran participar del alimento producido por el modelo u otro observador.

El siguiente aspecto digno de ser considerado sobre los datos obtenidos en el primer experimento, son los efectos que tuvo la distribución espacial de los depósitos de alimento sobre la adquisición de la respuesta modelada, ya que entre más dispersos estuvieron los depósitos de alimento los observadores requirieron de un menor número de sesiones para ejecutar la respuesta y lo hicieron desde la fase de modelamiento un porcentaje superior de observadores. Al respecto, son pertinentes las siguientes reflexiones:

Primera, es probable que las respuestas de competencia entre el modelo y los observadores hayan decrementado conforme incrementó el tamaño de la tarima, ya que cuando el espacio era mayor, el modelo podía bloquear menos el acceso a la tarima y al alejar a los observadores no siempre lograba que permanecieran fuera de la misma, lo cual por un lado pudo posibilitar que los observadores realmente vieran que la respuesta de perforar el sello dejaba libre el acceso al alimento contenido en el respectivo depósito y por otro lado, pudo permitir que al permanecer más tiempo sobre la tarima ellos también realizaran la respuesta y tuvieran un acceso más inmediato al alimento contenido en los depósitos y que por lo tanto su consumo de alimento también fuera mayor al obtenido cuando llegan a parasitar un depósito después de que otro sujeto lo ha abierto y ha sido el primer consumidor del mismo (Milinski y Parker, 1991; Baum y Kraft, 1998; Delestrade, 1999; Lefebvre y Giraldeau, 1994; Lefebvre y Helder, 1997).

Segunda, el patrón de respuestas observado en el modelo en el grupo Experimental Lejano apoya lo anterior, pues como se recordará el modelo abría un depósito de alimento y en cuanto los observadores se acercaban a comer del mismo, él se dirigía a otro y lo abría y así consecutivamente; esto pudo facilitar que los observadores identificaran en menor

tiempo que la respuesta de picar los sellos dejaba disponible el alimento. Así, al igual que en los estudios experimentales sobre la conducta de forrajeo, la dispersión de fuentes de alimentación genera que la mayor parte de los integrantes de un grupo puedan acceder al alimento y que una vez que se han ubicado en una parcela permanezcan allí hasta que los recursos sean agotados (Baum y Kraft, 1998; Delestrade, 1999).

De esta manera, en el primer experimento la dispersión de los depósitos de alimento fue una variable que determinó no sólo la distribución de los sujetos al interior de la tarima, sino la velocidad con la cual se ejecutó la respuesta modelada y la proporción de sujetos que emitió dicha respuesta

Por su parte, los Experimentos II y III en primera instancia confirmaron que los observadores realizan rápidamente la respuesta modelada cuando son expuestos a la tarima más grande, pues el número de sesiones de modelamiento fue reducida a cinco por que se vio que un porcentaje alto de observadores emitió la respuesta desde las primeras sesiones de esta fase.

Adicionalmente estos experimentos demuestran que la ejecución de los observadores es dirigida sólo a aquellas propiedades de estímulo a las que el modelo respondió durante la fase de modelamiento y que se correlacionaron con una magnitud de reforzamiento superior o con un menor costo de respuestas.

Así, los grupos experimentales de los Experimentos II y III demostraron que los modelos fueron sensibles a la calidad de los sitios de alimentación, determinada en el segundo experimento por la cantidad de alimento asociada a cada color y en el tercer experimento por el costo para abrir los depósitos de alimento correlacionada con cada color, de tal manera que su ejecución fue discriminada al responder preferentemente al color asociado con una mayor cantidad de alimento o con un menor costo para acceder al

alimento. Como ya se ha mencionado, los observadores al responder a los estímulos con la misma preferencia mostrada por su modelo también respondieron a los estímulos que mayor valor tenían, demostrando que aprendieron no sólo a emitir la respuesta para acceder al alimento, sino que también aprendieron en donde era más efectivo realizarla (Nicol y Pope, 1992, 1993; Heyes y Dawson, 1990; Heyes, Dawson y Nokes, 1992; Nieto y Cabrera, 1993; Simmons y Lejeune, 1997; Campbell, Heyes y Goldsmith, 1999).

Por lo tanto, los datos de los Experimento II y III son importantes no sólo porque son congruentes con planteamientos como los anteriores, sino porque además permiten identificar que los observadores aprenden socialmente a realizar una respuesta de manera diferencial cuando la emisión de la misma se correlaciona a estímulos diferentes asociados con diferente calidad del reforzador.

Una de las cuestiones fundamentales cuando se trabaja con una proceso de aprendizaje social es la delimitación del proceso que se está evaluando. Con relación al aprendizaje por observación, que es un tipo de aprendizaje social imitativo hay dos definiciones clásicas, que hoy en día tienen vigencia en esta área de estudio, una proveniente de la Psicología y la otra de la Etología

- 1) Thorndike (1898) define a la imitación como la copia de una conducta topográficamente novedosa que ha sido aprendida a partir de que se ha visto a otro sujeto hacerla.
- 2) Thorpe (1963) define a la imitación como la ocurrencia de una conducta novedosa o que ocurre con una probabilidad bastante baja después de que se ha observado a otro organismo realizándola.

Ambas definiciones enfatizan lo novedoso de la respuesta y la previa exposición a otro organismo realizando esa respuesta para considerar que hay imitación.

Al respecto, los datos obtenidos en el experimento I de esta tesis cumplen satisfactoriamente con ambos requisitos, pues como se recordará en los tres grupos control ningún sujeto emitió la respuesta de perforar los sellos e incluso el análisis de los patrones de respuesta indica que tampoco realizaron la respuesta de intento, a pesar de estar presentes las condiciones de estímulo adecuadas para la ocurrencia de la respuesta (Bandura, 1971); lo anterior, por una parte indica que la respuesta evaluada en esta tesis cumple con el criterio de novedosidad y por otra parte, señala que la exposición de los observadores a un modelo entrenado es una condición necesaria para que los observadores aprendan la respuesta.

Adicionalmente, los datos de los tres experimentos reportados en esta tesis son más contundentes que los de reportes previos, por ejemplo: hay un trabajo recientemente publicado en el que se considera que las respuestas evaluadas son novedosas porque de un grupo control que no fue expuesto a un modelo entrenado sólo dos de once sujetos emitieron la respuesta de abrir un depósito de alimento con la boca, el resto lo hizo con las manos y en otro grupo control, un sujeto de nueve que abrieron los depósitos lo hizo con la boca (Voelkl y Huber, 2000).

Así, es posible proponer que el proceso evaluado en esta tesis es un proceso de **aprendizaje social imitativo**.

La pregunta interesante ahora es: ¿qué es lo que están aprendiendo los observadores a partir de su exposición al modelo entrenado?

Como se recordará, en el experimento I todos los observadores de los grupos experimentales expuestos a una correlación positiva entre la respuesta de perforar los sellos y el acceso al alimento aprendieron a realizar la misma respuesta y en los experimentos II y III, los observadores expuestos a un modelo que ejecuta diferencialmente la respuesta ante

propiedades de estímulo diferentes no solamente aprenden a realizar la respuesta, sino que además aprenden la direccionalidad de la misma, esto es, ejecutan la respuesta ante la misma propiedad de estímulo que lo hizo su respectivo modelo.

Así, puede decirse que los observadores están aprendiendo vía la ejecución del modelo relaciones entre respuestas y consecuencias (respuesta-reforzador) y entre estímulos, respuestas y reforzadores, lo cual permite hablar de un proceso de aprendizaje por observación (Heyes, 1994; Heyes, 1996 b; Nieto y Cabrera, 1994; Whiten y Ham, 1992; Zentall, 1996; Campbell, Heyes y Goldsmith, 1999) y es congruente con la propuestas de algunos autores con relación a que el aprendizaje por observación puede ser considerado como un tipo de aprendizaje instrumental (Galef, 1995; Laland, 1996; Heyes, 1996 b; Zentall, 1996).

Finalmente, es importante destacar que en los tres experimentos de esta tesis todos los sujetos que fueron expuestos a un modelo entrenado ejecutaron la respuesta en al menos una sesión, ya sea de la fase de modelamiento o de prueba. Este dato es importante en al menos dos sentidos.

Por una parte, en este trabajo se obtuvieron datos de adquisición de respuestas novedosas más contundentes que los obtenidos por otros autores, quienes incluso descartan de su análisis de datos a aquellos observadores que no adquieren la respuesta o que la emiten a niveles muy bajos (por ejemplo: Campbell, Heyes y Goldsmith, 1999)

Por otra parte y más interesante aún es que demuestran la **difusión** una respuesta novedosa entre los integrantes de un grupo de animales a través de la observación de un coespecífico en una situación de laboratorio y que ese proceso de difusión de función de la relación respuesta-reforzador (Kawai, 1965; Roper, 1986; Lefebvre. y Palameta, 1988; Giraldeau y Templeton, 1991; Sasvári y Hegyi, 1998).

Conducta de forrajeo en grupos animales.

Como se ha mencionado a lo largo de este texto, la situación experimental diseñada en los tres experimentos puede ser considerada como una situación en la que grupos de sujetos buscan, manipulan y consumen alimento, es decir, como una situación de forrajeo. Al respecto, hay datos en los experimentos que son de interés.

El Experimento I permitió identificar que la distribución espacial de los depósitos de alimento fue una variable que determinó no sólo el nivel de ejecución de la respuesta por parte de los sujetos, sino también la distribución de los sujetos en el dispositivo experimental, de tal manera que el patrón de respuestas seguido por el modelo en los grupos experimentales fue diferente en función de la distancia existente entre los depósitos de alimento, pues como se recordará en los grupos con una tarima pequeña o mediana, el modelo emitió un patrón de respuestas consistente en bloquear el acceso a los observadores a la tarima o en alejarlo de la misma, en tanto que en el grupo con tarima más grande el patrón de respuestas presentado consistió en abrir depósitos sucesivamente, cambiando de depósito cuando los observadores se acercaban y parasitaban el depósito recién abierto; así, hubo momentos en las sesiones experimentales en que cada sujeto estaba consumiendo alimento en un depósito diferente.

Lo anterior es totalmente congruente con los supuestos fundamentales de la teoría de la distribución libre ideal (Fretwell y Lucas, 1970), en cuanto a que los integrantes de un grupo se distribuirán equitativamente entre las diferentes parcelas disponibles si estas proporcionan recursos de la misma calidad y es congruente con lo observado en situaciones de forrajeo en las que las parcelas están espacialmente separadas. Por ejemplo: Si el tiempo de viaje incrementa (las parcelas están más separadas) el tiempo óptimo para estar en una

parcela también incrementa. Así, todos los predadores deben explotar la parcela 1 primero hasta que la densidad de la presa es agotada en relación a la de una segunda parcela; posteriormente los predadores deben dividirse entre las parcelas 1 y 2 hasta que ambos son agotados con relación a la densidad de la parcela 3, a donde un tercio de los predadores deben ir y así sucesivamente (Krebs y McCleary, 1984; Parker, 1984; Pulliam y Caraco, 1984; Giraldeau y Livorell, 1998).

Ahora bien, la teoría de la distribución libre ideal enfatiza que el consumo por integrante del grupo debe ser bastante similar. En relación con este supuesto, dada la preparación experimental utilizada no fue posible una medición de la cantidad de alimento consumida por cada sujeto de los grupos; sin embargo, sí es posible suponer que aquellos sujetos que siguieron una estrategia de grandes parásitos consumían una cantidad de alimento inferior a la consumida por el sujeto que abría el depósito y que era el primero en consumir el alimento contenido. De esta manera, puede sugerirse que hubo un consumo de alimento diferente entre los integrantes del grupo, así como es posible plantear que hubo diferentes costos dependiendo de la estrategia jugada por los sujetos (Shettleworth, 1998, Domjam, 1999).

Adicionalmente, es posible plantear que en el grupo experimental expuesto a la tarima más grande, la distribución de alimento entre los sujetos haya sido más equivalente, puesto que un mayor porcentaje de observadores respondió desde las sesiones de la fase de modelamiento y porque al retirarse el modelo de un depósito recién abierto cuando los observadores se acercaban a parasitarlo es probable que dejara disponible mayor cantidad de alimento que cuando permanecía más tiempo. Así, si todos los integrantes del grupo hubiesen emitido la respuesta modelada en cada una de las sesiones, la ingesta de alimento

per capita hubiese sido superior, ya que cada sujeto consumiría el alimento por él producido y no parasitaria otros depósitos o lo haría en menor proporción (Parker, 1984).

Por otra parte, los datos sobre la conducta de forrajeo más interesantes fueron los obtenidos en el Experimento II, en donde se observó que tanto en la fase de modelamiento como en la de prueba la conducta de los sujetos fue sensible a la cantidad de alimento disponible en los diferentes tipos de depósito.

Así, se vio que los sujetos abrieron en mayor proporción los depósitos sellados con el estímulo correlacionado con mayor magnitud de reforzamiento, tal y como lo muestran los índices de discriminación. Efecto que ha sido observado en situaciones operantes de elección en las que se manipulan diferentes magnitudes de reforzamiento (Catania, 1963) y en situaciones experimentales de forrajeo (Hamm y Shettleworth, 1987).

En relación con esto, es más importante aún el hecho de que en los grupos experimentales los sujetos hayan elegido en mayor proporción abrir los depósitos ricos durante la primera parte de la sesión en comparación con abrir los depósitos pobres y que en la segunda parte de la sesión haya incrementado la proporción de depósitos pobres abiertos. Efecto que fue más robusto en el grupo en el que la magnitud relativa de reforzamiento era mayor (Grupo Discriminación Total). Lo anterior es consistente con lo propuesto por la teoría de forrajeo óptimo, la cual predice que cuando los sujetos buscan alimento eligen preferentemente aquellas parcelas en las que la calidad de los recursos es superior y que cuando estas parcelas se agotan, los sujetos deben tomar la decisión de muestrear otras parcelas y en el caso de que sólo encuentren parcelas de menor calidad, los sujetos se instalan en ellas (Shettleworth, 1998). Asimismo, cuando esta búsqueda la realizan en grupo, algunos sujetos muestrean la calidad de las parcelas y otros se acercan a los primeros cuando identifican que hay actividad en esa parcela (Clark y Mangel, 1984;

Valone, 1989), de tal manera que los sujetos siguen a otros, se acercan al sitio de alimentación e incluso lo parasitan sólo si los recursos en ese sitio son abundantes (Krebs, Stephens y Sutherland, 1983; Krebs y McCleery, 1984; Pulliam y Caraco, 1984; Parker, 1984).

Shettleworth (1984) y Krebs y McCleery (1984) enfatizan que los datos obtenidos sobre forrajeo en cuanto a la relación entre la calidad de los recursos disponibles en las parcelas y la distribución de predadores en éstas son bastante consistentes con la propuesta de igualación sustentada en los experimentos que evalúan conducta de elección utilizando programas de reforzamiento operantes (Herrnstein, 1970; Baum, 1973, 1974, 1979, 1982; Abarca. y Fantino, 1982; Baum y Kraft, 1998).

Al respecto, los datos del Experimento II son consistentes con lo propuesto por la Ley de Igualación en la medida en que hay una regularidad entre los integrantes del grupo a elegir en mayor proporción los estímulos correlacionados una mayor magnitud de reforzamiento y de que esta relación entre la conducta de los sujetos y la cantidad relativa de alimento rebasa con mucho un nivel azaroso (Shettleworth, 1998).

Baum y Kraft (1998) al evaluar la conducta de forrajeo en grupos de palomas observaron que no hubo una relación de igualación entre respuestas y reforzadores, que el efecto observado corresponde a una subigualación y que ésta puede ser producto de la competencia que se genera entre los integrantes de un grupo. Los datos del experimento II también parecen corresponder a una relación de subigualación, pues la inclinación de la pendiente es menor a 1 (Shettleworth, 1998).

No obstante, es importante mencionar que no se hicieron las suficientes variaciones en la proporción de alimento disponible en los depósitos para hablar de un verdadero efecto de igualación o subigualación.

En el caso del Experimento III, el análisis de la conducta de forrajeo no fue posible, ya que los sujetos respondieron casi exclusivamente en la opción de menor costo y sólo se hicieron dos manipulaciones del costo relativo de respuesta para acceder al alimento. Sin embargo, también fue observada una relación ordenada entre la proporción de visitas a los depósitos y el costo relativo de los mismos, lo cual es congruente con el planteamiento de ley de igualación (Herrnstein, 1970).

De esta manera, tanto en el Experimento II como en el Experimento III los observadores de los grupos expuestos a una ejecución discriminada del modelo eligieron proporcionalmente responder más ante el estímulo correlacionado con una mayor cantidad de alimento o con un menor costo de la respuesta.

Aprendizaje social y forrajeo.

En los capítulos introductorios de este trabajo se mencionó que en la perspectiva evolutiva el aprendizaje juega un papel fundamental en las aptitudes desarrolladas por los organismos para su mejor adaptación y sobrevivencia y que en particular el aprendizaje social es considerado como un proceso clave en el desarrollo de aptitudes (Maynard Smith, 1970; Dawkins, 1986).

En el análisis de la conducta de **forrajeo**, se propone que deben realizarse investigaciones tendientes a evaluar explícita y exhaustivamente el papel del **aprendizaje** tanto individual como social cuando los organismos buscan, seleccionan y consumen alimentos y que estas investigaciones deben procurar no establecer relaciones arbitrarias entre respuestas y bienes obtenidos con el fin de identificar los mecanismos de aprendizaje involucrados en la conducta de forrajeo (Shettleworth, 1984). De tal manera que el estudio del aprendizaje debería ser el estudio acerca de cómo un individuo ajusta su conducta con

base en su experiencia a los cambios locales que enfrenta en su ambiente, es decir, deberían estudiarse las estrategias seguidas por los organismos en respuesta a las variaciones ambientales.

Con relación a lo anterior, considero que los datos del presente trabajo proporcionan información que va en este sentido.

Como se recordará, en los tres experimentos los observadores presentaron en una proporción bastante alta la respuesta de parasitar los depósitos de alimento abiertos por otro sujeto, estableciéndose así un juego de papeles productor-parásito (Barnard y Sibly, 1981), el cual es frecuente cuando los organismos forrajean en grupo.

Adicionalmente, es posible identificar que los observadores siguieron preferentemente una estrategia de parásitos, pero que en algunas ocasiones también siguieron la simple estrategia de permanecer próximos al modelo y que en otras ocasiones, aunque menos frecuentes, siguieron la estrategia de productores.

Este hecho es importante porque por un lado permite identificar que en la situación experimental de estos experimentos los observadores siguieron una estrategia mixta, es decir, en algunas condiciones jugaron la estrategia pura de parasitar; en otras la estrategia pura de producir, etc., las cuales al parecer estuvieron determinadas por las condiciones ambientales presentes, tales como el tamaño de la tarima o la calidad de los depósitos de alimento (Parker, 1984).

Por otro lado, también puede identificarse que el juego seguido por los sujetos en estos experimentos puede corresponder a un juego de campo, en el que los jugadores podían seguir diferentes estrategias (Parker, 1984). Ahora bien, la estrategia seguida por los sujetos depende de los pagos obtenidos y éstos a su vez son función de la frecuencia con que coexisten las diferentes estrategias en un grupo. Así, es posible suponer que en la fase

de modelamiento en la cual el modelo realizaba en mayor proporción la respuesta de abrir los depósitos, la estrategia de parasitar proporcionaba un pago más alto a los observadores que el otorgado en la fase de prueba; de allí que casi todos los observadores incrementaran su probabilidad de producir en la prueba con relación al modelamiento.

Ahora bien, en la presente tesis se pudo identificar que en el proceso de aprendizaje por observación, la respuesta de parasitar el alimento obtenido por el modelo y la respuesta de estar cercano al modelo se presentan en una proporción bastante alta, lo cual permite sugerir que la ocurrencia de ambas es crucial para que este proceso tenga lugar; pues ambas permiten al observador identificar qué respuesta está emitiendo su demostrador en un momento dado y cual es la consecuencia inmediata que tiene esa respuesta. Por ello es que contrariamente a lo sugerido por otros autores con relación a que el parasitismo interfiere con el aprendizaje por observación (Giraldeau y Lefebvre, 1987), me permito sugerir que esa interferencia no es total, ni sobre el proceso de aprendizaje social como tal, sino sobre el nivel de ejecución demostrado por los observadores; pues cuando los observadores son parásitos moderados logran ejecuciones muy altas de la respuesta y como se demostró en estos experimentos, el hecho de que los observadores parasiten los depósitos abiertos por el modelo no impide que realicen la respuesta cuando éste que había funcionado como el mejor productor de su grupo es retirado de la situación experimental.

Antes de finalizar este inciso, merece la pena señalar que los datos obtenidos en este trabajo permitieron identificar que procesos de aprendizaje tales como el aprendizaje social y la discriminación de estímulos son procesos directamente interrelacionados con la conducta de forrajeo.

Conclusión.

La presente tesis doctoral permitió identificar que el aprendizaje social de una conducta novedosa en un grupo de animales es un proceso sensible a variables relacionadas con el reforzamiento, tales como la distribución de los depósitos de alimento, la cantidad de alimento asignada a cada depósito y el costo de respuestas requerido para acceder al alimento. De igual manera, fue posible identificar que las estrategias conductuales que siguen los integrantes del grupo son un factor que determina el proceso de aprendizaje social y que las estrategias de parasitismo no necesariamente interfieren con el aprendizaje observacional de respuestas novedosas. Asimismo, fue posible detectar que la distribución de la conducta de los integrantes del grupo entre los diferentes tipos de depósito es acorde a lo propuesto por la teoría de forrajeo óptimo. Finalmente, se propone que procesos tales como aprendizaje social, discriminación y forrajeo son procesos interrelacionados.

BIBLIOGRAFIA

- Abarca, N. y Fantino, E. (1982) Choice and foraging. Journal of the Experimental Analysis of Behavior, 38, 117-123.
- Akins, C.K. y Zentall, T.R. (1996) Imitative learning in male japanese quail (*Coturnix japonica*) using the two-action method. Journal of Comparative Psychology, 110, 316-320.
- Avery, M.I. (1994) Finding good food and avoiding bad food: Does it help to associate with experienced flockmates?. Animal Behaviour, 48, 1371-1378.
- Avital, E. y Jablonka, E. (1994) Social learning and the evolution of behaviour. Animal Behaviour, 48, 1195-1199.
- Bandura, A.(1969) Principles of behavior modification. New York: Holt, Rinehart & Winston.
- Bandura, A. (1971) Analysis of modeling processes. En: A. Bandura (Ed) Psychological modeling. Chicago: Aldine Atherton.
- Bandura, A. (1984) Recycling misconceptions of perceived self-efficacy. Cognitive Therapy and Research, 8 (3), 231-255.
- Barnard, C.J. y Sibly, R.M. (1981) Producers and scroungers: A general model and its application to captive flocks of house sparrows. Animal Behaviour, 29, 543-550.
- Baum, W.M. (1973) The correlation-based law of effect. Journal of the Experimental Analysis of Behavior, 20, 137-153.
- Baum, W.M. (1974) On two types of deviation from the matching law: Bias and undermatching. Journal of the Experimental Analysis of Behavior, 22, 231-242.
- Baum, W.M. (1979) Matching, undermatching, and overmatching in studies of choice. Journal of the Experimental Analysis of Behavior, 32, 269-281.
- Baum, W.M. (1982) Choice, changeover, and travel. Journal of the Experimental Analysis of Behavior, 38, 35-49.
- Baum, W.M. (1989) Quantitative prediction and molar description of the environment. The Behavior Analyst, 12, 167-176.
- Baum, W.M. y Kraft, J.R. (1998) Group choice: Competition, travel, and the ideal free distribution. Journal of the Experimental Analysis of Behavior, 69, 227-245.

Beachamp, G. y Kalcenick A. (1991) Effects of the knowledge of partners on learning rates in zebra finches *Taenopygia guttata*. Animal Behaviour, 41, 247-253.

Boakes, R.A. y Gaertner, I. (1977) The development of a simple form of communication. Quarterly Journal of Experimental Psychology, 29, 561-575.

Boyd, R. y Richerson, P.J. (1985) Culture and the evolutionary process. Chicago: University of Chicago Press.

Boyd, R. y Richerson, P.J. (1988) An evolutionary model of social learning: The effects of spatial and temporal variation. En : T. R. Zentall y B.G. Galef Jr. (Eds) Social Learning: Psychological and Biological Perspectives. New Jersey: Lawrence Erlbaum Associates Publishers.

Burnell, K. (1998) Cultural variation in savannah sparrow, *Passerculus sandwichensis*, songs: An analysis using the meme concept. Animal Behaviour, 56, 995-1003.

Campbell, F.M., Heyes, C.M. y Goldsmith, A.R. (1999) Stimulus learning and response learning by observation in the European starling, in a two-object/two-action test. Animal Behaviour, 58, 151-158.

Caraco, T. y Giraldeau, L-A. (1991) Social foraging: Producing and scrounging in a stochastic environment. Journal of Theoretical Biology, 153, 559-583.

Catania, A. C. (1963) Concurrent performance: A baseline for effects of magnitude of reinforcement. Journal of the Experimental Analysis of Behavior, 6, 299-300.

Cavalli-Sforza, L.L. y Feldman, M.W. (1981) Cultural transmission and evolution. Princenton, NJ: Princenton University Press.

Cheney, C.D., Bonem, E. y Bonem, m. (1985) Changeover cost and switching between concurrent adjusting schedules. Behavioral Processes, 10, 1145-1155.

Chou, L-S. y Richerson, P.J. (1992) Multiple models in social transmission of food selection by Norway rats, *Rattus norvegicus*. Animal Behaviour, 44, 337-343.

Clark, C.W. y Mangel, M. (1984) Foraging and flocking strategies: information in an uncertain environment. American Naturalist, 123, 626-641.

Clayton, D.A. (1978) Socially facilitated behaviour. Quarterly Review of Biology, 53, 373-392.

Dallery, J. y Baum, W.M. (1991) The functional equivalence of operant behavior and foraging. Animal Learning and Behavior, 19, 146-152.

Danson, C. y Creed, T. (1970) Rate of response as a visual social stimulus. Journal of the Experimental Analysis of Behavior, 13, 233-242.

- Darwin, C. (1871) The descent of man. London: Murray.
- Davis, J.M. (1973) Imitation: A review and critique. En: P. P.G. Bateson y P.H. Klopfer (Eds) Perspectives in ethology. Volumen 1. New York: Plenum Press.
- Dawkins, R. (1986) El gen egoísta. Barcelona: Salvat.
- Delestrade, A. (1999) Foraging strategy in a social bird, the alpine chough: Effect of variation in quantity and distribution of food. Animal Behaviour, 57, 299-305.
- Dickinson, A. (1980) Contemporary animal learning theory. Cambridge: Cambridge University Press.
- Dolman, C.S., Templeton, J. y Lefebvre, L. Mode of foraging competition is related to tutor preference in *Zenaida aurita*. Journal of Comparative Psychology, 110, 45-54.
- Domjam, M. (1999) Principios de aprendizaje y conducta. México: Thompson. Caps. 6 y 7.
- Epstein, R., Lanza, R.P. y Skinner, B.F. (1980) Symbolic communication between two pigeons. Science, 207, 543-545.
- Fisher, J. y Hinde, R.A. (1949) The opening of milk bottles by birds. British Birds, 42, 347-357.
- Fragazy, D.M. y Visalberghi, E. (1990) Social processes affecting the appearance of innovative behaviors in capuchin monkeys. Folia Primatologica, 54, 155-165. Citado en: Fragazy, D.M. y Visalberghi, E. (1996) Social learning in monkeys: primate "primacy" reconsidered. En: B.G. Jr. Galef y C.M. Heyes (Eds) Social learning in animals: The roots of culture. USA: Academic Press.
- Fretwell, S.D. y Lucas, H.L. (1970) On territorial behaviour and other factors influencing habitat distribution in birds. Acta Biotheoretica, 19, 16-36.
- Galef, B.G.Jr. (1988) Communication of information concerning distant diets in a social, central-place foraging species: *rattus norvegicus*. En: T. R. Zentall y B.G. Galef Jr. (Eds) Social Learning: Psychological and Biological Perspectives. New Jersey: Lawrence Erlbaum Associates Publishers.
- Galef, B.G.Jr. (1992) The question of animal culture. Human Nature, 3, 157-178.
- Galef, B.G.Jr. (1995) Why behaviour patterns that animals learn socially are locally adaptive. Animal Behaviour, 49, 1325,1334.
- Galef, B.G.Jr. (1996) Introduction. En: B.G. Jr. Galef y C.M. Heyes (Eds) Social learning in animals: The roots of culture. USA: Academic Press.

Galef, B.G. Jr. y Giraldeau, L-A (2001) Social influences on foraging in vertebrates: Causal mechanisms and adaptive functions. Animal Behaviour, 61, 3-15.

Giraldeau, L-A. (1997a) Game theory and social foraging: Models and tests of the producer-scrouter game. En: L.A. Dugatkin y , H.K. Reeve (Eds) Advances in game theory and the study of animal behavior. Oxford: Oxford University Press. Capitulo 3.

Giraldeau, L-A. (1997b) The ecology of information use. En: J.B. Krebs y N.B. Davis (Eds) Behavioural ecology: An evolutionary Approach. Oxford: Blackwell Oxford.

Giraldeau, L-A. y Lefebvre, L. (1986) Exchangeable producer and scrounger roles in captive flock of feral pigeons: A case for the skill pool effect. Animal Behaviour, 34, 797-803.

Giraldeau, L-A. y Lefebvre, L. (1987) Scrounging prevents cultural transmission of a food-finding behavior in pigeons. Animal Behaviour, 35, 387-394.

Giraldeau, L-A. y Livorell, B. (1978) Game theory and the social foraging. En: L.A. Dugatkin y H.K. Reeve (Eds) Game theory and animal behavior. New York: Oxford University Press. Citado en: Galef, B.G. Jr. y Giraldeau, L-A (2001) Social influences on foraging in vertebrates: Causal mechanisms and adaptive functions. Animal Behaviour, 61, 3-15.

Giraldeau, L-A. y Templeton, J. (1991) Food scrounging and diffusion of foraging skills in pigeons, *Columbia livia*: The importance of tutor and observer rewards. Ethology, 89, 63-72

Gillis, D.M. y Kramer, D.L. (1987) Ideal interference distributions: Population density and patch use by zebrafish. Animal Behaviour, 35, 1875-1882.

Gray, R.D. (1994) Sparrows, matching and the ideal free distribution: Can biological and psychological approaches be synthesized? Animal Behaviour, 48, 411-423.

Hake, D.F., Donaldson, T. y Hyten, C. (1983) Analysis of dicriminative control by social behavioral stimuli. Journal of the Experimental Analysis of Behavior. 39, 7-23.

Hamm, S.L. y Shettleworth, S.J. (1987) Risk aversion in pigeons. Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes, 13, 376-383.

Hanson, J. (1987) Tests of optimal foraging using an operant analogue. En: A.C. Kamil, J.R. Krebs y H.R. Pulliam (Eds) Foraging behavior. New York: Plenum.

Hanson, J. y Green, L. (1989 a) Foraging decisions: Prey choice by pigeons. Animal Behaviour, 37, 429-433.

Hanson, J. y Green, L. (1989 b) Foraging decisions: Patch choice and exploitation by pigeons. Animal Behaviour, 37, 968-986.

Herrnstein, J.R. (1970) On the law of effect. Journal of the Experimental Analysis of Behavior, 13, 243-266.

Heyes, C.M. (1994) Social learning in animals: Categories and Mechanisms. Biol. Rev., 69, 207-231.

Heyes, C.M. (1996a) Introduction: Identifying an defining imitation. En: B.G. Jr. Galef y C.M. Heyes (Eds) Social learning in animals: The roots of culture. USA: Academic Press.

Heyes, C.M. (1996b) Genuine imitation?. En: B.G. Jr. Galef y C.M. Heyes (Eds) Social learning in animals: The roots of culture. USA: Academic Press.

Heyes, C.M. y Dawson, G.R. (1990) A demonstration of observational learning in rats using a bidirectional control. Quarterly Journal of Experimental Psychology, 42 b, 59-71.

Heyes, C.M., Dawson, G.R. y Nokes, T. (1992) Imitation in rats: Initial responding and transfer evidence. . Quarterly Journal of Experimental Psychology, 45 b, 229-240.

Heyes, C.M., Jaldow, E. y Dawson, G.R. (1993) Observational extinction: Observation of nonreinforced responding reduces resistance to extinction in rats. Animal Learning and Behavior, 21 (3), 221-225.

Heyes, C.M., Jaldow, E., Nokes, T. y Dawson, G.R. (1994) Imitation in rats (*Rattus norvegicus*): The role of denmostrator action. Behavioural Processes, 32, 173-182.

Hinde, R.A. y Fisher, J. (1951) Futher observations on the opening of milk bottles by birds. British Birds, 44, 393.

Hogan, D.E. (1986) Observational learning of a conditional hue discrimination in pigeons. Learning and Motivation, 17, 40-98.

Honig, W.K. (1966) Operant behavior: Areas of research and Applications. New York: Meridith Corporation.

Honig, W.K. y Staddon, J.E.R. (1977) Handbook of operant behavior. New Jersey: Prentice-Hall.

Jenkins, P.F. y Baker, A.J. (1984) Mechanisms of song differentiation in introduced populations of chaffinches *fringilia coelebs* in New Zealand. Citado en: Burnell, K. (1998) Cultural variation in savannah sparrow, *Passerculus sandwichensis*, songs: An analysis using the meme concept. Animal Behaviour, 56, 995-1003.

Johnston, A.N.B., Burne, T.H.J. y Rose, S.P.R. (1998) Observation learning in day-old chicks using a one-trial passive avoidance learning paradigm. Animal Behaviour, 56, 1347-1353.

Kawai, M. (1965) Newly acquired pre-cultural behavior of the natural troop of Japanese monkeys on Koshima Inlet. Primates, 6, 1-3

Krebs, J.R. (1978) Optimal foraging: Decision rules for predators. En: J.R. Krebs y N.B. Davies (Eds) Behavioural ecology: An evolutionary approach. Oxford: Blackwell Scientific Publications. Primera Edición.

Krebs, J.R. y Davis, N.B. (1984) Behavioural ecology: An evolutionary approach. Oxford: Blackwell Scientific Publications. Segunda Edición.

Krebs, J.R. y McCleery, R.H. (1984) Optimization in behavioral ecology. En: J.R. Krebs y N.B. Davies Behavioural ecology: An evolutionary approach. Oxford: Blackwell Scientific Publications. Segunda Edición.

Krebs, J.R., Stephens, D.W. y Sutherland, W.J. (1983) Perspectives in optimal foraging. En: G.A. Clark y A.H. Brush (Eds) Perspectives in ornithology. New York: Cambridge University Press. Citado en: Shettleworth, S.J. (1984) Learning and behavioural ecology. En: J.R. Krebs y N.B. Davies (Eds) Behavioural ecology: An evolutionary approach. Oxford: Blackwell Scientific Publications. Segunda Edición.

Laland, K.N. (1996) Is social learning always locally adaptive?. Animal Behaviour, 52, 637-640.

Laland, K.M., Richerson, P.J. y Boyd, R. (1993) Animal social learning: Toward a new theoretical approach. Perspective in Ethology, 10, 249-277.

Laland, K.M., Richerson, P.J. y Boyd, R. (1996) Developing a theory of animal social learning. En: B.G. Jr. Galef y C.M. Heyes (Eds) Social learning in animals: The roots of culture. USA: Academic Press.

Laland, K.N. y Williams, K. (1997) Shoaling generates social learning of foraging information in guppies. Animal Behaviour, 53, 1161-1169.

Laland, K.N. y Williams, K. (1998) Social transmission of maladaptative information in the guppy. Behavioral Ecology, 9 (5), 493-499.

Lea, S.G.E. (1979) Foraging and reinforcement schedules in the pigeon: Optimal and non-optimal aspects of choice. Animal Behaviour, 27, 875-886.

Lefebvre, L. (1986) Cultural diffusion of a novel food finding behavior in urban pigeons: An experimental field test. Ethology, 71, 295-303.

Lefebvre, L. (1995) The opening of milk bottles by birds: Evidence for accelerating learning rates, but against the wave-of-advance model of cultural transmission. Behavioural Processes, 34, 43-54.

Lefebvre, L. y Giraldeau, L.-A. (1994) Cultural transmission in pigeons is affected by the number of tutors and bystanders present during demonstrations. Animal Behaviour, 47, 331-337

Lefebvre, L. y Helder, R. (1997) Scrounger numbers and the inhibition of social learning in pigeons. Behavioural Processes, 40, 201-207.

Lefebvre, L. y Palameta, B. (1988) Mechanisms, ecology, and population diffusion of socially-learned, food finding behavior in feral pigeons. En: T.R. Zentall y B. Galef Jr. (Eds) Op cit.

Lima (1984) Downy woodpecker foraging behavior: Efficient sampling in simple stochastic environments. Ecology, 65, 166-174.

Lynch, A. (1996) The population memetics of bird song. En: D.E. Kroodsma y E.H. Miller (Eds) Ecology and evolution of acoustic communication in birds. New York: Cornell University Press. Citado en: Burnell, K. (1998) Cultural variation in savannah sparrow, Passerculus sandwichensis, songs: An analysis using the meme concept. Animal Behaviour, 56, 995-1003.

Mackintosh, N.J. (1983) Conditioning and associative learning. New York: Oxford University Press.

Maynard Smith, J. (1970) Teoría de la evolución. Madrid: Ediciones Itsmo.

Maynard Smith, J. (1979) Game theory and the evolution of behavior. Proc. R. Soc. Lond., 205, 475-488.

Maynard Smith, J. (1982) Evolution and the theory of games. Cambridge: Cambridge University Press.

Mathis, A., Chivers, D.P. y Smith, R.J.F. (1996) Cultural transmission of depredator recognition in fishes: intraspecific and interspecific learning. Animal Behaviour, 51, 185-201.

Millard, W.J. (1979) Stimulus properties of conspecific behavior. Journal of the Experimental Analysis of Behavior, 32, 283-296.

Millinski, M. y Parker, G.A. (1991) Competition to resources. En: En: J.R. Krebs y N.B. Davies Behavioural ecology: An evolutionary approach. Oxford: Blackwell Scientific Publications.

Mitchell, C.J., Dawson, G.R. y Heyes, C.M. (1999) Limitations of a bidireccional control procedure for the investigation of imitation in rats: Odour cues on the manipulandum. Quarterly Journal of Experimental Psychology, 52 B, 193-202.

Mottley, K. y Giraldeau, L-A. (2000) Experimental evidence that group foragers can converge on predicted producer-scrounger equilibria. Animal Behaviour, 60, 341-350.

Myers, W.A. (1970) Observational learning in monkeys. Journal of the Experimental Analysis of Behavior, 14, 225-235.

Nicol, C.J. y Pope, S.J. (1992) Effects of social learning on the acquisition of discriminatory keypecking in hens. Bulletin of psychonomic Society, 30, 293-296.

Nicol, C.J. y Pope, S.J. (1993) Food deprivation during observation reduces social learning in hens. Animal Behaviour, 45, 193-196.

Nieto, J. y Cabrera, R. (1993) Adquisición de una discriminación operante mediante observación en palomas. Revista Latinoamericana de Psicología, 25 (3), 467-478.

Nieto, J. y Cabrera, R. (1994) La evolución cultural en animales. En: J.L. Díaz (Ed) La mente y el comportamiento animal: Ensayos de Etología Cognitiva. México: Fondo de Cultura Económica, Capítulo 5.

Norton-Griffiths, M. (1967) Some ecological aspects of the feeding behavior of the oystercatcher (*Haematopus ostralegus*) on the edible mussel *Mytilus edilis*. Ibis, 109, 412-424.

Palameta, B. y Lefebvre, L. (1985) The social transmission of a food-finding technique in pigeons: What is learned?. Animal Learning and Behavior, 33, 892-896.

Parker, G.A. (1984) Evolutionary stable strategies. En: J.R. Krebs y N.B. Davies Behavioural ecology: An evolutionary approach. Oxford: Blackwell Scientific Publications. Segunda Edición.

Plowright, C.M.S. y Landry, F. (2000) A direct effect of competition on food choice by pigeons. Behavioral Processes, 50, 59-64.

Pulliam, H.R. y Caraco, T. (1984) Living in groups: Is there an optimal group size?. En: J.R. Krebs y N.B. Davies Behavioural ecology: An evolutionary approach. Oxford: Blackwell Scientific Publications. Segunda Edición.

Pulliam, H.R. y Dunford, C. (1980) Preprogrammed to learn: An essay on the evolution of culture. New York: Columbia University Press.

Rescorla, R.A. (1988) Behavioral studies of Pavlovian conditioning. Annual Review of Neuroscience, 11, 329-352.

Rescorla, R.A. y Wagner, A.R. (1972) A theory of Pavlovian conditioning: Variations in the effectiveness of reinforcement and nonreinforcement. En: A.H. Black y W.F. Prokasi (Eds) Classical conditioning II: Current research and theory, 64-99.

- Roberts, W.A. (1993) Testing a stochastic foraging model in an operant simulation: Agreement with qualitative but not quantitative predictions. Journal of the Experimental Analysis of Behavior, 59, 323-331.
- Rogers, A. (1988) Does biology constrain culture. American Antropologist, 90, 819-831.
- Romanes, G. (1884) Mental evolution in animals. New York: AMS Press.
- Roper, T. J. (1986) Cultural evolution of feeding behavior in animals. Science Progress, 70, 571-583.
- Sasvári, L. (1992) Great tits benefit from feeding in mixed-species flocks: a field experiment. Animal Behaviour, 43, 289-296.
- Sasvári, L. y Hegyi, Z. (1998) How mixed-species foraging flocks develop in response to benefits from observational learning. Animal Behaviour, 55, 1461-1469.
- Schoener, T.W. (1987) A brief history of optimal foraging theory. En: A.C. Kamil, J.R. Krebs y H.R. Pulliam (Eds) Foraging behavior. New York: Plenum.
- Sherry, D.F. y Galef, B.G. Jr. (1984) Cultural transmission without imitation: Milk bottle opening by birds. Animal Behaviour, 32, 937-938.
- Shettleworth, S.J. (1984) Learning and behavioural ecology. En: J.R. Krebs y N.B. Davies Behavioural ecology: An evolutionary approach. Oxford: Blackwell Scientific Publications. Segunda Edición.
- Shettleworth, S.J. (1998) Cognition, evolution and behavior. Oxford: Oxford University Press. Caps. 9 y 10.
- Simmons, F. y Lejeune, H. (1997) Observational learning of duration discrimination in rats (*Rattus norvegicus*). Behavioural Processes, 41, 97-105.
- Skinner, B.F. (1962) Two "synthetic social relations". Journal of the Experimental Analysis of Behavior, 5, 531-533.
- Stephens, D.W. y Charnov, E.L. (1982) Optimal foraging: some simple stochastic models. Behavioral Ecology & Sociobiology, 10, 251-263.
- Suboski, M.D., Bain, S., Carty, A.E., McQuoid, L.M., Seelen, M.I., y Seifert, M. (1990) Alarm reactions in acquisition and social transmission of simulated-predator recognition by zebra danio fish (*Brachidanio rerio*). Journal of Comparative Psychology, 104, 101-112.
- Sutherland, W.J. (1983) Aggregation and the "ideal free" distribution. Journal of Animal Ecology, 52, 821-828.

- Templeton, J.J. y Giraldeau, L-A. (1995) Public information cues affect the scrounging decisions of starlings. Animal Behaviour, 49, 1617-1626.
- Thorndike, E.L. (1898) Animal intelligence. Psychological Review Monographs, 2 (8).
- Thorndike, E.L. (1911) Animal intelligence: Experimental studies. New York: Macmillan.
- Thorpe, W.H. (1963) Learning and instinct in animals. Cambridge: Harvard University Press.
- Tolman, E.C. (1959) Principles of purposive behavior. En: S. Koch (Ed) Psychology: A study of a science. New York: McGraw-Hill. Volumen 2.
- Torres, A., López, F. y Zarabozo, D. (1991) Registro observacional a través de computadora. Revista Mexicana de Análisis de la Conducta, 17, 147-162.
- Tregenza, T. (1994) Common misconceptions in applying the ideal free distribution. Animal Behaviour, 47, 485-487.
- Tregenza, T., Parker, G.A. y Thompson, D.J. (1996) Interference and the ideal free distribution: Models and tests. Behavioral Ecology, 7, 379-386.
- Valone, T.J. (1989) Group foraging, public information, and patch estimation. Oikos, 56, 357-363.
- Valone, T.J. y Giraldeau, L-A. (1993) Patch stimation by groups foragers: What information is used?. Animal Behaviour, 45, 721-728.
- Vickery, W.L., Giraldeau, L-A., Templeton, J.J., Kramer, D.L. y Chapman, C.A. (1991) Producers, scroungers and group foraging. The American Naturalist, 137 (6), 847-863.
- Voelkl, B. y Huber, L. (2000) True imitation in marmosets. Animal Behaviour, 60, 195-202.
- White, D.J. y Galef, B.G. Jr. (1998) Social influence on avoidance of dangerous stimuli by rats. Animal Learning and Behavior, 26 (4), 433-438.
- Whiten, A. y Ham, R. (1992) On the nature an evolution of imitation in the animal kingdom: Reappraisal of a century of research. Advances in the Study of Behavior, 21, 239-283.
- Zajonc, R.B. (1965) Social facilitation. Science, 149, 269-274.
- Zentall, T.R. (1996) An analysis of imitative learning in animals. En: B.G. Jr. Galef y C.M. Heyes (Eds) Social learning in animals: The roots of culture. USA: Academic Press.
- Zentall, T.R., Sutton, J.E. y Sherburne, L.M. (1996) True imitative learning in pigeons. Psychological Science, 7, 343-346.