

Aprendizaje social de respuestas óptimas y estrategias productor-parásito en parvadas de palomas

Rosalva Cabrera, Ángel Durán y Javier Nieto*

Facultad de Estudios Superiores Iztacala y * Facultad de Psicología (Universidad Nacional Autónoma de México)

Este experimento evaluó el efecto de variar el esfuerzo requerido para acceder a alimento sobre la adquisición de una respuesta novedosa y sobre las estrategias productor-parásito en grupos de palomas expuestas a un coespecífico experto. Parvadas de observadores ingenuos fueron expuestas a una paloma entrenada en abrir los sellos de depósitos de alimento; el color de los sellos se correlacionó con un esfuerzo diferente; posteriormente, la paloma entrenada fue retirada, manteniéndose la correlación color-esfuerzo. Los resultados mostraron que los observadores adquirieron la respuesta de abrir los sellos y que la ejecutaron discriminadamente, respondiendo en mayor proporción al color que señaló menor esfuerzo; también jugaron papeles tanto de productores como de parásitos, los cuales variaron en función de la composición del grupo. Los datos son congruentes con hallazgos previos sobre aprendizaje social y con lo propuesto por la teoría de forrajeo óptimo.

Social learning of optimal responding and producing-scrounging strategies in flocks of pigeons. This experiment evaluated the effect of varying the effort required in order to access food upon the acquisition of a novel response, and upon utilizing producer-scrounger strategies, in flocks of pigeons exposed to an expert conspecific. Flocks of naïve observers were exposed to a pigeon trained to open the seals on food deposits. The colors of the seals were correlated with differing required efforts. Later, the trained pigeon was removed while the color-effort correlation was maintained. The results showed that the observers acquired the response of opening the seals and that they executed it discriminately, responding in a greater proportion to the color that signaled the least required effort. They also assumed the roles of both producers and scroungers, which varied as a function of the composition of the group. The data obtained are congruent with prior findings regarding social learning, and also with the concepts proposed by the optimal foraging theory.

La teoría de forrajeo óptimo, surgida en el ámbito de la ecología, propone que los organismos al buscar, seleccionar e ingerir alimento siguen aquellas estrategias de comportamiento que les permiten obtener la mayor tasa neta de consumo, es decir, obtener el mayor beneficio con el mínimo esfuerzo y riesgo (Krebs y Davies, 1984; Shettleworth, 1984, 1998).

De acuerdo con esta propuesta, los organismos preferirán elegir aquellas fuentes de alimento, parcelas o presas que ofrezcan una mayor cantidad de alimento; aquellas que se encuentren más cercanas entre sí, pues ello permitirá la explotación de varias fuentes casi al mismo tiempo; aquellas cuyo contenido no ofrezca riesgos de intoxicación; las que se encuentren más alejadas de posibles depredadores; las que requieran de un menor esfuerzo para ser explotadas, etc. De igual manera, en función del estado de algunas de estas condiciones los organismos pueden forrajear individualmente o hacerlo en grupo, lo cual va a depender de cuál de estas opciones parezca proporcionar un mayor beneficio.

Al respecto varios autores proponen que los organismos que forrajeen en grupo pueden disfrutar tasas de alimentación superiores a las de forrajeadores solitarios debido a que ellos aprenden, a partir de observar a otros sujetos del grupo, aspectos tales como técnicas o respuestas novedosas para obtener alimento; la localización de fuentes de alimento, la calidad de las mismas, la evitación de alimentos nocivos, la evitación de depredadores, entre otras. Así, cada miembro del grupo puede usar tres tipos de información para evaluar la calidad de una fuente de alimento: 1) la distribución de diversas fuentes de alimento en el ambiente; 2) el muestreo individual de diferentes fuentes; y 3) la observación de otros individuos. Los primeros dos tipos de información son «personales» y el último «social» (Avery, 1994; Clark y Mangel, 1984; Valone, 1989).

Por su parte, la teoría de la distribución libre ideal de Fretwell y Lucas (1970), derivada de la teoría de forrajeo óptimo, propone que los animales van a distribuirse entre las alternativas existentes con relación a la calidad de esas alternativas, es decir, cada animal va a elegir la alternativa que le proporciona el máximo beneficio; de tal manera que los animales al forrajear 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 distintas parcelas y dar indicio a los demás acerca de si deben dirigirse a una parcela, si deben permanecer en ella o si ésta debe ser abandonada (Galef y Giraldeau, 2001; Valone, 1989).

En situaciones seminaturales y experimentales se ha visto que cuando los animales forrajean en grupo desarrollan un tipo de juego productor-parásito, el cual consiste en que ciertos individuos (productores) invierten tiempo y energía en buscar, obtener y/o guardar alimento, mientras que otros individuos (parásitos) consumen el alimento sin haber trabajado. La aptitud del parásito es mayor que la del productor cuando los parásitos son pocos, pero más baja cuando los parásitos son comunes. En ambos, productor y parásito, los pagos son una función de la frecuencia de las dos estrategias en un grupo. Estas estrategias han sido evaluadas en gorriónes domésticos (Barnard y Sibly, 1981); palomas urbanas, salvajes y domésticas (Giraldeau y Lefebvre, 1986; Giraldeau y Lefebvre, 1987; Lefebvre y Helder, 1997); estorninos (Koops y Giraldeau, 1996); pinzón especiero (Giraldeau, Soos y Beauchamp, 1994) y en otros vertebrados (Galef y Giraldeau, 2001).

Estudios experimentales en condiciones de laboratorio han mostrado que los organismos hacen uso de la información social tanto para aprender nuevas respuestas para la obtención de alimento como para evaluar la calidad de las parcelas existentes.

Con relación al aprendizaje social de respuestas novedosas, existe evidencia de que sujetos observadores aprenden éstas cuando han tenido la oportunidad de ver a un demostrador entrenado, cuyas respuestas se correlacionan con la subsecuente presentación de alimento (véase Heyes, 1994, 1996; Zental, 1996); también hay evidencia experimental sobre el aprendizaje social de respuestas discriminadas (Campbell, Heyes y Goldsmith, 1999; Nicol y Pope, 1992; 1993; Nieto y Cabrera, 1993; Heyes y Dawson, 1990; Heyes, Dawson y Nokes, 1992; Simmons y Lejeune, 1997).

Respecto al uso de aprendizaje social para la evaluación de las características de las fuentes de alimento, las manipulaciones experimentales han variado la cantidad de alimento por parcela (Cabrera, Durán y Nieto, en prensa; Delestrade, 1999); la distribución de las parcelas (Cabrera, Nieto y Zamora, 2002; Delestrade, 1999) y el esfuerzo requerido para acceder a una parcela (Laland y Williams, 1997; Laland y Williams, 1998).

Laland y Williams (1998) realizaron un estudio cuyos resultados mostraron que peces expuestos a coespecíficos entrenados a tomar una ruta corta para acceder a alimento adquirieron una preferencia por esta ruta y mantuvieron esta preferencia. Por su parte, peces expuestos a demostradores entrenados a tomar la ruta larga adquirieron una tendencia a tomar la ruta larga, pero exhibieron un decline paulatino en su preferencia por esta ruta y siete días después usaron ambas rutas por igual. Adicionalmente, los peces con demostradores entrenados a tomar la ruta larga adquieren una preferencia por la ruta corta considerablemente más lenta que los peces en aislamiento de una situación control.

Dado lo anterior, resulta interesante preguntarse si grupos de palomas ingenuas expuestas a una paloma entrenada en una respuesta para obtener alimento, que puede requerir de mayor o menor esfuerzo, serán capaces de aprender tanto a ejecutar tal respuesta como de ejecutar en mayor proporción la respuesta que requiera menor esfuerzo. Si los observadores aprenden a ejecutar discriminadamente, se fortalecerá el argumento de que el aprendizaje por observación es un tipo de aprendizaje instrumental en el cual la correlación respuesta-reforzador es fundamental y se proporcionará mayor evidencia empírica respecto al papel de los estímulos antecedentes.

Ahora bien, en vista de que los observadores van a ser expuestos en grupo al demostrador entrenado, también es de interés preguntarse sobre la dinámica de comportamiento que seguirán los

diferentes integrantes del grupo con respecto a las estrategias productor-parásito. Así, se mostrará cuál es la dinámica de estas estrategias bajo condiciones controladas en las cuales se manipulan aspectos relacionados con la calidad de las fuentes de alimentación.

Así, este experimento tuvo dos objetivos experimentales: primero, conocer si grupos de observadores ingenuos aprenden a ejecutar una respuesta discriminada cuando son expuestos a un demostrador entrenado que responde diferencialmente ante estímulos correlacionados con un esfuerzo diferente para producir alimento; segundo, evaluar el desarrollo de las estrategias productor-parásito en condiciones controladas que involucren tanto una situación de aprendizaje social como una situación experimental de forrajeo.

Método

Sujetos

Los observadores fueron 16 palomas criollas (*Columbia*), adultas, sin experiencia en la respuesta. Dos palomas criollas (*Columbia*), adultas (M 52 y M30), entrenadas en la respuesta de perforar los sellos de recipientes de alimento de manera discriminada, funcionaron como demostradores. Todos los sujetos fueron sometidos a un régimen de privación de alimento y mantenidos al 80% de su peso en libre alimentación.

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 mínima entre perforaciones fue de 30 cm. Debajo de cada perforación se pegó un recipiente de plástico de 4,5 cm de profundidad donde se podía depositar grano mixto, 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. La figura 1 muestra una fotografía del aparato.



Figura 1. Presenta una fotografía de la situación experimental y del aparato empleado; pueden verse los depósitos sellados con papel azul y amarillo, así como la parvada de palomas en el aviario

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 1.

Procedimiento

El procedimiento se inició con el preentrenamiento de los demostradores.

En el preentrenamiento, los demostradores fueron entrenados individualmente a perforar los sellos de los depósitos de alimento por aproximaciones sucesivas. En las sesiones iniciales, todos los depósitos estuvieron sellados con una capa de papel blanco sobre la cual se colocaron granos de alimento hasta que el sujeto al consumir este grano rompía el papel y tenía acceso a 5 g de grano en el interior del depósito; una vez que el sujeto rompía el total de los sellos, se procedió a no colocar grano sobre el papel y a incrementar a dos el número de hojas que sellaban los depósitos; cuando el sujeto perforó el 100% de los sellos en dos sesiones consecutivas, se procedió al entrenamiento diferencial.

Para el M 52, los depósitos fueron sellados con papel de diferente color, correlacionándose el color amarillo con un sello de dos hojas y el color azul con un sello de 6 hojas; este entrenamiento se llevó a cabo hasta que el M 52 obtuvo un índice de discriminación de 1.0; una vez concluida la exposición de este demostrador a la primera parvada de observadores, el M 52 fue reentrenado con una relación color-número de hojas inversa, es decir, ahora azul se correlacionó con dos hojas y amarillo con seis hojas en el sello, reentrenamiento que se mantuvo hasta que el sujeto tuvo un índice de discriminación de 1.0.

El M 30 también fue expuesto a sellos de dos colores, pero para él los sellos siempre tuvieron sólo dos hojas de papel. El preentrenamiento estuvo vigente hasta que el M 30 tuvo un índice de discriminación de .5.

Antes de iniciar el procedimiento como tal, los observadores fueron aleatoriamente asignados a cuatro diferentes parvadas ($n=4$). El procedimiento se llevó a cabo en dos réplicas idénticas y constó de tres fases.

En la fase de habituación durante 14 días consecutivos, cada parvada de observadores fue introducida al aviario durante 20 minutos; en esta fase los observadores fueron sometidos a un régimen de privación de alimento de 23:40 horas por 20 minutos de acceso al alimento (grano mixto), el cual se presentó en un comedero de aluminio de 20 x 30 cm, colocado en el suelo del aviario.

En la fase de modelamiento, 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 Esfuerzo diferencial ($n=8$) fue expuesto al M 52 en una situación en la que el color del sello fue correlacionado con un esfuerzo 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 parvadas el color amarillo señaló la condición de bajo esfuerzo y para la otra parvada (replicación) el estímulo azul se correlacionó con la condición de bajo esfuerzo. Cada una de las parvadas de observadores del grupo

Esfuerzo igual fueron expuestos al M 30 y el color del sello no estuvo correlacionado con un esfuerzo diferente; para las dos parvadas todos los depósitos de alimento (amarillos y azules) requirieron del mismo esfuerzo, ya que estuvieron cerrados con 2 capas de papel. Para ambos grupos, todos los depósitos de alimento, independientemente del color del sello, 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 cerrados con papel amarillo o azul. Para cada grupo fue mantenida la misma relación color-esfuerzo 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 un Sistema de Registro Computarizado (Torres, López y Zarabozo, 1991), a partir del cual se cuantificó el número de depósitos abiertos por sesión; se identificó qué sujeto abrió cada depósito, el orden en el cual fueron abiertos los diferentes depósitos y la posición de cada uno de los sujetos dentro del dispositivo experimental cuando un depósito fue abierto; cuando un sujeto abrió un depósito, se le consideró un productor y cuando un sujeto fue el primero en alimentarse de un depósito abierto por otro sujeto se le consideró un parásito.

Resultados

En este experimento, los observadores ejecutaron la respuesta modelada por un coespecífico previamente entrenado; las respuestas fueron emitidas por los observadores de manera discriminada ante aquellas propiedades de estímulo que se correlacionaron con un menor esfuerzo y los datos sobre las estrategias de comportamiento indican que en los observadores los papeles de productor y parásito fueron jugados de manera diferente en modelamiento y prueba.

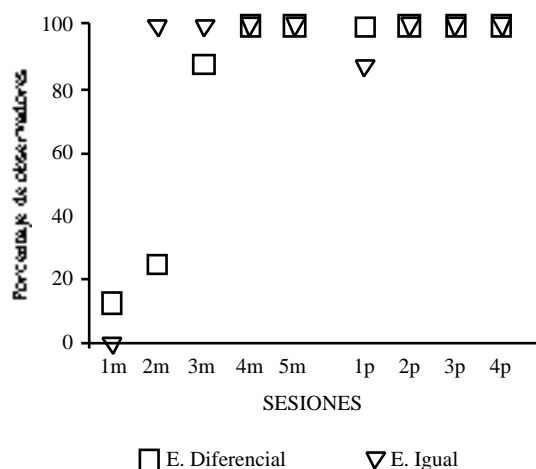


Figura 2. Muestra el porcentaje de observadores que ejecutó la respuesta de abrir los sellos en cada uno de los grupos, durante las sesiones de modelamiento (m) y prueba (p)

La figura 2 muestra el porcentaje de observadores que emitió la respuesta modelada en las sesiones de las fases de modelamiento y prueba en cada uno de los grupos evaluados. Puede observarse que en el grupo Esfuerzo diferencial el porcentaje de observadores que emitió la respuesta incrementó, de tal manera que en la quinta sesión de modelamiento el 100% de observadores ejecutó la respuesta de abrir los sellos; el grupo Esfuerzo igual también registró el 100% de los observadores emitiendo la respuesta de perforar los sellos de los depósitos de alimento en la última sesión de modelamiento. Una prueba t para muestras pareadas que contrastó el número de observadores que emitió la respuesta en cada sesión en los dos grupos indicó que no hay diferencias estadísticamente significativas entre los dos grupos $t = -0.96698756, p = 0.3883$.

En la fase de prueba, la figura 2 muestra que los observadores del grupo Esfuerzo diferencial se mantuvieron en toda la fase con el 100% de los observadores ejecutando la respuesta; de los observadores del grupo Esfuerzo igual, el 87,5% respondió en la primera sesión de la fase de prueba y para la última sesión 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 que contrastó el número de sujetos que ejecutó la respuesta en cada sesión señaló que no hay diferencias significativas entre ambos grupos $t = 1, p = 0.3910$.

En la figura 3 se presenta el índice de discriminación promedio para los observadores de ambos grupos en las fases de modelamiento y prueba, como es fácil advertir los observadores del grupo Esfuerzo diferencial tuvieron un índice de discriminación de 1.0 en cada una de las sesiones presentadas. En lo concerniente a los observadores del grupo Esfuerzo igual puede verse que, en general, respondieron al nivel de azar, 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 en 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.

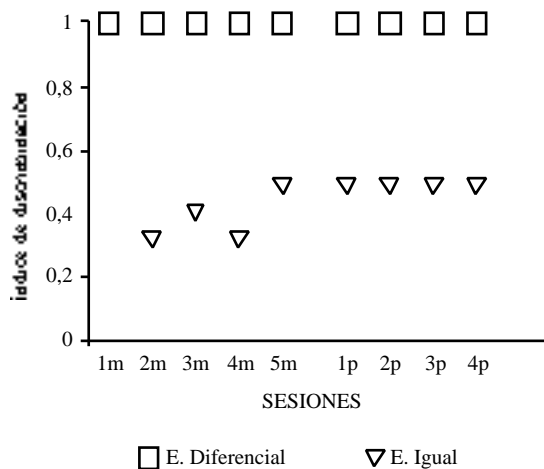


Figura 3. Muestra el índice de discriminación promedio calculado para los observadores de los diferentes grupos en modelamiento (m) y prueba (p)

Para obtener información acerca de cómo los observadores jugaron 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.

La figura 4 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 Esfuerzo diferencial como en el grupo Esfuerzo igual seis de los observadores tienen probabilidades menores a .50 en la fase de modelamiento, lo cual indica que la mayoría de los observadores en cada grupo jugó la estrategia de parásito. Los valores de probabilidad en la fase de prueba incrementaron para todos los observadores en ambos grupos; puede verse en la figura 4 que al menos cuatro observadores de cada grupo tienen valores superiores a .5, lo cual permite considerarlos como productores y el resto de los observadores, aún cuando pueden considerarse parásitos, ya que sus valores son menores a .5, emitieron la respuesta de abrir los depósitos al menos una vez por sesión. Un análisis categórico de datos señala que las diferencias en los valores de probabilidad registrados por cada sujeto en las diferentes fases son significativas tanto para el grupo Esfuerzo diferencial χ^2 cuadrada Pearson (1) = 41.608, $p < 0.001$ como para el grupo Esfuerzo igual χ^2 cuadrada Pearson (1) = 14.650, $p < 0.001$.

Discusión y conclusiones

Los datos de este experimento indican que a partir de la ejecución de un coespecífico entrenado, grupos de observadores ingenuos fueron expuestos a una relación de contingencia entre estímulos antecedentes, esfuerzo requerido para lograr una respuesta y la consecuente presentación de alimento y que esta exposición les permitió ejecutar tal respuesta desde las primeras sesiones de la fase de modelamiento (Heyes, 1994,1996; Zental, 1996). Así, los observadores fueron capaces de identificar a través de la ejecución de su demostrador la opción que era más fácil de ejecutar, es decir, aprendieron socialmente a elegir los estímulos correlacionados con una respuesta óptima para acceder al alimento.

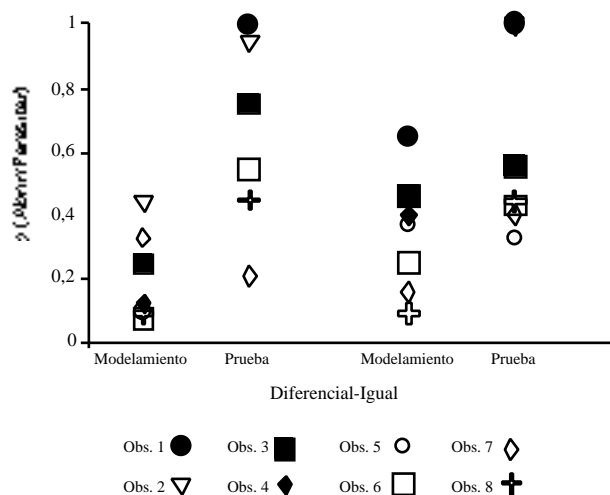


Figura 4. Exhibe los valores de probabilidad condicional de abrir un depósito versus parasitar depósitos abiertos de cada uno de los observadores de los diferentes grupos. Se muestran los valores promedio de cada sujeto tanto en la fase de modelamiento como en la de prueba

Lo anterior permite hablar de la presencia de un proceso de aprendizaje observacional discriminado, similar al reportado en estorninos (Campbell, Heyes y Goldsmith, 1999); palomas (Nieto y Cabrera, 1993); gallinas (Nicol y Pope, 1992, 1993) y ratas (Heyes y Dawson, 1990; Heyes, Dawson y Nokes, 1992; Simmons y Lejeune, 1997).

Este hallazgo es muy importante por dos aspectos: primero, demuestra que el aprendizaje de discriminaciones por observación tiene lugar cuando los observadores son expuestos en grupo a demostradores entrenados; segundo, fortalece el supuesto teórico de que el aprendizaje por observación puede ser considerado un tipo de aprendizaje instrumental (Heyes, 1996; Zentall, 1996).

Adicionalmente, estos datos muestran 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, ellos también la ejecutan cuando tienen la oportunidad de hacerlo (Laland y Williams, 1997, 1998), lo cual indica que los sujetos aprendieron socialmente una respuesta con mayor valor adaptativo, efecto encontrado también en sujetos humanos (Krzemien, Urquijo y Monchietti, 2004).

Así, puede decirse que los observadores usaron adecuadamente la información pública presente en la situación experimental, en este caso proporcionada inicialmente por el modelo y quedaron en posibilidad de realizar la respuesta cuando el modelo fue retirado de la situación experimental (Clark y Mangel, 1984; Galef y Giraldeau, 2001; Templeton y Giraldeau, 1995; Valone, 1989).

Por otro lado, los datos sobre la ejecución discriminada de los observadores en el grupo Esfuerzo diferencial 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 el menor 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 (Krebs y McCleery, 1984; Parker, 1984; Pulliam y Caraco, 1984).

Así, en este experimento la variación en el número de hojas de papel con que estuvieron cerrados los depósitos de alimento determinó la ejecución discriminada de los demostradores y, por consiguiente, la de los observadores, lo cual permite suponer que fue una variable que simuló adecuadamente el esfuerzo que los sujetos realizan cuando buscan alimento (Baum y Kraft, 1998; Dallery y Baum, 1991; Roberts, 1993).

Con respecto a las estrategias de forrajeo seguidas por los observadores, se tiene que aun cuando todos los observadores apren-

den la respuesta modelada, no todos la ejecutan al mismo nivel, ya que al interior de cada grupo los sujetos juegan diferentes estrategias; así, algunos observadores 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 se observó que el observador, que es el mejor productor 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 (Galef y Giraldeau, 2001; Giraldeau y Lefebvre, 1986).

Así, se identificó que los observadores siguieron una estrategia mixta, es decir, en algunas condiciones jugaron la estrategia de parasitar; en otras la estrategia de producir, etc., las cuales al parecer estuvieron determinadas tanto por la calidad de los depósitos de alimento (Parker, 1984) como por la composición del grupo.

Se ha propuesto que existe una relación entre las estrategias que juegan los integrantes de un grupo y el nivel de aprendizaje que muestran. Algunos autores sugieren que el parasitismo interfiere con el aprendizaje por observación (Giraldeau y Lefebvre, 1987); con base en los hallazgos de este experimento, sugerimos 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.

Este hallazgo es consistente con lo observado en grupos de sujetos humanos en los cuales se ha demostrado que algunas estrategias facilitan el aprendizaje y el buen funcionamiento de equipos de trabajo (Alcover, Gil y Barrasa, 2004; Sánchez y Alonso, 2004).

Agradecimientos

Este trabajo fue parcialmente financiado por DGAPA-UNAM a través del proyecto IN309402. La versión final del manuscrito se realizó durante el año sabático de la primera autora. Los autores agradecen a Abel Javier Zamora, Elizabeth Vázquez y Martha Elisa López su asistencia durante los experimentos y registros. También agradecen a dos revisores anónimos y a José Muñoz sus sugerencias a la primera versión.

Referencias

- Alcover, C.M., Gil, F., y Barrasa, A. (2004). Aprendizaje de equipo: adaptación de una muestra española de las escalas de actividades de aprendizaje. *Psicothema*, 16, 378-383.
- Avery, M.I. (1994). Finding good food and avoiding bad food: Does it help to associate with experienced flockmates? *Animal Behaviour*, 48, 1371-1378.
- 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., y Kraft, J.R. (1998). Group choice: Competition, travel, and the ideal free distribution. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 69, 227-245.
- Cabrera, R., Durán, A., y Nieto, J. (2006). Aprendizaje social y estrategias de forrajeo en parvadas de palomas: efectos de la cantidad de alimento. *Revista Mexicana de Psicología*, 23(1), 111-121.
- Cabrera, R., Nieto, J., y Zamora, A.J. (2002). Aprendizaje por observación de grupos de palomas: un análisis de diferentes patrones de respuesta. En J.C.P. Arriaga, M del R. Hernández-Pozo y F. López (comp.): *Perspectivas de la Psicología Experimental en México II*. México: U.N.A.M.
- 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.
- Clark, C.W., y Mangel, M. (1984). Foraging and flocking strategies: information in an uncertain environment. *American Naturalist*, 123, 626-641.

- Dallery, J., y Baum, W.M. (1991). The functional equivalence of operant behavior and foraging. *Animal Learning and Behavior*, 19, 146-152.
- 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.
- 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., 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 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., Soos, C., y Beauchamp, G. (1994). A test of the producer-scrounger foraging game in captive flocks of spice finches *Lonchura punctulata*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 34, 251-256.
- Heyes, C.M. (1994). Social learning in animals: Categories and Mechanisms. *Biol. Rev.*, 69, 207-231.
- Heyes, C.M. (1996). Genuine imitation? En C.M. Heyes y B.G. Jr. Galef (comps.): *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.
- Koops, M.A., y Giraldeau, L.-A. (1996). Producer-scrounger foraging games in starlings: a test of rate-maximizing and risk-sensitive models. *Animal Behaviour*, 51, 773-783.
- Krebs, J.R., y Davies, N.B. (1984). *Behavioural ecology: An evolutionary approach*. Oxford: Blackwell Scientific Publications. Segunda edición.
- Krzemien, D., Urquijo, S., y Monchietti, A. (2004). Aprendizaje social y estrategias de afrontamiento a los sucesos críticos del envejecimiento femenino. *Psicothema*, 16, 350-356.
- 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 maladaptive information in the guppy. *Behavioral Ecology*, 9(5), 493-499.
- Lefebvre, L., y Helder, R. (1997). Scrounger numbers and the inhibition of social learning in pigeons. *Behavioural Processes*, 40, 201-207.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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.
- Sánchez, J.C., y Alonso, E. (2004). Acuerdo intragrupal: una aplicación a la evaluación de la cultura de los equipos de trabajo. *Psicothema*, 16, 88-93.
- 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.
- Templeton, J.J., y Giraldeau, L-A. (1995). Public information cues affect the scrounging decisions of starlings. *Animal Behaviour*, 49, 1617-1626.
- Torres, A., López, F., y Zarabozo, D. (1991). Registro observacional a través de computadora. *Revista Mexicana de Análisis de la Conducta*, 17, 147-161.
- Valone, T.J. (1989). Group foraging, public information and patch estimation. *Oikos*, 56, 357-363.
- Zental, T.R. (1996). An analysis of imitative learning in animals. En C.M. Heyes y B.G. Jr. Galef (comps.): *Social learning in animals: The roots of culture*. USA: Academic Press.