

01985



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE PSICOLOGIA
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

DESCUENTO TEMPORAL DEL VALOR DEL REFORZADOR
VERSUS PRESUPUESTO ENERGETICO COMO
DETERMINANTES DE LA ELECCION ENTRE PROGRAMAS
DE REFORZAMIENTO FIJOS Y VARIABLES

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:

DOCTOR EN PSICOLOGIA

P R E S E N T A :

OSCAR VLADIMIR ORDUÑA TRUJILLO

DIRECTOR DE TESIS: DR. ARTURO BOUZAS RIAÑO

TESIS FINANCIADA POR EL PROYECTO P40694-H CONACYT

MEXICO, D. F.,

JUNIO DE 2004.



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.

Dedico este trabajo a todas las personas que influyeron en mi desarrollo como analista experimental de la conducta y como persona, principalmente a mis padres, Carlos Joel y Enriqueta, por motivarme siempre hacia el estudio; a Hilda Castillo, por la alegría compartida ante las pequeñas y las grandes cosas de la vida, a Carlos Enrique, Itzel, Eva Leticia y Joaquín Orduña Trujillo, por ser excelentes hermanos; al Dr. Arturo Bouzas, por ser mi mejor ejemplo de un científico íntegro; a Oscar Zamora, el Dr. Herrera, Fusae Nakazawa y Cristina Avelar, por su amistad y por el agradable ambiente de trabajo en el laboratorio de comportamiento y adaptación; a los amigos de siempre, Leonardo Peraza, Rodolfo Salas, Juan Manuel Peña, Floria Lizárraga, y a los de la facultad, Gabriela Orozco, Gabriela Castillo, Enrique Perez Garci, Alma Roldán, por tantos años de amistad y por los que siguen.

INDICE

RESUMEN	II
INTRODUCCION	1
CAPÍTULO 1. ELECCIÓN BAJO RIESGO EN ECOLOGÍA CONDUCTUAL	4
EVIDENCIA EMPÍRICA A FAVOR DE LA RPE.....	6
EVIDENCIA EMPÍRICA EN CONTRA DE LA RPE.....	9
CAPÍTULO 2 ELECCIÓN EN PSICOLOGÍA OPERANTE	13
LA TEORÍA DE LA REDUCCIÓN DE LA DEMORA.....	15
EL MODELO DE DESCUENTO HIPERBÓLICO	19
EVALUACIÓN DE LA RPE EN LABORATORIOS DE PSICOLOGÍA OPERANTE	22
CAPITULO 3 SIMULACIONES OPERANTES DEL FORRAJE	26
ANTECEDENTES.....	26
EL PROCEDIMIENTO DE ENCUENTROS SUCESIVOS	29
CAPITULO 4 EXPERIMENTOS	37
EXPERIMENTO 1	38
<i>METODO.</i>	38
SUJETOS.	38
APARATOS.....	38
PROCEDIMIENTO.	39
RESULTADOS.....	41
EXPERIMENTO 2	47
<i>METODO.</i>	47
SUJETOS.	47
APARATOS.....	47
PROCEDIMIENTO.	47
RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	47
EXPERIMENTO 3	50
<i>METODO.</i>	50
SUJETOS.	50
PROCEDIMIENTO.	50
RESULTADOS.....	50
DISCUSIÓN GENERAL ELECCIÓN BAJO RIESGO	52
EXPERIMENTO 4	59
<i>METODO</i>	59
SUJETOS.	59
PROCEDIMIENTO.	60
RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	60
CONCLUSION	64
REFERENCIAS	65

RESUMEN

Los experimentos que se reportan en el presente trabajo tienen como eje unificador el papel del descuento temporal en diversas situaciones de elección.

La primera situación investigada es la elección en situaciones de riesgo. Se comparan las predicciones de modelos de descuento temporal con un modelo que tiene como base argumentos funcionales (la regla del presupuesto energético) y con un modelo que predice sensibilidad al riesgo debido a un proceso perceptual basado en la ley de Weber. Los primeros tres experimentos abordan este problema, encontrando que los resultados son incompatibles con los requerimientos de la regla del presupuesto energético. El modelo basado en la ley de Weber predice adecuadamente la dirección del cambio de preferencias, pero no la magnitud. Por último un modelo de descuento temporal predice correctamente tanto la dirección como el grado de cambio de preferencias.

Otra situación de elección analizada fue la preferencia por secuencias de reforzadores. Mientras que los modelos de descuento temporal predicen que esta situación no es radicalmente diferente a la elección de reforzadores únicos, una importante línea de investigación con seres humanos ha encontrado que cuando se elige entre reforzadores únicos, se prefiere el resultado más cercano en el tiempo, mientras que cuando las opciones consisten de secuencias, las que tienen los mejores elementos al final son preferidas. Por otro lado, los modelos de forrajeo óptimo clásicos predicen indiferencia entre secuencias con valores crecientes y decrecientes. El experimento 4 fue diseñado para distinguir entre estas hipótesis, encontrando que la preferencia por secuencias obedece a los mismos principios que la elección entre reforzadores únicos, como es requerido por los modelos de descuento temporal analizados.

INTRODUCCION

La conducta de los organismos depende en gran medida de las consecuencias ambientales que produce; sin embargo, frecuentemente observamos que hay cierto grado de variabilidad en los resultados provocados por una conducta. En el caso de la conducta de forrajeo, por ejemplo, observamos que la energía obtenida por una presa, su tasa de encuentro, así como el esfuerzo y tiempo invertido en cazarla no permanecen fijos, sino que son variables aleatorias, por lo que es razonable suponer que los mecanismos de decisión de los organismos evolucionaron bajo la influencia de la variabilidad asociada a los resultados de la conducta.

La tasa de ganancia de energía (energía obtenida menos energía gastada por unidad de tiempo) ha sido postulada como la variable más importante en la conducta de forrajeo. Así mismo, la tasa de reforzamiento es una de las variables más importantes en psicología operante. Ambas involucran tanto a una cantidad como al tiempo empleado en obtenerla, por lo que es importante analizar si los organismos son sensibles únicamente a los valores promedio (cantidad de alimento, por ejemplo), o si la variabilidad influye en los beneficios que se derivan de las fuentes alimenticias.

Aunque es difícil encontrar un ejemplo natural de consecuencias totalmente constantes, la situación experimental más simple para evaluar el impacto de la variabilidad, consiste en comparar el valor que tienen para un organismo dos fuentes de alimento; una de ellas se mantiene constante, mientras que la otra se hace variar de manera aleatoria, ya sea en la cantidad de alimento que otorga, o en la demora entre la elección y la presentación de alimento, pero conservando un valor esperado equivalente al de la fuente constante. El organismo manifiesta su preferencia por medio del tiempo o respuestas que le dedica a cada una de las opciones. La sensibilidad al riesgo se determina cuando el organismo se desvía significativamente de la elección por igual de las dos alternativas. Esta sensibilidad puede manifestarse de dos maneras: si el organismo selecciona en mayor medida la opción con resultados constantes, su preferencia es llamada aversión al riesgo; pero si selecciona la

mayoría de las veces la opción aleatoria (que en algunas ocasiones proporciona más alimento que la media, pero a veces menos), entonces su preferencia es llamada propensión al riesgo (Real y Caraco, 1986).

El impacto de la variabilidad de la cantidad de un bien y de la demora con la que se obtiene sobre la conducta de los organismos ha sido ampliamente estudiado en diversas disciplinas, como la psicología (Case et al 1995), la ecología conductual (Kacelnik y Bateson 1996), y la economía (Rabin y Thaler 2001).

El área de ecología conductual, derivada de la biología, estudia cómo los patrones conductuales son resultado de influencias ambientales y presiones evolutivas. Uno de los temas más investigados por esta disciplina es la forma en la que los animales satisfacen sus requerimientos energéticos. Los diferentes modelos propuestos para explicar esta adaptación se conocen como Teoría de Forrajeo Óptimo, y de ésta se deriva la Teoría de Forrajeo Sensible al Riesgo, que es una colección de modelos que toman en cuenta los efectos de la variabilidad de las fuentes alimenticias sobre las elecciones de los organismos. Específicamente, cuando un animal puede elegir entre dos estrategias de forrajeo que le brindan la misma cantidad promedio de energía, pero con diferentes varianzas, ¿Debe el animal elegir la estrategia con más varianza, con menos varianza, o ser indiferente entre ambas? La cantidad de comida disponible en el ambiente, relativa a los requerimientos energéticos del organismo (el presupuesto energético) ha mostrado ser de fundamental importancia para responder la pregunta planteada. El capítulo 1 resume los hallazgos más importantes de la teoría de forrajeo sensible al riesgo, especialmente los relacionados con la regla del presupuesto energético.

Dentro del área de psicología operante se ha planteado también la pregunta de cuál de dos fuentes de reforzamiento con la misma media pero diferente varianza será preferida. Esta vez el problema se desprende de investigaciones en el área de elección entre programas de reforzamiento. El capítulo 2 revisa esta literatura, los modelos que se han propuesto para explicar la preferencia por programas de reforzamiento, con especial énfasis en el origen de los modelos de descuento temporal hiperbólico y la teoría de la reducción de

la demora; este capítulo revisa también los pocos estudios recientes en donde se integran las hipótesis de las áreas de ecología conductual y psicología operante con relación a la elección bajo riesgo.

En laboratorios de psicología operante se han llevado a cabo evaluaciones de las predicciones de varios modelos del área de ecología conductual. Dado que los procedimientos tradicionalmente empleados en el estudio de la elección no satisfacen las suposiciones de los modelos de forrajeo óptimo, se han desarrollado procedimientos que permiten analogías entre el forrajeo natural y la elección en condiciones de laboratorio. Todos los experimentos reportados en esta tesis emplean uno de estos procedimientos llamado “Encuentros Sucesivos”. El capítulo 3 describe la interacción entre la psicología operante y la ecología conductual, particularmente el origen y el uso del procedimiento de encuentros sucesivos.

Con estos antecedentes se diseñaron dos series de experimentos; la primera pretende contrastar las predicciones de la regla del presupuesto energético con las de modelos de elección basados en descuento temporal. La segunda investiga si los principios de descuento temporal que explican las preferencias cuando se elige entre resultados únicos, predice adecuadamente la preferencia cuando se elige entre secuencias de resultados.

CAPÍTULO 1. ELECCIÓN BAJO RIESGO EN ECOLOGÍA CONDUCTUAL

El riesgo ha sido definido como “la posibilidad de fracasar durante el forrajeo debido a la naturaleza estocástica de las recompensas energéticas” (Caraco, 1980, p119).

El estudio del impacto del riesgo en las decisiones de forrajeo de los animales se originó como una prueba de una de las implicaciones de los modelos clásicos de forrajeo óptimo (p.ej. Charnov, 1976), las cuales suponían como unidad a maximizar la tasa neta de ganancia de energía obtenida a largo plazo, por lo que los animales deberían ser indiferentes ante dos fuentes de alimentación que a largo plazo les dieran la misma cantidad de ganancia de energía, sin tomar en cuenta las variaciones en el corto plazo de dichas fuentes. Sin embargo, Caraco (1980) razona que la respuesta de un organismo a la variabilidad debe cambiar de acuerdo a la energía total con la que cuenta, ya que la probabilidad de muerte por inanición disminuye conforme el organismo acumula energía. Específicamente, Caraco sugiere que los animales que necesitan cierta cantidad de energía para contrarrestar los costos energéticos del forrajeo, y además los gastos energéticos nocturnos, deben evitar el riesgo impuesto por la variabilidad cuando el promedio de los recursos energéticos disponibles es mayor que su requerimiento, mientras que deben buscar la variabilidad cuando el requerimiento energético es mayor que los recursos disponibles. Este cambio en estrategia de forrajeo maximiza la probabilidad de sobrevivir la noche y se conoce como la Regla del Presupuesto Energético (RPE), la cual ha sido enunciada de la siguiente manera: “Si el presupuesto energético esperado es positivo, se debe ser adverso al riesgo; si el presupuesto energético es negativo, entonces se debe ser propenso al riesgo” (Stephens y Krebs, 1986 p136).

Una forma de modelar esta propuesta es tomar como cantidad a minimizar la probabilidad de un déficit energético. El modelo de puntajes-Z (Stephens y Charnov, 1982; Stephens y Paton, 1986) supone que lo que un forrajeador eficiente debe minimizar es la probabilidad de obtener menos cantidad de energía que la necesaria para la supervivencia (o para la reproducción, en algunos casos). Los argumentos centrales del modelo son los

siguientes: a) existe una cantidad de energía consumida durante el día, X , la cual es adquirida a lo largo de N oportunidades de forrajeo; para n suficientemente grandes, X se aproxima a la normalidad por el Teorema del Límite Central; la esperanza de X es igual a la media (μ) y la varianza de X es igual a la varianza poblacional (σ); b) existe una cantidad de energía, R , la cual permite al animal sobrevivir la noche sin peligro de morir de hambre. La probabilidad de que X sea menor que R , $p(X < R)$, es tomada como la probabilidad de muerte por hambre. Este modelo supone que la selección natural actúa minimizando esta probabilidad. Minimizar Z es equivalente a maximizar la probabilidad de sobrevivir la noche:

$$Z = \frac{R - \mu}{\sigma} \quad (1)$$

La suposición principal del modelo es que los animales pueden ejercer control sobre la media y la varianza de la distribución de comida mediante la elección de su sitio de alimentación. De acuerdo a la ecuación (1), la reacción que tendrán ante diferentes varianzas, depende de la cantidad esperada, μ , en relación a los requerimientos energéticos, R ; si la cantidad esperada excede el requerimiento, la varianza debe ser reducida, porque disminuyendo la varianza disminuye Z ; pero si la cantidad esperada es menor que el requerimiento, la varianza debe ser incrementada, ya que así disminuye Z . Este modelo es consistente con la RPE, pero es más específico, pues predice que la menor varianza posible debe ser elegida cuando $\mu > R$, y que la mayor varianza posible debe ser elegida cuando $\mu < R$. Siendo el presupuesto energético la relación entre dos variables, es posible evaluar su importancia alterando los requerimientos energéticos del organismo (p. ej. nivel de privación, temperatura ambiental, alimento adicional al obtenido en la sesión), o los recursos disponibles (p. ej. tasa de alimentación, competidores, intervalos entre elecciones, valor de programas de reforzamiento). Ambas estrategias han sido empleadas en evaluaciones de la RPE. A continuación se revisan brevemente los trabajos representativos del área.

Evidencia empírica a favor de la RPE

El primer trabajo que reporta sensibilidad al riesgo de la manera predicha por la RPE fue realizado por Caraco, Martindale y Whittam (1980). Debido a la importancia de esta primera demostración, se expone con cierto detalle el procedimiento y el resultado más importante. Pequeños pájaros granívoros, juncos de ojos amarillos (*Junco phaenotus*), cuyo peso es aproximadamente 20 gramos, fueron sometidos a una temperatura ambiente constante de 10 grados centígrados y un periodo de luz de 10 horas (7:30 – 17:30). El experimento se llevó a cabo en aviarios grandes en los que había dos fuentes posibles de alimentación separadas por una división de madera de un metro de alto que impedía decisiones ambiguas; una de las fuentes otorgaba un número fijo de hojas de pasto, mientras que la otra podría darle números variables. Previo al experimento se contó el número de hojas que los sujetos comían durante el día cuando no había ninguna restricción, y este valor fue tomado como el requerimiento alimenticio. Durante esta fase se encontró que los juncos requerían obtener durante la sesión experimental 600 hojas de pasto. Dado que la privación siempre comenzaba a las 9:00 de la mañana, a los juncos les quedaban 8 horas y media de tiempo de forrajeo, por lo que el presupuesto energético podía ser manipulado mediante la duración de la privación previa al experimento, D , y el promedio de la tasa de alimentación, F , (hojas de pasto / hora) durante la sesión experimental. Si $(8.5-D)F > 600$, el junco tenía un presupuesto energético positivo; para esto D se fijó en 1.5 y F en 120; si $(8.5-D)F < 600$, el presupuesto energético era negativo; para esto D se fijó en 4 y F en 60.

El hallazgo más importante de este experimento fue que los juncos evaluados en presupuestos energéticos positivos fueron adversos al riesgo, mientras que los evaluados en presupuestos energéticos negativos fueron propensos al riesgo.

En otro trabajo presentado por Caraco (1981), se sometió a un procedimiento similar a otra especie de Juncos (*Junco hyemalis*). Los resultados encontrados replicaron el hallazgo anterior y además indicaron que en presupuestos energéticos balanceados (cuando la tasa de alimentación durante el experimento era apenas suficiente para contrarrestar los

costos de todo el tiempo de forrajeo), los animales fueron indiferentes entre las dos opciones. En esencia, la aversión al riesgo disminuyó conforme iba decrementando el consumo diario esperado, hasta que prefirieron el resultado variable cuando era esperado un déficit.

Estos resultados fueron confirmados posteriormente (Caraco, 1982, 1983) en la especie gorriones corona blanca (*Zonotrichia leucophrys*), que pesa 50% más que los juncos, sin encontrar diferencias inter-especies significativas en cuanto a la aversión al riesgo. Todos estos experimentos fueron blanco de una crítica (p.ej. Staddon y Reid, 1987), pues para mantener a los sujetos en el presupuesto energético deseado, el intervalo entre ensayos posterior a una elección era proporcional a la cantidad de comida recién consumida, por lo que tanto la demora a la recompensa como la cantidad de recompensa fueron variadas, confundiendo entonces los efectos de variabilidad en la demora (véase el cap. 2) con los de variabilidad en cantidad; además, debido a que el determinante del presupuesto energético era el tiempo de privación, y éste comenzaba a las 9:00, la hora de la sesión experimental era diferente según el presupuesto energético. Para resolver estos problemas, Caraco et al (1990), condujeron un nuevo experimento en el que mantuvieron constantes tanto el intervalo entre ensayos como la hora del día en que los juncos eran evaluados; el presupuesto energético fue controlado mediante la manipulación de la temperatura ambiental: temperaturas cálidas (19 grados centígrados) llevaban a presupuestos energéticos positivos, mientras que temperaturas frías (1 grado centígrado) llevaban a presupuestos energéticos negativos. El patrón de resultados encontrados replicó el resultado anterior, es decir: en presupuestos energéticos positivos los sujetos evitaron la opción variable en la mayoría de los casos, mientras que en presupuestos energéticos negativos, lo común fue elegir la opción variable.

Este importante resultado ha sido replicado mediante el uso de diferentes procedimientos. Por ejemplo, el trabajo de Barnard y Brown (1985) con “musarañas” (*Sorex araneous*), una especie de roedores pequeños, reporta también la transición de aversión a propensión al riesgo conforme a la RPE. Esos animales fueron encerrados en

tanques de plástico con dos estaciones de alimentación; una de ellas daba cantidades constantes de recompensa, mientras que la otra daba cantidades variables. Cuando las musarañas fueron alimentadas a una tasa por debajo de su requerimiento fisiológico prefirieron variabilidad en la recompensa, pero en presupuestos energéticos positivos escogieron la recompensa constante el 74% de los ensayos. Barnard y Brown (1985) señalan que esta especie tiene demandas energéticas inusualmente altas, ya que es probable que mueran después de tan solo unas horas de no haber ingerido alimento, por lo que es de esperar que la sensibilidad al riesgo observada haya sido seleccionada naturalmente.

Cartar y Dill (1990) demostraron que la sensibilidad al riesgo de las abejas (*Bombus occidentalis*), es también modulada por el presupuesto energético. La manipulación consistió en agregar o retirar néctar del panal de las abejas. Es importante señalar que en los experimentos que emplean abejas como sujetos el presupuesto energético manipulado es a nivel de la colmena y no individual, pues para los sujetos como individuos nunca existe el riesgo de muerte por inanición, pues el néctar obtenido en las primeras flores en cualquier condición experimental asegura su supervivencia. El resultado de este experimento indica que la preferencia por flores artificiales con volumen de néctar variable fue mayor cuando el panal se encontraba sin néctar que cuando el panal se encontraba lleno de néctar. Sin embargo, como es indicado por Banschbach y Waddington (1994) los resultados deben ser tomados con precaución debido a que aunque la tasa neta de ganancia de energía fue la misma para ambos tipos de flores, la media del volumen de néctar era diferente, ya que con 10 visitas a flores del lado variable obtenían 30 microlitros de néctar, mientras que por el mismo número de visitas a flores del lado constante obtenían 20 microlitros. Banschbach y Waddington (1994) sugieren que los resultados se pueden deber a que las abejas son sensibles a los niveles de néctar de su panal, por lo que en la condición de panal vacío, habiendo dos tipos de flores que le dan la misma tasa de ganancia energética, pero diferente volumen, las abejas deben preferir el tipo de flor que les brinde un volumen mayor.

Croy y Hughes (1991) demostraron que una especie de peces (*Spinachia spinachia* L) responde al riesgo diferencialmente cuando están hambrientos y cuando están

parcialmente saciados. En tres diferentes experimentos encontraron que los animales prefieren el lado riesgoso de un acuario cuando están privados de comida por 24 horas, y el lado seguro cuando han sido privados por únicamente una hora. Los autores no hacen referencia a la RPE, pero el cambio en la preferencia observado se encuentra en la dirección predicha.

La RPE ha sido evaluada también en experimentos de campo. Cartar (1991) investigó la sensibilidad al riesgo de tres especies de abejas, investigando la distribución de visitas a dos especies de flores que naturalmente brindan la misma tasa neta de ganancia energética, pero diferente variabilidad. La manipulación experimental consistió en retirar las reservas de néctar de la colmena para inducir presupuesto energético negativo, o aumentar el néctar de los panales para inducir presupuesto energético positivo. El resultado encontrado fue que en las últimas horas del periodo de forrajeo, 68% de las abejas de las colmenas cuyo néctar fue retirado prefirieron forrajear en la especie de flor con mayor varianza, mientras que cuando el néctar de las colmenas había sido aumentado el porcentaje de abejas que escogieron explotar esa flor fue 47% .

Evidencia empírica en contra de la RPE

A pesar de la abundancia de los trabajos que apoyan la RPE, la generalidad de dicha regla ha sido cuestionada por diversos trabajos cuyos resultados no encuentran el cambio de preferencia predicho. Lawes y Perrin (1995) demostraron que individuos de la especie musaraña elefante de orejas redondas (*Macroscelides proboscideus*), no se adaptan a la RPE. En este estudio el presupuesto energético fue manipulado mediante la duración de la privación de alimento (24 ó 48 horas, exp. 1) o mediante la temperatura ambiental (24°C ó 15°C, exp. 2). Los resultados indican que aunque la aversión al riesgo disminuyó cuando fueron evaluados en temperatura ambiental de 15° C., ni siquiera en ese caso los sujetos mostraron una propensión al riesgo significativa, como es requerido por la RPE. Los autores citan como posibles causas de este resultado a la habilidad de estos animales para cambiar de dieta de insectos a hierba, la cual es menos variable. Por lo tanto, esta especie

no se ve forzada a cambiar estrategia de forrajeo como resultado de cambios en la disponibilidad de alimento, ya que puede sobrevivir con alimentos cuyas fuentes no se agotan. Descartan como posible explicación de la aversión al riesgo observada que el presupuesto energético no haya sido lo suficientemente negativo, pues con 60 horas de privación los animales estaban notoriamente débiles, y ni aún así fueron propensos al riesgo.

Banschbach y Waddington (1994), realizaron un experimento con 40 abejas (*Apis mellifera ligustica*) en el que alteraron el presupuesto energético de grupos de sujetos agregando o retirando la miel existente en la colmena, e igualaron las tasas netas de ganancia de energía de dos tipos de flores artificiales que diferían en color y en la variabilidad de concentración de néctar; las flores azules tenían una concentración de néctar constante (20%) mientras que las flores amarillas tenían una concentración de néctar variable, que podía ser 10% ó 30% con probabilidad = 0.5. Aunque algunos sujetos mostraron sensibilidad al riesgo, ésta no estuvo relacionada con la cantidad de miel en la colmena. En la condición de colmena con poca miel, el 51% de las visitas fue a flores azules, mientras que en la condición con miel abundante, el porcentaje fue 56%. La explicación sugerida por los autores para la insensibilidad al riesgo observada es que el gran número de abejas en una colmena y la gran cantidad de flores visitadas por cada una de ellas durante cada periodo de forrajeo hacen que la miel recolectada en conjunto se aproxime a la media de ambos tipos de flores, por lo que las abejas no son afectadas por la variabilidad de las fuentes de néctar.

Perez y Waddington (1996), evaluaron la sensibilidad al riesgo de otra especie de abejas (*Xylocopa micans*), utilizando flores artificiales de dos tipos: de varianza baja, las cuales daban siempre el mismo resultado, y de varianza alta, las cuales podían otorgar cantidades de energía bajas ó altas, pero con el mismo promedio que el otro tipo. El presupuesto energético fue manipulado de dos diferentes maneras. En el primer experimento se manipuló la concentración de néctar de ambos tipos de flores; en la condición de presupuesto energético negativo las flores proveían néctar diluido al 10%,

mientras que en la condición presupuesto energético positivo todas las flores tenían néctar diluido al 30%. El riesgo se encontraba en el volumen contenido por uno de los tipos de flores (1ml ó 3 ml $p = 0.5$), mientras que el otro tipo de flor contenía 2 ml con $p = 1.0$. En el segundo experimento el presupuesto energético se manipuló mediante el volumen de néctar: durante la condición presupuesto energético negativo todas las flores otorgaban 1 mililitro, y en la condición presupuesto energético positivo todas las flores daban 3 mililitros. El riesgo se encontraba en la concentración de néctar en uno de los tipos de flores (10% o 30% $p = 0.5$), mientras que la concentración de néctar de las flores del otro tipo se mantuvo constante en 20%. Los resultados indican que las abejas fueron insensibles tanto a la variabilidad en volumen de néctar como a la variabilidad en concentración. La indiferencia al riesgo observada se mantuvo en todas las condiciones. Estos estudios (revisar también Brito e Abreu y Kacelnik 1999; Bautista et al 2001), unidos a otros realizados en laboratorios de psicología operante (Battalio et al 1985; Kagel et al 1986; Case et al 1995) cuestionan la generalidad de la RPE, pues parece ser que sus predicciones no se cumplen en todas las circunstancias.

De acuerdo a los resultados expuestos, la literatura sobre elección bajo riesgo puede dividirse en dos conjuntos; el primero, que encuentra el efecto predicho por la RPE, y que emplea como sujetos ya sea especies de pájaros pequeños, adaptados al frío y del hemisferio norte (Lawes y Perrin, 1995) u otras especies de animales que no pueden almacenar gran cantidad de energía en sus cuerpos; el segundo conjunto de trabajos encuentra que el cambio de preferencias ante el riesgo predicho por la RPE no se cumple y en su lugar se encuentra, ya sea indiferencia ante el riesgo, u otra reacción ante él, pero de manera no relacionada con el presupuesto energético. Estos resultados han sido encontrados principalmente en animales cuya supervivencia no depende exclusivamente de sus requerimientos energéticos a corto plazo.

Como es notado por Case, Nichols y Fantino (1995) esta discrepancia en resultados no es necesariamente problemática para la RPE, pues por ser un modelo que asume selección natural, es posible que cada especie haya desarrollado reacciones al riesgo

específicas debido a las diferentes presiones evolutivas que ha tenido. Sin embargo, parece necesario un análisis de las condiciones en las que las predicciones de la RPE no se cumplen, para poder apreciar si las variables responsables de las discrepancias encontradas son las diferencias entre especies, o alguna otra diferencia en el procedimiento de los experimentos revisados.

CAPÍTULO 2 ELECCIÓN EN PSICOLOGÍA OPERANTE

Uno de las contribuciones más importantes de la Psicología operante ha sido la especificación de la relación existente entre los programas de reforzamiento y el patrón de respuestas generado por ellos (Ferster y Skinner, 1957). Entre los aspectos ambientales simulados por los diferentes programas de reforzamiento están la presentación de reforzadores con relación a la conducta del animal (programas de razón), al paso del tiempo (programas de tiempo), o a ambos (programas de intervalo). Cada uno de estos tipos de programas puede ser fijo, cuando las respuestas o el tiempo necesarios para que un reforzador se presente son los mismos para cada reforzador, o variable, cuando las respuestas o el tiempo requeridos para que un reforzador esté disponible son diferentes para cada reforzador. Dadas las notorias regularidades en el comportamiento generadas por los diversos programas de reforzamiento, en laboratorios de Psicología Operante se ha investigado extensivamente el tema de elección empleando como herramienta los programas de reforzamiento. Uno de los productos más importantes de esta línea de investigación es la ley de igualación (Herrnstein, 1961, 1970), que afirma que en una situación con dos programas de reforzamiento de intervalo variable disponibles concurrentemente, la tasa relativa de respuestas de cada programa será igual a la tasa relativa de reforzamiento que dicho programa otorga. La ley de igualación ha sido extendida a otros problemas de elección como el que se genera cuando los reforzadores a elegir difieren en magnitud (Catania, 1963), o en demora (Chung y Herrnstein, 1967), o cuando se elige entre reforzadores condicionados. Para estudiar el efecto de la magnitud y la demora se emplean programas concurrentes simples, pero el estudio del reforzamiento condicionado requiere el empleo de otros procedimientos entre los que destaca el programa concurrente encadenado. En la primera fase de este procedimiento (fig 1), dos programas están presentes concurrentemente, uno en cada tecla; estos programas son conocidos como eslabones iniciales. Cuando el requerimiento de respuesta de uno de ellos es satisfecho (generalmente es el mismo para ambos programas) se entra al programa terminal asociado

con esa cadena, lo cual es indicado por un cambio en los estímulos, al tiempo que la otra tecla se vuelve no operativa. El reforzador primario es otorgado por la terminación del requerimiento del eslabón terminal, y después de esto el ciclo es reiniciado. La variable independiente cuando se usa este programa generalmente es alguna diferencia entre los eslabones terminales, y la variable dependiente es la tasa relativa de respuesta en cada eslabón inicial, la cual es tomada como una medida de la preferencia por el eslabón terminal.

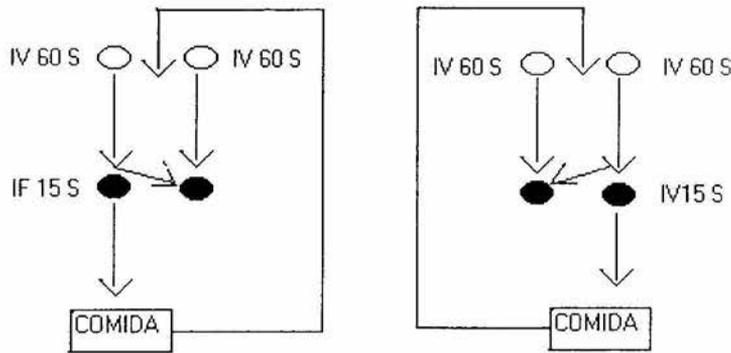


FIG. 1 Diagrama del programa concurrente encadenado. Las respuestas en los eslabones iniciales disponibles concurrentemente (teclas amarillas) ocasionalmente producen acceso a uno de los dos eslabones terminales (teclas roja y verde) mutuamente excluyentes. Las respuestas durante los eslabones terminales son reforzadas con comida, después de la cual el ciclo es reiniciado.

Herrnstein (1964a) encontró que la tasa relativa de respuestas en los eslabones iniciales iguala la tasa de reforzamiento primario en los eslabones terminales, es decir, que si un eslabón terminal es IV 20 seg (3 reforzadores por minuto), y el otro es IV 30 seg (2 reforzador por minuto), la tasa relativa de respuestas en los eslabones iniciales mantendrá la proporción de 3 a 2.

$$\frac{R_1}{R_1+R_2} = \frac{\frac{1}{t_1}}{\frac{1}{t_1} + \frac{1}{t_2}} \quad (2)$$

Esta ecuación, donde R representa tasa de respuestas, 1/t tasa de reforzamiento y los subíndices 1 y 2 las opciones disponibles, implica que la tasa relativa de respuestas en los eslabones iniciales es independiente del valor del programa de reforzamiento que controla

el acceso a los eslabones terminales. Esta idea no parece razonable, dado que una diferencia constante en los valores de los programas de los eslabones terminales debe influir menos en la elección conforme incrementa el tiempo requerido para acceder a los eslabones terminales. Por ejemplo, si los eslabones iniciales son IV20-IV20, el eslabón terminal IV 20 debe ser fuertemente preferido sobre el eslabón terminal IV 40, sin embargo, cuando los eslabones iniciales son IV180-IV180, la preferencia debe ser menos notoria.

La Teoría de la Reducción de la Demora

Fantino (1969) propuso un modelo alternativo a la ley de igualación basándose principalmente en la idea de que la variable determinante de la elección es la reducción en el tiempo esperado para el reforzamiento primario que es señalada cuando se gana acceso a un eslabón terminal, relativa a la reducción en el tiempo esperado para el reforzador primario señalada por el acceso al otro eslabón terminal. En el ejemplo de arriba, cuando un animal entra a los eslabones iniciales (IV20-IV20) el tiempo promedio para acceder a un eslabón terminal es 10 seg. Dado que el acceso a cada uno de los eslabones terminales es igual de probable, el tiempo esperado para el reforzador primario es $10 \text{ seg} + [.5 * (20) + .5 * (30)] = 35$. Cuando se obtiene acceso al eslabón terminal IV 20, el organismo ha reducido de 35 a 20 segundos la demora al reforzador (reducción de 15 seg). Cuando el organismo entra al otro eslabón terminal (IV30) la reducción en demora es únicamente 5 seg. La reducción en demora de un estímulo, dividida entre la reducción en demora total es la que determinará la preferencia en los eslabones iniciales. En el ejemplo, $15 / (15 + 5) = .75$ será la tasa relativa de respuesta en el eslabón inicial que da acceso al eslabón terminal IV 20. Cuando los eslabones iniciales son incrementados, la reducción en demora por acceder a los eslabones terminales va perdiendo importancia. Por ejemplo, si los eslabones iniciales son IV180-IV180, el tiempo total al reforzador al inicio de los eslabones iniciales es $90 + .5 (20) + .5 (30) = 115$. la demora reducida por el acceso al eslabón terminal 20 es 95, la demora reducida por el eslabón terminal IV30 es 85, por lo que la tasa relativa en los

eslabones iniciales predicha es $95/95+85 = .53$, notoriamente menor a la del ejemplo anterior. La ecuación general de la teoría de la reducción de la demora es:

$$\frac{R_1}{R_1+R_2} = \frac{T-t_1}{T-t_1 + T-t_2} \text{ cuando } t_1 < T, t_2 < T \quad (3)$$

Donde el único término nuevo, T, representa el tiempo esperado al reforzador desde el inicio de los eslabones iniciales. Esta ecuación se reduce a la ley de igualdad cuando el valor de los eslabones iniciales es cero, es decir, en programas concurrentes simples.

Fantino (1969) evaluó empíricamente las predicciones de la ecuación (3), y las contrastó con las de la ley de igualdad manipulando el valor de los eslabones iniciales en un programa concurrente encadenado, encontrando que en todos los casos la teoría de la reducción de la demora se ajusta mejor a los datos que la ley de igualdad.

La teoría de la reducción de la demora ha sido aplicada con éxito a una gran variedad de situaciones de elección entre las que destacan: auto-control (Navarick y Fantino, 1976), observación (Fantino y Case, 1983), reforzamiento probabilístico (Spetch y Dunn, 1987), y forrajeo (Abarca y Fantino, 1982; Fantino y Abarca, 1985).

La idea de que la tasa relativa de respuestas en los eslabones iniciales iguala la tasa relativa de reforzamiento en los eslabones terminales fue demostrada incorrecta en otro aspecto, ya que cuando un eslabón terminal está asociado a un programa intervalo variable, y el otro a un intervalo fijo, se encuentra un sesgo a favor de responder en el programa que da acceso al programa variable. En particular, en una de las condiciones arregladas por Herrnstein (1964b), el segundo eslabón de cada programa estuvo asociado con un intervalo entre reforzadores con la misma media aritmética (15 segundos), pero diferente variabilidad; uno de ellos era IV 15 segundos, y el otro era IF 15 segundos. La tasa relativa de respuestas en el eslabón inicial IV 60 segundos que daría acceso al IV 15 fue .75, indicando una fuerte preferencia por intervalos entre reforzadores variables. Los datos encontrados indican claramente que la media aritmética no permite predecir con éxito el valor de los programas de reforzamiento, y sugieren que los subintervalos cortos de un

programa de intervalo variable son valorados con un peso mayor que los subintervalos largos. Aunque este hecho sugiere que los sujetos realizan una transformación logarítmica, los resultados de Herrnstein (1964b) no son predichos por la media geométrica del programa variable, ni indican cual podría ser la regla de transformación empleada.

Killeen (1968) realizó un experimento para determinar cual es la medida de tendencia central que los animales emplean cuando se enfrentan a un programa variable, y concluyó que siempre que dos programas tengan la misma media armónica, se debe esperar indiferencia entre los programas. Sin embargo, estudios posteriores demostraron que la regla buscada no era tan sencilla como la propuesta por Killeen, y se realizaron trabajos importantes con la intención de encontrar la regla de equivalencia para elección entre programas de reforzamiento fijos y variables. Davison (1969) empleó un programa concurrente encadenado en el que uno de los eslabones terminales estaba compuesto por un programa mixto (IF 15-IF45) que se mantuvo constante a lo largo del experimento. El otro eslabón terminal era un programa simple IF que tuvo los valores de 10, 15, 20, 25 y 30 segundos en diferentes condiciones. En la condición en que la media aritmética de los dos eslabones terminales fue la misma, el promedio de la preferencia por el programa variable fue .88, y el mejor predictor de la preferencia de las palomas consistió en tomar la media armónica del cubo de los subintervalos del programa variable. Para evaluar si la diferencia entre los resultados de Davison (1969) y Killeen (1968) se debía al número de subintervalos de la opción variable, Davison (1972) manipuló el número de componentes del programa variable y encontró que ante tres diferentes valores, la media armónica del cuadrado de las demoras predijo adecuadamente las preferencias observadas, es decir, el número de intervalos que compone el programa variable no tuvo ningún efecto en la preferencia por programas variables. En este experimento, la preferencia por el programa mixto con la misma media aritmética que el programa fijo fue 0.67, demostrando clara preferencia hacia la opción variable. La evidencia relacionada con preferencia por demoras al reforzador variables ha sido observada también en programas de tiempo. Rider (1983) midió la preferencia entre un programa tiempo fijo (TF) 15 segundos que era uno de los eslabones

terminales, y un programa tiempo mixto (TM) .2-30segundos que era el otro eslabón terminal. Se varió la probabilidad de presentación de la demora corta (.2 s), tomando en diferentes condiciones los valores de 0, .1, .25, .5, .75, .9, y 1.0; cuando la probabilidad era 0.5, la media aritmética de las demoras de ambos programas fue la misma. En esta condición, el promedio de las tasas relativas de respuesta ante el programa asociado con la demora variable fue de 0.7, replicando con programas de tiempo los resultados descritos en lo referente a preferencias por programas de reforzamiento variables.

La preferencia por demoras variables ha sido encontrada también cuando los sujetos eligen entre programas de razón. Fantino (1967) investigó la elección entre requisitos de respuesta fijos vs. variables mediante un programa concurrente encadenado. En una de las condiciones el segundo eslabón de uno de los programas iniciales era un programa razón fija (RF) 50, en tanto que el segundo eslabón del otro programa correspondía a un RF1 la mitad de las veces, y la otra mitad a un RF 99 (programa mixto RF1-RF99). Las respuestas de las palomas en la fase de elección, en donde estaban simultáneamente disponibles e independientes dos programas intervalo variable 3 minutos, favorecieron al estímulo asociado con el programa variable, lo cual fue demostrado por una tasa relativa de respuestas de más de 0.7 en el programa intervalo variable que posteriormente daba lugar al programa mixto RF1-RF99 (nótese la inusual extensión de los eslabones iniciales, a pesar de la cual se observó preferencia por demoras variables).

Estos resultados sugieren que las demoras pequeñas tienen un peso más fuerte en las decisiones de los organismos, por lo que al elegir entre dos opciones con el mismo promedio de demora, pero diferentes varianzas, se observará preferencia por las opciones que cuenten con demoras pequeñas (es decir, las opciones variables). Este ha sido el resultado dominante en la investigación de la elección entre programas de reforzamiento fijos contra variables.

El modelo de descuento hiperbólico

La determinación de la relación existente entre el valor de un reforzador y la demora para obtenerlo ha sido un tema extensivamente estudiado. Una de los modelos más influyentes fue desarrollado por Mazur (1984) y afirma que el valor de un reforzador es una función hiperbólica decreciente de la demora con la que es obtenido:

$$\frac{A}{1 + kD} \quad (4)$$

Donde V es el valor, A es la cantidad de reforzamiento, D es la demora de reforzamiento, y k es un parámetro a ser estimado desde los datos que indica la sensibilidad a la demora. De acuerdo al modelo, el valor de una opción variable se obtiene sumando los valores de cada uno de los posibles resultados de la opción, multiplicados previamente por su probabilidad.

$$V = \sum_{i=1}^n P_i \left(\frac{A}{1 + kD_i} \right) \quad (5)$$

La curva de decaimiento hiperbólico obtenida empíricamente tanto con sujetos animales (Mazur, 1984) como con humanos (Myerson y Green, 1995), proporciona un buen ajuste cuantitativo a los datos de experimentos en los cuales cantidades, probabilidades y distribuciones de reforzamiento son variadas (para una revisión, ver Mazur, 2001).

Cuando un organismo elige entre una alternativa asociada con una demora fija, y otra asociada con una demora variable con la misma media aritmética, las ecuaciones 4 y 5 predicen preferencia por la alternativa variable. Mazur (2001) extendió este modelo a programas concurrentes encadenados y desarrolló el modelo de adición de valor hiperbólico (AVH), basado en las siguientes suposiciones: (1) el valor de cada eslabón terminal depende del tiempo transcurrido entre el inicio del estímulo asociado al eslabón terminal, y el acceso al reforzador primario, (2) el valor de los eslabones iniciales depende del tiempo transcurrido desde el inicio del estímulo asociado al eslabón inicial hasta el acceso al reforzador primario y (3) el aumento de valor cuando se entra a un eslabón

terminal determina su fuerza como reforzador condicionado y por lo tanto determina la tasa relativa de respuestas durante los eslabones iniciales. La ecuación básica del modelo es:

$$\frac{B_1}{B_2} = b \left(\frac{r_{i1}}{r_{i2}} \right)^{a_i} \frac{V_{i1} - a_i V_i}{V_{i2} - a_i V_i} \quad (6)$$

Donde los índices 1 y 2 representan las dos alternativas, B representa la tasa de respuestas en los eslabones iniciales, r_i representa la tasa de reforzamiento en los eslabones iniciales, V_i y V_t representan el valor de los eslabones iniciales y los eslabones terminales, respectivamente (obtenidos con base en la ecuación (2)), b representa un parámetro de sesgo, y a representa la sensibilidad a los programas de los eslabones iniciales y terminales. AVH predice preferencia por las alternativas variables en programas concurrentes encadenados, y también predice que la preferencia por variabilidad se hará extrema si los eslabones iniciales son acortados o si los eslabones terminales son alargados.

A pesar de que las explicaciones de preferencia por riesgo han estado dominados por alguna suposición de asignación de valor no lineal, recientemente se propuso un modelo que predice preferencia por demoras variables sin asumir descuento temporal (Kacelnik y Brito e Abreu, 1998). El modelo (ver fig 2), llamado Teoría de Utilidad Escalar (TUS), está basado principalmente en la ley de Weber y propone que al tener experiencia con una fuente de reforzamiento con demora fija (ver fig 2, panel izq.), los sujetos forman representaciones de distribuciones de probabilidad normales con los siguientes parámetros: media igual a la experimentada, coeficiente de variación aproximadamente .6; al tener experiencia con una opción variable (se suponen tres posibles resultados) los sujetos crean tres diferentes distribuciones de probabilidad con media igual a la experimentada y coeficiente de variación constante (.6) (fig 2, panel central), y finalmente son integradas en una sola distribución (fig 2, panel derecho). Al elegir si responder en la opción fija o la variable, los sujetos toman una muestra de cada una de las opciones, las comparan y eligen la opción que haya resultado con la demora más pequeña o la cantidad de alimento más

grande. Debido al sesgo generado por la suma de tres distribuciones de probabilidad en la opción variable, será más probable que la muestra con demora menor sea obtenida de la opción variable, y que la muestra con cantidad mayor sea obtenida de la opción fija (ver fig 2, panel derecho), por lo que se predice que los sujetos serán propensos al riesgo cuando eligen entre demoras, y adversos al riesgo cuando eligen entre cantidades. Los resultados de los experimentos que se reportan en este trabajo serán comparados con las predicciones de los modelos revisados, adaptadas al procedimiento de encuentros sucesivos.

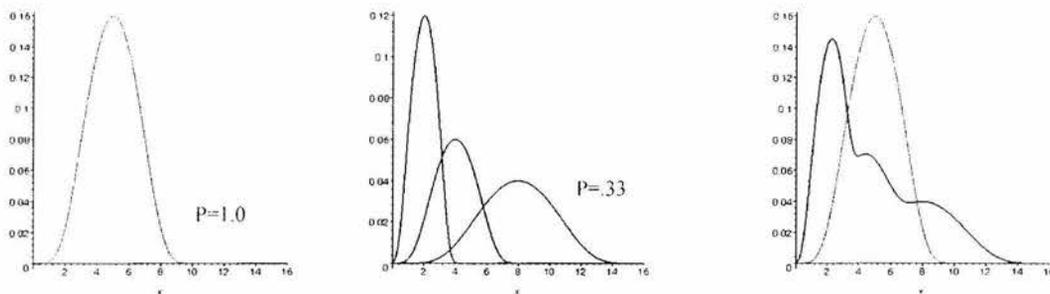


Fig 2. Representación de las distribuciones que se asume que se forman en la memoria de acuerdo a la Teoría de Utilidad Escalar al tener experiencia con una opción fija con demora de 5 seg (panel izquierdo), los tres constituyentes de una opción variable (panel central). Y la integración de estas tres distribuciones (panel derecho). Nótese el sesgo resultante en la distribución para la opción variable, causa de la preferencia por opciones con demoras variables u opciones con cantidades fijas.

A pesar del diferente origen de los modelos revisados, y de sus enormes diferencias, todos ellos predicen que la preferencia por demoras variables será predominante, sin importar las condiciones energéticas en la que los animales son evaluados. La RPE hace una clara predicción para la elección entre programas de reforzamiento fijos y variables: un animal sin presiones energéticas escogerá la demora constante, mientras que un animal que espera un déficit energético escogerá la demora variable. Debido a que, sin excepción, las palomas de los experimentos sobre elección entre programas de reforzamiento fijos vs. variables han estado privados de alimento, es posible que la propensión al riesgo observada se deba a que la privación de comida genera un presupuesto energético negativo, lo cual

implica que en situaciones en que los recursos energéticos sean mayores a los requerimientos se debería observar aversión al riesgo.

La fuerte interacción entre las dos líneas de investigación presentadas está ilustrada por el creciente número de trabajos que intentan evaluar si la preferencia por demoras variables es afectada por manipulaciones del presupuesto energético. Actualmente existen 4 trabajos que han investigado explícitamente si la preferencia por demoras variables es dependiente del presupuesto energético.

Evaluación de la RPE en laboratorios de psicología operante

Zabudoff, Wecker y Caraco (1988), reportaron resultados de un experimento en el que 4 ratas debían elegir entre una demora constante de t segundos y una opción variable con demoras equiprobables de 1 y $(2t-1)$ segundos. El presupuesto energético fue simulado variando el valor de t . Durante las diferentes condiciones fue de 5, 10, 25, 50, 25, 10 y 5. Los resultados indicaron que conforme t incrementó de 5 a 50, la preferencia de los sujetos cambió de la opción constante a la opción variable, resultado consistente con la RPE. Sin embargo, en la replicación de estas condiciones, las ratas continuaron prefiriendo la opción variable (como en la condición $t=50$), por lo que la RPE no es capaz de explicar los datos. Los autores sugieren que los resultados son más consistentes con el modelo de descuento temporal propuesto por Kagel, Green y Caraco (1986) en el cual el valor de una recompensa disminuye en forma convexa conforme la demora entre elección y consumo se incrementa. La convexidad implica que el disminuir la demora de t a $(t-x)$ unidades de tiempo incrementa el valor de una recompensa más de lo que un incremento en demora de las mismas unidades de tiempo disminuyen dicho valor.

Ha, Lehner y Farley (1990), emplearon un sistema de economía cerrada (Hursh, 1980). Los sujetos fueron 7 individuos de una especie de pájaros de aproximadamente 70 gramos que en su ambiente natural enfrenta los extremos de disponibilidad de alimento, debido a que es una especie no migratoria. Las opciones que los pájaros podían elegir eran dos programas de razón variable con el mismo valor, pero uno de ellos con mayor varianza

que el otro. El presupuesto energético fue manipulado mediante variaciones en el valor de los programas; por ejemplo, dado el sistema de economía cerrada empleado el valor RV 80 llevaba a presupuestos energéticos negativos, mientras que el valor RV10 llevaba a presupuestos energéticos positivos. Los resultados indican preferencia por el programa RV con varianza más alta ante todas las densidades de reforzamiento, lo cual es inconsistente con la RPE.

Case, Nichols y Fantino (1995) usaron un programa concurrente encadenado y agua como reforzador, con la idea de que una presión por agua debe ser más fuerte que una presión por comida; demostraron que cuando los eslabones terminales eran IV 15 seg e IF 15 seg, las palomas continuaron prefiriendo el programa variable incluso en las condiciones con gran cantidad de agua disponible. El presupuesto energético fue manipulado de tres diferentes maneras: un periodo post-sesión de acceso al agua por una hora; un periodo pre-sesión de acceso al agua por 40 minutos, y una sesión más larga (19 horas en lugar de 1.5). Bajo ninguno de estos tratamientos se observó que disminuyera la preferencia por el eslabón terminal IV 15 seg, demostrando que la preferencia por el riesgo no depende del presupuesto energético.

Goldshmidt y Fantino (2004) emplearon un programa concurrente encadenado, y alteraron la disponibilidad de alimento de tres diferentes maneras: 1) disminuyendo la duración de la sesión, 2) incrementando el valor de los programas en los eslabones iniciales, y 3) incrementando el valor de los programas en los eslabones terminales. La preferencia de las palomas no fue alterada cuando se disminuyó la disponibilidad de comida acortando la sesión, hubo una tendencia a la indiferencia cuando el valor de los programas iniciales fue incrementado, y las preferencias se hicieron más extremas cuando la duración de los programas en los eslabones terminales fue incrementada. Todos estos resultados son consistentes con una versión modificada de la Teoría de la reducción de la demora, e indican que el presupuesto energético no es la variable más importante en la formación de preferencias por resultados variables.

Otros experimentos han evaluado la relación entre el presupuesto energético y la

sensibilidad al riesgo ante cantidades de reforzamiento. Battalio, Kagel y MacDonald (1985), empleando un programa de ensayos discretos, encontraron que las ratas prefieren cantidades de comida constantes sobre variables con la misma media, y que esta preferencia es independiente del presupuesto energético. En este estudio, la opción consistía en la entrega de 8 pellets con probabilidad 1.0, y la opción variable consistía en la entrega de un pellet con probabilidad .75, o la entrega de 29 pellets con probabilidad 0.25. Un grupo de ensayos forzados antecedían los ensayos de elección libre; estos ensayos tenían la doble función de familiarizar a los sujetos con las alternativas, y permitir la manipulación del presupuesto energético (mediante el número de ensayos forzados por condición). Los resultados indicaron que la aversión al riesgo se mantuvo en todas las condiciones, tanto en presupuestos energéticos positivos como negativos. Battalio et al (1985) propusieron como posible explicación de la diferencia en resultados con los trabajos realizados por ecólogos conductuales, el peso corporal y la velocidad de metabolismo de los pájaros usados en laboratorios de ecología conductual respecto al de las ratas. Esto significa que los requerimientos para sobrevivir de los pájaros pueden ser mucho más intensos que los de las ratas y, consecuentemente, los animales relativamente grandes pueden estar menos predispuestos evolutivamente a cambiar estrategias de forrajeo en respuesta a un deterioro en las fuentes de alimentación. Kagel, MacDonald, Battalio, White y Green (1986), llegan a conclusiones similares usando agua como reforzador.

Hamm y Shettleworth (1987) llevaron a cabo un estudio mezclando los procedimientos típicamente empleados por ecólogos conductuales y por psicólogos; usaron pichones privados al 85% de su peso ad libitum como sujetos, como en los experimentos realizados por psicólogos, y cantidad de reforzamiento como la variable aleatoria, como en los experimentos realizados por ecólogos conductuales. El primero de los experimentos reportados usó un programa concurrente IVx-IVx. Para un programa, el reforzador consistía en 2 pellets de 75 mg., en tanto que para el otro, podía ser de cuatro o cero, con probabilidad = 0.5. La preferencia fue medida mediante la distribución de tiempo ante cada una de las teclas. En tres condiciones, se varió el valor del programa IV de 20 a 180

segundos, lo que significa, en lenguaje de ecología conductual, mover a los sujetos a condiciones de presupuesto energético negativo. Aunque la aversión al riesgo disminuyó ligeramente conforme el IV incrementaba, no se observó la propensión al riesgo esperada en presupuestos energéticos negativos.

La evidencia revisada en el presente capítulo destaca la consistencia de la preferencia por demoras al reforzador variables, sugiere la importancia que el descuento temporal tiene en la formación de dicha preferencia, y revisa los estudios que indican la ausencia de una relación entre esta preferencia y el presupuesto energético en el que se lleva a cabo la elección. Si contrastamos estos estudios con aquellos que encuentran apoyo a la RPE, encontraremos que las líneas de investigación descritas emplean diferentes especies con características tan diversas que es difícil llevar a cabo una comparación entre estudios. El procedimiento empleado también es sumamente diferente, en particular el interés en la demora, común en investigaciones en laboratorios de psicología operante vs. el interés por cantidades, que ha predominado en laboratorios de ecología conductual.

Debido a estas grandes diferencias, parece importante llevar a cabo un estudio en donde se investigue mediante el mismo procedimiento el impacto del presupuesto energético sobre la preferencia por demoras variables y por cantidades fijas, y además se estudie el impacto de las diferencias en peso corporal. El presente estudio pretende llenar este vacío en la literatura. El procedimiento elegido para llevar a cabo estas comparaciones es conocido como “encuentros sucesivos” el cual ha sido ampliamente usado en el estudio de problemas de interés común a psicólogos y ecólogos conductuales, y ha sido considerado como una analogía adecuada del proceso de forrajeo en situaciones naturales. El siguiente capítulo describe la lógica de este procedimiento, brindando antecedentes de la interacción entre ecólogos conductuales y psicólogos operantes.

CAPITULO 3 SIMULACIONES OPERANTES DEL FORRAJEJO

Antecedentes

La breve revisión realizada en los capítulos anteriores nos deja ver claramente que el tema de elección bajo riesgo ha sido tratado, en un inicio de manera independiente, tanto por la psicología operante como por la ecología conductual. Al igual que este tema, otros más han recibido atención creciente de estas dos áreas de investigación. Este hecho generó que a finales de los años 70's y principios de los 80's hubiera un amplio contacto entre las dos líneas de investigación; por ejemplo, durante el congreso de la Sociedad de Conducta Animal en Washington, en 1978, se realizó un simposio sobre conducta de forrajeo en el que participaron tanto ecólogos como etólogos y psicólogos (Kamil, Krebs y Pulliam, 1987). Este simposio generó la edición del libro "Conducta de Forrajeo: Aproximaciones ecológicas, etológicas y psicológicas" (Kamil y Sargent, 1981). Otro ejemplo es el congreso sobre conducta de forrajeo en 1984 en Providence, Rhode Island, E.U.A., con cuyo material se preparó la edición del libro "Conducta de Forrajeo" (Kamil, Krebs y Pulliam, 1987) en el cual destacados psicólogos operantes (p.ej. Baum, Fantino, Staddon y Reid) presentaron diversos capítulos sobre la relación entre forrajeo y aprendizaje o motivación.

Entre las razones que motivaron el interés en esta interacción podemos encontrar, por un lado, que para los psicólogos operantes la conducta de forrajeo de los animales puede ser vista como un análogo natural de los procedimientos que se han usado para investigar el proceso de elección en laboratorios de psicología operante desde 1960. A la vez, el estudio en laboratorios de esta conducta permite emplear la rigurosa metodología y la gran base de datos desarrolladas por psicólogos operantes para evaluar los efectos de variables que se supone influyen en el forrajeo natural, y así aumentar el grado de validez interna de la investigación (aún a expensas de la validez externa; véase Fantino y Abarca, 1985). La relación entre el forrajeo y el proceso de elección queda claramente descrita en el siguiente párrafo:

“Parece posible que los métodos del condicionamiento operante pueden brindar información sobre los patrones de forrajeo, tanto entre sitios de alimentación como dentro de un sitio de alimentación, pero particularmente entre sitios. Esta posibilidad depende de una analogía entre un programa de reforzamiento y un “patch”... la conducta operante es conducta que varía de acuerdo a sus consecuencias. Por ejemplo, qué tipo de presas son capturadas y con qué frecuencia debe influir en donde, cuando y como un predador forrajea; de aquí la analogía.... En el laboratorio, los reforzadores son obtenidos (capturados) de acuerdo a programas de reforzamiento. Si las presas son consideradas reforzadores, entonces los sitios de alimentación serían como programas de reforzamiento” (Baum, 1987 pp 590-591)

Debido a esto, algunos temas tradicionalmente investigados en el área de ecología conductual comenzaron a ser estudiados en laboratorios de psicología operante. Entre ellos, uno de los más importantes ha sido la forma en la que los animales deciden cuantos y cuales tipos de presa incluir en su dieta.

Dentro del área de ecología conductual, el modelo más influyente acerca de cómo los animales resuelven este problema, es el modelo de dieta óptima desarrollado por Charnov (1976). Según este modelo, los organismos jerarquizan los diferentes tipos de presas disponibles de acuerdo a la cantidad de energía que otorgan (e) y al tiempo que lleva manipularlos (h); la meta de los organismos forrajeadores es maximizar el ingreso neto de energía por unidad de tiempo de forrajeo (En/T):

$$\frac{E_n}{T} = \frac{\sum \lambda_i E_i P_i}{1 + \sum \lambda_i h_i P_i} - E_s \quad (7)$$

Donde para cada tipo de presa (i), λ es el número de presas encontrado por unidad de tiempo de búsqueda, E es la energía esperada, h es el tiempo de manipulación esperado, P es la probabilidad de que el predador aceptará la presa encontrada, y E_s es el costo por unidad de tiempo de búsqueda.

Para calcular la dieta óptima, los tipos de presa son clasificados en orden decreciente de acuerdo a la cantidad e/h (entre mayor es e/h , más preferido es ese tipo de presa). La ecuación (7) es aplicada a conjuntos de tipos de presas cada vez más grandes, empezando con la dieta que tiene solo el tipo de presa con e/h más alto, y añadiendo los demás en orden decreciente de e/h hasta que esta cantidad para un tipo de presa dado x es menor a E_n/T de la dieta con los tipos de presa preferidos. Los tipos de presa aceptables son todos aquellos con valores e/h más altos que el tipo x .

De acuerdo a la ecuación (2) se predicen las siguientes características que toda dieta óptima debe tener:

- a) el valor de probabilidad de aceptación de cada tipo de presa debe ser ya sea 1.0 ó 0, es decir, una presa debe ser aceptada para manipulación en todas las ocasiones en que es encontrada, o en ninguna, pues valores intermedios no pueden ser óptimos;
- b) la probabilidad de aceptación del tipo de presa x será 1.0 si y solamente si e_x/h_x es mayor que el valor E_n/T resultante de incluir en la dieta todos los tipos de presa con e/h mayores que el tipo de presa x ;
- c) como consecuencia de lo anterior, el que un tipo de presa sea o no aceptado no depende de su abundancia en el ambiente, pues la abundancia no está considerada en la cantidad e/h , sino en la abundancia de los tipos de presa con e/h mayores, que ya están incluidos en la dieta, y cuya abundancia influye en el valor de ésta;
- d) entre mayor sea la abundancia total de comida, más especialista será el forrajeador, es decir, incluirá menos tipos de presas en su dieta.

La gran mayoría de simulaciones operantes de forrajeo han sido desarrolladas con la intención de evaluar alguna de estas predicciones del modelo de dieta óptima.

Todo experimento que intente hacer alguna de estas evaluaciones debe tomar en cuenta las siguientes suposiciones fundamentales en las que el modelo está basado: a) la búsqueda de presas y el manejo de éstas una vez encontradas y aceptadas son actividades

mutuamente excluyentes; b) las presas son encontradas de manera aleatoria y secuencial; c) los animales pueden rechazar una presa; d) los diferentes tipos de presas son claramente discriminables e inmediatamente reconocibles y e) los organismos forrajeadores tienen un conocimiento preciso de los diversos parámetros ambientales como son la energía obtenida por el consumo de cada presa, sus tasas de encuentro, el tiempo y costo de búsqueda y manipulación, etc.

El programa concurrente encadenado descrito en el capítulo anterior no satisface algunas de estas suposiciones, por ejemplo, cada uno de los programas de reforzamiento en los eslabones terminales tiene su propia fase de “búsqueda”, por lo que la presa encontrada no es aleatoria, y además, una vez que entra a un eslabón terminal, es forzosa la manipulación de esta “presa”

El procedimiento de encuentros sucesivos

Lea (1979) desarrolló un programa de reforzamiento llamado procedimiento de encuentros sucesivos, el cual cumple con las suposiciones del modelo de dieta óptima recién mencionadas. En este procedimiento, la sesión comenzaba cuando la luz general y la tecla central se encendían; esto daba inicio al periodo de búsqueda, en el cual estaba en marcha un programa de reforzamiento IF. Una vez que este programa era satisfecho, iniciaba el periodo de elección, en el cual uno de los dos “tipos de presa” (seleccionado aleatoriamente) aparecía señalado por uno de dos colores en la tecla izquierda, rojo o verde. Durante este periodo el pichón podía ya sea a) rechazar la presa encontrada dando tres picotazos a la tecla central o dejando de responder durante 4096 segundos, lo cual iniciaba un nuevo periodo de búsqueda, o b) aceptar la presa encontrada por medio de un picotazo en la tecla izquierda y entrar al periodo de manejo, en el cual se apagaba la tecla central e iniciaba un nuevo programa de reforzamiento IF cuya duración dependía del tipo de presa encontrado. Una vez completado este programa se otorgaba acceso al comedero, cuya duración estaba determinada por el tipo de presa recién manipulado. Para un tipo de presa, el acceso al comedero estaba seguido de un periodo de detención de d segundos, en el que

ningún estímulo estaba encendido (solo en algunas condiciones). Después de esta detención o del acceso al comedero de la otra opción, comenzaba un nuevo periodo de búsqueda.

Lea (1979) evaluó 3 de las predicciones del modelo de dieta óptima mediante variaciones en parámetros del procedimiento de encuentros sucesivos:

1.- La hipótesis de que a mayor abundancia general de las presas los organismos son más selectivos fue probada disminuyendo el valor del programa IF de búsqueda de 110 a 5 segundos con valores intermedios de 80, 40, 30, 20, 10 y 7.5 segundos; esta manipulación tiene el efecto de aumentar la densidad de ambos tipos de presas.

2.- La hipótesis de que la densidad del tipo de presa preferido debe tener una influencia mayor en la probabilidad de aceptación de la presa menos preferida que la propia densidad de ésta, fue evaluada mediante combinaciones de valores del tiempo de búsqueda y de la probabilidad de presentación de cada tipo de presa. En un bloque de condiciones se mantuvo fija la densidad de la presa preferida mientras la densidad de la presa menos preferida fue variada, y en un segundo bloque la densidad de la presa menos preferida se mantuvo constante y la de la presa preferida fue variada.

3.- La hipótesis de que el único determinante de preferencia ante dos opciones es la cantidad e/h otorgada por cada una fue evaluada manipulando el tiempo de acceso al comedero. Para que el valor e/h de las dos opciones fuera el mismo, la opción IF 5 seg otorgó dos segundos de acceso al comedero y la opción IF 20 seg otorgó 8 segundos.

A continuación se describen los resultados más importantes de la evaluación de estas hipótesis.

1.- Ante decrementos en el tiempo de búsqueda (disminución en la densidad de ambas opciones), la probabilidad de aceptar la presa menos preferida disminuyó. Sin embargo, se observaron preferencias parciales, es decir, la probabilidad de aceptación tuvo valores entre 0 y 1.0. Además, se observó una tendencia a rechazar la presa menos preferida en situaciones donde el modelo de dieta óptima predecía su aceptación

2.- Cuando la densidad del tipo de presa preferido fue aumentada, manteniendo constante la densidad del otro tipo, se observó una disminución sistemática de la

probabilidad de aceptación de la presa menos preferida; cuando la densidad del tipo de presa preferido se mantuvo constante, mientras que la del tipo de presa menos preferido fue aumentada, se encontró un aumento en la probabilidad de aceptación de la presa menos preferida, que, aunque fue menos drástico y consistente que el resultado anterior, fue mayor al esperado de acuerdo al modelo de dieta óptima.

3.- Cuando el e/h de ambas opciones fue igualado, se encontró que las palomas prefirieron consistentemente la presa con tiempo de manejo más corto y menor tiempo de acceso al comedero, pues en esta condición la probabilidad de aceptación del otro tipo de presa fue notablemente menor a 1.0 para el 83% de los sujetos.

Dado que el resultado 1 indica que la conducta de las palomas no fue la predicha por el modelo de dieta óptima, Abarca y Fantino (1982) supusieron que la tendencia a rechazar la presa menos preferida pudo deberse al uso de programas de intervalo fijo en la fase de manejo; por esta razón, replicaron esta parte del experimento empleando programas con los mismos valores que Lea (5seg vs. 20 seg) pero variables en lugar de fijos. Además modificaron el programa original en otros aspectos: a) para aceptar una presa encontrada los sujetos debían dar tres picotazos en esa tecla, en lugar de uno, bajo la suposición de que en el procedimiento original era más fácil aceptar que rechazar; b) en la fase de elección bastaban 30 segundos sin respuesta para rechazar una presa en lugar de los 4096 del procedimiento original; c) el número mínimo de sesiones en una condición fue 20 en lugar de las cinco del procedimiento original. La variable independiente empleada por Abarca y Fantino fue el valor del IF en la fase de búsqueda, que tomó los siguientes valores: 4, 10, 25 y 63 segundos. Los resultados de este experimento, además de replicar el efecto de la duración de la fase de búsqueda sobre la aceptabilidad del tipo de presa menos preferido, demostraron que el promedio de la probabilidad de aceptación de la presa menos preferida fue menor a .5 ante tiempos de búsqueda menores a 7.5 segundos, y mayor a .5 ante tiempos de búsqueda mayores a 7.5. Este es un resultado sumamente interesante, porque 7.5 es justamente el valor ante el que el modelo de dieta óptima predice el cambio entre aceptar y rechazar la presa menos preferida.

Este estudio tuvo una gran importancia, pues hizo clara la relación existente entre un importante modelo de elección, la teoría de la reducción de la demora (Fantino, 1969) y la teoría de forrajeo óptimo, representada por el modelo de dieta óptima (Charnov, 1976).

Fantino y Abarca (1985) hacen notar que ambos modelos hacen idénticas predicciones en cuanto a las condiciones bajo las cuales una presa debe ser rechazada. Este hecho generó una gran cantidad de trabajos por parte del grupo de investigación de Fantino en la Universidad de California en San Diego (Abarca, Fantino e Ito 1986; Fantino y Abarca, 1985; Fantino, Abarca y Dunn 1987; Fantino, Abarca e Ito, 1987; Goldshmidt y Fantino, 2000, 2004; Ito y Fantino, 1986; Williams y Fantino, 1994, 1996). Estos trabajos fueron realizados con la intención de evaluar diversas predicciones tanto del modelo de dieta óptima como de la teoría de la reducción de la demora. A continuación se describirán brevemente los trabajos que emplearon el procedimiento de encuentros sucesivos.

Ito y Fantino (1986) evaluaron diferentes aspectos de la selectividad de pichones en dos experimentos en que los tipos de presa simulados diferían en el tiempo de acceso al comedero (3 seg Vs 6 seg); en un experimento manipularon el tiempo de búsqueda de estas opciones que tenían el mismo tiempo de manejo (IV 20 seg); en otro experimento conservaron constante el tiempo de búsqueda, y manipularon el tiempo de manejo común a ambas opciones. Como es predicho tanto por el modelo de dieta óptima como por la teoría de la reducción de la demora, la selectividad de las palomas aumentó ante disminuciones en el tiempo de búsqueda y ante incrementos en el tiempo de manipulación común a ambas opciones.

La disponibilidad de comida en un lugar en particular es generalmente variable, por lo que la probabilidad de reforzamiento debe tener una importancia fundamental sobre el forrajeo. Abarca, Fantino e Ito (1986) investigaron la preferencia de pichones por resultados probabilísticos mediante el procedimiento de encuentros sucesivos; la variable independiente fue la probabilidad de que el manejo del resultado preferido (IV 5 seg) terminara en reforzador. Las diferentes condiciones otorgaron el reforzador con probabilidad 1.0, 0.63, 0.25 y 0.10 respectivamente, mientras que la probabilidad de

reforzamiento para el manejo de la otra opción (IV 20 seg) se mantuvo constante en 1.0 durante todo el experimento. Se observó que las palomas fueron sensibles a la forma en la que la variabilidad ambiental fue manipulada, pues ante disminuciones en la probabilidad de reforzamiento del IV 5 seg, la probabilidad de aceptación del IV 5 seg disminuyó, mientras que la del IV 20 seg aumentó.

Otro trabajo que usó el procedimiento de encuentros sucesivos para simular situaciones de forrajeo fue realizado por Hanson (1987), quien modificó el procedimiento desarrollado por Lea en diferentes aspectos, entre los que destaca la sustitución de los programas de intervalo por programas de razón, para simular el hecho de que los animales al buscar comida gastan tanto tiempo como esfuerzo. Además empleó programas variables en lugar de fijos para simular la variabilidad inherente a los ambientes naturales. Otra diferencia fue que una vez que una presa había sido encontrada, la tecla de búsqueda no desaparecía, y un solo picotazo a ella bastaba para reiniciar la búsqueda, aunque el periodo de manipulación ya hubiera sido iniciado; es decir, las palomas tuvieron la opción de abandonar una presa previamente aceptada. La primera parte de la serie de experimentos reportada por Hanson es similar a la reportada por Lea (1979): el experimento 1 evaluó la selectividad de las palomas ante cambios en el valor RV de búsqueda; los experimentos 2-4 evaluaron la selectividad ante cambios en la densidad de: las dos presas, de la presa preferida, y de la presa menos preferida, respectivamente. Los resultados indicaron que, conforme el esfuerzo por búsqueda incrementó los sujetos aceptaron la opción menos preferida. Además, el efecto de la densidad de la presa preferida fue el esperado, pues ante disminuciones en su densidad, la otra presa fue aceptada; sin embargo, también se encontró un fuerte efecto de la densidad de la presa menos preferida, pues el 50% de los sujetos disminuyeron su aceptación cuando se aumentó su densidad.

El modelo de dieta óptima asume que las presas son encontradas aleatoriamente; sin embargo, en muchas ocasiones las presas están distribuidas uniformemente en alguna zona en particular. Esta parte del ambiente recibe el nombre de "patch" (sitio de alimentación). De acuerdo a Schoener (1987), el modelo de dieta óptima puede ser aplicado a situaciones

en las que los organismos eligen no entre presas, sino entre sitios de alimentación. El único cambio es que el tiempo de búsqueda es ahora considerado tiempo de viaje (ver Baum, 1982), los demás elementos del modelo permanecen igual.

La investigación sobre forrajeo en laboratorios de psicología operante ha simulado con éxito esta característica ambiental. La segunda parte del trabajo de Hanson (1987) reporta los resultados de experimentos que evalúan la selectividad de pichones por patches. Para modelar estas situaciones, el procedimiento de encuentros sucesivos fue modificado de la siguiente manera: una vez que el programa de búsqueda era satisfecho, la tecla izquierda se encendía iniciando un programa de razón progresiva en el que esta aumentaba 1.5 veces cada presentación del reforzador. El patch rico iniciaba con razón 2 y el patch pobre iniciaba con razón 20; de esta manera se simula que entre más tiempo se explote el patch, las presas son cada vez más difíciles de obtener¹. Los sujetos podían abandonar el patch en cualquier momento mediante un picotazo a la tecla de viaje, y después de completar el periodo de viaje, empezar a explotar un nuevo patch, el cual tendría nuevamente su valor inicial. Con este procedimiento se realizaron las mismas manipulaciones que en la primera serie: manipulación del esfuerzo por viaje, manipulación de la densidad del patch rico y del pobre por separado, y de ambos patches al mismo tiempo. Los resultados encontrados por Hanson son en gran medida similares a los encontrados cuando los sujetos eligen entre presas simples: conforme la calidad ambiental empeoró los sujetos cambiaron de rechazar a aceptar el patch pobre; el resultado de disminuir la densidad del patch rico fue mayor aceptación del patch pobre, pero el aumentar la densidad del patch pobre tuvo un efecto más débil y menos consistente en su probabilidad de aceptación.

Un dato importante de los estudios de Hanson es que la probabilidad de aceptación del patch pobre tendió a la predicción del modelo de dieta óptima, ya que no se observaron preferencias parciales, pues los sujetos aceptaban siempre o rechazaban siempre el patch pobre.

¹ Aunque el agotamiento de recursos es lo más común, existe la posibilidad de que el encontrar una presa haga más probable encontrar presas adicionales; este hecho será simulado en los experimentos sobre preferencia por secuencias de resultados.

El hecho de que las simulaciones operantes de forraje hayan encontrado que las predicciones del modelo de dieta óptima son comúnmente violadas no disminuye el valor de esta aproximación, pues en la propia área de ecología conductual se han encontrado resultados que difieren a los predichos y que han demostrado la necesidad de incluir otros factores en los modelos originales. Por ejemplo, el modelo de dieta óptima asume que cada tipo de presa es inmediatamente reconocible; sin embargo, esta suposición no siempre es correcta, pues algunos animales necesitan un tiempo considerable para identificar a sus presas, por ejemplo, los cangrejos, que cazan mediante claves táctiles y químicas, necesitan entre 1 y 2 segundos para rechazar una presa no deseada. Hughes (1979) ha demostrado que en estas circunstancias, la densidad de la presa menos preferida debe tener un efecto sobre su propia aceptabilidad. Otro ejemplo es el hecho de que en experimentos realizados por ecólogos conductuales también se han encontrado preferencias parciales (Krebs, Erichsen, Webber y Charnov, 1977), lo que ha llevado a incluir la conducta de muestreo en los modelos de elección de dieta (Krebs, Kacelnik y Taylor, 1978). De acuerdo a Schoener (1987) “la metodología de la psicología operante está bien definida y probada, y los experimentos psicológicos tienden a ser más rigurosos que los ecológicos” (Schoener, 1987, pp 34), por lo que el hallazgo de conducta aparentemente no óptima puede ser de gran utilidad a los modelos ecológicos.

Debido a que los hallazgos de conducta aparentemente no óptima no son exclusivos de las simulaciones de forrajeo realizadas por psicólogos operantes, y a que la mayoría de los trabajos realizados en el laboratorio de psicología operante encuentra resultados predichos por el modelo de dieta óptima, se favorece el argumento de que dichos procedimientos son analogías correctas del proceso de forrajeo natural.

Los experimentos revisados en este capítulo nos indican que es posible simular mediante el procedimiento de encuentros sucesivos diversas características del ambiente natural de los organismos como la calidad ambiental, la densidad de cada tipo de presa, la diferente calidad energética de las presas, la variabilidad ambiental, e incluso el hecho de que existen sitios con distribución uniforme de presas (patches). Sin embargo, uno de los

temas que más interés ha causado en el área de forrajeo óptimo, la relación existente entre el presupuesto energético y la reacción ante el riesgo en las fuentes de alimentación (para una revisión ver Kacelnik y Bateson, 1996), no ha sido investigado mediante este procedimiento. Debido a esto, el trabajo experimental de esta tesis propone explorar este problema usando el procedimiento de encuentros sucesivos, el cual permite una comparación de los diversos modelos de elección bajo riesgo presentados en la introducción. El presupuesto energético será manipulado mediante cambios en los valores de búsqueda y de manejo de las presas, de tal manera que sea posible distinguir entre las predicciones de la RPE y las de modelos desarrollados en laboratorios de psicología operante, principalmente el modelo AVH (Mazur 2001). El primer experimento reportado aborda el problema de la elección entre demoras al reforzador fijas versus variables en diferentes presupuestos; el segundo aborda el mismo problema empleando como sujetos una especie de palomas con menor peso corporal; y el tercero aborda el problema de la elección entre cantidades de reforzamiento fijas versus variables en diferentes presupuestos energéticos.

En un experimento adicional se evaluará la preferencia de pichones por sitios de alimentación que mejoran o que empeoran conforme son explotados; los resultados de estos experimento permitirán obtener evidencia adicional acerca de la relevancia que el descuento temporal tiene sobre diversas situaciones de elección.

CAPITULO 4 EXPERIMENTOS

Relacionando las diversas líneas de investigación hasta ahora expuestas, es posible suponer que la preferencia por el riesgo observada en pichones se debe a que la privación de comida bajo la cual son generalmente evaluados los sitúa en un presupuesto energético negativo. Este razonamiento implica que en situaciones en que los recursos energéticos sean mayores, se debería observar aversión al riesgo (Hanson, 1987).

Esta posibilidad ha sido evaluada en diversas ocasiones (Zabludoff, Wecker y Caraco 1988; Case, Nichols y Fantino 1995; Ha Lehner y Farley 1990), encontrándose que animales de diversas especies continúan prefiriendo la opción variable incluso en presupuestos energéticos positivos.

Por otro lado, enfocándose en aspectos de procedimiento, Lea (1979) propuso que la elección óptima es posible únicamente en la situación de forrajeo natural a la que los animales se han adaptado a lo largo de la evolución, por lo que el cumplimiento de las predicciones de la teoría de forrajeo óptimo en general, y de la RPE en particular, debe ser esperado solamente si hay un alto grado de similitud entre el procedimiento experimental empleado y el forrajeo natural.

Lea (1979) diseñó un programa de reforzamiento que cumple con las características más importantes del forrajeo natural: las presas son encontradas de manera aleatoria y secuencial, y una vez encontradas, no necesariamente son consumidas, sino que pueden ser rechazadas. Este programa es conocido como procedimiento de encuentros sucesivos y ha sido ampliamente usado para investigar problemas de interés común a psicólogos y ecólogos conductuales (Abarca y Fantino, 1985; Ito y Fantino, 1986).

En un trabajo no publicado, Orduña (2000) empleó este procedimiento para evaluar la preferencia de pichones entre programas de reforzamiento fijos y variables. Las opciones a elegir fueron un programa IV20 s y un IF 20 s, y el presupuesto energético fue manipulado mediante la duración de la sesión: sesiones cortas llevaban a presupuestos energéticos negativos, mientras que sesiones largas llevaban a presupuestos energéticos positivos. El resultado fue que la preferencia por el IV se mantuvo constante en todas las

condiciones, a pesar de que la manipulación de la duración de la sesión afectó de la manera esperada el peso de las palomas.

Los primeros tres experimentos reportados en el presente trabajo contrastaron las predicciones de los modelos presentados (teoría de utilidad escalar, AVH, RPE) por medio de un programa de reforzamiento análogo al forrajeo natural. El presupuesto energético fue manipulado de dos diferentes maneras: alterando la abundancia de las presas (manipulando el valor del programa de reforzamiento asociado a la búsqueda de presas) y alterando el tiempo de manejo, es decir el tiempo transcurrido entre la aceptación de la presa y su consumo (cambiando el valor de los programas de reforzamiento de la fase de manejo). De acuerdo a la RPE, es irrelevante la razón por la que un presupuesto energético negativo es alcanzado. Sin embargo, para el modelo de descuento hiperbólico presentado, incrementos en el tiempo de búsqueda e incrementos en la fase de manejo llevan a resultados opuestos.

EXPERIMENTO 1

El objetivo de este experimento es investigar si los sujetos tradicionalmente empleados en laboratorios de psicología operante son sensibles al riesgo de acuerdo a la RPE, o si un modelo de descuento temporal explica sus preferencias.

METODO.

SUJETOS.

Se usaron 4 palomas macho adultos (*Columba livia*), con un peso promedio de 402 g. Al inicio del experimento fueron privados de alimento hasta alcanzar el 80% de su peso en alimentación libre. A lo largo del experimento se mantuvo una economía cerrada. En sus jaulas habitación disponían de agua sin restricciones.

APARATOS.

Se emplearon 4 cámaras experimentales de 37cm de alto, 30 cm de ancho, y 35 cm de fondo. Tenían una rejilla de 5 cm de alto colocada en el piso de la caja. En la pared derecha de la cámara, a 21 cm del piso se encontraban tres teclas de respuesta de 2.7 cm de diámetro, y separadas por 7 cm. Dichas teclas podían ser iluminadas por luz roja, verde o

amarilla, producida por un foco de 2 w fijado detrás de cada tecla. Se requería una fuerza de aproximadamente .15 N para activarlas. El comedero, que contenía una mezcla de granos, estaba situado a 5.5 cm del piso y 10 cm debajo de la tecla central. Siempre que estuviera accesible el grano, el comedero se iluminaba por una luz blanca proveniente de 2 focos de 2 w. Una luz general de 2 w estaba encendida durante toda la sesión, con excepción de los periodos en los que estuviera accesible el reforzador. Cada cámara experimental estaba equipada con un extractor de aire que también servía como generador de ruido, para enmascarar el sonido proveniente del exterior.

Las cámaras experimentales se encontraban en un cuarto separado del equipo de control y registro. El control de los estímulos y el registro de las respuestas se realizaron con una computadora personal programada en lenguaje Med-Pc y conectada a una interfase Med-Pc.

PROCEDIMIENTO.

La figura 3 describe el procedimiento general usado en la presente serie de experimentos. La sesión comenzaba cuando la luz general y la tecla derecha se encendían con luz blanca. Esto daba inicio al periodo de búsqueda, en el cual estaba en operación un programa intervalo fijo, cuya duración fue una de las variables independientes. Una vez que el requerimiento de respuesta era satisfecho, iniciaba el periodo de elección, en el cual estaban encendidas dos teclas, la derecha con luz blanca, y la izquierda con luz roja o verde (Seleccionado cuasi aleatoriamente con reemplazo, con probabilidad .5); uno de estos dos colores estaba asociado a un programa de reforzamiento fijo, mientras que el otro estaba asociado a un programa de reforzamiento variable. Durante este periodo de elección, si el pichón completaba un programa Razón Fija 3 en la tecla derecha (búsqueda) o si no presentaba ninguna respuesta durante 120 segundos el periodo de búsqueda era reiniciado y la tecla izquierda se apagaba; esto se consideraba un rechazo de la opción presentada. Si el programa Razón Fija 3 era completado en la tecla izquierda, se iniciaba el periodo de manejo asociado con el estímulo presente y la tecla derecha era apagada; esto se

consideraba una aceptación de la opción presentada. Después del reforzador (3.5 segundos de acceso al comedero), el ciclo era repetido hasta que se cumpliera una duración de 1 hora

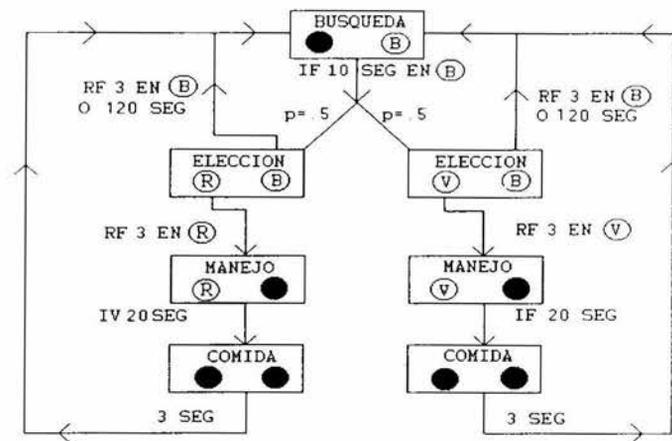


FIG. 3 Diagrama del procedimiento usado en el presente experimento. Los rectángulos indican los diferentes estados del programa y las flechas los requisitos para las transiciones. Los círculos indican las teclas y las letras los Colores correspondientes a cada estado (B:blanco; R: rojo; v: verde)

La variable dependiente de interés principal fue la probabilidad de aceptación del intervalo fijo. Cada sujeto corrió cinco condiciones. La condición considerada como línea base, fue la primera en presentarse a todos los sujetos y consistió en un periodo de búsqueda de 10 segundos, la opción constante fue un programa IF 20 s y la opción variable fue un programa IV 20 s. Una vez que se observó estabilidad en la probabilidad de aceptación del IF 20 s (la probabilidad de aceptación de la opción variable fue 1.0) los sujetos corrieron cuatro condiciones más. La tabla 1 describe cada una de las condiciones y especifica el orden de presentación de ellas para cada uno de los sujetos. Dos de estas condiciones resultaron en un incremento en el número de reforzadores posibles en la sesión, mientras que las otras 2 resultaron en una disminución de reforzadores. Cada una de estas condiciones estuvo en marcha por un mínimo de 10 sesiones y hasta que se observara estabilidad en los datos. Se corrió una sesión diaria durante los 7 días de la semana, aproximadamente a la misma hora en la tarde.

Tabla 1. ORDEN DE CONDICIONES PARA CADA SUJETO Y DESCRIPCION DE LAS MISMAS. El número entre paréntesis indica el número de sesiones corridas en cada condición y el número fuera del paréntesis el orden de presentación de esa condición

Sujeto	LINEA BASE	BUSQUEDA CORTA	BUSQUEDA LARGA	OPCIONES LARGAS	OPCIONES CORTAS
10	0(45)	1(29)	2(20)	3(10)	4(13)
17	0(60)	4(14)	3(10)	1(11)	2(11)
33	0(44)	2(10)	1(37)	4(10)	3(10)
54	0(76)	2(21)	3(19)	4(10)	1(10)
LINEA BASE BUSQUEDA 10 SEGUNDOS IV 20 vs IF 20					
BÚSQUEDA CORTA= BUSQUEDA 2 secs IV 20 secs FI 20 secs				Pres. energ. POSITIVO	
BUSQUEDA LARGA= BUSQUEDA 35 secs VI 20secs FI 20 secs				Pres.energ.NEGATIVO	
OPCIONES CORTAS = BUSQUEDA 10 secs VI 5secs FI 5 secs				Pres. energ.POSITIVO	
OPCIONES LARGAS = BUSQUEDA 10 secs VI 50secs FI 50 secs				Pres. energ.NEGATIVO	

RESULTADOS.

Todos los análisis estuvieron basados en las últimas 5 sesiones de cada condición. El primer análisis evaluó si los incrementos en el valor del programa IF asociado a la etapa de búsqueda afectó la probabilidad de aceptar la opción IF 20. En el panel izquierdo de la figura 4 se presenta el promedio de las últimas cinco sesiones de la probabilidad de aceptación del IF 20 como una función del valor del programa de búsqueda. Para cada uno de los sujetos, la probabilidad de aceptar el IF aumentó cuando el tiempo de búsqueda fue incrementado. El promedio de la probabilidad de aceptación del IF 20 fue .13 cuando el programa de búsqueda era IF 2, incrementó a .55 cuando el tiempo de búsqueda era IF 10, y a .82 con tiempo de búsqueda IF 35. Un análisis de varianza reveló un efecto significativo de la longitud del IF en la fase de búsqueda $F(2,4)=13.42$, $p<.05$. Ni el orden, ni la interacción entre orden y condición resultaron significativos.

En el panel derecho de la figura 4 se presenta la probabilidad de aceptación del intervalo fijo como una función del valor medio de los programas terminales. La probabilidad de aceptar el IF cuando el valor promedio de ambos programas era 5 seg (IF5 vs IV 5) fue .92; esta probabilidad disminuyó a .55 cuando el valor medio de los programas terminales era 20, y a .07 cuando el valor de medio de los programas era 50. Un

análisis de varianza reveló un efecto significativo de la condición $F(2,4) 48.51 p<.05$; ni el orden, ni la interacción orden-condición tuvieron un efecto significativo.

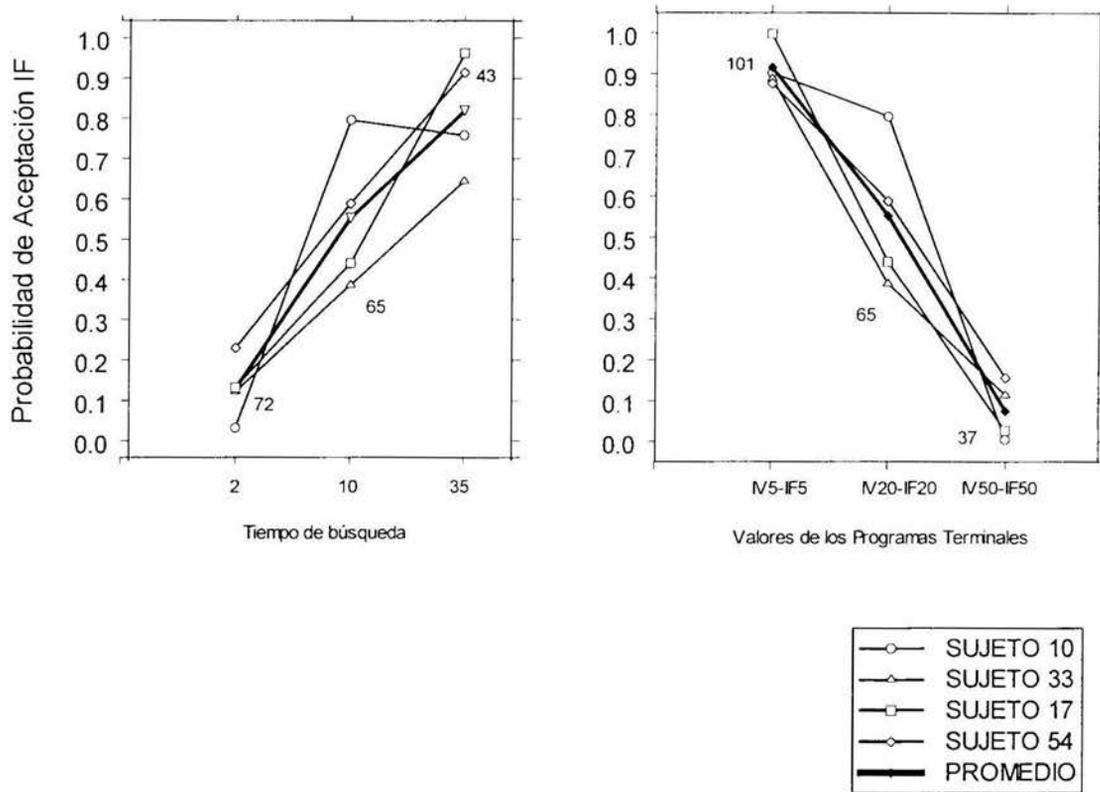


Fig. 4 el panel izquierdo describe la relación entre la probabilidad de aceptación del IF20 y el tiempo de búsqueda. El programa terminal alternativo era un IV 20. El panel derecho describe la relación entre la probabilidad de aceptación del IF x seg, ante manipulaciones del valor x. El tiempo de búsqueda se mantuvo constante en 10 seg, y el programa terminal alternativo era un iv x seg. Los números indican el promedio de reforzadores obtenido en cada condición.

Para la interpretación de estos resultados es indispensable saber si la disponibilidad de comida fue afectada exitosamente por las manipulaciones realizadas. El promedio del número de reforzadores obtenido en cada condición se muestra también en la figura 4 (72, 65, 43) y (100, 65, 37). Durante las condiciones consideradas presupuesto energético

negativo, el número de reforzadores obtenido fue mucho menor al obtenido en las condiciones consideradas presupuesto energético positivo.

Posterior a las condiciones descritas anteriormente, se corrió una condición adicional en la que las dos condiciones consideradas presupuesto energético positivo fueron alternadas diariamente durante 10 días. Esto con la idea de mantener constante el presupuesto energético y manipular únicamente las relaciones temporales entre tiempo de búsqueda y valor de las opciones. La figura 5 describe los resultados de esta condición.

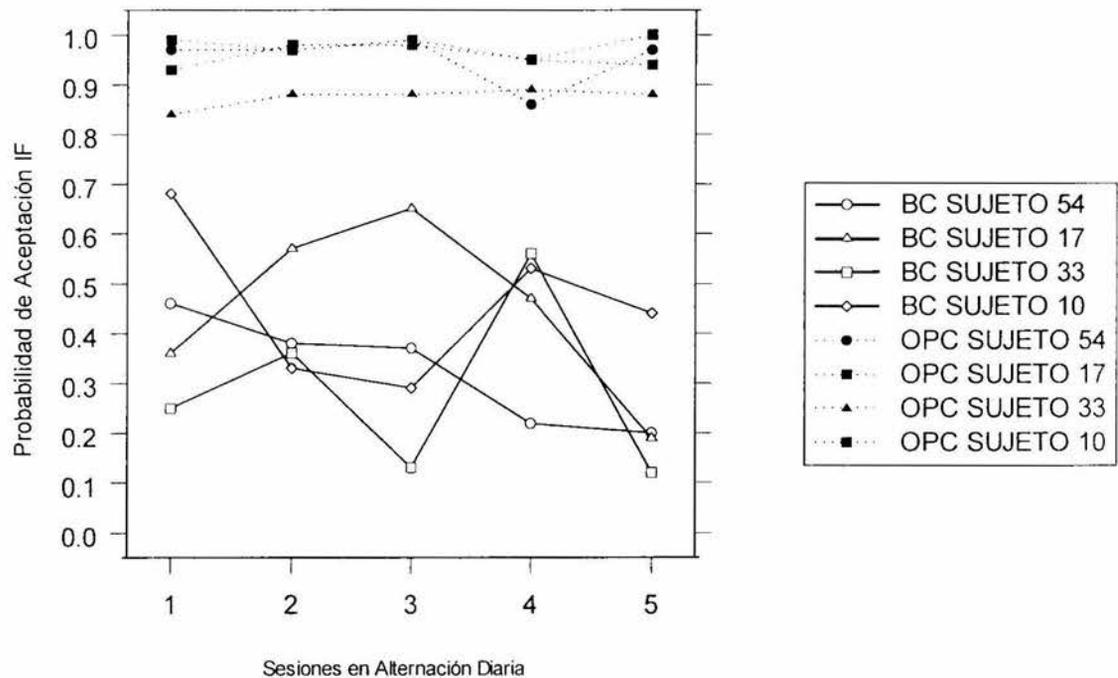


Fig 5 probabilidad de aceptación del IF durante la alternación diaria de las condiciones consideradas presupuesto energético positivo.
 BC = Búsqueda corta (2seg) programas terminales IF 20 vs IF 20.
 OPC= opciones cortas (tiempo de búsqueda 10 seg. Programas terminales IF5 vs. IV 5

Desde el primer día, y a lo largo de las 10 sesiones, los sujetos rechazaron la opción fija cuando el tiempo de búsqueda era corto, y la aceptaron cuando el valor de demora de ambas opciones era muy bajo. Este dato no puede ser explicado por la RPE, ya que el peso de los animales y el número de reforzadores obtenidos era muy parecido en estas condiciones.

Las diversas manipulaciones realizadas también tuvieron un efecto en el peso de los sujetos. La figura 6 muestra el efecto de las manipulaciones experimentales en el porcentaje del peso ad libitum de los sujetos; para cada uno de ellos, el porcentaje de peso fue mayor en las condiciones consideradas presupuesto energético positivo, que en aquellas consideradas presupuesto energético negativo.

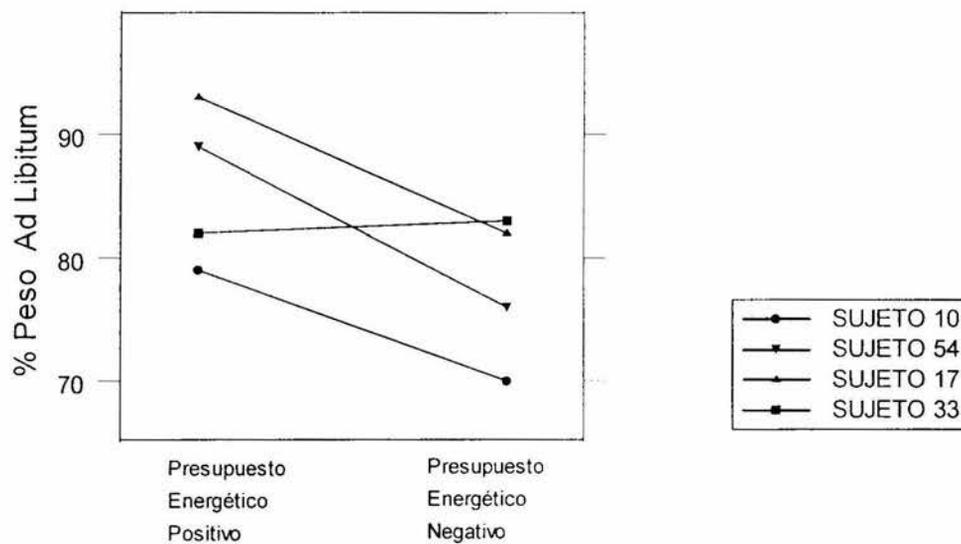


Fig 6 Porcentaje del peso corporal al final de las últimas 5 sesiones en las condiciones búsqueda corta y valores cortos (presupuesto energético positivo) y las condiciones búsqueda larga y valores largos (presupuesto energético negativo)

DISCUSIÓN

Como fue descrito en la introducción, la RPE requiere que en presupuestos energéticos negativos, sin importar como sean generados, la preferencia por la opción

variable aumente, lo cual, en el presente procedimiento se manifestaría en una disminución en la aceptabilidad del IF.

La manipulación de tiempo de búsqueda (fig 4) tuvo como resultado datos inconsistentes con la RPE, pues cuando el presupuesto energético se hizo más pobre (tiempo de búsqueda 35 seg) la aceptación del IF aumentó.

La manipulación experimental del valor de los programas terminales, provocó que cuando el presupuesto energético fue más pobre (IV50-IF50) la aceptación del IF disminuyera, lo cual es consistente con el aumento de la preferencia por la opción variable predicho por la RPE.

En concreto, los presentes resultados indican que cuando el presupuesto energético se manipula mediante la calidad de las presas, la RPE se cumple; sin embargo, cuando el presupuesto energético es manipulado mediante la abundancia de las presas, los resultados son inconsistentes con dicha regla.

La RPE no especifica porque la calidad de las presas debe ser más importante que la abundancia de las mismas, por lo que no puede explicar los presentes datos. Por otro lado, los resultados son consistentes con el modelo de adición de valor hiperbólico y con la teoría de la reducción de la demora, pues en cada una de las cuatro condiciones experimentales los resultados concuerdan cualitativamente con las predicciones. De esta manera, es evidente que a pesar de que ha sido postulado que “incrementar el valor de programas de intervalo lleva a un animal a condiciones de presupuesto energético negativo” (Hamm and Shettleworth, 1987, p377), la cantidad de comida disponible en la sesión no es el factor determinante de la preferencia de un organismo en situaciones de riesgo.

La conclusión a la que llevan los presentes resultados es que mediante el uso del programa de encuentros sucesivos, la preferencia por el riesgo será predominante. Sin embargo, puede ser disminuida por dos factores, aumentos en el tiempo de búsqueda, o disminuciones en el valor medio de las opciones disponibles. Así mismo, la preferencia por el riesgo será incrementada por disminuciones en el tiempo de búsqueda o por aumentos en el valor medio de las opciones disponibles. Cada uno de estos efectos es predicho

adecuadamente por el modelo de adición de valor hiperbólico y por la teoría de reducción de la demora, por lo que este tipo de modelos resultan ser más adecuados que la RPE para explicar la reacción ante el riesgo en el procedimiento de encuentros sucesivos.

Un potencial problema para la interpretación de los presentes resultados radica en la gran diferencia en el peso corporal (asociado a reservas energéticas) entre las palomas empleadas y los sujetos tradicionalmente empleados en pruebas de la RPE, que normalmente pesan alrededor de 20 gramos. Debido a ello, surge la necesidad de evaluar la generalidad de los presentes resultados empleando una especie con menor peso corporal. El experimento 2 aborda el problema planteado arriba empleando otra especie de palomas perteneciente a la misma familia, pero con un peso corporal considerablemente menor. Una comparación de la vida natural de las dos especies estudiadas nos muestra que las especies son sumamente parecidas. Ambas se alimentan de semillas en su mayor parte, aunque llegan a comer pequeñas cantidades de insectos; su longevidad es la misma, siendo el promedio de vida en cautiverio de 15 años. Su hábitat consiste principalmente de ciudades, zonas de cultivo y en menor medida bosques. Ambas especies son también parecidas en sus hábitos de reproducción, pues son monógamas y las parejas duran toda la vida; ambos padres cuidan del nido y contribuyen a la mayor parte de los aspectos reproductivos y de crianza, p.ej, ambos padres incuban los huevos. Evidencia adicional de la semejanza de las especies la encontramos en el hecho de que es común encontrar parvadas mixtas, lo cual indica que tanto su hábitat como sus hábitos alimenticios son similares. De esta manera, parece ser que con el uso de estas dos especies de la misma familia se cancela el efecto de una gran cantidad de variables acumuladas en la historia del linaje, y las diferencias en peso corporal pueden ser analizadas. Por otro lado, debe reconocerse que el peso corporal de los sujetos que participaron en los estudios cuyos resultados apoyan la RPE es considerablemente menor que el de los sujetos empleados en el siguiente experimento.

EXPERIMENTO 2

METODO.

SUJETOS.

Los sujetos fueron 4 palomas macho (*Streptopelia risoria*) con un peso promedio de 179 gr. Al inicio del experimento se les restringió el alimento hasta que alcanzaron el 80% de su peso en condiciones de alimentación libre. El experimento se llevo a cabo en una economía cerrada.

APARATOS.

Los mismos que en el experimento anterior, a excepción de que la distancia entre el piso de la caja y las teclas de respuesta fue disminuida a 10 cm con objeto de que pudieran ser alcanzadas por los sujetos, que tienen un tamaño considerablemente menor a las palomas empleadas tradicionalmente.

PROCEDIMIENTO.

El procedimiento experimental fue idéntico al empleado en el experimento anterior. La tabla 2 describe el orden en que las condiciones experimentales fueron presentadas para cada sujeto

Tabla 2. Orden de presentación de condiciones para cada sujeto en el experimento 2

Sujeto	LINEA BASE	BUSQUEDA CORTA	BUSQUEDA LARGA	OPCIONES LARGAS	OPCIONES CORTAS
96	0	1	2	4	3
100	0	3	2	1	4
97	0	2	3	4	1

RESULTADOS Y DISCUSIÓN.

El panel izquierdo de la fig 7 muestra el promedio de las últimas cinco sesiones de la probabilidad de aceptación del intervalo fijo como una función del valor del programa de búsqueda. La probabilidad de aceptar el IF aumentó cuando el tiempo de búsqueda fue incrementado a 35 segundos y disminuyó cuando el valor del programa de búsqueda fue disminuido a 2 segundos. Se realizó un análisis de varianza, en el cual el efecto de la

condición resultó significativo $F(2,2) = 97.19$ $p < .05$, mientras que el efecto del orden, y de la interacción orden-condición no resultaron significativos

El panel derecho de la fig 7 muestra la probabilidad de aceptación del intervalo fijo como una función del valor medio de los programas terminales. Al igual que en el experimento anterior, se observa claramente que cuando el valor medio de los programas terminales fue acortado la probabilidad de aceptar el IF incrementó. El análisis de varianza realizado mostró un efecto significativo de la condición $F(2,2) = 75.51$ $p < .05$

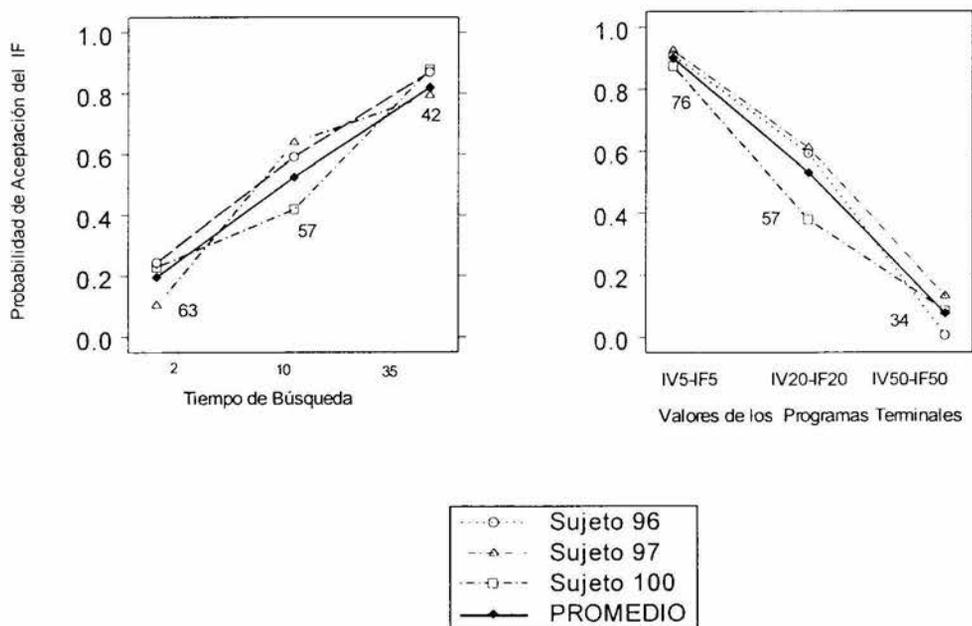


Fig 7 El panel izquierdo describe la relación entre la probabilidad de aceptación del IF 20 y el tiempo de búsqueda. El programa terminal alternativo era IV 20. El panel derecho describe la relación entre la probabilidad de aceptación del IF x seg, ante manipulaciones del valor x. El tiempo de búsqueda se mantuvo constante en 10 seg, y el programa terminal alternativo era un IV x seg. Los números indican el promedio de reforzadores obtenidos en cada condición.

Al comparar estos resultados con los de la fig 4 resulta evidente que el hecho de que los sujetos del experimento anterior fueran 125% más pesados, no provocó ningún cambio en la preferencia por el riesgo.

En la figura 8 se muestra una representación del peso de estos sujetos al final de las condiciones agrupadas de acuerdo al presupuesto energético. A pesar de que el porcentaje de peso en todas las condiciones fue mayor que en el experimento 1, para cada uno de los sujetos, el peso fue menor en las condiciones consideradas presupuesto energético negativo, lo que demuestra que de ser mantenidas las condiciones, los sujetos continuarían perdiendo peso, lo cual define un presupuesto energético negativo.

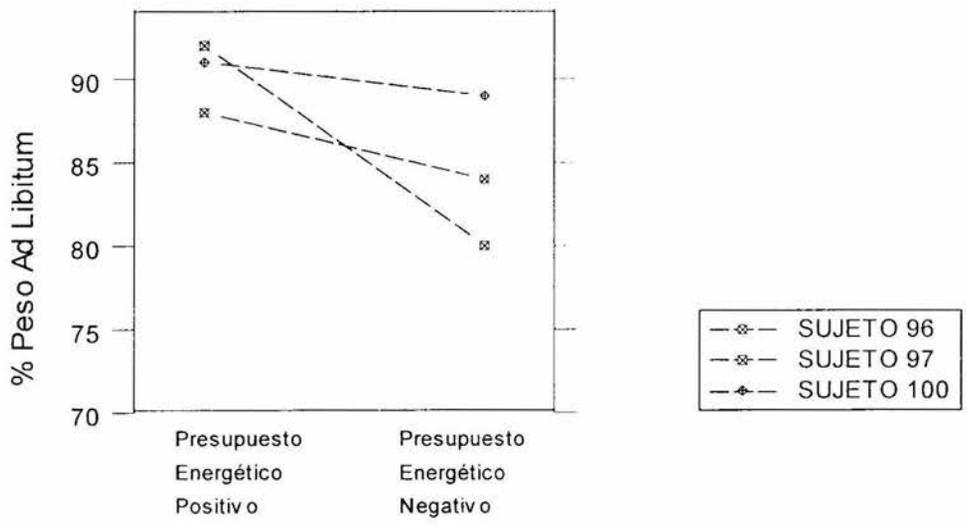


Fig 8 porcentaje del peso corporal al final de las últimas 5 sesiones en las condiciones búsqueda corta y valores cortos (presupuesto energético positivo) y las condiciones búsqueda larga y valores largos (presupuesto energético negativo)

EXPERIMENTO 3

Este experimento tuvo la intención de evaluar la RPE empleando cantidad de reforzamiento como la variable aleatoria.

METODO.

SUJETOS.

Se usaron 4 palomas (*Columba livia*) macho adultos. Al inicio del experimento fueron privados de alimento hasta alcanzar el 80% de su peso en alimentación libre. A lo largo del experimento se mantuvo una economía cerrada. En sus jaulas habitación disponían de agua sin restricciones.

PROCEDIMIENTO.

El procedimiento fue similar al empleado en los experimentos anteriores, a excepción de que ambas opciones terminales estuvieron asociadas a programas de reforzamiento Intervalo Fijo 20 seg. Una de ellas otorgaba 2 reforzadores con $p=1.0$, mientras que la otra otorgaba 1 reforzador con $p=.75$ y 5 reforzadores con $p=.25$

RESULTADOS.

Como puede ser apreciado en el panel izquierdo de la figura 9, los sujetos en general fueron insensibles a las manipulaciones experimentales, pues solamente uno de ellos disminuyó su aceptación de la opción riesgosa ante el tiempo de búsqueda que presumiblemente provocaría mayor rechazo. En el panel derecho de la fig 9 observamos que los sujetos también fueron prácticamente insensibles al valor de los programas terminales, y que ni siquiera el valor más alto provocó el rechazo de la opción riesgosa. El análisis de varianza realizado no mostró efectos significativos ni para la longitud del tiempo de búsqueda, ni para el valor de las opciones terminales.

Ante estos resultados, surgió la idea de que los sujetos no fueron capaces de detectar la diferencia entre las cantidades de reforzador entregadas. Para cancelar esta posibilidad, se puso en marcha una condición adicional en la que la única diferencia entre las dos opciones era la cantidad de alimento que otorgaban, sin riesgo de por medio.

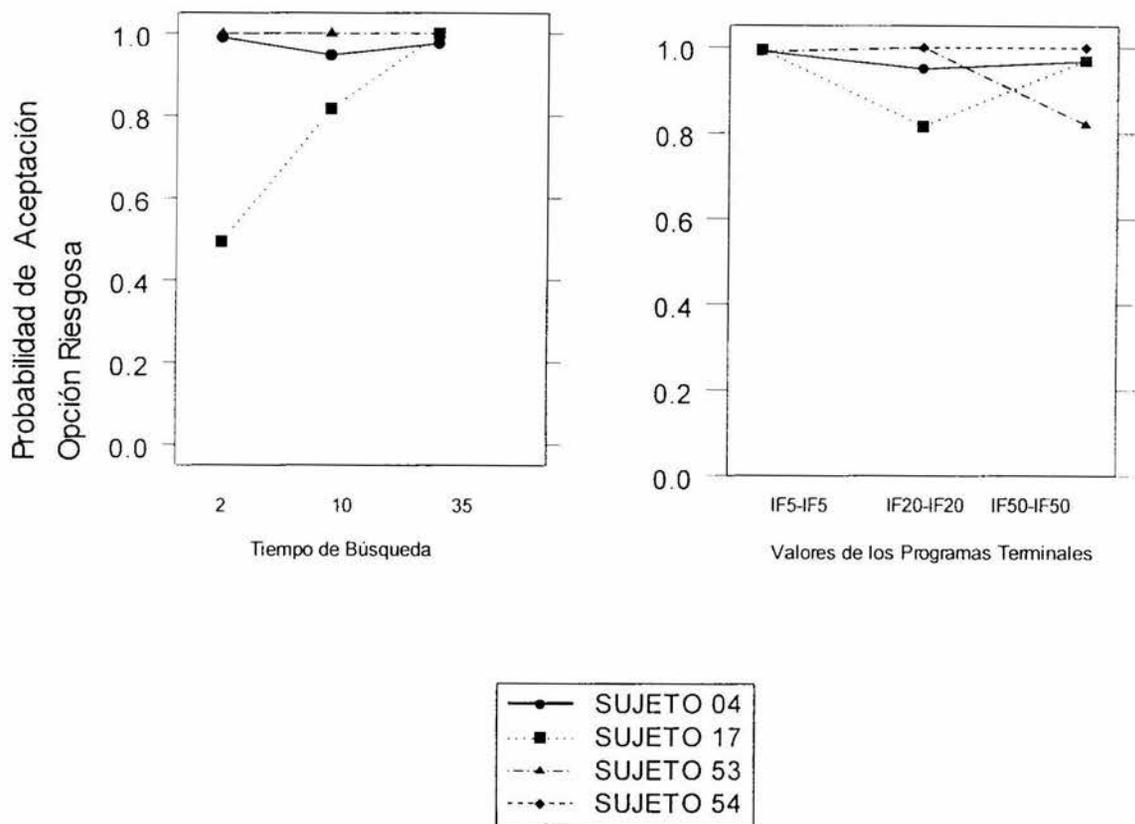


Fig 9 el panel izquierdo describe la relación entre la probabilidad de aceptación del IF 20 riesgoso y el tiempo de búsqueda; el programa terminal alternativo era un IF 20 sin riesgo. El panel derecho describe la relación entre la probabilidad de aceptación del IF x s riesgoso, ante manipulaciones del valor x; el tiempo de búsqueda se mantuvo constante en 10 s.; el programa terminal alternativo era un IF x s sin riesgo. Ver detalles en el texto

Es decir, una opción daba dos reforzadores con probabilidad 1.0, y la otra daba un solo reforzador con la misma probabilidad. Ante esta manipulación, cuyos datos se encuentran en la figura 10, los sujetos empezaron rápidamente a rechazar la opción que les daba únicamente un reforzador, lo cual demuestra que si fueron sensibles a diferentes

cantidades de reforzador, sugiriendo que los datos de la figura 9 se deben a que los sujetos fueron indiferentes al riesgo ante cantidades de alimento.

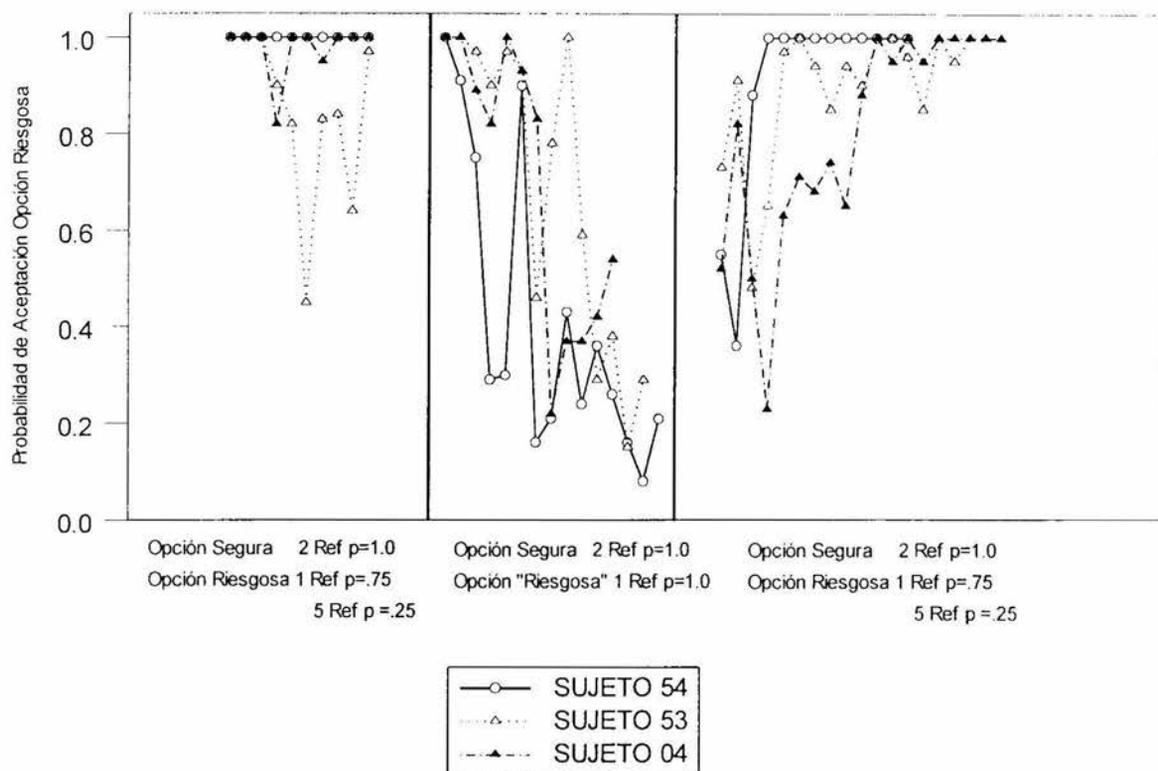


Fig 10. Probabilidad de aceptación de la opción riesgosa en la línea base del experimento 4 , y durante una condición control en la que la probabilidad (.25) de obtener 5 reforzadores fue eliminada de la situación; posteriormente se muestra un regreso a la línea base.

DISCUSIÓN GENERAL ELECCIÓN BAJO RIESGO

En una amplia revisión de la literatura sobre elección bajo riesgo realizada tanto en el área de ecología como en psicología operante (Kacelnik y Bateson, 1996) se llegó a las siguientes conclusiones:

1.- Cuando el riesgo se encuentra en la cantidad de alimento, los animales normalmente son ligeramente adversos al riesgo, aunque existen estudios que reportan indiferencia y otros que reportan propensión al riesgo. Existe gran debate en el papel que el presupuesto energético juega en dicha preferencia por el riesgo pues son pocos los estudios que reportan el cambio en preferencias predicho por la RPE.

2.- Cuando el riesgo se encuentra en la demora a la recompensa, los animales son invariablemente propensos al riesgo, y no existe evidencia de que el presupuesto energético afecte dicha propensión.

3.- Existen problemas que dificultan la interpretación de los resultados, pues hay muy pocos estudios que comparen las preferencias por el riesgo tanto por cantidades como por demoras con la misma especie, el mismo procedimiento y las mismas condiciones de presupuesto energético. Además, los estudios que involucran cantidades han sido llevados a cabo con especies de menor tamaño. La revisión referida sugería la necesidad de realizar un estudio que investigara la influencia del presupuesto energético en la preferencia por el riesgo ante demoras al reforzador.

Los experimentos reportados en este trabajo intentaron llenar estos vacíos, pues bajo el mismo procedimiento fueron investigadas la preferencia ante el riesgo por cantidades y por demoras. Por otro lado, el uso de dos especies de palomas cuyos pesos difieren en más de 125% hace menos probable que las discrepancias encontradas en la literatura se deban a el peso corporal de las diferentes especies empleadas.

Los datos de cada uno de los experimentos concuerdan en gran medida con la tendencia general mostrada por la literatura. En el tercer experimento, que involucró cantidades los sujetos fueron ligeramente adversos al riesgo, y el presupuesto energético no tuvo ningún impacto en dicha aversión. Los datos de los experimentos 1 y 2 indican una fuerte preferencia por el riesgo ante demoras al reforzador, y una nula influencia del presupuesto energético, a pesar de que fue empleada una especie con un peso corporal considerablemente menor.

Abarca y Fantino (1982), empleando el procedimiento de encuentros sucesivos, evaluaron el impacto del tiempo de búsqueda en la aceptación de un IV20 siendo la opción alternativa un IV 5. El resultado fue que conforme el tiempo de búsqueda incremento de 4 a 63 segundos, la aceptación del IV20 aumentó. Este resultado es esperado de acuerdo a la Teoría de la Reducción de la Demora (Fantino, 1969), que establece que la fuerza de un estímulo como reforzador condicionado es determinada por una comparación entre la

reducción en la demora al reforzador señalada por ese estímulo, y la demora al reforzador existente antes de la aparición del estímulo. La característica principal de esta teoría es que para determinar la fuerza reforzante de un estímulo no se toman en cuenta únicamente los eventos que ocurren en su presencia, sino que se enfatiza el contexto temporal que brindan los estímulos que lo preceden (para una revisión exhaustiva de la teoría y sus aplicaciones a diversas situaciones, ver Fantino, 1981). Esta teoría, sin embargo, toma en cuenta únicamente los valores de demora promedio, por lo que para los experimentos 1 y 2 hace las predicciones de indiferencia. El aspecto faltante en la teoría de la reducción de la demora para explicar estos resultados es la suposición de descuento hiperbólico.

Los resultados son consistentes con los de otros estudios que no han logrado encontrar un efecto del presupuesto energético sobre la preferencia por demoras variables. A pesar de que la probabilidad de aceptación del IF incrementó cuando se disminuyó el valor medio de los programas en los eslabones terminales, la opción IV nunca fue consistentemente rechazada, como es requerido por la RPE en presupuestos energéticos positivos.

Desde la propuesta inicial de la RPE, las manipulaciones del presupuesto energético han sido principalmente de dos tipos: a) alteraciones de los requerimientos energéticos de los organismos, por ejemplo, privándolos de comida (Croy y Hughes 1991; Caraco 1981, 1983), evaluándolos en ambientes más fríos (Caraco et al 1990, Ha 1991), ó eliminando las reservas de néctar del panal (Cartar y Dill, 1990, Cartar, 1991); y b) disminuyendo la energía disponible para el organismo, por ejemplo, disminuyendo el número de ensayos de elección (Hastarjo et al 1990), aumentando el intervalo entre ensayos (Barnard y Brown 1985), disminuyendo el volumen de néctar disponible o disminuyendo su concentración (Perez y Waddington 1996). Algunas de estas manipulaciones afectan la disponibilidad de las alternativas, mientras que otras afectan su calidad. En la literatura se ha asumido implícitamente que estas manipulaciones afectan el presupuesto energético de la misma manera. Sin embargo, los resultados de los experimentos 1 y 2 del presente

estudio, al igual que los de Goldshmidt y Fantino (2004) cuestionan la equivalencia de los procedimientos tradicionalmente empleados para alterar el presupuesto energético.

En varias ocasiones se ha sugerido que el tamaño del cuerpo es una variable que debe modular la influencia del presupuesto energético sobre la elección, ya que cuando la especie es pequeña, los requerimientos energéticos a corto plazo determinan la supervivencia (Caraco et al 1990), mientras que cuando la especie es más grande, el forrajeo sensible al riesgo pierde sus ventajas. Sin embargo, en los experimentos uno y dos no se encontró un impacto diferencial del presupuesto energético en dos especies de aves con una diferencia en su peso de más de 120%, lo cual cuestiona la relación entre peso corporal y reacción al riesgo.

Los resultados de los experimentos 1 y 2 son consistentes con el modelo AVH, ya que sus predicciones fueron confirmadas en cada una de las condiciones evaluadas. De acuerdo a dicho modelo, cuando el eslabón inicial es acortado, o los eslabones terminales alargados, la preferencia por la opción variable debe hacerse más extrema. Los presentes resultados demuestran que cuando el IF en la fase de búsqueda es corto, o los programas de la fase de manejo son largos, el IF es consistentemente rechazado. Cuando el IF de la fase de búsqueda es largo, o los programas en la fase de manejo son cortos, la preferencia va desapareciendo y se observa indiferencia, como es predicho por el modelo AVH. Los efectos de la manipulación del tiempo de búsqueda y de la duración de los eslabones terminales son predichos por la teoría de la reducción de la demora para elecciones no riesgosas, pero, dado que la teoría solamente toma en cuenta los valores promedio de los eslabones iniciales y terminales y no su variabilidad, no predice preferencia por opciones variables.

El modelo AVH y la teoría de la reducción de la demora comparten la suposición de que la preferencia depende de la ventaja relativa que es obtenida cuando se entra a un eslabón terminal (Mazur, 2003). Los resultados del presente estudio demuestran que dicha ventaja relativa tiene mayor importancia sobre la preferencia que la cantidad de comida disponible durante la sesión.

La teoría de utilidad escalar y el modelo de descuento hiperbólico presentados en la introducción (ecuaciones 4, 5,) no fueron diseñados para el procedimiento de encuentros sucesivos. Debido a ello, para conocer sus predicciones para las condiciones de los experimentos 1 y 2, se llevó a cabo el siguiente proceso:

a) Las opciones a elegir fueron un programa IF 5 , y un programa IV 5 conformado por demoras de 2 seg $p=0.3$, 4 seg $p=0.3$ y 8 seg $p=0.4$

b) La teoría de utilidad escalar supone que al tener experiencia con las opciones descritas los sujetos forman en su memoria distribuciones normales con la media experimentada y con un coeficiente de variación constante (.6) para todos los valores. Esto fue simulado para la opción fija mediante la generación de una distribución normal de 100,000 números aleatorios con media 5 y desviación estándar 3. La opción variable fue creada a partir de las siguientes distribuciones normales 1) 30,000 números aleatorios con media 2 y desviación estándar 1.2, 2) 30,000 números aleatorios con media 4 y desviación estándar 2.4, y 3) 40,000 números aleatorios con media 8 y desviación estándar 4.8; estas tres distribuciones fueron juntadas en una sola que fue considerada la opción variable.

c) la extensión del modelo al procedimiento de encuentros sucesivos requiere que los sujetos formen también una distribución normal del tiempo de búsqueda experimentado, lo que se simuló generando una distribución normal de 100 000 elementos con media 10 y desviación estándar 6.

d) Una vez generadas todas estas distribuciones, se pretendió simular la aceptación o el rechazo del IF por el sujeto. En caso de aceptarlo el animal obtendría alimento después de 5 segundos y en caso de rechazarlo, lo obtendría después de tiempo de búsqueda + elemento de la opción variable elegido, con probabilidad .5, ó tiempo de búsqueda + 5 segundos, con probabilidad .5.

Para calcular las predicciones del modelo se realizó lo siguiente: La demora esperada de aceptar la opción fija fue simplemente una muestra extraída de la distribución fija. La demora esperada de la distribución variable estuvo compuesta por la suma de una muestra extraída de la distribución de búsqueda más la muestra extraída de la opción

variable multiplicada por su probabilidad (.5), más una muestra extraída de la distribución de búsqueda más la muestra extraída de la opción fija multiplicada por su probabilidad (.5). Una vez hechos estos cálculos, simplemente se comparan las expectativas de demora de aceptar y de rechazar, y se elige la opción con la demora más corta. Este proceso se llevó a cabo 5000 veces para la obtención de cada punto de la fig 11.

e) Las diversas condiciones de los experimentos 1 y 2 fueron simuladas mediante la generación de los valores de tiempo de búsqueda y programas terminales adecuados. La figura 11 muestra los estimados de la probabilidad de aceptación del IF en las diversas condiciones de los experimentos 1 y 2, junto con los promedios obtenidos en dichos experimentos.

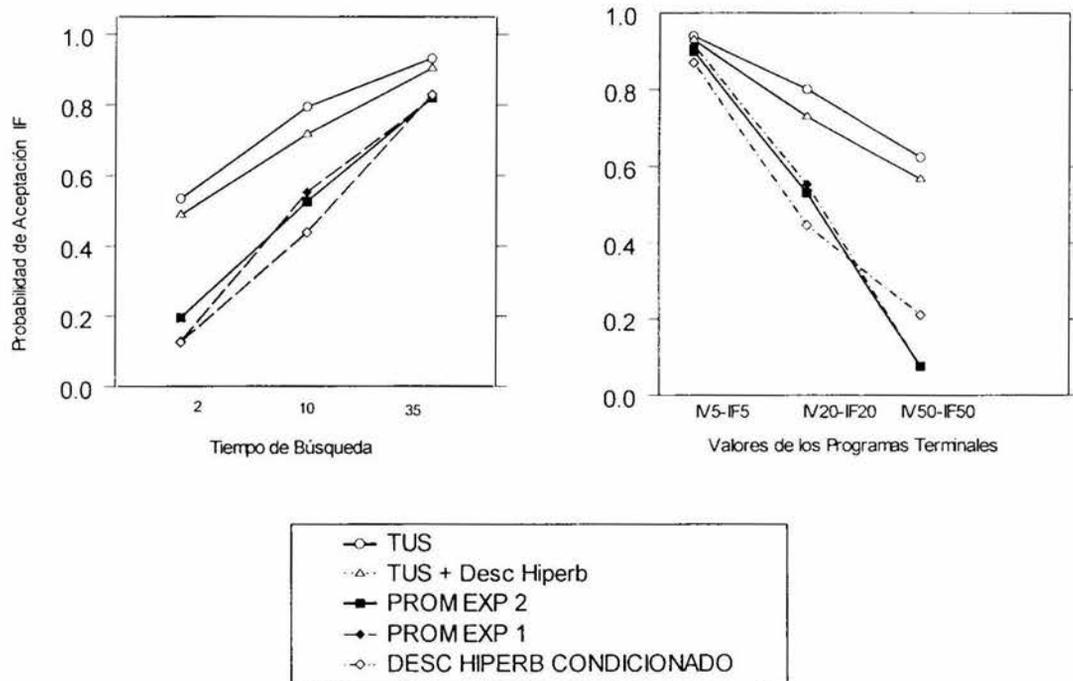


Fig. 11 Se muestran las predicciones de tres diferentes modelos para las diversas condiciones de los experimentos 1 y 2 y los datos obtenidos en dichos experimentos. Ver detalles en el texto.

Al igual que en las simulaciones llevadas a cabo por Kacelnik y Brito e Abreu (1998), en la figura 11 se aprecia que la Teoría de Utilidad Escalar (TUS) subestima la preferencia por la opción riesgosa, manifestada en una sobrepredicción de la aceptación del IF). Esto es evidente para cada una de las condiciones, pero es mucho más notorio para el tiempo de búsqueda 2 seg y programas terminales IV50-IF50. A pesar de este problema, puede considerarse que el modelo, a diferencia de la RPE, predice adecuadamente la dirección del cambio de preferencias, al igual que en los trabajos reportados por Kacelnik y Brito e Abreu (1998).

Una forma de integrar el modelo TUS con el de descuento hiperbólico es suponer que el proceso es el que TUS asume, pero considera en los cálculos no las demoras, sino los valores de cada una de las opciones, descontados como el modelo de descuento hiperbólico propone. Con esta nueva suposición se obtienen resultados similares a la versión anterior que también subestima la preferencia por la opción variable (TUS + Desc hiperbólico).

Una posibilidad para reconciliar los datos con los modelos presentados es asumir que el descuento hiperbólico es favorecido por la presencia de estímulos condicionados, y al faltar éstos, el impacto de la demora es notoriamente menor, lo cual se manifiesta en una menor sensibilidad a la demora de las opciones que no están señaladas por algún estímulo presente. La línea señalada descuento hiperbólico condicionado fue obtenida bajo esta suposición, tomando como valor de sensibilidad a la demora en ausencia de estímulos condicionados 0.5. Es claramente observado que, a diferencia de los modelos TUS, y TUS+ Descuento hiperbólico, los datos de la simulación concuerdan en gran medida con los de los datos de los experimentos 1 y 2.

Los modelos clásicos de forrajeo óptimo suponen que los animales son indiferentes ante dos opciones que le brindan la misma cantidad de reforzamiento, siempre y cuando la tasa de reforzamiento a largo plazo sea la misma. Los datos de los experimentos 1 y 2 demuestran que las palomas no son indiferentes, y que su preferencia puede ser explicada por la suposición que la relación entre el valor de un reforzador y la demora con la que se obtiene esta descrita por una curva hiperbólica. Otra situación de elección en la que los

modelos clásicos de forrajeo óptimo predicen indiferencia es la que se genera cuando los animales eligen entre secuencias de presas que difieren en el tiempo entre capturas. Sin importar si el tiempo entre capturas es cada vez menor, o cada vez mayor, cuando dos secuencias tienen el mismo número total de presas y el mismo tiempo total en obtenerlas, los animales no deberían mostrar preferencia alguna. Para los modelos que asumen descuento temporal, el arreglo temporal entre presas es determinante de la preferencia. La preferencia por resultados inmediatos, implícita en los modelos de descuento temporal, da origen a la idea de que si en lugar de elegir entre reforzadores únicos, estos se agrupan en secuencias, las secuencias que cuenten con las demoras más pequeñas al principio serán preferidas a aquellas que tengan las demoras más pequeñas al final; es decir, si dos secuencias comparten los mismos elementos, pero en orden diferente, las que van empeorando deben ser preferidas sobre las que van mejorando. Esta hipótesis contrasta drásticamente con lo que los seres humanos hacen en situaciones hipotéticas, pues cuando tienen la opción de elegir entre secuencias que mejoran y secuencias que empeoran, muestran una fuerte preferencia por las secuencias que mejoran (Loewenstein y Prelec, 1993).

De esta manera, el estudio de la elección entre secuencias de reforzadores brinda una posibilidad más de evaluar la relevancia del descuento temporal en la conducta de elección. El siguiente experimento fue diseñado para distinguir entre las 3 hipótesis planteadas.

EXPERIMENTO 4

METODO

SUJETOS.

Se usaron 4 palomas macho adultos (*Columa livia*); al inicio del experimento fueron privados de alimento hasta alcanzar el 80% de su peso en alimentación libre. A lo largo del experimento se mantuvo una economía cerrada. En sus jaulas habitación disponían de agua sin restricciones.

PROCEDIMIENTO.

Se empleó el procedimiento de encuentros sucesivos descrito anteriormente. El programa fue modificado de tal manera que una vez que un programa terminal era aceptado, se recibiría en lugar de un reforzador, una secuencia de ellos agrupados en orden de menor demora al reforzador a mayor para una de las opciones, y en el orden inverso para la otra. Los valores de demoras constituyentes de cada secuencia y la descripción de cada condición se encuentran en la tabla 3.

Tabla 3. Descripción de condiciones para el experimento sobre secuencias

TIEMPO DE BUSQUEDA	COMPONENTES DE LA SECUENCIA QUE MEJORA	Valor relativo predicho	Probabilidad de aceptación observada	COMPONENTES DE LA SECUENCIA QUE EMPEORA	COMPONENTE INICIAL COMÚN
2 seg	30.6, 13.5, 6.3, 2.4	.30	.011	2.4, 6.3, 13.5, 30.6	NO
10 seg	30.6, 13.5, 6.3, 2.4	.43	.235	2.4, 6.3, 13.5, 30.6	NO
35 seg	30.6, 13.5, 6.3, 2.4	.59	.75	2.4, 6.3, 13.5, 30.6	NO
2 seg	.8, 30.6, 13.5, 6.3, 2.4	.59	.906	.8, 2.4, 6.3, 13.5, 30.6	SI
10 seg	12, 30.6, 13.5, 6.3, 2.4	.54	.77	12, 2.4, 6.3, 13.5, 30.6	SI
10 seg	.8, 30.6, 13.5, 6.3, 2.4	.76	.94	.8, 2.4, 6.3, 13.5, 30.6	SI

RESULTADOS Y DISCUSIÓN.

La figura 12 muestra la probabilidad de aceptación de la secuencia que mejora ante manipulaciones al tiempo de búsqueda. Cuando el tiempo de búsqueda era muy corto, esta opción era rechazada prácticamente siempre, y su aceptación fue aumentando conforme el tiempo de búsqueda incrementaba. Este resultado muestra que la accesibilidad de las diferentes opciones impacta su probabilidad de aceptación, sin importar si la diferencia entre las opciones es la demora al reforzador (p.ej, IV 5 s vs IV 20 s; Abarca y Fantino, 1982), su variabilidad (p.ej. IV20 vs IF20; Goldshmidt y Fantino, 2004; exps 1 y 2 del presente trabajo), o el orden temporal entre los componentes de secuencias de reforzadores.

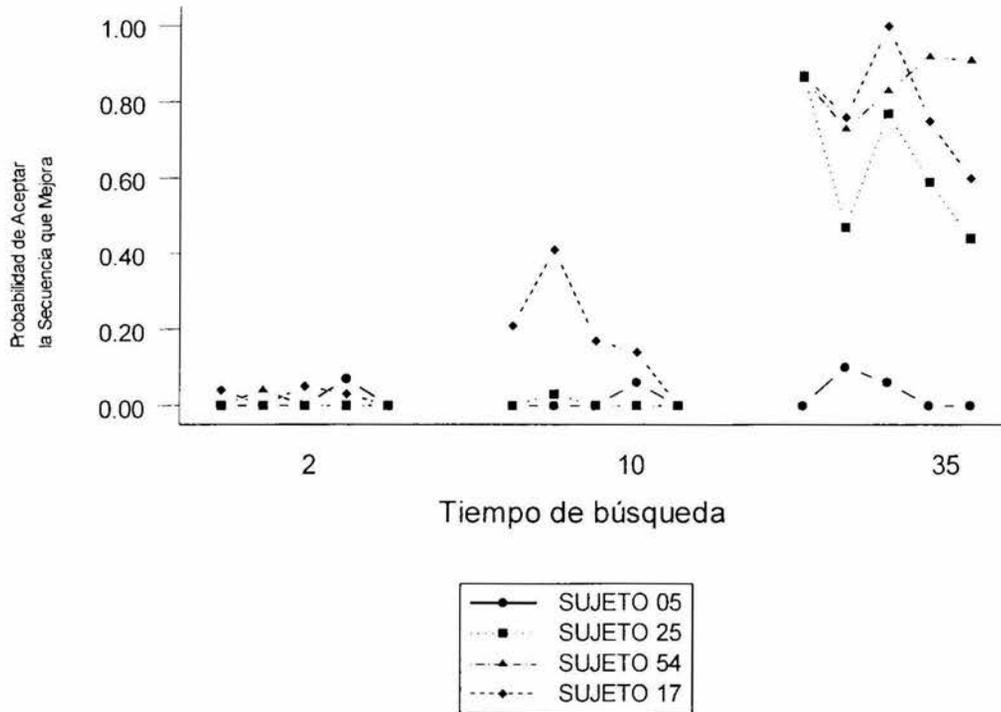


Fig 12 Se muestra, para cada sujeto, la probabilidad de aceptar la secuencia que mejora durante los últimos 5 días de cada condición ante manipulaciones en el tiempo de búsqueda. La secuencia que mejora estaba compuesta de los siguientes intervalos entre reforzadores (segundos): 30.6, 13.5, 6.3, 2.4, mientras que la secuencia que empeora tenía los mismos componentes, pero en orden inverso: 2.4, 6.3, 13.5, 30.6.

De acuerdo a los modelos de descuento temporal, los eventos que ocurren muy próximos a la elección tienen un impacto mayor en la preferencia que los eventos que ocurren demorados. De esta manera, igualar las secuencias que empeoran y mejoran en su primer elemento, debería disminuir las diferencias de valor entre ellas. La figura 13 muestra que cuando las secuencias comparten un elemento idéntico al principio de ellas, la aceptación de la secuencia que mejora aumenta notoriamente. Este efecto fue encontrado en dos diferentes condiciones: tiempo de búsqueda 2 s (panel izquierdo) y 10 s (panel derecho).

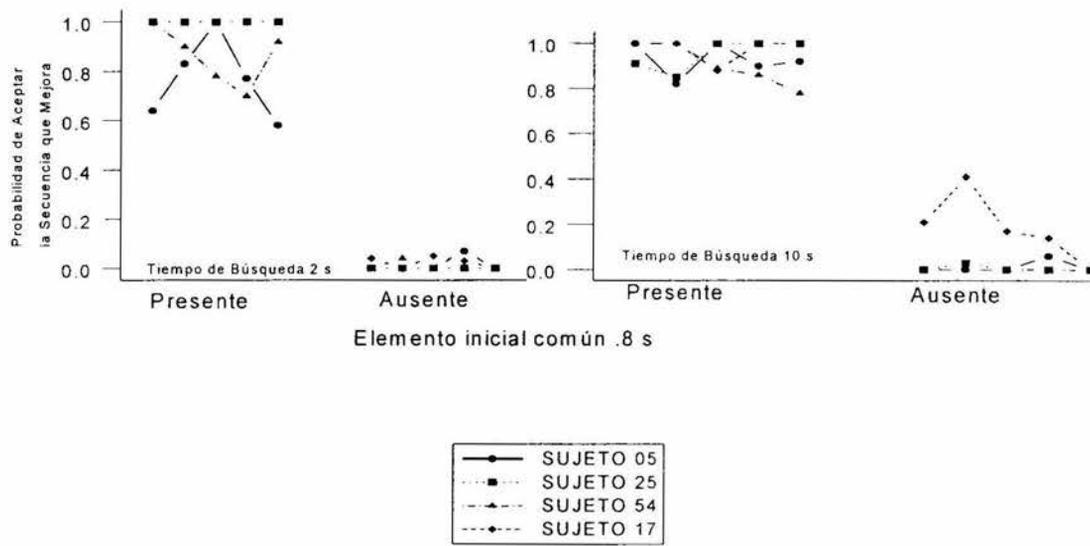


Fig 13 Se muestra, para cada sujeto, la probabilidad de aceptar la secuencia que mejora durante los últimos 5 días de cada condición ante manipulaciones en la presencia de un elemento común a ambas opciones. El panel izquierdo muestra los datos de la condición con tiempo de búsqueda 2 s. El panel derecho muestra los datos de la condición con tiempo de búsqueda 10 s. La secuencia que mejora estaba compuesta de los siguientes intervalos entre reforzadores (segundos): .8, 30.6, 13.5, 6.3, 2.4, mientras que la secuencia que empeora tenía los mismos componentes, pero en orden inverso: .8, 2.4, 6.3, 13.5, 30.6.

Por último, el efecto sobre la preferencia del elemento común a ambas opciones debería ser mayor entre más próximo a la elección se encuentre. La figura 14 muestra que cuando el elemento inicial fue cambiado de .8 a 12 segundos, la secuencia que mejora comenzó a ser rechazada, lo cual concuerda con las predicciones de los modelos de descuento temporal hiperbólicos.

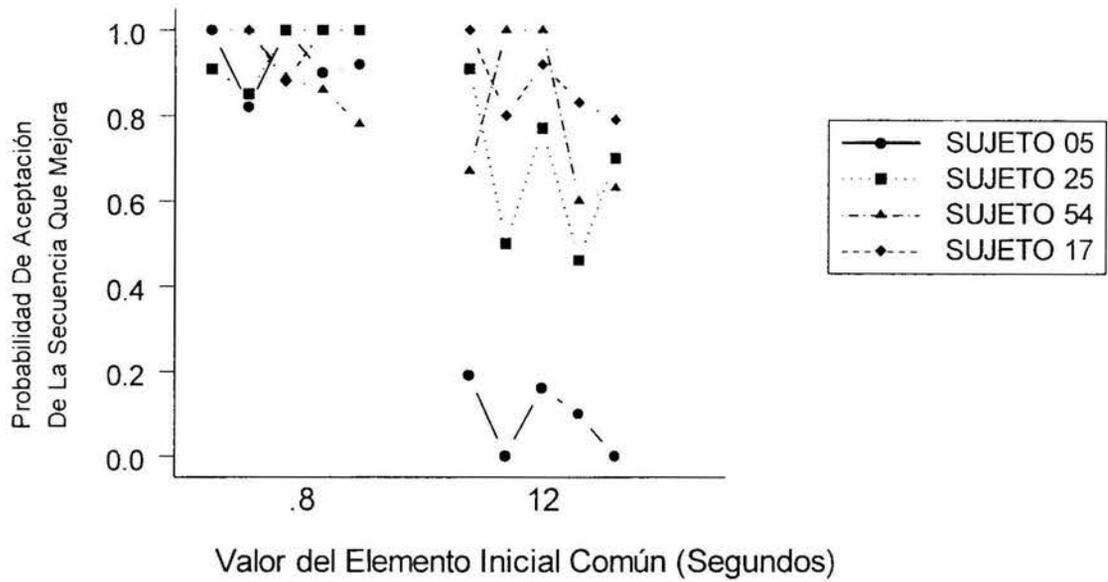


Fig 14 Se muestra, para cada sujeto, la probabilidad de aceptar la secuencia que mejora durante los últimos 5 días de cada condición ante manipulaciones en valor del elemento inicial común a ambas secuencias. La secuencia que mejora estaba compuesta de los siguientes intervalos entre reforzadores (segundos): 30.6, 13.5, 6.3, 2.4, mientras que la secuencia que empeora tenía los mismos componentes, pero en orden inverso: 2.4, 6.3, 13.5, 30.6. Estos valores estuvieron anteceditos por un intervalo entre reforzadores de .8 segundos (panel izquierdo) o de 12 segundos (panel derecho)

CONCLUSION

Los modelos de descuento temporal hiperbólico, desde su formulación, han impactado enormemente el estudio de la elección. Diversas conductas de importancia social como las adicciones, el escaso ahorro, la falta de ejercicio, el exceso de consumo de comida no saludable, por citar solo algunos ejemplos, son actualmente entendidos como problemas de impulsividad, es decir de sensibilidad exagerada a recompensas inmediatas e insensibilidad a recompensas demoradas, sin importar que estas últimas sean notoriamente mayores. Los modelos de descuento temporal hiperbólicos son los únicos capaces de explicar satisfactoriamente la reversión de preferencias que tan comúnmente ocurre cuando se elige entre recompensas pequeñas inmediatas y grandes demoradas, e incluso han tenido un gran impacto en otras disciplinas; por ejemplo, en economía, se encuentra apoyo cada vez más fuerte a la idea de que los bienes demorados pierden valor de acuerdo a una función hiperbólica y no a una función exponencial, como tradicionalmente se había asumido (Laibson y Harris, 2001).

En la presente serie de experimentos encontramos que los modelos de elección basados en descuento temporal hiperbólico son capaces de explicar adecuadamente la preferencia en otras situaciones de elección que no han sido totalmente exploradas. En particular, dichos modelos explican de manera satisfactoria la preferencia por demoras al reforzador variables versus fijas, la disminución de dicha preferencia conforme el eslabón inicial se hace más grande, y el aumento de la preferencia cuando los eslabones terminales son incrementados. Cuando los sujetos eligen entre secuencias de reforzadores, los modelos de descuento temporal hiperbólicos son capaces de explicar la preferencia por secuencias que empeoran, así como la disminución de dicha preferencia cuando el eslabón inicial se hace más grande o cuando las secuencias comparten un elemento inicial común. Estos resultados añaden evidencia acerca de la importancia que el descuento temporal hiperbólico tiene sobre la conducta de elección y sugieren la relevancia de continuar investigando su impacto en otras situaciones de elección.

REFERENCIAS

- Abarca, N., Fantino, E. (1982). Choice and foraging. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 38, 117-123.
- Abarca, N., Fantino, E., Ito, M. (1985). Percentage reward in an operant analogue to foraging. *Animal Behavior*, 33, 1096-1101.
- Banschbach, V.S., Waddington, K.D. (1994). Risk-sensitivity in honey-bees--no consensus among individual and no effect of colony honey stores. *Animal Behaviour*, 47, 933-941.
- Barnard, C.J., Brown, C.A.J. (1985). Risk sensitive foraging in common shrews (*Sorex Araneus L.*). *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 16, 161-164.
- Battalio, R.C., Kagel, J.H., McDonald, D.N. (1985). Animals choices over uncertain outcomes: Some initial experimental results. *American Economic Review*, 75, 597-613.
- Baum, W. M. (1982). Choice, changeover, and travel. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 38, 35-49.
- Baum, W.M. (1987). Random and Systematic Foraging, Experimental Studies of Depletion and Schedules of Reinforcement. In A.C. Kamil., J.R.Krebs y H.R. Pulliam (Eds), *Foraging Behavior* (pp 587-607) Plenum Press, New York.
- Bautista, L.M., Martin, B., Martínez, L., Mayo, C. (2001) Risk-sensitive foraging in coal tits. *Behaviour*, 138 (1), 69-83.
- Brito e Abreu, F., Kacelnik, A. (1999). Energy budgets and risk-sensitive foraging in starlings. *Behavioral Ecology*, 10, 338-345.
- Caraco, T. (1980). On Foraging time allocation in a stochastic environment. *Ecology* 61, 119-128.
- Caraco, T. (1981). Energy budgets, risk and foraging preferences in dark-eyed juncos. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 8, 213-217.
- Caraco, T.(1982). Aspects of risk aversion in foraging white crowned sparrows. *Animal Behaviour*, 30, 719-727.

Caraco, T. (1983). White crowned sparrows (*Zonotrichia leucophris*) foraging preferences in a risky environment. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 12, 63-69.

Caraco, T., Blanckenhorn, W.U., Gregory, G.M., Newman, J.A., Recer, G.M., Zwicker, S.M. (1990). Risk-sensitivity: Ambient temperature affects foraging choice. *Animal Behaviour*, 39, 338-345.

Caraco, T., Martindale, S., Whittam, T. (1980). An empirical demonstration of risk-sensitive foraging preferences. *Animal behaviour*, 28, 820-830.

Cartar, R.W. (1991). A test of risk sensitive foraging in bumble bees. *Ecology*, 72, 888-895.

Cartar, R.W., Dill, L.M. (1990). Why are bumble bees risk sensitive foragers? *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 26, 121-127.

Case, D. A., Nichols, P., Fantino, E. (1995). Pigeon's preferences for variable interval schedules of reinforcement under widely varied water budgets. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 64, 299-311.

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

Charnov, E.L. (1976). Optimal foraging: attack strategy of a mantid. *American Naturalist*, 110, 141-151.

Chung, S.H., Herrnstein, R.J. (1967). Choice and delay of reinforcement. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 10, 67-74.

Croy, M.I., Hughes, R.N. (1991). Effects of food supply, hunger, danger and competition on choice of foraging location by the fifteen spined stickleback, *Spinachia Spinachia L.* *Animal Behaviour*, 42, 131-139.

Davison, M.C. (1969). Preference for mixed interval versus fixed interval schedules. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 12, 247-252.

Davison, M.C. (1972). Preference for mixed interval versus fixed interval schedules: number of component intervals. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 17, 169-176.

Fantino, E. (1967). Preference for mixed- versus fixed-ratio schedules. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 10,35-43.

Fantino, E. (1969). Choice and rate of reinforcement. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 12,723-730.

Fantino, E. (1981). Contiguity, Response Strength, and the Delay-reduction Hypothesis. En P.Harzem y M.H. Zeiler (Eds). Predictability, Correlation and Contiguity (pp169-201) John Wiley and Sons Ltd.

Fantino, E., Abarca, N. (1985). Choice, optimal foraging and the delay-reduction hypothesis. *The Behavioural and Brain Sciences*, 8, 315-362.

Fantino, E., Abarca, N., Ito, M. (1987). Choice and Optimal Foraging: Tests of the Delay-Reduction Hypothesis and the Optimal-Diet Model. En M.L.Commons, A. Kacelnik, y S. Shettleworth. (Eds.) *Quantitative Analyses of behavior: Vol 6 Foraging*. (pp 181-207). Lawrence Erlbaum Associates. New Jersey.

Fantino, E., Abarca, N., Dunn, R. (1987). The Delay-Reduction Hypothesis: Extensions to Foraging and Three-Alternative choice. In M.L.Commons, J.E. Mazur, J.A. Nevin, y H.Rachlin. (Eds.) *Quantitative Analyses of behavior: Vol 5 The Effect of Delay and of Intervening Events on Reonforcement value*. (pp 181-207). Lawrence Erlbaum Associates. New Jersey.

Fantino, E., Case, D. A. (1983). Human observing: Maintained by stimuli correlated with reinforcement but not extinction. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 40,193-210.

Ferster, C.S., Skinner, B.F. (1957). Schedules of Reinforcement. Nueva York: Appleton-Century-Crofts.

Goldshmidt, J. N., Fantino, E. (2000). Differences, not ratios, control choice in an experimental analogue to foraging. *Psychological Science*, 11(3), 229-233.

Goldshmidt, J. N., Fantino, E. (2004). Economic Context and pigeons' risk-taking: an integrative approach. *Behavioural Processes*, 65(2), 133-154.

Ha,J.C., Lehner, P.N., Farley, S.D. (1990). Risk-prone foraging behaviour in captive grey jays *Perisoreus canadensis*. *Animal Behaviour*, 39, 91-96.

Hastajarjo, T., Silberberg, A., Hursh, S.R. (1990). Risky choice as a function of amount and variance in food supply. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 53, 155-161.

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

Hanson, J. (1987). Tests of Optimal Foraging Using an Operant Analogue. In En A.C. Kamil., J.R.Krebs & H.R. Pulliam (Eds), *Foraging Behavior* (pp 335-362) Plenum Press, New York.

Herrnstein , R.J. (1961). Relative and absolute strength of response as a function of frequency of reinforcement. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 4,267-272.

Herrnstein, R.J. (1964a). Secondary reinforcement and rate of primary reinforcement. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 7,27-36.

Herrnstein, R.J. (1964b). Aperiodicity as a factor in choice. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 7,179-182.

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

Hughes, R.N. (1979). Optimal diets under the energy maximization premise: The effects of recognition time and learning. *American Naturalist*, 113, 209-221.

Hursh, S.R. (1980). Economic concepts for the analysis of behavior. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 34,219-238.

Ito, M., Fantino, E. (1986). Choice, foraging and reinforcer duration. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 46, 93-103.

Kacelnik, A., Brito e Abreu, F. (1998). Risky choice and Weber's Law. *Journal of Theoretical Biology*, 194, 289-298.

Kacelnik, A., Bateson, M. (1996). Risky theories--The Effects of Variance on Foraging decisions. *American Zoologist*, 36, 402-434.

Kagel, H., Battalio, R.C., Green, L. (1995). *Economic choice theory: An Experimental Analysis of Animal Behavior*. Cambridge University Press. N.Y.

Kagel, H., Green, L., Caraco, T. (1986). When foragers discount the future: constraint or adaptation?. *Animal Behaviour*, 34, 271-283.

Kagel, H., McDonald, D.N., Battalio, R.C., White, S., Green, L., (1986). Risk aversion in rats (*Rattus Norvegicus*) under varying levels of resource availability. *Journal of Comparative Psychology*, 100, 95-100.

Kamil, A.C., Sargent, T.D. (1981). *Foraging Behavior: Ecological, Ethological, and Psychological Approaches*. Garland, New York, New York, USA.

Kamil, A.C., Krebs, J.R., Pulliam, H.R. (1987). *Foraging Behavior*. Plenum Press: New York. Killeen, P. (1968). On the measurement of reinforcement frequency in the study of preference. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 11, 263-269.

Krebs, J.R., Erichsen, J.T., Webber, J.I., Charnov, E.L. (1976). Optimal prey selection in the great tit (*Parus major*). *Animal behaviour*, 25, 30-38.

Krebs, J.R., Kacelnik, A., Taylor, P. (1978). Test of optimal sampling by foraging great tits. *Nature*, 275, 27-31.

Laibson, D., Harris, C. (2001) Dynamic choices of hyperbolic consumers. *Econometrica*, 69 (4), 935-957

Lawes, M.J., Perrin, M.R. (1995). Risk-sensitive foraging behaviour of the round-eared elephant shrew (*Macroscelides proboscideus*). *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 37, 31-37.

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

Loewenstein, G., Prelec, D. (1993). Preferences for sequences of outcomes. *Psychological Review*, 1, 91-108.

Navarick, D.J., Fantino, E. (1976). Self-control and general models of choice. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behaviour Processes*, 2, 75-87.

Mazur, J.E. (1984). Test of an equivalence rule for fixed and variable reinforcer delays. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 10, 426-436.

Mazur, J. E. (2003). Effects of free-food deliveries and delays on choice under concurrent-chains schedules. *Behavioural Processes*, 64, 251-260.

Myerson, J., Green, L. (1995). Discounting of delayed rewards: Models of individual choice. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 64, 263-276.

Orduña, V. (2000) Evaluación de la regla del presupuesto energético en pichones. Tesis de Maestría. Facultad de Psicología, UNAM.

Perez, S.M., Waddington, K.D. (1996). Carpenter bee (*Xilocopa micans*) risk-indifference and a review of nectarivore risk-sensitivity studies. *American Zoologist*, 36, 435-446.

Real, L., Caraco, T. (1986). Risk and foraging in stochastic environments. *Annual Review of Ecology and Systemics*, 17, 371-390.

Rabin, M., Thaler, R. H. (2001). Risk Aversion. *Journal of Economic Perspectives*, 15(1), 219-232.

Rider, P. (1983). Preference for mixed versus constant delays of reinforcement: Effect of probability of the short, mixed delay. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 39, 257-266.

Roof, J. 2001. "Columba livia", Animal Diversity Web. Visitada junio 09, 2004
http://animaldiversity.ummz.umich.edu/site/accounts/information/Columba_livia.html.

Schoener, T.W. (1987). A Brief History of Optimal Foraging Ecology. In A.C. Kamil., J.R.Krebs & H.R. Pulliam (Eds), *Foraging Behavior* (pp 5-67) Plenum Press, New York.

Spetch, M. L., Dunn, R. (1987). Choice between reliable and unreliable outcomes: Mixed percentage-reinforcement in concurrent chains. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 47, 57-72.

Staddon, J.E.R., Reid, A.K. (1987). Adaptation to reward. In A.C. Kamil, J.R. Krebs & H.R. Pulliam (Eds), *Foraging Behavior* (pp 497-523). Plenum Press, New York.

Stephens, D.W., Charnov, E.L. (1982). Optimal foraging: Some simple stochastic models. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 10, 251-263.

Stephens, D.W., Krebs, J.R. (1986). *Foraging theory*. Princeton, NJ: Princeton University Press.

Stephens, D.W., Paton, S.R. (1986). How constant is the constant of risk aversion? *Animal Behaviour*, 34, 1659-1667.

Williams, W.A., Fantino, E. (1994). Delay-Reduction and optimal foraging: Variable-ratio search in a foraging analogue. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 61, 465-477.

Williams, W.A., Fantino, E. (1996). Response-dependent prechoice effects on foraging -related choice. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 65, 619-641.

Zabludoff, S.D., Wecker, J., Caraco, T. (1988). Foraging choice in laboratory rats: Constant vs variable delay. *Behavioural Processes*, 16, 95-110.



Energy budget versus temporal discounting as determinants of preference in risky choice

Vladimir Orduña*, Arturo Bouzas

Facultad de Psicología, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F. 04510, Mexico

Received 11 November 2003; received in revised form 9 March 2004; accepted 19 March 2004

Abstract

Four pigeons and three ringneck doves responded on an operant simulation of natural foraging. After satisfying a schedule of reinforcement associated with search time, subjects could “accept” or “reject” another schedule of reinforcement associated with handling time. Two schedules of reinforcement were available, a variable interval, and a fixed interval with the same mean value. Food available in the session (a variable related to the energy budget) was manipulated in the different conditions either by increases of the value of the search state schedule of reinforcement, or by increases in the mean value of the handling state schedules. The results indicate that the amount of food available in the session did not affect the preference for variable schedules of reinforcement, as would be predicted by an influential theory of risk sensitive foraging. Instead, the preference for variability depended on the relationship between the time spent in the search and the handling states, as is predicted by a family of models of choice that are based on the temporal proximity to the reinforcer.

© 2004 Elsevier B.V. All rights reserved.

Keywords: Choice; Delay-reduction theory; Energy-budget rule; Hyperbolic value-added model; Pigeon; Reinforcer delay; Ring dove

1. Introduction

How organisms behave depends greatly on the environmental consequences that their behavior produces; however, in most cases the consequences of behavior entail a certain degree of variability. Two characteristics of the consequences that commonly vary are the amount of reinforcement, and the delay between a response and reinforcement. The impact of the variability associated with these two factors on organisms' behavior has been extensively studied within disciplines such as behavioral ecology (Kacelnik and Bateson,

1996), economics (Rabin and Thaler, 2001) and psychology (Case et al., 1995).

The effects of delay and its variability on preference have been investigated with the use of schedules of reinforcement. This line of research led to the formulation of the matching law (Herrnstein, 1961), which affirms that in a situation with two available variable-interval (VI) schedules of reinforcement, the relative rate of responses in a schedule matches the relative rate of reinforcement provided by that schedule. Herrnstein (1964a) extended the matching law to conditioned reinforcement and reported that in a concurrent-chains schedule, the relative response rate in the initial links matches the relative rate of primary reinforcement in the terminal links. This extension was shown to be incorrect in two aspects, both of which are relevant to the present work: first, the relative re-

* Corresponding author. Tel.: +52-55-56162473; fax: +52-55-55502560.

E-mail addresses: vladord@servidor.unam.mx (V. Orduña), arbouria@servidor.unam.mx (A. Bouzas).

sponse rate was shown to depend on the value of the schedules in the initial links, which is the basis of one of the most influential theories of choice, the Delay Reduction Theory (Fantino, 1969), and second, when one terminal link was a fixed interval (FI) schedule and the other a VI with the same mean value, the relative response rate in the initial links was not adequately predicted by the relative rates of primary reinforcement in the terminal links. Instead, a strong bias in favor of responding in the initial link associated with the variable schedule was found (Herrnstein, 1964b). This finding marked the beginning of investigations of choice between variable versus fixed schedules of reinforcement.

Since then, a similar preference for variable schedules has been found with interval (Killeen, 1968; Davison, 1969, 1972), ratio (Fantino, 1967), and time (Rider, 1983) schedules of reinforcement, as well as with other procedures (Pobols, 1962; Logan, 1965; Mazur, 1984, 1986, 1987).

Determining the relationship between the value of a reinforcer and the delay with which it is obtained has been crucial for understanding the preference for variable schedules of reinforcement. An important model for explaining this relationship was developed by Mazur (1984) and proposes that the value of a reinforcer is a decreasing hyperbolic function of the delay with which it is obtained:

$$V = \frac{A}{1 + kD} \quad (1)$$

where V represents the value of the reinforcer, A the amount of reinforcement, D the delay of reinforcement, and K is a parameter related to sensitivity to delay. According to the model, the value of a variable alternative is simply the sum of the values of each possible outcome, multiplied by its probability:

$$V = \sum_{i=1}^n P_i \left(\frac{A}{1 + KD_i} \right) \quad (2)$$

The curve of hyperbolic decay of value implied by these equations has been obtained empirically with both animal (Mazur, 1984) and human subjects (Myerson and Green, 1995) and makes accurate quantitative predictions for experiments where amounts, probabilities and delays are manipulated (for a review, see Mazur, 2001). When an organism chooses

between an alternative associated with a fixed delay and one associated with a variable delay with the same (arithmetic) mean value, Eqs. (1) and (2) predict preference for the variable alternative. Mazur (2001) extended this model to concurrent-chains schedules, and developed the Hyperbolic value-added model (HVA) based on the assumptions that (1) the value of each terminal link depends on the time from the onset of that link to primary reinforcement, (2) the value of the initial links depends on the time from the onset of the initial links to primary reinforcement, and (3) the value added when a terminal link is entered determines the relative response rate during the initial links. The basic equation of the model is:

$$\frac{B_1}{B_2} = b \left(\frac{r_{i_1}}{r_{i_2}} \right)^{a_i} \frac{V_{T_1} - a_t V_i}{V_{T_2} - a_t V_i}, \quad (3)$$

where $V_{T_1} > a_t V_i$ and $V_{T_2} > a_t V_i$

where indexes 1 and 2 represent the two alternatives, B represents response rate in the initial links, r_i represents the rates of reinforcement in the initial links, V_i , and V_t represent the value of the initial links and the two terminal links (obtained from Eq. (2)), b represents a bias parameter, and a represents the sensitivity to the initial and the terminal link schedules. HVA predicts preference for variable alternatives in concurrent-chains schedules, and also predicts that preference for variability will become extreme if the initial links are shortened or if the terminal links are lengthened (Mazur, 2001).

The study of risky choice has also captured the interest of researchers in other disciplines. Behavioral ecology comprises research that focuses on how behavioral patterns are the result of both environmental factors and evolutionary pressures. One theory developed within this discipline is the Risk-Sensitive Foraging Theory, which is a collection of models that consider the influence of the variability of the feeding resources on organisms' choices.

Within this framework, Caraco (1980) proposed that an animal's reaction to variability must vary according to its energy level, since the probability of starvation decreases as the organism accumulates energy; in particular, Caraco suggests that animals that need a certain amount of energy to survive a night must avoid the risk imposed by the variability when the average of the available energy resources is higher than

the animal's requirement, whereas they must prefer the variability when the average of the available resources is smaller than this requirement. This change in the foraging strategy maximizes the probability of surviving the night and is known as the energy budget rule (EBR): "If your expected energy budget is positive, then be risk-averse; if your expected energy budget is negative, then be risk-prone" (Stephens and Krebs, 1986, p. 136).

The first report of risk-sensitivity in the way predicted by the EBR was produced by Caraco et al. (1980). Several studies have replicated this finding in species like white-crowned sparrows (Caraco, 1982, 1983) common shrews (Barnard and Brown, 1985), bees (Cartar and Dill, 1990; Cartar, 1991), fish (Croy and Hughes, 1991), and humans (Pietras and Hackenberg, 2001; Pietras et al., 2003), as well as with different procedures for altering energy budgets (Caraco et al., 1990). However, the results from other studies did not support the change in preferences predicted by the EBR. Lawes and Perrin (1995), for example, demonstrated that the preferences of round-eared elephant shrews are not predicted by the EBR (see also Banschbach and Waddington, 1994; Perez and Waddington, 1996; Brito e Abreu and Kacelnik, 1999; Bautista et al., 2001). These studies, together with others performed in operant psychology laboratories (Battalio et al., 1985; Kagel et al., 1986; Case et al., 1995), question the generality of the EBR, and suggest the necessity of examining the conditions in which energy budget influences risky choice. Many previous studies on this issue have involved methodological shortcomings that impose difficulties in their interpretation. For example, to date, all the evidence in favor of the EBR has been derived from experiments performed with species that cannot store a large amount of energy, and whose survival is strongly determined by their short-term energy requirements (for a review see Kacelnik and Bateson, 1996). However, it has been suggested that as body size increases, short-term requirements become unimportant, and risk-sensitive foraging is no longer advantageous (Caraco et al., 1990). Body size is therefore a variable that deserves investigation in risky choice.

In a similar vein, Schoener (1987) noted that in all the experiments in which a strong preference for variable delays was found, the subjects were tested at 80% of their free-feeding weight. Given that empirically,

the energy budget variable has been commonly translated to food deprivation and to feeding (or reinforcement) rate, it is possible that animals in those studies were tested in negative energy budgets, and that under better feeding conditions, risk-aversion (i.e. preference for fixed delays) would have been observed.

This possibility has not been supported, however, as studies that have explicitly investigated the relationship between variables related to energy budget and preference for delay variability (Zabludoff et al., 1988; Case et al., 1995; Ha et al., 1990), have found no evidence for such relationship.

Lea (1979) proposed that optimal choice is possible only in the natural foraging situation to which organisms have adapted through evolution. Therefore, in order to adequately test the predictions of optimal foraging theory (and, by extension, the risk sensitive foraging theory), it is necessary to have a high degree of similarity between the experimental procedure and the natural foraging situation. With this in mind, Lea (1979) developed a reinforcement schedule known as the "Successive-encounters procedure," which satisfies all the assumptions on which the Optimal Diet Model (Charnov, 1976) is based: prey are found randomly and sequentially, and once found, they are not necessarily consumed, but can be rejected. The basic procedure consists of three different states: (1) a search state, which is finished after completion of a schedule of reinforcement; (2) a choice state, in which the organism is offered a choice between going to the handling state (accepting the prey) or returning to the search state (rejecting the prey), and (3) a handling state, in which the primary reinforcer is delivered upon completion of the accepted schedule of reinforcement. Typically, two different schedules of reinforcement (preys) are available, and the dependent variable is the probability of accepting each of them. Since its development, this procedure has been extensively used for research on topics of common interest to behavioral ecologists and psychologists (Abarca and Fantino, 1982; Abarca et al., 1985; Fantino and Abarca, 1985; Ito and Fantino, 1986; Goldshmidt and Fantino, 2000).

The successive encounters procedure allows a comparison of the EBR and the HVA, because it provides two ways of manipulating the energy budget: changes in the search state time and changes in the duration of the schedules in the handling state. Assuming that preference for an alternative is described by Eq. (3)

(Mazur, 2001), it is possible to predict a change in preference as a function of the manipulations: when the energy budget is decreased by lengthening the search state, preference should shift towards indifference, whereas when the energy budget is decreased by lengthening the mean value of the schedules in the handling state, preferences should become more extreme. These predictions contrast markedly with those of the EBR, which proposes that when the availability of food is decreased (no matter how this is done) risk propensity should increase.

In the present experiment we directly tested the predictions of these two models using two species of birds that differ in their mean weight by more than 120%. The advantage of comparing these two species is that they belong to the same family, so that variables accumulated in the history of the lineage are partially eliminated, and the impact of their different body weight is isolated.

2. Method

2.1. Subjects

Four domestic pigeons (*Columba livia*) weighting 402 ± 77.3 g, and three ringneck doves (*Streptopelia risoria*) weighting 179 ± 6.11 g served as subjects. At the beginning of the experiment, all subjects were food deprived until they reached 80% of their ad libitum weight; throughout the experiment the subjects received food only at the experimental sessions, in order to simulate a closed economy (Hursh, 1980). Water and grit were freely available in the home cages. The pigeons had extensive experience in different schedules of reinforcement, but not in the successive encounters procedure used here; the doves were experimentally naive.

2.2. Apparatus

Four operant conditioning chambers (35 cm deep \times 30 cm wide \times 37 cm high) were used as the experimental spaces. A 5-cm square opening, located 9.5 cm above the floor in the front wall provided access to a solenoid-operated hopper filled with mixed grain. The hopper was illuminated by a 1-W miniature lamp whenever it was raised. Three response keys, each measuring 2.5 cm in diameter, were lo-

cated 23 cm above the floor (13 cm for the doves); the center key was located directly above the hopper, with the additional two keys located 7.5 cm to the right and left of the center key. Each key required 0.15 N of force to operate, and could be illuminated with white, green or red light. The chambers were enclosed in a sound attenuating box, with continually operating fans providing ventilation. The presentation of stimuli and the collection of data were controlled by personal computers using the Medstate programming language.

2.3. Procedure

In the present experiment, we used the successive-encounters procedure (Lea, 1979). Fig. 1 shows an example of the sequence of events that occurred throughout a session. The session started with the onset of the houselight and the right key with white light. This initiated the Search state. When a FI schedule of reinforcement was satisfied (one of the independent variables, see Table 1), the choice state was initiated. During this state both keys were illuminated, the right key with white light and the left key with either red or green light. One of these colors was associated with a variable schedule of reinforcement in the handling state, whereas the other was associated with a fixed one. For half of the birds, green was associated with the FI and red with the VI; for the other half the colors were reversed; the mean value of both schedules was the same and was manipulated in different conditions (see Table 1). The color on the left key was quasi-randomly assigned by a computer program ($P = 0.5$ with replacement), with the only restriction being that each color could be selected no more than three times in a row. While in the choice state, the pigeon could either proceed to the handling state by completing a fixed ratio (FR) 3 on the left key, or go back to the search state by completing a FR 3 on the right key or by not responding for 120 s. After completion of the handling state schedule, animals received three sec of access to the hopper, following which the cycle was restarted. At the beginning of the session there was a series of four forced trials, two for each option. During the rest of the session forced choice trials were presented with a probability of 0.05. During forced trials, the handling state schedule was initiated immediately after the requirements of the search state scheduled were satisfied, without the opportunity of rejecting the

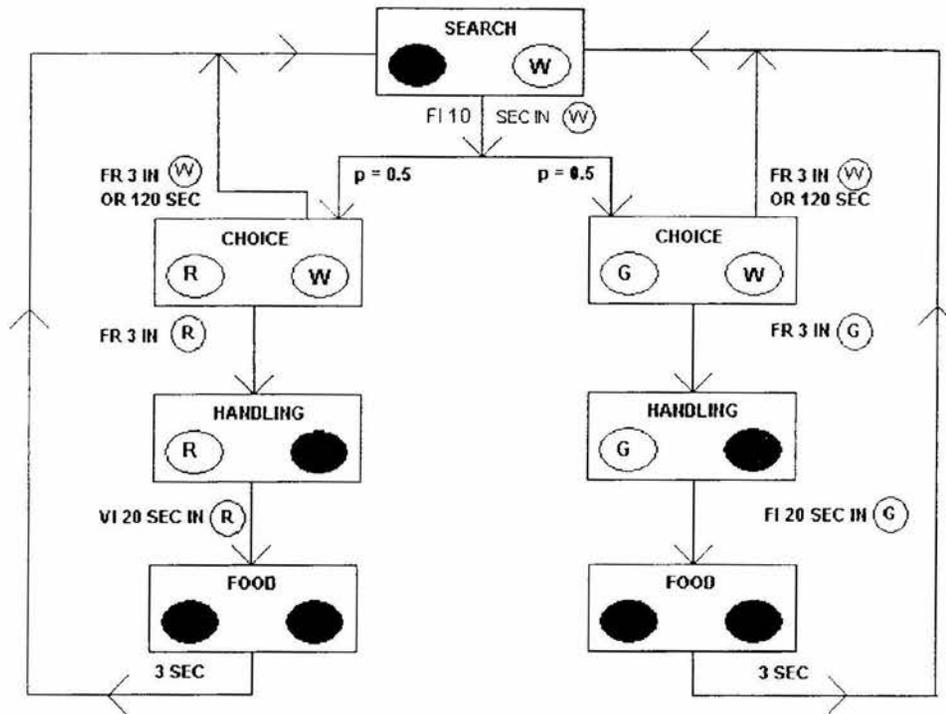


Fig. 1. Diagram of the procedure used. The rectangles indicate the different states of the schedule; the state transition requirements are indicated by the legends. The circles indicate the keys and the letters the corresponding colors (R: red G: green; W: white).

schedule found. The purpose of the forced trials was to provide the subject with information about the alternatives even when one of them was consistently rejected.

The dependent variable of main interest in this study was the probability of accepting the FI schedule (a preference for variable schedules is expected, which

implies that the VI would never be rejected); This measure of preference was obtained by dividing the number of times the subject accepted the FI by the number of times this alternative was offered during the choice state. Each subject was tested in five conditions (see Table 1) in which either the search state FI or the

Table 1
Description of conditions

	Search state schedule	Handling state alternatives	Correlated energy budget
Baseline	FI 10 s	VI 20 s FI 20 s	
Short search state	FI 2 s	VI 20 s FI 20 s	Positive
Long search state	FI 35 s	VI 20 s FI 20 s	Negative
Short handling state	FI 10 s	VI 5 s FI 5 s	Positive
Long handling state	FI 10 s	VI 50 s FI 50 s	Negative

The combination of schedules in the search and in the handling states defines a condition. The energy budget correlated with each condition is also shown.

value of the handling state schedules were varied. In the first condition experienced by all subjects, regarded as a baseline, search time was a FI 10 s; the fixed option was a FI 20 s, and the variable a VI 20 s. After this, each subject was tested in the other four conditions in a different order.

Given a fixed session length of 1 h, two of these conditions resulted in an increment in the number of reinforcers available, while the other two resulted in a decrement. Each of these conditions was conducted for a minimum of 10 days and was implemented until stability was visually determined. Sessions were conducted 7 days a week at approximately the same time of day.

3. Results

All analyses were based on performance during the last 5 days of each condition. The first analysis evaluated whether the increases in the FI associated to the search state affected the willingness to accept the FI alternative. Fig. 2 shows the probability of accepting

the FI 20 as a function of the FI value used in the search state. The probability of accepting the VI 20 s is not shown because this alternative was always accepted. For all the subjects in both species, the acceptability of the FI 20 s increased as the value of the FI in the search state increased. The average probability of accepting the FI 20 s was 0.16 when search time was FI 2 s, increasing to 0.54 with search time 10 s, and to 0.82 with search time FI 35 s. An analysis of variance revealed a significant effect ($F(2, 6) = 29.21$; $P < 0.001$) of the length of the FI in the search state. There was no significant effect of order, species, or the interaction between these variables.

Fig. 3 shows the acceptability of the FI as a function of the mean value of the handling state schedules. The search state was kept constant at FI 10 s. The probability of accepting the FI when the mean value of both schedules was 5 s (VI 5 s versus FI 5 s) was 0.91. This probability decreased to 0.54 when the mean value was 20, and to 0.07 when the mean value was 50 s. An analysis of variance showed a significant effect ($F(2, 6) = 47.85$ $P < 0.001$) of condition, and no significant effect of species or order. For the interpre-

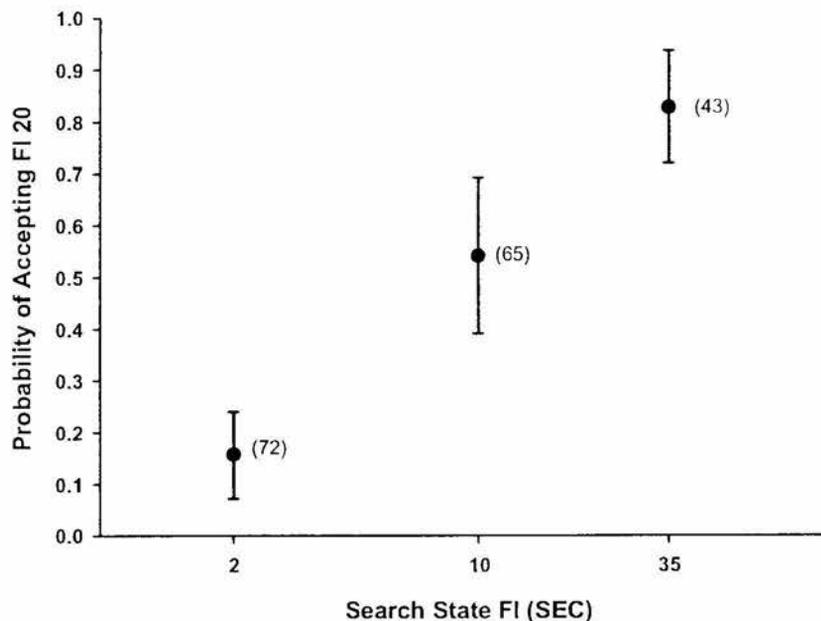


Fig. 2. Probability of accepting the terminal link FI 20 as a function of the FI value in the search state. Data points represent averages across seven subjects, with standard error of the mean presented as error bars. Numbers in parentheses indicate the mean number of reinforcers earned in each condition. As FI search time gets longer, energy budget tends to be negative. The VI 20 terminal link was accepted with a probability of 1.0 in all conditions (data not shown). The x-axis is on logarithmic scale.

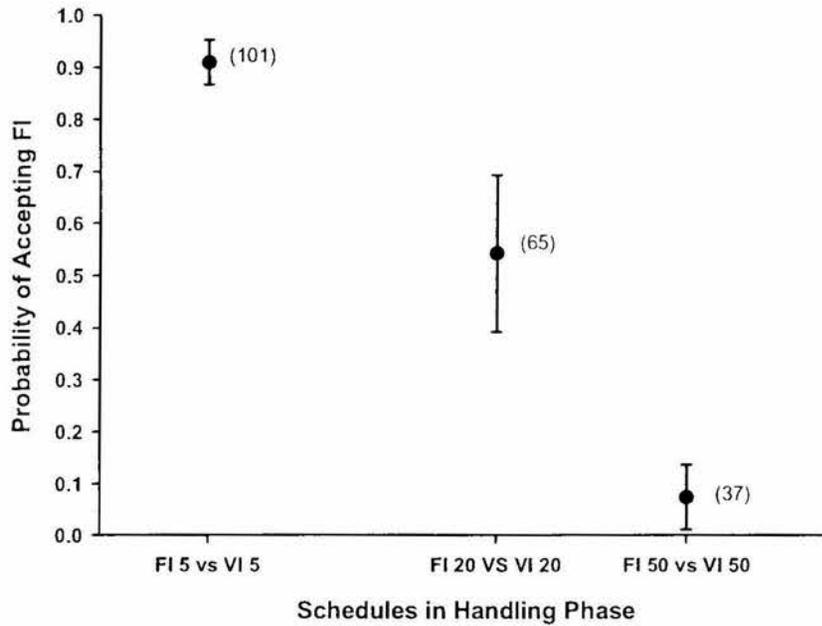


Fig. 3. Probability of accepting the FI terminal link as a function of the increment in the value of both terminal links. Data points represent averages across seven subjects, with standard errors of the mean presented as error bars. Numbers in parentheses indicate the mean number of reinforcers earned in each condition. As schedules in the handling state are made longer, energy budget tends to be negative. The search time was kept constant at 10 s. The VI terminal link was accepted with a probability of 1.0 in all conditions (data not shown).

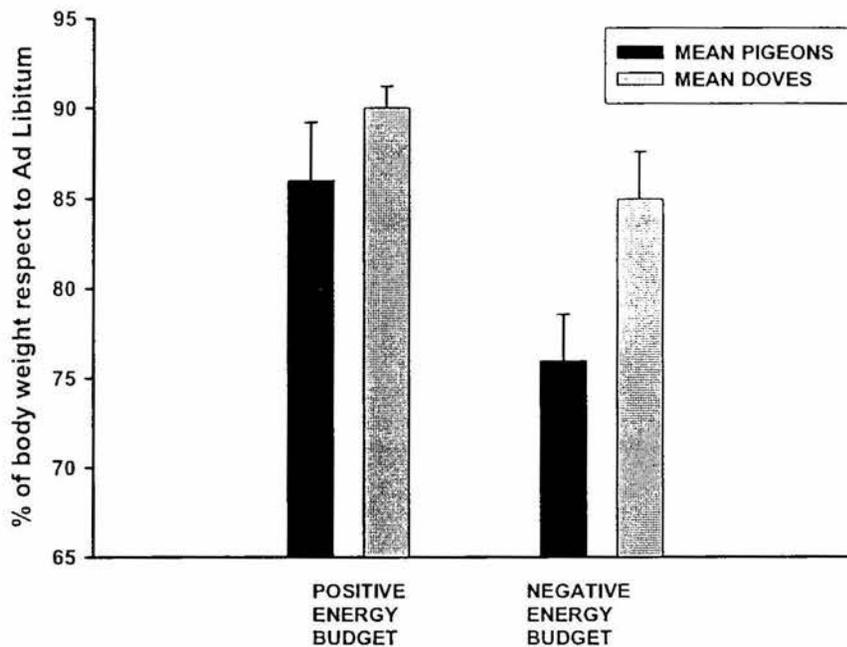


Fig. 4. Body weight at the end of the last 5 days of the conditions short search and short handling states (positive energy budget), and the last 5 days of the conditions long search and long handling states (negative energy budget).

tation of these results, it is important to know whether the availability of food was successfully affected by the manipulations employed. For this reason, Figs. 2 and 3 also show the number of reinforcers obtained by the subjects in each of the conditions. It is evident that the number of reinforcers was strongly affected by the manipulation of the search state and handling state schedules. The number of reinforcers ranged from 37 in the condition long handling state to 101 in the condition short handling state. The conditions regarded as negative energy budget provided significantly less reinforcers (37, 43) than the conditions regarded as positive energy budget did (72, 101). The manipulation of the schedules in the different states also had an effect on the weight of the subjects; Fig. 4 shows the percentage of the free feeding weight at the end of the session; it was considerably lower in the conditions regarded as negative energy budget. An analysis of variance showed a significant effect ($F(1, 10) = 8.01$; $P < 0.05$) of energy budget condition and a significant effect ($F(1, 10) = 5.40$; $P < 0.05$) of species, but no significant interaction of these variables; the significant effect of species may be explained by the fact that the amount of reinforcement was the same for pigeons and doves, thus allowing the doves (which are considerably smaller) to reach a higher percentage of their free feeding weight. The lack of an interaction effect, however, demonstrates that the energy budget simulation was successful for both species.

4. Discussion

In the present experiment, we evaluated changes in risk sensitivity as food availability was manipulated in two different ways. The results show that the preferences of pigeons and doves for variable delays may be diminished by two factors: an increment in the search time (which has been associated with decrement in overall prey density (Lea, 1979; Fantino and Abarca, 1985)), and a decrement in the mean value of the handling state schedules (which has been associated with increments in the profitability of the preys (Lea, 1979; Ito and Fantino, 1986)). Given that these factors affect the energy budget in exactly opposite ways, according to EBR we should have observed changes in preferences in opposite directions. What we observed,

instead, was that the acceptability of the FI increased similarly with both manipulations.

The condition with short search time and the condition with long handling phase altered the energy budget in opposite directions. Nevertheless, the acceptability of the FI decreased dramatically in both conditions, suggesting that food availability was not the main determinant of subjects' preferences. Our findings are consistent with those of other studies that failed to find an effect of the energy budget on preference for variable delays (Zabludoff et al., 1988; Case et al., 1995; Ha et al., 1990).

Since the initial proposal of risk sensitive foraging theory, experiments testing the EBR have focused on the effects of two variables: (a) the energetic requirements, controlled through food deprivation (Caraco et al., 1980; Caraco, 1983; Croy and Hughes, 1991), colder environments (Caraco et al., 1990; Ha et al., 1990), removal of the reserves of the colony (Cartar and Dill, 1990; Cartar, 1991), and (b) the available resources, which has been manipulated by decreasing the number of choice trials (Hastajarjo et al., 1990), increasing the intertrial interval (Barnard and Brown, 1985), decreasing the volume of nectar available or decreasing its concentration (Perez and Waddington, 1996). Some of these manipulations affect the accessibility of the alternatives, whereas others affect their quality. Many authors have assumed that these manipulations affect the energy budget in the same way. However, the results of the present study demonstrate that the different procedures employed to affect the energy budget provoke changes in preference in opposite directions, at least when subjects are choosing between alternatives that differ in the delay of reinforcement.

It has been suggested that body size is a variable that should modulate the influence of the energy budget on risky choice, because when body size is small, short-term requirements determine survival (Caraco et al., 1990). In the present experiment we did not find an indication that the energy budget differentially influenced behavior in two species of bird with a difference of more than 120% in their body weights. It must be acknowledged, however, that the subjects in the experiments first supporting the EBR were much smaller than the ring doves employed here.

The results of the present experiment were entirely consistent with the HVA model, as its predictions were

supported in each of the four conditions tested. According to the HVA model, when the initial link is shortened, or the terminal links are lengthened, preference should become more extreme. In the present experiment, we demonstrated that when search state FI was short or handling state schedules were long, the FI alternative was consistently rejected. When search state FI was long, or handling state schedules were short, preference approached indifference, as predicted by HVA. Similar results have been found in experiments using concurrent-chains schedules (Goldshmidt and Fantino, 2004). The effects of manipulating search time and the mean value of terminal links are also predicted by the Delay Reduction Theory (Fantino, 1969) for non risky choices. However, given that this theory takes into account only the mean duration of initial and terminal links and not its variability, preference for variable over fixed outcomes is not predicted.

HVA and Delay Reduction Theory share the assumption that preference depends on the relative advantage that is gained when a terminal link is entered (Mazur, 2003). Our results demonstrate that this relative advantage influenced the development of preference more strongly than the amount of food available during the session.

Acknowledgements

This research was supported by grants P40694-H and 30975-H from CONACYT. We would like to thank Itzel Orduña, Eduardo Mercado, David Velázquez, and two anonymous reviewers for their helpful comments on a previous version of the manuscript.

References

- Abarca, N., Fantino, E., 1982. Choice and foraging. *J. Exp. Anal. Behav.* 38, 117–123.
- Abarca, N., Fantino, E., Ito, M., 1985. Percentage reward in an operant analogue of foraging. *Anim. Behav.* 33, 1096–1101.
- Bansbach, V.S., Waddington, K.D., 1994. Risk-sensitivity in honey-bees—no consensus among individual and no effect of colony honey stores. *Anim. Behav.* 47, 933–941.
- Battalio, R.C., Kagel, J.H., MacDonald, D.N., 1985. Animal's choices over uncertain outcomes: Some initial experimental results. *Am. Econ. Rev.* 75, 597–613.
- Bautista, L.M., Martin, B., Martínez, L., Mayo, C., 2001. Risk-sensitive foraging in coal tits. *Behaviour* 138 (1), 69–83.
- Barnard, C.J., Brown, C.A.J., 1985. Risk sensitive foraging in common shrews (*Sorex araneus* L.). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 16, 161–164.
- Brito e Abreu, F., Kacelnik, A., 1999. Energy budgets and risk-sensitive foraging in starlings. *Behav. Ecol.* 10, 338–345.
- Caraco, T., 1980. On foraging time allocation in a stochastic environment. *Ecology* 61, 119–128.
- Caraco, T., 1982. Aspects of risk aversion in foraging white crowned sparrows. *Anim. Behav.* 30, 719–727.
- Caraco, T., 1983. White crowned sparrows (*Zonotrichia leucophrys*) foraging preferences in a risky environment. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 12, 63–69.
- Caraco, T., Blanckenhorn, W.U., Gregory, G.M., Newman, J.A., Reecer, G.M., Zwicker, S.M., 1990. Risk-sensitivity: ambient temperature affects foraging choice. *Anim. Behav.* 39, 338–345.
- Caraco, T., Martindale, S., Whittam, T., 1980. An empirical demonstration of risk-sensitive foraging preferences. *Anim. Behav.* 28, 820–830.
- Cartar, R.W., 1991. A test of risk sensitive foraging in bumble bees. *Ecology* 72, 888–895.
- Cartar, R.W., Dill, L.M., 1990. Why are bumble bees risk sensitive foragers? *Behav. Ecol. Sociobiol.* 26, 121–127.
- Case, D.A., Nichols, P., Fantino, E., 1995. Pigeon's preference for variable-interval water reinforcement under varied water budgets. *J. Exp. Anal. Behav.* 64, 299–311.
- Croy, M.I., Hughes, R.N., 1991. Effects of food supply, hunger, danger and competition on choice of foraging location by the fifteen-spined stickleback, *Spinachia spinachia* L. *Anim. Behav.* 42, 131–139.
- Chamov, E.L., 1976. Optimal foraging: attack strategy of a mantid. *Am. Nat.* 110, 141–151.
- Davison, M.C., 1969. Preference for mixed interval versus fixed interval schedules. *J. Exp. Anal. Behav.* 12, 247–252.
- Davison, M.C., 1972. Preference for mixed interval versus fixed intervals: number of component intervals. *J. Exp. Anal. Behav.* 17, 169–176.
- Fantino, E., 1967. Preference for mixed-versus fixed-ratio schedules. *J. Exp. Anal. Behav.* 10, 35–43.
- Fantino, E., 1969. Choice and rate of reinforcement. *J. Exp. Anal. Behav.* 12, 723–730.
- Fantino, E., Abarca, N., 1985. Choice, optimal foraging and the delay-reduction hypothesis. *Behav. Brain Sci.* 8, 315–362.
- Goldshmidt, J.N., Fantino, E., 2000. Differences, not ratios, control choice in an experimental analogue to foraging. *Psychol. Sci.* 11 (3), 229–233.
- Goldshmidt, J.N., Fantino, E., 2004. Economic context and pigeons' risk-taking: an integrative approach. *Behav. Process.* 65 (2), 133–154.
- Ha, J.C., Lehner, P.N., Farley, S.D., 1990. Risk-prone foraging behaviour in captive grey jays *Perisoreus canadensis*. *Anim. Behav.* 39, 91–96.
- Hastajarjo, T., Silberberg, A., Hursh, S.R., 1990. Risky choice as a function of amount and variance in food supply. *J. Exp. Anal. Behav.* 53, 155–161.
- Herrnstein, R.J., 1961. Relative and absolute strength of response as a function of frequency of reinforcement. *J. Exp. Anal. Behav.* 4, 267–272.

- Herrnstein, R.J., 1964a. Secondary reinforcement and rate of primary reinforcement. *J. Exp. Anal. Behav.* 7, 27-36.
- Herrnstein, R.J., 1964b. Aperiodicity as a factor in choice. *J. Exp. Anal. Behav.* 7, 179-182.
- Hursh, S.R., 1980. Economic concepts for the analysis of behavior. *J. Exp. Anal. Behav.* 34, 219-238.
- Ito, M., Fantino, E., 1986. Choice, foraging and reinforcer duration. *J. Exp. Anal. Behav.* 46, 93-103.
- Kacelnik, A., Bateson, M., 1996. Risky theories—the effects of variance on foraging decisions. *Am. Zool.* 36, 402-434.
- Kagel, J.H., MacDonald, D.N., Battalio, R.C., White, S., Green, L., 1986. Risk aversion in rats (*Rattus norvegicus*) under varying levels of resource availability. *J. Comp. Psychol.* 100, 95-110.
- Killeen, P., 1968. On the measurement of reinforcement frequency in the study of preference. *J. Exp. Anal. Behav.* 11, 263-269.
- Lawes, M.J., Perrin, M.R., 1995. Risk sensitive foraging behaviour of the round eared elephant shrew (*Macroscelides proboscideus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 37, 31-37.
- Lea, S.E.G., 1979. Foraging and reinforcement schedules in the pigeon: optimal and non-optimal aspects of choice. *Anim. Behav.* 27, 875-886.
- Logan, F.A., 1965. Decision making by rats: uncertain outcome choices. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 59, 246-251.
- Mazur, J.E., 1984. Test of an equivalence rule for fixed and variable reinforcer delays. *J. Exp. Psychol.: Anim. Behav. Process.* 10, 426-436.
- Mazur, J.E., 1986. Fixed and variable ratios and delays: further tests of an equivalence rule. *J. Exp. Psychol.: Anim. Behav. Process.* 12, 116-124.
- Mazur, J.E., 1987. An adjusting procedure for studying delayed reinforcement. In: Commons, M.L., Mazur, J.E., Nevin, J.A., Rachlin H. (Eds.), *Quantitative Analyses of Behavior: The Effect of Delay and of Intervening Events on Reinforcement Value*. Erlbaum, New Jersey, pp. 55-73.
- Mazur, J.E., 2001. Hyperbolic value addition and general models of animal choice. *Psychol. Rev.* 108, 96-112.
- Mazur, J.E., 2003. Effects of free-food deliveries and delays on choice under concurrent-chains schedules. *Behav. Process.* 64, 251-260.
- Myerson, J., Green, L., 1995. Discounting of delayed rewards: models of individual choice. *J. Exp. Anal. Behav.* 64, 263-276.
- Perez, S.M., Waddington, K.D., 1996. Carpenter bee (*Xilocopa micans*) risk indifference and a review of nectarivore risk sensitivity studies. *Am. Zool.* 36, 435-446.
- Pietras, C.J., Hackenberg, T.D., 2001. Risk-sensitive choice in humans as a function of an earnings budget. *J. Exp. Anal. Behav.* 76, 1-19.
- Pietras, C.J., Locey, M.L., Hackenberg, T.D., 2003. Human risky choice under temporal constraints: tests on an energy-budget model. *J. Exp. Anal. Behav.* 80, 59-74.
- Pubols, B.H., 1962. Constant versus variable delay to reinforcement. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 55, 52-56.
- Rabin, M., Thaler, R.H., 2001. Risk aversion. *J. Econ. Perspect.* 15 (1), 219-232.
- Rider, P., 1983. Preference for mixed versus constant delays of reinforcement: effect of probability of the short, mixed delay. *J. Exp. Anal. Behav.* 39, 257-266.
- Schoener, T.W., 1987. A brief history of optimal foraging ecology. In: Kamil, A.C., Krebs, J.R., Pulliam, H.R. (Eds.), *Foraging Behavior*. Plenum Press, New York, pp. 5-67.
- Stephens, D.W., Krebs, J.R., 1986. *Foraging Theory*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Zabludoff, S.D., Wecker, J., Caraco, T., 1988. Foraging choice in laboratory rats: constant vs. variable delays. *Behav. Process.* 16, 95-110.