

Análisis del aprendizaje de respuestas en forrajeo colectivo: un enfoque de descripción y simulación

Luis Alfaro Hernández¹

¹ Centro Universitario de los Valles, Universidad de Guadalajara, México

Resumen

Se analizan y simulan matemáticamente datos de forrajeo colectivo, con dos objetivos: 1) evaluar si un proceso de aprendizaje tiene lugar en la determinación del uso de respuestas de forrajeo colectivo y 2) examinar el peso del aprendizaje en la determinación de los patrones de respuesta observados. Concretamente, se implementaron las siguientes dos estrategias: 1) se ajustó una combinación de funciones exponenciales a un conjunto de datos; 2) los datos generados por diferentes reglas de retorno fueron contrastados con los patrones observados en los datos reales. Las tendencias observadas en los datos fueron bien descritas por una combinación de funciones exponenciales y dichas tendencias fueron razonablemente simuladas por un proceso de reemplazo con una tasa de retorno baja. Los resultados muestran que un proceso de aprendizaje influye sobre el uso de respuestas de forrajeo colectivo y su impacto puede ser evaluado a través de las técnicas utilizadas.

Palabras clave: forrajeo colectivo, función exponencial, reglas de retorno, reemplazo

Abstract

Collective foraging data were analyzed and simulated with two objectives: 1) to test if a learning process is involved in the determination of the use of collective foraging responses and 2) to examine the weight of learning over the observed response patterns. Specifically, two strategies were used: 1) a combination of exponential functions was fitted to a data set; 2) the data generated by different return rules were contrasted against the patterns observed in the real data. The trends observed in the data were well described by a combination of exponential functions and these trends were reasonably simulated by a substitution process with a low rate of return. The results show that a learning process influences the use of collective foraging responses and its impact can be assessed through the techniques used here.

Key words: collective foraging, exponential function, return rules, substitution

En situaciones de forrajeo colectivo, con frecuencia se aprecia un juego de papeles entre los individuos de un grupo conocido como Productor-Parasito (Barnard y Sible, 1981; Clark y Mangel, 1986). En esas condiciones los sujetos eligen como buscar y obtener alimento, seleccionando entre dos alternativas de respuesta mutuamente excluyentes, a saber: 1) Producir; buscar explorando un área obteniendo el alimento y dejándolo disponible para su consumo o 2) Parasitar; buscar de manera indirecta, identificando a otros sujetos que ya hayan descubierto alimento y aprovechando parte del alimento restante (Caraco y Giraldeau, 1991; Coolen, Giraldeau y Vickery, 2007; Giraldeau y Caraco, 2000; Giraldeau y Lefebvre, 1986). De acuerdo con algunos trabajos, para que este tipo de juego de roles sea observado es necesario que el alimento disponible en las parcelas no se agote demasiado rápido, porque con ello se evitaría el parasitismo (Hirsch, 2007). Sin embargo, tampoco el agotamiento debe ser demasiado lento, debido a que, cuando eso ocurre, se despliegan otro tipo de dinámicas de alimentación relacionado a defensa de recursos (Hirsch, 2007).

Recibido: 26 de julio de 2017 / Aceptado: 4 de abril de 2018.

Correspondencia:

Luis Alfaro Hernández, Centro Universitario de los Valles, Universidad de Guadalajara, México. Dirección postal: Carretera Guadalajara-Ameca Km. 45.5 C. P. 46600, Ameca, Jalisco, México. E-mail: luis.alfaro@valles.udg.mx

En los trabajos de forrajeo Productor-Parasito, en general, se utiliza como variable de interés la proporción de productores en un grupo. No obstante, dicha proporción puede ser alcanzada a través de diferentes patrones colectivos de respuesta (Giraldeau y Livoreil, 1998). Por ejemplo, una proporción de 25% de producción puede conseguirse de las siguientes formas: 1) patrones heterogéneos, como grupos dicotómicos (i.e., 1 productor exclusivo – solo exhibe ese tipo de respuesta- y 3 parasitos exclusivos), o como grupos mixtos (i.e., 2 individuos indiferentes 50% de respuestas a cada alternativa y 2 parasitos exclusivos); 2) patrones homogéneos (i.e., 4 individuos con un 25% de uso de respuestas de producción).

Uno de los debates más importantes en el área está relacionado con la conformación de patrones colectivos a partir de estrategias individuales, al interior de un grupo. Específicamente, la polémica se centra en identificar si las estrategias que cada individuo sigue, están determinadas biológicamente (y, por lo tanto, son consistentes) o si se adquieren y modifican rápidamente a través de la experiencia. La evidencia se encuentra dividida entre aquella que apoya la idea de consistencia de las estrategias que se despliegan al interior de un grupo (Morand-Ferron, Wu y Giraldeau, 2011) y aquella que sustenta la influencia del aprendizaje sobre el despliegue de estrategias de forrajeo en condiciones colectivas (Belmaker, Motro, Feldman y Lotem, 2012; Katsnelson, Motro, Feldman y Lotem, 2008).

No obstante, algunos trabajos recientes han puesto de manifiesto la importancia de la experiencia (aprendizaje) para determinar el uso específico que un sujeto hace de cada tipo de respuesta: evaluado tanto resultados experimentales (Belmaker et al., 2012; Dubois, Morand-Ferron y Giraldeau, 2010; Katsnelson et al., 2008; Katsnelson, Motro, Feldman y Lotem, 2010), como resultados obtenidos a partir de simulaciones computacionales (Afshar y Giraldeau, 2014; Beauchamp, 2000). En estos últimos trabajos se destaca la importancia de relacionar datos obtenidos bajo condiciones controladas con datos generados a partir de simulaciones para resolver el debate.

En los trabajos mencionados se resalta que para describir los datos obtenidos en condiciones de laboratorio se han utilizado modelos de la psicología experimental como la Ley de igualdad (Herrnstein, 1970; como se cita en Belmaker et al., 2012) o bien el modelo de Operador lineal (Bush y Mosteller, 1955; Estes, 1950; como se cita en Afshar y Giraldeau, 2014). Aunque algunos trabajos han evaluado la consistencia entre la descripción de los datos y el proceso que se supone los genera, esta comparación no es explícita y no se ha evaluado el grado de influencia del aprendizaje en la obtención de los patrones observados.

En este trabajo, se propone utilizar dos estrategias diferentes para determinar si el aprendizaje influye o no sobre el uso de respuestas y examinar simultáneamente su consistencia, a saber: 1) Descripción de la tendencia de los datos, ya que en el área de aprendizaje se considera que tiende a seguir un patrón de ganancias decrecientes. Por tanto, un criterio para determinar la intervención del aprendizaje es ajustar a los datos de cada individuo funciones con esa propiedad. Dos tipos de funciones que cumplen con esa característica las cuales sea un utilizado de forma tradicional en el área de aprendizaje son las funciones exponenciales y/o hiperbólicas; 2) Simulación a partir de la implementación de una serie de procesos que se consideran subyacentes al aprendizaje. Específicamente en este trabajo se propone el uso de modelos de urnas con un proceso de reemplazo (un proceso que

se considera subyacente en la actualización de probabilidades de una de ellas representada por funciones exponenciales) con diferentes retornos. Al utilizar funciones exponenciales y generar datos a partir de procesos de reemplazo se permite evaluar la parsimonia, validez interna (los supuestos del modelo) y externa con otros trabajos en el area de aprendizaje y forrajeo colectivo.

Ademas de evaluar el valor teorico de considerar al aprendizaje como un proceso implicado en la conformacion de patrones colectivos; este trabajo permitira dimensionar el papel que el aprendizaje podria tener en distintos fenomenos colectivos, como los implicados en diferentes situaciones de cooperacion y/o competencia (ya sea entre individuos o instituciones). En resumen, el objetivo de este trabajo fue evaluar si en la determinacion de uso de respuestas de forrajeo colectivo tiene lugar un proceso de aprendizaje y el peso que tiene el mismo. Para cubrir con el objetivo propuesto se implementaron dos estrategias: 1) se evaluo el ajuste de una combinacion de funciones exponenciales sobre un conjunto de datos obtenidos bajo condiciones experimentales; 2) se simulo una situacion simplificada del juego Productor-Parasito, usando modelos de urnas y se aplicaron diferentes retornos. De acuerdo con algunos autores (Johnson y Kotz, 1977; Page, 2006) la versatilidad de los modelos de urna permite utilizarlos para modelar procesos dependientes de trayectoria, es decir, influidos por la historia.

Estrategia 1: Ajuste de funciones

Con el objetivo de evaluar si la tendencia de los datos sugiere que un proceso de aprendizaje se realizo lo siguiente: 1) los sujetos de cada grupo fueron clasificados en cuatro categorias ordinales con base en su indice Productor-Parasito: a) Productor (P1), b) Parasito 1 (S1), c) Parasito 2 (S2) y d) Parasito 3 (S3). Una vez clasificados, se procedio a promediar (los tres datos) de cada categoria, obteniendo cuatro series con 5 datos cada una, lo cual representa las cinco sesiones evaluadas por Alfaro y Cabrera (2015) -tipo de alimento semillas-; 2) se ajustaron funciones exponenciales, crecientes y decrecientes a los promedios de un indicador relativo de respuestas. Con el objetivo de facilitar la comparacion entre funciones unicamente fueron ajustadas funciones con dos parametros. El metodo de ajuste utilizado fue minimos cuadrados (utilizando el complemento SOLVER de Excel®). El criterio de comparacion fue el error residual, considerando la sumatoria de las cuatro series. De ese modo, se considero que la combinacion de funciones que genero el menor error residual, fue la mejor descripcion de la tendencia de los datos.

Debido a que el ajuste de las funciones exponenciales es sensible al crecimiento y decaimiento de los datos, se usaron dos diferentes funciones, a saber:

Funcion exponencial creciente:

$$y = k \left(1 - \left(e^{-\frac{x}{r}} \right) \right) \quad (1)$$

Funcion exponencial decreciente:

$$y = k(1 - e^{-rx}) \quad (2)$$

se considera subyacente en la actualización de probabilidades de una de ellas representada por funciones exponenciales) con diferentes retornos. Al utilizar funciones exponenciales y generar datos a partir de procesos de reemplazo se permite evaluar la parsimonia, validez interna (los supuestos del modelo) y externa con otros trabajos en el area de aprendizaje y forrajeo tendencia de los datos.

Donde y es el indice predicho por la funcion; x representa el numero de bloque o sesion; k es el valor esperado para el primer valor de x respecto a su asintota (1 para el caso creciente y 0 para el decreciente); γ es un valor asociado a la velocidad de progresion a la asintota.

Resultados

Los datos promedio se muestran en el panel superior izquierdo de la Figura 1. En el panel superior derecho se muestra el mejor ajuste brindado por las funciones exponenciales (ecuaciones 1 y 2). Al utilizar la combinacion de funciones exponenciales (ecuaciones 1 y 2) se dio cuenta de la tendencia de la serie creciente (P1) y se aprecio una descripcion adecuada de las series decrecientes (S1, S2 y S3). Un criterio que permite obtener dicha informacion es el error residual, en el cual valores bajos denotan ajustes considerablemente buenos a los datos y valores altos denotan malos ajustes. Dado que la sumatoria de errores residuales, de las cuatro series, fue menor a 0.1 es factible asumir que los ajustes describen bien la tendencia de los datos.

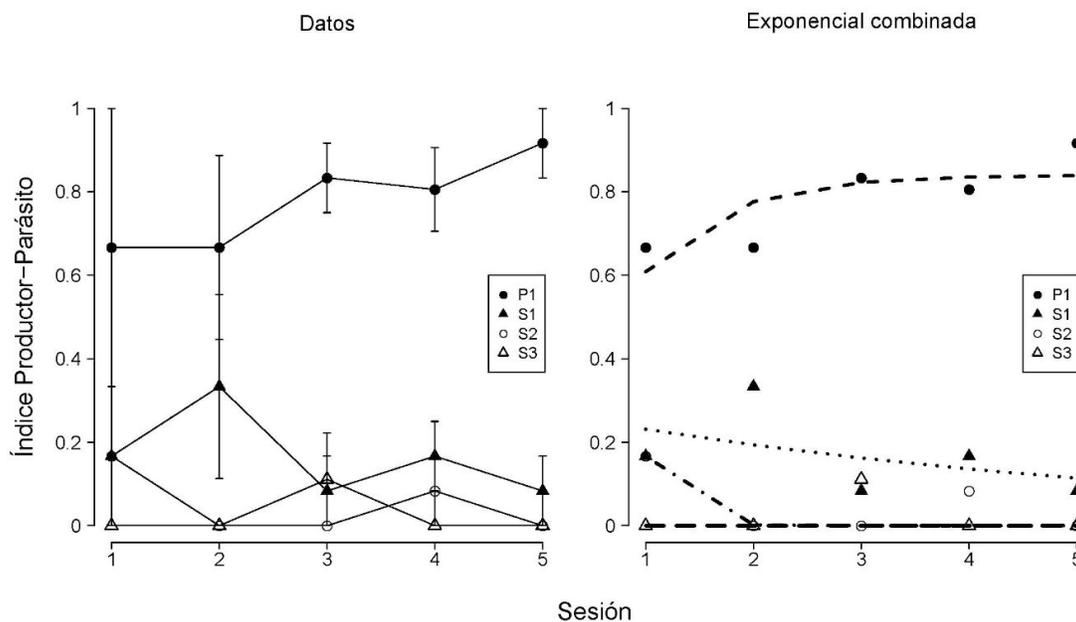


Figura 1. El panel izquierdo muestra los datos reales, así como su dispersión. Un índice de 1 representa un sujeto que siempre produce, mientras que un índice de 0 representa a un sujeto que *siempre parasita*. El mejor ajuste por parte de la combinación de funciones exponenciales se muestra en el panel derecho.

Con el propósito de realizar una contrastación más íntima, en la tabla 1 se muestran los valores de los parámetros que brindaron el mejor ajuste a las cuatro series de datos, así como el error residual de cada serie y su sumatoria. Como puede apreciarse, la combinación de funciones exponenciales utilizada obtiene una sumatoria de error residual considerablemente baja. La evidencia anterior, sugiere que un proceso de aprendizaje puede influir en la determinación de patrones de forrajeo colectivo. Sin embargo, este tipo de patrones de tendencia podría ser propiciado por factores distintos al aprendizaje. Por lo tanto, otras técnicas pueden ser requeridas para corroborar esa afirmación. Una alternativa para confirmarlo, es intentar simular las tendencias observadas a partir de procesos considerados como subyacentes al aprendizaje.

Tabla 1

Valores de los parámetros que brindaron el mejor ajuste a los datos con las funciones utilizadas. En la tercera columna se muestran los residuos del ajuste. En el último renglón de la tabla se presenta la sumatoria de los residuos todas las series.

	Exponencial Combinada		
	k	r	SSD
P1	0.8400	0.7758	0.0225
	k	r	SSD
S1	0.2759	0.1769	0.0317
S2	12.2469	4.2993	0.0069
S3	0	22.7824	0.0123
		Σ	0.0735

Estrategia 2: Simulación con modelos de urnas

Caracterización general de modelos de urna

En los modelos de urna se utilizan dos tipos de elementos: las urnas y esferas con características diferentes, por ejemplo, colores. Al inicio del experimento la urna contiene cierto número de esferas de cada color y en cada periodo (ensayo) una esfera es retirada de la urna; dependiendo del tipo de esfera que fue seleccionada, otras esferas pueden ser agregadas o removidas de la urna. Debido a que cada objeto es seleccionado aleatoriamente, la probabilidad de un resultado depende de: 1) la composición de la urna, es decir, de cuántos objetos de cada tipo contiene la urna y 2) el tipo de retorno utilizado.

Implementación en forrajeo Productor-Parasito

Con el objetivo de representar a través de los modelos de urna la situación Productor-Parasito, se establecieron las siguientes correspondencias:

1. Se utilizaron cuatro urnas que representaron cada categoría del orden de clasificación, es decir, estas representaron las posiciones dentro de las secuencias de visitas a los puntos de alimentación: a) Productor (P1), b) Parasito 1 (S1), c) Parasito 2 (S2), d) Parasito 3 (S3).
2. Al inicio de la simulación cada urna contuvo cuatro esferas de diferente color. Los colores fueron utilizados para identificar a los diferentes sujetos de la situación y su probabilidad de respuesta específica.
3. En cada ensayo se realizó una selección por urna. El orden de selección entre urnas fue descendente desde P1 hasta S3.
4. Cada esfera podía ser seleccionada únicamente una vez por ensayo. Es decir, si una esfera fue seleccionada de la urna P1 se impidió su selección dentro del mismo ensayo en cualquiera de las siguientes urnas, S1, S2 o S3. De esa manera la cantidad de elementos elegibles disminuyó conforme se avanzó de urna. Esto aplicó para todas las urnas y tuvo el objetivo de replicar la incompatibilidad temporal entre las respuestas de producción y de parasitar a cualquier nivel (Afshar, Hall y Giraldeau, 2015).
5. En función de lo anterior, la selección de cada urna fue parcialmente aleatoria, ya que la selección de las primeras urnas condicionó las posibles selecciones de las siguientes urnas. Es decir, la influencia del azar se redujo progresivamente desde P1 hasta S3 (ver Figura 2).
6. Para el siguiente ensayo el elemento seleccionado fue reintegrado a la urna de la que fue seleccionado. De tal manera que la selección inicial nunca implicó una reducción de las probabilidades del elemento seleccionado.
7. Este proceso se repitió (iteró) en 20 ocasiones (ensayos). Para su análisis los ensayos fueron divididos en cinco bloques de cuatro ensayos (correspondientes a la cantidad de sesiones y ensayos por sesión de los datos reales, respectivamente).

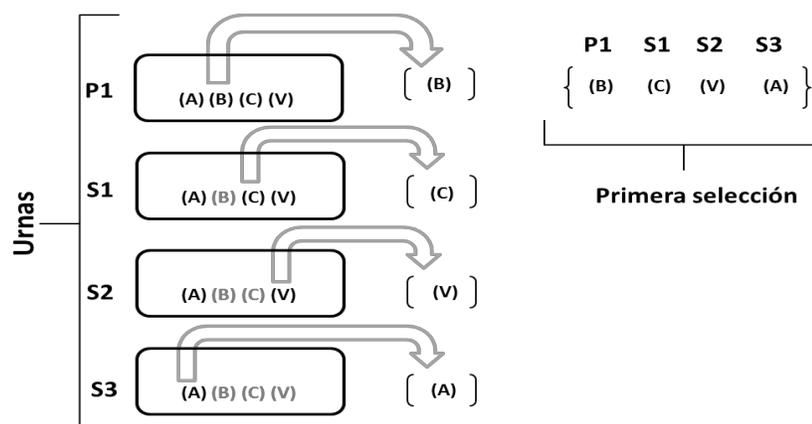


Figura 2 Presenta un ejemplo de la secuencia de selecciones de las cuatro urnas. Cada rectángulo representa una urna diferente (relacionadas con la posición en la secuencia de forrajeo, desde Productor hasta Parasito 3). Cada letra representa una esfera de un color diferente: (A) azul, (B) blanco, (C) café y (V) verde. El muestreo se efectúa desde P1 hasta S3. Una vez que una esfera fue seleccionada se impidió que pudiera ser seleccionada nuevamente en un mismo ensayo. En el ejemplo se muestra que en la primera selección se extrajo la siguiente secuencia: (B) como P1, (C) como S1, (V) como S2 y (A) como S3.

Proceso de reemplazo

En la regla de reemplazo al ocurrir una selección ese elemento se reintegro a la urna de la cual fue extraída y conforme se incremento el tipo de retorno, se creó un número de clones (i.e. elementos similares al extraído previamente) de inidos por la tasa de retorno y un segundo proceso de selección aleatoria entro en vigencia. En ese segundo proceso de selección, se muestreo de forma completamente aleatoria, y un elemento fue sustituido por un clon de la primera selección. Este último proceso se repitió tantas veces como duplicados fueron creados, de tal manera que incluso algún elemento recién ingresado podía ser sustituido. De esa manera la cantidad total de elementos al interior de una urna se mantuvo constante a través de las iteraciones, pero se modificó la proporción de elementos de cada tipo en su interior (ver Figura 3). En la mayoría de los casos, con excepción del retorno 0, la regla de retorno aplicada modificó la composición de elementos dentro las urnas dependiendo la cantidad de unidades señalada regla de retorno.

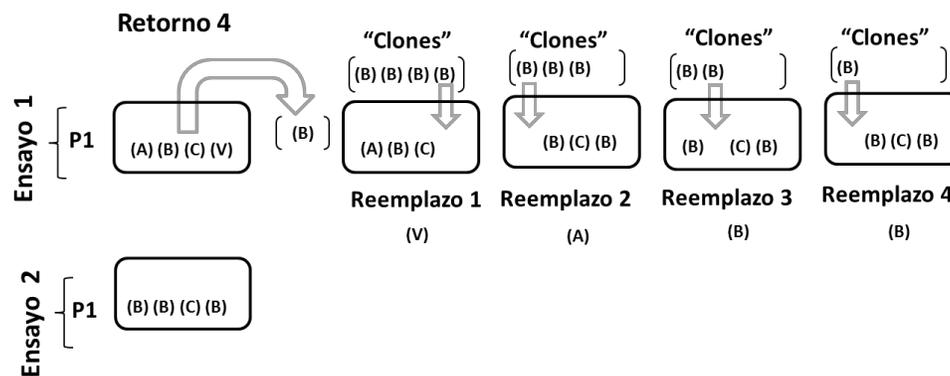


Figura 3 Se muestra un ejemplo de la aplicación de la regla de reemplazo con retorno 4. En primer lugar, se selecciona de forma aleatoria un elemento de la urna inicial (B). Posteriormente se crea una cantidad de clones del elemento seleccionado indicado por el retorno (BBBB). Un segundo proceso de selección aleatoria tiene lugar, en el cual se van reemplazando elementos al interior de la urna, hasta que se agota el número de clones creados. Debe notarse que, debido a que el reemplazo es completamente aleatorio, elementos del mismo tipo pueden ser sustituidos en más de una ocasión.

Simulación de patrones de respuesta

Para llevar a cabo las simulaciones se evaluaron cinco diferentes valores de retorno. Los valores de retorno utilizados fueron desde 0 (sin retorno) e incrementaron gradualmente hasta igualar la cantidad de elementos iniciales en la urna (de 1 a 4). Cabe destacar que la estrategia anterior permite contrastar el peso del aprendizaje para generar patrones de respuesta similares a los observados en los datos reales. Por ejemplo, si los datos generados por la regla de retorno 0 se ajustan a la tendencia de los datos reales, eso implicaría que el aprendizaje no interviene en la determinación de los patrones de respuesta observados. Sin embargo, si alguna de las reglas de retorno de 1-4 sigue la tendencia observada en los datos reales, se brindaría soporte a la intervención de un proceso de aprendizaje. Además, si una tasa de retorno alta ajusta mejor a los datos, implicaría mayor peso del aprendizaje para determinar los patrones colectivos de respuestas.

Para cada valor de retorno fueron corridas 200 simulaciones utilizando un código programado en Python. Una vez generados los resultados, para cada simulación los datos fueron ordenados de forma descendente, utilizando como criterio la cantidad de respuestas de producción. De ese modo, se permitió identificar en cada grupo (simulado) las categorías antes descritas (P1, S1, S2, S3).

Con base en los roles específicos de cada miembro, los datos fueron agrupados y promediados. Para contrastar las diferentes reglas de retorno se tomó como criterio de ajuste la diferencia entre los promedios de cada simulación y los promedios de tres grupos (datos reales). Se utilizaron dos diferentes medidas de comparación: 1) el índice Productor-Parasito y 2) la cantidad de respuestas de producción acumuladas por bloque. Este último indicador permitió comparar los intervalos de confianza de los parámetros que brindaron el mejor ajuste a cada serie de datos.

Resultados

En la Figura 4 se presentan las comparaciones entre las tendencias de mejor ajuste a los datos reales (la combinación de exponenciales) y los promedios obtenidos a partir de las diferentes simulaciones. Como es posible apreciar, algunos de los promedios generados a partir del proceso de reemplazo se comportaron de manera similar a la tendencia de los datos reales. Esta evidencia favorece la interpretación de un proceso de reemplazo como proceso subyacente al aprendizaje de respuestas de forrajeo colectivo. No obstante, dada la variabilidad observada en los promedios reales del índice Productor-Parasito no fue posible hacer una contrastación estadística de los parámetros que brindaron el mejor ajuste (con base en los intervalos de confianza).

Con el propósito de realizar una comparación estadística entre los datos reales y los generados a través de las simulaciones, se evaluó el ajuste de las tendencias (lineales) de las respuestas acumuladas de producción en los datos reales. Las funciones lineales tienen dos parámetros, a saber: una intersección el valor en el que la función lineal corta el eje de la ordenada (b) y una pendiente que indica la tasa de cambio en el eje y conforme se avanza una unidad en el eje x (m).

Función lineal

$$y = mx + b \quad (3)$$

Las respuestas acumuladas muestran la sumatoria de respuesta de producción de cada individuo bloque a bloque de ensayos, de manera que los sujetos con mayor tendencia a producir tendrán mayor número de respuestas acumuladas totales y una pendiente mayor. En esta ocasión se siguió una estrategia similar a la utilizada en el índice Productor-Parasito, es decir, primero se describió la tendencia de los datos reales y luego se ajustó a dicha tendencia los valores generados por las simulaciones.

Los parámetros que describieron mejor la tendencia lineal de respuestas de producción acumuladas se presentan en la Tabla 2. Es importante destacar que los parámetros dan cuenta de una porción considerable de la variabilidad de los datos. Lo anterior es denotado en los

valores relativamente altos de R^2 , ya que, en estudios de comportamiento, valores superiores a 0.70 son considerados como descripciones relativamente robustas del comportamiento animal o humano (Reed, 2009).

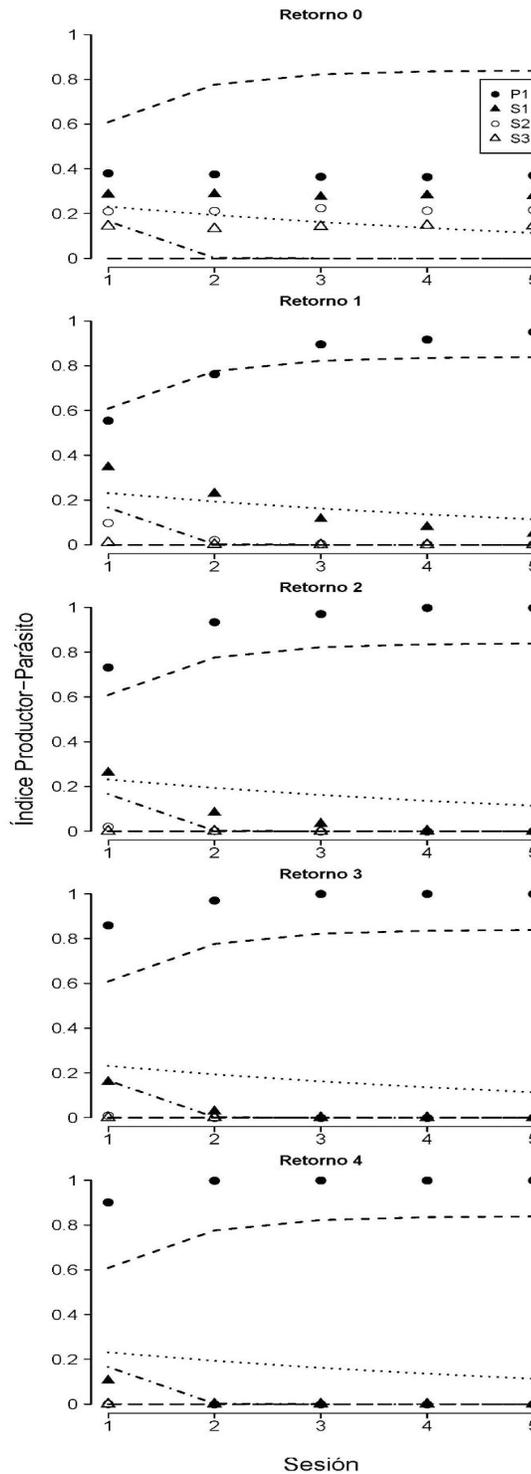


Figura 4 Presenta la comparación entre las tendencias observadas en los datos reales (con base en la función exponencial ajustada) y las marcas en cada graico muestran los promedios de los datos simulados para cada categoría. Se presenta de manera ascendente la comparación de los datos generados por las diferentes reglas de retorno.

Tabla 2

Muestra los intervalos de confianza inferiores y superiores de los parámetros intercepto y pendiente, de una función lineal, que mejor se ajustaron a los datos reales. Las varianzas explicadas por cada ajuste lineal se reportan en la R².

Sujeto	Intercepto		Pendiente		R ²
	Inferior	Superior	Inferior	Superior	
Productor P1	-1.7408	0.2075	2.8729	3.4603	0.9967
Parásito 1 S1	-0.6888	1.4221	0.315	0.9515	0.9408
Parásito 2 S2	0.1481	0.8514	-0.006	0.206	0.7891
Parásito 3 S3	-0.4518	0.2518	-0.006	0.206	0.7444

Para los datos simulados fue aplicada una técnica similar. Es decir, primero se obtuvo la tendencia de los datos y luego se calcularon los parámetros de ajuste a las tendencias apreciadas utilizando la misma función lineal. El contraste visual entre la tendencia apreciada en los datos reales y los datos simulados se observa en la Figura 5 y la comparación estadística es mostrada en la Tabla 3.

Con base en la inspección visual de la Figura 5, se aprecia que las simulaciones, que mejor replican la tendencia de los datos, son las del retorno 1. Sin embargo, a partir de la inspección visual no es factible determinar la bondad de ajuste (que tanto los datos generados se aproximan o se alejan de la tendencia de los datos reales). Al contrastar entre parámetros de ajuste de datos reales y los datos simulados, se confirmó que la mayor cercanía de los parámetros obtenidos con los datos reales fue obtenida por la simulación de retorno 1. Con base en los valores observados en la Tabla 4, se destaca que los datos generados a través de dicha simulación se aproximaron considerablemente a los datos reales. Lo anterior considerando que, salvo para el parámetro pendiente de la serie P1 (en el cual los intervalos de confianza de los datos reales y los simulados se solaparon, lo cual exhibe un éxito parcial en su simulación), para el resto de parámetros, los datos generados por las simulaciones cayeron dentro de los intervalos de confianza de los datos reales.

Por lo tanto, nuevamente, la evidencia sugiere la intervención de un proceso de aprendizaje en la determinación de patrones de forrajeo colectivo, en lo particular estos resultados muestran consistencia al considerar un proceso de reemplazo, como subyacente al aprendizaje en estas condiciones. Adicionalmente, los datos sugieren que el peso que tiene el aprendizaje en la determinación de los patrones de respuesta observados es relativamente pequeño.

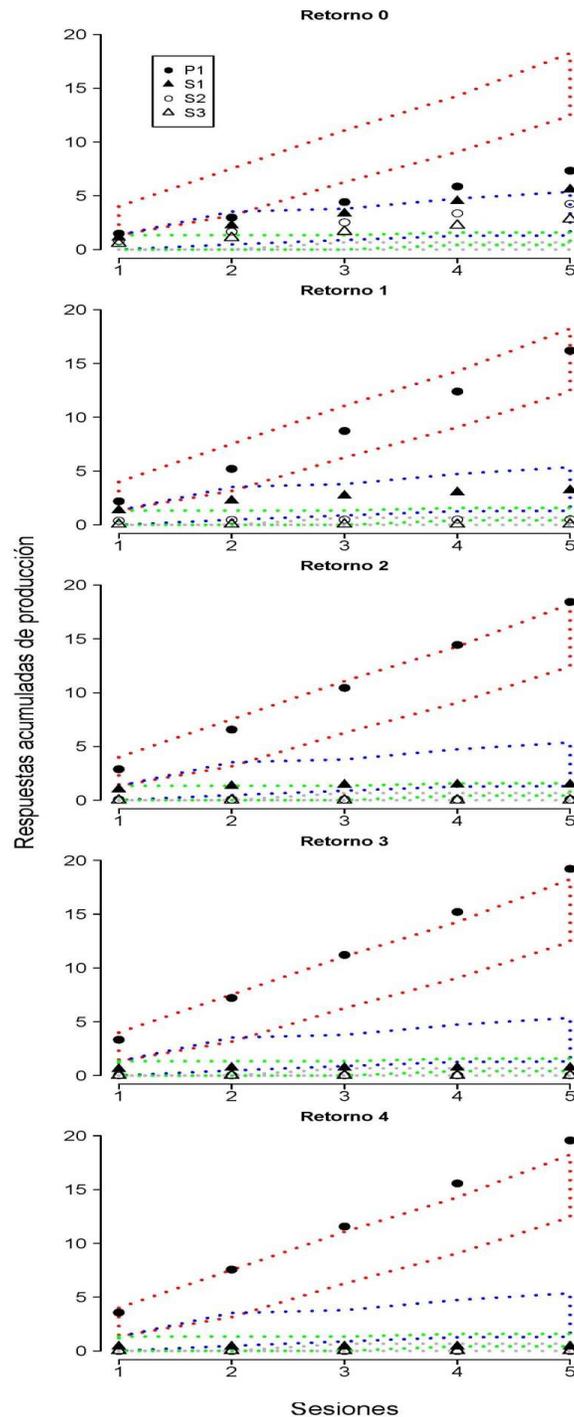


Figura 5. Muestra la comparación entre los intervalos de confianza de los datos reales (franja en líneas punteadas) y los promedios simulados (marcas). Se presenta de manera ascendente la comparación de las diferentes reglas de retorno.

Tabla 2

Presenta los valores de intercepto y pendiente calculados para los promedios de cada simulación. Con ** se señalan los valores que están dentro del intervalo de confianza calculado para los datos reales. Con * se señalan valores cuyo intervalo de confianza se solapa con el intervalo de confianza de los datos reales.

Retorno	Sujeto	Reemplazo	
		Intercepto	Pendiente
R0	P1	0.058**	1.456
	S1	-0.012**	1.120
	S2	-0.043	0.859
	S3	-0.023**	0.565
R1	P1	-1.598**	3.52*
	S1	1.156**	0.452**
	S2	0.401**	0.027**
	S3	0.041**	0.001**
R2	P1	-1.123**	3.897
	S1	1.031**	0.100
	S2	0.082	0.002**
	S3	0**	0**
R3	P1	-0.674**	3.976
	S1	0.624**	0.024
	S2	4.00E-02	7.44E-19**
	S3	0**	0**
R4	P1	-0.416**	3.999
	S1	0.411**	0.001
	S2	5.00E-03	9.30E-20**
	S3	0**	0**

Discusión

Los resultados mostraron que los datos del índice Productor-Parasito obtenidos bajo condiciones de laboratorio pueden ser razonablemente descritos por funciones exponenciales, típicamente usadas en el área de aprendizaje. Lo anterior brinda cierto soporte a la postura que considera la influencia del aprendizaje para determinar el uso de respuestas para cada individuo y conformar un patrón colectivo. Adicionalmente, la técnica de simulaciones empleada en este trabajo fue consistente con la afirmación anterior y permitió obtener una estimación relativa del peso que tuvo el aprendizaje individual para la conformación de los patrones colectivos observados.

Por lo tanto, al describir los datos y simularlos a través de procesos de generación de datos se considera que asociar tendencias descritas por funciones exponenciales y proceso de reemplazo es consistente a nivel molar y molecular. Por tanto, a pesar de asumir algunos supuestos que simplifican considerablemente la influencia del aprendizaje para determinación de respuestas en forrajeo colectivo, resulta ser la mejor concepción que permite simularlos de manera simple y parsimoniosa (Afshar y Giraldeau, 2014; Beauchamp, 2000).

En términos generales, los resultados observados en este trabajo fueron congruentes con los reportes actuales en el área. Es decir, los trabajos que emplean simulaciones asumen de manera explícita que el proceso subyacente al aprendizaje en forrajeo colectivo es de reemplazo al utilizar modelos de Operador lineal (Afshar y Giraldeau, 2014) – y este trabajo corrobora su consistencia con descripciones realizadas a partir de funciones exponenciales (Lopez-Rodriguez, Menez-Diaz y Gallardo-Pineda, 2014; Mazur y Hastie, 1978).

Habitualmente, cuando se ajustan funciones matemáticas a un conjunto de datos existen varios criterios utilizados para comparar entre funciones, por ejemplo: bondad de ajuste, generalidad de fenómenos, parsimonia y valor teórico. Dadas las características de este trabajo se identifica que:

- 1) Debido a que dos diferentes estrategias de análisis fueron utilizadas, el ajuste a los datos y la simulación de los mismos, es preferible utilizar las explicaciones más simples y congruentes posibles para evitar inconsistencias. Es decir, utilizar un criterio de parsimonia. Como se mencionó de forma previa (Afshar y Giraldeau, 2014; Beauchamp, 2000) ese tipo de explicación, simple pero consistente y robusta, se ha conseguido utilizando el “paquete” compuesto por funciones exponenciales y la simulación de datos a partir una regla de aprendizaje de operador lineal, en la cual está implicado un proceso de reemplazo en la actualización de probabilidades.
- 2) Además, se destaca que la parsimonia observada permite en este caso enfatizar de forma indirecta; a) el valor teórico que tienen las funciones exponenciales en combinación con procesos de reemplazo, debido a que muestran un nivel aceptable de coherencia interna entre sus supuestos y; b) la generalidad de la utilidad de este tipo de herramientas para demostrar y explicar de manera simple la participación del aprendizaje en la conformación de patrones colectivos.

Por otra parte, es interesante que los patrones de respuesta mas cercanos a los observados bajo condiciones experimentales hayan sido los generados por la regla de reemplazo del retorno 1 porque eso indica el peso que tiene el aprendizaje. Lo anterior es evidenciado por: a) el ajuste de los datos generados a partir de esa regla y la tendencia de los datos identificada previamente a partir de funciones exponenciales; b) el ajuste de las respuestas acumuladas de producción. Si se analiza la tasa de cambio después del primer ensayo, el cambio de probabilidades de seleccionar el mismo elemento fue de $\frac{1}{4}$ a $\frac{1}{2}$. Así mismo, en el segundo ensayo cuando, el mismo elemento seleccionado previamente volvió a ser seleccionado el cambio de probabilidades volvió a ser semejante en términos de su tasa de cambio (0.25), es decir, paso de $\frac{1}{2}$ a $\frac{3}{4}$. En otros términos, bajo las condiciones evaluadas, la probabilidad de emisión de una respuesta particular (P1, S2, S3, S4) mostró una transición aproximada a ese valor (0.25). Por lo tanto, si bien los valores estimados no admiten atribuir una determinación completa del uso de estrategias al interior de un grupo, al menos, demuestran la sensibilidad de los patrones colectivos a las consecuencias iniciales obtenidas individualmente (Afshar y Giraldeau, 2014; Beauchamp, 2000).

Por último, es importante resaltar que el análisis y contrastación de datos reales contra datos simulados es un ejercicio necesario para la comprensión de diferentes fenómenos, incluyendo los colectivos (Goldstone y Janssen, 2005); debido a que los resultados obtenidos a partir de la experimentación informan y restringen los supuestos de las simulaciones y, a su vez, las simulaciones permiten organizar y explicar, a cierto nivel, los resultados observados. Por tanto, ejercicios como el realizado en este trabajo son relevantes para la comprensión del papel que juega el aprendizaje de respuestas en la conformación de patrones colectivos.

Limitaciones y recomendaciones

Las descripciones y simulaciones realizadas en el presente trabajo, como en todo modelo, representan una simplificación de la realidad. En ese sentido, todo modelo es impreciso. Sin embargo, lo más importante de un modelo es que, a pesar de ser inexacto, sea útil para caracterizar algún aspecto de la realidad o ayude a conocer dicha realidad con mayor detalle e ir incrementando paulatinamente el conocimiento sobre dicha realidad.

Con relación a lo anterior, es posible que otras funciones como la hiperbólica puedan describir los datos observados. Así mismo, otros procesos subyacentes al aprendizaje (la actualización de probabilidades de respuesta) como el de acumulación podrían simular los resultados observados. Sin embargo, como se mencionó previamente, por consistencia con la mayor parte de la literatura actual (Afshar y Giraldeau, 2014; Beauchamp, 2000) se eligió describir el aprendizaje a través de funciones exponenciales y asumir que el proceso de aprendizaje subyacente es de reemplazo.

Por otra parte, considerar que los individuos tengan las mismas posibilidades de exhibir cualquier respuesta es poco plausible ya que supone que todos los miembros del grupo tienen las mismas posibilidades de ejercer cualquier rol y ese supuesto se cumple únicamente en grupos homogéneos. Sin embargo, esta condición es solo una simplificación que, a pesar de ser poco plausible, permite generar datos muy semejantes a los datos reales, clarificando la posible influencia del aprendizaje en la conformación de patrones colectivos de búsqueda y consumo de alimento.

Con base en las observaciones planteadas se recomienda estudiar a detalle otras posibilidades para caracterizar los patrones de respuesta observados bajo condiciones de forrajeo colectivo. Se sugieren dos posibilidades: analizar otras descripciones y/o procesos de aprendizaje, o bien, analizar procesos que no involucren aprendizaje.

Con lictode intereses

El autor declaro no tener ningun con lictode intereses.

Agradecimientos

Se agradece a la Direccion General de Asuntos del Personal Academico de la UNAM, por la beca de post-doctorado que posibilito la realizacion de este trabajo. Al Dr. Florente Lopez Rodriguez por los numerosos comentarios e ideas que inspiraron parte sustancial de este trabajo y a la Dra. Maryed Rojas Leguizamon, por la asistencia en la construccion de las gra icas de este trabajo. Asi como el apoyo PRODEP UDG-PTC-1302 para la culminacion de este trabajo.

Referencias

- Afshar, M., & Giraldeau, L. A. (2014). A unified modelling approach for producer-scrounger games in complex ecological conditions. *Animal Behaviour*, *96*, 167-176. doi:10.1016/j.anbehav.2014.07.022
- Afshar, M., Hall, C. L., & Giraldeau, L. A. (2015). Zebra finches scrounge more when patches vary in quality: experimental support of the linear operator learning rule. *Animal Behaviour*, *105*, 181-186. doi:10.1016/j.anbehav.2015.04.016
- Alfaro, L., & Cabrera, R. (2015). Forrajeo en ratas: Una evaluación del recorrido de los sujetos como un indicador de desgaste. *Conductual*, *3*(2), 111-127. Recuperado de http://conductual.com/sites/default/files/pdf-articles/Estrategias%20P-S%20y%20recorridos_Alfaro%20et%20al.pdf
- Barnard, C. J., & Sibly, R. M. (1981). Producers and scroungers: A general model and its application to captive flocks of house sparrows. *Animal Behaviour*, *29*(2), 543-550. doi:10.1016/S0003-3472(81)80117-0
- Beauchamp, G. (2000). Learning Rules for Social Foragers: Implications for the Producer-Scrounger Game and Ideal Free Distribution Theory. *Journal of Theoretical Biology*, *207*(1), 21-35. doi:10.1006/jtbi.2000.2153
- Belmaker, A., Motro, U., Feldman, M. W., & Lotem, A. (2012). Learning to Choose Among Social Foraging Strategies in Adult House Sparrows (*Passer domesticus*). *Ethology*, *118*(11), 1111-1121. doi:10.1111/eth.12013
- Bush, R. R., & Mosteller, F. (1955). *Stochastic models for learning*. Oxford, England: John Wiley & Sons, Inc.
- Caraco, T., & Giraldeau, L. A. (1991). Social foraging: Producing and scrounging in a stochastic environment. *Journal of Theoretical Biology*, *153*(4), 559-583. doi:10.1016/S0022-5193(05)80156-0

- Clark, C. W., & Mangel, M. (1986). The evolutionary advantages of group foraging. *Theoretical Population Biology*, 30(1), 45-75. doi: 10.1016/0040-5809(86)90024-9
- Coolen, I., Giraldeau, L.-A., & Vickery, W. (2007). Scrounging behavior regulates population dynamics. *Oikos*, 116(3), 533-539. doi: 10.1111/j.2006.0030-1299.15213.x
- Dubois, F., Morand-Ferron, J., & Giraldeau, L.-A. (2010). Learning in a game context: strategy choice by some keeps learning from evolving in others. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 277(1700), 3609-3616. doi: 10.1098/rspb.2010.0857
- Estes, W. K. (1950). Toward a statistical theory of learning. *Psychological Review*, 57(2), 94-107. doi: 10.1037/h0058559
- Giraldeau, L. A., & Caraco, T. (2000). *Social foraging theory*: Princeton University Press.
- Giraldeau, L. A., & Lefebvre, L. (1986). Exchangeable producer and scrounger roles in a captive flock of feral pigeons: a case for the skill pool effect. *Animal Behaviour*, 34(3), 797-803. doi: 10.1016/S0003-3472(86)80064-1
- Giraldeau, L. A., & Livoreil, B. (1998). Game theory and social foraging. En L. A. Dugatkin & H. K. Reeve (Eds.), *Game theory and animal behavior* (pp. 16-37). New York: Oxford University Press.
- Goldstone, R. L., & Janssen, M. A. (2005). Computational models of collective behavior. *Trends in Cognitive Sciences*, 9(9), 424-430. doi: 10.1016/j.tics.2005.07.009
- Hirsch, B. T. (2007). Costs and Benefits of Within-Group Spatial Position: A Feeding Competition Model. *The Quarterly Review of Biology*, 82(1), 9-27. doi: 10.1086/511657
- Johnson, N. L., & Kotz, S. (1977). *Urn models and their application: an approach to modern discrete probability theory* (Vol. 77). New York: Wiley
- Katsnelson, E., Motro, U., Feldman, M. W., & Lotem, A. (2008). Early experience affects producer-scrounger foraging tendencies in the house sparrow. *Animal Behaviour*, 75(4), 1465-1472. doi: 10.1016/j.anbehav.2007.09.020
- Katsnelson, E., Motro, U., Feldman, M. W., & Lotem, A. (2010). Individual-learning ability predicts social-foraging strategy in house sparrows. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. doi: 10.1098/rspb.2010.1151
- López-Rodríguez, F., Menez-Díaz, M., & Gallardo-Pineda, S. (2014). Aprendizaje y control temporal: la adaptación a regularidades temporales del ambiente. *Conductual*, 2(2), 26-38.
- Mazur, J. E., & Hastie, R. (1978). Learning as accumulation: A reexamination of the learning curve. *Psychological Bulletin*, 85(6), 1256-1274. doi: 10.1037/0033-2909.85.6.1256
- Morand-Ferron, J., Wu, G.-M., & Giraldeau, L. A. (2011). Persistent individual differences in tactic use in a producer-scrounger game are group dependent. *Animal Behaviour*, 82(4), 811-816. doi: 10.1016/j.anbehav.2011.07.014
- Page, S. E. (2006). Path Dependence. *Quarterly Journal of Political Science*, 1(1), 87-115. doi: 10.1561/100.00000006
- Reed, D. D. (2009). Using Microsoft Office Excel® 2007 to conduct generalized matching analyses. *Journal of Applied Behavior Analysis*, 42(4), 867-875. doi: 10.1901/jaba.2009.42-867