



**UNIVERSIDAD DE CHILE**  
FACULTAD DE CIENCIAS VETERINARIAS Y PECUARIAS  
ESCUELA DE CIENCIAS VETERINARIAS



EFFECTO DEL GRADO CRÍPTICO DE LAS PRESAS  
SOBRE SU DETECCIÓN Y CAPTURA:  
ESTUDIO EXPERIMENTAL EN TORTOLA  
(*Zenaida auriculata*)

**ALEJANDRO MANDUJANO TORRES**

Memoria para optar al Título  
Profesional de Médico Veterinario  
Departamento de Ciencias  
Biológicas

**PROFESOR GUIA: RODRIGO A. VASQUEZ**

SANTIAGO, CHILE  
2004



**UNIVERSIDAD DE CHILE**  
FACULTAD DE CIENCIAS VETERINARIAS Y PECUARIAS  
ESCUELA DE CIENCIAS VETERINARIAS



EFFECTO DEL GRADO CRÍPTICO DE LAS PRESAS  
SOBRE SU DETECCIÓN Y CAPTURA:  
ESTUDIO EXPERIMENTAL EN TORTOLA  
(*Zenaida auriculata*)

**ALEJANDRO MANDUJANO TORRES**

Memoria para optar al Título  
Profesional de Médico Veterinario  
Departamento de Ciencias  
Biológicas

NOTA FINAL:.....

	NOTA	FIRMA
PROFESOR GUIA : RODRIGO A. VASQUEZ	.....	.....
PROFESOR CONSEJERO : RIGOBERTO SOLIZ.	.....	.....
PROFESOR CONSEJERO : AUDREY A. GREZ.	.....	.....

SANTIAGO, CHILE  
2004

## AGRADECIMIENTOS

Agradezco a todas las personas que me ayudaron, de una manera u otra, a desarrollar y a completar el largo proceso que se necesitó para dar termino satisfactoriamente a la presente memoria de título. En particular, quisiera agradecer a mi profesor guía, Rodrigo A. Vásquez, por su entrega incondicional de conocimientos, experiencia, dedicación y amistad. También a los profesores consejeros Dra. Autrey Grez y Dr. Rigoberto Solís, por el tiempo y los conocimientos entregados en esta memoria de título. Al Departamento de Ecología de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile por permitir utilizar sus laboratorios e instrumentos para el desarrollo de los experimentos en cualquier momento y a cualquier hora. Además, aprovechó de agradecer la cooperación y ayuda entregada tanto por los profesores que conforman el área docente como también aquellas que pertenecen al área de funcionarios.

También quisiera agradecer al proyecto FONDECYT 1020550 a Rodrigo A. Vásquez, y al Centro de Estudios Avanzados en Ecología e Investigaciones en Biodiversidad, P02-051-F-ICM, MIDEPLAN-Banco Mundial por su apoyo al trabajo científico y por permitir implementar y desarrollar una investigación en forma plena y sin inconvenientes.

No puedo dejar de mencionar que desde el inicio de esta memoria de título hasta el final nunca faltó el apoyo de mi familia, de mis padres, polola y amigos, lo cual facilito sin duda alguna que la investigación se realizara en un ambiente totalmente apropiado y agradable para lograr las metas propuestas y poder culminar en forma satisfactoria una etapa de la vida.

# ÍNDICE

	Página
INTRODUCCIÓN.....	1
REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA.....	5
HIPÓTESIS.....	20
PREDICCIONES.....	20
OBJETIVOS.....	20
MATERIAL Y MÉTODOS.....	21
RESULTADOS.....	25
FIGURAS.....	27
DISCUSIÓN.....	39
CONCLUSIONES.....	46
BIBLIOGRAFÍA.....	47

## RESUMEN

Estudios neurobiológicos han demostrado que la tasa de procesamiento de información por el cerebro es limitada respecto a la cantidad de información encontrada en el medio ambiente, y por lo tanto, para aquella información que es considerada más esencial los mecanismos atencionales juegan una importante función. Además, el sistema nervioso no puede procesar con igual calidad la información obtenida al realizar tareas en forma paralela, es decir, animales que incrementan la atención en cierta actividad disminuyen su desempeño en otra actividad realizada simultáneamente. De tal forma, en animales que se dedican a la búsqueda de alimentos que son difíciles de detectar como es el caso de presas crípticas o miméticas, la atención visual puede ser gravitante en el éxito de forrajeo, como es el caso de muchas aves diurnas. En este contexto, Dukas y Ellner (1993) extendieron el modelo básico de selección de presas de la teoría de forrajeo y propusieron la hipótesis de atención selectiva, la cual predice que los depredadores en una situación críptica fijan la atención hacia un determinado tipo de presa pasando por alto el resto de las presas, en cambio en una situación conspicua (sustrato y presa contrastan) consumen todos los tipos de presas presentes. Para determinar la importancia de la hipótesis de atención selectiva en la detección de presas crípticas se realizaron experimentos con la especie de ave *Zenaida auriculata* (tórtola) y se evaluó el tiempo de detección y el consumo de dos tipos de presas en condiciones crípticas y conspicuas. Se encontró una marcada diferencia entre el tiempo de detección y el consumo de presas crípticas frente a presas conspicuas, observándose un tiempo de detección superior para los tratamientos crípticos en comparación a los tratamientos conspicuos. Por otro lado, el consumo de presas crípticas fue inferior con relación al consumo de presas conspicuas. Los resultados indicaron ser consistentes con las predicciones del modelo de Dukas y Ellner para el caso conspicuo. Sin embargo, para la situación críptica los resultados apoyan la hipótesis sólo en términos cualitativos, pero no cuantitativos, por cuanto si bien las aves se focalizaron principalmente sobre un tipo de presa, cuando el rango focal de atención detectó otro tipo de presa, éste también fue consumido. Por lo tanto, este estudio apoya cualitativamente la hipótesis de atención selectiva, pero también sugiere la necesidad de mayores estudios para evaluar su real importancia en diversas especies.

## SUMMARY

Neurobiological studies have shown that the information processing rate by the brain has an upper limit, and this limit is lower than the rate of information available in the environment. Therefore, attentional mechanisms allocated to the most relevant information signals are fundamental. Furthermore, the nervous system cannot process information with high fidelity when more than one activity is being carried out simultaneously. In other words, animals carrying out more than one task at the same time can increase their attention to a certain task, hence decreasing their performance in the other tasks being carried out. Thus, visual attention can be an important component of foraging behavior in animals searching for low detectable food items such as cryptic or mimetic preys for diurnal birds. Using this framework, Dukas and Ellner (1993) extended the diet selection basic model of optimal foraging theory, and proposed the selective attention hypothesis. This hypothesis predicts that predators facing different types of cryptic preys focus their attention to a unique prey type overlooking the other prey types. On the contrary, when all prey types are conspicuous, they consume all prey types available. In order to assess the relevance of the selective attention hypothesis on cryptic prey detection controlled experiments with the avian species *Zenaidura macroura* were carried out, and prey detection time and prey capture of two prey types under cryptic and conspicuous conditions were evaluated. A marked difference between both conditions was found, with longer detection times in cryptic conditions compared to conspicuous conditions. Further, prey consumption was significantly lower under cryptic conditions. Results were consistent with predictions of Dukas and Ellner's model for conspicuous conditions. However, for cryptic conditions, predictions are supported qualitatively but not quantitatively, because birds focused their attention mainly (but not exclusively) on one prey type; when the other prey type was within the focal range, it was also preyed upon. Therefore, this study supports qualitatively the selective attention hypothesis, but it also suggests the necessity of further studies in order to assess its real relevance in a broad range of species.

## INTRODUCCION

Los animales obtienen del ambiente información que es utilizada para el desarrollo de un sinnúmero de actividades (Stephens 1989; Dusenbery 1992), como por ejemplo, explotación de recursos alimenticios, uso del espacio, comunicación, evasión de depredadores y conductas sociales y reproductivas, entre otras (Dukas 1998; Shettleworth 2001). Por lo tanto, el desempeño de los órganos sensoriales es elemental para un desarrollo eficiente de tales actividades (Dusenbery 1992; Getty 1993).

Una de las formas más comunes de utilizar la información ambiental corresponde al aprendizaje, entendido en sentido amplio, como cualquier cambio en la conducta de un animal en una situación determinada que es atribuible a su experiencia previa con esa situación, o con otra con la que comparta ciertas características (Colmenares y Gómez 1994; Shettleworth 1998). Tomando en consideración que la búsqueda de alimento es algo que muchos animales hacen repetidamente a lo largo de su vida, se esperaría por lo tanto, que la obtención de información que puedan realizar en un ambiente influya en las conductas de alimentación (Dukas 1998).

Cuando la calidad (o cantidad) de los recursos son temporalmente impredecibles, el aprendizaje se obstaculiza, y los animales tan solo pueden evaluar la calidad de un recurso particular durante la explotación del mismo o mediante la utilización de alguna información obtenida previamente a la explotación, gracias a sus capacidades sensoriales (Valone y Brown 1989). Por ejemplo, un animal con capacidad olfativa desarrollada puede obtener información respecto de la cantidad de recursos que posee un determinado sitio de alimentación antes de comenzar su explotación (Giraldeau 1997). Por otro lado, animales con capacidades visuales desarrolladas pueden utilizar su sistema visual para reconocer sus presas antes de la captura y consumo de las mismas (Dusenbery 1992).

La mayoría de los recursos en condiciones naturales se encuentran distribuidos heterogéneamente, lo cual determina que se constituyan parches de recursos, i.e., áreas del espacio donde están los recursos que un animal particular explota (Stephens y Krebs 1986), y que generalmente coinciden con aquellas áreas donde los recursos se encuentran en mayor densidad. La teoría de forrajeo, como aproximación adaptacionista a las conductas de explotación de recursos, se ha centrado en las decisiones conductuales de asignación de tiempo y energía a la explotación de parches de recursos y a la selección de tipos de presas dentro de un parche (Stephens y Krebs 1986). Tradicionalmente, las investigaciones enmarcadas dentro de la teoría de forrajeo suponían que los animales tenían información completa respecto de las variables necesarias para realizar decisiones óptimas. Sin embargo, los animales no poseen información completa, ni siquiera en condiciones experimentales controladas, y mucho menos en condiciones naturales (Dusenbery 1992, Dukas 1998). Al mismo tiempo, estudios neurobiológicos han establecido que la tasa de procesamiento de información por el cerebro es mucho menor que la tasa en la cual la información es encontrada en el medio ambiente, y que los mecanismos

atencionales permiten al sistema sensorial concentrarse sólo sobre la información más esencial en cada momento (Dukas y Ellner 1993; Dukas 1998; Dukas 2002). En este sentido, investigaciones en comportamiento animal y psicología experimental de vertebrados han demostrado que el sistema nervioso tiene una capacidad limitada para el procesamiento de distintos tipos de información en forma paralela (i.e., simultáneamente) (Parasuraman 1979, Pashler 1993). Además, el sistema nervioso no puede sostener un procesamiento de información efectiva por períodos extensos sin descansar. Análisis ecológicos revelan que estas restricciones afectan fuertemente varios tipos de actividades de los animales (Dukas 1998). Por lo tanto, individuos que incrementan cierta actividad disminuyen su desempeño en otra actividad realizada simultáneamente (Pashler 1993).

Muchos animales buscan y consumen alimentos que son difíciles de detectar (Dukas 2002). Bajo tales condiciones, la atención puede determinar estrategias de búsqueda, y consecuentemente la elección de presas (Dukas 2002). Además, la atención puede afectar las principales categorías de la actividad animal, incluyendo forrajeo, conductas anti-depredatorias, apareamiento e interacciones sociales (Dukas 2002). La atención corresponde a la habilidad de procesar selectivamente una información relevante durante una actividad particular (Shettleworth 1998). En cualquier momento, los animales pueden utilizar la atención para captar una gran porción del campo visual y percibir gruesamente sus alrededores con la restricción de que existe una correlación negativa entre la extensión del campo visual y el nivel de detalle extraído por grado del campo visual, o focalizar sobre un ángulo estrecho para extraer detalles más exactos (Eriksen y Yen 1985; ; O' Brien 1990; Van Essen et al. 1991; Connor et al. 1997). Por lo tanto, los animales pueden modificar en cualquier momento el área que ellos atienden como una función al grado de dificultad de una tarea de búsqueda impuesta. El rango atencional puede ser ampliado para tareas de búsqueda fácil pero puede restringirse para tareas de búsqueda difícil (Desimone y Duncan 1995; Dukas 1998). Así por ejemplo, estudios teóricos predicen que en un parche donde se encuentran diferentes tipos de presas, el depredador debería dividir su atención entre los diferentes tipos disminuyendo la habilidad de detectar un tipo de presa particular (Dukas y Ellner 1993; Dukas 1998). Sin embargo, cuando las presas son más difíciles de detectar, por ejemplo, cuando éstas son crípticas o miméticas, un depredador debería focalizar su atención hacia un sólo tipo de presa (Dukas y Ellner 1993; Dukas 1998). En este contexto, en una extensión del modelo básico de selección de presas de la teoría de forrajeo, Dukas y Ellner (1993) proponen la hipótesis



de atención selectiva, la cual predice que los depredadores fijan la atención hacia un determinado tipo de presa pasando por alto el resto de las presas (Dukas y Ellner 1993). A su vez, los depredadores pueden responder a cambios en el grado críptico de las presas por especialización sobre ciertas presas y por el uso de imágenes de búsqueda durante el forrajeo (Guilford y Dawkins 1987; Giraldeau 1997). También los depredadores pueden modificar la velocidad de forrajeo (tasa de búsqueda) o la duración de eventos en una búsqueda saltatoria (Anderson 1981; O'Brien y et al. 1990; Anderson et al. 1997). Una mayor velocidad de forrajeo o eventos de búsqueda más cortos aumentan la tasa de encuentro con la presa, pero la probabilidad de detección disminuye (Gendron y Staddon 1983, 1984; Gendron 1986; Getty y Pulliam 1991). En este sentido, el aumento del grado críptico de las presas favorece un ángulo atencional estrecho, lo que permite a los animales mantener una cierta probabilidad de detección de presas. Esto significa que factores que aumentan el grado críptico de las presas pueden disminuir la tasa de alimentación de los depredadores, y consecuentemente, afectar su adecuación biológica (Metcalf et al. 1997).

Al existir dos tipos de presas con grados crípticos diferentes, entonces la tasa de búsqueda óptima aumenta con la frecuencia de la forma menos críptica, lo que puede resultar en un rápido descenso en la probabilidad de capturar la presa más críptica. Por lo tanto, puede existir una interacción entre la eficiencia de detección y las decisiones de forrajeo (Endler 1988). A su vez, presas más conspicuas entregan mayor información facilitando su detección. Por lo tanto, diferentes grados crípticos determinan diferentes grados de complejidad de una actividad, es decir, determinan diferentes calidades de información que el depredador puede extraer durante la búsqueda (Dukas y Ellner 1993; Dukas 1998).

Las predicciones referidas a la captura de presas con distinto grado críptico se basan en modelos teóricos y no han sido estudiadas experimentalmente (véase Dukas 1998, 2002). Los únicos antecedentes empíricos relevantes derivan casi en su totalidad de estudios en psicología experimental humana; estudios similares en animales son escasos o nulos (Dukas 2002).

En esta memoria de título se estudió el efecto del grado críptico de las presas sobre su detección y captura por *Zenaida auriculata* (tortola). Para esto, se realizaron experimentos de laboratorio con presas con distinto grado críptico y se evaluó el desempeño de las aves en la búsqueda y captura

de presas, con el fin de estudiar algunas predicciones de la hipótesis de atención selectiva, propuesta por Dukas y Ellner (1993, véase además Dukas 1998).

## REVISION BIBLIOGRAFICA

### **Compromisos y restricciones en rasgos conductuales y cognitivos**

En la naturaleza los animales presentan restricciones y compromisos que limitan los diferentes rasgos o funciones biológicas, tanto presentes como futuras, que inciden finalmente en el desempeño de cualquier actividad (Cheverton et al. 1985; Stephens y Krebs 1986; Stearns 1992; Roff 2002). De esta manera, las restricciones pueden manifestarse a través de un efecto absoluto,

limitando el desempeño transitoria o permanentemente, mientras que otras restricciones se manifiestan vía costos, es decir desempeños específicos pueden ser potencialmente mejorados, pero a un cierto precio (e.g. vía disminución de otro desempeño específico) (Rose 1991; Stearns 1992; Roff 2002). Los compromisos adaptativos, en conjunto con las condiciones ecológicas determinan restricciones al diseño y/o conducta de un organismo. Por ejemplo, la abundancia de recursos alimenticios y las restricciones morfofisiológicas determinan en gran medida la asignación de biomasa a la progenie, produciéndose un compromiso entre el número y el tamaño de las crías, en donde los extremos están dados por muchas crías de tamaño pequeño o pocas crías de gran tamaño (Stearns 1992; Roff 2002). Diversos rasgos fenotípicos muestran compromisos restrictivos de este tipo. Los rasgos conductuales y cognitivos también presentan compromisos que restringen el desempeño (Stephens y Krebs 1986; Cowan 1993, 2001). Un ejemplo clásico lo constituye el compromiso conductual entre la evasión a depredadores y la obtención de alimento: un aumento en las conductas anti-depredatorias involucran una disminución en la obtención de alimento y viceversa (e.g. Vásquez 1994, 1996; Lima et al. 1999). Además, los mecanismos cognitivos que participan en la obtención de información ambiental presentan una capacidad limitada (Cowan 1993, 2001). De esta forma, la cognición, referida en un sentido amplio a todas las etapas del procesamiento de la información, desde la recepción del estímulo por los órganos sensoriales a las decisiones ejecutadas por el sistema nervioso, presentan restricciones que impiden, demoran y/o disminuyen el desempeño. Otros mecanismos cognitivos que participan en la obtención de información son (i) la percepción, entendida como la traducción de señales ambientales dentro de representaciones neuronales, (ii) la memoria, la capacidad de almacenar y recuperar información desde un pasado cercano o distante, (iii) la atención y (iv) el aprendizaje, los últimos dos descritos previamente en la introducción (véase Dukas 1998; Shettleworth 1998; Cowan 1993, 2001).

Dentro del campo de investigación de la memoria, neurobiólogos y psicólogos cognitivos distinguen dos tipos de memoria: i) la memoria de corto plazo o memoria de trabajo, que comprende información percibida recientemente (generalmente en la escala de segundos) y ii) la memoria de largo plazo, relacionada al pasado lejano (escalas de minutos, horas, días, años). Esta combinación de memorias y la experiencia actual determinan la conducta (Squire 1986; Squire et al. 1993). Investigaciones detalladas sobre la capacidad de memoria de trabajo han sido conducidas mayormente en humanos (Wickens 1984; Baddeley 1986), si bien esta memoria es probablemente tanto o más esencial para la conducta de otras especies (Spear y Riccio 1994;

Anderson 1995). La memoria de trabajo presenta limitaciones. Por ejemplo, los humanos pueden leer una lista de números aleatorios de 0 a 9 y tratar de repetir la lista hacia atrás inmediatamente después de escucharla. Diferentes longitudes de lista pueden ser utilizadas, desde 5 a 10 dígitos, la mayoría de las personas pueden repetir hacia atrás exactamente una lista de 5 dígitos pero no la de 10 dígitos. Para la mayoría de las personas, la duración de la memoria de trabajo para ítems aleatorios está limitada a alrededor de siete dígitos (Miller 1956; Anderson 1990; Dukas 1998). Algunos experimentos de laboratorio con monos y palomas sugieren que estos animales poseen una memoria de trabajo con capacidad limitada (Anderson 1995). Sin embargo, tales estudios de laboratorio no pueden indicar si la memoria de trabajo limita el procesamiento de información y la toma de decisiones de animales en su escenario natural. Se requieren más investigaciones empíricas para establecer si y cómo la capacidad limitada de la memoria de trabajo limita el procesamiento de información y la toma de decisiones (Dukas 1998).

### **Capacidad atencional y forrajeo**

Hasta ahora todos los animales estudiados han demostrado que la capacidad atencional visual presenta restricciones para la cantidad de información que puede ser procesada en forma simultánea, debido a que la capacidad de sostener la atención en objetivos visuales se deteriora sobre un período de observación continua, como también por una pérdida en la sensibilidad de los objetivos (Nuechterlein y Pasasuraman 1983). Incluso, investigaciones conductuales y neurofisiológicas sugieren que el sistema nervioso central no puede sostener una elevada calidad de procesamiento de información por un periodo largo de tiempo, y que cualquier aumento en la cantidad de información está ligada a algún tipo de costo (Dukas y Kamil 2000). Un posible costo corresponde a una mayor tasa de agotamiento del sistema nervioso bajo una carga de información exigente (Dukas 1998; Dukas y Clark 1995). En este sentido, la capacidad atencional permite a los animales focalizarse sobre la información más relevante (Wickens 1984; Posner y Peterson 1990; Shettleworth 1998). A diferencia de la memoria de trabajo, que presenta una dimensión de tiempo, la atención hace alusión a la información obtenida en cualquier momento. Por lo tanto, un individuo típicamente atiende solamente un subconjunto de la información disponible en memoria de trabajo (Cowan 1993, 2001). Los psicólogos a menudo utilizan el término atención cuando mencionan las dificultades que tienen las personas para realizar diferentes tareas en forma simultánea. Sin embargo, la atención también se refiere a la capacidad de seleccionar voluntaria o

involuntariamente un estímulo sensorial particular entre una variedad de estímulos presentes (Pashler 1993). Un ejemplo cotidiano en humanos corresponde a escuchar una o varias conversaciones a la vez; el grado de resolución (entendimiento) es elevado cuando se atiende solo a una conversación, pero disminuye notablemente cuando se intenta escuchar dos o más conversaciones en forma simultánea. En este mismo sentido, uno puede cambiar la atención entre diferentes estímulos visuales (Pashler 1993). Muchas tareas que exigen una atención elevada cuando son ejecutadas por principiantes, pueden requerir menor atención después de un aprendizaje extensivo, por lo cual, expertos sobre esas tareas pueden ser capaces de conducir otras tareas al mismo tiempo mientras exista baja o ninguna interferencia (Pashler 1993). Por lo tanto, la atención selectiva describe el proceso de seleccionar pasiva o activamente un estímulo de interés y los límites que frenan la forma de realizar múltiples tareas al mismo tiempo, indicando que la atención es una característica interna, con capacidad limitada, en la que un individuo se focaliza sobre un estímulo particular o actividad (Pashler 1993).

Los animales presentan un campo visual que varía entre los 180° y 360° grados (Desimone y Duncan 1995). Sin embargo, las restricciones atencionales impiden el procesamiento de información simultánea desde un campo visual completo (Van Essen et al. 1992; Maunsell 1995), ya que una gran cantidad de información relevante no puede ser procesada al mismo tiempo (Dukas y Kamil 2000). Es así como la atención selectiva puede ser un mecanismo eficiente cuando la tasa de información relevante sobrepasa el umbral o límite de capacidad de procesamiento del sistema nervioso (Dukas 1998; Kastner y Ungerleider 2000). Bajo tales condiciones de sobrecarga de información, los mecanismos atencionales permiten distribuir la atención a lo que es percibido como las tareas más importantes. Algunas veces, sin embargo, los animales pueden fallar en atender información periférica que puede ser relevante, como por ejemplo, la aproximación de un depredador (Dukas y Kamil 2000), por lo cual en algunas situaciones la información relevante es dejada sin procesar, incluso si esto resulta en un forrajeo ineficiente (Dukas 1998; Dukas y Ellner 1993). En el ámbito de la búsqueda de alimento, el grado de procesamiento de la información varía de acuerdo a la dificultad de la tarea. Es así que animales que realizan una tarea de larga duración y difícil, como la detección de objetivos crípticos, muestran una reducción en su desempeño y/o un deterioro en la evasión de depredadores, producto que sólo un grupo limitado de estímulos es atendido con un alto grado de resolución (Dukas 1998). Por lo tanto, la búsqueda de presas crípticas involucra una atención

selectiva sobre algún atributo en particular, con la consecuente disminución de la atención dedicada hacia otros atributos (Kastner y Ungerleider 2000). Por el contrario, cuando diversas tareas son atendidas en forma simultánea, la calidad con que la información es procesada para cada tarea se ve disminuida (Dukas 1998). Por lo tanto, el desempeño de una tarea difícil está regulado por mecanismos atencionales que ayudan a controlar el tipo y la cantidad de información que es procesada en relación con la relevancia de los estímulos sensoriales en el tiempo y el espacio (Mackworth 1969; Davis 1982; Mckie 1977; Warm 1984; Dukas 1998).

Estudios neurobiológicos en monos y humanos empleando registros electrofisiológicos han revelado que la concentración de la atención sobre un atributo específico relacionado con una tarea de detección visual está asociado con un aumento de la activación neuronal de la corteza visual que procesa ese atributo, disminuyendo la actividad de otro grupo de neuronas, y observándose una mejora en el desempeño conductual sobre la tarea atendida (Behrmann y Haimson 1999; Desimone 1998; Kastner y Ungerleider 2000). El trabajo de Corbetta et al. (1990) indicó que sujetos humanos que atendieron a estímulos para un atributo específico relacionado con una tarea de detección visual aumentaron su flujo sanguíneo local en el área de la corteza visual que procesa ese atributo, corroborando además que el desempeño de los sujetos en las tareas de detección fue elevado cuando atendieron a un único atributo en lugar de atender a tres características simultáneamente (Corbetta et al. 1990). Al mismo tiempo, el procesamiento de información asociado con tareas secundarias se ve disminuido (Behrmann y Haimson 1999; Desimone 1998; Desimone y Duncan 1995; Kastner y Ungerleider 2000; Rees et al. 1997), por ejemplo, al someter animales a riesgo de depredación, en donde la atención al alimento disminuye cuando más atención es dedicada a evitar depredadores. Experimentos con peces expuestos a modelos de aves como depredadores, documentaron que los peces prefirieron forrajear sobre grupos de micro crustáceos en baja densidad, lo cual les permitió aumentar las tasas de detección de depredadores (Milinski 1984). Por otro lado, Godin et al. (1988) observaron altas tasas de mortalidad en peces cazando micro crustáceos a densidades elevadas. Estudios con salmones revelaron que los peces cometían más errores en capturar presas artificiales no comestibles bajo un riesgo elevado de depredación, lo que sugiere que los peces dedicaron menos atención a las presas cuando el riesgo de depredación aumentaba (Lawrance 1985; Metcalfe et al. 1987; Milinski 1990). Estos resultados sugieren que en la naturaleza, los animales que realizan tareas de detección más difíciles pueden experimentar tasas de depredación mayores. Sin embargo, si se

utiliza un foco de atención estrecho se puede reducir el riesgo de depredación, pero disminuye la asignación de tiempo a forrajeo u otras actividades. A su vez, un aumento en el ángulo visual atendido (foco de atención amplio) resulta en una disminución de la probabilidad de detección de depredadores (Clark y Dukas 2003). Por ejemplo, en hábitats con riesgo de depredación elevado, los forrajeadores pueden asignar más atención a detectar depredadores y menos atención a la búsqueda de alimento (Dukas 1998; Dukas y Ellner 1993; Milinski 1990; Vásquez et al. 2002). Esto puede resultar en un consumo de alimento reducido, y consecuentemente, en una baja adecuación biológica debido a una disminución en la tasa de crecimiento y en la condición corporal (Lima 1998). Lo anterior sugiere que forrajeadores bajo condiciones riesgosas podrían no dedicar suficiente atención a tareas simultáneas como sería la búsqueda de alimento y la detección de depredadores (Dukas y Kamil 2000).

Hasta ahora todos los estudios de laboratorio han utilizado la detección visual para estudiar los aspectos neurofisiológicos y conductuales de la atención (Dukas 1998). En laboratorio, los investigadores pueden definir el foco de atención instruyendo a sujetos o midiendo parámetros tales como el movimiento de los ojos. En el campo, animales como peces, aves y mamíferos usualmente paran y fijan su mirada en diversas posiciones o ubicaciones sucesivamente antes de moverse hacia la presa buscada (Anderson 1981; O'Brian et al. 1990; Getty y Pulliam 1991, 1993). Por lo tanto, la tasa de movimiento de un forrajeador puede suministrar una aproximación razonable del foco de atención (Gendron y Staddon 1983). Por ejemplo, los experimentos de Gendron (1986) demostraron que hay una reducción significativa en la tasa de movimiento mientras se buscan presas crípticas, apoyando la idea de que el foco de atención se restringe para actividades de detección más difíciles. Para el caso de aves que se alimentan en el suelo, es más fácil determinar los períodos de búsqueda de alimento, debido a que se alternan entre una postura con cabeza abajo para buscar alimento y una postura con cabeza levantada examinando el entorno por depredadores (Lima et al. 1990). Aunque estudios preliminares supusieron que aves que se alimentan del suelo no pueden detectar depredadores mientras la posición de la cabeza está baja, hoy en día está establecido que si lo pueden hacer, si bien con un desempeño más reducido, sobretodo cuando las tareas de alimentación son difíciles (Lima y Bednekoff 1999; Dukas y Kamil 2000).

## **Crisis**

La mayoría de los animales viven en hábitats que son visualmente heterogéneos. Tales hábitats presentan un problema obvio a los depredadores debido que las presas pueden pasar desapercibidas gracias a una adaptación específica al sustrato conocida como cripsis (Edmunds 1974; Endler 1978; Sandoval 1994). Los animales frecuentemente explotan presas con distintos grados crípticos o conspicuos. Un determinado nivel conspicuo se define como el grado de desigualdad entre la presa y el sustrato circundante (Dukas 1998). Sin embargo, su distinción también depende de la capacidad de percepción de los depredadores, la cual incluye características tales como el poder de resolución, la sensibilidad a la luz, y el espectro de sensibilidad de la visión, entre otros (Land 1981; Endler 1991). Endler (1991) define que una presa presenta un patrón de coloración críptico cuando este patrón representa una muestra aleatoria del sustrato visual disponible para el depredador. Una presa es críptica si la distribución de cuatro atributos (tamaño, color, forma y luminosidad) pueden ser extraídos al azar desde un sustrato visual en donde la presa es vista por su depredador. La definición de cripsis no implica un patrón único de color críptico para algún sustrato particular, debido que un hábitat lo componen diferentes microhábitats, por lo tanto hay muchas formas diferentes de ser críptico (Endler 1991). Incluso, recientemente, Merilaita et al. (2001) mostraron a través de experimentos con coloraciones crípticas que un patrón de color de presa que presenta patrones de colores promedios de los diferentes microhábitats que componen el hábitat puede ser en algunos casos la mejor solución de escape a la detección, en comparación a patrones de colores de microhábitats especializados o particulares. El grado críptico de una presa puede ser potenciado por conductas especiales que ayudan al efecto críptico, como una adecuada alineación entre el animal y patrones de sustratos, o incluso niveles de luz apropiados (Edmunds 1974, Endler 1987). Conductas levemente diferentes, tales como la exposición del mismo patrón de color en diferentes tiempos, lugares y condiciones de iluminación, pueden resultar en una apariencia conspicua, la cual puede ser utilizada en comunicación intra-específica. Esta capacidad de verse conspicua en algunas situaciones no necesariamente reduciría la cripsis en otros lugares y tiempos (Endler 1991). De esta manera las coloraciones crípticas y conspicuas corresponden a extremos de espectros de patrones de colores de presas (Endler 1988). La cripsis no necesariamente implica coloraciones pálidas. Por ejemplo, aves en hábitats naturales que presentan colores vistosos, son difícilmente observables sobre sustratos que presentan gran luminosidad (Endler 1991). Los experimentos de Edmunds y Dewhirst (1994), que trabajaron con presas artificiales, demostraron que presas con



colores más oscuros fueron consumidas en tasas menores que presas más claras porque presentaron un mayor grado de semejanza al sustrato. Dado que las especies difieren ampliamente en sus capacidades visuales (agudeza visual, visión a color, entre otras), un patrón de color que aparentemente es conspicuo para el ojo humano puede ser críptico para otra especie y viceversa (Endler 1991). Patrones de colores a corta distancia pueden ser observados conspicuos, aunque ellos sean crípticos a larga distancia. Bajo cierta distancia, el depredador no observará colores separados y los colores se mezclarán haciendo juego con el sustrato (Endler 1978). Por lo tanto, cualquier diferencia entre depredadores en visión, tiempo de forrajeo, distancias, ritmos o microhábitats pueden conducir a percepciones diferentes sobre la visibilidad de los patrones de colores. Además, los depredadores pueden variar en sus habilidades de aprendizaje, en el grado de actividad, de caza y otras formas que afectarán finalmente la elección de la dieta (Endler 1988).

### **Detección de presas crípticas y la hipótesis de atención selectiva**

Al menos cuatro características cognitivas como son el aprendizaje, la memoria de largo plazo, la memoria de trabajo y la atención, están típicamente involucrados en la búsqueda de presas. Durante el proceso de búsqueda, primero un animal reconoce qué alimento es palatable y nutritivo, y aprende las características que lo distinguen del sustrato circundante, incluyendo tipos de alimentos poco o no palatables. Segundo, el animal tiene que mantener representaciones a corto y largo plazo de esa información. Algunos estudios han indicado que interferencias en las actividades que desarrollan, como la búsqueda de tipos de alimentos alternativos, puede deteriorar la atención, el aprendizaje y finalmente la memoria acerca de cómo encontrar un cierto tipo de alimento (Anderson 1995; Dukas y Clark 1995; Wickens 2000). Estudios sobre atención sugieren dos predicciones importantes acerca del desempeño de los depredadores al momento de buscar presas. Primero, depredadores que dividen su atención al aumentar el número de tipos de presas diferentes disminuirían su habilidad para detectar un tipo particular de presa. Segundo, esta disminución en la habilidad de detección sería mayor cuando los diferentes tipos de presas son más difíciles de detectar. Por lo tanto, además de otras decisiones que los forrajeadores deben hacer, deben dividir su atención entre diferentes tipos de presas con distintos grados crípticos (Stephens y Krebs 1986; Kamil et al. 1987; Dukas y Ellner 1993).

Cuando se realiza la búsqueda de presas crípticas, el depredador intenta detectar algo que se diferencie en algún aspecto de los patrones de colores del sustrato, como lo confirman diversos experimentos (e.g., Reid y Shettleworth 1992; Plaisted y Mackintosh 1995; Langley et al. 1996; Langley 1996) que apoyan la afirmación que la atención hacia atributos de presas organiza el comportamiento de búsqueda y que para el caso de tareas difíciles, la focalización de la atención sobre un atributo o ubicación mejora el desempeño neuronal y conductual (Kastner y Ungerleider 2000). Sin embargo, si dos especies de presas crípticas relacionadas comparten algún atributo visual, un depredador puede buscar ambos tipos simultáneamente por focalización de la atención sobre el rasgo compartido. Por el contrario, apariencias divergentes forzarían al depredador a buscar sólo un único tipo de presa simultáneamente, lo cual reduciría la depredación de otros tipos, por lo menos en algunas circunstancias (Rausher 1978; Gilbert 1975, 228; Endler 1988, 1991; Dukas y Waser 1994). Por lo tanto, animales que se encuentran con objetivos crípticos, como alimento camuflado, pueden a veces tener que atender sucesivamente áreas pequeñas en un cierto período de tiempo, cubriendo a la larga el campo visual completo. En muchos casos, sin embargo, la experiencia puede indicar que ciertas ubicaciones son más probables de albergar un objetivo que otros sitios (Dukas y Ellner 1993). Así, la atención puede estar concentrada sobre estas áreas, permitiendo un aumento en la probabilidad de detecciones tempranas y en general, provocando un ahorro de tiempo (Dukas y Ellner 1993). Por ejemplo, experimentos con palomas sugieren que las aves atienden selectivamente ubicaciones o atributos específicos mientras están buscando los objetivos y que la atención a una cierta ubicación espacial sobre la pantalla o sobre un tipo particular de objetivo aumenta el desempeño en las tareas de detección (Blough 1989, 1991, 1993). Por lo tanto, la probabilidad de detección será proporcional a la variación que exista entre los atributos y el tiempo de detección será proporcional al grado de crípsis (Endler 1986). Para el caso de presas conspicuas, su búsqueda puede ser exitosa sin tener que asignar demasiada atención a detalles finos del ambiente. De esta manera, la búsqueda puede ser conducida con un grado de atención amplio, permitiendo una mayor área de búsqueda por unidad de tiempo. En contraste, la búsqueda de un objetivo críptico requiere una atención más dedicada para mínimos detalles, por lo tanto, deben ser conducidos con un grado de atención más estrecho cubriendo solamente una pequeña área por unidad de tiempo (LaBerge 1983; Eriksen y Yeh 1985; Desimone y Duncan 1995). En otras palabras, mientras una tarea de búsqueda sea fácil permitirá una elevada tasa de búsqueda y de encuentro, por otro lado, objetivos crípticos conducirán a una tasa de búsqueda baja, produciendo una baja tasa de encuentro con presas (Gendron y Staddon

1983). Experimentos con aves indicaron que cuando buscaban dos tipos de objetivos crípticos simultáneamente, su tasa general de detección de objetivos fue 25% menor que cuando buscaban sólo un único tipo de objetivo críptico (Dukas y Kamil 2001). Es decir, la división de la atención o atención selectiva entre dos tareas difíciles reduce su desempeño en comparación al desempeño obtenido cuando se concentran completamente sobre una tarea única (Clark y Dukas 2003).

Para evaluar si la focalización de la atención hacia una ubicación o presa específica puede mejorar el desempeño, Dukas y Ellner (1993) desarrollaron un modelo matemático para la hipótesis de atención selectiva, agregando un factor de atención a un modelo básico de selección de presa de la teoría de forrajeo (e.g. Stephens y Krebs 1986), donde la información procesada fueron algunas características de las presas. El modelo considera que cada alimento sea claramente diferenciado en apariencia, y varíe en densidad, contenido energético y nivel de crípsis. El modelo básico de selección de presa, predice que el forrajeador debería buscar todos los tipos de presas disponibles (Stephens y Krebs 1987). En contraste el modelo atencional de Dukas y Ellner se basa en el grado conspicuo que presentan los diferentes tipos de presas. Por un lado, cuando todos los tipos de presas son elevadamente crípticos, la estrategia óptima que predice el modelo consiste en concentrar la atención sobre un único tipo de presa, mientras se ignoran los otros. El forrajeador podría cambiar entre diferentes tipos de presas crípticas en el tiempo, pero no debería buscar más que un tipo de presa simultáneamente. Cuando todos los tipos de presas potenciales son igualmente conspicuos, la estrategia óptima consiste en dedicar la atención a todos los tipos de presas simultáneamente (Dukas y Ellner 1993). El modelo supone que los forrajeadores tienen un conocimiento perfecto acerca de la apariencia de los diversos tipos de presas. Sin embargo, puede ser que la detección de un tipo de presa interfiera con la memoria acerca de la apariencia de otro tipo de presa, problema que puede volverse más severo cuando la presa es relativamente más difícil de detectar (Stanton 1983; Dukas y Ellner 1993). Es por eso que es de vital importancia para los depredadores que buscan presas crípticas los primeros encuentros con las presas con el fin de lograr una tasa de detección aceptable (Lawrance 1985). Sin embargo, influye también en la tasa de encuentro la velocidad de movimiento, los ángulos de las miradas entre movimientos que ayudan a encontrar presas distribuidas heterogéneamente y la duración de las detenciones durante el movimiento que inciden finalmente en la probabilidad de detectar las presas, lo cual puede ser suficiente para producir cambios dramáticos en la eficiencia de detección (Kothbauer-Hellmann y Winkler 1997).

## Otras explicaciones para la detección de presas crípticas

Además de la hipótesis de atención selectiva, en la literatura se mencionan varias hipótesis que intentan explicar la detección y captura de presas crípticas. En esta memoria se revisarán aquellas más relevantes. Cuando un depredador busca especies de presas que tienen dos o más morfos que son igualmente crípticos, entonces el depredador puede modificar sus sistemas perceptivos y/o cognitivos, de tal forma que puede detectar un morfo más fácilmente que otros (Tinbergen 1960; Bond 1983). Esta mejora transitoria en la habilidad de detección para un morfo dado es lo que se conoce como imagen de búsqueda (Tinbergen 1960; Bond 1983; Lawrance y Allen 1983; Gendron 1986). Luuk Tinbergen (1960) fue el primero en apreciar lo que se calificó como restricciones atencionales y sus efectos sobre el consumo de presas por aves y concluyó a través de sus experimentos que las aves adquieren imágenes de búsqueda en sus encuentros con las presas. En otras palabras, las aves aprenden aquellas señales que les permiten distinguir la presa del sustrato. Para el caso de presas escasas, las imágenes de búsqueda son poco probables de ser formadas debido a que la tasa de encuentro sería demasiado baja para que ocurra el aprendizaje. A densidades muy elevadas, probablemente las imágenes serían muy difíciles de elaborar, ya que las aves favorecerían una dieta mixta. Por lo tanto, frente a la presa críptica más abundante se formaría rápidamente una imagen de búsqueda y tendría mayor posibilidad de ser explotada (Tinbergen 1960). La hipótesis de imagen de búsqueda es un modelo de búsqueda concentrada en objetos y supone que el depredador aprende acerca de la presa, lo cual facilita su búsqueda (Curio 1976), prediciendo que la presa críptica sería rápidamente detectada después de una breve fase de aprendizaje (Real 1977). Un punto crucial en la formulación original de esta hipótesis es la predicción que un depredador que caza con una imagen de búsqueda para una presa particular debería pasar por alto otros tipos de presas crípticas (Reid y Shettleworth 1992). Si la imagen de búsqueda para una presa críptica es creada en forma rápida y retenida por mucho tiempo para lograr elevadas tasas de encuentro (detección), entonces la adecuación biológica de esa presa se verá afectada negativamente cuando su densidad supere la densidad de las otras presas (Endler 1988). Además, si la formación de una imagen de búsqueda para una presa puede inhibir la formación o reducir la calidad y el tiempo retenido de una imagen de búsqueda para otra presa, entonces una presa estará en ventaja relativa cuando sea poco común y en desventaja relativa cuando sea común (Endler 1988; Rodríguez–Gironés y Vásquez 2002; Célis et al. 2004). Por lo

tanto, un depredador que busca un tipo particular de presa críptica a través de imagen de búsqueda debería tener períodos de forrajeo cada vez más rápidos, ya que el tiempo necesario para detectar la presa disminuiría. Sin embargo, la mirada fija en el sustrato debería durar más tiempo cuando la presa es más difícil de detectar (Lawrance 1989).

Las explicaciones de Tinbergen fueron criticadas por Royama (1970) sobre la base que las aves podrían haber aprendido a explotar parches ricos en presas, una posibilidad que ha conseguido apoyo experimental (véase Smith y Sweatman 1973). Los estudios de Guilford y Dawkins (1987), han ido más lejos al sugerir que no existe evidencia convincente para la imagen de búsqueda a partir de cualquiera de los estudios publicados (e.g. Dawkins 1971; Pietrewicz y Kamil 1979, 1981; Gendron 1986; Lawrance 1985, 1986) e indicaron que toda la evidencia puede ser explicada por depredadores que simplemente disminuyen su tasa de búsqueda con la finalidad de aumentar la tasa de detección de los diferentes tipos de presas. Experimentos previos sugerían que las aves adquirirían imágenes de búsqueda para colores familiares, sin embargo, esta explicación ahora parece poco probable dado que los tipos de presas presentados fueron aparentemente conspicuos sobre el sustrato, por lo menos al ojo humano (Krebs 1973; Dawkins 1971; Lawrance y Allen 1983).

Otras hipótesis relacionadas al problema de detección de presas, principalmente presas crípticas, son la hipótesis de tasa de búsqueda óptima y la hipótesis de duración de miradas fijas (Endler 1991). La primera hace alusión al hecho de que la probabilidad de pasar por alto una presa críptica aumenta con el incremento de la velocidad de búsqueda. Por lo tanto, en presencia de presas crípticas la búsqueda debería desarrollarse más lentamente, o sea a una tasa de búsqueda menor que cuando las presas son conspicuas (Gendron y Staddon 1983). Similarmente, un depredador debería gastar más tiempo en parches que contienen presas crípticas para aumentar la probabilidad de encontrar presas al azar (Tye 1989). Por lo tanto, la tasa de búsqueda óptima corresponde al equilibrio entre las ganancias debido a elevadas tasas de encuentro cuando los depredadores se mueven rápidamente y las pérdidas por pasar por alto presas debido a su elevada velocidad de búsqueda (Gendron y Staddon 1983).

Por otra parte, la hipótesis de duración de miradas fijas se concentra en los mecanismos de detección y supone que cualquier sección particular de un parche es observado más o menos

intensamente, dependiendo de qué tan críptica sea la presa. La variable de decisión del depredador se basa en la cantidad de información que los individuos acumulan antes de la toma de decisión, ya sea a través del número de visitas al parche (Guilford y Dawkins 1987,1989), o de la duración de las miradas fijas (Endler 1991). Una vez que el depredador está buscando detenidamente presas crípticas, todos los tipos de presas (crípticos) son más probables de ser detectados (Guilford y Dawkins 1987). Si el depredador aumenta su tiempo de observación promedio en un parche, aumentará la probabilidad de detectar presas más crípticas, reduciendo también su velocidad de búsqueda porque más tiempo será gastado en mirar y menos tiempo gastará movilizándose entre las miradas y entre parches. Gendron y Staddon (1983), señalaron que si se supone que la probabilidad de detectar una presa está relacionada inversamente a la tasa de búsqueda, como también al grado críptico de las presas, entonces la tasa de búsqueda óptima representa un compromiso entre la tasa de encuentro y el grado de crípsis, los que juntos determinan la tasa de descubrimiento (Gendron y Staddon 1983). Todas las hipótesis mencionadas están respaldadas, ya sea a través de modelos teóricos o evidencias empíricas. Por ejemplo, los experimentos de Gendron (1986) con codornices indicaron una tasa de búsqueda más lenta cuando la crípsis de las presas aumentaba. Dentro de cada tipo de presa (excepto para los tipos más conspicuos), menores cantidades fueron detectadas cuando las aves se movilaron más rápidamente entre parches, y esta relación negativa fue mayor para presas más crípticas (Endler 1991). También los estudios de Kothbauer-Hellmann y Winkler (1997) sustentan la hipótesis de duración de miradas fijas al realizar experimentos con dos tipos de aves, indicando que la captura de presas crípticas por las aves fue bajo lo esperado ya que las miradas fijas ejecutadas no fueron lo suficientemente largas o extensas (Kothbauer-Hellmann y Winkler 1997). Por lo tanto, la detección y captura de presas crípticas puede deberse a que las aves demoran bastante en encontrar las presas (hipótesis de tasa de búsqueda óptima), la retina y el cerebro de las aves tardan bastante en detectar presas más crípticas (la hipótesis de duración de miradas fijas) y/o demoran bastante en formar las imágenes de búsqueda de presas crípticas (hipótesis de imagen de búsqueda). Sin embargo, no hay razón para que las tres hipótesis no puedan ser verdaderas simultáneamente (Endler 1991), pero se requieren más estudios para evaluar la aplicabilidad de las hipótesis mencionadas.

## Proyecciones

A la luz de lo revisado, se sabe que el sistema nervioso tiene una capacidad limitada para procesar información simultánea y que el aumento de la cantidad de información atendida por un sujeto puede disminuir la calidad de la información procesada y el desempeño asociado. Por lo tanto, la atención hacia objetos puede ser focalizada sobre una pequeña porción espacial del campo visual o sobre varios atributos tales como color y forma. Este es el caso de la búsqueda de presas crípticas, donde el desempeño óptimo se logra con un foco espacial de atención restringido. Sin embargo, un foco restringido de atención puede estar asociado con una menor tasa de búsqueda (Dukas y Kamil 2001). Esta hipótesis se apoya en evidencia experimental. En un escenario natural, donde los forrajeadores tienen sólo un conocimiento limitado de los tipos de alimentos crípticos disponibles, el aprendizaje del tipo de presa más común en un cierto tiempo y lugar puede ser seguido con un período de búsqueda focalizada para ese tipo de alimento (Dukas y Kamil 2001). Este fenómeno ha sido observado ampliamente en numerosas especies. Por lo tanto, la atención tiene fuertes efectos sobre el éxito de forrajeo de los depredadores que se alimentan de presas crípticas, ya que restringe la capacidad de los animales de atender actividades u objetos en forma simultánea (Dukas 1998).

Si bien todas las hipótesis nombradas requieren de un período de aprendizaje, utilizan la atención como principal factor en la detección de presas crípticas. Sin embargo, hay diferencias sutiles para el caso de detección de dos o más presas crípticas. La hipótesis de imagen de búsqueda menciona que una vez creada la imagen de búsqueda para una presa determinada, no deberían ser detectadas otros tipos de presas. Por el contrario, la hipótesis de duración de miradas fijas señala que una vez que el depredador observó detenidamente el parche, todos los tipos de presas crípticas tienen igual oportunidad de ser detectados. Similarmente ocurre con la hipótesis de tasa de búsqueda óptima, donde la velocidad de movimiento permitirá o no la detección de la presa.

Por el contrario, en la hipótesis de atención selectiva se señala que en la detección de dos o más tipos de presas crípticas, las aves se focalizarían principalmente sobre un tipo de presa, pero si se detecta otro tipo de presa en el sustrato ésta será consumida, pero siempre se marcará una tendencia hacia un tipo de presa. Estudios con animales han indicado que la atención selectiva podría estar implicada en imágenes de búsqueda (Blough 1991; Langley 1996). No obstante, estos

estudios, cuyo propósito era establecer la existencia de dichas imágenes de búsqueda no hicieron pruebas fundamentales para el efecto de la atención selectiva o el cambio sobre la conducta de búsqueda del depredador (Dukas y Kamil 2001). Sin embargo, las investigaciones por Dukas y Kamil sugieren que la atención selectiva es la característica central que explicaría la imagen de búsqueda.

Finalmente, pese a los estudios realizados, aún permanecen interrogantes relacionadas al desempeño de los animales en la obtención de información para la búsqueda y captura de presas crípticas. Es más, faltan estudios empíricos y controlados para evaluar las hipótesis que son utilizadas en tales conductas. Por lo tanto, esta memoria de título intenta aportar a dilucidar y a tratar de entender ciertas conductas que las aves presentan al momento de enfrentarse a un ambiente críptico o conspicuo y como varía la obtención de información según el grado de dificultad de la tarea a realizar.

## HIPOTESIS

Dado que existen restricciones atencionales, los animales tienen una capacidad limitada para procesar distintos tipos de información en forma simultánea. Por lo tanto, el desempeño en una actividad determinada disminuye cuando aumenta el número de otras actividades. Para el caso de depredadores que explotan presas con distintos grados conspicuos, presas más crípticas requieren mayor atención para su detección.



## PREDICCIONES

- a) En un ambiente con varios tipos de presas conspicuas, un depredador debería dividir su atención entre los diferentes tipos de presas y por lo tanto, consumir todos los tipos de presas.
  
- b) En un ambiente con varios tipos de presas crípticas, un depredador debería focalizar (fijar) su atención hacia un sólo tipo de presa pasando por alto el resto de las presas y/o por lo tanto, consumir sólo un tipo de presa.

## OBJETIVO GENERAL

Estudiar el efecto del grado críptico de las presas sobre su detección y captura por *Zenaida auriculata* (Columbiforme: Columbidae; nombre común: tórtola)

## OBJETIVO ESPECIFICOS

- 1) Medir el tiempo de detección de dos tipos de presas, en condiciones crípticas y conspicuas.
  
- 2) Medir el consumo de dos tipos de presas, en condiciones crípticas y conspicuas.

## MATERIALES Y METODOS

Quince tórtolas fueron capturadas en los alrededores de Santiago y mantenidas aisladas en un recinto de 2,5 x 1,4 x 1,7 m. Su alimentación fue a base de granos de granza, hualcacho, y una mezcla de semillas partidas de trigo, avena, y otras semillas comerciales, administrados dos veces al día. El agua fue dispuesta en forma constante. Para que las aves se familiaricen con las presas artificiales usadas en los experimentos se agregaron presas artificiales teñidas. Se evaluó la capacidad de ser mantenidas en condiciones de cautiverio realizando pesajes al ingresar, presentando una masa corporal inicial promedio de  $138,4 \text{ g} \pm 8,03$ , siendo controladas a los dos meses registrando un peso promedio de  $140,7 \text{ g} \pm 9,41$ .

Como parches experimentales de recursos se utilizaron bandejas metálicas rígidas 45 x 45 x 1 cm. Los parches fueron recubiertos con arena gruesa y pasta texturada de grano grueso de color blanco, para asemejar la rugosidad de algunos suelos naturales que son utilizados por las tórtolas.

Para la confección de las presas artificiales se elaboró una masa, utilizando 200g de harina blanca sin polvos de hornear, 45g de grasa vegetal (manteca) y un volumen de agua de 150ml. Con un prensador se otorgó forma tubular a las presas artificiales. Esta técnica ha sido utilizada exitosamente en experimentos sobre selección de presas por aves granívoras en condiciones de campo y laboratorio (Allen et al. 1987). Para la tinción de las presas artificiales se utilizaron colorantes naturales inocuos (marca Gourmet) de color rojo y azul mezclados con agua. Se utilizaron estos colores para evitar cualquier tipo de similitud con las presas que consumen habitualmente y con ello impedir algún tipo de sesgo de predilección previa hacia algún color. Se creó una solución roja con 0,05 ml del colorante rojo y 0,65 ml de agua, de igual forma para la solución azul. Grupos de 50 presas se colocaron en la solución por un tiempo de 80 segundos para su tinción. La forma y el tamaño que las presas se homogenizaron a algún tipo de presa natural de la especie en estudio (e.g., semillas), las cuales presentaron una longitud de 2 - 3 mm y un peso promedio de  $0,01636 \text{ g} \pm 0,0002$ , ( $\pm$  EE, n = 920). El número de presas utilizado para cada experimento fue de 40 presas, veinte presas azules y veinte presas rojas por parche, distribuidas en forma aleatoria, equidistante una de la otra, con la restricción de no permitir más de tres presas contiguas del mismo color.

El grado de información que entrega el ambiente para la captura de presas fue controlado modificando el grado críptico o conspicuo de los parches (sustratos) experimentales. Las presas representaron un recurso conspicuo cuando se ubicaron sobre un sustrato con un color contrastante y un recurso críptico cuando se ubicaron sobre un sustrato del mismo color (Dawkins 1971). Para este caso se consideró una condición con presa conspicua cuando ambas presas, tanto la presa azul como la presa roja se colocaron sobre un parche experimental de color blanco. Se consideró una condición críptica cuando las presas rojas y azules se colocaron sobre un parche experimental cuadriculado en su totalidad, con 1428 cuadrados teñidos con los colorantes naturales inocuos utilizados en las presas artificiales con 714 cuadrados rojos y 714 cuadrados azules (véase fig. 1). Por lo tanto, se presentaron dos tipos de sustratos: Sustrato blanco (sobre el cual ambos tipos de presas fueron conspicuas) y sustrato teñido con azul y rojo (sobre el cual ambos tipos de presas fueron crípticas). Dado que la visión que poseen las aves abarca el espectro de luz ultravioleta (Bennett y Cuthill 1994), se utilizó un refractómetro para controlar que la coloración artificial de las presas sólo transmitiera en el rango visible, y por lo tanto existiese concordancia entre lo observado por el investigador y por el ave en estudio.



Fig. 1. Parches experimentales donde se ofrecieron las presas de ambos colores.

A) Sustrato conspicuo. B) Sustrato críptico.

Se seleccionaron 10 aves que realizaron un buen desempeño durante el desarrollo de los experimentos pilotos y durante el período de aprendizaje con el alimento artificial. Sin embargo, se analizaron los resultados de nueve tórtolas, ya que una de las aves proporcionó datos aberrantes, debido a ruidos producidos por maquinarias ubicadas fuera del laboratorio, lo cual inhibió su conducta de alimentación. Cada ave fue asignada a dos tratamientos: (a) un tratamiento conspicuo, presas rojas y azules situadas sobre un sustrato blanco, y (b) un tratamiento críptico, presas rojas y azules situadas sobre un sustrato con tinción roja y azul. Cinco tórtolas seleccionadas al azar realizaron en primer lugar sesiones experimentales crípticas y luego conspicuas y las otras cinco tórtolas sesiones conspicuas y luego crípticas. Se permitió un período de descanso de siete días entre cada tratamiento. Cada tórtola experimentó un período de 36 horas de ayuno previo al desarrollo de los tratamientos. La investigación se realizó en laboratorio, en una arena experimental cerrada de aproximadamente 2,0 x 2,0 x 2,0 m. Por lo tanto, en cada tratamiento se colocó un tipo de sustrato dentro de la arena experimental previo al ingreso de un individuo. Las sesiones duraron seis horas comenzando a las 8:00-8:15 de la mañana y finalizando a las 14:00-14:15 de la tarde. Las sesiones experimentales se grabaron utilizando una video-cámara Sony CCD-TR413 para obtener los datos.

La capacidad de detección y captura de presas fue cuantificada permitiendo que un individuo realizara espontáneamente la búsqueda de los dos tipos de presas, rojo y azul, en sesiones crípticas o conspicuas, y llevando un registro continuo de los eventos de detección y captura en ambos tratamientos. Las variables respuestas que se midieron corresponden a: (1) Tiempo de búsqueda total, tiempo que existe desde la entrada al parche hasta primera captura independiente del color de la presa entre las sesiones crípticas y conspicuas; (2) Tiempo de búsqueda por color, tiempo que existe desde la entrada al parche hasta la captura de la primera presa de un color determinado (rojo y azul) en el tratamiento críptico y en el conspicuo; (3) Número de intentos de captura no exitosos, corresponde al número de intentos de captura (picotazos) en sesiones crípticas y conspicuas; (4) Número de intentos por captura, es decir número de picotazos realizados para consumir una presa en el tratamiento críptico y conspicuo; (5) Número acumulativo de presas consumidas hasta la presa 37 (se determinó este número para homogenizar todas las aves, ya que este fue el número máximo de presas consumidas que al menos todos los individuos consumieron) versus tiempo de explotación del parche en las sesiones crípticas y conspicuas; (6) Número acumulativo de presas consumidas según color (hasta presa N° 15) en relación al tiempo

de explotación en el tratamiento conspicuo y en el tratamiento críptico; (7) Tiempo de búsqueda hasta la presa número treinta, tiempo que se tarda desde la entrada al parche hasta la captura de la presa número treinta en condiciones crípticas y conspicuas; (8) Número de presas azules capturadas hasta la presa número treinta en las sesiones crípticas y conspicuas; (9) Máximo número de presas capturadas consecutivamente por color hasta la presa número treinta en tratamientos crípticos y conspicuos; y (10) Número de presas rojas y azules capturadas hasta la presa número treinta en condiciones crípticas y conspicuas. Cabe mencionar que los análisis con un número distinto de presas consumidas entregaron resultados similares, por lo tanto, para los resultados que aquí se describen se seleccionó el mayor número redondo de semillas (i.e., treinta semillas) que al menos todos los individuos consumieron. Para el análisis de presas de cada color por separado, este número se fijó en quince semillas.

Además se midió el tiempo de vigilancia, definido como aquel período en que el ave deja de alimentarse, por lo general manteniendo la cabeza horizontal al suelo, lo que le permite examinar su entorno en busca de focos de distracciones o disturbios (véase Lima y Dill 1990).

Considerando que el tamaño de muestra ( $n = 9$  individuos) utilizado en el estudio y los datos disponibles no favorecen un análisis estadístico paramétrico, se escogió para el análisis de las variables estadística no paramétrica, en este caso se consideró la prueba de Wilcoxon como la prueba que más se ajusta al modelo de estudio (véase Siegel y Castellan 1988).

## RESULTADOS

Las aves en los tratamientos conspicuos capturaron el cien por ciento de las presas artificiales seleccionadas (i.e. 40 presas), en comparación a los tratamientos crípticos, donde se capturaron en promedio 39,3 presas artificiales. Se analizaron los promedios del número acumulativo de presas consumidas hasta la presa número 37 en relación al tiempo que permanecían explotando los parches de recursos, para las sesiones conspicuas y crípticas, observándose que las tórtolas necesitaban disponer en promedio de un tiempo de búsqueda mayor, en los tratamientos crípticos para lograr capturar un mismo número de presas artificiales, que en los tratamientos conspicuos (prueba de Friedman, Chi-cuadrado corregido para empates = 595,105,  $p < 0,0001$ ), como muestra la figura 1. En la detección de las presas crípticas y conspicuas, se analizaron los tiempos de búsquedas totales, desde la entrada al parche hasta capturar la primera presa artificial independiente del color, encontrándose que para el caso críptico existe una tendencia de las tórtolas a demorarse más tiempo en capturar su primera presa que para el caso conspicuo (prueba de Wilcoxon,  $z = -1,866$ ,  $p = 0,0620$ ) (figura 2). Al hacer un análisis más detallado midiendo el tiempo de búsqueda desde la entrada al parche hasta la primera captura de una presa para un determinado color entre los tratamientos crípticos y conspicuos, observamos que no existe una diferencia significativa en el tiempo de captura para la presa azul y tampoco para la presa roja (presa azul,  $z = -1,859$ ,  $p = 0,0630$ , presa roja,  $z = -1,840$ ,  $p = 0,0658$ ) (figura 3). Sin embargo, se sigue manteniendo la tendencia que para el caso críptico existe un tiempo mayor de búsqueda en comparación a lo que ocurre con las sesiones conspicuas. Durante la explotación de los parches de recursos, los intentos de captura no exitosos en los ambientes conspicuos fueron realizados en menor cantidad en comparación a los ambientes crípticos ( $z = -2,134$ ,  $p = 0,0328$ ) (figura 4). De esta manera, las tórtolas realizaron menos picotazos en el parche, para consumir una presa conspicua comparado con una presa críptica ( $z = -2,192$ ,  $p = 0,0284$ ) como muestra la figura 5.

En relación al consumo de las presas, se analizó el consumo acumulativo promedio de presas rojas y azules hasta la presa número quince en relación al tiempo de explotación en el parche conspicuo. Se observó que el tiempo de consumo tanto para la presa roja conspicua como azul conspicua fueron similares, no existiendo ninguna preferencia por algún tipo de color de presa ( $z = -0,215$ ,  $p = 0,8299$ ) como muestra la figura 6. En cambio, al realizar el mismo análisis para presas crípticas, encontramos que el tiempo de consumo para la presa roja fue mayor que para la

presa azul ( $z = -4,781$ ,  $p < 0,0001$ ). Por lo tanto se observa que existe una preferencia para consumir en primer lugar las presas azules y luego las rojas (véase figura 7).

Al comparar los tiempos que demoraron las aves en capturar la presa conspicua número treinta con la presa críptica número treinta, se observó claramente que el tiempo de captura para la presa críptica fue más prolongado y por ende, las tórtolas debieron focalizar más su atención sobre el parche críptico que sobre el parche conspicuo ( $z = -2,521$ ,  $p = 0,0117$ ) (figura 8). Es más, al hacer un análisis estadístico del número de presas azules consumidas hasta la presa número treinta entre el tratamiento críptico y conspicuo, se demostró que las aves en ambientes crípticos focalizan su atención principalmente hacia la presa azul, debido a que su captura fue mayor, en comparación a lo ocurrido en el tratamiento conspicuo, donde se observó un número menor de presas azules capturadas ( $z = -2,263$ ,  $p = 0,0237$ ) (figura 9). Tomando en consideración que en los tratamientos conspicuos las aves capturan las presas a medida que las encuentran independientemente del color que presentan, y que en los tratamientos crípticos focalizan su atención principalmente hacia la presa de color azul, se analizó si existía alguna desigualdad en el máximo número de presas capturadas consecutivamente tanto para la presa roja como para la presa azul, entre los tratamientos crípticos y conspicuos, revelando que no hubo diferencia significativa entre la presa roja críptica y la presa roja conspicua ( $z = -0,302$ ,  $p = 0,7630$ ). Sin embargo, el mismo análisis para presas azules resultó con diferencias significativas entre la presa azul críptica y la presa azul conspicua ( $z = -2,372$ ,  $p = 0,0177$ ) como muestra la figura 10. Se analizó también la capacidad de captura de las aves en el ambiente conspicuo, y su tasa de consumo sobre presas rojas y azules hasta la presa número treinta, encontrando que los promedios ( $\pm$  EE) para la presa roja  $14,67 \pm 0,53$  y presa azul  $15,33 \pm 0,53$ , no presentaron diferencias ( $z = -0,535$ ,  $p = 0,5930$ ). Sin embargo al realizar el mismo análisis, en el ambiente críptico, los promedios de la presa azul ( $17,67 \pm 0,55$ ) y de la presa roja ( $12,33 \pm 0,55$ ) difirieron significativamente ( $z = -2,539$ ,  $p = 0,0111$ ) (figura 11).

Además de las variables mencionadas se analizó también el tiempo de vigilancia, entre ambos tratamientos, críptico y conspicuo, y los resultados indicaron que no existe diferencia significativa ( $z = -1,007$ ,  $p = 0,3139$ ) como muestra la figura 12.

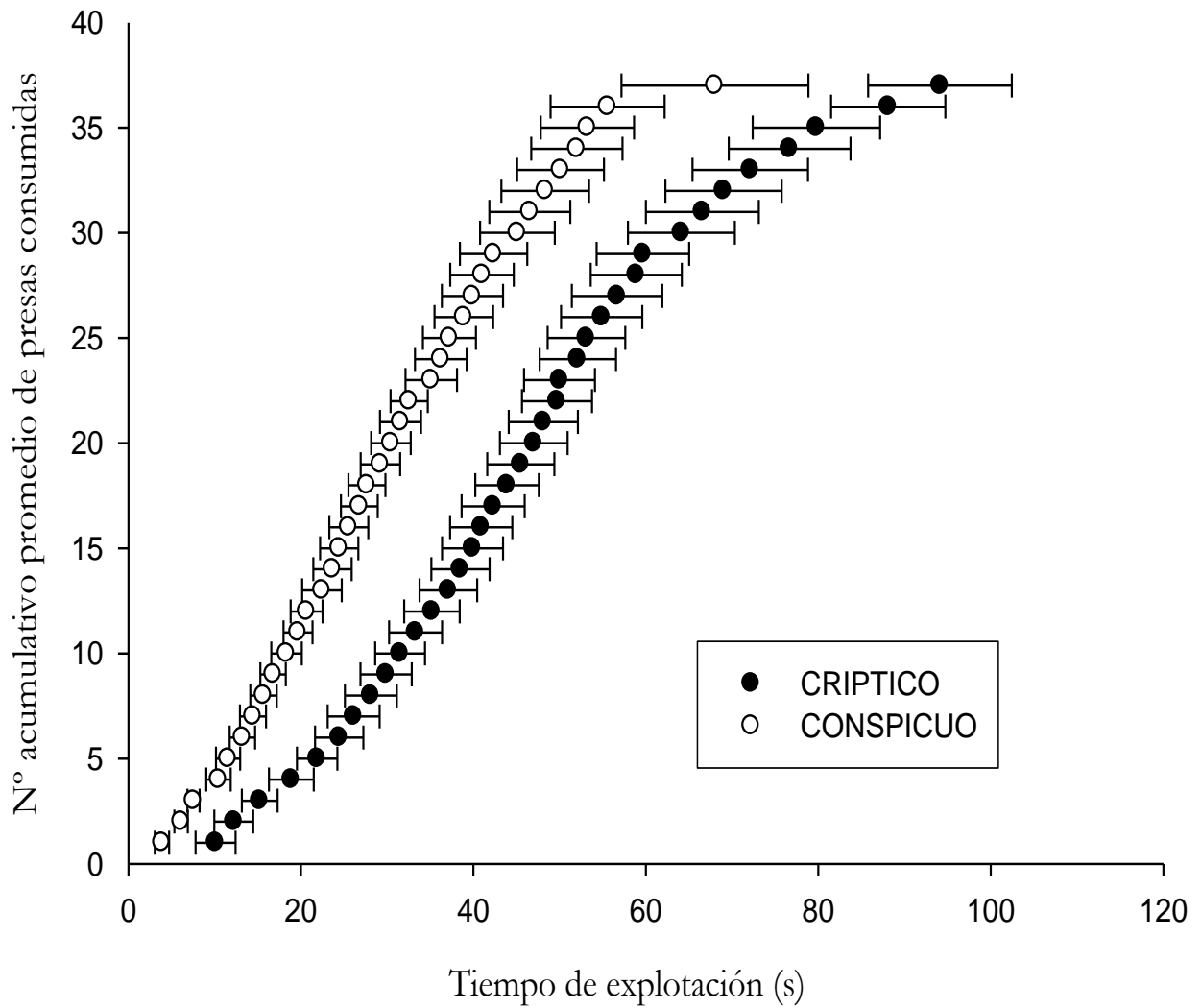


Fig. 1. Número acumulado promedio de presas consumidas (hasta presa N° 37) con relación al tiempo de explotación entre los tratamientos crípticos y conspicuos. Datos corresponden a tiempo medio ( $\pm$  EE) para cada grupo experimental. Véase texto para análisis estadístico.



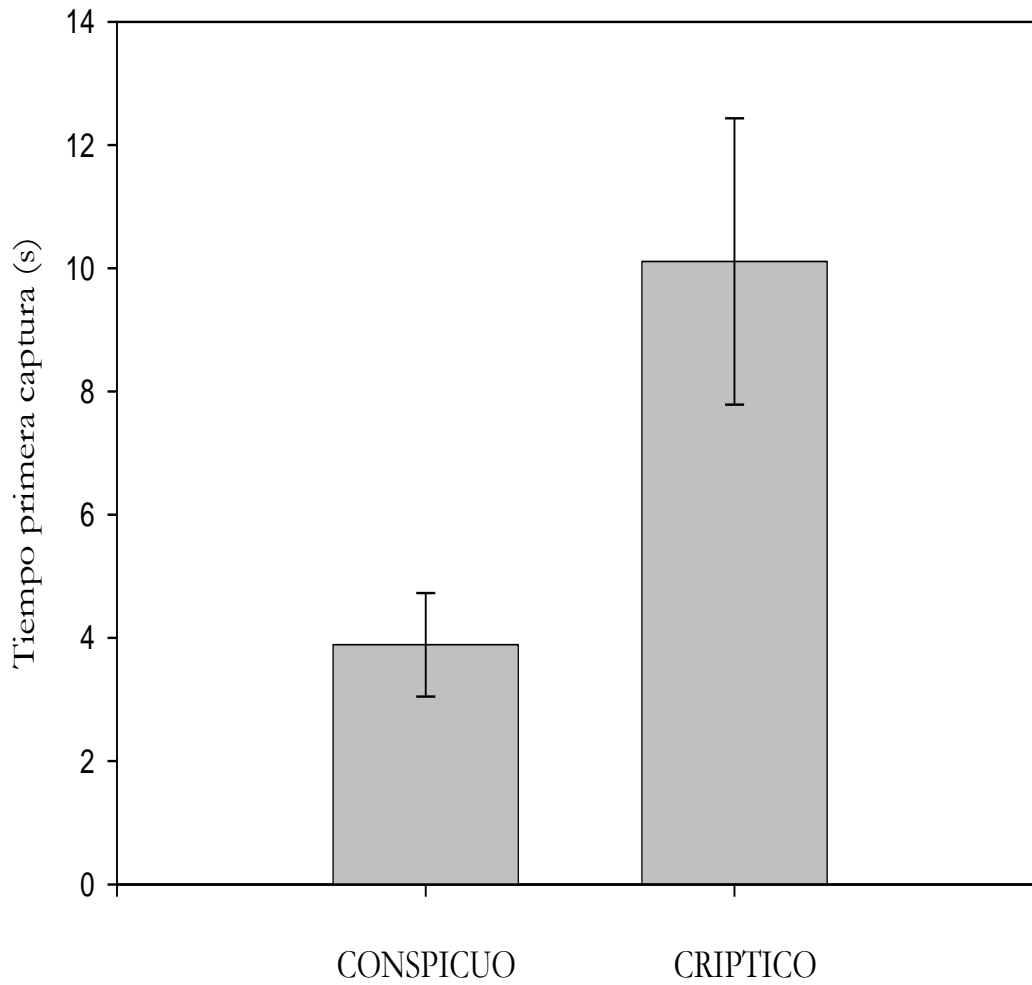


Fig. 2. Tiempo hasta la primera captura en los tratamientos crípticos y conspicuos. Columnas corresponden a valores medios ( $\pm 1$  EE). Véase texto para análisis estadístico.

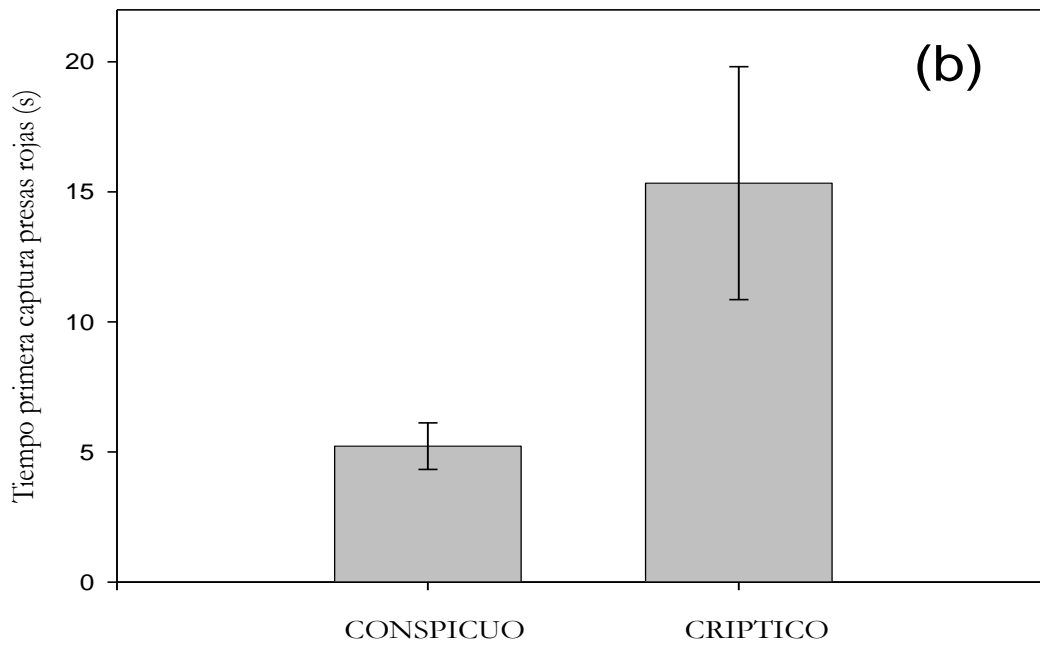
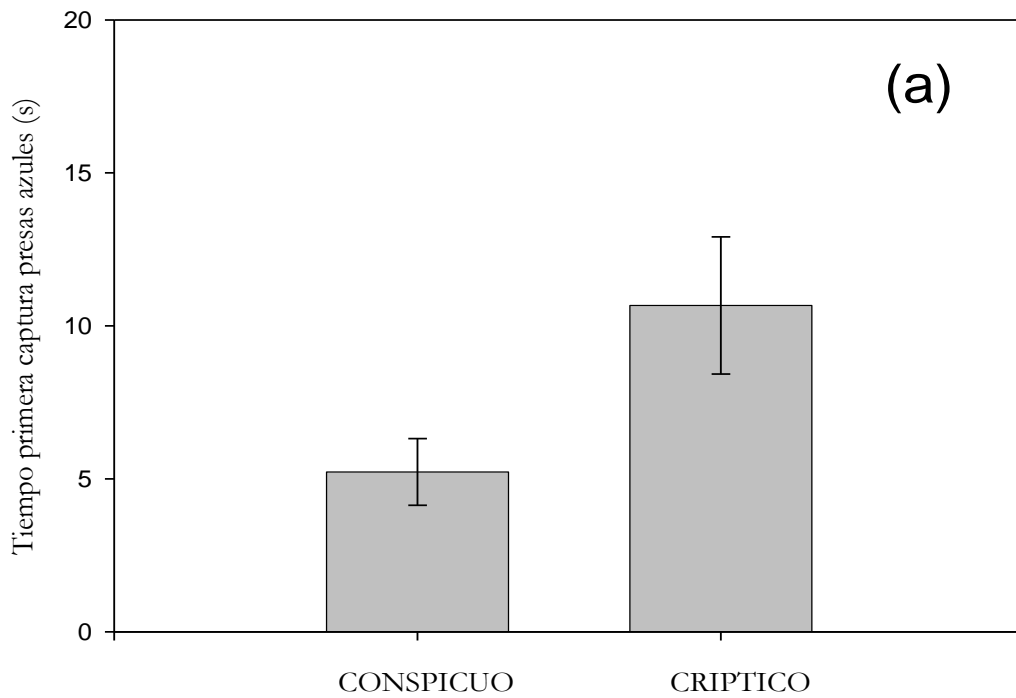


Fig. 3. (a) Tiempo hasta primera captura para presas azules en los tratamientos crípticos y conspicuos. (b) Tiempo hasta primera captura para presas rojas entre los tratamientos crípticos y conspicuos. Columnas corresponden a valores medios ( $\pm 1$  EE). Véase texto para análisis estadístico.

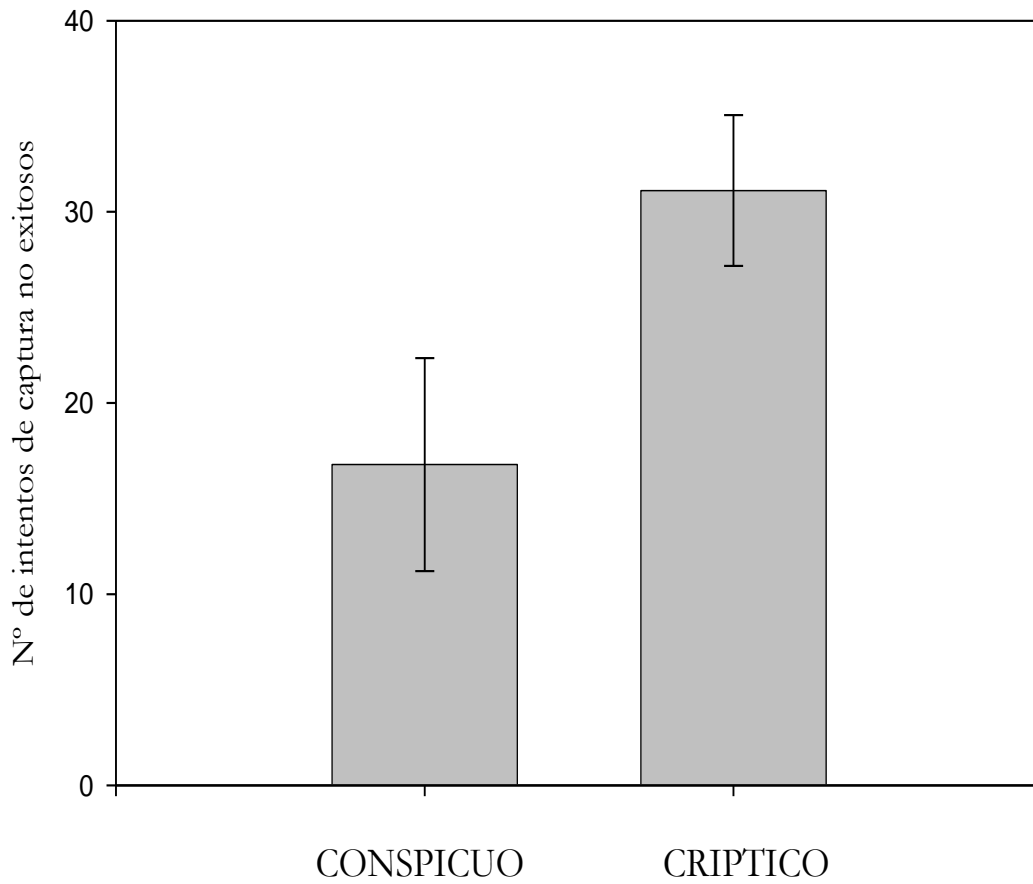


Fig. 4. Número de intentos de captura no exitosos en condiciones con presas crípticas y conspicuas. Columnas corresponden a valores medios ( $\pm 1$  EE). Véase texto para análisis estadístico.

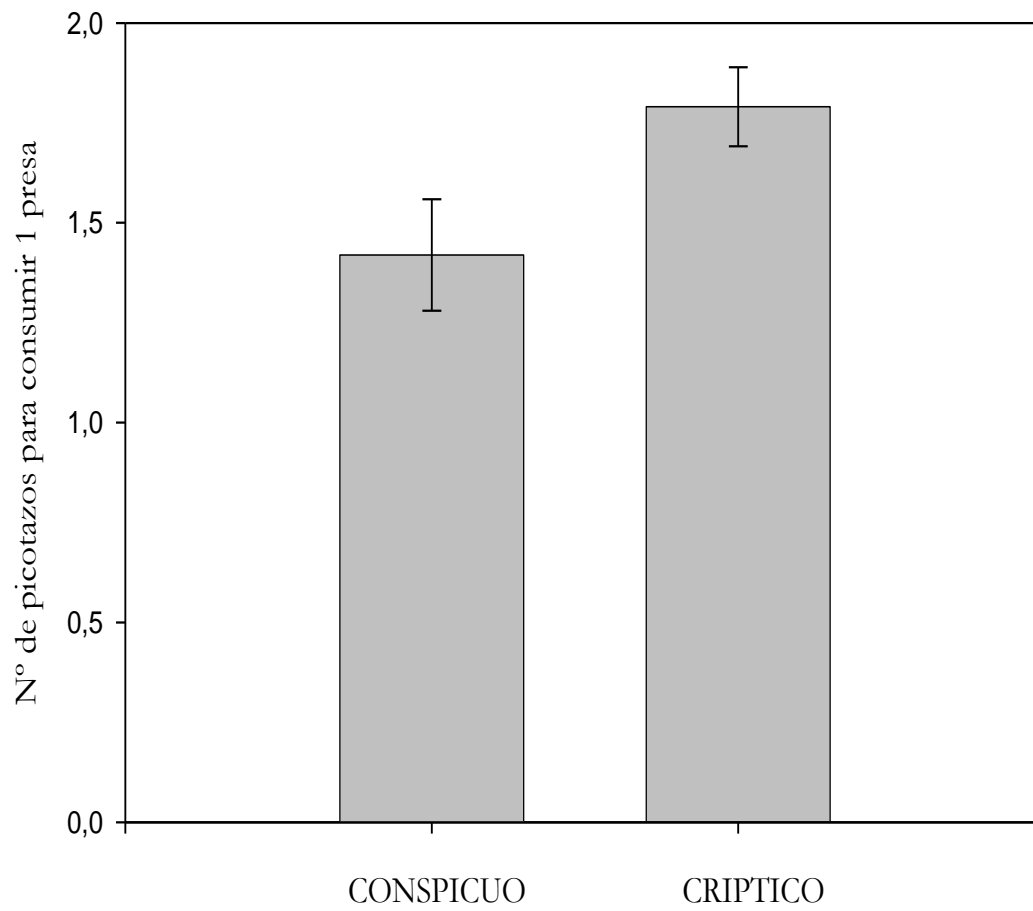


Fig. 5. N° de picotazos para consumir una presa. Columnas corresponden a valores medios ( $\pm$  1 EE). Véase texto para análisis estadístico.

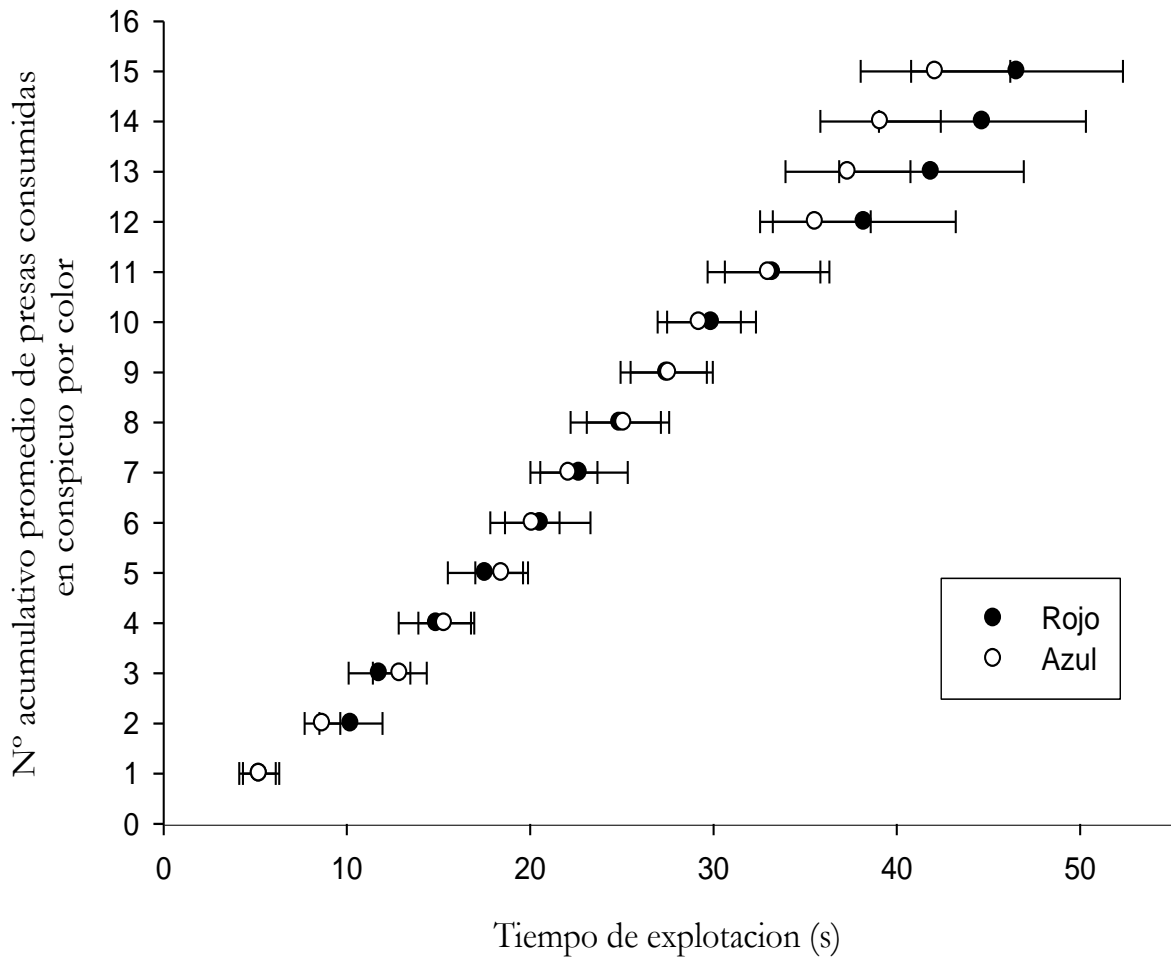


Fig. 6. Número acumulado promedio de presas consumidas por color (hasta presa N° 15) en relación al tiempo de explotación en el tratamiento conspicuo. Datos corresponden a tiempo medio ( $\pm$  EE) para cada grupo experimental.

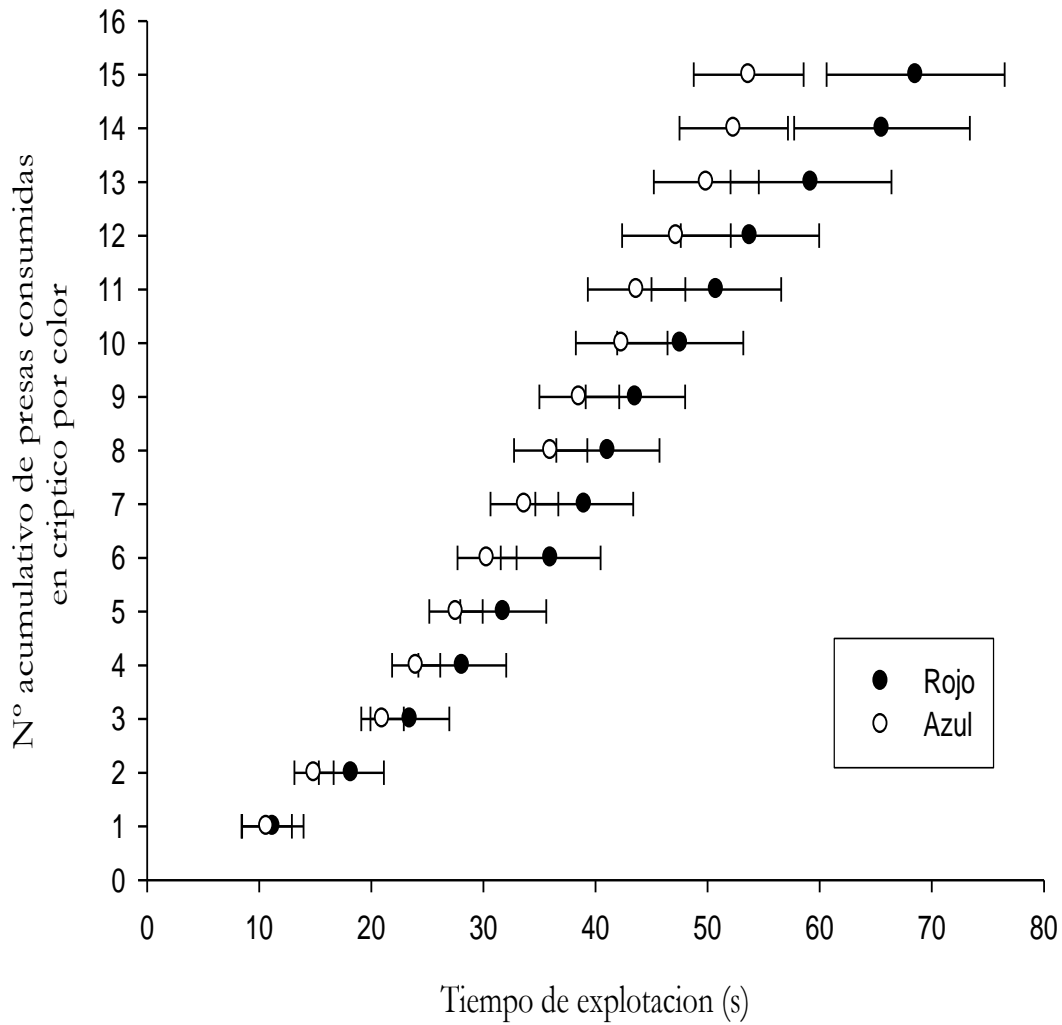


Fig. 7. Número acumulado promedio de presas consumidas por color (hasta presa N° 15) en relación al tiempo de explotación en el tratamiento crítico. Datos corresponden a tiempo medio ( $\pm$  EE) para cada grupo experimental.

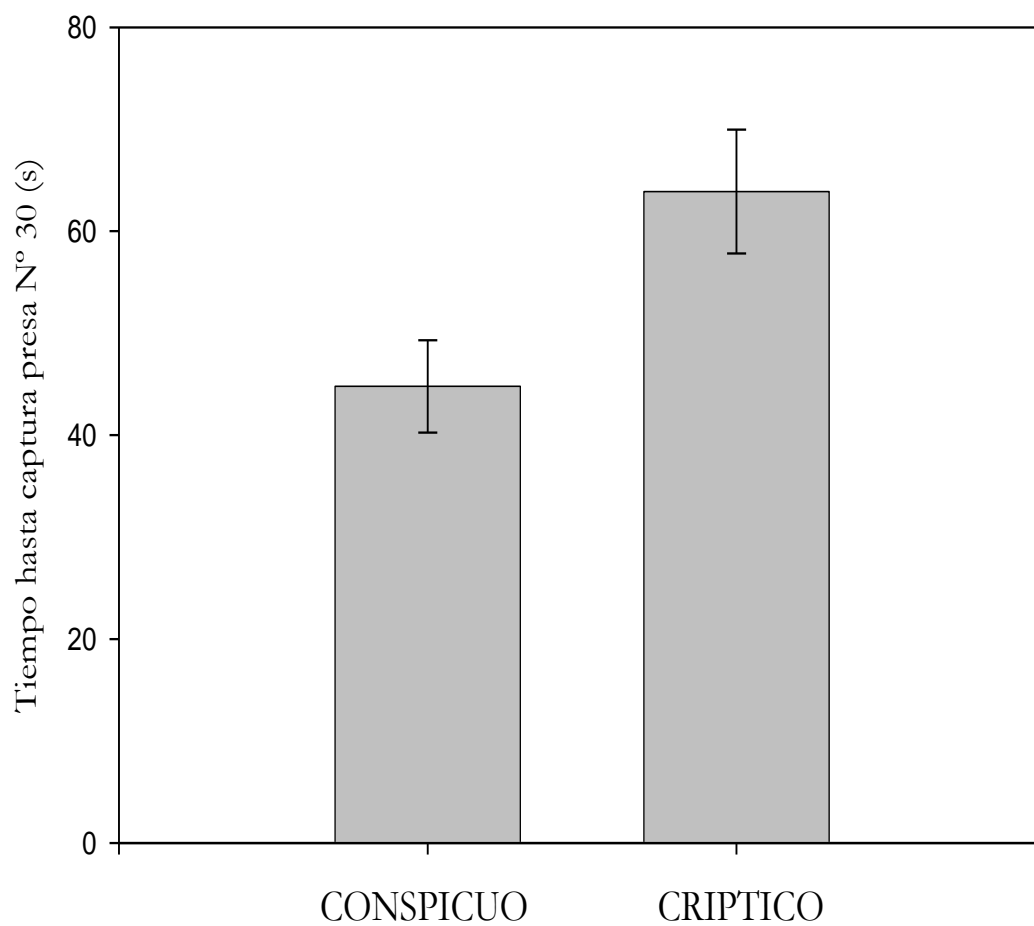


Fig. 8. Tiempo de captura hasta la presa N° 30 en los tratamientos crípticos y conspicuos. Columnas corresponden a valores medios ( $\pm 1$  EE). Véase texto para análisis estadístico.

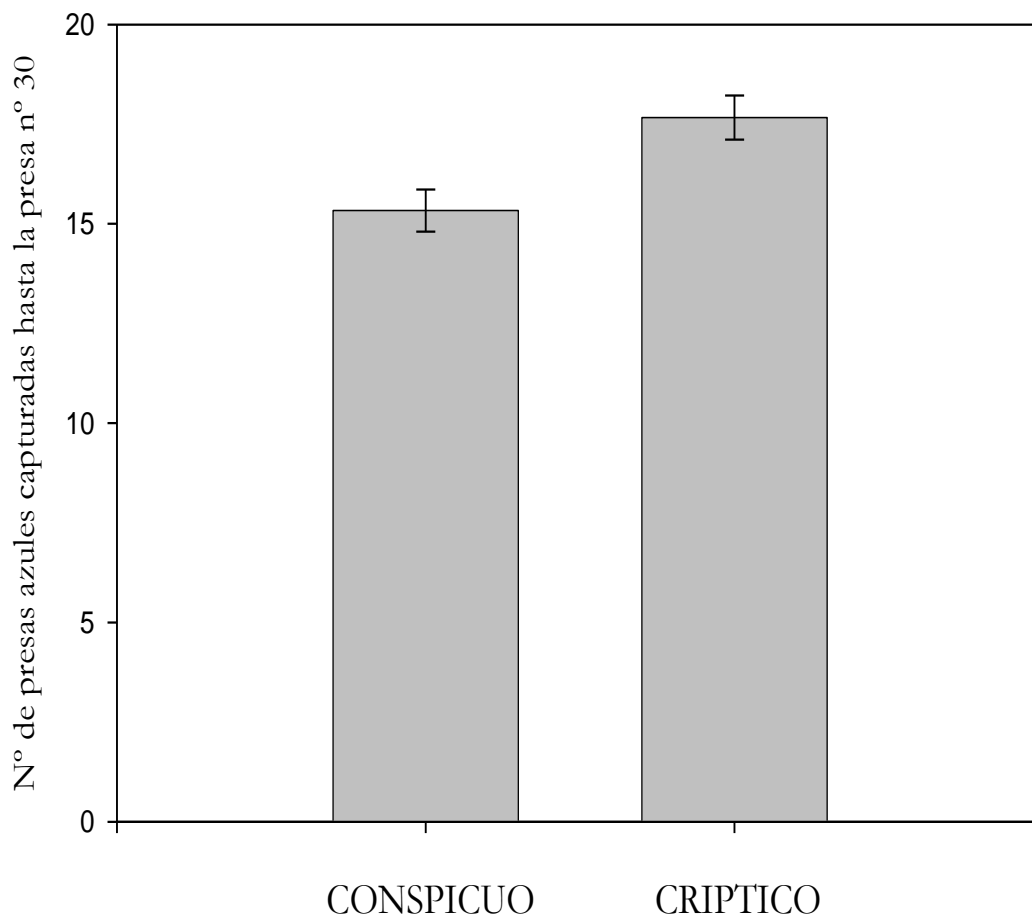


Fig. 9. Número de presas azules capturadas hasta la presa N° 30 en los tratamientos crípticos y conspicuos. Columnas corresponden a valores medios ( $\pm 1$  EE). Véase texto para análisis estadístico.



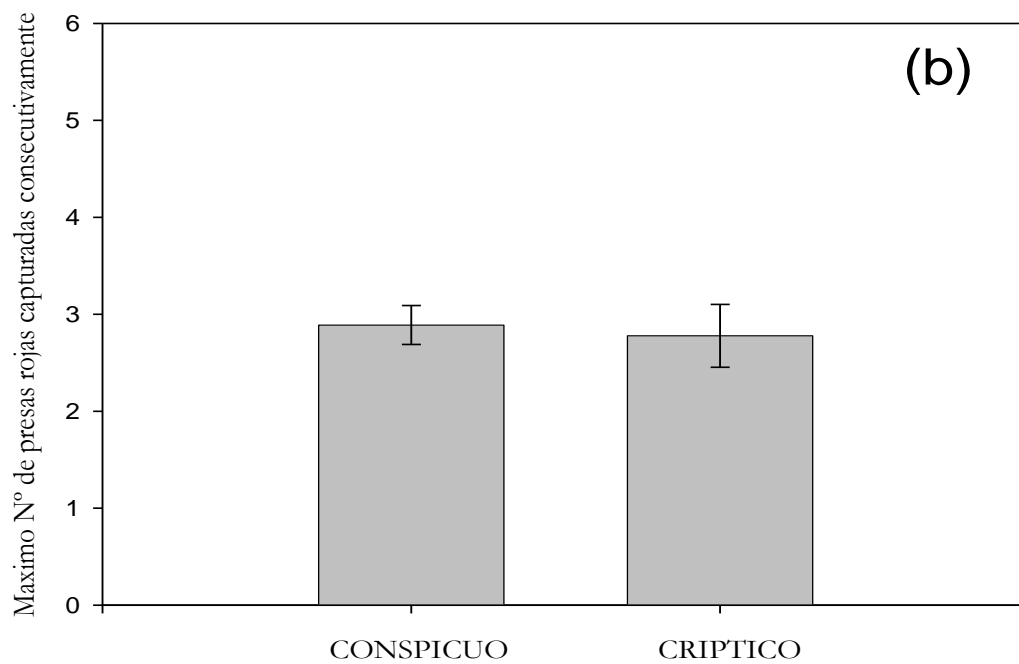
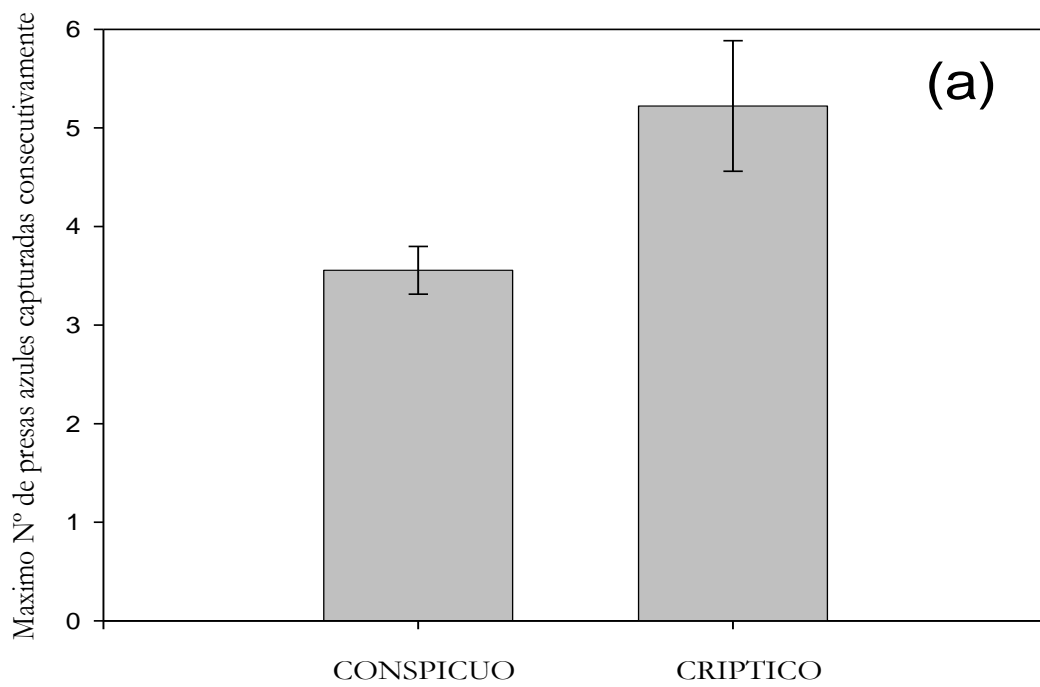


Fig. 10. (a) Máximo número de presas azules capturadas consecutivamente hasta la presa N° 30 en los tratamientos crípticos y conspicuos. (b) Máximo número de presas rojas capturadas consecutivamente hasta la presa N° 30 en los tratamientos crípticos y conspicuos. Columnas corresponden a valores medios ( $\pm 1$  EE). Véase texto para análisis estadístico.

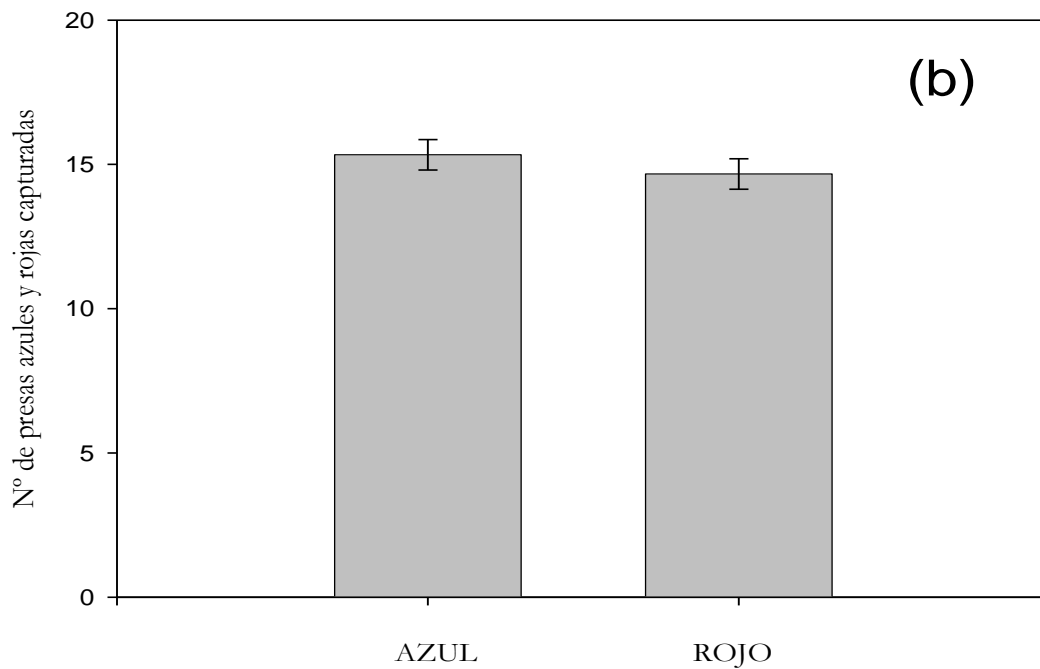
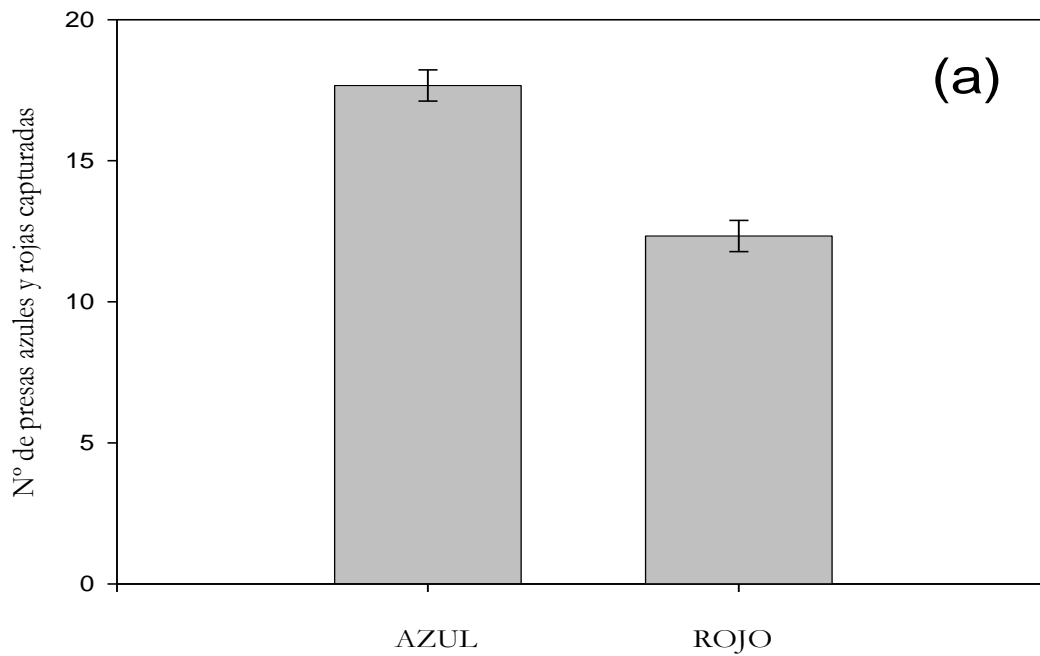


Fig. 11. (a) Comparación entre el número de presas rojas y azules capturadas hasta la presa N° 30 para el tratamiento crítico. (b) Comparación entre el número de presas rojas y azules capturadas hasta la presa N° 30 para el tratamiento conspicuo. Columnas corresponden a valores medios ( $\pm 1$  EE). Véase texto para análisis estadístico.

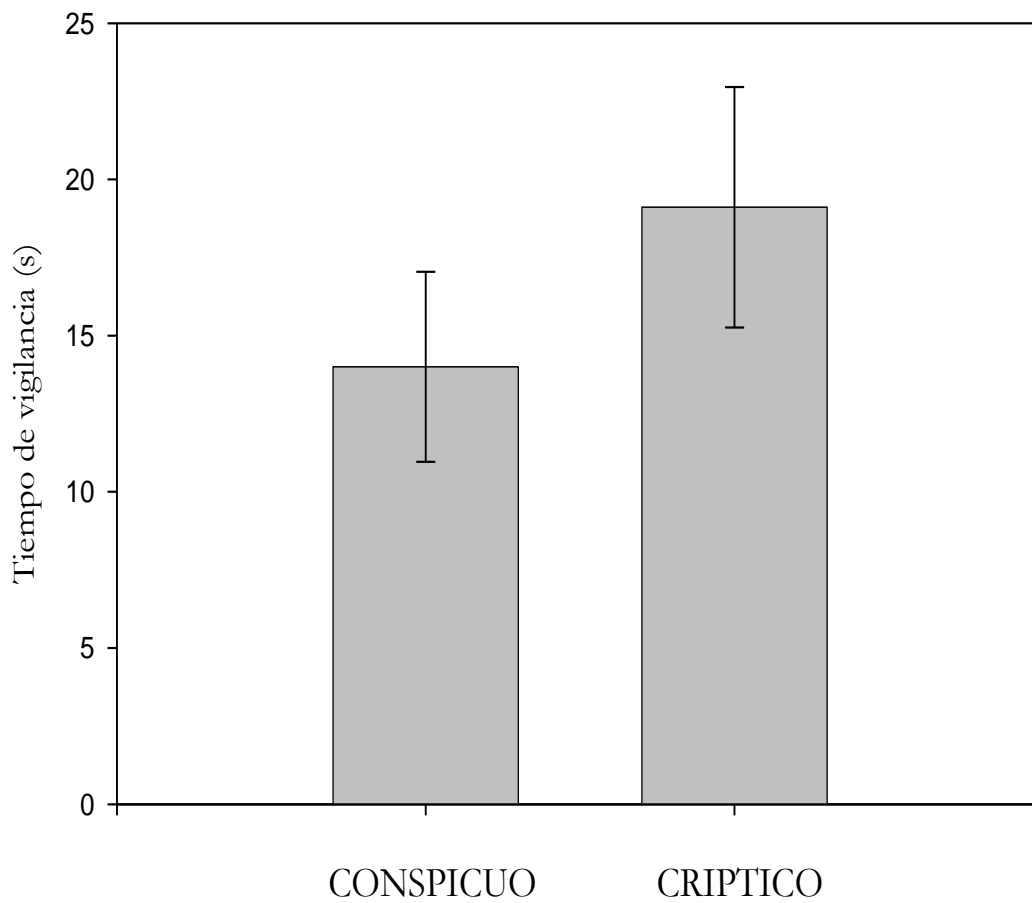


Fig. 12. Comparación del tiempo de vigilancia en los tratamientos crípticos y conspicuos. Columnas corresponde n a valores medios ( $\pm 1$  EE). Véase texto para análisis estadístico.

## DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos con presas conspicuas ratifican la predicción planteada por la hipótesis de atención selectiva, la cual postula que en un ambiente con presas conspicuas, un depredador consume todos los tipos de presas. De acuerdo con la hipótesis, las tórtolas detectaron y consumieron tanto las presas de color rojo como las presas de color azul. Sin embargo, en un ambiente con presas crípticas, la hipótesis de atención selectiva predice que un depredador consume un sólo tipo de presa, por lo cual la atención debería estar focalizada totalmente sobre uno de los dos tipos de presas presentes (véase Dukas y Ellner 1993; Dukas 1998). A diferencia de lo recién citado, los resultados obtenidos indicaron que durante la detección y captura de presas crípticas las tórtolas se focalizaron principalmente pero no exclusivamente sobre un tipo de presa. En nuestros experimentos la presa que presentó una mayor tasa de detección y consumo, y por ende una mayor atención por parte del depredador, correspondió a la presa de color azul. De tal manera que durante el consumo de presas crípticas, la atención se concentra en la captura de un determinado tipo de presa, lo cual no implica la posibilidad de capturar otros tipos de presas presentes en el parche y que por ende, son localizados con un grado menor de atención. Un estudio similar que involucra a la hipótesis de atención selectiva es el de Dukas y Kamil (2001), donde trabajaron con la especie de ave, Arrendajo azul (*Cyanocitta cristata*), las cuales debían capturar presas virtuales proyectadas en un monitor de computador. En dicho estudio se promovió la búsqueda de una o dos presas mediante previa visualización de sus imágenes (esta señal previa la denominaron señal de inicio). La señal de inicio podía presentar las imágenes de los dos tipos de presas en forma separada o en conjunto, con la finalidad de que las aves se dediquen a buscar y a capturar la presa proyectada en la señal de inicio sobre diferentes sustratos. En una primera etapa, a las aves se les presentó como señal de inicio la imagen de uno de dos tipos de presas colocadas sobre un sustrato mimético para ese tipo de presa. En una segunda etapa se les presentó también la imagen de un tipo de presa, pero esta vez colocada sobre un sustrato constituido por una mezcla de colores correspondiente a los dos tipos de presas. En una tercera etapa se les presentó como señal de inicio la imagen de ambos tipos de presas, pero sólo una de las presas fue colocada sobre un sustrato mimético para ambas presas. Finalmente se observó que las tasas de detección de dos tipos de presas crípticas diferentes son más bajas que las tasas de detección de dos presas conspicuas diferentes (véase Dukas y Kamil 2001). Además, los

resultados establecieron que en la búsqueda de presas crípticas la atención se divide entre los diferentes tipos de presas, sin embargo, existe una leve focalización hacia una de ellas. Dukas y Kamil (2001) mencionan dos posibles explicaciones para los resultados obtenidos. Primero, que las aves podrían haber focalizado la atención en un primer lugar sobre un tipo de presa y luego cambiar al otro tipo, una conducta que debería reflejarse en un tiempo de detección y consumo bajo para uno de los dos tipos de presas, situación que no fue observada en sus resultados. Una segunda propuesta menciona que las aves pueden alternar entre buscar primero una presa y luego la otra. Dukas y Kamil consideraron esta alternativa como una posible explicación a sus resultados. En contraste, los resultados de esta memoria concuerdan con la primera explicación ofrecida por dichos autores. En efecto al medir el consumo por parte de las tórtolas, de dos tipos de presas colocadas en condiciones crípticas y conspicuas, encontramos claramente que en un ambiente críptico predomina la atención sobre un tipo de presa y no así en un ambiente conspicuo. Es por eso que cuando analizamos el número máximo de presas capturadas consecutivamente para la presa roja y presa azul entre las sesiones crípticas y conspicuas observamos una diferencia significativa entre presas azules, y no así, entre las presas rojas, indicando la existencia de un sesgo o preferencia hacia la presa azul. También encontramos diferencias en la tasa de consumo entre la presa roja y la presa azul en donde los promedios de consumo hasta la presa número treinta para la condición críptica difirieron significativamente, observándose un mayor consumo de la presa azul. En contraste, en la condición conspicua el consumo entre las presas no presentaron mayores variaciones, lo cual implica que en tal ambiente la atención no se focaliza principalmente sobre un único tipo de presa, si no que sobre todos los tipos de presas presentes. Resultados similares obtuvimos al medir el número de presas azules consumidas hasta la presa número treinta entre las sesiones conspicuas y crípticas.

En virtud de los resultados obtenidos, podemos utilizar los modelos de optimalidad que existen en etología para explicar las conductas observadas. Considerando que las características de nuestro diseño experimental corresponden a un modelo clásico de selección de presas, las simplificaciones necesarias con el fin de desarrollar un modelo predictivo fueron las siguientes: Presencia de dos tipos de presas, que difieren solo en color, presentadas en una distribución homogénea, equidistante una de la otra, y además colocadas en igual número sobre el sustrato, y suponiendo que el consumidor las encuentra una a una secuencialmente. Como Stephens y

Krebs (1986) plantean, el modelo clásico de selección de presas predice dos estrategias. La estrategia generalista, en donde un individuo consume las presas ofrecidas proporcionalmente a su abundancia, es decir, el consumidor no es selectivo, y la estrategia especialista, en donde el sujeto ignora ciertas presas y por lo tanto, se hace más selectivo. Estas estrategias no se corresponden necesariamente con las definiciones ecológicas de depredadores generalistas y especialistas (véase Krebs 1994, pero véase Begon et al. 1990). Ambas estrategias conductuales se basan en maximizar la tasa de obtención de energía por unidad de tiempo (Stephens y Krebs 1986; Kacelnik y Bernstein 1994). Como menciona el modelo teórico de Dukas y Ellner (1993), el ave deberá ser especialista en casos en los que al hacerlo su tasa de obtención de energía por unidad de tiempo sea mayor que la tasa de un generalista que toma presas en proporción a la frecuencia con las que las encuentra. De acuerdo a la conducta observada de las aves en los estudios realizados, podemos establecer que durante las sesiones conspicuas las tórtolas mostraron una estrategia generalista, al consumir indistintamente cualquiera de las dos presas ofrecidas. Sin embargo, para el caso de las sesiones crípticas, las tórtolas se concentraron principalmente sobre un tipo de color, lo cual indica una tendencia hacia una estrategia especialista, debido a que la tórtola para poder aumentar la obtención de energía por unidad de tiempo, dirige su atención principalmente sobre un tipo de presa, ya que buscar y capturar una presa críptica implica un mayor gasto de tiempo y energía que una presa conspicua. En situaciones donde la ventana temporal de forrajeo es restringida, estos sesgos atencionales pueden ser relevantes sobre el éxito de alimentación (véase e.g. Godin y Smith 1988). Por lo tanto, este estudio propone que otro componente, el sesgo atencional, debería ser incorporado al estudio de las preferencias dietarias de los animales.

Es importante mencionar la posibilidad de una respuesta neurobiológica ligada a la fisiología de la visión y al tipo de longitud de onda que las aves captan del espectro de longitudes de onda. Hoy en día es bien sabido que las aves poseen visión en el rango ultravioleta (Bennett & Cuthill 1994). Aunque se sabe que ninguna de las presas emitía luz ultravioleta que pudiera diferenciar lo observado por las aves y por el experimentador, es posible que las aves presenten sesgos respecto a la sensibilidad a diferentes longitudes de onda, haciéndolas más sensibles a determinados rangos del espectro en desmedro de otros. Para cuantificar con mayor exactitud la influencia de estos potenciales sesgos sobre la atención selectiva para un determinado tipo de presa sería prudente realizar un estudio similar pero con análisis neurofisiológico de las células

foto-receptoras y realizar experimentos conductuales con menores tiempos de exposición a las presas.

Al analizar en forma general las diferencias en los tiempos de detección y captura de los diferentes tipos de presas propuestas en los distintos ambientes, tanto críptico como conspicuo, claramente se observó diferencias sustanciales entre ambos tratamientos. Al medir la detección entre ambas sesiones encontramos que el tiempo transcurrido hasta la captura de la primera presa presenta una diferencia marginalmente significativa. Sin embargo, al analizar el tiempo transcurrido hasta la captura de la presa número treinta, se obtuvo una diferencia significativa, observando que presas crípticas requieren de un mayor tiempo de búsqueda que presas conspicuas. Por lo tanto, el número de presas conspicuas capturadas fue superior al número de presas crípticas y el tiempo de búsqueda para presas crípticas fue mayor que para presas conspicuas. Es más, al medir el número de intentos de captura o picotazos no exitosos, se observó un mayor número de intentos y por lo tanto, un gasto de tiempo y energía mayor en consumir presas crípticas que en presas conspicuas. En conclusión, si se analiza el número de picotazos necesarios para consumir una presa, nos encontramos que frente a presas crípticas se realiza una mayor cantidad de picotazos sobre un determinado tipo de presa probablemente debido a que las aves en ambientes conspicuos visualizan de mejor forma los diferentes tipos de presas. Similares resultados se obtuvieron en un estudio realizado por Allen et al. (1990). En su diseño se trabajaron con diferentes especies de aves silvestres tales como el mirlo común (*Turdus merula*), zorzal común (*T. philomelos*), estornino (*Sturnus vulgaris*) y el petirrojo (*Erithacus rubecula*), las cuales fueron sometidas a experimentos de selección para detectar presas artificiales de color café y verde, colocadas sobre tres sustratos de pequeñas piedras de diferentes colores: Sustrato de piedras verdes (sobre el cual las presas cafés fueron conspicuas), sustrato de piedras cafés (sobre el cual las presas cafés fueron crípticas) y sustrato blanco (sobre el cual ambos tipos de presas fueron conspicuas). Se presentaron los tres sustratos en forma paralela con el fin de aminorar cualquier variación temporal en las poblaciones de depredadores. Diseños previos presentados en serie fueron susceptibles a variaciones en el tamaño de la población de depredadores y por lo tanto, las mediciones no eran igualmente comparables para todas las sesiones realizadas. Otro estudio de interés es el de Lawrence (1985), quién evaluó el forrajeo del mirlo común (*T. merula*), en relación con el tiempo de búsqueda y captura de alimento críptico y conspicuo. Utilizó un sistema muy similar al usado en esta memoria, con bandejas

metálicas cubiertas con piedras y yeso y presas artificiales teñidas de color verde esparcidas sobre un sustrato blanco, o sea conspicuo y sobre un sustrato verde, o sea críptico. Tanto el estudio de Lawrence (1985) como el de Allen et al. (1990), señalaron que el tiempo total promedio que gastaban las aves alimentándose sobre un sustrato que contenía presas crípticas fue mayor que sobre presas conspicuas y que además el consumo de estas presas fue superior. En estos experimentos y al igual que en nuestro estudio se concluyó que presas conspicuas tienen una mayor probabilidad de ser detectadas y consumidas por depredadores que presas crípticas, es decir, los resultados apoyan la predicción de la hipótesis planteada por Allen et al. (1990), en la cual presas conspicuas presentan un riesgo de depredación mayor. Sin embargo, al analizar el tiempo de captura entre la primera presa roja conspicua y roja críptica y la primera presa azul conspicua con la azul críptica, se encuentra que no hubo diferencia significativa en los tiempos de detección, si bien lo esperado era que para ambos tipos de presas crípticas los tiempos de detección fueran más prolongados. Esto sugiere que las primeras detecciones fueron al azar sin focalizar la atención hacia un determinado color. No obstante, una vez que ha transcurrido un tiempo de acostumbramiento de la tórtola sobre el parche críptico, la situación cambia focalizando la atención principalmente sobre la presa de color azul. Esto también es corroborado porque no se observó que el color de la primera presa capturada marcara un patrón de captura para las siguientes presas. Muy similar es el resultado obtenido en los experimentos de Dukas y Kamil (2001), en donde a las aves se les presentó como señal de inicio dos tipos de presas, pero solo un tipo de presa aparecía sobre un sustrato mimético. Los resultados indicaron que las aves tratan de buscar ambos tipos de presas por lo cual deben dividir su atención. Según lo expuesto parecería que el tiempo de aprendizaje que hubo previo a los experimentos con los dos tipos de presas artificiales, la presa roja y la presa azul podría ser una posible respuesta a los resultados obtenidos, debido posiblemente a que las tórtolas memorizan ambos colores de las presas artificiales y así logran realizar las detecciones. Para el caso críptico, la situación pudo comenzar de esta manera, pero para lograr un forrajeo más eficiente la tórtola focalizó la búsqueda principalmente sobre un color. Por lo tanto, queda la interrogante si después de un período de aprendizaje con los diferentes tipos de presas, la primera presa visualizada, influye en la búsqueda para ese tipo presa o simplemente trata de buscar ambos tipos. Quizás un estudio complementario sería asignar a las aves un período de aprendizaje para un solo tipo de presa y realizar el mismo tipo de experimento evaluando si ocurre preferencia de selección hacia la presa aprendida.



El factor críptico que presentan las presas es una característica otorgada básicamente por el sustrato, sin embargo, en el forrajeo de tales presas intervienen varios factores. Por ejemplo, un factor que interviene es la distribución de las presas en el sustrato. Un estudio de Allen et al. (1998), evaluó el efecto de la selección de dos tipos de presas presentadas a diferentes razones por parte de especies de aves silvestres sobre diferentes áreas. Se encontró que cuando un tipo de presa artificial fue colocado a baja densidad y en menor proporción relativa, el consumo fue desproporcionadamente mayor sobre la otra presa (i.e., ocurrió selección frecuencia-dependiente). En cambio, cuando la densidad total era muy elevada, la presa del color de más escasa fue consumida en mayor proporción que la presa más común, posiblemente como resultado de un contraste novedoso observado en el campo visual (véase además Rodríguez-Gironés y Vásquez 2002). Por lo tanto, para evitar que la densidad fuera una variable y evitar la influencia de selección frecuencia-dependiente, este estudio contó con igual número de presas para los dos tipos de colores y además fueron ubicados a distancias similares entre ellos. Otro posible factor es el que menciona Merilaita et al. (2001), señalando que una presa críptica puede escapar a la detección al presentar un equilibrio de los componentes (e.g. color) que conforman los diferentes micro-hábitats del hábitat en comparación a un tipo de presa que maximiza la crípsis de uno de ellos. En otras palabras, presas que presentan características similares a los micro-hábitats como la forma, tamaño, color, entre otras, otorgan un mayor grado de dificultad para su detección que aquellas presas que presentan estas mismas características pero sólo para un micro-hábitat determinado. Para evitar cualquier sesgo, se fabricó un sustrato que presentó un equilibrio de los colores que se usaron en la tinción de las presas, por lo cual ambos tipos de presas presentaron la misma probabilidad de detección. Efectivamente, ambas presas solo diferían en color lo cual permitió evaluar con mayor exactitud la hipótesis de atención selectiva ya que cuando las aves buscan presas, además del patrón de color, utilizan aparentemente el bosquejo o perfil de ellas como una pista y a menudo tuercen la cabeza observando la superficie del sustrato para encontrar la presa por sus contornos (Merilaita et al. 2001).

Durante el forrajeo, las decisiones de capturar una presa y no otra depende de diversos factores, incluyendo por ejemplo, la presencia de depredadores, los cuales podrían provocar efectos conductuales no controlados que no se relacionan con el fenómeno de la atención, tales como la atención antidepredatoria o una motivación reducida hacia el alimento (Lima 1998). Por ejemplo, los estudios de Milinski (1984), indicaron que peces que capturan presas que se encuentran en densidades elevadas, tienen mayores probabilidades de no atender al

acercamiento de depredadores que cuando se alimentan sobre presas a densidades bajas, sugiriendo que tal situación es debida a la reducida capacidad que presenta el sistema nervioso para procesar dos tipos diferentes de datos sensoriales cuando una de las dos tareas se vuelve más exigente. Por lo tanto, trabajos de esta índole apuntan a que un forrajeador puede dedicar más atención al depredador cuando su alimentación abarca presas que son más fáciles de detectar. Similares resultados obtuvo Lawrance (1985), con el mirlo común (*T. merula*), los cuales al enfrentarse a una tarea de forrajeo difícil (búsqueda de presas crípticas), tuvieron menos probabilidad de detectar a los depredadores que cuando se alimentaron de presas conspicuas. Para evitar tales conductas anti-depredatorias nuestro estudio no utilizó depredadores. Los resultados del análisis de los tiempos de vigilancia entre ambos tratamientos no mostraron diferencias significativas, apoyando el supuesto que el riesgo de depredación no varió entre las condiciones experimentales.

En resumen los resultados indican que las aves en ambientes conspicuos pueden dividir su atención a todas las presas que están presentes en el parche. Por lo tanto, en este tipo de sustrato el consumo de ambos tipos de presas fue equitativo y total, considerando que el tiempo de exposición de las presas a las aves fue bastante prolongado. En el caso de ambientes crípticos, las tórtolas focalizaron su atención principalmente sobre un único tipo de presa. En este caso el color azul de las presas fue el más consumido. Sin embargo, la presa de color rojo también fue consumida pero en menor cantidad. A su vez, las aves fueron más eficientes en la captura de presas en sustratos conspicuos, donde el número de intentos de captura fueron menores que en los sustratos crípticos. Por lo tanto, los resultados de esta memoria apoyan algunos aspectos de la hipótesis de atención selectiva, y sugieren que el grado críptico y/o condiciones visuales de las presas, afectan las conductas de forrajeo de manera significativa.

## CONCLUSIONES

1. En ambientes conspicuos, las tórtolas consumen el total de presas rojas y azules ofrecidas, en cambio, en ambientes crípticos los resultados señalaron que las aves se focalizan principalmente pero no exclusivamente sobre la presa de color azul, es decir, existe un consumo de la presa roja, pero en menor magnitud. Por lo tanto, los resultados apoyan cualitativamente el planteamiento propuesto por la hipótesis de atención selectiva, la cual menciona que las aves deben concentrar su atención visual sobre un único tipo de presa en condiciones crípticas.

2. Una posible explicación para los resultados en condiciones crípticas es que las aves focalizaron la atención en un primer lugar sobre un tipo de presa y luego cambiaron al otro tipo, una conducta que se reflejó en tiempos de detección y consumos bajos para uno de los dos tipos de presas.

3. De acuerdo al comportamiento observado de las tórtolas podemos establecer que durante las sesiones conspicuas las aves mostraron claramente una estrategia generalista, al consumir indistintamente cualquiera de las dos presas ofrecidas. En cambio, para el caso de las sesiones crípticas, las tórtolas se concentraron principalmente sobre un color, lo cual manifiesta una tendencia hacia el uso de una estrategia especialista.

4. Los resultados también indicaron que presas conspicuas tienen una mayor probabilidad de ser detectadas y consumidas por depredadores que presas crípticas, ratificando la hipótesis de Allen et al. (1990), que postula que presas conspicuas presentan un riesgo de depredación mayor.

## BIBLIOGRAFÍA

- Allen, J. A., Anderson, K. P. y Tucker, G. M. 1987. More than meets the eye: a simulation of natural selection. *Journal of Biological Education* 21: 301-306.
- Allen, J. A., Anderson, K. P. y Tucker, G. M. 1990. An improved method for demonstrating visual selection by wild birds. *Journal of Biological Education* 24: 262-266.
- Allen, J. A., Raison, H. E. y Weale, M. E. 1998. The influence of density on frequency-dependent selection by wild birds feeding on artificial prey. *Proceedings of the Royal Society of London, Biological Series* 265: 1031-1035.
- Anderson, M. 1981. On optimal predator search. *Theoretical Population Biology* 19: 58-86.
- Anderson, J. R. 1990. *Cognitive psychology and its implications*. Freeman, New York. 531 pp.
- Anderson, J. R. 1995. *Learning and memory*. Wiley, New York. 504 pp.
- Anderson, J. P., Stephens, D. W. y Dunbar, S. R. 1997. Saltatory search: a theoretical analysis. *Behavioral Ecology* 8: 307-317.
- Baddeley, A. 1986. *Working memory*. Oxford University Press, Oxford.
- Begon, M., Harper, J. L. y Townsend, C. R. 1990. *Ecology: Individuals, populations and communities*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 945 pp.
- Behrmann, M. y Haimson, C. 1999. The cognitive neuroscience of visual attention. *Curr Opin Neurobiology* 9: 158-163.
- Bennett, A. T. D. y Cuthill, I. C. 1994. Ultraviolet vision in birds: what is its function? *Vision Research* 34: 1471-1478.

- Blough, P. 1989. Attentional priming and visual search in pigeons. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behaviour Process* 15: 358-365.
  
- Blough P, 1991. Selective attention and search images in pigeons. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behaviour Process* 17: 292-298.
  
- Blough, D. 1993. Reaction time drifts identify objects of attention in pigeon visual search. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behaviour Processes* 19: 107-120.
  
- Bond, A. B. 1983. Visual search and selection of natural stimuli in the pigeon: the attention threshold model. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behaviour Process* 9: 292-306.
  
- Célis, J. L., Bustamante, R. O. y Vásquez, R. A. 2004. Assessing frequency-dependent seed size selection: a field experiment. *Biological Journal of the Linnean Society* 81: 307-312.
  
- Clark, C. W. y Dukas, R. 2003. The behavioral ecology of a cognitive constraint: limited attention. *Behavioral Ecology* 14: 151-156.
  
- Colmenares, F. y Gómez, J. C. 1994. La ontogenia del comportamiento y sus mecanismos. En: *Etología: introducción a la ciencia del comportamiento* (Carranza, J., ed.). Universidad de Extremadura. Pp 93-117. Servicio de Publicaciones, Cáceres.
  
- Connor, C. E., Preddie, D. C., Gallant, J. L. y Van Essen, D. C. 1997. Spatial attention effects in macaque V4. *Journal of Neuroscience* 17: 3201-3214.
  
- Corbetta, M., Miezin, S., Dobmeyer, G. L., Shulman G. L. y Petersen, S. E. 1990. Attentional modulation of neural processing of shape, color, and velocity in humans. *Science* 248: 1556-1559.
  
- Cowan, N. 1993. Activation, attention, and short-term memory. *Memory Cognition* 21: 162-167.

- Cowan, N. 2001. The magical number 4 in short-term memory: a reconsideration of mental storage capacity. *Behavioural Brain Science* 24: 87-185.
  
- Cheverton, J., Kacelnik, A. y Krebs, J. R. 1985. Optimal foraging: Constraints and currencies. En: *Experimental Behavioral Ecology* (B. Holldobler and M. Lindauer, eds.). Pp 109-126. Stuttgart: Fischer-Verlag.
  
- Curio, E. 1976. *The ethology of predation*. Springer-Verlag, Berlin. 250 pp.
  
- Davis, D. R. 1982. *The psychology of vigilance*. Academic Press, New York. 288 pp.
  
- Dawkins, M. 1971. Perceptual changes in chicks: another look at the “search image” concept. *Animal Behaviour* 19: 566-574.
  
- Desimone, R. 1998. Visual attention mediated by biased competition in extrastriate visual cortex. *Philosophical Transactions of the Royal Society London, Biological Series* 353: 1245-1255.
  
- Desimone, R., and J. Duncan. 1995. Neural mechanisms of selective attention. *Annual Review of Neuroscience* 18: 193-222.
  
- Dukas, R. 1998. *Cognitive Ecology: the evolutionary ecology of information processing and decision making*. The University of Chicago Press, Chicago. 420 + IX pp.
  
- Dukas, R. 2002. Behavioural and ecological consequences of limited attention. *Philosophical Transactions of the Royal Society London, Biological Series* 357: 1539-1547.
  
- Dukas, R. y Clark, C. W. 1995. Sustained vigilante and animal performance. *Animal Behaviour* 49: 1259-1267.
  
- Dukas, R. y Ellner, S. 1993. Information processing and prey detection. *Ecology* 74: 1337-1346.

- Dukas, R. y Kamil, A. C. 2000. The cost of limited attention in blue jays. *Behavioral Ecology* 11: 502-506.
  
- Dukas, R. y Kamil, A. C. 2001. Limited attention: the constraint underlying search image. *Behavioral Ecology* 12: 192-199.
  
- Dukas, R. y Waser, N. M. 1994. Categorization of food types enhances foraging performance of bumblebees. *Animal Behaviour* 48: 1001-1006.
  
- Dusenbery, D. B. 1992. *Sensory Ecology: how organisms acquire and respond to information*. W. H. Freeman and Company, New York. 558 + XX pp.
  
- Edmunds, M. 1974. *Defence in animals. A survey of anti-predator defences*. Longman, New York. 357 pp.
  
- Edmunds, M. y Dewhirst, R. A. 1994. The survival value of countershading with wild birds as predators. *Biological Journal of the Linnean Society* 51: 447-452.
  
- Endler, J. A. 1978. A predator's view of animal color patterns. *Evolutionary Biology* 11: 319-364.
  
- Endler, J. A. 1986. Defence against predators. En: *Predator-prey relationships; perspectives and approaches from the study of lower vertebrates* (M. E. Feder and G. V. Lauder, eds.), pp. 109-134. University of Chicago Press, Chicago.
  
- Endler, J. A. 1987. Predation, light intensity, and courtship behaviour in *Poecilia reticulata* (Pisces: Poeciliidae). *Animal Behaviour* 35: 1376-1385.
  
- Endler, J. A. 1988. Frequency-dependent predation, crypsis and aposematic coloration. *Philosophical Transactions of the Royal Society London, Biological Series* 319: 505-523.

- Endler, J. A. 1991. Interactions between predators and prey. En: Behavioural Ecology: an evolutionary approach 3<sup>rd</sup> ed. Blackwell Science (Krebs J. R. and Davies M. B. eds.) Pp. 169-196. Oxford.
  
- Eriksen, C. W. y Yen, Y. Y. 1985. Allocation of attention in the visual field. Journal of Experimental Psychology: Animal Behaviour Process 11: 583-597.
  
- Gendron, R. P. 1986. Searching for cryptic prey: evidence for optimal search rates and the formation of search images in quail. Animal Behaviour 34: 898-912.
  
- Gendron, R. P. y Staddon, J. E. R. 1983. Searching for criptic prey : the effects of search rate. American Naturalist 121: 172-186.
  
- Gendron, R. P. y Staddon, J. E. R. 1984. A laboratory simulation of foraging behavior : the effect of search rate on the probability of detecting prey. American Naturalist 124: 407-415.
  
- Getty, T. 1993. Search tactics and frequency-dependent prey detection. American Naturalist 141: 804-811.
  
- Getty, T. y Pulliam, H. R. 1991. Random prey detection with pause-travel search. American Naturalist 138: 1459-1477.
  
- Getty, T. y Pulliam, H. R. 1993. Search and prey detection by foraging sparrows. Ecology 74: 734-742.
  
- Gilbert, E. L. 1975. Ecological consequences of a coevolved mutualism between butterflies and plants. En: Coevolution of animals and plants (E. Gilbert & P. H. Raven ed.) Pp. 210-240. University of Texas Press. Austin, TX.
  
- Giraldeau, L. A. 1997. The ecology of information use. Behavioural Ecology (4<sup>th</sup> ED.) (Krebs, J. R. y Davies, N. B., eds). Blackwell Science, Oxford: 42-68.



- Godin, J. G. y Smith, S. A. 1988. A fitness cost of foraging in the guppy. *Nature* 333: 69-71.
  
- Guilford, T. y Dawkins, M. S. 1987. Search images not proven: a reappraisal of recent evidence. *Animal Behaviour* 35: 1838-1845.
  
- Guilford, T y Dawkins, M. S. 1989. Search image versus search rate: a reply to Lawrance. *Animal Behaviour* 37: 160-161.
  
- Kacelnik, A. y Bernstein, C. 1994. Modelos de optimalidad en etología. En: *Etología: introducción a la Ciencia del Comportamiento* (Carranza, J., ed.). Universidad de Extremadura. Pp 153-179. Servicio de publicaciones, Cáceres.
  
- Kamil, A. C., Krebs, J. R. y Pulliam, H. R. 1987. *Foraging behavior*. Plenum. New York, New York, USA.
  
- Kastner, S. y Ungerleider, L. G. 2000. Mechanisms of visual attention in the human cortex. *Annual Review of Neuroscience* 23: 315-341.
  
- Kothbauer-Hellmann, R. y Winkler, H. 1997. Prey detection in two tit species, *Parus ater* and *Parus cristatus*. *Ethology* 103: 157-160.
  
- Krebs, C. J. 1994. *Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance*. Harper Collins, New York. 801 pp.
  
- LaBerge, D. 1983. Spatial extent of attention to letters and words. *Journal Experimental Psychology* 9: 371-379.
  
- Land, M. F. 1981. Optics and vision in invertebrates. En: H. Autrum (Handbook of Sensory Physiology, ed.). Vol. VII/6B, *Invertebrate Visual Centers*. Pp 472-592. Springer-Verlag. Berlin.
  
- Langley, C. M. 1996. Search images: selective attention to specific visual features of prey. *Journal Experimental Psychology. Animal Behaviour Process* 22: 152-163.

- Langley, C. M., Riley, D. A., Bond, A. B. y Goel, N. 1996. Visual search for natural grains in pigeons (*Columbia livia*): search images and selective attention. *Journal Experimental Psychology* 22: 139-151.
  
- Lawrance, E. S. 1985. Sit-and-wait predators and cryptic prey: a field study with wild birds. *Journal of Animal Ecology* 54: 965-975.
  
- Lawrance, E. S. 1985. Vigilance during easy and difficult foraging task. *Animal Behaviour* 33: 1373-1375.
  
- Lawrance, E. S. 1985. Evidence for search image in blackbirds (*Turdus merula L.*): short-term learning. *Animal Behaviour* 33: 929-937.
  
- Lawrance, E. S. 1986. Evidence for search image in blackbirds (*Turdus merula L.*): long-term learning. *Animal Behaviour* 34: 1301-1309.
  
- Lawrance, E. S. 1989. Why blackbirds overlook cryptic prey: search rate or search image? *Animal Behaviour* 37: 157-160.
  
- Lawrance, E. S. y Allen, J. A. 1983. On the term 'search image.' *Oikos* 40: 313-314.
  
- Lima, S. L. y Dill, L. M. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: A review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology* 68: 619-640.
  
- Lima, S. L. 1998. Stress and decision making under the risk of predation: recent developments from behavioral, reproductive, and ecological perspectives. *Advances in the Study of Behaviour* 27: 215-291.
  
- Lima, S. L. y Bednekoff, P. A. 1999. Back to the basics of anti-predatory vigilance: can non-vigilant animals detect attack? *Animal Behaviour* 58: 537-543.

- Mackworth, J. F. 1969. *Vigilance and habituation: A neurophysiological approach*. Penguin. Harmondsworth, England. 237 pp.
  
- Mackie, R. R., ed. 1977. *Vigilance: Theory, operational performance, and physiological correlates*. Plenum Press, New York. 862 pp.
  
- Maunsell, J. H. R. 1995. The brain's visual world: representation of visual targets in cerebral cortex. *Science* 270: 764-769.
  
- Merilaita, S., Lyytinen, A. y Mappes, J. 2001. Selection for cryptic coloration in a visually heterogeneous habitat. *Proceedings of the Royal Society of London, Biological Series* 268: 1925-1929.
  
- Metcalfe, N. B., Huntingford, F. A. y Thorpe J. E. 1987. Predation risk impairs diet selection in juvenile salmon. *Animal Behaviour* 35: 931-933.
  
- Metcalfe, N. B., Valdimarsson, S. K. y Fraser, N. H. C. 1997. Habitat profitability and choice in a sit-and-wait predator: juvenile salmon prefer slower currents on darker nights. *Journal of Animal Ecology* 66: 866-875.
  
- Milinski, M. 1984. A predator's costs of overcoming the confusion-effect of swarming prey. *Animal Behaviour* 32: 1157-1162.
  
- Milinski, M. 1990. Information overload and food selection. En: *Behavioural mechanisms of food* (R. N. Hughes. ed.). *Behavioral Mechanisms of Food Selection*. Pp. 721-737. Springer-Verlag. Berlin.
  
- Miller, G. A. 1956. The magical number seven, plus or minus two: Some limits on our capacity for processing information. *Psychological Review* 63: 81-97.
  
- Nuechterlein, K. H., Pasasuraman, R. y Jiang Q. 1983. Visual sustained attention: Image degradation produces rapid sensitivity decrement over time. *Science* 220: 327-329.

- O'Brien, W. J., Browman, H. I. y Evans, B. I. 1990. Search strategies of foraging animal. *American Scientist* 78: 152-160.
  
- Parasuraman, R. 1979. Memory load and event rate control sensitivity decrements in sustained attention. *Science* 205: 924-927.
  
- Pashler, H. 1993. Doing two things at the same time. *American Scientist* 81: 48-55.
  
- Pietrewicz, A. T. y Kamil, A. C. 1979. Search image formation in the blue jay (*Cyanocitta cristata*). *Science*, 204: 1332-1333.
  
- Pietrewicz, A. T. y Kamil, A. C. 1981. Search images and the detection of cryptic prey: an operant approach. En: *Foraging behaviour: Ecological, Ethological and Psychological approaches* (A. C. Kamil y T. D. Sargent, ed.). Pp. 311-331. Garland, New York.
  
- Plaisted, K. C. y Mackintosh, M. J. 1995. Visual search for cryptic stimuli in pigeons: implications for the search image and search rate hypotheses. *Animal Behaviour* 50: 1219-1232.
  
- Posner, M. I. y Peterson, S. E. 1990. The attention system of the human brain. *Annual Review of Neuroscience* 13: 25-42.
  
- Rausher, M. D. 1978. Search image for leaf shape in a butterfly. *Science* 200: 1071-1073.
  
- Real, L. A. 1977. The kinetics of functional response. *American Naturalist*. 111: 289-300.
  
- Rees, G. y Frith, C. D. 1997. Modulating irrelevant motion perception by varying attentional load in an unrelated task. *Science* 278: 1616-1619.
  
- Reid, P. J. y Shettleworth, S. J. 1992. Detection of cryptic prey: search image or search rate? *Journal Experimental Psychology. Animal Behaviour Processes* 18: 273-286.

- Rodríguez-Gironés, M. A. y R. A. Vázquez. 2002. Selección dependiente de la frecuencia. En: Soler M, ed. Evolución: la base de la biología. Proyecto Sur de Ediciones S. L., Granada, España. Pp. 283-292.
- Roff, D. A. 2002. Life history evolution. Sinauer Associates, Inc. Sunderland. Massachusetts, Estados Unidos.
- Rose, M. R. 1991. Evolutionary biology of aging. Oxford University Press. New York.
- Royama, T. 1970. Factors governing the hunting behaviour and selection of food by the great tit (*Parus major* L.). Journal of Animal Ecology 39: 619-668.
- Sandoval, C. P. 1994. Differential visual predation on morphs of *Timema cristinae* (Phasmatodeae: Timemidae) and its consequences for host range. Biological Journal Linnean Society 52: 341-356.
- Shettleworth, S. J. 1998. Cognition, evolution, and behavior. Oxford University Press, Oxford. 688 + X pp.
- Shettleworth, S. J. 2001. Animal cognition and animal behaviour. Animal Behaviour 61: 277-286.
- Siegel, S. y Castellan, N. J. 1998. Non parametrics statistics for the behavioral sciences. McGraw-Hill, New York. 399 pp.
- Smith, J. N. M. y Sweatman, H. P. 1973. Food searching behaviour of titmice in patchy environments. Ecology 55: 1216-1232.
- Squire, L. R. 1986. Mechanisms of memory. Science 232: 1612-1619.
- Squire, L. R., Knowlton, B. y Musen, G. 1993. The structure and organization of memory. Annual Review of Psychology 44: 453-495.
- Spear, E. N. y Riccio, D. C. 1994. Memory: phenomena and principles. Allyn and Bacon, Boston. 402 pp.

- Stanton, M. L. 1983. Short-term learning and the searching accuracy of egg-laying butterflies. *Animal Behaviour* 31: 33-40.
  
- Stearns, S. 1992. *The evolution of lifes histories*. Oxford University Press, Oxford. 249 + XII pp.
  
- Stephens, D. W. 1989. Variance and the value of information. - *American Naturalist* 134: 128-140.
  
- Stephens, D. W. y J. R. Krebs. 1986. *Foraging theory*. Princeton University Press, Princeton. New Jersey. 247 + XIV pp.
  
- Tinbergen, L. 1960. The natural control of insects on pinewoods I. Factors influencing the intensity of predation by songbirds. *Archives Neerlandaises de Zoologie* 13: 265-343.
  
- Tye, A. 1989. A model of search behaviour for the Northern Wheatear *Oenanthe oenanthe* (Aves, Turdidae) and other pause-travel predators. *Ethology* 83: 1-18.
  
- Valone, T. J. y Brown, J. S. 1989. Measuring patch assessment abilities of desert granivores. *Ecology* 70: 1800-1810.
  
- Van Essen, D. C., Olshusen, B., Anderson, C. H. y Gallart, J. L. 1991. Pattern recognition, attention, and information bottlenecks in the primate visual system. *SPIE Conf. Visual Information Processing: From Neurons to Chips* 1473: 17-28.
  
- Van Essen, D. C., Anderson, C. H. y Felleman, D. J. 1992. Information processing in the primate visual system: an integrated systems perspective. *Nature* 255: 419-423.
  
- Vásquez, R. A. 1994. Assessment of predation risk via illumination level: facultative central place foraging in the cricetid rodent *Phyllotis darwini*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 34: 375-381.

- Vásquez, R. A. 1996. Patch utilization by three species of Chilean rodents differing in body size and mode of locomotion. *Ecology* 77: 2343-2351.
  
- Vásquez, R. A. y Kacelnik, A. 2000. Foraging rate versus sociality in the starling *Sturnus vulgaris*. *Proceedings of the Royal Society of London, Biological Series* 267: 157-164.
  
- Vásquez, R. A., Ebensperger, L. A. y Bozinovic, F. 2002. The influence of habitat on travel speed, intermittent locomotion, and vigilance in a diurnal rodent. *Behavioral Ecology* 13: 182-187.
  
- Warm, J. S., ed. 1984. *Sustained attention in human performance*. Wiley, New York. 368 pp.
  
- Wickens, C. D. 1984. *Engineering psychology and human performance*. Bell and Howell. Columbus, Ohio, USA.
  
- Wickens, C. D. 2000. *Engineering psychology and human performance*, 3<sup>era</sup> ed. Upper Saddle River, Prentice Hall. New Jersey.