



# Universidad Autónoma de Tlaxcala

Universidad Autónoma de Tlaxcala

Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta

Posgrado en Ciencias Biológicas

Flexibilidad conductual en dos especies de  
colibríes: experimentos de campo

## T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

P r e s e n t a

Belgica Margarita Porras Reyes

Codirectores

Dr. Carlos Alberto Lara Rodriguez

Dr. Juan Francisco Ornelas Rodriguez

Tlaxcala, Tlax.

Enero, 2014





# Universidad Autónoma de Tlaxcala

Universidad Autónoma de Tlaxcala

Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta

Posgrado en Ciencias Biológicas

Flexibilidad conductual en dos especies de  
colibríes: experimentos de campo

## T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

P r e s e n t a

**Belgica Margarita Porras Reyes**

### Comité Tutorial

Dr. Carlos Alberto Lara Rodriguez  
Dr. Juan Francisco Ornelas Rodriguez

Dr. Arturo Estrada Torres  
Dr. Kurt Leroy Hoffman  
Dra Coro Arizmendi  
Dra. Robyn Hudson

Tlaxcala, Tlax.

Enero, 2014



Universidad Autónoma de Tlaxcala  
Posgrado del Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta



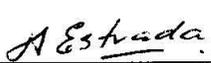
COORDINACIÓN MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
CENTRO TLAXCALA DE BIOLOGÍA DE LA CONDUCTA  
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE TLAXCALA  
P R E S E N T E

Los abajo firmantes, miembros del jurado evaluador del Proyecto de tesis que **Bélgica Margarita Porras Reyes** realiza para la obtención del grado de Maestra en Ciencias Biológicas, expresamos que, habiendo revisado la versión final del documento de tesis, damos la aprobación para que ésta sea impresa y defendida en el examen correspondiente. El título que llevará es **“Flexibilidad conductual en dos especies de colibríes: experimentos de campo”**.

Sin otro particular, le enviamos un cordial saludo.

ATENTAMENTE  
TLAXCALA, TLAX., ENERO 7 DE 2013

  
DR. CARLOS ALBERTO LARA RODRÍGUEZ

  
DR. ARTURO ESTRADA TORRES

  
DR. JUAN FRANCISCO ORNELAS RODRÍGUEZ

  
DR. KURT LEROY HOFFMAN TIBER

  
DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA



Sistema Institucional de Gestión de la Calidad Certificado Bajo la Norma:  
ISO 9001:2000-NMX-CC-9001-IMNC-2000



Km. 1.5 Carretera Tlaxcala-Puebla CP 90070 Tel/Fax: 01(246)462-15-57 e-mail: [posgradoctbcuat@gmail.com](mailto:posgradoctbcuat@gmail.com)  
Tlaxcala, Tlax.

## Agradecimientos

Al CTBC.

Al CONACyT (beca 261724) por brindarme uno de los apoyos más importantes para realización de este proyecto.

Al Dr. Carlos Lara por permitirme ser parte de su laboratorio.

A la Dra. Coro Arizmendi, Dra. Robyn Hudson, Dr. Francisco Ornelas, Dr. Kurt Hoffman y Dr. Arturo Estrada por sus correcciones y ayuda en el proyecto.

## *Agradecimientos a título personal*

*A Lety por ser tan buena amiga y compartir conmigo el amor por los peluditos.*

*A Chefa por todo el apoyo brindado desde el inicio, por creer en mí.*

*A Zichi por hacer el trabajo de campo más divertido y por darme posada con mis hijos.*

*A Juan Manuel por ayudarme a terminar mi proyecto.*

*Al Dr. Arturo Estrada por las horas y horas de ayuda extra, por ser el mejor profesor.*

*A mis hermanas que han sido siempre gran soporte para mí.*

*A Miguel por compartir conmigo tantas ideas y apoyarme en todas mis decisiones. Por los hermosos hijos que tenemos.*

*A mis hijos.*

## *A mis padres*

“Cuando yo tenía catorce años, mi padre era tan ignorante que no podía soportarle. Pero cuando cumplí los veintiuno, me parecía increíble lo mucho que mi padre había aprendido en siete años” **Mark Twain**

## Resumen

La disponibilidad de recursos en un ambiente es usualmente variable, tanto espacial como temporalmente, y estas variaciones impactan a los animales que los utilizan. Para responder a estos cambios ambientales los organismos pueden mostrar flexibilidad conductual, que implica mostrar soluciones alternativas a los problemas encontrados si las estrategias iniciales ya no son efectivas. Se ha propuesto que las capacidades de (1) exploración, (2) explotación, (3) inhibición, (4) generalización e (5) innovación son importantes componentes de la flexibilidad conductual. La tarea de aprendizaje reversible ha sido el procedimiento más utilizado para evaluar los tres primeros componentes. El objetivo de este estudio fue analizar la flexibilidad conductual de dos especies de colibríes (*Selasphorus platycercus* e *Hylocharis leucotis*) mediante el procedimiento de aprendizaje reversible presentando flores de diferentes colores. Se utilizaron 4 grupos experimentales. En dos de ellos se presentaron flores de color amarillo y rojo. Durante la fase de entrenamiento a uno de ellos se le presentaron solo las flores rojas con néctar, mientras que al otro las amarillas. En los otros dos grupos se presentaron flores rojas y violetas, uno de ellos inició con néctar en las flores rojas y el otro en las flores violetas. En la fase de reversión el néctar se presentó en las flores del color no recompensado previamente. Los resultados mostraron diferencias entre especies en la exploración, explotación e inhibición dependiendo del color recompensado durante la fase de entrenamiento. Se discuten las diferencias encontradas al analizar la ecología de las especies.

# ÍNDICE

	Pág.
1. INTRODUCCIÓN .....	1
1.1 El procedimiento de aprendizaje reversible.....	6
1.2 Los colibríes como modelo .....	9
2. OBJETIVOS .....	9
2.1 Objetivo general .....	9
2.2. Objetivos específicos .....	9
3. HIPÓTESIS .....	9
4. METODOLOGÍA .....	10
4.1 Sitio de estudio .....	10
4.2 Especies de estudio .....	11
4.3 Arreglo experimental y prueba de aprendizaje reversible .....	12
7. RESULTADOS .....	15
8. DISCUSIÓN .....	23
9. REFERENCIAS .....	31

## Introducción

La disponibilidad de recursos en un ambiente es usualmente variable, tanto espacial como temporalmente, y estas variaciones impactan a los animales que los utilizan. Por ejemplo, conforme las estaciones climáticas cambian en un ambiente dado los recursos alimenticios que conforman la dieta de un ave omnívora, tales como semillas e insectos, varían constantemente en disponibilidad, apareciendo y desapareciendo del entorno. De esta manera, para poder consumirlos, las aves deberán tener la capacidad de diferenciarlos de distintos sustratos, buscar dónde pueden encontrarlos en mayor abundancia, aprender cómo manejarlos, etc. Todas estas habilidades cognitivas dependen del conocimiento del ambiente en que se vive y de la capacidad de responder a los cambios que se presentan (Shettleworth 1998).

La flexibilidad conductual es la habilidad de responder rápidamente a cambios en el ambiente y de mostrar soluciones alternativas a los problemas encontrados si las estrategias iniciales no son efectivas (Bond y cols 2007). El término flexibilidad ha sido definido de varias formas y usado como sinónimo de otros conceptos como “adaptación” o “plasticidad” (Peters 1981). Tebbich y cols (2010) propusieron que la flexibilidad conductual de un animal puede ser analizada a través de la evaluación de cuatro capacidades cognitivas que son la (1) exploración, (2) explotación, (3) inhibición, (4) generalización e (5) innovación.

### - Exploración

Antes de que se evalúen los costos y beneficios de usar comida poco familiar o un sitio de alimentación pueda ser explotado, la comida del sitio deberá ser explorada. La exploración se refiere a la búsqueda de información nueva (acercarse a objetos, espacios o situaciones nuevas). El mecanismo subyacente que guía las respuestas a lo nuevo se considera que es neofilia, definida por Thorpe (1956) como la atracción o inclinación espontánea de un animal a un objeto o lugar nuevo. La neofilia tiene beneficios obvios, como descubrir nuevos recursos o nuevos parches de fuentes familiares pero también tiene costos, como incrementar el riesgo de depredación. Este opuesto, denominado neofobia, es la evitación o miedo ante objetos o

lugares nuevos, y pudo haber evolucionado para inhibir la exploración costosa (Greenberg y Mettke-Hoffmann 2001).

En aves se ha propuesto que la neofilia y neofobia difieren entre especies en relación con su ecología y su estrategia de migración (Mettke-Hofmann y cols 2002). Por ejemplo, Mettke-Hofman y cols (2009) evaluaron ambos tipos de respuestas conductuales en dos especies de passeriformes conocidas como currucas (*Sylvia borin*, *Sylvia melanocephala*). Ambas especies tienen una ecología muy similar con respecto al forrajeo y requerimientos de hábitat así como organización social, sin embargo una de ellas es residente (*S. melanocephala*) y la otra es migratoria (*S. borin*). Considerando estas diferencias en estatus de movimientos, los autores hipotetizaron que las currucas migratorias mostrarían baja neofobia y alta neofilia mientras que los residentes mostrarían alta neofobia y baja neofilia. El experimento fue llevado a cabo en dos cuartos experimentales. En uno de ellos introdujeron individualmente a sujetos presentándoles comida y agua ad libitum. Posteriormente, se presentó un acceso al segundo cuarto, que era muy similar al cuarto en el que estaban, y cerca de este acceso estaba una percha, desde la cual se podía ver el cuarto nuevo. Después de esto registraron la latencia para entrar al cuarto nuevo (y el número de individuos que lo hizo), así como frecuencia y tiempo de percha en este. Sus resultados indicaron que los individuos de la especie migratoria entraron más rápido al cuarto nuevo, donde se percharon menos veces y por tiempo más corto que los residentes. En síntesis, experimentos como el descrito permiten evaluar la capacidad de exploración en un animal.

#### - Explotación

Aunque un individuo se acerque a un objeto o espacio nuevo éste no necesariamente aprenderá las contingencias de este lugar u objeto. Para explotar las nuevas oportunidades, los animales deben ser capaces de aprender acerca del conjunto de posibilidades de un nuevo objeto o situación, típicamente por alguna forma de aprendizaje operante (Tebich y cols 2010).

Las tareas más comúnmente reportadas para estudiar aprendizaje son las de aprendizaje discriminativo. En estas se presentan claves, que pueden ser de diferentes modalidades,

asociadas a algún recurso o recompensa (reforzamiento positivo), como puede ser alimento, sitios de descanso, sitios de ovoposición, etc. (Shafir 1996, Cnaani y cols 2006). Aunque también se han llegado a presentar claves asociadas con la ausencia de recursos (castigo negativo).

Por ejemplo, Kandori y Yamaki (2012) realizaron un estudio en el que examinaron las habilidades de asociación por recompensa y no-recompensa de mariposas (*Byasa alcinous*) durante el forrajeo de flores artificiales de diferentes colores. El experimento consistió en dos tipos de sesiones. Durante las sesiones de entrenamiento presentaron las flores del color que sería asociado con néctar para el grupo con recompensa, y sin néctar para el grupo no-recompensa. Durante las sesiones de prueba se presentaron flores de dos colores, uno de los cuales era igual al color presentado en la sesión de entrenamiento. Realizaron una sesión diaria presentando los dos tipos de sesiones alternadamente durante 5 veces (10 días). Posteriormente compararon el porcentaje de elecciones de las mariposas por las flores durante las sesiones de prueba entre antes y después de las sesiones de entrenamiento. Sus datos mostraron un aumento en la proporción de visitas a las flores del color entrenado en las mariposas del grupo con recompensa y una disminución en las mariposas del grupo no-recompensa, de esta manera sus resultados mostraron que las mariposas aprenden a asociar el color de la flor, no solo con la presencia de néctar, sino también con la ausencia de éste.

#### - Inhibición

Los sujetos deben ser capaces de reaccionar ante cambios y buscar soluciones alternativas a problemas encontrados si las estrategias iniciales no son efectivas (Bond y cols 2007). Para esto los sujetos deberán suprimir la conducta o acción que estaban realizando y que era previamente exitosa para poder emitir otra serie de respuestas.

Raine y Chittka (2012) utilizan el procedimiento de aprendizaje reversible para examinar la relación que existe entre la explotación y la inhibición tanto entre individuos como entre colonias de abejorros (*Bombus terrestris*). Para la evaluación entre individuos utilizaron 18 abejas de una sola colonia. Se les presentaron 30 flores, 15 de color amarillo que

contenían 10µl de solución sacarosa al 50% y 15 azules que contenían 10µl de solución sacarosa al 25%. Se registraron las elecciones que hicieron todos los individuos hasta que realizaron por lo menos 100 visitas. En la siguiente sesión se invirtió la asociación, es decir, las flores amarillas ahora contenían solución sacarosa al 25% mientras que las azules al 50%. Para la evaluación entre colonias de abejas se utilizaron 6 colonias (15 abejas por colonia). Se presentaron 20 flores, 10 azules vacías y 10 amarillas con 15 µl de solución sacarosa al 50%. Se registraron las visitas realizadas hasta que visitaron por lo menos 100 flores y para la siguiente sesión se invirtió la asociación. Los investigadores proponen que puede haber una disyuntiva entre la velocidad de aprendizaje de la asociación inicial y la adquisición de la asociación nueva. Es decir, que los sujetos que aprenden rápido durante la fase de entrenamiento tardan en inhibir sus respuestas durante la fase de reversión y se retrasan en aprender la nueva información, mientras que los sujetos que aprenden lentamente en la fase de entrenamiento inhiben rápido sus respuestas durante la fase de reversión y aprenden la nueva información. A nivel individual y de colonia se encontró que los organismos que aprenden más rápido la asociación inicial son los que dejan de visitar, durante la fase de reversión, rápidamente las flores que anteriormente contenían néctar. Los resultados encontrados no coinciden con lo que los autores proponen pero en ambos experimentos encontraron que las abejas muestran variación en el desempeño del aprendizaje, durante la fase de entrenamiento, y de la inhibición, durante la fase de reversión.

#### - Generalización

La generalización implica que los animales deben aplicar las características observadas y aprendidas en un número limitado de casos a un conjunto de situaciones nuevas. Por ejemplo, mediante el procedimiento de aprendizaje de conjunto, originalmente desarrollado por Harlow (1949), se hicieron pruebas en monos de problemas de discriminaciones simultáneas simples. A los sujetos se les presentó una serie de problemas estableciendo una elección entre dos objetos tridimensionales. La elección de uno de los objetos era reforzada mientras que la elección del otro no. Después de un número de ensayos con la misma discriminación los objetos eran reemplazados con objetos nuevos y, de nuevo, uno de ellos era asignado

arbitrariamente como correcto. De esta manera, los monos recibieron entrenamiento con 344 pares de objetos nuevos. El autor observó que en los primeros problemas los sujetos mostraban un incremento gradual en la elección del estímulo correcto. Con los problemas posteriores observó que los monos consistentemente elegían el estímulo correcto en el segundo ensayo del problema. El explico este cambio en la exactitud como la adquisición de aprendizaje de conjunto que el definió como: “aprender como aprender eficientemente en una situación en la que un animal se encuentra frecuentemente” (p. 51). De esta forma, el animal aprende que la información ofrecida por el resultado del primer ensayo es la clave que permite al animal maximizar el reforzamiento en los ensayos siguientes. Esta habilidad de maximizar el reforzamiento después del primer ensayo dentro de un problema y entre problemas en una forma similar ha sido llamada la hipótesis win-stay, lose-shift (Levine 1965).

#### - Innovación

Lefebvre y colaboradores (Lefebvre y cols 1997, Nicolakakis y Lefebvre 2000) propusieron que la frecuencia de reportes de nuevas e inusuales conductas, en particular de alimentación, puede ser una buena definición operacional de flexibilidad conductual. Este componente ha sido utilizado en diversos experimentos para tratar de observar si puede ayudar a predecir otras variables. Por ejemplo, Sol y cols (2002) trataron de determinar si la flexibilidad conductual es un mecanismo general que influye en el éxito de invasión y para esto se analizaron las diferencias de innovaciones al forrajear entre invasores exitosos y no exitosos por medio de comparaciones de pares de especies relacionadas cercanamente (mismo género o familia) originarias del mismo continente o subcontinente. Los casos eran incluidos en esa base de datos si los autores de un reporte y/o los editores de una revista consideraban que la comida o la técnica de alimentación usada por las aves era nueva, previamente desconocida, inusual, oportunista o que llamara la atención (ver Lefebvre y cols 1997, 1998 para ejemplos). La base de datos incluyó un total de 1787 innovaciones de seis áreas del mundo. En casos donde una familia contenía más de un posible par, se eligieron aleatoriamente las dos especies para la comparación. Se utilizó un total de 29 pares (58 especies) en este análisis. La comparación por pares reveló que los invasores exitosos muestran una frecuencia mayor de

innovaciones al forrajear en su región de origen. Estos resultados se mantuvieron incluso cuando las diferencias en el esfuerzo de investigación entre especies fueron consideradas (considerando el número de publicaciones en cada una de las especies en el Zoological Record durante 1993 al 2000). En general los resultados confirman y generalizan la hipótesis de que la flexibilidad conductual es un determinante mayor del éxito de invasión en aves.

El procedimiento de aprendizaje reversible.

Cada uno de los componentes de la flexibilidad conductual en animales ha sido analizado a través de distintas metodologías. Sin embargo, las tareas de aprendizaje reversible han sido las más utilizadas (Staddon 2003, Wright 2010). Estas tareas miden la sensibilidad de los animales para cambiar su conducta ante las condiciones de reforzamiento, evaluando tres de los componentes: exploración, explotación e inhibición.

La tarea de aprendizaje reversible más empleada es en la que se presentan simultáneamente dos estímulos a un individuo y consta de dos fases. En la primera fase o fase de entrenamiento uno de los estímulos es arbitrariamente asignado como correcto, las respuestas emitidas hacia éste estímulo serán reforzadas, y el otro como incorrecto, las respuestas emitidas a éste estímulo no serán reforzadas (aprendizaje discriminativo). A los individuos se les presenta este par de estímulos con la misma contingencia hasta que alcanzan un criterio que establece el investigador. Éste criterio generalmente consiste en que los individuos deben emitir más del 80% de sus respuestas al estímulo asignado como correcto. Una vez que el criterio es alcanzado se pasa a la segunda fase o fase de reversión, en la cual la contingencia previamente establecida es revertida, es decir, que las respuestas presentadas al estímulo que era previamente incorrecto ahora son reforzadas y las respuestas presentadas ante el estímulo previamente correcto ya no serán reforzadas.

El desarrollo del proceso simple de aprendizaje, tal como el aprendizaje por discriminación, requiere el uso de conductas flexibles porque el organismo debe aprender a responder diferencialmente a dos estímulos en base al aprendizaje de cual estímulo es el

recompensado (Hulse y cols 1985). La tasa de aprendizaje puede depender de ciertos aspectos del estímulo (modalidad, dimensión, que tan alejados están los estímulos en la dimensión escogida), como es presentado el estímulo (simultaneo o sucesivo), la topografía de la respuesta (picotear una tecla, presionar una palanca) las condiciones metodológicas (intervalos entre ensayo, demora del reforzador) y el reforzador (duración y magnitud) (Domjan 1998).

Un tema común en la literatura reciente es que los ambientes complejos seleccionan mayor flexibilidad conductual y que especies viviendo en tales circunstancias deben responder más rápidamente a ambientes cambiantes y tienen que estar listas para buscar soluciones alternativas a los problemas encontrados (Bond y cols 2007). En este escenario, se puede hipotetizar que los individuos mostraran mayor flexibilidad en aquellos aspectos específicos de su vida en los cuales experimenten mayores niveles de complejidad o sean más impredecibles. De esta manera, especies que comúnmente están en contacto con recursos ecológicos fluctuantes, por ejemplo, deben tener mayor flexibilidad en su inversión de tiempo y esfuerzo en forrajear que aquellos que ocupan nichos más estables y confiables (Bond y cols 2007, Shettleworth, 1998).

### Los colibríes como modelo

Los colibríes (familia Trochilidae) son aves exclusivas del continente americano y han sido descritas alrededor de 330 especies que se distribuyen principalmente en la región Neo tropical (Schuchmann 1999). En México, se reconocen 57 especies de colibríes de las cuales aproximadamente 20 realizan movimientos migratorios latitudinales (Torres y Navarro 2000). Dado que los colibríes son el grupo de aves nectarívoras más especializado en el planeta, su interacción con las plantas es altamente específica. Esto conlleva a que los colibríes usualmente se alimenten de una gran cantidad de plantas que varían enormemente en la forma y color de sus flores, y este uso puede variar tanto espacial como temporalmente. En este contexto de la dinámica del uso de los recursos, es posible inferir que las especies que enfrentan características similares a nivel local, con respecto al color y forma de las flores, del

ensamble de plantas que utilizan, deberían tener una flexibilidad conductual similar para visitar flores de diferentes colores. Sin embargo, diferencias en tamaño, peso, requerimientos energéticos e incluso el parentesco evolutivo, podrían implicar también distinta flexibilidad conductual entre especies de colibríes. Por lo anteriormente mencionado, estas divergencias en la flexibilidad conductual esperada en colibríes los resalta como un buen modelo para su evaluación.

Especies tanto residentes como migratorias de colibríes, han sido reportadas en el Parque Nacional La Malinche, Tlaxcala. En esta zona los colibríes utilizan flores típicamente de color rojo (Lara 2006). Dos de estas especies de colibríes, resaltan por sus abundancias y sus antecedentes como especies modelo para experimentos en condiciones naturales, el residente colibrí oreji-blanco *Hylocharis leucotis* y el migratorio colibrí cola ancha *Selasphorus platycercus* (Lara 2006, Pérez y cols 2011). La presencia de estas dos especies de colibríes en La Malinche, de tamaño y peso similar, distinto grupo taxonómico (grupo de las Esmeraldas y Abejas respectivamente) representa una oportunidad ideal para poner a prueba a través de experimentos de aprendizaje reversible la flexibilidad conductual en el uso de colores. Para ello, en la presente tesis se simuló dos tipos de complejidad ambiental con respecto a la longitud de onda de los colores utilizados por los colibríes. De esta manera, se utilizaron pares de colores cercanos (rojo y amarillo) y pares de colores lejanos (rojo y violeta). Por ello, dado que ambas especies enfrentan generalmente una flora de color rojo en la zona de estudio, tanto la habilidad de explorar, explotar e inhibir la conducta de visita a un color dado (evaluadas a través de pruebas de aprendizaje reversible) puede depender del tipo de combinación de color enfrentado.

## **Objetivo general**

Analizar la flexibilidad conductual de dos especies de colibríes (*Selasphorus platycercus* e *Hylocharis leucotis*) al forrajear en flores de distintos colores.

## **Objetivos específicos**

1. Evaluar la habilidad de los individuos para explorar (visita, latencia).
2. Evaluar la capacidad de los individuos para explotar (visitas al color recompensado).
3. Evaluar la habilidad de los individuos para inhibir respuestas (proporción de visitas a las flores correctas e incorrectas)

## **Hipótesis**

Hipótesis 1. Si ambas especies de colibríes están expuestas a una variabilidad ambiental similar, entonces no se deberían presentar diferencias en la flexibilidad conductual exhibida por ambas especies.

Hipótesis 2. Si el color amarillo es más cercano en la longitud de onda al color rojo, en comparación con el color violeta, entonces la flexibilidad conductual observada en colibríes enfrentados a flores de colores cercanos será mayor que en el grupo enfrentado a colores lejanos.

## Metodología

### Sitio de estudio

El estudio se realizó de mayo del 2012 a septiembre de 2013 en el Parque Nacional La Malinche (PNLM), Tlaxcala. Este parque se encuentra en un área protegida (45711 ha) de la montaña neovolcánica La Malinche y se ubica a 80 km de la ciudad de Tlaxcala (19° 6' Norte, 19° 20' Oeste; con una altitud de 3000 m. s. n. m.). La cobertura vegetal en el parque es principalmente de pino, encino y oyamel, así como pastizal, vegetación secundaria y áreas agrícolas. La precipitación media anual es de 800 mm y la temperatura media anual de 15°C. El clima es templado húmedo la mayor parte del año (Lara 2006).

En el PNLM han sido descritas varias especies de plantas visitadas por colibríes entre las que destacan cuatro especies de la familia Scropulariaceae (*Penstemon roseus*, *P. gentianoides*, *Castilleja tenuiflora* y *C. scorzonerifolia*), tres de la Labiateae (*Salvia elegans*, *S. mocinoi* y *Prunilla vulgaris*) y tres Rubiaceae (*Bouvardia ternifolia*, *Echeveria gibbiflora* y *Fuchsia microphyla*). La gran mayoría de estas especies de plantas tiene flores con corolas de tonalidades en el color rojo (Lara 2006). En todas las especies de plantas mencionadas se ha registrado la visita y polinización por 11 especies de colibríes: *Colibri thalassinus*, *Hylocharis leucotis*, *Lampornis clemenciae*, *Eugenes fulgens*, *Archilochus colubris*, *Selasphorus platycercus*, *Selasphorus rufus*, *Selasphorus sasin*, *Lampornis amethystinus*, *Amazilia beryllina* y *Athis heloisa* (Lara 2006, Perez y Lara 2011).

## Especies de estudio

### Colibrí oreja-blanca (*Hylocharis leucotis*)

Los colibríes que pertenecen a esta especie pesan entre 3.5 y 3.9 g, y tienen una longitud del pico entre 15.7 y 17.5 mm (C. Lara datos no publicados). Se caracterizan por tener una línea blanca en la parte posterior al ojo. Presentan dimorfismo sexual. Los machos son más coloridos: tienen el pico rojo en la base y negro en la punta, las plumas de la frente y barbilla de color violeta metálico. Las hembras son de menor tamaño. Tienen el vientre de color café claro y el dorso verde esmeralda. En el PNLM, las poblaciones de *H. leucotis* se pueden observar todo el año, con mayor abundancia de julio a septiembre (Lara 2006).

### Colibrí cola ancha (*Selasphorus platycercus*)

Los individuos de esta especie pesan entre 3.1 y 3.8 g, y tienen una longitud del pico entre 16.5 y 19.4 mm (C. Lara datos no publicados). Se caracterizan por tener el dorso verde y una corona blanca. Presentan dimorfismo sexual. Los machos tienen la garganta roja rosada brillante. Las hembras son más pálidas. En el PNLM las poblaciones de *S. platycercus* se observan de julio a noviembre (Lara 2006).

## Captura y manipulación de colibríes

Para nuestro estudio, se capturaron un total de 80 colibríes adultos, con redes de niebla. Todos los colibríes se sometieron a un tratamiento de forma individual, y fueron utilizados secuencialmente conforme fueron capturados. Los tratamientos se realizaron sistemáticamente de 0800-1500 h.

## Arreglo experimental y prueba de aprendizaje reversible

Con la finalidad de evaluar la flexibilidad conductual ante el uso de colores de las flores en las especies de estudio, se simuló artificialmente un parche de flores que variaba en la presentación de pares de colores con distinta cercanía de longitud de onda. Se utilizaron 36 palos de madera (50 cm de largo y 1 cm de diámetro), colocados de forma cuadrangular en seis hileras equidistantes a 30 cm. Cada palo tenía dos flores artificiales, separadas 20 cm, presentando un total de 72 flores en el parche. Las flores artificiales fueron construidas con puntas plásticas de micropipetas (2.5 cm de longitud) y los pétalos fueron simulados con material plástico (flagging tape) de diferentes colores (rojo, amarillo y violeta). A cada palo se le asignó un número de identificación para distinguir su posición en el arreglo. El parche simulado artificialmente se colocó dentro de una jaula desarmable (3.00 x 3.00 x 1.50 m) que funcionó como aviario, donde se realizaron las pruebas experimentales adelante descritas. En una esquina, dentro de la jaula, se colocó un palo en forma de T, de 60cm de altura, que funcionó como percha (Figura 1).

Dado que nuestro interés se centró en determinar la flexibilidad conductual de los colibríes (habilidad de un individuo para cambiar su conducta desarrollando respuestas nuevas a estímulos nuevos o alterando respuestas existentes a estímulos familiares), se utilizó el procedimiento operante de aprendizaje reversible. En este procedimiento operante, los sujetos son entrenados en una tarea de discriminación a responder diferencialmente a dos estímulos. Cuando la tarea ha sido adquirida, se invierten las contingencias de reforzamiento (Tabla 1).

Para cada grupo se utilizó un par de colores florales. En los grupos 1 y 2 se utilizaron flores de color rojo y amarillo. La diferencia entre estos grupos es que en uno se inició presentando néctar en las flores de color rojo y en el otro en las flores de color amarillo. En los grupos 3 y 4 se utilizaron flores de color rojo y violeta, asignando la misma secuencia de recompensa que los grupos anteriores.

### Fase de entrenamiento

De los 36 palos con flores que conformaron el parche experimental, la mitad se presentó con flores de uno de los colores asignados por el grupo y no tuvo recompensa; mientras que la otra mitad tuvo flores del otro color asignado y tuvo recompensa. La recompensa consistió en 15 micro litros de néctar de azúcar concentrado al 20%. Al inicio de cada fase, se eligió un orden aleatorio de la distribución del color de las flores.

Al inicio de esta fase, el colibrí fue introducido al aviario en donde se encontraba el arreglo. Si el sujeto no visitó ninguna flor durante los primeros 30 min, fue liberado. Si el sujeto visitó alguna de las flores antes de 30 min, se reinició el cronometro y se le permitió seguir visitando durante 20 min más. Al finalizar esta fase, el individuo fue colocado en una esquina de la jaula 15 minutos. En este tiempo se cambió el arreglo del parche para dar inicio a la fase de reversión. Solo pasaron a la fase de reversión los individuos que visitaron por lo menos 8, de sus últimas 10 visitas, flores que contenían néctar

### Fase de reversión

En esta fase, se invirtió la relación color-néctar presentada en la fase de entrenamiento; es decir, las flores del color que no tenían recompensa fueron las que contenían el néctar, mientras que las flores del color que tenía recompensa ahora se presentaron vacías.

Se le permitió al colibrí tener acceso nuevamente al arreglo. Si el sujeto no visitó ninguna flor durante los primeros 30 min, fue liberado. Si el sujetos visitó una flor se reinició el cronometro y se le permitió seguir visitando durante 20 min. Al finalizar la prueba, el colibrí fue marcado y liberado.

## Registro conductual

Para cada individuo se registró en ambas fases del experimento: (1) Tiempo (min, seg) de cada visita y la (2) identidad de cada flor visitada (posición en arreglo).

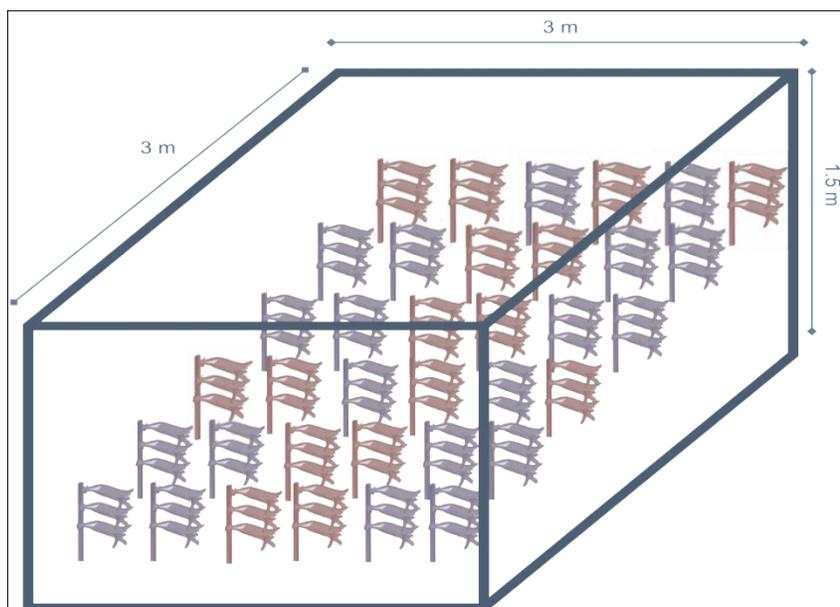


Figura 1. Esquema del arreglo experimental.

**Tabla 1.** Diseño experimental.

	Fase 1		Fase 2	
	con néctar	sin néctar	con néctar	sin néctar
<i>Hylocharis leucotis</i>	Amarillo	Rojo	Rojo	Amarillo
	Rojo	Amarillo	Amarillo	Rojo
	Rojo	Violeta	Violeta	Rojo
	Violeta	Rojo	Rojo	Violeta
<i>Selasphorus platycercus</i>	Amarillo	Rojo	Rojo	Amarillo
	Rojo	Amarillo	Amarillo	Rojo
	Rojo	Violeta	Violeta	Rojo
	Violeta	Rojo	Rojo	Violeta

## Resultados

A lo largo del estudio se capturó un total de 81 individuos (9 hembras y 31 machos de la especie *Hylocharis leucotis*, 23 hembras y 18 machos de la especie *Selasphorus platycercus*). De estos, 41 individuos (7 hembras y 14 machos de la especie *Hylocharis leucotis*, 12 hembras y 8 machos de la especie *Selasphorus platycercus*) pasaron a la fase de reversión pues los restantes no cumplieron el criterio de responder al estímulo correcto (visitar) por lo menos 8 de las últimas 10 veces registradas en sus 20 minutos de sesión en la fase de entrenamiento.

### Exploración

En esta sección se presenta el análisis de la exploración, evaluada como: (1) el número de individuos que visitaron por lo menos una vez una flor recompensada y (2) el tiempo transcurrido desde que el colibrí fue liberado dentro de la jaula hasta que descubrió (visitó por primera vez) una flor con recompensa, esto fue evaluado por cada grupo experimental.

#### *¿Cuántos colibríes visitaron las flores que contenían néctar?*

En la Tabla 2 se presentan los datos de los sujetos que fueron utilizados en el experimento. Se indica el número de individuos que visitaron, por lo menos una vez, las flores con néctar y los que visitaron solo flores sin néctar, dentro de la fase de entrenamiento, por especie y por grupo.

A través de una chi- cuadrada de tres factores se encontró que la frecuencia de individuos que visitaron flores con néctar y sin néctar es dependiente de la especie y el grupo ( $X^2 = 23.25$ ,  $gl=6$ ,  $p < 0.005$ ). De esta manera, la mayoría de los colibríes de ambas especies visitaron las flores que contenían néctar cuando pertenecieron a los grupos que iniciaron con néctar en las flores rojas. Para los individuos del grupo que inició con néctar en las flores amarillas se observó una diferencia entre especies, la mayoría de los individuos de la especie *H. leucotis* visitó la flor recompensada, mientras que, solo la minoría de los individuos de la

especie *S. platycercus* visitó la flor recompensada. Para los sujetos del grupo que inició con néctar en las flores violeta la mayoría de los individuos de ambas especies no visitaron las flores con recompensa (Tabla 2).

**Tabla 2.** Número de individuos por especie de colibrí (HL: *Hylocharis leucotis*, SP: *Selasphorus platycercus*), que visitaron flores con néctar y sin néctar en los cuatro grupos (A-R: Amarillo-Rojo, R-A: Rojo-Amarillo, R-V: Rojo-Violeta, V-R: Violeta-Rojo).

	Grupo	n	Sin Néctar	Con Néctar
<b>HL</b>	A - R	10	2	8
	R - A	10	2	8
	R - V	9	2	7
	V - R	11	9	2
<b>SP</b>	A - R	14	8	6
	R - A	10	1	9
	R - V	7	2	5
	V - R	10	7	3

¿Cuánto tiempo tardaron los colibríes para visitar las flores que contenían néctar?

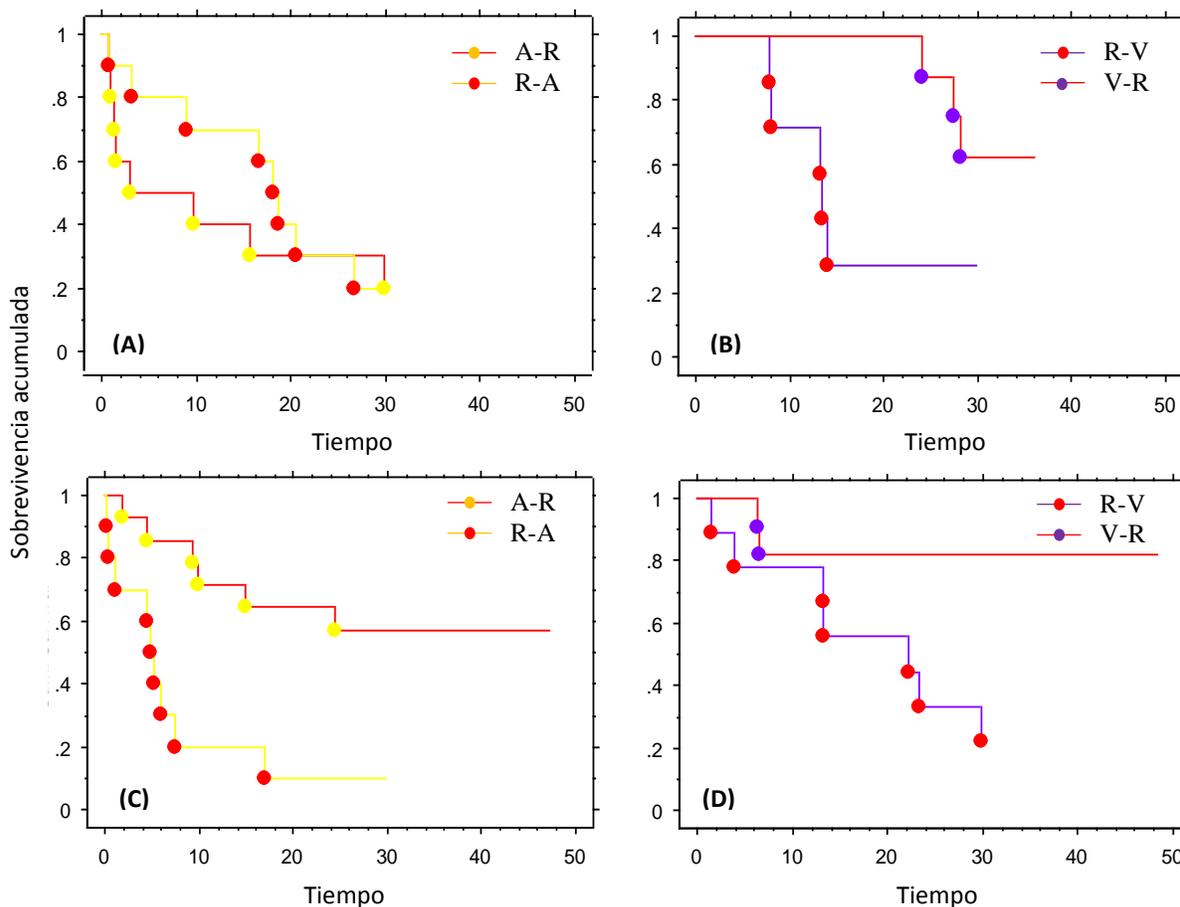
En la Figura 2 se presentan las curvas de probabilidad de visita de cada uno de los grupos por pares de colores. En la Figura 2 A y B se presentan los datos de los individuos de la especie *H. leucotis* mientras que en la Figura 2 C y D se presentan los datos de la especie *S. platycercus*.

Para los individuos de la especie *H. leucotis* no se encontraron diferencias entre los tiempos de visita a las flores rojas, cuando estaban recompensadas en presencia de flores amarillas, o a las flores amarillas (Log Rank  $X^2 = 0.351$ ,  $gl=1$ ,  $p= 0.55$ ), cuando estaban recompensadas en presencia de flores rojas (Figura 2 A). Sin embargo, se encontró que visitaron más rápido las flores rojas, cuando estas eran recompensadas en presencia de flores

violetas, que las flores violetas (Log Rank  $X^2 = 5.412$ ,  $gl=1$ ,  $p= 0.02$ ), cuando estas eran recompensadas en presencia de flores rojas (Figura 2 B).

En los individuos de la especie *S. platycercus* se observó que visitaron más rápido las flores rojas, cuando estaban siendo recompensadas tanto en presencia de flores amarillas (Log Rank  $X^2 = 8.757$ ,  $gl=1$ ,  $p= 0.003$ ) o violetas (Log Rank  $X^2 = 4.524$ ,  $gl=1$ ,  $p= 0.03$ ), que las flores violetas o amarillas, cuando estaban siendo recompensadas en presencia de flores rojas (Figura 2 C y D).

**Figura 2.** Curvas de probabilidad de visita obtenidas de la fase de entrenamiento para los grupos que tuvieron flores rojas (A) y amarillas (C) y para los grupos que tuvieron flores rojas (B) y violetas (D). Los resultados de las Figuras (A) y (C) pertenecen a la especie *Hylocharis leucotis* y las Figuras (B) y (D) a la especie *Selasphorus platycercus*.



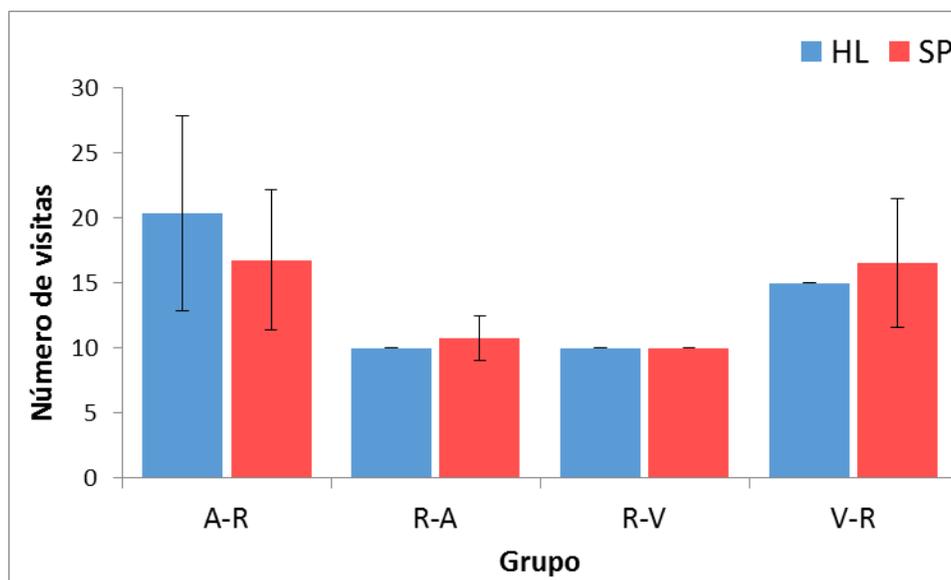
## Explotación

En esta sección se presenta el análisis de la explotación medida como: (1) número de visitas que realizó el sujeto para poder alcanzar el criterio de visitar 8 de 10 flores con néctar y (2) el porcentaje de individuos que en la fase de reversión realizaron su primera visita a las flores del color que estaba siendo recompensado durante la fase de entrenamiento.

*¿Cuántas visitas necesita realizar un colibrí para aprender la relación color-néctar?*

En la Figura 3 se presenta el promedio de visitas que realizaron los individuos para alcanzar el criterio de visitar 8 de 10 flores con néctar, por grupo y por especie, durante la fase de entrenamiento.

**Figura 3.** En esta Figura se presenta el promedio de visitas realizadas por los individuos, por grupo y por especie, hasta alcanzar el criterio de visitar 8 de 10 flores que contenían néctar (HL: *Hylocharis leucotis*, SP: *Selasphorus platycercus*)

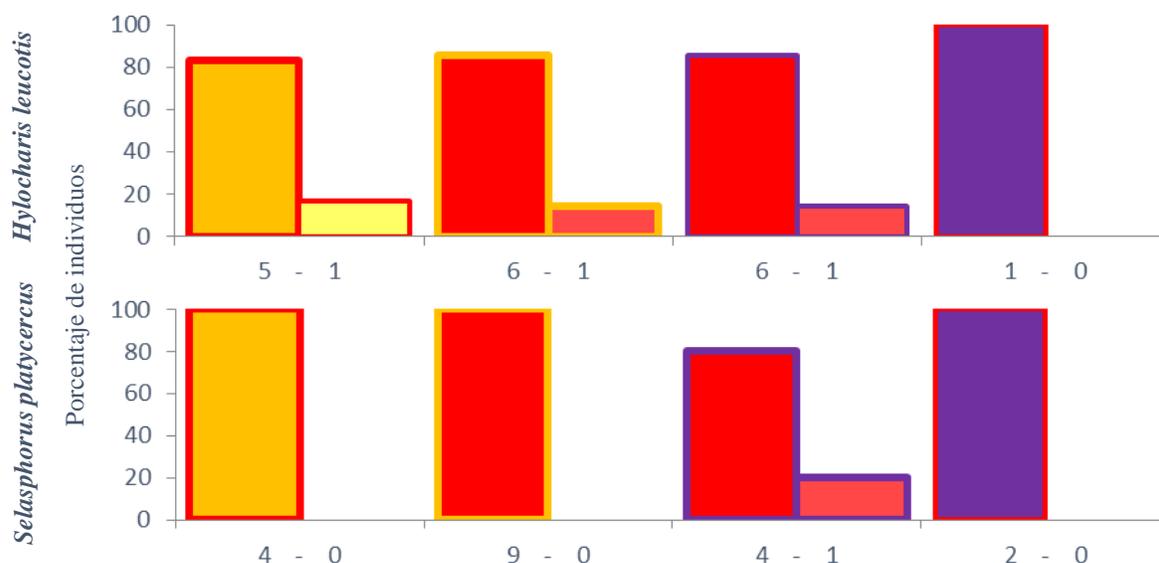


Se encontró que la mayoría de los individuos de los grupos que iniciaron con néctar en las flores rojas cumplieron con el criterio establecido en las primeras 10 visitas que realizaron. A los individuos de los grupos que iniciaron con néctar en las flores amarillas, les tomo más visitas cumplir con el criterio (*Hylocharis leucotis*: media=20.33 visitas, *Selasphorus platycercus*: media=16.75 visitas). Los sujetos de los grupos que iniciaron con néctar en las flores violetas no pudieron ser considerados para el análisis ya que solo un sujeto de once de la especie *H. leucotis* y dos de diez de la especie *S. platycercus*, que estuvieron en este grupo, alcanzaron el criterio.

*¿Los colibríes aprendieron el color de flores que contenían néctar?*

En la Figura 4 se muestran los datos de los 41 sujetos que pasaron a la fase de reversión. Se graficó el porcentaje de individuos, por grupo y especie, que en la primera visita, durante la fase de reversión, fueron a una flor del color que estaba siendo recompensado (Correcta) y los que fueron a una flor del color que no estaba siendo recompensado (Incorrecta) durante la fase de entrenamiento.

**Figura 4.** Porcentaje de individuos que en la primera visita durante la fase de reversión visitaron flores del color que estaba siendo previamente recompensado (correcto) y los que visitaron flores del color que no estaba siendo previamente recompensado (Incorrecto).



Se realizó una chi- cuadrada de dos factores (especie y correcta/incorrecta) y se encontró que la frecuencia de individuos que visitaron la flor correcta o incorrecta fue homogénea entre especies ( $\chi^2 = 1$ ,  $gl=1$ ,  $p= 0.31$ ). Se omitió el factor grupo en este análisis ya que no se observan diferencias entre grupos. Además se realizó una prueba binomial y se encontró que el número de individuos que visitaron las flores que eran previamente correctas ( $X/n=37/41$ ) es mayor al número esperado por azar ( $p < 0.01$ ).

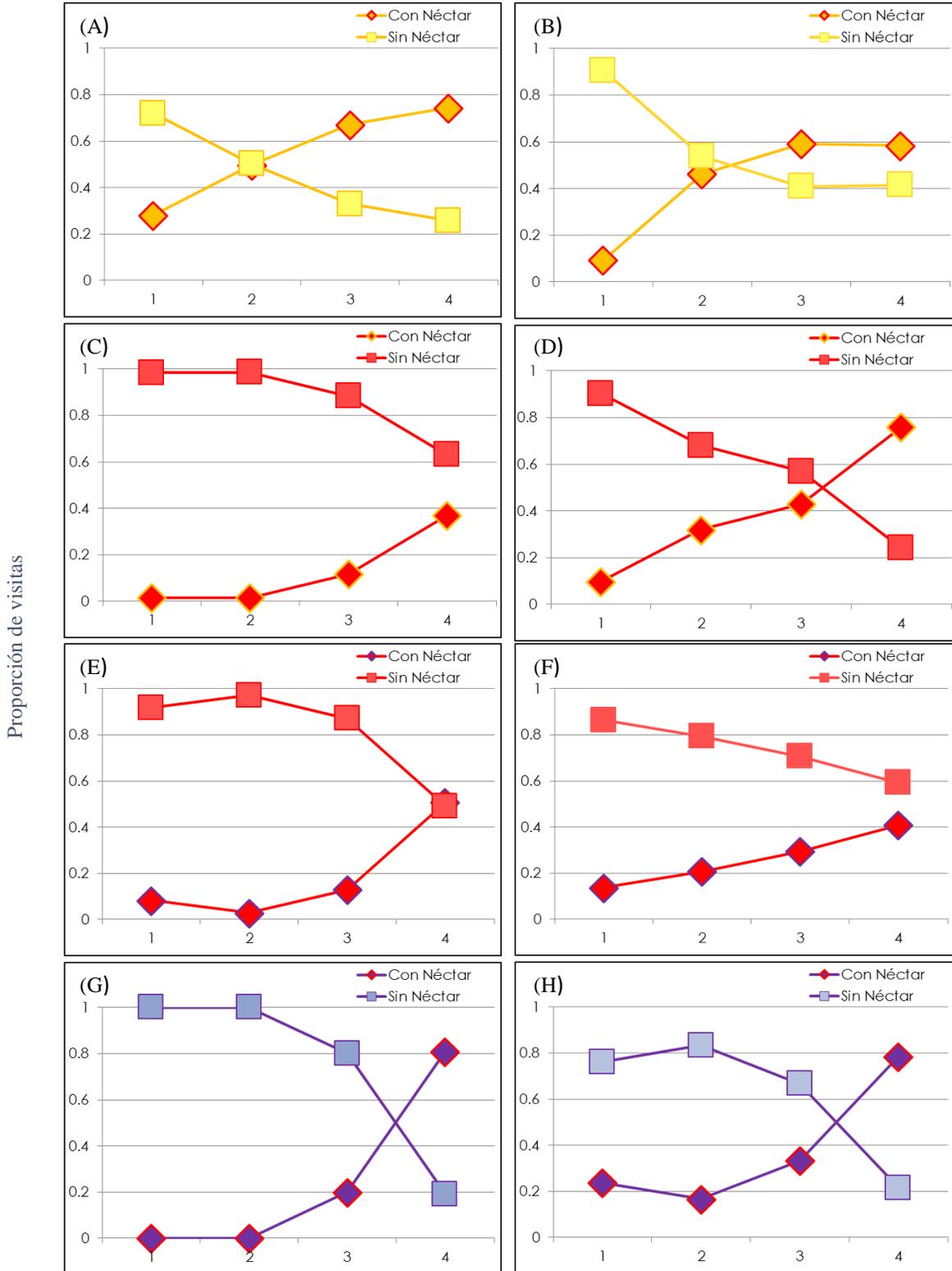
### Inhibición

Para el análisis de la inhibición, evaluada como el cambio de los colibríes de visitar las flores del color previamente recompensado durante la fase de entrenamiento a visitar flores del nuevo color recompensado durante la fase de reversión, utilizamos la proporción de visitas a flores sin recompensa en cuatro secciones. Para esto se consideró el número total de visitas que realizó cada sujeto a todas las flores durante la fase de reversión y luego este número de visitas fue dividido en 4 secciones, respetando el orden temporal en que se realizaron las visitas, obteniendo así proporciones de visitas a flores con recompensa y flores sin recompensa por secciones. Para el análisis de ésta variable se utilizaron los datos de los sujetos que pasaron a la fase de reversión, es decir, los que cumplieron con el criterio de que 8 de las últimas 10 visitas realizadas en la fase de entrenamiento se dirigieran a flores del color que contenía néctar ( $n=41$ ). Se eliminaron los datos de los sujetos del grupo V-R ya que solo un individuo de la especie *H. leucotis* y dos de *S. platycercus* cumplieron con el criterio y pasaron a la fase de reversión.

*¿Los colibríes dejaron de visitar las flores previamente recompensadas?*

En la Figura 5 se presenta la proporción de visitas a flores con y sin néctar por sección para cada grupo durante la fase de reversión. En las gráficas del lado izquierdo se presentan los datos de la especie *H. leucotis* y las del lado derecho los datos de la especie *S. platycercus*.

**Figura 5.** Proporción de visitas a las flores con néctar y sin néctar por sección durante la fase de reversión. Las gráficas (A), (C), (E) y (G) presentan los datos de la especie *H. leucotis*, mientras que las gráficas (B), (D), (F) y (H) presentan los datos de la especie *S. platycercus*.



Se realizó un ANOVA mixto de tres vías ( $2 \times 3 \times 2$ ). Los factores aleatorios fueron: Especie y Grupo. El factor de medidas repetidas fue: Sección. En el factor sección solo se comparó la primera sección contra la cuarta ya que lo que nos interesaba era determinar si la proporción de visitas a las flores que contenían néctar previamente disminuía.

No se encontraron diferencias entre especies ( $F=0.83$ ,  $gl=1$ ,  $\alpha=0.368$ ), ni entre grupos ( $F=0.76$ ,  $gl=2$ ,  $\alpha=0.473$ ). A nivel sección si se encontraron diferencias ( $F=50.25$ ,  $gl=1$ ,  $\alpha=0.001$ ), observando que la proporción de visitas a las flores del color previamente recompensado fueron decreciendo.

## Discusión

En el presente estudio se evaluó la flexibilidad conductual (medida a través de los componentes de exploración, explotación e inhibición) del colibrí oreji blanco (*Hylocharis leucotis*) y el colibrí cola ancha (*Selasphorus platycercus*) para visitar flores de colores similares (ceranos en longitud de onda) o diferentes (lejanos en longitud de onda) a los que encuentra generalmente en su ambiente. A través de pruebas de aprendizaje reversible enfrentamos a los individuos, de ambas especies, a arreglos florales que contenían flores de dos colores, los cuales diferían entre sí con respecto a su distancia en la longitud de onda. De esta manera, los colibríes fueron evaluados en arreglos con flores de colores cercanos (rojo-amarillo) y colores lejanos (rojo-violeta). En la primera fase, o fase de entrenamiento, sólo uno de los colores fue reforzado, utilizando como recompensa néctar dentro de las flores. En la fase siguiente, o fase de reversión, la recompensa fue colocada únicamente en el color que previamente no tenía recompensa. Los resultados obtenidos mostraron diferencias en la flexibilidad conductual entre especies en el componente de exploración, mientras que en los componentes de explotación e inhibición ambas especies se comportaron de manera similar. Se encontraron diferencias entre los grupos en los componentes de exploración y explotación, observando que el desempeño de los colibríes de ambas especies en los grupos de arreglos con colores cercanos fue mejor que en lo grupos con arreglos de colores lejanos. Los resultados obtenidos sugieren que las diferencias encontradas en la flexibilidad en el uso de colores podrían estar sustentadas en las diferencias en ecología y evolución de las especies de colibríes estudiadas, lo cual es discutido más adelante.

Generalmente se asume que el comportamiento de forrajeo de los animales esta primariamente modulado a través de una variedad de mecanismos fisiológicos tales como la actividad enzimática y procesos intestinales los cuales repercuten en la conformación de la dieta y la frecuencia de forrajeo (Martínez del Río y Karasov 1990). Sin embargo, otros factores ambientales, propios del hábitat ocupado por un forrajeador, pueden afectar directamente la disponibilidad de los recursos y en consecuencia representar un reto conductual para su búsqueda y explotación. Por ejemplo, se ha sugerido que aquellos ambientes relativamente complejos en referencia a su menor predictibilidad y alta

estructuración social podrían imponer requerimientos cognitivos distintivos que impliquen mayor flexibilidad conductual (de Waal y Tyak 2003). En este sentido, diversos estudios con especies viviendo en este tipo de ambientes tales como insectos, lagartos y primates (Robinson 1990, Day et al. 1999, Jones 2005) han mostrado que pueden responder más rápido a los cambios ambientales, mostrando soluciones alternativas a los problemas enfrentados.

Tal como se ha mencionado en la parte introductoria de la tesis, uno de los procedimientos experimentales más completos para poner a prueba la flexibilidad conductual son las pruebas de aprendizaje reversible. En estas pruebas experimentales que implican el acercamiento de los animales a los estímulos nuevos, entrenamiento para realizar una tarea de discriminación particular (por ejemplo sitio recompensado y sitio no-recompensado) y tras haber alcanzado un nivel de precisión para realizarla se cambia la contingencia de la recompensa (recompensa en el sitio opuesto). De esta manera, para que el animal siga obteniendo la recompensa debe cesar de visitar el sitio previamente reforzado y cambiar a la alternativa previamente no reforzada. Si los animales son capaces de acercarse, aprender a discriminar y realizar el cambio, se asume una flexibilidad conductual, y la magnitud de esta se infiere por la rapidez con la que se realiza cada componente. En consecuencia, dada la gran variación en las condiciones ambientales enfrentadas por los animales se podría esperar que la flexibilidad conductual fuera igualmente variable entre las especies. Con esto, es posible esperar que aquellas especies enfrentando mayores niveles de complejidad e incertidumbre ambiental con respecto a los recursos que consumen exhiban mayor flexibilidad conductual. En este sentido los colibríes son un excelente modelo para estudiar estas temáticas debido a los diversos factores que convergen para conformar su ecología de forrajeo. Por ejemplo, se ha demostrado que experimentan disyuntivas fisiológicas y ecológicas en la colecta de alimento (néctar) y altas demandas metabólicas asociadas a su pequeño tamaño, tipo de vuelo y el mantenimiento de la temperatura corporal (Chai y cols 1998, Lotz y cols 2003). Para contrarrestar esto, los colibríes deben ingerir grandes cantidades de néctar y aunque inicialmente la asimilación de la energía contenida está limitada por la capacidad de colectarlo y procesos digestivos, las flores por si mismas pueden imponer retos para la cosecha de esta recompensa. De esta manera, la gran variación en los volúmenes y concentración de néctar

contenidos en las flores, y las tasas de reposición tras cosechas previas a lo largo del día, representan problemas que los colibríes deben resolver al realizar sus visitas.

Estas predicciones sobre la flexibilidad conductual de los colibríes han sido puestas a prueba de distintas formas por trabajos previos. Por ejemplo en un trabajo pionero, Cole y colaboradores (1982) entrenaron a colibríes de las especies *Archilochus alexandrii*, *Eugenes fulgens*, y *Lampornis clemenciae* para visitar en una ubicación específica una flor artificial recompensada con néctar. Cuando la recompensa ya no fue agregada y una flor recompensada adicional fue colocada a una distancia cercana de la flor previamente usada para el entrenamiento, la mayoría de los colibríes cambio hacia el uso de la nueva flor. Esta prueba experimental denominada como “shift-stay learning”, muestra que los colibríes son flexibles conductualmente a los cambios en la ubicación de sus recursos al poder asociarlos espacialmente. Posteriores estudios han soportado esta habilidad en los colibríes así como el uso de otro tipo de señales como las visuales para el forrajeo (Healy 2013). Interesantemente, a pesar de que los colibríes visitan flores que presentan un amplio rango de colores, la evaluación de su flexibilidad conductual sensu estricto ante esta disyuntiva ambiental no ha sido previamente evaluada.

Diversos estudios han mostrado que los colibríes pueden discriminar entre longitudes de onda cercanas entre un amplio rango del espectro y en consecuencia visitar flores de distintos colores y asociarlos con recompensas (Stiles 1976, Goldsmith y cols. 1981, Melendez-Ackerman y cols 1997, Altshuler 2005). Sin embargo, la evaluación precisa sobre la velocidad de acercamiento, discriminación y cambio para asociar la presencia de recompensa entre distintos colores que difieran en longitud de onda no ha sido previamente evaluada. En la presente tesis se ha realizado el primer estudio sobre flexibilidad conductual en el uso de colores a través de pruebas de aprendizaje reversible, analizando tres de los principales componentes de la flexibilidad conductual. Las diferencias entre las especies de colibríes evaluadas en cada uno de estos componentes son discutidas a continuación.

## Exploración

Como se esperaba, de acuerdo a nuestra hipótesis la mayoría de los individuos de ambas especies de los grupos que iniciaron con néctar en las flores de color rojo visitaron estas flores y además las visitaron más rápido, independientemente de si fueron presentadas con flores amarillas o violetas. Una posible explicación a este sesgo es que durante el desarrollo de los experimentos de esta tesis, el color de flores predominante en La Malinche es el rojo y, por lo tanto, los individuos pueden estar reconociendo este color como un estímulo familiar.

En el caso del grupo que inicio con néctar en las flores amarillas la mayoría de los individuos de la especie *H. leucotis* visitaron estas flores y el tiempo que tardaron para visitarlas fue similar al tiempo que tardaron en visitar las flores rojas. Sin embargo, la mayoría de los individuos de la especie *S. platycercus* no visitaron las flores amarillas y quienes las visitaron tardaron más tiempo para visitarlas en comparación con el tiempo que tardaron en visitar las flores rojas. En este grupo se esperaba que la mayoría de los sujetos, de ambas especies, visitaran las flores amarillas y que tardaran un tiempo similar para visitarlas en comparación con los grupos que iniciaron con néctar en rojo.

Para el grupo que inicio con néctar en las flores violetas se encontró que la mayoría de individuos no visitaron las flores de color violeta y cuando las visitaron tardaron más. Suponíamos que encontraríamos este resultado ya que el color violeta es lejano en la longitud de onda al color rojo y esto podría hacer que los individuos no reconozcan este color como un estímulo familiar y como consecuencia presenten neofobia para acercarse a las flores de color violeta.

## Explotación

Dado que el hecho de que los individuos se acerquen a las flores del color que contenía néctar, durante la fase de entrenamiento, no es un indicativo de que aprendieran la relación color-néctar, se analizaron dos variables para medir el aprendizaje de esta relación.

La primera variable analizada fue el número de visitas que realizó cada sujeto, durante la fase de entrenamiento, hasta que logro alcanzar el criterio de visitar 8 de 10 flores con

néctar. Al analizar esta variable se puede observar que los individuos de los grupos con néctar en las flores rojas alcanzaron el criterio con un número menor de visitas en comparación con los individuos de los grupos que iniciaron con néctar en las flores amarillas. Dado que se sabe que estas especies están visitando flores rojas de forma continua en su ambiente, esperaríamos que fueran capaces de asociar rápidamente el color rojo con la presencia de néctar a pesar de que se utilizan flores artificiales.

Al analizar los resultados obtenidos en este componente y en el de explotación pudimos observar que hubo diferencias entre estos componentes. Para el componente de exploración en el grupo que inicio con néctar en las flores amarillas se observó que más individuos de la especie *H. leucotis* visitaron las flores amarillas y las visitaron más rápido en comparación con los individuos de la especie *S. platycercus*. Mientras que en el componente de explotación no se encontraron diferencias entre especies en este grupo, observando que les tomó el mismo número de visitas alcanzar el criterio establecido. Por lo mencionado podemos concluir que aunque más individuos de una especie visiten las flores amarillas y las visiten más rápido, es decir, presenten un nivel de neofobia menor, estos no necesariamente aprenderán antes la asociación presentada. Estos resultados apoyan la investigación de Seferta en 1998 (Citada en Greeberg y Mettke-Hofmann 2001) en donde se encontró que una aparente diferencia en la velocidad a la cual una especie de paloma (*Columbia livia*) aprende una tarea simple, no estaba relacionada con la habilidad de aprendizaje sino al miedo a situaciones nuevas, es decir, por neofobia.

En la segunda variable analizada en este componente no se encontraron diferencias entre grupos o entre especies. Para esta variable se utilizó el número de sujetos que en la fase de reversión visitaron la flor del color previamente recompensado en la fase de entrenamiento. Dado que la mitad de las flores presentadas fueron del color previamente recompensado y la otra mitad del color que no era recompensado, si los sujetos realizaban su primera visita aleatoriamente a las flores, se esperaría que aproximadamente la mitad de los sujetos visitaran flores de uno de los colores y la otra mitad de sujetos flores del otro color presente. En los resultados se encontró que más individuos de los esperados por azar visitaron la flor que estaba siendo recompensada. Estos resultados pueden apoyar que los individuos estaban

siguiendo el color de las flores, y no podrían ser guiados por otros estímulos como el olor o la visión del néctar ya que visitaron las flores del color previamente recompensado aun cuando estas ya no contenían néctar.

## Inhibición

Para la evaluación de este componente nos interesaba observar el patrón general de las visitas realizadas a las flores que contenían néctar y las que no lo contenían, y se dividió el total de visitas realizadas por cada sujeto en 4 secciones y se analizó el porcentaje de visitas a las flores de cada color.

No se encontraron diferencias entre especies de colibríes, ni entre grupos. Pero se observa en nuestros resultados que los sujetos lograron inhibir las visitas a las flores de color previamente recompensados.

## ¿Preferencia de colores en colibríes?: fisiología, conducta y ecología

Tal como demuestran nuestros resultados, los colibríes de ambas especies parecen responder de forma diferencial ante los colores de las flores presentadas en los experimentos. De esta manera nuestros datos apoyan el hecho de que las flores rojas o cercanas a este color, tal como las flores de color amarillas, son más fácilmente relacionadas con la presencia de néctar (en contraste con flores de longitud de onda lejana a este color, tales como las flores violetas).

Diversos estudios han sugerido que para intentar explicar estas aparentes “preferencias” es necesario considerar el sistema visual de los animales (Gumbert y cols 1999, Chittka y cols 2001). Los humanos somos tricromáticos (vemos tres colores básicos y todos los demás colores son combinaciones de ellos). En contraste, las aves diurnas tienen un sistema de visión del color más complejo caracterizado por 4-5 pigmentos, así como una cubierta aceitosa en los ojos que actúa como filtro y refina la percepción de la longitud de onda (Varela y cols 1993, Hart y cols 2000). Como nosotros, las aves tienen pigmentos de opsina (fotopigmentos receptores acoplados a una proteína G) los cuales son sensibles a la longitudes de onda largas (rojo), medias (amarillo) y cortas (azul). En el caso de los colibríes

se sabe que tienen un pigmento sensible a la longitud de onda ultravioleta, imperceptible para nosotros (Huth y Burkhart 1972). Asimismo, perciben el color entre un rango de 300 y 660 nm, mientras que las abejas lo hacen en un rango que varía entre 300-550 nm. Por consiguiente los colibríes perciben el rojo y otras longitudes de onda mayores mucho mejor que las abejas, permitiéndoles en consecuencia la visita a flores de distintos colores, lo cual ha promovido la generalización o la carencia de una preferencia particular por algunos de ellos (Waser y Price 1989).

El color de las flores ha sido uno de los primeros objetos naturales en evidenciar una apariencia diferencial. Por ejemplo, entre los primeros usos de la fotografía UV se encuentra la revelación evidente de patrones de color UV que funciona como “guías de néctar” para las abejas polinizadoras (Eisner y cols 1969). Estos patrones de color UV en flores han sido documentados en gran cantidad de especies que habitan zonas templadas y tropicales, y parecen ser comunes en flores de plantas polinizadas por insectos (Chittka y cols 1994). Para el caso de los colibríes, algunas plantas han sido reportadas con color UV, pero en general carecen de estas guías de néctar y otros componentes UV (Stebbins 1989, Chittka y cols 1994). ¿Qué hace entonces que los colibríes visiten determinados tipos de colores más que otros? Algunas de las explicaciones hasta ahora planteadas, además de la capacidad de percepción visual ya mencionada, se enfocan a cuestiones ecológicas y conductuales las cuales son discutidas a continuación.

Los hábitats varían con respecto a la disponibilidad de luz, producto de su estructura y composición arbórea. Esto permite que los colores de plantas y animales varíen con respecto a su visibilidad dependiendo del hábitat ocupado (Endler 1993). Por ejemplo, durante su despliegue en leks, los machos de manequines despliegan y compiten por micro hábitats que maximicen su reflectancia de color en relación con el fondo ambiental (Endler y Théry 1996). La lógica tras esta propuesta es que el contraste contra un fondo de hojas verdes sea específico para el sistema de visión de color del animal que los percibirá, y más aún si este color es muy distinto al verde (Chittka 1997). En este sentido, se ha planteado que las flores rojas han sido favorecidas por la selección natural dado su gran contraste con ambientes verdes, promoviendo la visita por colibríes y la falta de visibilidad por otros visitantes como las abejas

(Thompson y cols 2000). Sin embargo, a la fecha no se tienen resultados concluyentes que soporten esta idea (Altshuler 2003).

La idea del contraste del color floral con respecto al fondo ambiental como promotor de preferencias específicas por los visitantes implica capacidades cognitivas de discriminación. A la fecha los estudios realizados al respecto en colibríes han arrojado resultados contrastantes. Por ejemplo, se ha mostrado que *Selasphorus rufus* exhibe una preferencia por retornar a una flor en la misma ubicación más que a una flor del mismo color (Hurly y Healy 1996). Esto sugiere que los colibríes usan el color de forma primaria para la búsqueda inicial de un nuevo recurso floral, pero confían en la ubicación para regresar a flores previamente visitadas. Sin embargo, evidencia más reciente parece soportar la idea de que los colibríes pueden utilizar señales visuales o colores para una orientación a escala fina (Hurly y cols 2010, Pérez y cols 2011). En este sentido, nuestras pruebas de aprendizaje reversible parecen sustentar la capacidad de los colibríes para usar el color como señal de orientación para encontrar recompensa.

Se han mencionado las ideas y hallazgos existentes sobre la importancia de la relación entre el color floral y el forrajeo por colibríes. Es evidente que aún falta información para soportar la clara plasticidad conductual de los colibríes con respecto al uso de una amplia gama de colores florales, y nuestro trabajo aporta información valiosa en este sentido.

## Referencias

- Altshuler DL. 2003. Flower color, hummingbird pollination, and habitat irradiance in four neotropical forests. *Biotropica* 35:344–355.
- Bond AB, Kamil A y Balda RP. 2007. Serial reversal learning and the evolution of behavioral flexibility in three species of north American corvids (*Gymnorhinus cyanocephalus*, *Nucifraga Columbiana*, *Aphelocoma californica*). *Journal of comparative psychology*, 121 (4): 372-379.
- Chai P, Chang AC and Dudley R. 1998. Flight thermogenesis and energy conservation in hovering hummingbirds. *Journal of Experimental Biology*, 201: 963–968.
- Chittka L, Shmida A, Trojok N y Menzel R. 1994. Ultraviolet as a component of flower reflections, and the colour perception of Hymenoptera. *Vision Research* 34: 1489-1508.
- Chittka L. 1997. Bee color vision is optimal for coding flower color, but flower colors are not optimal for being coded—Why? *Israel Journal of Plant Sciences*. 45: 115-127.
- Chittka L y Briscoe A D. 2001. Why sensory ecology needs to become more evolutionary-insect color vision as a case in point. In F. G. Barth and A. Schmid (Eds.). *Ecology of sensing*, pp. 19-37. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Lotz CN, Martínez del Río C y Nicolson SW. 2003. Hummingbirds pay a high cost for a warm drink. *Comparative Physiology B* 173: 455–462.
- Cnaani J, Thomson J y Papaj D. 2006. Flower choice and learning in foraging bumblebees: effects of variation in nectar volume and concentration. *Ethology*, 112, 278-285.
- Cole S, Hainsworth F R, Kamil A C, Mercier T y Wolf L L. 1982. Spatial learning as an adaptation in hummingbirds. *Science*, 217, 655-657.
- Day L B, Crews D y Wilczynski W. (1999). Spatial and reversal learning in congeneric lizards with different foraging strategies. *Animal Behaviour*, 57: 393–407.
- de Waal F B M y Tyack P L. 2003. *Animal social complexity*. Cambridge, MA: Harvard University Press.

- Dukas R. 2004. Evolutionary biology in animal cognition. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35:347-74.
- Eisner T, Siblerglied R E, Aneshansley D, Carrel J E, y Howland H C. 1969. Ultraviolet video-viewing: the television camera as an insect eye. *Science* 166: 1172-1174.
- Endler J A. 1993. The color of light in forests and its implications. *Ecological Monographs*. 63: 1-27.
- Endler J A y Thery M. 1996. Interacting effects of lek placement, display behavior, ambient light, and color patterns in three Neotropical forest-dwelling birds. *American Naturalist*, 148: 421-452.
- Gaulin S, FitzGerald R (1986) Sex differences in spatial ability: An evolutionary hypothesis and test. *American Naturalist*, 127: 74-88.
- Goldsmith TH, Collins JS y Perlman DL. 1981. A wavelength discrimination function for the hummingbird *Archilochus alexandri*. *Journal of Comparative Physiology A*, 143:103–110.
- Greenberg R y Mettke-Hoffmann C. 2001. Ecological aspects of neophobia and neophilia in birds. *Current Ornithology*, 16, 119-178.
- Gumbert A, Kunze J y Chittka L. 1999. Floral colour diversity in plant communities, bee colour space and a null model. *Proceedings of Royal Society of London B*, 266: 1711-1716.
- Hurly T A y Healy S D. 1996. Memory for flowers in Rufous Hummingbirds: location or local visual cues. *Animal Behaviour*, 51: 1149-1157.
- Hulse, S. H., Egeth, H., & Deese, J. 1985. *Psicología del aprendizaje*. McGraw-Hill, New York.
- Hurly T A, Franz S y Healy S D. 2010. Do rufous hummingbirds (*Selasphorus rufus*) use visual beacons?. *Animal cognition* 13.2: 377-383.

- Huth H H y Burkhardt D. 1972. Der spektrale Sehbereich eines Violettöhr-Kolibris. *Naturwissenschaften* 59:650.
- Jones, C. B. (2005). Behavioral flexibility in primates: Causes and consequences. New York: Springer-Verlag.
- Kandori I y Yamaki T. 2012. Reward and non-reward learning of flower colours in the butterfly *Byasa alcinous* (Lepidoptera: Papilionidae). *Naturwissenschaften*, 99 (9), 705-713.
- Lara C. 2006. Temporal dynamics of flower use by hummingbirds in a highland temperate forest in Mexico. *Ecoscience* 13: 23-29.
- Lara C, González JM, Hudson R (2009) Observational Learning in the White-Eared Hummingbird (*Hylocharis leucotis*): Experimental Evidence. *Ethology* 115 (9): 872–878.
- Leal y Powell. 2011. Behavioral flexibility and problem-solving in a tropical lizard. *Biology letters*, 8, 28-30.
- Lefebvre L, Whittle P, Lascaris E y Finkelstein A. 1997. Feeding innovations and forebrain size in birds. *Animal behaviour*, 53, 549-560.
- Lefebvre L, Gaxiola A, Dawson S, Timmermans S, Rozsa L y Kabaia P. 1998. Feeding innovations and forebrain size in australasian birds. *Behaviour*, 135, 1077-1097.
- Martínez del Río, C., and W. H. Karasov. 1990. Digestion strategies in nectar- and fruit-eating birds and the sugar composition of plant rewards. *American Naturalist* 136:618–637
- Melendez-Ackerman E, Campbell DR, Waser NM (1997) Hummingbird behaviour and mechanisms of selection on flower color in *Ipomopsis*. *Ecology* 78:2532–2541.
- Mettke-Hofmann C, Winkler H y Leisler B. 2002. The significance of ecological factors for exploration and neophobia in parrots. *Ethology*, 108, 249-272.

- Mettke-Hofman C, Lorentzen S, Schlichy E, Schneider J y Werner F. 2009. Spatial neophilia and spatial neophobia in resident and migratory warblers (*Sylvia*). *Ethology*, 115, 482-492.
- Nicolakakis N y Lefebvre L. 2000. Forebrain size and innovation rate in european birds: feeding, nesting and confounding variables. *Behavior*, 137, 1415-1429.
- Papini, M. R., & Ishida, M. 1998. Comparative psychology of learning: Recent issues and problems. *Memoirs of Osaka University*, 47 (1), 1-9.
- Perez G, Lara C, Viccon-Pale 2011. Memory for location and visual cues in White-eared hummingbirds *Hylocharis leucotis*: *Current Zoology*. 57(4): 468-476.
- Peters EH. 1981. Differentiation and syntax in the evolution of behavioral flexibility. *Current anthropology*, 22 (6), 683-686.
- Raine N y Chittka L. 2012. No trade-off between learning speed and associative flexibility in bumblebees: a reversal learning test with multiple colonies. *PLoS ONE*, 7 (9), 1-12.
- Robinson, M. H. (1990). Predator-prey interactions, informational complexity, and the origins of intelligence. In D. L. Evans & J. O. Schmidt (Eds.), *Insect defenses: Adaptive mechanisms and strategies of prey and predators* (pp. 129-149). Albany: State University of New York Press.
- Schuchmann KL, 1999. Family Trochilidae (Hummingbirds). In: del Hoyo J, Elliott A, Sargatal J ed. *Handbook of the Birds of the World*. Vol. 5, Barcelona, Spain: Lynx Edicions, 468-680.
- Sol D, Timmermans S y Lefebvre. 2002. Behavioural flexibility and invasion success in birds. *Animal behaviour*, 63, 495-502.
- Shafir S. 1996. Color Discrimination Conditioning of a Wasp, *Polybia occidentalis* (Hymenoptera: Vespidae). *Biotropica*, 28 (2), 243-251
- Varela E J, Palacios A G y Goldsmith TH. 1993. Color vision of birds. In H. P. Zeigler and H.-J. Bischof (Eds.). *Vision, brain, and behavior in birds*, pp. 77-98. MIT Press, Cambridge, Massachusetts.

- Hart N S, Partridge J C, Cuthill I C y Bennett T D. 2000. Visual pigments, oil droplets, ocular media and cone photoreceptor distribution in two species of passerine bird: the Blue Tit (*Parus caeruleus* L.) and the Blackbird (*Turdus merula* L.). *J. Comp. Physiol. A* 186: 375-387.
- Sherry DF, Mark RL, Moshe K, Gwen O 1993. Females have larger hippocampus than males in the brood-parasitic brown-headed cowbird. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 90: 7839-7843.
- Shettleworth SJ. 1998. *Cognition, evolution and behavior.* Oxford University Press, Oxford, England.
- Staddon, J. E. R. 2003. *Adaptive behavior and learning.* Cambridge University Press, New York.
- Stiles FG (1976) Taste preferences, color preferences, and flower choice in hummingbirds. *Condor* 78:10–26.
- Tebbich S, Sterelny K y Teschke I. 2010. The tale of the finch: adaptive radiation and behavioral flexibility. *Philosophical transactions of the royal society B*, 365, 1099-1109.
- Thomson J D, Wilson P, Valenzuela M y Malzone M. 2000. Pollen presentation and pollination syndromes, with special reference to *Penstemon*. *Plant Spec. Biol.* 15: 11—29.
- Torres, MG y Navarro AG 2000. Los colibríes de México, brillo de la biodiversidad. CONABIO. *Biodiversitas* 28: 1-6.
- Waser NM y Price V. 1981. Pollinator choice and stabilizing selection for flower color in *Delphinium nelsonii*. *Evolution* 35: 376-390.
- Wright, T. F., Eberhard, J. R., Hobson, E. A., & Russello, M. A. 2010. Behavioral flexibility and species invasion: the adaptive flexibility hypothesis. *Ethology, ecology & evolution*, 22, 393-404.