

Dra. Alejandra Valero
Co-director

Dr. Carlos Lara Rodriguez
Director

M. V. Z. Leticia Gómez Rosas

Tesis
para obtener el grado de
Maestra en Ciencias Biológicas
P r e s e n t a

“SENSIBILIDAD AL RIESGO EN EL COLIBRI OREJI-BLANCO
(HYLOCHARIS LEUCOTIS)”

Posgrado del Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta
Maestría en Ciencias Biológicas



Universidad Autónoma de Tlaxcala

Dr. Carlos Lara Rodríguez
Dra. Alejandra Valero
Dr. Raúl Ortiz Pulido
Dr. Amando Bautista

Comité Tutorial

M. V. Z. Leticia Gómez Rosas

Tesis
para obtener el grado de
Maestra en Ciencias Biológicas
Presenta

**-SENSIBILIDAD AL RIESGO EN EL COLIBRÍ OREJI-BLANCO
(HYLOCHARIS LEUCOTIS)-**

Posgrado del Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta
Maestría en Ciencias Biológicas



Universidad Autónoma de Tlaxcala

El presente proyecto se realizó bajo la dirección del Dr. Carlos Lara Rodríguez y la co-
 dirección de la Dra. Alejandra Valero en las instalaciones del Centro Taxcala de Biología
 de la Conducta, Universidad Autónoma de Taxcala (Unidad periférica del Instituto de
 Investigaciones Biomédicas, Universidad Autónoma de México) y contó con
 financiamiento de CONACYT beca número 201851 otorgada a la M.V.Z. Leticia Gómez
 Rosas para estudios de maestría.

La tesis fue desarrollada en las instalaciones de la Maestría en Ciencias Biológicas de la
 Universidad Autónoma de Taxcala, la cual está registrada en el Programa para el
 Financiamiento del Posgrado Nacional, Padrón Nacional de Posgrado (PNP).

COORDINACIÓN DE LA MAESTRÍA
CENTRO TLAXCALA DE BIOLOGÍA DE LA CONDUCTA
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE TLAXCALA
PRESENTE

Los abajo firmantes, miembros del jurado evaluador del proyecto de tesis que la M.V.Z. Leticia Gómez Rosas 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: "Sensibilidad al riesgo en el colibrí oreji-blanco (*Hylocharis leucotis*)".
Sin otro particular, aprovechamos para enviarle un cordial saludo.

Atentamente
Tlaxcala, Tlax., Febrero 16 de 2009

Dr. Carlos Alberto Lara Rodríguez	Dr. Raúl Ortiz Pulido
Dra. Alejandra Valero	Dr. Amando Bautista Ortega

En las plantas polinizadas por colibríes, la variación en el contenido y la calidad del néctar dentro de las flores, debido a la variante producción del mismo por la planta y la captación previa de otros visitantes, denota que el néctar es un recurso riesgoso. En la presente tesis, se evaluó la sensibilidad al riesgo durante el forrajeo del colibrí orejí-blanco (*Myiarchus leucotis*), utilizando por vez primera tamaños representativos de muestra y tratamientos con manipulación experimental de la variación del volumen y la concentración de néctar en cuatro posibles opciones de arreglos de flores artificiales, donde se determinó su posible aversión, propensión o indiferencia a esta variación. Nuestros resultados muestran que ante el incremento de la varianza en el volumen del néctar o de su concentración, los colibríes de esta especie no mostraron diferencias significativas en el número de visitas a las flores de cada tipo de arreglo, por lo tanto, no manifestaron preferencia por alguna fuente de néctar, ya sea constante o variable. Estos resultados sugieren que el colibrí orejí-blanco es indiferente al riesgo.

RESUMEN

—Samuel Butler

"Todos los animales, excepto el hombre, saben que el principal objeto de la vida es gozarla"

—Selim H. Peabody, 1879

"Son muy pequeños, siempre volando, rápidos como la luz, con formas variadas y carnosas, y magníficos con colores preciosos, que destellan en la luz del sol como las joyas más brillantes y preciadas."

AGRADECIMIENTOS

A ti mi pequeña por tu amor incondicional

A ustedes *mami, Andrés, Lillian y Luis* por su amor y por estar firmemente a mi lado en

todos mis sueños (locuras)

A *Brenda, Alin, Claudia y Fernando* por su entrañable amistad, y compañía en este camino

que recorrimos juntos, y por cada momento, me los llevo en el corazón, especialmente a ti

Vane por todo lo que aprendimos y vivimos juntas

A todos mis *profesores* dentro de la maestría, de cada uno me llevo enseñanzas y valores

A *cada uno*, repito: a cada uno de los que nos acompañaron en campo, pues su

colaboración fue muy valiosa!

A *Carlos* por confiar en mí, para este proyecto, compartir tu experiencia, por tu amistad y

sobre todo, por dejarme conocer a estas maravillosas aves

A mi comité tutorial: *Alejandra Valero, Raúl Ortiz y Amanda Bautista* por alentarme

siempre a más, por su apoyo y dedicación para mejorar y enriquecer el proyecto y

compartir conmigo sus conocimientos

Por, principalmente a ti *AB* por conocerte, por tu fuerza, porque me complementas y

naturalmente... por elegir estar

INDICE

1. INTRODUCCIÓN 4

1.1 SENSIBILIDAD AL RIESGO 4

1.2 AVERSIÓN, PROPENSIÓN E INDIFFERENCIA AL RIESGO 5

1.3 REGLA DEL PRESUPUESTO ENERGÉTICO ESPERADO 6

1.4 LEY DE WEBER-FECHNER 8

2. ANTECEDENTES 10

3. JUSTIFICACIÓN 13

4. HIPÓTESIS 16

4.1 PREDICCIONES 16

5. OBJETIVOS 17

5.1 OBJETIVO GENERAL 17

5.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS 17

6. MÉTODO 18

6.1 SITIO DE ESTUDIO 18

6.2 ESPECIE DE ESTUDIO 19

6.3 CAPTURA DE COLIBRÍES 20

6.4 MANIPULACIÓN DE FLORES Y TRATAMIENTOS ARTIFICIALES 25

6.5 PRUEBAS EXPERIMENTALES 27

6.6 EVALUANDO LA SENSIBILIDAD AL RIESGO MODIFICANDO EL VOLUMEN DE NÉCTAR 27

6.7 EXPERIMENTO 2: EVALUANDO LA SENSIBILIDAD AL RIESGO MODIFICANDO LA CONCENTRACIÓN DE NÉCTAR 31

7. ANÁLISIS ESTADÍSTICOS 32

7.1 PRUEBA CON CUATRO OPCIONES DE RECOMPENSA 32

8. RESULTADOS 34

8.1 EXPERIMENTO 1: VARIACIÓN DEL VOLUMEN DE NÉCTAR 34

8.2 EXPERIMENTO 2: VARIACIÓN DE LA CONCENTRACIÓN DE NÉCTAR 37

9. DISCUSIÓN 40

9.1 LA SENSIBILIDAD AL RIESGO MODIFICANDO LA VARIANZA DEL VOLUMEN Y EL NÉCTAR FLORAL 40

9.2 EFECTO DE LA ENERGÍA PRESUPUESTADA 41

III LEY DE WEBER-FECHNER..... 42

III.4 INFLUENCIA DEL METODO EXPERIMENTAL..... 42

III.5 ¿POR QUE SER INDIFFERENTE AL RIESGO?..... 44

III. CONCLUSIONES..... 47

II. PERSPECTIVAS..... 48

I. BIBLIOGRAFIA..... 49

INDICE DE FIGURAS

FIGURA 1. ESPECIES FLORALES UTILIZADAS PARA LA CAPTURA DE LOS COLIBRÍES: *SALVIA ELEGANS* (LAMIACEAE) Y *BVOVARDIA TERNIFOLIA* (RUBIACEAE).....21

FIGURA 2. REDES DE NIEBLA COLOCADAS EN LOS PARCHES FLORALES PARA LA CAPTURA DE LOS COLIBRÍES Y EJEMPLAR DE *H. LEUCOTIS* CAPTURADO, EN UNA DE LAS REDES DE NIEBLA.....22

FIGURA 3. IMAGEN DE LA JAULA EXPERIMENTAL DE PVC Y MALLA TIPO TUL Y CRITERIO DE COLIBRÍ PERCHADO ANTES DEL INICIO DE LAS PRUEBAS DE FORRAJEO.....24

FIGURA 4. FLORES ARTIFICIALES ELABORADAS CON PUNTAS DE MICROPIPETA Y COROLAS DE COLOR ROJO LAS CUALES, CONFORMARON CUATRO ARREGLOS ARTIFICIALES.....26

FIGURA 5. SEÑALES DE COLOR UTILIZADAS PARA DISTINGUIR A DISTANCIA QUE ARREGLO VISITABAN LOS EJEMPLARES EN CADA PERIODO DE OBSERVACIÓN.....27

FIGURA 6. PERIODO DE FORRAJEO CON LAS CUATRO OPCIONES DE RECOMPENSA: CONSTANTE, VARIABLE I, II Y III.....29

FIGURA 7. MARCAJE CON UN CORTE DIAGONAL DE EJEMPLAR DE *H. LEUCOTIS* EN LAS REGISTROS 5 Y 6.....30

FIGURA 8. VARIACIÓN ENTRE LAS PENDIENTES DE LOS TRATAMIENTOS DE VOLUMEN DE NECTAR (EXPERIMENTO 1).....35

FIGURA 9. COMPARACIÓN ENTRE LOS CUATRO TIPOS DE ARREGLOS Y SU PROBABILIDAD DE SER VISITADOS POR LOS COLIBRÍES DURANTE UN PERIODO DE 20 MINUTOS, PARA EL EXPERIMENTO 1 (VOLUMEN DE NECTAR).....36

FIGURA 10. VARIACIÓN ENTRE LAS PENDIENTES DE LOS TRATAMIENTOS DE CONCENTRACIÓN DE NECTAR (EXPERIMENTO 2).....38

FIGURA 11. COMPARACIÓN ENTRE LOS CUATRO TIPOS DE ARREGLOS Y SU PROBABILIDAD DE VISITA POR LOS COLIBRÍES DURANTE UN PERIODO DE 20 MINUTOS, PARA EL EXPERIMENTO 2 (CONCENTRACIÓN DE NECTAR).....39

Un interés modular en la ecología es entender el comportamiento animal al seleccionar ciertos alimentos, donde parece ser muy favorable, obtener la mayor cantidad de energía involucrando, la mínima posible. En este sentido, la toma de decisiones durante el forrajeo, que respecto a la elección de una opción de alimento, se considera categórica en relación a su utilidad (ganancia energética) independientemente del tipo y número de alimentos que están disponibles (Stephens y Krebs 1986, Bateson y Kacelnik 1998). Esta idea, la cual sintetiza gran parte de la teoría del forrajeo óptimo (Bateson et al. 2003), se fundamenta en el supuesto de un comportamiento "mecánico" por parte de los forrajeadores. A este respecto, experimentos realizados en seres humanos han demostrado que éstos rompen con los patrones establecidos pues poseen la capacidad de valorar las alternativas que estén disponibles a través de diversos mecanismos de elección (Radostina 2000, Bateson et al. 2003). Pese a lo que se pensaba, este fenómeno también ha sido registrado en otras especies animales. Por ejemplo, se ha demostrado que durante la búsqueda del alimento, algunas especies son capaces de evaluar las opciones con respecto a la variación y la

II Sensibilidad al riesgo

I. INTRODUCCIÓN

Los trabajos realizados con gran cantidad de organismos han determinado que un animal buscando comida —un forrajeador— tiene la posibilidad de responder conductualmente en tres formas al encontrarlo. (1) La Aversión al riesgo ocurre cuando, al enfrentar la variabilidad de las recompensas en su medio ambiente, un animal prefiere aquellas con una certeza en la probabilidad de distribución, adyacentes a la media, es decir, alimentos constantes. Estos organismos rechazan los recursos variables y, al parecer, maximizan la probabilidad de sobrevivir al consumir recursos más constantes en tiempo y espacio. (2) La Propensión al riesgo se establece cuando el individuo prefiere las retribuciones que se alejan de la distribución media de las recompensas —alimentos más variables— (Stephens y Krebs 1986, Bateson y Kacelnik 1998) es decir, el individuo maximiza la rentabilidad del

1.2 Aversión, propensión e indiferencia al riesgo

Los experimentos para examinar la sensibilidad al riesgo en animales, generalmente, constan del ofrecimiento de una opción de alimento constante y una opción variable o riesgosa (en cantidad, calidad o tiempo). En este sentido, las opciones difieren en varianza pero ofrecen, en promedio, la misma cantidad de alimento (Cartar y Smallwood 1996).

La palabra riesgo es análoga de peligro a la depredación. Pero, en el presente contexto —hablando expresamente del forrajeo— el riesgo es definido como la *varianza* potencial de las distintas opciones de recompensa, donde la decisión tomada afecta la ganancia del animal. Incluso, si esto significa elegir, aparentemente, la opción que proporciona recompensas por debajo de una retribución positiva (Bateson y Kacelnik 1998).

La explicación de estos resultados se fundamenta en la idea de que, en la naturaleza, los animales se enfrentan continuamente a condiciones impredecibles y variables en cuanto a la disposición espacial y temporal de los recursos alimenticios que utilizan y que muchas especies pueden ser capaces de responder conductualmente a esta variabilidad modificando sus decisiones durante el forrajeo, es decir ser sensibles al riesgo (Bateson y Kacelnik 1998).

La disponibilidad del alimento para obtener una ganancia (Bateson 2002), sugiriendo que la elección durante el forrajeo animal es mucho más compleja de lo que se había pensado.

Este tipo de comportamiento es concretado en la "Regla del presupuesto energético", la cual estipula que: un animal con presupuesto energético positivo opta por

muerte segura.
En este caso, es conveniente elegir la opción variable porque aunque esta únicamente provee un 50 % de oportunidad de sobrevivir, elegir la opción constante implicaría una oportunidad es elegir la opción riesgosa y esperar obtener con ella una retribución mayor. Sin embargo, si la opción constante es insuficiente para que un animal sobreviva (un animal con energía presupuestada negativa), entonces su única opción riesgosa o variable. Sin embargo, si la opción constante es suficiente para que un animal sobreviva para elegir esta opción y tomar el riesgo de no obtener nada de la condición favorable para elegir esta opción y tomar el riesgo de no obtener nada de la condición favorable para elegir esta opción y tomar el riesgo de no obtener nada de la (un animal con energía presupuestada positiva), entonces este individuo está en una posición favorable para elegir esta opción y tomar el riesgo de no obtener nada de la subsistir. Si la opción constante le proporciona al animal suficiente energía para sobrevivir crítica, cuando enfrenta opciones constantes y opciones riesgosas de alimento, para Stephens (1981), el sugiere que, para un animal pequeño la decisión de forrajeo puede ser

1.3 Regla del presupuesto energético esperado

la regla del presupuesto energético esperado (Kacelnik y Bateson 1996).
usualmente, atribuidas al estado energético de los sujetos examinados, tal como lo estipula sensibilidad al riesgo en el forrajeo sostiene distintas predicciones para estas variables, que se define como *riesgo*, es importante distinguir entre ellos ya que la teoría de la (constante o variable). Aunque ambos tipos de manipulación son capaces de generar, lo alimento u otra o modificando el tiempo que dura la disposición de cada recompensa recompensa puede ser controlado variando el intervalo de tiempo entre una opción de disponible. Por otra parte, así como en la cantidad, el tiempo en que se obtiene una y el número de los alimentos y modificando el volumen o la concentración del alimento. Por un lado, la cantidad de la recompensa puede ser controlada variando el tamaño puede obtener dicha recompensa (Kacelnik y Bateson 1996).
sea variando la cantidad del alimento disponible o alterando el tiempo en el cual el animal Experimentalmente, durante un turno de forrajeo, el riesgo puede ser generado ya preferencia específica.

de forma indistinta recursos variables o constantes durante su forrajeo, no mostrando una (Safir et al. 2003). (3) La Indiferencia al riesgo se observa cuando los individuos utilizan recurso, aparentemente valorando cada unidad de recompensa nueva más que la anterior

Por ejemplo, los resultados observados con *J. phaeonotus*, descritos anteriormente, se oponen a lo obtenido en el experimento efectuado con la abeja carpintera *Xylocopa micans* por Pérez y Waddington (1996). En este estudio, abejas bajo dos condiciones de presupuesto energético ("hambreadas" y "bien comidas"), fueron enfrentadas a flores artificiales con baja y alta varianza en la recompensa (en volumen y concentración). Los dos tipos de flores diferían en variabilidad pero ofrecían la misma ganancia promedio. Sus resultados demostraron que las abejas fueron indiferentes a la variabilidad, tanto en

1996, Bateson y Kacelnik 1998).

factores manipulados o al peso corporal de los sujetos evaluados (Kacelnik y Bateson del efecto del presupuesto energético en estos estudios es debida a la variabilidad de los estudios han demostrado un cambio convincente. No queda muy claro si la inconsistencia en la sensibilidad al riesgo (revisión en Kacelnik y Bateson 1996), relativamente pocos animales para ver si existe un cambio en sus preferencias y sustentar el efecto de esta regla. Aunque varios experimentos han manipulado el presupuesto energético de los

Kacelnik 1998).

tasa promedio de ganancia energética disponible de las opciones de forrajeo (Bateson y animal, sino que se refiere a la relación entre las necesidades energéticas del animal y la La palabra "presupuesto" no corresponde a los niveles absolutos de las reservas del

la temperatura, eran propensos al riesgo (Caraco et al. 1990).

riesgo, mientras los juncos con una reserva energética negativa, también determinada por de energía positiva, determinada por un factor abiótico (i.e. temperatura) eran aversivos al constante. En este estudio, el hallazgo más importante fue que los juncos con una reserva preferían la opción de recompensa variable; sin embargo a 19°C estos preferían la opción ambiental. Es decir, cuando los individuos se encontraban a una temperatura de 1°C trabajo demostró que las preferencias de estas aves eran influenciadas por la temperatura de los cuales les ofrecía cuatro semillas por cada visita y el otro, una o siete semillas. Este individuos de esta especie fueron enfrentados a la elección entre dos compartimientos, uno riesgo, es el experimento efectuado en el junco ojos amarillos (*Junco phaeonotus*). Un ejemplo muy claro del efecto de la energía presupuestada en la sensibilidad al

propenso al riesgo (Kacelnik y Bateson 1997, Bateson y Kacelnik 1998, Bateson 2002). ser aversivo al riesgo mientras un animal con presupuesto energético negativo tiende a ser

A pesar de los distintos protocolos experimentales, la manera en que la información es adquirida y usada por parte de los animales complica la interpretación de los resultados de estos pruebas (Cartar y Smallwood 1996). Claramente, los organismos requieren

(Perez y Waddington 1996, Shafir et al. 2003).
 variabilidad es poca), las abejas no mostraron diferencias y forrajearon indistintamente volumen de néctar usados eran cercanos al promedio encontrado en la naturaleza (donde su Por ello, en el caso de *X. micans* debido a que los valores de concentración y percibida (Fontes y Fontes 1994).

mis intenso sea éste, mayor tendrá que ser la diferencia absoluta para que pueda ser es más o menos proporcional a la intensidad original del estímulo. Por lo tanto, cuanto intensidad del mismo. Se ha determinado que la diferencia mínimamente perceptible recompensa) para que un individuo sea capaz de percibir una diferencia de pretende cuantificar el grado de variación necesaria en un estímulo (o en una conocer cómo es percibido un estímulo (en nuestro caso, una recompensa). Esta ley ampliamente en muchas áreas, tanto de la biología como de la psicología, para La llamada Ley Weber-Fechner (Frank 1992) es un patrón que se aplica objeto por los organismos.

momento de tomar decisiones, por lo que es importante conocer cómo es percibido un los individuos es totalmente subjetivo, sin embargo, es este enfoque el que se utiliza al los estímulos para integrar un criterio significativo y coherente de su entorno. El criterio de La percepción es el proceso mediante el cual un individuo selecciona, organiza e interpreta

1.4 Ley de Weber-Fechner

depende de la diferencia relativa entre las opciones disponibles.
 percepción subjetiva de dicho estímulo, en donde la discriminación de las alternativas de néctar. Asimismo, estos resultados se sustentan con la ley de la percepción de Weber-el mismo resultado: una reserva de miel con el mismo volumen y la misma concentración porque, cualquier estrategia, ser aversivo, propenso o incluso indiferente al riesgo produce Los autores sugieren que *X. micans* puede ser indiferente a la variabilidad de néctar presupuesto energético.
 volumen como en concentración, y que esta indiferencia no se vio afectada por el

aprender los atributos de las alternativas disponibles que enfrentan. Pero, ¿cuál es el límite en la cantidad de riesgo que un organismo puede afrontar o asumir? Y ¿cómo hace el individuo para plantear sus requerimientos mínimos de acuerdo al contenido, la probabilidad y el valor esperado de la recompensa?

En la presente tesis, se intenta por vez primera, enfrentar experimentalmente a diferentes individuos de una especie a más de tres opciones de forrajeo, con la finalidad de presentar una situación de mayor realismo en la variación de recursos que enfrentan en la naturaleza. Para dicho propósito, utilizamos como modelo de estudio a colibríes, especies animales que dependen para su subsistencia diaria de un alimento riesgoso por naturaleza, el néctar.

A la fecha se han efectuado aproximadamente 59 estudios referentes a la evaluación de la sensibilidad al riesgo en 28 especies animales tales como insectos, peces, aves y mamíferos (revisión en Kacelnik y Bateson 1996). En estos trabajos, los individuos han sido sometidos a la elección entre opciones de forrajeo donde el riesgo es generado por variabilidad en la cantidad de la recompensa o al variar el tiempo en que dicha recompensa es obtenida. Los resultados obtenidos dependen del tipo de recompensa, de la tasa de ganancia que está programada para ser riesgosa y de la energía corporal del animal forrajeador (Kacelnik y Bateson 1996, Kacelnik y Bateson 1997).

Por ejemplo, en estudios practicados en abejorros (*Bombus edwardsii*) enfrentados con arreglos compuestos con dos tipos de flores artificiales: unas con un volumen constante de 0.1µl de néctar y otras que podían contener 0.1µl de néctar (10% de las flores) o no (90% de las flores), se observó que los individuos aprendieron acerca de las diferentes propiedades de las flores manifestando una fuerte tendencia por aquellas que contenían un volumen constante de néctar. Es decir, esta especie mostró ser aversiva al riesgo (Waddington et al. 1981).

2. ANTECEDENTES

En otro estudio, cuatro adultos machos de la especie de paloma doméstica *Columba livia* fueron enfrentadas a la elección entre dos "botones" que tras un picotazo permitían, en un caso, la salida de agua con una duración fija de 15 segundos y, en el otro, la salida de agua con una tardanza que variaba alrededor de los 15 segundos. Después del entrenamiento, las aves prefirieron deliberadamente el agua con la tardanza variable, por lo tanto, se les denomina como propensas al riesgo (Case et al. 1995). En este caso, el riesgo fue generado al manipular el tiempo en que la recompensa podía ser obtenida.

Otra de las interesantes investigaciones, fue la efectuada con la especie de abejorro *Bombus fervidus* el cual, durante las pruebas, eligió entre dos tipos de flores artificiales con el mismo promedio de concentración de néctar (20%) pero con diferentes varianzas en dicha concentración. Las flores de un color, azul o amarillo, recompensaban al abejorro, por cada visita, con 1µl al 20% de solución de sucrosa (recompensa constante) y la otra flor le ofrecía una recompensa de 1µl ya sea al 10% de concentración o al 30% (recompensa variable) por visita. De los diez abejorros probados, nueve no mostraron preferencias por ningún tipo de recompensa (constante o variable) mostrando una clara indiferencia al riesgo. Este resultado es similar a la respuesta de las abejas *X. micans* y *Apis mellifera*, a pesar de lo diferente de su forrajeo (Waddington 1995).

En la mayoría de los experimentos realizados sobre la sensibilidad al riesgo en el forrajeo —tal como en los ejemplos anteriores— se han empleado patrones de elección binarios, es decir, se enfrenta a los animales a una opción constante frente a una alternativa variable. No obstante, al utilizar este tipo de prueba, se ignoran niveles medios de variación, los cuales pueden ser de ayuda para interpretar correctamente los resultados obtenidos (Hurly y Ossen 1999, Bateson 2002). Se ha observado, después de algunos experimentos, que al incluir más de dos opciones de recompensa la preferencia de los individuos se ve afectada (revisión de Bateson et al. 2003).

Por ejemplo, Hurly y Ossen (1999) efectuaron un estudio en el cual se enfrentó a siete individuos del colibrí *Selasphorus rufus* (1994: N=2; 1995: N=5) a dos experimentos, uno binario y otro con tres tipos de recompensa (trinario). En el primero, los colibríes mostraron aversión al riesgo, prefiriendo las recompensas menos riesgosas al elegir la recompensa de varianza constante sobre la opción variable, tal como en la mayoría de los estudios observados en sensibilidad al riesgo (p.ej. Real en 1981 con *Vespa vulgaris*, Curaco y Lima en 1985 con *Junco Hyemalis*, Stephens y Ydenberg en 1982 con *Parus*

mayor; revisión en Kacelnik y Bateson 1996). Sin embargo, al ser enfrentados a tres tipos de flores artificiales que proveían en promedio 30 μ l de sucrosa, pero diferían en varianza —en las flores con recompensa constante fue de 0, las de baja varianza de 10.95 y las de recompensa alta de 21.92— los colibríes mostraron un comportamiento distinto, ya que optaron por la opción que les proporcionaba una retribución de varianza baja sobre la recompensa constante; y prefirieron la opción de alimento constante sobre la retribución con una alta variación. Esto sugiere que, al disponer de otra opción, cambia notablemente la percepción de los valores o utilidad de las opciones ofrecidas, a diferencia de lo observado en un experimento binario.

En muchos de los experimentos binarios ya mencionados, se ha forzado a los animales a elegir entre dos alternativas sin oportunidad de dar marcha atrás durante una visita o turno en el forrajeo. No obstante, los resultados de las pruebas trinaras sugieren la importancia de enfrentar a los animales a más opciones durante un mismo turno, para obtener una representación más real sobre los mecanismos de elección de los animales y las circunstancias a las que se enfrentan en la naturaleza (Hurly y Osssen 1999).

No todas las aves tienen un límite energético tan estrecho como en el caso de los colibríes, por ello, su elevada tasa metabólica y su pequeña talla corporal los convierten en una especie ideal para el estudio de la sensibilidad al riesgo (Bateson 2002). Otro punto esencial a considerar, es que los colibríes dependen energéticamente en gran parte del néctar obtenido de las flores que visitan. Sin embargo, es conveniente tomar en cuenta que para un colibrí forrajeando la información, sobre el volumen y la concentración de néctar de las flores, no es predecible ya que, incluso, flores de una misma planta muestran

reservas de energía serían insuficientes para sobrevivir hasta el día siguiente. Si un colibrí realizara un forrajeo pobre durante el día, sus reservas de energía serían insuficientes para sobrevivir hasta el día siguiente. Si un colibrí realizara un forrajeo pobre durante el día, sus reservas de energía serían insuficientes para sobrevivir hasta el día siguiente. Si un colibrí realizara un forrajeo pobre durante el día, sus reservas de energía serían insuficientes para sobrevivir hasta el día siguiente. Si un colibrí realizara un forrajeo pobre durante el día, sus reservas de energía serían insuficientes para sobrevivir hasta el día siguiente.

3. JUSTIFICACIÓN

Primero, se utiliza a una especie residente que usualmente presenta conducta territorial. Nuestro estudio es distinto a los hasta ahora realizados por dos aspectos principales.

su capacidad de sensibilidad al riesgo durante el forrajeo. capacidad de su recurso alimenticio, lo cual, además, nos permite experimentalmente características sugieren que esta especie de colibrí enfrenta fluctuaciones constantes en la día (1-7 $\mu\text{l}/\text{flor}$) y en concentración (0.15-0.25 $\text{mg}\cdot\text{mL}^{-1}/\text{flor}$) (Lara 2006). Estas intensidad a lo largo de año, y que varían grandemente en la cantidad de néctar ofrecido al México, se alimenta en esta zona de ocho especies plantas que florecen con distinta (*Hylocharis leucotis*), la especie residente más abundante en La Malinche, Tlaxcala. conductual ante la variabilidad de alimento. Por ejemplo, el colibrí oreji-blanco especies de colibríes de este tipo son similares a las migratorias en cuanto a su respuesta cantidad de sus recursos florales. Por ello, planteamos que resultaría interesante explorar si enfrentan cambios constantes a nivel local, en cuanto a la variación de la calidad y la En este trabajo consideramos que las especies de colibríes residentes también

en la composición de las flores de las cuales se nutre. investigación debido a que durante sus movimientos puede enfrentar constantes cambios consideran que *S. rufus*, por ser una especie migratoria es un modelo adecuado de especie se han mostrado generalmente aversivos al riesgo. Los autores de estos estudios poca variación (Hurly y Osssen 1999, Bateson et al. 2003) Es decir, los individuos de esta tendencia de los individuos por visitar las flores con recompensa constante o que mostrarán trinarios) pero con igual promedio de ganancia. En general, los resultados demostraron una trinarios que diferían en la varianza de la recompensa (constante, baja y alta en los casos (*Selasphorus rufus*). Esta especie fue enfrentada a experimentos tanto binarios como trabajos hasta ahora desarrollados se han efectuado en una sola especie: el zumbador rufó Pese a esto, el estudio sobre sensibilidad al riesgo en colibríes es exiguo, pues los

recurso alimenticio. conductuales para enfrentarse al riesgo que representa la dependencia al néctar como sugeriría que los colibríes, a lo largo de su historia evolutiva, han desarrollado estrategias alimenticia, en sí misma, riesgosa (Pérez y Waddington 1996, Bateson 2002). Lo cual disponible haciéndolo más impredecible. Esto indica que el néctar es una fuente abejas, moscas y mariposas pueden también alterar la cantidad y calidad de néctar variación en estas características. Al mismo tiempo, las visitas de otros forrajeros como

cuando forrajea. Segundo, se enfrenta a los colibríes a la elección de cuatro tipos de recompensa que difieren en variabilidad pero que proveen, en promedio, la misma ganancia. Con esto se ha intentado hacer más real la variación a la que se enfrentan los individuos en el experimento, acercándola a lo que se presenta en la naturaleza. Consideramos que al disponer de más de dos opciones, la percepción del valor de las alternativas proporcionadas se modifica, contrariamente a lo observado en un tratamiento binario.

2) Considerando que los colibríes utilizan básicamente la información obtenida sobre el tipo de recompensa al visitar las flores en una planta, se espera que al enfrentarse a arreglos con distinta varianza, pero igual promedio de volumen y calidad de recompensas, efectúen un mayor número de visitas a los arreglos con la menor variación (arreglo constante), es decir muestren aversión al riesgo.

1) Si la especie *H. leucotis* es sensible a la variación de las recompensas encontradas en las flores que visitan, mostrará una preferencia durante el forrajeo al enfrentarse a la variación en cantidad y calidad de las opciones ofrecidas.

4.1 Predicciones

Los colibríes de la especie *Hylocharis leucotis*, dados sus requerimientos energéticos y la forma en cómo éstos aprovechan su principal recurso alimenticio (el néctar floral), tienen la capacidad de responder conductualmente a la variación, en cuanto a calidad y cantidad, de dicho recurso. Es decir, son sensibles al riesgo.

4. HIPÓTESIS

- 1) Evaluar el efecto de la manipulación de la varianza del volumen de néctar en los tiempos y número de visitas de *H. leucotis*.
- 2) Evaluar el efecto de la manipulación de la concentración del néctar en los tiempos y número de visitas de *H. leucotis*.

5.2 Objetivos específicos

Evaluar la sensibilidad al riesgo de individuos del colibrí oreji-blanco (*Hylocharis leucotis*) forrajando en flores artificiales.

5.1 Objetivo general

5. OBJETIVOS

En La Malinche, han sido descritas ocho especies de plantas visitadas por colibríes: cuatro Scrophulariaceae (*Penstemon roseus*, *P. gentianoides*, *Castilleja tenuiflora* y *C. scorzonifolia*), tres Labiateae (*Salvia elegans*, *S. moccinoi* y *Prunilla vulgaris*) y una Rubiaceae (*Bouvardia ternifolia*), las cuales presentan en común que sus flores tienen diferentes tonalidades de rojo en sus pétalos (Lara 2006).

El trabajo de campo se llevó a cabo a cabo a 80 km. de la ciudad de Tlaxcala, Tlaxcala, México. En el Parque Nacional La Malinche, (19°14' N, 98°58' W, a 2900 msnm). Esta área protegida (45,711 ha) se conforma primordialmente de bosque de pino, encino y oyamel, así como de 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, con una temporada fría y seca de octubre a marzo (Lara 2006).

6.1 Sitio de estudio

6. MÉTODO

6.2 Especie de estudio

El colibrí orejí-blanco (*Hylachars leucotis*), pertenece al orden de los Apodiformes y a la familia Trochilidae. Se distribuye desde las montañas de Arizona hasta Nicaragua. En México, particularmente, se localiza desde los 1170 a los 3000 metros a ambas lados de la Sierra Madre Occidental y la Sierra madre Oriental, así como en Sonora, Chihuahua, el norte de Sinaloa y Durango, San Luis Potosí, Tamaulipas y el sur de Chiapas (Peterson y Charliff 1989, Johnsard 1997, Long 1997). Habita bosques de pino y encino aunque también existen registros de su distribución en bosques de niebla.

Es un colibrí de talla media, mide aproximadamente 9-10 cm y su peso va de los 3 a los 4 gr (Peterson y Charliff 1989, Long 1997, Pyle 1997). En el macho adulto, la frente, la región malar, la barbilla y la garganta presentan un tono metálico violeta-azulado, pasando por un negro aterciopelado en las regiones suborbital y auricular, así como un negro mate débilmente coloreado con tonos verdes sobre la corona. Uno de sus rasgos característicos es que presenta una amplia banda blanca desde el margen supra ocular hacia atrás y hacia abajo pasando por arriba del margen de la región auricular hasta el cuello, razón por la cual recibe su nombre común. La espalda, las escupulas, las cobertoras y la región lumbar varían en tonos metálicos verde esmeralda y verde dorado. Los flancos presentan un tono verde metálico interrumpido por márgenes grisáceos en las plumas. La mitad basal del pico es color rojo coral con la porción terminal en negro mate; el iris es de tono café oscuro y las patas oscuras (Johnsgard 1997, Pyle 1997). La hembra adulta es similar al macho, pero las plumas de la frente presentan pálidos tonos en color café. La garganta y la región ventral del cuerpo son ligeramente blanquecinas con los lados barrados en un color verde metálico. El dorso presenta un tono verde esmeralda coloreado con tonos grises y mate. Los parches negros suborbital y auricular, la banda blanca postocular, el pico, las patas y el iris son como en el macho adulto (Peterson y Charliff 1989, Johnsard 1997, National Geographic 2002).

El colibrí orejí-blanco es una especie nativa de México y residente en el Parque Nacional La Malinche. En este sitio se alimenta principalmente de flores como *B. ternifolia*, *S. elegans* y *P. roseus*. Es un colibrí territorial, ya que defiende agresivamente de otros nectarívoros los parches florales en los que forrajea (Lara 2006).

6.3 Captura de colibríes

El trabajo experimental se realizó de noviembre 2006 a julio del 2008 de 8:00 a 13:00 hrs. en el Parque Nacional La Malinche, (19°6'N, 19°20'W, a 2900 msnm). Dicho horario fue elegido con base en reportes que indican que dichas aves muestran un pico de actividad de 8:00 a 11:00 am (Lara 2006). La captura de los colibríes se efectuó en los parches en floración de las plantas utilizadas por *H. leucotis* durante esa época del año, en este caso, plantas de las especies *S. elegans* y *B. ternstroemia* (Fig. 1).

Figural. Especies florales utilizadas para la captura de los colibríes: *Salvia elegans* (Lamiaceae) (A) y *Buovardia ternifolia* (Rubiaceae) (B).



(B)



(A)

Figura 2. Redes de niebla colocadas en los parches florales para la captura de los colibríes (A) y ejemplar de *H. leucotis* capturado, en una de las redes de niebla (B).



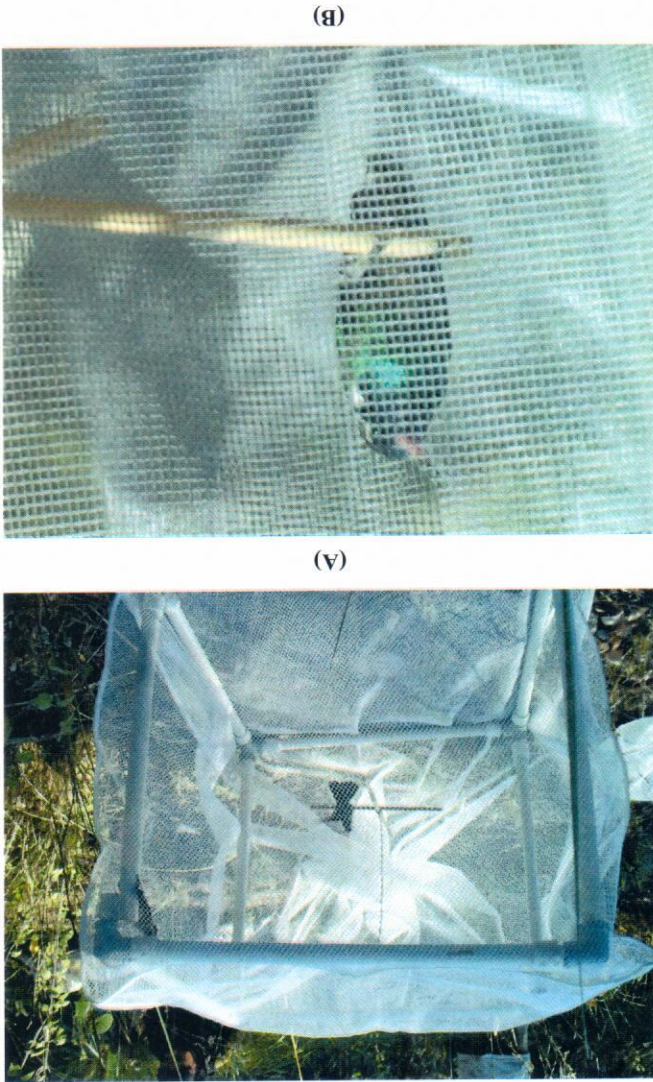
(B)



(A)

Los parches florales se eligieron de manera arbitraria, con base en su abundancia y disponibilidad. Una vez elegidos, se colocaron en ellos de 10 a 12 redes de niebla, para la captura de los colibríes. Los ejemplares que eran capturados en las redes de niebla (Fig. 2) se llevaban cuidadosamente a jaulas desarmables de campo (41 x 41 x 41 cm.), construidas con tubos de PVC y forradas con tela de malla tipo tul, en cuyo interior se encontraba una pequeña percha coligante (Fig. 3). Para determinar si el nivel de estrés del colibrí le permitía responder adecuadamente al tratamiento, se utilizó como indicador que el colibrí se perchara en 5 o 10 minutos, después de ser capturado (Fig. 3). Si algún ejemplar no respondía favorablemente se liberaba, utilizando en ese caso otro individuo para continuar con el protocolo establecido.

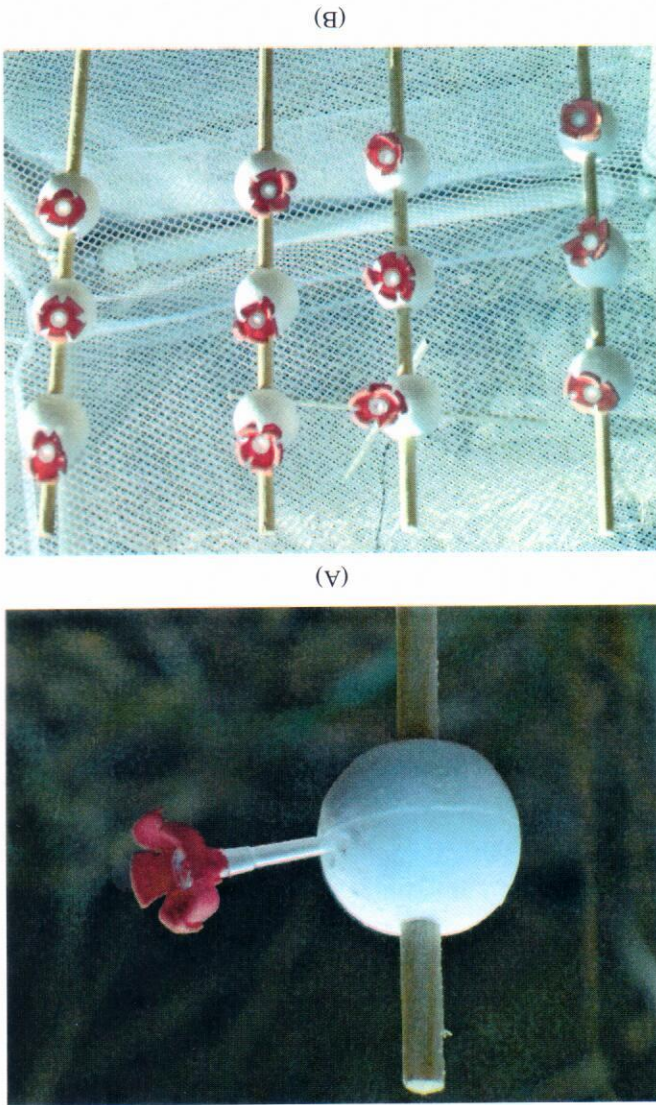
Figura 3. Imagen de la jaula experimental de PVC y malla tipo tul (A) y criterio de cobri-
perchado antes del inicio de las pruebas de forrajeo (B).



6.4 Manipulación de Flores y tratamientos artificiales

Para efectuar los experimentos se emplearon doce flores artificiales elaboradas con puntas de micropipetas de 4,5 centímetros de longitud y corolas de plástico color rojo—tono reportado como predominante en las plantas visitadas por *H. leucotis* en esta área—(Lara 2006). Cada flor fue sostenida con una esfera de unicel, en un ángulo de 45 grados. Las flores se dispusieron en arreglos de tres flores cada uno, separadas entre sí por cuatro centímetros (Fig. 4). Dichos arreglos se ubicaron en posición vertical, en las cuatro esquinas que conformaban la jaula anteriormente descrita. Para poder diferenciar los arreglos florales durante las observaciones y facilitar la toma de datos sin interferir con las visitas y las preferencias de los colibríes, se colocó por arreglo una señal de color detrás de cada esfera (rojo, azul, verde y amarillo respectivamente) (Fig. 5).

Figura 4. Flores artificiales elaboradas con puntas de micropipeta y corolas de color rojo (A), las cuales, conformaron cuatro arreglos artificiales (B).



1. Tratamiento constante (asignado con marcas color rojo): cada flor se llenó con 5 μ l de agua con azúcar ($\sigma^2=0$).

procedimiento de llenado fue el siguiente:
representarían la variación natural en el volumen de néctar en vida silvestre. El estudio (Lara 2006). De esta manera, logramos que las manipulaciones experimentales volúmenes con base en la variación reportada para las especies encontradas en el sitio de antes de dar inicio a cada observación las flores experimentales se llenaron a distintos. Para valorar la influencia del volumen de néctar en la conducta al forrajeo en *H. leucotis*,

néctar

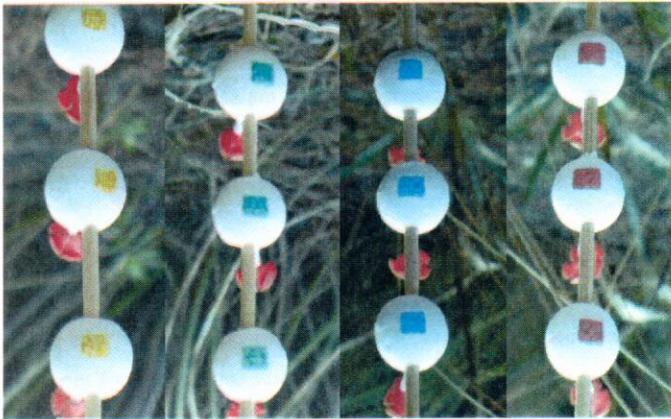
6.6 Experimento 1: Evaluando la sensibilidad al riesgo modificando el volumen de

durante su forrajeo.
manipuladas para investigar su relación con la sensibilidad al riesgo de los colibríes, volumen (la cantidad) y concentración (la calidad), por lo que estas dos propiedades fueron Como ya se ha mencionado, el néctar floral presenta una gran variación en cuanto a

6.5 Pruebas experimentales

ejemplares en cada periodo de observación.

Figura 5. Señales de color utilizadas para distinguir a distancia que arreglo visitaban los



Cada colibri —recién capturado y apto para las observaciones— tuvo acceso a los cuatro arreglos artificiales (tratamientos) por un periodo total de 20 minutos, tiempo que inició a partir de la primera visita del colibri a cualquier arreglo artificial. Una visita se define como la llegada de un colibri al arreglo seguida del consumo del néctar, de al menos una flor (Lara 2006). En dicho periodo se registró el sexo del individuo, el número y el

iniciaron con sus visitas a los arreglos. algunos casos, los individuos pasaron más tiempo que otros en las jaulas, hasta que determinar exactamente la condición energética inicial de los colibríes evaluados, pues en presuponida positiva. Sin embargo, a pesar del protocolo establecido, es difícil motivación para visitar flores durante el experimento y contaban con una energía todos los individuos al inicio del experimento tuvieron la misma experiencia, la misma estandarizar su estatus energético. De esta manera al final de esta fase de habituación, concentración, con el objetivo de habituarlos al recurso al cual serían expuestos y para idéntica a las utilizadas en los arreglos artificiales, con 5 μ l de néctar al 20% de

Previo a cada periodo de observación, los colibríes fueron alimentados con una flor

jaula.

colibri los arreglos fueron colocados de manera aleatoria, en cada una de las esquinas de la llenado de las flores, por cada experimento, por cada periodo de observación con cada prevalente en las plantas visitadas por colibríes (Baker y Baker 1982). Una vez realizado el refractómetro manual (Atago, modelo PR-32). Esta medida ha sido establecida como la contenían la misma concentración de azúcar (20%), la cual fue controlada con un volumen y no a la variación en concentración, para esta fase experimental todas las flores

Para asegurarnos de que la respuesta de los colibríes se debe a la variación en con una micropipeta ajustable (Eppendorf AG, Tuvdotcom, 10 μ l). realización de cada prueba experimental a lo largo del estudio. El volumen fue regulado arreglos, fue determinada a través de la asignación de números al azar durante la La ubicación de las flores con distintos volúmenes, dentro de cada uno de los

75).

2. Tratamiento variable I (marcas color azul): dos flores contenían 7 μ l y una 1 μ l ($s^2 = 12$)
3. Tratamiento variable II (marcas color amarillo): una flor con 10 μ l, una con 3 μ l y una con 2 μ l ($s^2 = 19$).
4. Tratamiento variable III (marcas color verde): dos flores contenían 0 μ l y una 15 μ l ($s^2 =$

Dado que los colibríes al visitar los arreglos reducían los volúmenes del néctar dentro de las flores y con el fin de evitar un sesgo debido al cambio en el nivel del volumen de néctar, el tiempo total de observación se dividió en 2 fases de 10 minutos cada una. De este modo, al terminar el primer periodo de 10 minutos, y fuera de la jaula, las flores en los arreglos se rellenaron al nivel inicial de néctar con una micropipeta ajustable (Eppendorf AG, Tuvsdotcom, 10µl). Al mismo tiempo, para impedir que los individuos aprendieran la disposición de las recompensas disponibles (arreglos artificiales) dentro de la jaula de observación, se cambió la colocación de los arreglos asignados como tratamientos variables I, II y III, dejando en el mismo punto el tratamiento constante. De

II y III.

Figura 6. Periodo de forrajeo con las cuatro opciones de recompensa: constante, variable I,



tratamientos (Fig. 6). tiempo (en minutos) en el cual el sujeto efectuaba las visitas, a cada uno de los

Figura 7. Marcaje con un corte diagonal de ejemplar de *H. leucotis* en las rectrices 5 y 6.



esta manera, durante la siguiente fase de 10 minutos, el individuo reforzaba la ubicación del tratamiento constante y tenía la opción de elegir las recompensas menos variables. Al realizar este manejo no se observaron niveles elevados de estrés, ni alteración en el forrajeo de los colibríes tratados.

Para la segunda fase, el tiempo continuaba a partir de la primera visita del individuo a un arreglo, finalizado el periodo de registro total (20 minutos). Para evitar recapturas, cada colibrí fue marcado con un corte diagonal en las plumas rectrices 5 y 6, método reportado como seguro pues el cambio de plumaje es anual (Pyle 1997) (Fig. 7). Posteriormente los individuos evaluados fueron liberados. Se usaron 20 colibríes para la realización de este experimento.

6.7 Experimento 2: Evaluando la sensibilidad al riesgo modificando la concentración de néctar

Para evaluar el papel de la concentración del néctar en la sensibilidad al riesgo, las flores de todos los arreglos florales se llenaron con el mismo volumen de néctar (5 µl), pero con distinta concentración. Dichas concentraciones fueron establecidas con base en los promedios reportados para las especies encontradas en el sitio de estudio (ver Lara 2006). El llenado de los tratamientos fue como sigue:

1. Tratamiento constante (marcas color rojo): las tres flores mantuvieron néctar al 20% de concentración ($s^2 = 0$).

2. Tratamiento variable I (marcas color amarillo): una flor contenía néctar al 21%, una al 10% y otra al 29% ($s^2 = 91$).

3. Tratamiento variable II (marcas color azul): una flor contenía néctar al 10%, una al 15% y otra al 35% ($s^2 = 175$).

4. Tratamiento variable III (marcas color verde): dos flores al 30% y una al 0% ($s^2 = 300$).

El protocolo de registro y manipulación de las flores e individuos fue el mismo que en el experimento anterior. De igual manera, se utilizaron 20 individuos de la especie *H. leucotis* para la realización de este experimento.

Se realizó un análisis descriptivo, por individuo, de las visitas acumuladas a cada tratamiento que enfrentó a lo largo de cada prueba (fase 1 y 2). Con esto, pudimos obtener gráficas que nos permitieron detectar tendencias con respecto a la posible preferencia por alguno de los tipos de recompensa ofrecidos. Posteriormente, se calculó el valor de la pendiente para cada individuo a través de una regresión con los datos del número de visitas acumuladas durante el tiempo de duración de cada fase. Los datos de las pendientes de las visitas acumuladas de los colibríes evaluados demostraron tener una distribución normal al ser evaluados con una prueba de Kolmogorov-Smirnov. Por ello, estos datos fueron analizados posteriormente a través de un análisis de varianza (ANDEVA) de medidas repetidas para determinar posibles diferencias entre las fases I y II de cada experimento. El tratamiento (tipo de recompensa) fue designado como factor fijo y los valores de las pendientes de la ordenada al origen de las visitas acumuladas de cada individuo por tratamiento en la fase 1 y 2 fueron las medidas repetidas.

7.1 Prueba con cuatro opciones de recompensa

7. ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Para evaluar posibles diferencias en la probabilidad de visita de los colibríes a cada tipo de arreglo, se utilizó un Análisis de Sobrevivencia (Muenchow 1986). Este análisis ayuda a determinar diferencias en los tiempos de visita de colibríes entre tratamientos cuando los periodos de observación son muy cortos para que todos los posibles eventos ocurran. Para estos datos, el tiempo de ocurrencia de una visita no se conoce, solamente una mínima longitud de tiempo durante el cual los eventos no ocurrieron (datos censurados). Si un evento ocurrió para un arreglo dado, entonces se vuelve un evento no-censurado, y si nunca ocurrió, se vuelve dato censurado. Se utilizó el método paramétrico Kaplan-Meier product-limit para el análisis de la probabilidad de que un colibrí no haya visitado un arreglo 20 minutos después de iniciada la observación, y el estadístico logrank (Mantel-Cox) se aplicó para apreciar diferencias entre las curvas de probabilidades de visita de los colibríes a cada tratamiento utilizado en este experimento. Todos los análisis estadísticos se realizaron utilizando los paquetes estadísticos StatView y Super ANOVA (Abacus Concepts 1989, 1996) y Genstat (VSN Internacional 2006).

Asimismo, el análisis de los tiempos de llegada (Análisis de Sobrevivencia) de los colibríes a las flores de cada arreglo demostró que la probabilidad en el tiempo transcurrido hasta la visita de un colibrí, es similar para todos los tipos de arreglos florales, por lo que un gradiente de variación del volumen de néctar.

muestran una preferencia significativa por alguno de los arreglos cuando son enfrentados a $P=0.8150$; Figura 8). De esta manera, el análisis sugiere que los colibríes evaluados no difirieron entre las fases de evaluación (Variación dentro de los arreglos: $F_{1,76} = 0.556$, colibríes (Variación entre arreglos: $F_{3,76} = 1.140$, $P=0.3383$), y que estas visitas tampoco significativas en el número de visitas que recibió cada tipo de arreglo por parte de los

El ANOVA de medidas repetidas utilizado, reveló que no existen diferencias puntas de micropípetas fue mínimo o incluso ausente. Los colibríes visitaron las flores artificiales de todos los tratamientos de forma continua durante ambas fases del periodo de observación. En todos los casos, pudo corroborarse que los colibríes consumieron néctar, ya que al final de cada fase el néctar encontrado en las

8.1 Experimento I: Variación del volumen de néctar

8. RESULTADOS

existe la misma posibilidad de visita entre ellos independientemente de la varianza de néctar que presenten sus flores (Chi-cuadrada=0,988, g.l.=3 y $P=0,8040$; Figura 9).

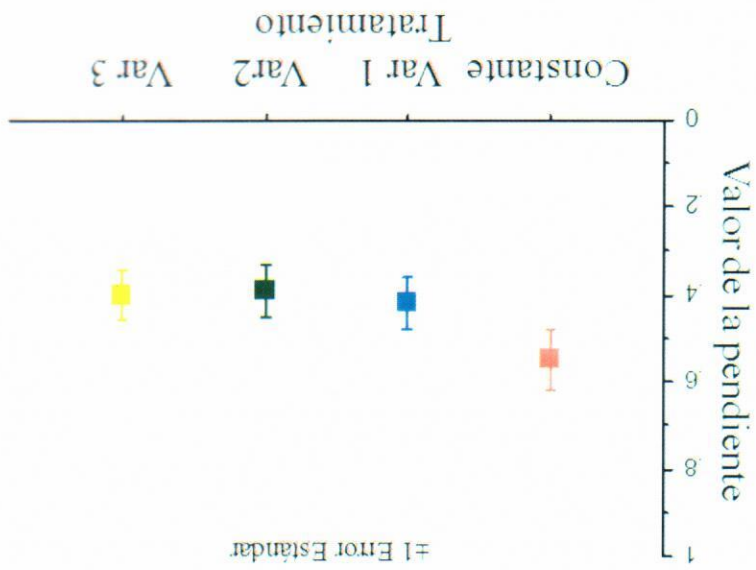
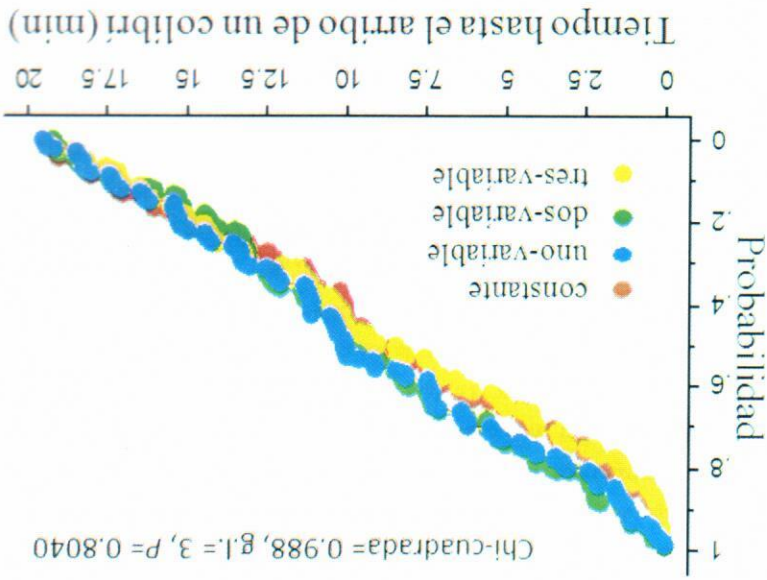


Figura 8. Variación entre las pendientes de los tratamientos de volumen de néctar (Experimento 1): constante ($s^2=0$), variable uno ($s^2=12$), variable dos ($s^2=19$) y variable tres ($s^2=75$).

Figura 9. Comparación entre los cuatro tipos de arreglos y su probabilidad de ser visitados por los colibríes durante un periodo de 20 minutos, para el experimento 1 (Volumen de néctar). El eje de la Y es la probabilidad de que el colibrí no visite los arreglos. El eje de las X es el tiempo tomado a partir de la primera visita los colibríes.



8.2 Experimento 2: Variación de la concentración de néctar

Al evaluar el papel de la varianza en la calidad (concentración) de la recompensa sobre las visitas de los colibríes evaluados, se encontró que no existen diferencias significativas en el número de visitas registrado para cada tipo de arreglo (Variación entre arreglos: $F_{3,76}=0.767, P=0.5160$), y que nuevamente estas visitas tampoco difirieron entre las fases de evaluación (Variación dentro de los arreglos: $F_{1,76}=0.321, P=0.672$; Figura 10).

El análisis de los tiempos de llegada (Análisis de Sobrevivencia) para el experimento 2, demostró que la probabilidad en el tiempo transcurrido hasta la visita de un colibrí, es distinto entre al menos dos de los cuatro arreglos florales (Chi-cuadrada=11.556, $g.l.=3$ y $P=0.0091$; Figura 11). Para determinar cuál de los arreglos es distinto en el tiempo, se efectuaron pruebas pareadas de los cuatro tratamientos y se obtuvieron los siguientes resultados: tratamiento constante vs. variable I: Chi-cuadrada=2.430, $df=1, P=0.1267$; variable II vs. variable III: chi-cuadrada=2.332, $df=1, P=0.1267$; constante vs. variable III: 2.738, $df=1, P=0.0980$. Estos datos nos indican que el tratamiento constante no muestra diferencias en el tiempo de llegada con respecto a las otras opciones de recompensa. Sin embargo, el tratamiento variable II mostró diferencias significativas al compararse con el tratamiento variable I (chi-cuadrada=6.444, $df=1, P=0.0111$) y el tratamiento variable III (chi-cuadrada=9.713, $df=1, P=0.0018$). Finalmente, el análisis pareado del tratamiento variable I vs. variable III, no mostró diferencias en el tiempo de llegada (chi-cuadrada=0.002, $df=1, P=0.9664$). Estas diferencias, se mostraron durante la fase 2 de este experimento.

Figura 10. Variación entre las pendientes de los tratamientos de concentración de néctar (Experimento 2): constante ($s^2=0$), variable uno ($s^2=91$), variable dos ($s^2=175$) y variable tres ($s^2=300$).

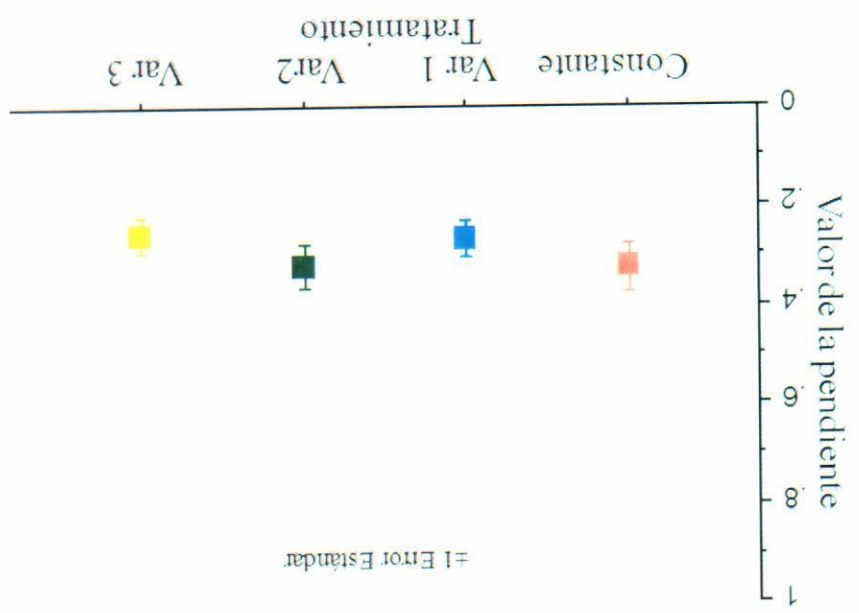
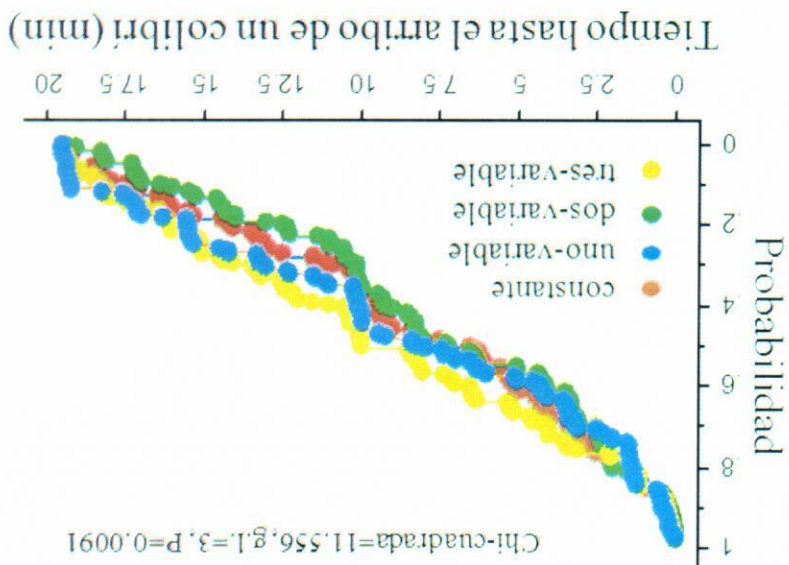


Figura 11. Comparación entre los cuatro tipos de arreglos y su probabilidad de visita por los colibríes durante un periodo de 20 minutos, para el experimento 2 (Concentración de néctar). El eje de la Y indica la probabilidad de que el colibrí no visite los arreglos. El eje de las X representa el tiempo tomado a partir de la primera visita los colibríes.



encontrada en *H. leucotis*.

1981; Caraco et al. 1990; Case et al. 1995). Esto contrasta totalmente con la indiferencia
alimentos incluso cuando el promedio de las recompensas es el mismo (Waddington et al.
forrajeros parecen ser susceptibles a la variabilidad, es decir, que discriminan entre
Muchos estudios experimentales en sensibilidad al riesgo han mostrado que algunos

recompensa disponibles, sin importar la variabilidad de las recompensas.
elevado metabolismo de los colibríes— éstos requieren evaluar todas las opciones de
de la varianza de néctar). Lo anterior sugiere que —dada la variabilidad del ambiente y el
mostrar con igual probabilidad las flores en los distintos arreglos (independientemente
Esta indiferencia puede ser producto de la tendencia de los individuos utilizados a

artificiales con baja y alta varianza en volumen y concentración de néctar.
indiferentes al riesgo. En este trabajo, se registró que visitan de igual manera flores
Los resultados indican que los colibríes de la especie *H. leucotis* se comportan como

del néctar floral

9.1 La Sensibilidad al Riesgo modificando la varianza del volumen y la concentración

9. DISCUSIÓN

Tal como lo describe la regla del presupuesto energético esperado, es posible que el rango de distintas respuestas a la variabilidad pueda atribuirse al estatus energético de los sujetos: los animales con una energía presupuestada positiva tienden a ser aversivos al riesgo y los individuos que se encuentran con una energía presupuestada negativa son propensos al riesgo (Bateson y Kacelnik 1998). Existe evidencia de que la respuesta a la energía presupuestada depende del peso corporal de las especies examinadas. Las especies ligeras —aves pequeñas, como un colibrí— parecen responder más fácilmente al cambio del presupuesto energético que las especies grandes (Kacelnik y Bateson 1996, Bateson 2002). *H. leucotis* parece no responder según dicha regla pues, antes de iniciar el periodo de observación se aseguró que todos los individuos tuvieran una energía presupuestada positiva (ver método) esperando, así, que fueran aversivos al riesgo. Sin embargo, a pesar del protocolo establecido en el método, es difícil determinar exactamente cuál era la condición energética inicial de cada uno de los colibríes evaluados. En algunos casos, varios individuos permanecieron más tiempo en las jaulas antes de iniciar sus visitas a los arreglos. Tal vez esto, influyó en los resultados.

9.2 Efecto de la energía presupuestada

Esta indiferencia ya ha sido reportada. Por ejemplo, en la abeja *Xylocopa micans* (Banschbach y Waddington 1994; Waddington 1995) y en los colibríes, *S. platycercus* y *S. rufus* se reportó débil aversión al riesgo (Waser y McRobert 1998). En este último, se realizó un experimento binario (baja y alta varianza en las recompensas) con plantas de la especie *Ipomopsis aggregata*, bajo condiciones naturales, donde, las flores recibían un promedio de volumen similar a lo encontrado en la naturaleza (1 µl a 5 µl). Los forrajeros tendían a efectuar más visitas a los arreglos con baja variación. Los autores señalan que las visitas a ambas recompensas variaban más por los periodos del día que por la varianza en el néctar. Ellos consideran que esto pudo ser debido a que, durante su experimento, por las noches, existían bebederos utilizados para otras investigaciones, lo que posiblemente influyó en la reducción de las visitas de las aves.

Floras de *Moussonia deppiana* (Gesneriaceae) con presencia de ácaros florales (quienes pueden llegar a consumir todo el néctar disponible), después de hacerlo durante al menos

Por ejemplo, los colibríes de la especie *Lampornis amethystinus* cesan de visitar las flores de *Moussonia deppiana* (Gesneriaceae) con presencia de ácaros florales (quienes pueden llegar a consumir todo el néctar disponible), después de hacerlo durante al menos

Por ejemplo, los colibríes de la especie *Lampornis amethystinus* cesan de visitar las flores de *Moussonia deppiana* (Gesneriaceae) con presencia de ácaros florales (quienes pueden llegar a consumir todo el néctar disponible), después de hacerlo durante al menos

9.4 Influencia del método experimental

En principio, la indiferencia al riesgo mostrada por *H. leucotis* puede ser explicada por la Ley de Weber-Fechner (anteriormente descrita), pues el valor del volumen y la concentración de néctar experimentales (estímulo físico) al ser establecidos de acuerdo al rango observado en la naturaleza (Lara 2006), no representaba un contraste notorio a pesar de la diferencia de varianzas (como podría ser a nivel de plantas o parches), por lo que los colibríes pudieron percibir que no existían diferencias entre los cuatro arreglos ofrecidos y forrajearon indistintamente en ellos (Pérez y Waddington 1996). Asimismo, no existía ninguna diferencia visual entre las flores utilizadas (color rojo), por lo tanto, la variabilidad del recurso no era perceptible, al menos visualmente. Además, no existe evidencia de que los colibríes puedan discriminar visualmente los volúmenes o concentraciones de néctar floral (Hurley y Osssen 1999).

9.3 Ley de Weber-Fechner

La mayoría de los estudios sobre sensibilidad al riesgo realizados con especies nectarívoras ha determinado que estas pueden ser usualmente propensas o aversivas a la variación del recurso néctar. Sin embargo, los pocos estudios en donde se ha reportado indiferencia al riesgo (Wunderle y Cotto-Navarro 1988, Cartar y Dill 1990, Cartar 1992, Banschbach y Waddington 1994, Waddington 1995, Pérez y Waddington 1996, el presente estudio), han abierto el debate sobre la pertinencia de este tipo de respuesta conductual de acuerdo a las condiciones y circunstancias en que se puede manifestar. Por ejemplo, en la naturaleza numerosas características de las plantas, como el número de flores y el volumen y/o concentración del néctar disponible, pueden afectar los patrones de visita de sus polinizadores. Una característica de las plantas con numerosas inflorescencias, es producir

9.5 ¿Por qué ser indiferente al riesgo?

En nuestro caso, el uso de 20 individuos por experimento representa el mayor tamaño de muestra hasta ahora utilizado para evaluaciones sobre sensibilidad al riesgo en colibríes, lo cual nos permite sugerir mayor robustez en nuestros resultados.

Fortalece las conclusiones obtenidas usualmente utilizados en este tipo de estudios, y una mayor representatividad poblacional manera, nosotros consideramos que es importante tener tamaños de muestra mayores a los sólida ya que la muestra evaluada puede no ser representativa de la población. De esta en estos estudios fue reducida (siete individuos) lo cual no permite realizar una conclusión recompensa cambia el valor de las mismas. No obstante, el tamaño de la muestra analizada recompensas de baja variación, comprobando así que al añadir más de dos opciones de en la prueba trinaría los individuos modificaban su preferencia y optaban por las experimento binario, se observó que los individuos preferían las recompensas constantes y *rufus*, evaluando la respuesta de las aves a la variación del volumen de néctar. En el ejemplo, Hurley y Osssen (1999) pusieron a prueba la sensibilidad al riesgo del colibrí *S.* Para el segundo caso (2), de diferencias en el tamaño de muestra analizada, por influyera en las decisiones de forrajeo.

contenían el mismo volumen (5 μ l), para poder determinar con mayor precisión cuál de éstos influye en las decisiones tomadas durante el forrajeo. Conjuntamente, las flores empleadas tenían el mismo color (rojo) minimizando también la posibilidad de que el color

Por su parte, aun cuando los polinizadores estén obteniendo recompensas muy variables por visita, las recompensas son encontradas constantemente cada vez que se visita a esa planta, cubriendo al menos la energía invertida por cada evento de visita, tal como se ha sugerido lo hacen los colibríes usualmente al forrajear (Teorema del Valor Marginal, sugerido y puesto a prueba en Pyke 1978). De esta manera, si la variación en recompensas por flor aumenta en una planta, lo harán las visitas recibidas (aun cuando la geitonogamia aumente, teniendo igualmente la posibilidad de recibir polen por entrecruzamiento). Asimismo, tal como se mencionó, es importante considerar la variación de las recompensas de una planta con respecto a otras especies de plantas floreciendo a su

variación de néctar mostrada por sus flores.

Para que esta predicción se cumpla, los polinizadores deben presentar aversión a la posibilidad del movimiento del polen propio dentro de la planta (geitonogamia). Antes de visitar todas las flores (Plesant 1983, Rathcke 1992), reduciendo así la volúmenes muy variables de néctar para promover que los polinizadores dejen la planta constantes de sus polinizadores, lo que implica una plasticidad conductual hacia la indiferencia al riesgo. Es decir, diversas especies de plantas tienen la capacidad de rellenar sus volúmenes de néctar de sus flores una vez que han recibido subsecuentes visitas, fenómeno conocido como rellenado de néctar (néctar replenishment) (Plesants 1983). Esta característica está asociada con la necesidad, por parte de algunas plantas, de recibir cargas de polen adecuadas (no suficiente con pocas visitas por flor) para llevar a cabo la fecundación de sus gametos. De esta manera, podríamos predecir que el éxito reproductivo se incrementará para aquellas plantas visitadas por polinizadores indiferentes al riesgo, al aumentar por consecuencia el número de flores visitadas independientemente de la

Por ejemplo, varias especies de plantas visitadas por los nectarívoros pueden reducir la variación de la recompensa de sus flores a través del efecto mismo de las visitas constantes de sus polinizadores, lo que implica una plasticidad conductual hacia la indiferencia al riesgo. Es decir, diversas especies de plantas tienen la capacidad de rellenar sus volúmenes de néctar de sus flores una vez que han recibido subsecuentes visitas, fenómeno conocido como rellenado de néctar (néctar replenishment) (Plesants 1983). Esta característica está asociada con la necesidad, por parte de algunas plantas, de recibir cargas de polen adecuadas (no suficiente con pocas visitas por flor) para llevar a cabo la fecundación de sus gametos. De esta manera, podríamos predecir que el éxito reproductivo se incrementará para aquellas plantas visitadas por polinizadores indiferentes al riesgo, al aumentar por consecuencia el número de flores visitadas independientemente de la

de una especie de planta con respecto a otras creciendo simpátricamente.

Para que esta predicción se cumpla, los polinizadores deben presentar aversión a la posibilidad del movimiento del polen propio dentro de la planta (geitonogamia). Antes de visitar todas las flores (Plesant 1983, Rathcke 1992), reduciendo así la volúmenes muy variables de néctar para promover que los polinizadores dejen la planta

alrededor, ya que esto hace que la percepción del nivel de variación por parte de los polinizadores sea flexible.

Por consiguiente, nosotros sugerimos que los colibríes pueden al igual que otros nectarívoros, comportarse como propensos, aversivos o indiferentes al riesgo, dependiendo de las circunstancias ecológicas que enfrenten, y esto sin duda es debido a su evidente plasticidad conductual para responder a su marcada dependencia por un recurso tan variable como el néctar.

10. CONCLUSIONES

1. Bajo las condiciones experimentales realizadas se logró determinar que *H. leucotis* se comporta como indiferente al riesgo durante su forrajeo en un experimento con cuatro opciones de recompensa.
 2. El número de visitas a los arreglos de flores artificiales y la toma de decisiones durante el forrajeo de *H. leucotis* no parece estar influenciado por la varianza del volumen de néctar floral.
 3. La variabilidad de la concentración del néctar durante el forrajeo de *H. leucotis* no afecta el número de visitas a las recompensas ofrecidas.
- Finalmente, los resultados sugieren que se necesita examinar más de cerca la evidencia de la sensibilidad al riesgo, pues se observa claramente que existen diferentes mecanismos de elección y respuestas para cada especie.

- En base a nuestros resultados se sugiere:
- Observar si la indiferencia al riesgo que manifestó *H. leucotis* es invariable o la especie presenta una respuesta distinta durante su forrajeo al realizar un experimento binario, tal como los modelos convencionales.
 - Manipulación de la especie al enfrentarse a parches de flores naturales. Pues tal vez, a una escala mayor (parche) la percepción de los recursos y, por lo tanto, su respuesta sea diferente.

11. PERSPECTIVAS

12. BIBLIOGRAFIA

- Abacus Concepts, Inc. 1989. SUPERANOVA. Abacus Concepts, Inc., Berkeley, California, USA.
- Abacus Concepts Inc. 1996. STATVIEW Reference Abacus Concepts, Inc., Berkeley, California, USA.
- Baker H. y Baker I. 1982. Chemical constituents of nectar in relation to pollination mechanisms and phylogeny. En: Biochemical aspects of evolutionary biology. Proceeding of the 4th annual spring systematics symposium. University of Chicago. Pp 131-171.
- Banschbach V. y Waddington K. D. 1994. Risk sensitive foraging of honey bees: No consensus among individuals and no effect of colony honey stores. Animal Behaviour. 47:933-941.
- Bateson M. 2002. Context-dependent foraging choices in risk-sensitive starlings. Animal Behaviour. 64: 251-260.

- Bateson M. 2002. Recent advances in our understanding of risk-sensitive foraging preferences. *Proceedings of the Nutrition Society*, pp 1-8.
- Bateson M., Healy S. D., Hurly, T. A. 2003. Context-Dependent Foraging Decisions in rufous hummingbirds. *The Royal Society*, pp 1271-1276.
- Bateson M. y Kacelnik A. 1998. Risk-sensitive Foraging: Decision Making in Variable Environments. En: *Cognitive Ecology*. Reuven Dukas (Ed.), University of Chicago. Pp 297-301.
- Biermaskie J.M., Cartar R.V. y Hurly T.A. 2002. Risk-averse inflorescence departure in hummingbirds and bumble bees: could plants benefit from variable nectar volumes? *Oikos*, 98: 98-104.
- Cartar R.V. y Dill L.M. 1990. Why are bumble bees risk-sensitive foragers? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 26: 121-127.
- Cartar R. V. 1992. Adjustment of foraging effort and task switching in energy-manipulated wild bumblebee colonies. *Animal Behaviour*, 44:75-87.
- Caraco T. y Lima S. L. 1985. Foraging junctos: Interaction of reward mean and variability. *Animal Behaviour*, 33:216-224.
- Caraco T., Blanckenhorn W., Gregory M. G., Newman J. A., Recer G. M. y Zwicker S. M. 1990. Risk-sensitivity: ambient temperature affects foraging choice. *Animal behavior*, 39: 338-345.
- Cartar R.V. y Smallwood P.D. 1996. Risk-Sensitive Behavior: Where Do We Go From Here? *Amer. Zool.*, 36:530-531.
- Case D.A., Nichols P. y Fantino E. 1995. Pigeon's preference for variable-interval water reinforcement under widely varied water budgets. *Journal of the experimental analysis of behavior*, 64: 299-311.
- Fontes S. y Fontes A. I. 1994. Consideraciones Teóricas sobre la Leyes Psicofísicas. *Rev. de Psicol. Gral. y Aplic.*, 1994, 47(4), 391-395.
- Hurly T. A. y Osssen D. 1999. Context-dependent, risk-sensitive foraging preferences in wild rufous hummingbirds. *Animal Behavior*, pp 59-66.
- Johnsgard P.A. 1997. *The hummingbirds of North America*. Smithsonian Institution Press. Washington, D. C., EUA.
- Kacelnik A. y Bateson M. 1996. Risky theories: The Effects of Variance on Foraging Decisions. *American Zoologists* 36:402-434.

- Kacelnik A. y Bateson M. 1997. Risk-sensitivity: crossroads for theories of decision-making. Trends in Cognitive Sciences. Volume 1, issue 8, November 1997, pages 304-309.
- Lara C. y Ornelas J.F. 2002. Effects of nectar theft by flower mites on hummingbird behavior and the reproductive success of their host plant, *Monsonia deppiana* (Gesneriaceae). Oikos. 96:470-480.
- Lara C. 2006. Temporal dynamics of flowers use by hummingbirds in a highland temperate forest in Mexico. Ecoscience, Vol.13. pp 23-29.
- Long K. 1997. Hummingbirds A Wildlife Handbook. Johnson Books. Boulder.
- Martinez Del Rio C. 1990. Sugar preferences in hummingbirds: The influence of subtle chemical differences on food choice. The Cooper Ornithological Society. The Condor 92: 1022-1030.
- National Geographic. 2002. Field Guide to the Birds of North America. National Geographic. Fourth edition. pp 266-271.
- Muenchow G. 1986. Ecological use of failure time analysis. Ecological Society of America. pp 246-250.
- Pérez S.M. y Waddington, K.D. 1996. Carpenter Bee (*Xylocopa micans*) Risk Indifference and a Review of Nectarivore Risk-sensitivity Studies. Amer. Zool., 36: 435-446.
- Peterson R. T., Charliff, E. L. 1989. Aves de México: Guía de Campo. Editorial Diana. pp 183, lamina 37 y 40.
- Pleasant J.M. 1983. Nectar production patterns in *Ipomopsis aggregata*. Amer. J. Bot. 70: 1468-1475.
- Pyke, G.H. 1978. Optimal foraging in hummingbird.: testing the marginal value theorem. American Zoologist 18:739-752
- Pyle P. 1997. Identification Guide to North American Birds. Part I. Slate Creek Press. Bolinas, California. pp 1-38 y 121-152.
- Radosina A. 2000. Risk-Sensitive Decision Making Examined Within an Evolutionary Framework. Blagoevgrad, Bulgaria.
- Real L.A. 1981. Uncertainty and pollinator-plant interactions: The foraging behavior of bees and wasps on artificial flowers. Ecology. 62:20-26.

- Shafir S., Bechar A. y Weber, E. U. 2003. Cognition-mediated coevolution context-dependent evaluations and sensitivity of pollinators to variability in nectar rewards. *Plant Systematics and Evolution*. Printed in Australia. 238: 195-209.
- Stephens D. W. y Vdenberg R. C. 1982. Risk aversion in the great tit. En D. W. Stephens Stochasticity in foraging theory: Risk and information. No publicado. Oxford University.
- Stephens D.W. y Krebs J.R. 1986. *Foraging Theory*. Princeton University Press. VSN International. 2006. GenStat (general Statistic Software). VSN Internacional, Oxford, RU.
- Stephens D.W. y Paton S.R. 1986. How constant is the constant of risk-aversion? *Animal Behaviour*. 34: 1659-1667.
- Waser N. M. y McRobert J. A. 1998. Hummingbird foraging at experimental patches of flowers: evidence for weak risk-aversion. *Journal of Avian Biology* 29: 305-313.
- Waddington K.D., Allen T. y Heinrich B. 1981. Floral preferences of bumblebees (*Bombus edwardsii*) in relation to intermittent versus continuous rewards. *Animal Behaviour*. 29, 779-784.
- Waddington K. D. 1995. Bumblebees do not respond to variance in nectar concentration. *Ethology*. 101:33-38.
- Wunderle J.M. Jr. and Z. Cotto-Navarro. 1998. Constant vs. variable risk-aversion in foraging bananaguits. *Ecology*. 69:1434-1438.